SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

EVOLUÇÃO DAS ÁREAS DE DISTRIBUIÇÃO E DO NICHO CLIMÁTICO EM *AMPHISBAENA* (SQUAMATA, AMPHISBAENIA)

Laura Vanessa Ferreira dos Santos

Orientador: Prof. Dr. Fabricius M. C. B. Domingos

Nova Xavantina-MT
Agosto, 2021

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

EVOLUÇÃO DAS ÁREAS DE DISTRIBUIÇÃO E DO NICHO CLIMÁTICO EM *AMPHISBAENA* (SQUAMATA, AMPHISBAENIA)

Laura Vanessa Ferreira dos Santos

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Fabricius Maia Chaves Bicalho Domingos

Nova Xavantina-MT
Agosto, 2021

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES).

This study was partially funded by CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazilian Ministry of Education).

SANTOS, Laura Vanessa Ferreira.

S237e Evolução das Áreas de Distribuição e do Nicho Climático em Amphisbaena (Squamata, Amphisbaenia) / Laura Vanessa Ferreira Santos – Nova Xavantina, 2021.

0 f.; 30 cm. (ilustrações) Il. color. (sim)

Trabalho de Conclusão de Curso

(Dissertação/Mestrado) – Curso de Pós-graduação Stricto Sensu (Mestrado Acadêmico) Ecologia e Conservação, Faculdade de Ciências Agrárias Biológicas e Sociais Aplicadas, Câmpus de Nova Xavantina, Universidade do Estado de Mato Grosso, 2021.

Orientador: Fabricius Maia Chaves Bicalho Domingos

1. Macroecologia. 2. Modelagem de Nicho. 3. Pastis. 4. Reptilia. I. Laura Vanessa Ferreira Santos. II. Evolução das Áreas de Distribuição e do Nicho Climático em Amphisbaena (Squamata, Amphisbaenia): .

CDU 502

A meu pai Jovelino *(in memorian).*

AGRADECIMENTOS

Um segundo sonho que se realiza, foram tantos degraus a serem vencidos. Assim como em qualquer conquista foram muitas as pessoas em nossos caminhos são tantas as que tenho a agradecer. Das que me ajudaram só por ouvir minhas lamurias, as que sempre estiveram do meu lado, mesmo em dias tão difíceis e em dias bons. Quero aqui agradecer a todos aqueles que passaram em minha vida, mesmo por um breve segundo todos vocês acrescentam algo nessa minha jornada.

À Universidade do Estado de Mato Grosso – UNEMAT e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação - PPGEC, pela oportunidade e apoio de realizar um curso de mestrado.

À CAPES pelo financiamento desta pesquisa com a bolsa de mestrado.

À pessoa que foi importante para o planejamento e execução de todo esse processo, ao meu querido orientador, Fabricius Domingos, meu "Mestre Yoda", sou grata a você, obrigada por todas as oportunidades, ensinamentos, confiança, respeito, paciência e calma. Algo que muito precisei ao longo desses dois anos de mestrado, a minha eterna gratidão.

À toda equipe do laboratório LEDZ, que contribuíram direta ou indiretamente com este trabalho, qualquer estudo não é realizado sozinho, e só foi possível com a ajuda de grandes pessoas. Gostaria de agradecer em especial a Daiana Cardoso Silva, Tamí Mott e ao Luiz Varzinczak, pelo auxilio na execução do projeto, grandes colaboradores de trabalho.

Por último, mas não menos especial, aos dois grandes pilares da minha vida, à minha mãe Maria, obrigada pelo amor incondicional e apoio, e ao meu pai Jovelino, a quem sinto uma eterna saudade, vocês me deram tudo o que tenho e o que sou hoje.

MUITO OBRIGADA A TODOS!

SUMÁRIO

RESUMO 8

ABSTRACT 9

1. Introdução 10

2. Material e métodos 13

2.1 Compilação e construção da base de dados 13
2.2 Modelagem preditiva 15
2.3 Estimativas de área de distribuição com base em adequação ambiental 16
2.4 Estimativas de área de distribuição geográfica observada 17
2.4 Estimativas de amplitude de nicho climático 18
2.4 Análise filogenética e imputação filogenética 18
2.5 Análise de dados 20

3. Resultados 21

4. Discussão 30

5. Conclusão 34

6. Referências bibliográficas 35

Materiais suplementares 46

RESUMO

Os fatores que determinam a evolução das áreas de distribuição e nicho climático das espécies são associados à conjuntos de fenômenos complexos que podem estar relacionados tanto com as características biológicas intrínsecas às espécies de interesse assim como com o ambiente e suas variações climáticas. Espécies filogeneticamente próximas tendem a apresentar maiores semelhanças comportamentais, ecológicas e morfológicas, e podem ou não apresentar tendências de manutenção de nichos similares àqueles utilizados pelos seus ancestrais. As anfisbênias são répteis Squamata adaptados à hábitos fossoriais, o que possui claras implicações sobre sua fisiologia térmica, pois há restrições nos ambientes subterrâneos para a sua termorregulação. Como estes animais são ectotérmicos, seus padrões de atividade são influenciados por fatores abióticos, especificamente pelas variações de temperatura e umidade. A fossorialidade está diretamente relacionada a suas características morfológicas e estratégias de locomoção, potencialmente determinando os diferentes padrões de distribuição e de utilização de diferentes nichos climáticos. Neste projeto, nós investigamos os padrões associados à evolução nos tamanhos das áreas de distribuição (*range size*) e dos nichos climáticos para 103 espécies do gênero *Amphisbaena* e 11 do gênero *Leposternon*, totalizando 114 espécies reconhecidas atualmente. Sob uma perspectiva filogeneticamente informada, utilizamos características morfológicas provavelmente determinantes da probabilidade de dispersão das espécies para investigar suas influências nestes dois parâmetros, como tamanho do corpo, diâmetro do corpo, e formatos da cabeça e cauda. Considerando as estratégias adaptativas relacionadas ao tamanho do corpo, e dada a influência do tamanho corporal em diversas características biológicas e ecológicas importantes para a determinação biogeográfica do tamanho da área de distribuição, nossa hipótese é que espécies de menor tamanho corporal tenderão a possuir demandas fisiológicas mais especializadas e, portanto, uma área de distribuição mais restritas e nichos climáticos de menor amplitude. Nossos resultados indicam que nenhuma das variáveis apresentaram autocorrelação filogenética entre as espécies. Espécies de menor tamanho corporal tendem a realmente apresentar menores áreas de distribuição, corroborando nossa hipótese original. Porém, este padrão não se repetiu para as amplitudes de nicho climático. Tais descobertas representam um importante avanço no arcabouço teórico acerca das interpretações ecológicas e biogeográficas dos padrões evolutivos deste grupo de organismos.

Palavras-chave: Macroecologia, Modelagem de Nicho, PASTIS, Reptilia.

ABSTRACT

The factors that determine the evolution of species' ranges and climatic niche are associated with complex sets of phenomena that may be related to both the biological characteristics intrinsic to the species of interest as well as to the environment and its climatic variations. Phylogenetically close species tend to show greater behavioral, ecological, and morphological similarities, and may or may not show tendencies to maintain similar niches to those used by their ancestors. Amphisbaenians are Squamata reptiles adapted to fossorial habits, which has clear implications on their thermal physiology, since there are restrictions in subterranean environments for their thermoregulation. As these animals are ectothermic, their activity patterns will be influenced by abiotic factors, specifically by temperature and humidity variations. Fossoriality is directly related to their morphological characteristics and locomotion strategies, potentially determining different patterns of distribution and use of different climatic niches. In this project, we investigate the patterns associated with evolution in range sizes and climatic niches for 103 species of the genus Amphisbaena and 11 of the genus Leposternon, for a total of 114 currently recognized species. From a phylogenetically informed perspective, we used morphological features probably determining the dispersal probability of the species to investigate their influences on these two parameters, such as body size, body diameter, and head and tail shapes. Considering the adaptive strategies related to body size, and given the influence of body size on several biological and ecological traits important for biogeographical determination of range size, our hypothesis is that species with smaller body size will tend to have more specialized physiological demands and, therefore, a more restricted range and narrower climatic niches. Our results indicate that none of the variables showed phylogenetic autocorrelation among species. Species with smaller body size actually tended to have smaller ranges, corroborating our original hypothesis. However, this pattern was not repeated for climatic niche ranges. These findings represent an important advance in the theoretical framework regarding ecological and biogeographical interpretations of the evolutionary patterns of this group of organisms.

Keywords: Macroecology Ecological Niche Modelling, PASTIS, Reptilia

1. Introdução

Os diferentes padrões pelos quais o clima molda a distribuição e diversificação das espécies no espaço e no tempo podem ser explicados tanto por fatores evolutivos quanto ecológicos, inerentes aos organismos de interesse (Mittelbach et al., 2007; Rolland et al., 2018). Fatores climáticos podem interferir diretamente na ocupação geográfica das espécies, bem como influenciar nas condições adaptativas às quais as espécies estão submetidas (Wiens, 2004). Desvendar esses padrões proporciona uma melhor compreensão acerca dos mecanismos ecológicos e evolutivos que são responsáveis pela utilização de diferentes nichos climáticos e, consequentemente, pela distribuição das espécies (Currie, 1991; Kozak & Wiens, 2010; Pie et al., 2017). Compreender tais padrões ecológicos, que estão associados às variações nos tamanhos das áreas de distribuição geográfica das espécies, é fundamental para compreendermos os processos biogeográficos que as influenciam (Brandle et al, 2002; Böhm et al., 2017; Lester et al, 2007; Lloyd et al, 2003; Thompson et al, 1999). Os fatores que determinam a distribuição das espécies são geralmente conjuntos de fenômenos complexos, pois apresentam variações que podem ser inerentes à biologia das espécies, relacionados ao ambiente e suas variações climáticas, ou apresentando uma combinação de ambos (Lester et al, 2007; Willis, 1922).

O nicho climático utilizado por diferentes espécies evolui ao longo do espaço e do tempo (Pearman et al., 2008), e os processos associados à evolução desta característica podem claramente influenciar os padrões de diversificação das linhagens (Wiens, 2004). Uma vez que espécies filogeneticamente próximas tendem a apresentar maiores semelhanças comportamentais, ecológicas, morfológicas e fisiológicas (Bozinovic et al., 2011; Buckley et al., 2012; Felsenstein, 1985; Grafen, 1989; Lawson & Weir, 2014; Rolland et al., 2018), é de se esperar que exista também uma proximidade quanto às características do nicho ocupado pelas mesmas (Wiens, 2004). De maneira geral, existe um reconhecido padrão onde as espécies tendem a conservar as características ancestrais de seus nichos ao longo do tempo evolutivo, processo conhecido como conservantismo de nicho (Nyári & Reddy, 2013; Peterson, 1999; Wiens, 2004; Wiens & Graham, 200), o que levariam a correlações filogenéticas. Como essas características são associadas à utilização do ambiente e, portanto, aos fatores abióticos (Peterson, 1999; Wiens, 2004), é possível que as características dos nichos estejam atreladas às características fenotípicas adaptativas das espécies em questão.

Uma das diversas explicações do porquê algumas espécies apresentam uma maior área de distribuição geográfica do que outras está na capacidade de dispersão (Lloyd et al, 2003). Apesar da capacidade de dispersão poder apresentar relações diretas com o tamanho da área de distribuição, outros fatores podem ser responsáveis pela variação dos tamanhos das áreas de distribuição (Lester et al., 2007), tais como estratégias reprodutivas, densidade populacional, uso de recursos, relações filogenéticas, e até mesmo o simples tamanho corporal das espécies (Brandle et al., 2002; Brown et al., 1996; Lloyd et al., 2003; Tinkle et al., 1969). Assim, o tamanho das áreas de distribuição será restringido pelas limitações de dispersão associadas às variações fenotípicas em um grupo de espécies aparentadas (Varzinczak et al., 2019, 2020). Potencialmente, espécies menores possuirão áreas de distribuição mais restritas, e espécies maiores, áreas mais amplas, ao menos considerando espécies de vertebrados (Camacho et al.,2017; Colli et al., 2016; Cooper et al., 2011).

Ocupando uma diversidade de ambientes terrestres, espécies de *Amphisbaena* foram expostas a várias condições climáticas durante sua história evolutiva (Mesquita et al., 2010; Torres, 2012; Vanzolini, 1992). Dada a sua diversidade biológica, e considerando o fato de que são amplamente distribuídas na região Neotropical (Meiri, 2016; Torres, 2012), este grupo de répteis Squamata apresenta características desejáveis que permitem investigações detalhadas acerca dos padrões expostos acima. As anfisbênias apresentam hábitos fossoriais, estratégia que possui claras implicações sobre sua fisiologia térmica, pois esses organismos sofrem as restrições dos ambientes subterrâneos para sua termorregulação (Costa & Garcia, 2019; Martins & Molina, 2008). Por serem animais ectotérmicos, seus padrões de atividade são altamente influenciados por fatores abióticos, especificamente pelas variações de temperatura e umidade (Torres, 2012; Vanzolini, 1992). Sendo assim, o hábito fossorial pode ser um dos principais determinantes que levaram às variações de tamanhos de áreas de distribuição geográfica e amplitude do nicho climático dentro do grupo, uma vez que, a fossorialidade está diretamente relacionada à estratégias de locomoção, alimentação, reprodução e outros aspectos ecológicos (Guerrero, 2012).

Particularmente, o tamanho corporal é uma variável importante para explicar os padrões de evolução das áreas de distribuição, pois é fundamental na determinação da fisiologia térmica e ecologia das espécies (Böhm et al., 2017; Vieira & Diniz-Filho, 2000). Ainda, o tamanho corporal possui importantes implicações quanto às taxas de diversificação e extinção ao longo do tempo evolutivo (Bertelsmeier et al., 2013; Meiri,

2008; Kozak & Wiens, 2010), e estas taxas também irão influenciar a área de distribuição ocupada pelas espécies (Pie et al., 2017). Espécies de anfisbênias são caracterizadas por uma ampla variação de tamanhos corporais, e enquanto algumas possuem ampla distribuição, outras apresentam distribuição extremamente restrita (Colli et al., 2016). Além disso, em termos de ocupação do ambiente local, elas podem ocorrer em condições ambientais diversas, seja em pequenas manchas de solos arenosos, em campos sujos com gramíneas, áreas com folhiço, terra com muito material orgânico e até mesmo pastagens (Costa et al., 2015; Barros-Filho, 1996; Ribeiro et al., 2009).

De forma geral, quanto maior a especialização fisiológica de determinada espécie, seja ela alimentar, reprodutiva ou em termos de nicho climático, maiores serão suas restrições energéticas relacionadas ao tamanho do corpo (Brown, 1997; Brown & Maurer, 1989; Varzinczak et al., 2019, 2020). Portanto, considerando estes fatores, espécies de tamanho corporal pequeno tendem a possuir baixa capacidade de dispersão, uma distribuição geográfica mais restrita e, consequentemente, nichos climáticos de menor amplitude (Harcourt, 2006; Vieira & Diniz-Filho, 2000).

Investigar os padrões de evolução das áreas de distribuição das espécies sob uma perspectiva filogenética e morfológica é fundamental para que seja possível obter uma melhor compreensão dos padrões que fundamentam a distribuição dos organismos no espaço e no tempo (Brown et al., 1996; Lester et al, 2007; Lloyd et al, 2003; Moore et al., 2018; Willis, 1922). Neste projeto, utilizamos como organismos modelo as espécies descritas do gênero *Amphisbaena* e *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenidae), popularmente conhecidas como cobras-de-duas-cabeças. Investigamos os determinantes dos tamanhos de suas áreas de distribuição (*range size*) bem como das amplitudes de seus nichos climáticos utilizando uma perspectiva filogeneticamente informada. Especificamente, avaliamos as correlações entre os seus tamanhos corporais e de outros dados morfológicos potencialmente associados à capacidade de dispersão das espécies, e os tamanhos das áreas de distribuição das espécies do gênero, bem como a amplitude dos seus nichos climáticos.

Considerando as restrições energéticas relacionadas ao tamanho do corpo, e dada a influência de tais variáveis em diversas características biológicas e ecológicas importantes para a determinação biogeográfica do tamanho da área de distribuição, nossa primeira hipótese é que espécies de menor tamanho corporal tenderão a apresentar áreas de distribuição geográfica mais restritas e nichos climáticos de menor amplitude, e vice-versa para espécies de maior tamanho corporal. Além disso, tendo em vista a

importância de determinados aspectos morfológicos, como formato da cabeça e da cauda, que podem influenciar as escolhas de habitat em espécies fossoriais com as *Amphisbaena*, nossa segunda hipótese é que tais características também serão importantes determinantes da variação nos tamanhos das áreas de distribuição e nicho climático no grupo.

2. Material e métodos

2.1 Compilação e construção da base de dados

O número de espécies descritas do gênero *Amphisbaena* e *Leposternon*, bem como seus nomes válidos e sinonímias foram baseados na plataforma Reptile DataBase (Uetz et al., 2020), juntamente com artigos de novas descrições publicadas nos últimos anos. Como ponto de partida para a criação de uma base de dados de ocorrência para as espécies de ambos os gêneros, utilizamos a compilação previamente realizada por Colli et al. (2016). Desta forma, compilamos de fontes originais (artigos publicados), todos os pontos de ocorrência encontrados para complementar esta base de dados. Obtivemos 1.444 registros de ocorrência georreferenciados (Figura 1) para 103 espécies do gênero *Amphisbaena* e 11 espécies do gênero *Leposternon*, totalizando 114 espécies. Destas, apenas *Amphisbaena elbakyanae*, descrita em março de 2021 não se encontra no Reptile DataBase.

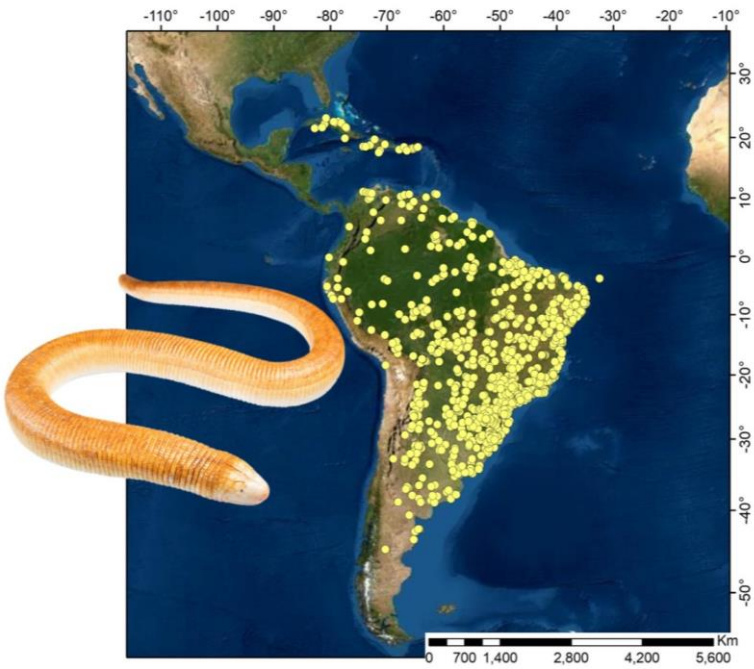


Fig. 1. Pontos georreferenciados (n = 1.444) representando, de forma geral, a distribuição geográfica das 114 espécies de *Amphisbaena* e *Leposternon* presentes neste estudo. (Foto de *Amphisbaena alba*, direitos autorais Herping Tropical).

O gênero *Leposternon* foi incluído nas análises pois, apesar de atualmente não estar sinonimizado com *Amphisbaena (*,& Vieites 2009), as evidências moleculares e morfológicas disponíveis até o momento indicam que ele está totalmente contido em *Amphisbaena*, tornando este último gênero parafilético (Almeida et al., 2016; Almeida & Dal Vechio, 2016; Barros-Filho et al., 2019., Colli et al., 2017; Dal Vechio et al., 2016; Filogonio et al., 2009; Longrich et al., 2015; Macey et al., 2014; Ribeiro et al., 2015; Ribeiro, Silveira & Santos-Jr, 2018; Ribeiro et al., 2008; Ribeiro, Gomides & Costa, 2020; Ribeiro, et al., 2019; Teixeira Jr et al., 2019;Teixeira Jr., Dal Vechio & Rodrigues 2016).

Desta forma, para que pudéssemos realizar as análises utilizando um grupo monofilético, era obrigatória a inclusão de *Leposternon*. Levando isto em consideração, neste trabalho, daqui em diante utilizaremos o nome "*Amphisbaena*" para nos referir ao conjunto de espécies de *Amphisbaena* e *Leposternon*.

Além disso, compilamos também dados do formato da cabeça (*head shape* - HS), apresentado em três categorias (arredondada, quilhada e formato de pá); e formato da cauda (*tail shape* - TS), também com três categorias (redonda, quilhada e tuberosa) (Ribeiro, et al., 2019; Mott, et al 2008a; Mott, et al., 2008b; Mott & Vieites, 2009; Navega-Gonçalves, et al., 2019). Dados para apenas três espécies não foram encontrados na literatura, sendo *A. polygrammica, A. tiaraju* e *A. xera*. Decidimos pela inclusão destes dados, formatos da cabeça e cauda, devido à suposta relação com a seleção de habitat e capacidade de enterramento e locomoção das espécies. Desta forma, tais características possuem potencial de influenciar diretamente nos tamanhos das áreas de distribuição e nicho climático ocupado pelas espécies, à medida que tais parâmetros ecológicos (i.e., seleção de habitat, capacidade de enterramento e locomoção) estariam também relacionados ao potencial de dispersão das espécies. Foram incluídos também os maiores valores descritos na literatura para comprimento rostro-cloacal (CRC) e diâmetro do corpo (D) para cada espécie. Para esta última variável, quando não disponível na literatura, utilizamos a largura da cabeça como substituto (Material suplementar, Tabela 1).

Das 114 espécies utilizadas, não foi possível encontrar na literatura dados de diâmetro para 19 espécies. Desta forma, estimamos estes dados faltantes de diâmetro com base nos valores de CRC usando um modelo linear generalizado (GLM) no pacote `Gamlss` (Stasinopoulos & Rigby, 2007). Este modelo é uma generalização da regressão linear que permite com que as variáveis dependentes e independentes

assumam diferentes tipos de distribuição estatística. Para construir o melhor GLM possível, nós investigamos o melhor ajuste dos nossos dados à diferentes distribuições estatísticas utilizando o pacote `fitdistrplus` (Delignette-Muller & Dutang, 2015), através de gráficos de distribuições teóricas e de seleção de modelos de *goodness-of-fit* utilizando AIC (*Akaike Information Criteria*). Assim, para estimar os dados faltantes (NA) de D utilizamos a função *predict* em um GLM entre os valores de CRC e D para todas as espécies que possuíamos ambos os dados, com base nos dados de CRC das 19 espécies em questão. Consideramos que tal estratégia para completar os dados faltantes foi necessária pois as medidas corporais podem representar características biológicas distintas na determinação dos tamanhos das áreas de distribuição, uma vez que diferentes condições associadas ao "tamanho do corpo" podem estar relacionadas à capacidade de dispersão. Nas etapas descritas acima, e nas seções que se seguem, todas as análises foram realizadas no ambiente estatístico R (R Core Team, 2019), exceto quando explicitamente indicado.

2.2 Modelagem preditiva

Para obtenção dos mapas de modelagem preditiva (i.e., adequabilidade ambiental, ou modelagem de nicho) das espécies de *Amphisbaena*, usamos dados bioclimáticos de temperatura e precipitação das 19 variáveis ambientais disponíveis no banco de dados WorldClim v2 (Fick & Hijmans, 2017) (http://www.worldclim.org), devido ao fato de muitas espécies no nosso banco de dados possuírem poucos pontos de ocorrência utilizamos a resolução do raster de aproximadamente 1km². Para eliminar as variáveis colineares utilizamos o cálculo de VIF (*variance inflation factor*), onde é usado uma medida de proporção na qual a variância de um coeficiente de regressão é inflacionada pela presença de outra variável explicativa. Ou seja, para o cálculo de VIF os valores baixos (0 a 5) indicam a ausência de multicolinearidade, enquanto valores mais altos (>5) tendem a indicar uma alta colinearidade, e tais variáveis com valores altos devem ser removidas (Bruce & Bruce, 2017; Gareth et al., 2014; Gujarati & Poter, 2011). Aqui, utilizamos VIF>3 como o valor de corte (Zuur, Leno & Elphick, 2010), restando nove variáveis, sendo elas: Bio2- Temperatura diurna média; Bio3- Isotermalidade; Bio8- Temperatura média do trimestre mais chuvoso; Bio9- Temperatura média do trimestre mais seco; Bio13- Precipitação do mês mais chuvoso; Bio14- Precipitação do mês mais seco; Bio15- Sazonalidade de precipitação; Bio18- Precipitação do trimestre mais quente; Bio19- Precipitação do trimestre mais frio.

Para rodar as análises de modelagem foram necessárias duas etapas. A primeira consistiu em separar todas as espécies com menos de cinco pontos de ocorrência, para as quais utilizamos o software QGIS 3.12.1 para delimitar um buffer de 10 km ao redor de cada ponto. Dentro de cada um destes buffers foram extraídos dez pontos aleatórios, que foram utilizados para a realização das modelagens, seguindo metodologias semelhantes de outras estimativas realizadas para vertebrados terrestres (Colli et al., 2016; Silva et al., 2014; Vollering et al., 2019).

Para a segunda etapa, em ambiente R (R Core Team, 2019) criamos mapas de adequabilidade climática (Material suplementar, Figura 1) para todas as espécies utilizando os pacotes `raster` (Hijmans, 2020) e `dismo` (Hijmans et al., 2017) sob o modelo Maxent v3.4.1 (Phillips et al., 2017). Tal método possui bom desempenho quando são utilizados poucos pontos de ocorrência (Elith et al., 2011) sendo capaz de produzir estimativas mais robustas para as nossas análises, uma vez que o banco de dados possui um número grande de espécies com poucos pontos de ocorrência (Phillips et., 2017; Phillips & Dudík, 2008). Desta forma, ele se torna também um método eficiente para a construção e comparação de um conjunto de dados de mais de uma centena de espécies.

Os modelos foram avaliados mediante as curvas características de operação (ROC), que são baseadas no cálculo de área sob a curva (AUC). Os valores de AUC variam de 0 a 1, sendo 1 o modelo perfeito, e valores menores ou igual a 0,5 as piores previsões (Elith et al, 2006; Fielding & Bell, 1997; Phillips et al., 2017; Phillips & Dudík, 2008).

2.3 Estimativas de área de distribuição com base em adequabilidade ambiental

Para visualizar distribuições mais realistas de adequabilidade ambiental ocupadas por cada espécie, nós utilizamos pacote `raster` (Hijmans, 2020) para transformar os mapas de adequabilidade em mapas binários (presença X ausência) utilizando o limiar *Minimum Training Presence* (Phillips et al., 2017). Este permite ser interpretado como uma estimativa da adequabilidade ambiental mínima necessária para a ocorrência das espécies (Pearson et al., 2007), onde usamos 50% de probabilidade de ocorrência. Este limiar foi adotado empiricamente, pois muitas espécies ficariam com probabilidades de ocorrência baixíssimas se esta porcentagem fosse igual ou maior que 70%. Muitas projeções, mesmo com alta probabilidade, são pouco realistas do ponto de

vista biogeográfico. Desta forma, todos os mapas binários foram recortados no software QGIS 3.12.1 utilizando máscaras em formato *shapefile* desenhadas de forma a excluir áreas pouco realistas, de acordo com a distribuição empírica de cada espécie com base em suas coordenadas (Material suplementar, Figura 1). De forma geral, tal estratégia foi adotada, por exemplo, para excluir estimativas de ocorrência continentais das espécies de ilhas (e vice-versa), assim como estimativas altamente alopátricas ou biogeograficamente inesperadas (e.g., áreas trans-Andes para espécies com pontos de ocorrência exclusivamente cis-andinos; áreas com grandes lacunas de distribuição e sem pontos de ocorrência nas estimativas após as lacunas, etc).

Finalmente, tais estimativas precisaram ser transformadas em áreas geográficas efetivamente ocupadas pelas espécies. Para tanto, utilizando o pacote `raster` Hijmans, 2020), para calcular a área baseada em adequabilidade ambiental (AAA) dos mapas binários recortados (Material suplementar, Tabela 1). Com isso obtivemos os valores dos pixels de presença, os quais foram multiplicados por quatro, que é a resolução dos raster de cada mapa, gerando assim um valor de área de distribuição (*range size*) para cada espécie em Km².

2.4 Estimativas de área de distribuição geográfica observada

Para inferir o tamanho da área de distribuição geográfica de cada uma das espécies com base nos pontos observados de amostragem geográfica, usamos estimativas da área circular (CA), com raios circulares de 10 km ao redor de cada ponto georreferenciado (longitude/latitude) conhecido para cada uma das espécies. Nós calculamos a área total (em Km^2) de distribuição de cada espécie (de agora em diante referida como CA10), ou seja, cada círculo representa uma área de ocorrência de aproximadamente 314 km^2, e as áreas de sobreposição entre os círculos são somadas e incluídas apenas uma vez. A soma de todos os círculos representa o total de área coberta por cada espécie (Material suplementar, Tabela 1). Para realizar as análises estatísticas, nós padronizamos os valores de CA10, e a área foi expressa como a área relativa à área de um círculo, ou seja, o número de áreas circulares cobertas (Hijmans & Spooner, 2001). Para estes cálculos foram usados os pacotes `dismo`(Hijmans et al., 2017) e `rgeos` (Bivand et al., 2020).

Alguns motivos nos levaram a adotar esta estratégia baseada nos dados empíricos de observações de ocorrência geográfica, como opção complementar e permitindo a comparação com os resultados obtidos utilizando as áreas estimadas

através das análises de adequabilidade ambiental: 1) a relação entre variáveis climáticas e a distribuição de espécies de Squamata, de lagartos em particular, é razoavelmente bem conhecida (Pie et al., 2017; Mesquita et al., 2016), porém pouquíssimo investigada em Amphisbaenia. O hábito fossorial das espécies de anfisbênias faz com que a utilização de variáveis climáticas para modelar suas distribuições seja um potencial alvo de críticas, dado que tais variáveis não representam o ambiente subterrâneo que as mesmas utilizam estabelecer os primeiros parâmetros e construir evidências para comparações em escala macroecológica destas variáveis climáticas e da distribuição empírica das *Amphisbaena* é necessário para que o problema descrito em (1) seja resolvido, e acreditamos que nossas estimativas estão dando os primeiros passos na direção de suprir estes déficits de conhecimento.

2.5 Estimativas de amplitude de nicho climático

Para calcular as amplitudes dos nichos climáticos (ANC) das espécies de *Amphisbaena* (Material suplementar, Tabela 1) usamos a abordagem de Castro-Insua et al. (2018), Gómes-Rodriguez et al. (2015) e Moore et al. (2018) como proposto por Varzinczak et al. (2020). Com base nas coordenadas geográficas de cada registro, extraímos dados climáticos para cada espécie do banco de dados WorldClim v2, com resolução de aproximadamente 1km² (Fick & Hijmans, 2017; Hijmans et al., 2005) (http://www.worldclim.org), utilizando o pacote `raster` (Hijmans, 2020). Foram extraídas variações máximas e mínimas dos gradientes de temperatura e precipitação para quatro variáveis bioclimáticas, BIO5 - Temperatura máxima do mês mais quente, BIO6 - Temperatura mínima do mês mais frio, BIO16 - Precipitação do trimestre mais chuvoso e BIO17 - Precipitação do trimestre mais seco (Castro-Insua et al., 2018).

Utilizamos a multiplicação para as quatro variáveis em conjunto, para assim determinar a amplitude do nicho. As variáveis bioclimáticas foram padronizadas considerando seus intervalos (Rg, máximo - mínimo) para cada uma das espécies e em comparação entre todas aquelas presentes no conjunto de dados de forma a gerar um índice e amplitude de nicho climático, conforme a seguinte equação:

$$Rg_i = [Rg_i - \min(Rg_i{:}Rg_j)] \,/\, [\max(Rg_i{:}Rg_j) - \min(Rg_i{:}Rg_j)]$$

O i representa o valor para cada espécie no conjunto total de espécies j, e max(Rgi:Rgj) e min(Rgi:Rgj) são os valores máximos e valores mínimos para cada variável de j espécies, respectivamente. Por fim, calculamos a amplitude do nicho climático para as espécies como o produto dos valores padronizados entre as quatro

variáveis bioclimáticas. Tal índice, então, varia de 0 a 1 representando, respectivamente, estimativas mais baixas ou mais baixas de amplitude de nicho climático (Castro-Insua et al., 2018; Gómes-Rodriguez et al., 2015; Varzinczak et al., 2020).

2.6 Análises filogenéticas e imputação filogenética

Para contornar o fato de que não existe nenhuma filogenia de *Amphisbaena* que contemple todas as espécies descritas atualmente (Ribeiro et al., 2019; Teixeira-Jr et al., 2019), e de que não há como gerar uma árvore filogenética completa com dados genéticos de todas as espécies para as quais possuímos dados de distribuição e morfometria, utilizamos uma abordagem de imputação filogenética (Penone et al., 2014; Swenson, 2014). Para tanto, reunimos todas as sequências nucleotídicas disponíveis na plataforma GenBank, para todos os indivíduos do gênero *Amphisbaena* e *Leposternon*. Apenas espécies nosso banco de dados taxonômico foram incluídas na matriz molecular.

Das 114 espécies utilizadas neste estudo, não foram identificados dados de nucleotídeos para 55 espécies. Para as demais 59 espécies, 13 regiões possuíam sequencias de ao menos duas espécies, possibilitando a inclusão em um alinhamento múltiplo (Material suplementar, Tabela 2). Com as sequências genéticas disponíveis para as espécies, nós criamos "superindivíduos" para representar cada espécie, utilizando todos os genes disponíveis para cada uma das espécies (Pyron & Wiens, 2011). As sequências foram alinhadas utilizando o algoritmo MUSCLE disponível no software MEGA v10.1 (https://www.megasoftware.net/). Os genes que entraram no alinhamento final foram BDNF, RAG1, C-Mos, R35, ND2, ND4, COI, HOMEOBOX, HOXA13, OPN1SW, RH2 e RNAs de subunidades longa e curta 12S e 16S. Por fim, geramos uma supermatrix (Queiroz & Gatesy, 2007), método que consiste na concatenação, combinando os dados de alinhamento das sequencias de vários genes em um único alinhamento. A concatenação, então, gera um único alinhamento múltiplo, que foi gerado utilizando o software AMAS (Borowiec, 2016).

Assim, para que, fosse possível utilizar uma hipótese filogenética taxonomicamente completa nas análises estatísticas subsequentes, utilizamos uma estratégia de imputação taxonômica na filogenia (Chang et al., 2019; Jardim, 2018; Jetz et al., 2012). Para essa análise utilizamos o software MrBayes v3.2.7, um programa que se utiliza de inferência Bayesiana (Huelsenbeck & Ronquist, 2001), permitindo a inserção de espécies com e sem dados genéticos em uma árvore. Este método consiste

em duas etapas, primeiro em ambiente R (R Core Team, 2019) utilizamos o pacote `pastis` (Thomas et al., 2013), usando uma lista em formato csv contendo todos os táxons (as 114 espécies de *Amphisbaena* e *Leposternon*), a supermatrix genética (alinhamento), e uma arvore de restrição. A árvore de restrição usada foi construída utilizando uma análise de máxima verossimilhança (ML) implementada no software RAXML v8.2.12 (Stamatakis, 2014; Stamatakis et al., 2008) disponível no CIPRES Science Gateway (Miller et al., 2010). Nesta análise, realizamos 1,000 inferências de *bootstrap* rápidas, seguida de uma busca completa de máxima verossimilhança, particionando os dados de acordo com os 13 genes (Material suplementar, Figura 3). Resumindo, o PASTIS produz arquivos de entrada para que fosse possível executar a imputação filogenética no MrBayes. Esta análise é usada para a produção de uma distribuição *a posteriori* de árvores filogenéticas cuja parte dos dados genéticos são ausentes, permitindo assim a inserção destas espécies sem dados genéticos em inferências estatísticas subsequentes (Thomas et al., 2013). Em linhas gerais, durante a análise Bayesiana, as relações filogenéticas conhecidas estabelecidas pela árvore de restrição são mantidas, e as outras espécies são taxonomicamente imputadas. No nosso caso, como todas as espécies pertenciam ao mesmo gênero, esta estratégia basicamente criou uma distribuição estatisticamente consistente de hipóteses filogenéticas completas que pudessem ser utilizadas em análises de sinal filogenético e regressões filogenéticas.

2.7 Análise de dados

De modo a garantir a redução da assimetria e o ajuste de dados discrepantes, transformamos todas as variáveis dependentes utilizando uma escala logarítmica (log). Uma das principais razões para se usar métodos estatísticos baseados em filogenia é a grande tendência de espécies relacionadas evolutivamente possuírem atributos biológicos semelhantes. Desta forma, a busca por sinal filogenético (Blomberg et al., 2003) em atributos biológicos é um dos primeiros passos para que sejamos capazes de realizar inferências lineares acerca de adaptações biológicas de forma a controlar e corrigir estatisticamente a autocorrelação evolutiva entre as espécies.

Assim, testamos a presença de sinal filogenético nos dados contínuos utilizando a métrica K de Blomberg, testando sua significância com 1,000 permutações dos dados originais (Blomberg et al., 2003), conforme implementado no pacote `phytools` na função phylosig (Revell, 2012). Para os dados categóricos representando a presença ou ausência dos atributos utilizamos a métrica D (Fritz et al., 2009) e a função phylo.D no

pacote caper (Orme et al. 2018). Os testes de sinal filogenético de CRC, D, HS, TS, AAA, ANC e CA10 (Material suplementar, Figura 2) foram realizados utilizando uma amostra aleatória de 100 filogenias obtidas da distribuição *a posteriori* da análise de imputação filogenética realizada no MrBayes.

Assim, utilizando o pacote `caper` (Orme et al.,2018) geramos uma distribuição de valores de K e D calculados para cada hipótese filogenética. Os valores estimados pelas métricas K e D e seus respectivos valores de *p* para cada atributo indicam se espécies evolutivamente próximas tendem a apresentar atributos mais semelhantes, e se análises que controlam para tal situação se fazem necessárias em inferências estatísticas.

Para testar a influência de CRC, D, HS e TS, na área de distribuição geográfica (CA10), amplitude de área baseada em adequabilidade ambiental (AAA) e as estimativas de amplitude dos nichos climáticos (ANC), utilizamos modelos lineares. A escolha de modelos lineares se deu pela falta de autocorrelação filogenética nos resíduos do modelo global incorporando as sete variáveis e testado com o índice I de Moran (I = 0.01, p = 0.37) no pacote `ape` (Paradis et al., 2004). Desta forma, a utilização de regressões filogenéticas (i.e., excluindo o sinal filogenético de acordo com as relações de proximidade evolutiva) não se fizeram necessárias (Revell, 2012).

Para testar a influência das variáveis sobre o tamanho de distribuição geográfica, criamos uma série de modelos lineares que representam hipóteses complementares da influência única, aditiva ou em interação entre estas variáveis. Para cada modelo, calculamos seu valor de coeficiente de explicação (r^2), AIC, ΔAIC e também seu peso. Subsequentemente, realizamos uma seleção de modelos com base na teoria da informação, selecionando como melhor modelo aquele com menor valor de AIC e ΔAIC > 2 em relação aos modelos menos parcimoniosos e também o peso de cada modelo, o qual representa uma estimativa de probabilidade de ser o modelo ideal dentre todos os outros incluídos na análise (Burham & Anderson, 2002). Realizamos as etapas de seleção de modelos no pacote `MuMIn` (Barton, 2020).

Ultimamos o pacote `ggplot2` (Wickham, 2016) para as observações da distribuição acerca das variáveis de ocorrência CA10, AAA e ANC. Também analisamos as relações lineares entre as variáveis de ocorrência (CA10, AAA, ANC) com as medidas morfométricas (CRC e D). Apenas para observações de tendências, realizamos uma correlação entre CRC e D utilizando o índice de correlação de Pearson.

3. Resultados

Compilamos 1.444 registros georreferenciados das 114 espécies atualmente reconhecidas para os gêneros *Amphisbaena* e *Leposternon*. Estes compreendiam espécies predominantemente de florestas úmidas (Amazônia e Mata Atlântica), regiões abertas (Campos andinos, Caatinga, Cerrado e Gran Chaco), e regiões que compreendem uma mistura desses dois principais tipos de ecorregiões situadas nos arquipélagos das ilhas do mar do Caribe (Cuba, Haiti, República Dominicana, Porto Rico, Ilhas Virgens Britânica, Ilhas Virgens Americanas, Trindade e Tabago e pequenas ilhotas anexas).

A distribuição do número de registros para as diferentes espécies está longe de ser uniforme. As espécies com maior quantidade de registros são *Amphisbaena alba* com 173 pontos, representando (14,46%) das ocorrências, *A. kingii* com 138 pontos (11,53%), *Leposternon microcephalum* com 130 pontos (10,86%), *A. pretrei* com 102 pontos (8,52%), *A. darwinii* com 90 pontos (7,52%), *A. vermicularis* com 74 pontos (6,18%), *A. mertensii* com 69 pontos (5,76%), *A. prunicolor* com 64 pontos (5,35%), *A. fuliginosa* com 63 pontos (5,26%), *A. roberti* com 37 pontos (3,09%), *L. polystegum* com 32 pontos (2,67%), *L. infraorbitale* e *A. acangoaba*, cada uma com 31 pontos (2,59%).

Das 114 espécies, 76 apresentaram menos de cinco pontos de ocorrência, sendo 41 com apenas um ponto (Tabela 1). Destas, 24 foram encontradas em território brasileiro. Da soma total de espécies, 16 são registros de espécies insulares, endêmicas de ilhas. As espécies de ilhas variaram em sua quantidade de pontos disponíveis, sendo 14 espécies com menos de 5 pontos de ocorrência.

Tabela 1. Espécies de anfisbênias neotropicais conhecidas apenas de sua única localidade tipo.

Espécies	Estado	Cidade
Amphisbaena absaberi	Mato Grosso	Cáceres
Amphisbaena acrobeles	Tocantins	Ponte alta do Tocantins
Amphisbaena albocingulata	Paraguai	Assunção-Provincia central
Amphisbaena arda	Bahia	Barra
Amphisbaena arenaria	Bahia	Jeremoabo
Amphisbaena bakeri	Porto Rico	Ilha de Mona
Amphisbaena barbouri	Cuba	Bahia de Cochinos
Amphisbaena brevis	Mato Grosso	Chapada dos Guimarães
Amphisbaena caetitensis	Bahia	Caetité
Amphisbaena carlgansi	Cuba	Granma
Amphisbaena cegei	Bolivia	Santa Cruz-Flórida-Pampagrande
Amphisbaena citriesendi	Peru	Piura
Amphisbaena crisae	Mato Grosso	Sinop
Amphisbaena filiformis	Tocantins	Babaçulândia
Amphisbaena gonavensis	Haiti	Ilha de la Gonave-Pointe-á-Raquette
Amphisbaena gracilis	Venezuela	Bolivar
Amphisbaena hoogmoedi	Pará	Jacareacanga-Rio Teles Pires
Amphisbaena innocens	Haiti	Grande Enseada
Amphisbaena kiriri	Bahia	Campo Formoso
Amphisbaena leali	Haiti	Pestel
Amphisbaena leucocephala	Bahia	Itabuna
Amphisbaena littoralis	Rio Grande do Norte	Guamaré
Amphisbaena longinqua	Bahia	Piatã
Amphisbaena maranhensis	Maranhão	Loreto
Amphisbaena mebengokre	Goiás	Arenópolis
Amphisbaena metallurga	Minas Gerais	Conceição do Mato Dentro
Amphisbaena mongoyo	Bahia	Vitória da Conquista
Amphisbaena myersi	Suriname	Jodensavanne
Amphisbaena pericensis	Peru	Cajamarca
Amphisbaena persephone	Bahia	Jaborandi
Amphisbaena plumbea	Argentina	Mendoza
Amphisbaena polygrammica	Peru	Chunchuyacu
Amphisbaena rozei	Venezuela	Narcente do rio Cafio Majugua
Amphisbaena sanctaeritae	São Paulo	Santa Rita do Passa Quatro
Amphisbaena schmidti	Porto Rico	Isabela
Amphisbaena spurelli	Panamá	Chocó, Andagoya
Amphisbaena stejnegeri	Guiana	Costa do Rio Demerar
Amphisbaena tragorrhectesz	Pará	Oriximiná
Amphisbaena xera	Porto Rico	Ilha Caja de Muertos
Leposternon cerradensis	Goiás	Aporé-Usina Hidrelétrica Espora
Leposternon bagual	Argentina	Formosa-Reserva Ecológica El Bagual

Como esperado segundo nossas análises para estimativa de dados faltantes de D, a relação entre as medidas corporais de comprimento (CRC) e diâmetro (D) não são exatamente lineares, mas apresentam alto valor explicativo, com r = 0.8 (Figura 2).

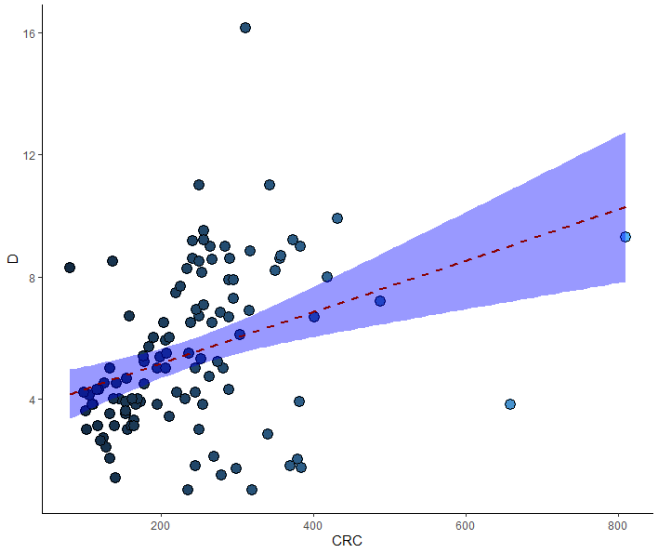


Fig. 2. Relação entre as medidas de diâmetro (D) com comprimento rostro-cloacal (CRC) das anfisbênias neotropicais.

O teste de sinal filogenético não indicou efeitos importantes para nenhuma das variáveis; tamanho da área de distribuição (CA10, D = 0.05, p = 0.88), amplitude de nicho climático (ANC, D = 0.20, p = 0.04), área baseada em adequabilidade ambiental (AAA, D= 21, p = 0.06), diâmetro (D, D = 0.05, p = 0.94), comprimento rostro-cloacal (CRC, D = 0.11, p = 0.46), cabeça quilhada (KH, D = 0.17, p = 0.25), cabeça arredondada (RH, D = 0.16, p = 0.12), cabeça em formato de pá (SH, D = 0.11, p = 0.43), cauda quilhada (KT, D = 0.13, p = 0.27), cauda arredondada (RT, D = 0.18, p = 0.07) e cauda tuberosa (TT, D = 0.34, p = 0.16).

Tais resultados indicam que não há autocorrelação entre espécies filogeneticamente próximas e as variáveis estimadas neste estudo. Mesmo usando diversas hipóteses filogenéticas distintas provenientes da distribuição gerada pela imputação filogenética (Material suplementar, Figura 3). Desta forma, não há efeito de correlações filogenéticas das características ancestrais, indicando que explicações adaptativas, como as indicadas a seguir acerca das relações entre as variáveis corporais e nossas variáveis dependentes (estimativas de área de distribuição e amplitude de nicho climático) são factíveis de um ponto de vista ecológico e evolutivo. Assim, foram realizadas três análises de modelos lineares considerando as quatro variáveis independentes (Tabelas 2, 3 e 4): a primeira sobre a influência na área de distribuição

(CA10), a segunda sobre as áreas geográficas estimadas pela adequação ambiental (AAA), e a terceira sobre as estimativas de amplitude de nicho climático (ANC).

Os padrões da área de distribuição indicaram uma influência importante para todas as variáveis (CRC, D, HS e TS). O melhor modelo que explicou a variação no tamanho de distribuição geográfica representada pelo CA10 foi aquele que incorporou uma a interação entre todas as variáveis (Tabela 2). Esse modelo apresentou o menor valor de AIC (995.3) bem como maior peso (~1.000), explicando cerca de 52% (r^2 = 0.52) da variação no tamanho de distribuição geográfica. Desta forma, o melhor modelo selecionado incorpora a influência interativa tanto para as medidas de tamanho corporal CRC e D, bem como para sua morfologia HS, TS.

Tabela 2. Resultados do modelo global de influência única, aditiva ou de interação entre as variáveis CRC, D, HS e TS na explicação do tamanho da área de distribuição CA10 das anfisbênias neotropicais. Os modelos são apresentados por ordem de importância (melhor modelo para pior) de cada modelo testado.

Modelos	**r^2**	**p-value**	**AIC**	ΔAIC	**Peso**
(CA10~CRC*D*HS*TS)	0.5177	<0.0001	995.3	0.00	1.000
(CA10~D+D:CRC)	0.2792	<0.0004	1016.4	21.09	0.000
(CA10~CRC+CRC:D)	0.2148	<0.0005	1026.1	30.84	0.000
(CA10~CRC)	0.181	<0.0001	1029.8	34.52	0.000
(CA10~HS+HS:CRC)	0.2074	<0.0001	1030.8	35.47	0.000
(CA10~CRC+CRC:TS)	0.1815	<0.0001	1032.0	36.74	0.000
(CA10~CRC+CRC:HS)	0.1739	<0.0002	1033.1	37.79	0.000
(CA10~TS+TS:CRC)	0.1689	<0.0001	1036.2	40.88	0.000
(CA10~CRC+D+HS+TS)	0.1693	<0.0002	1037.4	42.09	0.000
(CA10~D)	0.0399	<0.0186	1047.9	52.64	0.000
(CA10~D+D:TS)	0.0356	<0.0722	1050.7	55.43	0.000
(CA10~D+D:HS)	0.0297	<0.0973	1051.4	56.12	0.000
(CA10~1)	0.0000	<0.0000	1051.5	56.19	0.000
(CA10~HS+HS:D)	0.0318	<0.131	1053.6	58.29	0.000
(CA10~HS)	0.0004	<0.3625	1053.7	58.36	0.000
(CA10~TS)	0.0001	<0.3684	1053.7	58.40	0.000
(CA10~TS+TS:D)	0.0001	<0.1917	1054.7	59.42	0.000
(CA10~HS+HS:TS)	-0.0235	<0.7552	1061.2	65.88	0.000

O melhor modelo que explicou a variação no tamanho da área geográfica estimada pela adequabilidade ambiental ES (Tabela 3) foi aquele que incorporou uma ação aditiva entre as variáveis de formato da cauda e cabeça (HS e TS). Esse modelo

apresentou o menor valor de AIC (3076.1) bem como peso bem mais alto que o do segundo melhor modelo (~0.350). Além disso, explicou cerca de 10% (r^2 = 0.1) da variação no tamanho da área de distribuição geográfica baseada na adequabilidade ambiental.

Tabela 3. Resultados do modelo global de influência única, aditiva ou de interação entre as variáveis CRC, D, HS e TS na explicação da área baseada na adequação ambiental AAA. Os modelos são apresentados por ordem de importância (melhor modelo para pior) de cada modelo testado.

Modelos	**r^2**	**p-value**	**AIC**	ΔAIC	**Peso**
(AAA~HS+HS:TS)	0.1001	<0.00789	3076.1	0.00	0.350
(AAA~HS+HS:CRC)	0.0651	<0.03055	3079.2	3.09	0.075
(AAA~CRC+CRC:HS)	0.0398	<0.05865	3079.9	3.73	0.054
(AAA~CRC)	0.0152	<0.1004	3080.5	4.33	0.040
(AAA~1)	0.0000	<0.0000	3081.1	4.98	0.029
(AAA~D+D:CRC)	0.0194	<0.1264	3081.1	4.99	0.029
(AAA~CRC+CRC:D)	0.0114	<0.1961	3082.0	5.89	0.018
(AAA~HS)	0.0107	<0.2033	3082.1	5.96	0.018
(AAA~D)	-0.0073	<0.6742	3083.1	6.90	0.011
(AAA~CRC+D+HS+TS)	0.0358	<0.1281	3084.0	7.86	0.007
(AAA~D+D:HS)	0.0020	<0.3626	3084.3	8.13	0.006
(AAA~CRC+CRC:TS)	0.0007	<0.3836	3084.4	8.27	0.006
(AAA~TS)	-0.0124	<0.7357	3084.8	8.60	0.005
(AAA~D+D:TS)	-0.0213	<0.8866	3086.9	10.76	0.002
(AAA~TS+TS:CRC)	-0.0108	<0.583	3088.1	12.00	0.001
(AAA~HS+HS:D)	-0.0111	<0.5879	3088.2	12.03	0.001
(AAA~TS+TS:D)	-0.0354	<0.9503	3090.9	14.73	0.000
(AAA~CRC*D*HS*TS)	0.0676	<0.1311	3100.1	23.94	0.000

Por fim, o melhor modelo que explicou a variação na amplitude de nicho climático representada pelo ANC (Tabela 4), foi aquele que incorporou uma influência unicamente baseada no formato da cauda (TS). Esse modelo apresentou o menor valor de AIC (385.8) bem como o maior peso (~0.297), explicando cerca de 3% (r^2 = 0.3) da variação das estimativas de amplitude de nicho climático.

Tabela 4. Resultados do modelo global de influência única, aditiva ou de interação entre as variáveis CRC, D, HS e TS na explicação da estimativa de amplitude de nicho climático ANC. Os modelos são apresentados por ordem de importância (melhor modelo para pior) de cada modelo testado.

Modelos	**r^2**	**p-value**	**AIC**	ΔAIC	**Peso**
(ANC~TS)	0.03358	<0.05576	-385.8	0.00	0.297
(ANC~1)	0.0000	<0.0000	-384.1	1.67	0.129
(ANC~TS+TS:CRC)	0.0489	<0.06618	-384.0	1.85	0.118
(ANC~D)	0.0018	<0.2744	-383.2	2.56	0.083
(ANC~CRC)	-0.0022	<0.3888	-382.8	3.02	0.066
(ANC~D+D:TS)	0.0171	<0.1801	-382.7	3.07	0.064
(ANC~CRC+CRC:TS)	0.0144	<0.2055	-382.4	3.40	0.054
(ANC~TS+TS:D)	0.0244	<0.1754	-381.2	4.63	0.029
(ANC~D+D:CRC)	-0.0071	<0.5516	-381.1	4.71	0.028
(ANC~CRC+CRC:D)	-0.0099	<0.643	-380.8	5.02	0.024
(ANC~HS)	-0.0116	<0.7063	-380.6	5.22	0.022
(ANC~HS+HS:D)	0.0185	<0.2204	-380.5	5.33	0.021
(ANC~D+D:HS)	-0.0107	<0.6154	-379.5	6.26	0.013
(ANC~CRC+CRC:HS)	-0.0108	<0.6187	-379.5	6.28	0.013
(ANC~HS+HS:TS)	0.0207	<0.222	-379.5	6.33	0.013
(ANC~CRC+D+HS+TS)	0.0185	<0.2392	-379.2	6.58	0.011
(ANC~HS+HS:CRC)	-0.0076	<0.5329	-377.5	8.33	0.005
(ANC~CRC*D*HS*TS)	0.0042	<0.4409	-357.7	28.14	0.000

Ao observarmos a distribuição das três variáveis dependentes utilizadas neste trabalho (Figura 3), percebemos que as estimativas de área geográfica estimadas pela adequabilidade ambiental (AAA) estão visualmente mais próximas das estimativas de amplitude de nicho climático (ANC), uma vez que são estimativas calculadas de diferentes formas, porém a partir de variáveis climáticas. Por outro lado, ambas diferem um pouco mais das observações de distribuição dos dados para o tamanho da área de distribuição geográfica empírica (CA10).

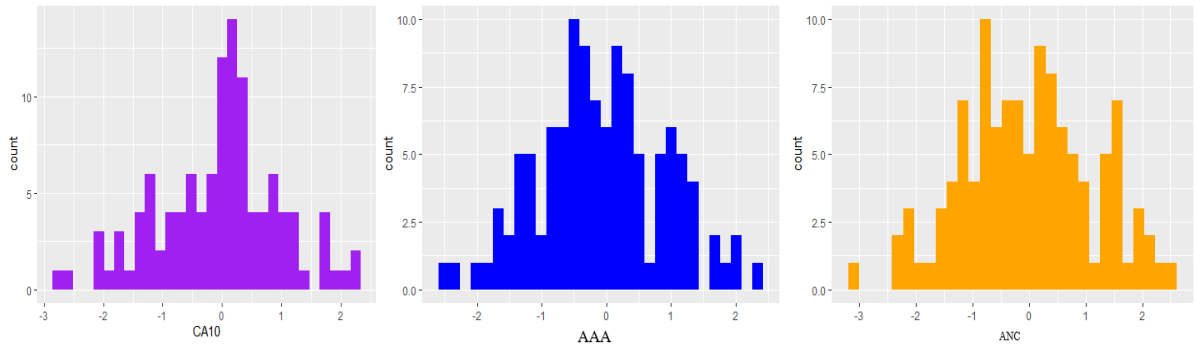


Fig. 3. Histogramas que descrevem a distribuição de cada variável segundo a quantidade de espécies de anfisbênias neotropicais que apresentaram dados em diferentes classes de valores. Tamanho da área de distribuição geográfica (CA10). Tamanho da área baseada em adequabilidade ambiental (AAA). Estimativas de amplitude de nicho climático (ANC).

As análises de padrão de tamanho de área de distribuição geográfica (CA10) e medidas corporais tendenciaram o que já esperávamos, com padrões semelhantes ao encontrado por Colli et al. (2016). Espécies de maior tamanho corporal apresentaram uma tendência a possuir maiores área de distribuição, e espécies menores são mais restritas a pequenas áreas de distribuição (Figura 4).

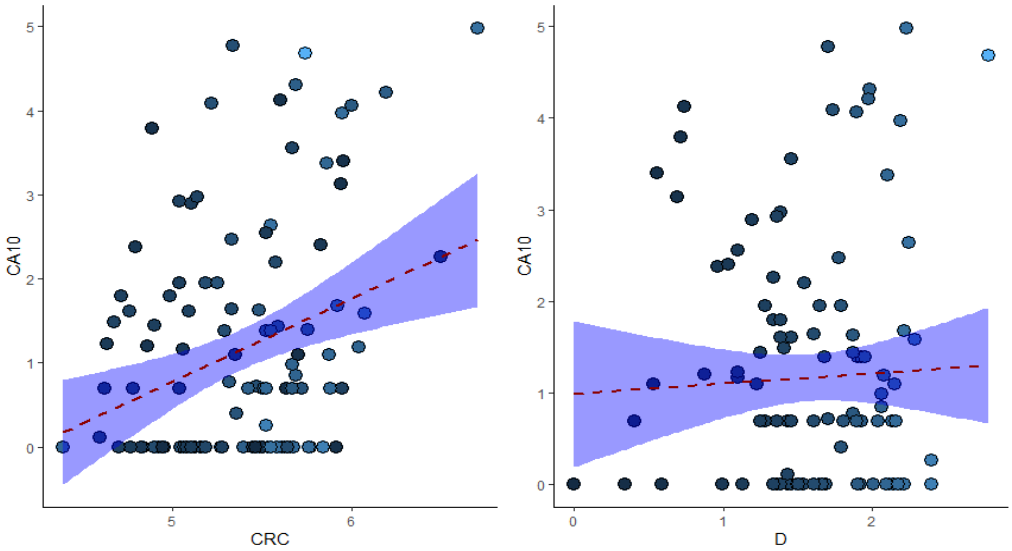


Fig. 4. Relação linear, para efeitos ilustrativos, entre o tamanho da área de distribuição geográfica (CA10) com as medidas de comprimento rostro-cloacal (CRC) e as medidas de diâmetro (D) das anfisbênias neotropicais.

No entanto, para AAA os padrões não foram similares aos mostrados por CA10 (Figura 5), visto que as relações entre as áreas estimadas pela adequabilidade ambiental com os dados de morfometria são muito mais dispersas e sem tendência clara.

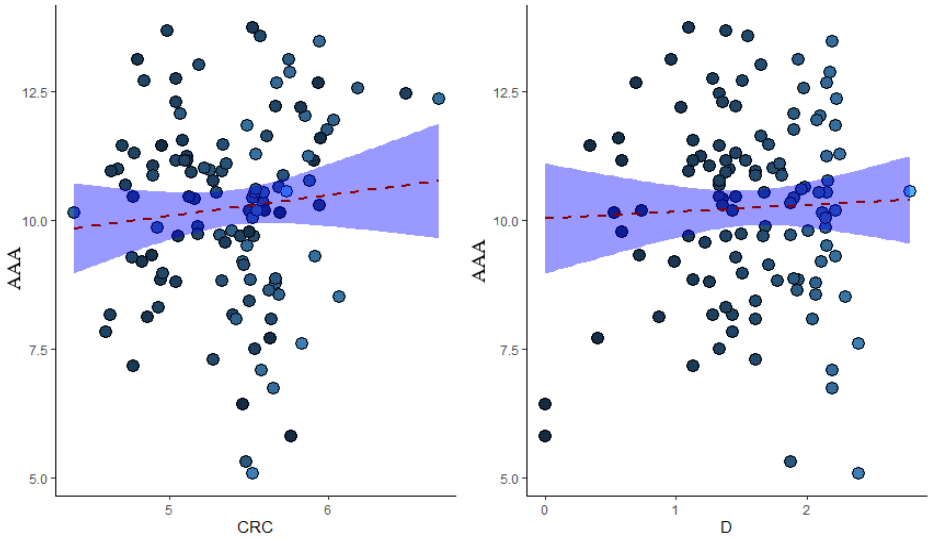


Fig. 5. Relação linear, para efeitos ilustrativos, entre as áreas baseada em adequabilidade ambiental (AAA) com as medidas de comprimento rostro-cloacal (CRC) e as medidas de diâmetro (D) das anfisbênias neotropicais.

O mesmo ocorreu para ANC (Figura 6). A relação entre as amplitudes de nicho climático com os dados morfométricos apresentaram leves tendências negativas, mas também com alta dispersão dos dados.

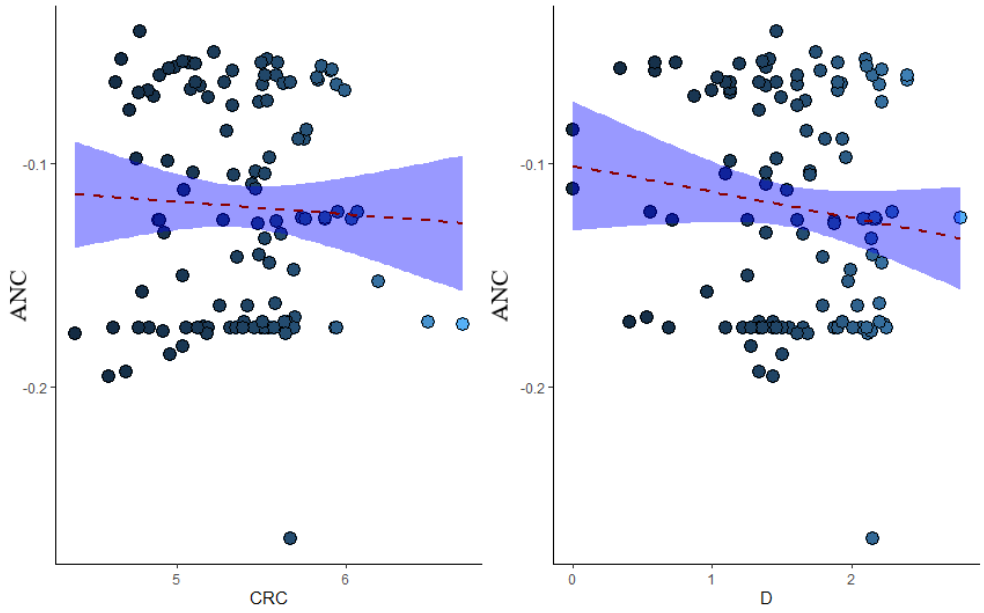


Fig. 6. Relação linear, para efeitos ilustrativos, entre a amplitude de nicho climático (ANC) com as medidas de comprimento rostro-cloacal (CRC) e as medidas de diâmetro (D).

Visivelmente, não existem relações lineares claras entre os valores de AAA e ANC com as duas medidas contínuas de tamanho corporal (CRC e D). A título de exemplo, *A. leeseri* apresenta a maior área AAA (93.665 km²) com 13 pontos de ocorrência, e *A. ridleyi* o menor AAA (160 km²) com 4 pontos de ocorrência, e ambas apresentam o mesmo valor de CRC (250). De toda forma, tudo indica que nossas estimativas são bons representantes da realidade biológica associada à tais dados, visto que, para amplitude de nicho climático, *A. neglecta* apresenta o maior ANC (0.9601) com apenas dois pontos de ocorrência, enquanto *A. hoogmoedi* apresentou o menor ANC (0.7648) com apenas uma ocorrência.

O maior valor padronizado de CA10 (145.883) pertence a espécie de maior CRC, *A. alba* com (810 mm) (Tabela 5). Se compararmos as medidas de D também observamos o mesmo padrão, onde *Leposternon microcephalum* apresenta o maior D (16.17 mm) com o segundo maior CA10 (108.557). Para pequenas medidas e áreas menores temos *A. albocingulata* com o menor CRC (81 mm) e com CA10 de (0.999) e, seguindo a mesma lógica, espécies de menores valores de D, *A. spurelli* e *A. xera* (1.00 mm), representam duas das 43 espécies de menor valor padronizado de CA10 (0.999).

Tabela 5. Resultados representativos dos maiores e menores valores para cada categoria de medidas corporais (CRC e D), área de distribuição (CA10), área baseada em adequabilidade ambiental (AAA) e amplitudes de nicho climático (ANC).

Espécies	**CRC**	**D**	**CA10**	**ANC**	**AAA**	**N coordenadas**
A. alba	810>	9.30	145.883>	0.8419	232488	173>
A. albocingulata	81<	8.30	0.999<	0.8384	25560	1
L. microcephalum	311	16.17>	108.557	0.8830	38892	130
A. xera	236	1.00<	0.999	0.8945	620	1
A. leeseri	250	3.00	12.831	0.9005	936656>	13
A. ridleyi	250	11.00	1.297	0.9413	160<	4
A. neglecta	119	4.30	1.999	0.9601>	80388	2
A. hoogmoedi	291	8.6	0.999	0.7648<	321120	1

> Maiores valores da categoria.
< Menores valores da categoria.

4. Discussão

Os padrões biogeográficos observados atualmente, e inerentes a cada espécie, foram moldados pelas interações de processos ecológicos e evolutivos (Dormann et al., 2012; Pie et al., 2017). Neste trabalho, investigamos os processos associados à evolução das áreas de distribuição e amplitude de nicho climático para *Amphisbaena* sob diferentes perspectivas, e nossos resultados revelam que explicações ecológicas e adaptativas acerca de tais determinantes são mais plausíveis do que um simples cenário de conservantismo filogenético, o que vai de encontro à diversas hipóteses de conservantismo filogenético desta característica para vertebrados (Dormann et al., 2012; Pie et al., 2017; Jablonski & Roy, 2003; Kozak & Wiens, 2006).

A simples presença de sinal filogenético não implica, necessariamente, em indícios de conservantismo filogenético, uma vez que diferentes processos evolutivos podem produzir sinais filogenéticos semelhantes, e processos evolutivos semelhantes podem produzir diferentes sinais filogenéticos (Pie & Meyer, 2017; Revell et al., 2008). As seleções estabilizadoras, fluxo gênico, falta de variações ou restrições genética, são alguns dos diversos processos que podem gerar conservantismo de nicho, dificultando novas adaptações (Kozak & Wiens, 2006; Moore et al., 2018; Wiens & Graham, 2005). Ou seja, muitas variáveis ambientais ou biogeográficas podem gerar restrições aos processos adaptativos de diferentes espécies (Pyron et al., 2015). Em princípio, é esperado que a evolução das áreas de distribuição das espécies, bem como a amplitude de nichos climáticos, não seja apenas determinada pelas variáveis aqui testadas, mas também por uma complexa interação de outros fatores ambientais e evolutivos (Brown et al., 1996; Gaston, 2003). Até que seja possível incorporar avaliações que incluam outras variáveis ecológicas, como estimativas de fluxo gênico ou capacidade de dispersão efetiva, os processos evolutivos e ecológicos aqui identificados fornecem informações importantes para o grupo. Apesar de até o momento não existir uma hipótese filogenética completa para *Amphisbaena*, até que seja possível gerar dados genéticos para todas as espécies descritas, as nossas estimativas são estatisticamente robustas em termos ecológicos e macroevolutivos.

Nossos resultados podem, ao menos parcialmente, serem explicados pelo princípio da potencialização máxima das áreas de distribuição (Vieira & Diniz-Filho, 2000), indicando que a área mínima tende a aumentar conforme o crescimento corporal dos organismos e, portanto, espécies de maior tamanho corporal tendem a apresentar uma maior e mais rápida dispersão quando comparadas à espécies pequenas (Brandle et

al., 2002; Colli et al., 2016; Diniz-Filho & Vieira, 1998; Gaston, Blackburn & Spicer, 1998; Varzinczak et al., 2019, 2020; Vieira & Diniz-Filho, 2000). Neste cenário, a área mínima de distribuição aumenta conforme o tamanho corporal, e quanto maior a espécie maior é sua área de distribuição geográfica, e vice-versa (Peterson, 1999; Wiens, 2004; Wiens & Graham, 2005). Como contextualizado, CA10 é a melhor explicação para estes fatores. Apresentando não só uma forte influência sob todas as variáveis, como melhor explicou as variações dos tamanhos corporais (CRC e D). Por tanto, de forma geral, espécies grandes tendem a procurar áreas com recursos em ambundância, visto que áreas mais estáveis de maiores amplitudes, apresentariam maiores capacidades de recursos.

Fatores como locomoção, reprodução, fecundidade e termorregulação também tem influência sobre a morfologia corporal e, consequentemente, sobre o tamanho das áreas de distribuição e amplitude de seus nichos climáticos (Balestrin & Cappellari, 2011; Varzinczak et al., 2019, 2020; Wiens & Graham, 2005). Espécies maiores tendem a possuir maior inércia térmica, permitindo ao indivíduo uma maior resistência a regimes térmicos extremos por um longo período de tempo (Stevenson, 1985, Gaston, Blackburn & Gregory, 1997). Porém, o efeito contrário ocorre em espécies menores, pois estas tendem a tolerar apenas uma estreita faixa de variações ambientais (Gaston & Blackburn, 1996). O formato da cauda (TS) não tem qualquer relação com a escolha de determinadas variações ambientais. Estando limitadas apenas ao auxilio da locomoção e defesa. No entanto o formato da cabeça poderia ter relações com a escolha de tipos solos o que as levariam ao controle de sua termorregulação, até mesmo sua especiação para determinadas variações climáticas. Uma vez que, espécies com maiores variações climáticas teriam também maiores amplitudes de nichos climáticos, o contrário ocorreria para as espécies com menores variações climáticas, uma vez que estas tendem a tolerar apenas pequenas variações climáticas.

De forma complementar, sob diferentes restrições biogeográficas físicas ou climáticas, o tamanho corporal pode ser considerado um fator que influencia no tamanho da área de distribuição das espécies, novamente associado às suas capacidades e probabilidades de dispersão (Boehning et al., 2006; Fortes & Absalão, 2004; Gaston & Spicer, 1998). Em escalas espaciais mais amplas, tais expectativas indicam que espécies onde a maior parte de sua ocorrência se encontra em locais de clima menos variável e com grandes extensões espaciais (e.g., Amazônia), terão maiores áreas de distribuição geográfica (Vieira & Diniz-Filho, 2000). Tal padrão estaria relacionado às

variabilidades ambientais mínimas de biomas/ locais de menor latitude (Pie & Meyer, 2017), facilitando assim a maior ocupação de grandes extensões geográficas para as quais as espécies já possuem adaptações (Boehning et al., 2006; Fortes & Absalão, 2004; Gaston & Spicer, 1998; Pagel et al, 1991; Roy, Jablonski & Valentine, 1994; Smith & Harvey, 1994). Tais expectativas são razoáveis ao interpretarmos nossos resultados acerca das amplitudes dos nichos climáticos: espécies com ocorrência no Cerrado, mesmo com apenas um ponto no bioma, possuem maiores amplitudes de nichos climático do que espécies com múltiplas ocorrências apenas na Amazônia. Desta forma, a amplitude do nicho climático não estará relacionada a mera quantidade de ocorrências, mas sim aonde cada ponto de ocorrência se encontra. Tais estratégias podem ser vistas de um ponto de vista morfológico. Uma vez que o formato do corpo tem forte influência na escolha e adaptação das espécies em ambientes adequados.

Os resultados aqui observados reforçam a idéia de que as correlações entre tamanho corporal e tamanho da área de distribuição podem ser um padrão biogeográfico geral. Os aspectos mais importantes desse trabalho demostraram que os padrões macroecológicos observados para *Amphisbaena* relacionando tamanho do corpo, área de distribuição, amplitudes de nicho e seus aspectos filogenéticos, são padrões já observados das mais variadas formas para outros grupos taxonômicos como, morcegos (Varzinczak et al., 2019, 2020), aves aquáticas (Brown & Stevens, 1996; Brown & Gaston & Blackburn, 1996; Maurer, 1989; Taylor & Gotelli, 1994), serpentes (Reed, 2003; Böhm et al., 2017), plantas (Lloyd et al, 2003; Rochelle, 2013), borboletas (Brändle, Öhlschläger & Brandl, 2002) e artrópodes (Cunha, Diniz-Filho, & Brandão, 2003; Gaston, Blackburn & Gregory, 1997).

Oportunamente, neste trabalho nós testamos quais variáveis morfológicas melhor explicam o tamanho das áreas de distribuição estimadas por duas metodologias bem diferentes: a soma da área ao redor de cada ponto de ocorrência conhecido para as espécies (CA10), e das áreas estimada por modelos de adequabilidade ambiental (AAA). Em um grupo de organismos de biologia e distribuição ainda tão pouco conhecida, cada estimativa apresentará limitações inerentes ao método. A estimativa mais empírica (CA10) pode estar enviesada pelo fato de que espécies de maior tamanho corporal tendem a ser melhor conhecidas (Colli et al., 2016). Invariavelmente, a área estimada pela modelagem, apesar de robusta, não está livre de tal problema, visto que espécies menos amostradas terão modelos supostamente mais enviesados dado ao baixo

número amostral. Neste momento, é ainda difícil diagnosticar qual estimativa é mais plausível do ponto de vista biológico, e como cada uma efetivamente explica a dinâmica biológica relacionada aos dados morfológicos que utilizamos. Enquanto CA10 foi melhor explicada pela interação entre todas as variáveis morfológicas (Tabela 2), AAA foi melhor explicada pela interação apenas entre as variáveis de formato da cabeça e da cauda (Tabela 3). As *Amphisbaena* são animais altamente especializados para uma ecologia fossorial (Costa, 2019; Torres, 2012), e nas quais os formatos da cabeça e da cauda interferem em suas estratégias de enterramento e de cavar galerias (Torres, 2012), desta forma potencialmente influenciando em sua capacidade de se dispersar e ocupar novos ambientes. Segundo nossas estimativas, estas variáveis foram importantes para explicar o tamanho da área geográfica em ambas as estimativas, demonstrando, pela primeira vez, sua importância em termos macroecológicos. Considerando que as variáveis morfométricas (CRC e D) podem estar influenciando a probabilidade de encontros com as espécies (Colli et al., 2016) e, portanto, a CA10, nossos resultados indicam que os formatos da cabeça e cauda podem ser, efetivamente, as variáveis biológicas de maior importância na explicação das áreas de distribuição das espécies de *Amphisbaena*. É possível que modelos de adequabilidade ambiental que levem em consideração, por exemplo, os solos ocupados pelas espécies, forneçam informações ainda mais precisas sobre a influência destas variáveis.

Por fim, existe um importante diagnóstico acerca do contexto de conservação considerando os efeitos das variáveis morfológicas sobre o tamanho das áreas de distribuição, pois o estreito tamanho da área de ocorrência é um dos principais fatores sobre o risco de extinção das espécies (Purvis et al., 2000; Lee & Jetz, 2010; Böhm et al., 2017). Mesmo considerando que o Brasil abriga a maior diversidade de espécies de *Amphisbaena* na região Neotropical, não existem registros para o gênero em cerca de 91% dos municípios brasileiros, demostrando um grande déficit acerca do conhecimento de distribuição deste grupo (Colli et al., 2016). Desta forma, no caso das *Amphisbaena*, é possível que suas variáveis morfológicas sejam um dos principais determinantes acerca de seus riscos de extinção. Estudos futuros visando compreender os padrões de conservação de *Amphisbaena* provavelmente se beneficiarão de levar em consideração tais atributos corporais.

4. Conclusão

Segundo nosso conhecimento, este é o primeiro estudo que investigou as relações entre o tamanho da área de distribuição geográfica e da amplitude dos nichos climáticos com atributos corporais de *Amphisbaena* de forma filogeneticamente informada. Neste contexto, um melhor conhecimento das variáveis associadas a área de distribuição geográfica das espécies apresenta um importante potencial de aplicação prática e teórica, como no planejamento de ações de manejo da biodiversidade e conservação de espécies ameaçadas, visto que isto pode variar imensamente de acordo com sua morfologia e os tamanhos corporais das espécies em questão. Embora tenhamos identificado que tamanho corporal (D e CRC) e outros dados morfológicos (HS e TS) como importantes na determinação do tamanho de distribuição geográfica. Porém, resultados indicam que não existe autocorrelação (conservantismo) filogenética nas variáveis morfológicas utilizadas, bem como não existiu influência das relações filogenéticas nos modelos lineares, indicando uma clara determinação ecológica das relações entre estas variáveis e os tamanhos da área de distribuição e amplitudes dos nichos climáticos das espécies.

Nossos resultados podem servir como guias para prever e compreender os impactos tanto antrópicos como as mudanças climática sobre a distribuição geográfica e nichos climático das espécies. Finalmente, um melhor conhecimento acerca das áreas de distribuição das espécies e suas interdependências morfológicas e filogenéticas representam um importante arcabouço teórico no aprimoramento de teorias evolutivas, ecológicas, biogeográficas e macroecológicas. Recomendamos que pesquisas futuras incorporem estratégias ecológicas e evolutivas para a construção de previsões mais robustas sobre a dinâmica da área de distribuição e das amplitudes de nicho climático desse grupo tão pouco estudado.

5. Referências bibliográficas

Almeida, J. P. F. A; Dal Vechio. F; Teixeira-Junior, M; Rodrigues, M. T; Mott, T. (2016). Morphological similarities betwee *Amphisbaena mitchelli* Procter, 1923 and *A. miringoera* Vanzolini, 1971 (Squamata: Amphisbaenidae): phylogenetic relatedness or morphological convergence?. *Zootaxa*, **4168**(3)547-573.

Balestrin, R. L. & Cappellari, L. H. (2011). Reproduction and feeding ecology of *Amphisbaena munoai* and *Anops kingi* (*Amphisbaenia*, *Amphisbaenidae*) in the escudo Sul-Rio-Grandense, southern Brazil. *Iheringia*, *Série Zoologica*, **101**(1-2), 93-102.

Barros- Filho, J. D; Freitas, M. A; Silva, T. F. S; Loguercio, M. F. C; Valverde, M. C. C. (2019). Redescription of *Leposternon octostergum* (Duméril, 1851), with an identification key for Brazilian *Leposternon* species, remarks on meristic methodology, and a proposal for pholidosis nomenclature (Squamata: Amphisbaenidade). *Journal of Threatened Taxa*, **11**(1),13058-13086.

Barton, K. (2020). MuMIn: Multi-Model Inferencia. R package version 1.43.17. https:CRAN.R-project.org/package=MuMIn.

Bertelsmeier, C; Luque, G. M;& Courchamp, F. (2013). The impact of climate change changes over time. *Biological Conservation*, **167**, 107-115.

Bivand, R; Rundel, C; Pebesma, E; Stuetz, R; & Hufthammer, K. (2020). rgeos: Interface to geometry engine- Open source ('GEOS'). R package version 0.5-5. https:CRAN.R-project.org/package=rgeos

Blomberg, S. P; Garland Jr, T; Ives, A. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, **57**(4), 717-745.

Boehning-Gaese, K; Caprano, T; van Ewijk, K; & Veith, M. (2006). Range size: Disentangling current traits and phylogenetic and biogeographic factors. The *American Naturalist*, **167**(4), 555-567

Böhm, M; Kemp, R; Williams, R; Davidson, A. A; Garcia, A; McMillan, K. M; Bramhall, H. R; & Collen, B. (2017). Rapoport's rule and determinants of species range size in snakes. *Diversity and Distributions*, **23**(12), 1472-1481.

Borowiec, M. L. (2016). AMAS: a fast tool for alignment manipulation and computing of summary statistics. *PeerJ*, 4, e1660.

Bozinovic, F; Calosi, P; & Spicer, J. I. (2011). Physiological Correlates of Geographic Range in Animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **42**(1), 155-179.

Brändle, M; Öhlschläger, S. & Brandl, R. (2002). Range sizes in butterflies: correlation across scales. *Evolution and Ecology Research***, 4**(7), 993-1004.

Brown, J. H. (1997). Macroecologu. The University of Chicago Press, Chicago. *Journal of Mammalogy*, ***78***(1), 257-260.

Brown, J. H; & Maurer, B. A. (1989). Macroecology: The Division of Food and Space Among Species on Continents. *Science*, **243**(4895), 1145-1150.

Brown, J.H; Stevens, G.C. & Kaufman, D.M. (1996). The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27,** 597-623.

Bruce, P; & Bruce, A. (2017). Estatísticas Práticas para Cientistas de Dados. 1ª Edição, O'Reilly-Alta Books, Nova York.

Buckley, L. B; Hurlbert, A. H; & Jetz, W. (2012). Broad-scale ecological implications of ectothermy and endothermy in changing environments: Ectothermy and endothermy. *Global Ecology and Biogeography*, **21**(9), 873-885.

Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002). Model selection and inference: A theoretical approach to practical information. 2ª Edição, Springer-Verlag, Nova York.

Camacho, A; Recoder, R; Jr Teixeira, M; Kohlsdorf, T; Rodrigues, M. T; Lee, M. S. Y. (2017). Overcoming plylogenetic and geographic uncertainties to test for correlates of range size evolution in gymmophthalmid lizards. *Ecography*, **40**(6), 764-773.

Castro-Insua, A; Gomez-Rodriguez, C; Wiens, J.J; Baselga, A. (2018). Climatic niche divergence drives patterns of diversification and richness among mammal families. *Scientific Reports*, **8**(1), 8781.

Chang, J; Rabosky, D. L; & Alfaro, M. E. (2020). Estimating diversification rates on incompletely-sampled phylogenies: theoretical concerns and practical solutions. *Systematic Biology*. **69**(3), 602-622.

Colli, G. R; Fenker, J; Tedeschi, L. G; Barreto-Lima, A. F; Mott, T; & Ribeiro, S. L. B. (2016). In the depths of obscurity: Knowledge gaps and extinction risk of Brazilian worm lizards (Squamata, Amphisbaenidae). *Biological Conservation*, **204**, 51-62.

Cooper, N; Freckleton, R. P. & Jetz, W. (2011). Phylogenetic conservatism of environmental niches in mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278** (1716), 2384-2391.

Costa, H. C; Garcia, P. C. A. (2019). Quem são as Anfisbênias?. *Revista da Biologia*, **19**(1),19-30.

Costa, H. C; Resende, F. C; Teixeira Jr; M., Dal Vechio, F. D; & Clemente, C. A. (2015). A new *Amphisbaena* (Squamata: Amphisbaenidae) from southern Espinhaço Range, southeastern Brazil. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, **87**(2), 891-901.

Cunha, H. F; Diniz-Filho, J. A. F; Brandão, D. (2003). Distribuição de abundância e tamanho do corpo de invertebrados do folhiço em uma floresta de terra firme na Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, **47**(1), 59-62.

Currie, D. J. (1991). Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. *The American Naturalist*, **137**(1), 27-49.

Dal Vechio. F; Teixeira Jr, M; Sena, M; Argôlo, A; Garcia, C; Rodrigues, M. T. (2016). Taxonomic status and Phylogenetic placement of *Amphisbaena leucocephala* Peters, 1878 (Squamata, Amphisbaenidae). *South American Journal of Herpetology*, **11**(3), 157-175.

Orme, D; Freckleton, R; Thomas, G; Petzoldt, T; Fritz, S; Isaac, N; & Pearse, W. (2018). caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R. R package version 1.0.1. https://CRAN.R-project.org/package=caper

Delignette-Muller, M. L; Dutang, C. (2015). fitdistrplus: An R Package for Fitting Distributions. *Journal of Statistical Software*, **64**, 1-34.

Diniz-Filho, J. A. F; & Vieira, C. M. (1998). Padrões e processos na evolução do tamanho do corpo em carnívoros (Mammalia) da América do Sul. *Revista Brasileira de Biologia*, **58**(4), 649-657.

Dormann, C. F; Gruber, B; Winter, M; & Herrmann, D. (2010). Evolution of climate niches in European mammals?. *Biology Letters*, **6**(2), 229-232.

Elith, J;Catherine, H. G; Robert, P. A., Miroslav, D; Simon, Ferrier; Simon, Ferrier; Robert, J. H; Falk, H; John, R. L; Anthony, L; Jin Li; Lucia, G. L; Bette, A. L; Glenn, M; Craig, M; Miguel, N; Yoshinori, N; Jacob, McC. O; Townsend, P; Steven, J. P; Karen, R; Ricardo, S. P; Robert, E. S; Jorge, S; Stephen, W; Mary, S. W; & Niklaus, E. Z. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**(2), 129-151.

Elith, J; Phillips, S. J; Hastie, T; Dudík, M; Chee, Y. E; & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists: Statistical explanation of MaxEnt. *Diversity and Distributions*, **17**(1), 43-57.

Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist*, **125**(1), 1-15.

Fick, S. E. & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **37**(12), 4302-4315.

Fielding, A. H. & Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/ absence models. *Environmental Conservation*, **24** (1), 38-49.

Barros-Filho, J. D. (1996). Notas sobre os Amphisbaenia (Reptilia, Squamata) da microrregião de Feira de Santana, Estado da Bahia, Brasil. *Sitientibus*, **14**, 57-68.

Filogonio, R; Galdino, C. A. B; Cabral, D. P. R; Righi, A. F; Lopes, M. F; Nascimento, L. B. (2009). Sexual dimorphism in *Leposternon microcephalum* and L. wuchereri (Squamata: Amphisbaenidae) from Minas Gerais Southeastern Brazil. *Herpetologia/the herpetologists'League*, **65**(4), 353-362.

Fortes, R. R. & Absalão, R. S. (2004). The applicability of Rapoport's rule to the marine molluscs of the Americas. *Journal of Biogeography*, **31**(12), 1909-1916.

Fritz, S. A; Bininda-Emonds, O. R. P., Purvis, A. (2009). Geographical variation in predictors of mammalian extinction risk: big is bad, but only in the tropics. *Ecology Letters*, **12**(6), 538-549.

Gareth, J; Witten, D., Hastie, T; & Tibshirani, R. (2014). *Uma Introdução à Estatística Aprendizagem: com aplicações em R*. Springer Publishing Company, Incorporated.

Gaston, K. J. & Blackburn, T. M (1996). Conservation implications of geographic range size-boy relationships. *Conservation Biology*, **10**(2), 638-646.

Gaston, K. J; Blackburn, T. M. & Gregory, R. D. (1997). Abundance-range size relationships of breeding and wintering birds in Britain: A comparative analysis. *Ecography*, **20**(6), 569-579.

Gaston, K. J; Blackburn, T. M. & Spicer, J. I. (1998). Rapoport's rule: Time for an epitaph? *Trends in Ecology & Evolution*, **13**(2), 70-74.

Gaston, K. J. (2003). The Structure and Dynamics of Geographic Ranges. Oxford University Press.

Gómez-Rodriguez, C; Baselg, A; Wiens, J. J. (2015). Is diversification rate related to climatic niche width?. *Global Ecology and Biogeography*, **24**(4),383-395.

Grafen, A. (1989). The Phylogenetic Regression. Philosophical Transactions of the Royal Society B: *Biological Sciences*, **326** (1233), 119-157.

Guerrero, A. C. (2012). Evolução da fossorialidade nos lagartos da tribo Gymnophthalmini (Gymnophthalmidae, Squamata). [Doutorado em Zoologia, Universidade de São Paulo].

Gujarati, D. N. & Poter, D. C. (2011). Econometria básica. 5ª Edição, AMGH, Minas Gerais.

Harcourt, A. H. (2006). Rarity in the tropics: Biogeography and macroecology of the primates. *Journal of Biogeography*, **33**(12), 2077-2087.

Hijmans, R. J. (2020). Raster: Geographic data analysis and modeling. R package version 3.4-5. https://CRAN.R-projecte.org/package=raster.

Hijmans, R. J. & Spooner, D. M. (2001). Geographic distribution of wild potato species. *American Journal of Botany*, **88**(11), 2101-2112.

Hijmans, R. J; Cameron, S. E; Parra, J. L; Jones, P. G. & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**(15), 1965–1978.

Hijmans, R. J; Phillips, S; Leathwick, J. & Elith, J. (2017). dismo: Species distribution modeling. R package version 1.1-4. https://CRAN.R-project.org/package-dismo

Huelsenbeck, J. P. & Ronquist, F. (2001). MRBAYES: bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics Applications note*, **17**(8), 754-755.

Jablonski, D. (1987). Heritability at the species level: Analysis of geographic ranges of Cretaceous mollusks. *Science*, **238**(4825), 360-363.

Jablonski, D. & Roy, K. (2003). Geographical range and speciation in fossil and living molluscs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **270**(1513), 401-406.

Jardim, L. L. C. Z. (2018). Imputação filogenética: uma perspectiva macroecológica. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) - Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 128 f.

Jetz, W; Thomas, G. H; Joy, J. B; Hartmann, K; Mooers, A.O. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature* **491**, 444-448.

Kozak, K. H. & Wiens, J. J. (2010). Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification: Niche evolution and rapid diversification. *Ecology Letters*, **13**(11), 1378-1389.

Kozak, K. H. &Wiens, J. (2006). Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution*, **60**(12), 2604-2621.

Lawson, A. M. & Weir, J. T. (2014). Latitudinal gradients in climatic-niche evolution accelerate trait evolution at high latitudes. *Ecology Letters*, **17**(11), 1427-1436.

Lee, T. M. & Jetz, W. (2010). Unravelling the structure of species extinction risk for predictive conservation science. Proceedings of the *Royal Society Biological Sciences*, **278**(1710), 1471-2954.

Lester, S.E; Ruttenberg, B. I; Gaines, S. D. & Kinlan, B.P. (2007). The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecology Letters***, 10**(8), 745-758.

Lloyd, K.M; Wilson, J. B. & Lee, W. G. (2003). Correlates of geographic range size in New Zealand *Chionochloa* (Poaceae) species. *Journal of Biogeography*, **30**(11), 1751-1761.

Longritch, N. R; Vinther, J; Pyron, R. A; Pisani, D; Gauthier, J. A. (2015). Biogeography of worm lizards (Amphisbaenia) driven by end-cretaceous mass extinction. *Proceedings of the royal society B Biological sciences*, **282**(1806), 1471-2957.

Macey, Robert. J; Papenfuss, T. J; Kuehl, J. V; Fourcade, H. M; Boore, J. J. (2004). Phylogenetic relationships among amphisbaenian reptiles based on complete mitochondrial genomic sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, **33**(1), 22-31.

Martins, M. & Molina, F. B. (2008). Panorama Geral dos Répteis Ameaçados do Brasil, 327-334 **In** Machado, A. G., Drummond, G. M., Paglia, A. P. (2008). Livro vermelho da fauna Brasileira ameaçada de extinção. ICMBio, Brasília, Volume 1, 1-495.

Meiri, S. (2008). Evolution and ecology of lizard body sizes. *Global Ecology and Biogeography*, **17**(6), 724-734.

Meiri, S. (2016). Small, rare and trendy: Traits and biogeography of lizards described in the 21st century. *Journal of Zoology*, **299**(4), 251-261.

Mesquita, D. O; Costa, G. C; Colli, G. R; Costa, T. B; Shepard, D. B;Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (2016). Life-History Patterns of Lizards of the World. *The American Naturalist*, **187**(6), 689-705.

Miller, M. A; Pfeiffer, W. & Schwartz, T. (2010). Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *2010 Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, 1-8.

Mittelbach, G. G; Schemske, D. W; Cornell, H. V; Allen, A. P; Brown, J. M; Bush, M. B; Harrison, S. P; Hurlbert, A. H; Knowlton, N; Lessios, H. A; McCain, C. M; McCune, A. R; McDade, L. A; McPeek, M. A; Near, T. J; Price, T. D; Ricklefs, R. E; Roy, K; Sax, D. F; Turelli, M. (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, **10**(4), 315-331.

Moore, T. E; Bagchi, R; Aiello-Lammens, M. E; Schlichting, C. D. (2018). Spatial autocorrelation inflates niche breadth–range size relationships. *Global Ecology and Biogeography*, **27**(12), 1426-1436.

Mott, T. & Vieites, D. R. (2009). Molecular pylogenetics reveals extreme morphological homoplasy in Brazilian worm lizards challenging curret taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **51**(2), 190-200

Mott, T; Rodrigues, M. T; De Freitas, M. A; Silva, T. F. S. (2008A)New species of *Amphisbaena* with a Nonautotomic and Dorsally Tuberculate blunt tail from state of Bahia, Brazil (Squamata, Amphisbaenidae). Journal of Herpetology, **42**(1), 172-175

Mott, T; Morais, D. H; Kawashita-Ribeiro. R. A. (2008B). reptilia, Squamata, Amphisbaenidae, *Anops bilabialatus*: distribution extension, meristic data, and conservation. *Check List*, **4**(2), 146-150

Mott, T. & Vieites, D. R. (2009). Molecular phylogenetics reveals extreme morphological homoplasy in Brazilian worm lizards challenging current taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **51**(2), 190-200

Navega-Gonçalves, M. E. C. & Benites, J. P. A. (2019). *Amphisbaenia*: Adaptações para o modo de vida fossorial. *Revista Brasileira de Zoociência*, **20**(2), 1-30

Nyári, Á. S; & Reddy, S. (2013). Comparative Phyloclimatic Analysis and Evolution of Ecological Niches in the Scimitar Babblers (Aves: Timaliidae: *Pomatorhinus*). *PLoS ONE*, **8**(2), 1-12.

Pagel, M. P; May, R. M. & Collie, A. R. (1991). Ecological aspects of the geographic distribution and diversity of mammalian species. The *American Naturalist*, **137**(6), 91-815.

Paradis, E; Claude, J. & Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R Language. *Bioinformatics*, **20**(2)**,** 289–290.

Pearman, P. B; Guisan, A; Broennimann, O. & Randin, C. F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**(3), 149-158.

Pearson, R. G; Raxworthy, C. J; Nakamura, M. & Peterson, A. T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, **34**(1), 102-117

Penone, C; Davidson, A. D; Shoemaker, K. T; Marco, M. Di-Rondinini, C; Brooks, T. M. et al. (2014). Imputation of missing data in life-history traits datasets: which approach performs the best?. Methods in Ecology and *Evolution*, **5**(9) 961-970.

Peterson, A. T. (1999). Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. *Science*, **285**(5431), 1265-1267.

Phillips, S. J. & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31**(2), 161-175.

Phillips, S. J; Anderson, R. P; Dudík, M; Schapire, R. E. & Blair, M. E. (2017). Opening the black box: An open-source release of Maxent. *Ecography*, **40**(7), 887-893.

Pie, M. R; Campos, L. L. F; Meyer, A. L. S. & Duran, A. (2017). The evolution of climatic niches in squamate reptiles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **284**(1858), 2017-268.

Pie, M. R; Meyer, A. L. S. (2017). The Evolution of Range Sizes in Mammals and Squamates: Heritability and Differential Evolutionary Rates for Low- and High-Latitude Limits. *Evolutionary Biology*, **44**(1), 347-355.

Purvis, A; Jones, K. E. & Mace, G. M. (2000). Extinction. *Bioessays*, **22**(12), 1123 - 1133.

Pyron, A. R. & Wiens, J. J. (2011). A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians.*Molecular Pylogenetics and Evolution*, **61**(2), 543-583.

Queiroz, A; Gatesy, J. (2007). The supermatrix approach to systematics. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**(1), 34-41.

R Core Team. (2019). *R:* A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing,Vienna, Austria. URL https://www.r-project.org/

Reed, R. N. (2003). Interspecific patterns of species richness, geographic rang size, and body size among new world venomous snakes. *Ecography*, **26**(1), 107-117.

Revell, L. J. (2012). Phytools: Na R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, **3**(2), 217-223.

Revell, L. J; Harmon, L. J; Collar, D. C. (2008) Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Systematic Biology*, **57**(4), 591-601.

Ribeiro, L. B; Gomides, S. C; Costa, H. C. (2020). A new lizard species (Squamata: Amphisbaenidae: Amphisbaena). *Journal of Herpetology*. **54**(1), 9-18.

Ribeiro, S. (2010). New pored *Lesposternon* (Squamata: Amphisbaenia) from Brazilian Cerrado. *Zootaxa*, **1930**(1),18-38.

Ribeiro, S. L. S; Castro-Mello, C. & Nogueira, C. (2009). New Species of *Anops* Bell, 1833 (Squamata, Amphisbaenia) from Jalapão Region in the Brazilian Cerrado. *Journal of Herpetology*, **43**(1), 21-28.

Ribeiro, S; Sá, V; Santos-Junior, A. P; Graboski, R; Zaher, H; Guedes, A. G; Andrade, S. P; Vaz-Silva, W. (2019). A new of the Amphisbaena (Squamata, Amphisbaenidae) from the Brazilian Cerrado with a key for the two-pored species. *Zootaxa*, **4550**(3), 301-320.

Ribeiro, S; Santos-Junior, A. P; Zaher, H. (2015). A new species of *Leposternon* Wagler,1824 (Squamata, Amphisbaenia) for northeastern Argentina. *Zootaxa*, **4034**(2), 309-324.

Ribeiro, S; Silveira, A. L; Santos-Junior, A. P. (2018). A new species of Leposternon (Squamata: Amphisbaenidae) from Brazilian Cerrado with a key to pored species. *Journal of Herpetology*, **52**(1),50-58.

Ricklefs, R. E; & Bermingham, E. (1999). Taxon cycles in the lesser Antillean avifauna. *Journal of African Ornithology*, **70**(1), 49-59.

Rochelle, A. L. C. (2013). Distribuição geográfica, filogenética, morfológica e evolução da dispersão de Bignonieae (Bignoniaceae). Tese doutorado-UEC, Campinas, SP. [s.n].

Rolland, J; Silvestro, D; Schluter, D; Guisan, A; Broennimann, O. & Salamin, N. (2018). The impact of endothermy on the climatic niche evolution and the distribution of vertebrate diversity. *Nature Ecology & Evolution*, **2**(3), 459-464.

Roy, K; Jablonski, D. & Valentine, J. W. (1994). Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient: No evidence for Rapoport's rule. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **91**(19), 8871-8874.

Silva, V. N; Pressey, R. L; Machado, R. B; VanDerWal, J; Wiederhecker, H. C; Werneck, F. P. & Colli, G. R. (2014). Formulating conservation targets for a gap analysis of endemic lizards in a biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, **180**(1), 1-10.

Smith, F. D. M; May, R. M. & Harvey, P. H. (1994). Geographical ranges of Australian mammals. *Journal of Animal Ecology*, **63**(2), 441-450.

Stamatakis, A. (2014). RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, **30**(9), 1312-1313.

Stamatakis, A; Hoover, P. & Rougemont, J. (2008). A Rapid Bootstrap Algorithm for the RAxML Web Servers. *Systematic Biology*, **57**(5), 758-771.

Stasinopoulos, D. M. & Rigby, R. A. (2007). Generalized additive models for location scale and shape (GAMLSS) in R. *Journal of statistical Software*, **23**(7), 1-46.

Stevenson, R. D. (1985). Body size and limits to the daily range of body temperatures in terrestrial ectotherms. *American Naturalist*, **125**(1), 102-117.

Swenson, N. G. (2014). Phylogenetic imputation of plant functional trait databases. *Ecography*, **37**(2), 105-110.

Taylor, C. M. & Gotelli, N. J. (1994). The macroecology of *Cyprinella*: Correlates of phylogeny, body size, and geographical range. *American Naturalist*, **144**(4), 549-569.

Teixeira-Junior, M; Dal-Vechio, F; Recoder, R; Cassimiro, J; Sena, M. A. & Rodrigues, M. T. (2019). Two neew highland species of Amphisbaena Linnaeus, 1758 (Amphisbaenia, Amphisbaenidae) fron Bahia state, *Brazil*. *South American Journal of Herpetology*, **14**(3) 213-232.

Teixeira-Junior, M. Dal-Vechio, F; Rodrigues, M. T. (2016). Diagnostic clarification, new morphological data phylogenetic placement of *Amphisbaena arenaria* Vanzolini, 1991 (Amphisbaenia, Amphisbaenidae). *Zootaxa*, **4205**(3), 293-296.

Teixeira-Junior, M; Dal-Vechio, F; Recoder, R; Cassimiro, J; Sena, M. A; Rodrigues, M. T. (2019). Two new Highland species of *Amphisbaen*a Linnaeus, 1758 (Amphisbaenia, Amphisbaenidae) from Bahia state, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, **14**(3),213-232

Thomas, G. H; Hartmann, K; Jetz, W; Joy, J. B; Mimoto, A. & Mooers, A. (2013). PASTIS: an R package to facilitate phylogenetic assembly with soft taxonomic inferences. *Methods in ecology and evolution*, **4**(11), 1011-1017.

Thompson, K; Gaston, K.J. & Band, S.R. (1999). Range size, dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology***, 87**(1), 150-155.

Tinkle, D. W; Wilbur, H. M. & Tilley, S. G. (1969). Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Journal Research,* **24**(1), 55-74.

Torres, R. S. (2012). Adaptações evolutivas: Aspectos comportamentais, mecanismos de defesa e predação em répteis. (Tese). Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Uetz, P. & Stylianou, A. (2018). The original descriptions of reptiles and their subspecies. *Zootaxa*, **4375**(2), 257-264.

Uetz, P; Freed, P. & Hošek, J. (eds.) (2020) The Reptile Database, http://www.reptile-database.org, acessado [22/06/2021]

Vanzolini, P. E. (1992). Paleoclimas e especiação em animais da América do Sul tropical. *Estudos Avançados*, **6**(15), 41-65.

Varzinczak, L. H; Moura, M. O; & Passos, F. C. (2019). Shifts to multiple optima underlie climatic niche evolution in New World phyllostomid bats. *Biological Journal of the Linnean Society*, **128**(4), 1008-1020.

Varzinczak, L. H; Moura, M. O;, Passos, F. C; Lancaster, L. (2020). Strong but opposing effects of climatic niche breadth and dispersal ability shape bat geographical range sizes across phylogenetic scales. *Global Ecology Biogeography*. **29**(11), 1929-1939.

Vieira, C. M. & Diniz-Filho, J. A. F. (2000). Macroecologia de mamíferos neotropicais com ocorrência no Cerrado. *Revista Brasileira de Zoologia*, **17**(4), 973-988. **IN** Gaston, K.J., & T.M. Blackburn. (1996c). Global scale macroecology: interations between population size, geographic range size and body size. *Journal And Ecology*. **65**(1), 701-714.

Vieira, C. M. & Diniz-Filho, J. A. F. (2000). Macroecologia de mamíferos neotropicais com ocorrência no Cerrado. *Revista Brasileira de Zoologia*, **17**(4), 973-988.

Vilela, B. & Villalobos, F. (2015). letsR: a new R package for data handling and analysis in macroecology. Methods in Ecology and Evolution. DOI: 10.1111/2041-210X.12401.

Vollering, J; Halvorsen, R; Auestad, I. & Rydgren, K. (2019). Bunching up the background betters bias in species distribution models. *Ecography*, **42**(10), 1717-1727.

Wiens, J. J. (2004). Speciation and ecology revisited: Phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, **58**(1), 193-197.

Wiens, J. J. & Graham, C. H. (2005). Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**(1), 519-539.

Wickham, H. (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York.

Willis, J.C. (1922). Age and Area: a study in geographical distribution and origin of species. *Geological Magazine*, **59**(11), 526-528.

Zuur, A.F; Ieno, E. N; Elphick, C. S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**(1), 3-14.

MATERIAIS SUPLEMENTARES

Tabela 1. Informação dos números de ocorrência (N) das espécies do gênero *Amphisbaena* e *Leposternon* corresponde ao número de pontos geográficos compilados da literatura. Comprimentos rostro-cloacal (CRC), diâmetros do corpo (D) estão apresentados em milímetros (mm), formato da cabeça (HS) e formato da cauda (TS). Área circular (CA10) é calculada a partir da soma da área de círculos com raio de 10 Km ao redor de cada ponto de ocorrência, a área é representada como a área relativa à área de um círculo. Calculo de amplitude do nicho climático (ANC). Cálculo das áreas baseada em adequabilidade ambiental (AAA), representado de quilômetros (km²). Calculo de Área sob a curva (AUC) são os valores da capacidade preditiva do modelo Maxent.

Espécies	N	CRC	D	HS	TS	CA10	ANC	AAA (km²)	AUC
Amphisbaena_absaberi	1	242	9.18	KH	KT	0.999	0.92999149	137736	0.9599
Amphisbaena_acangoaba	31	290	7.9	RH	RT	2.677	0.84080406	6532	0.9972
Amphisbaena_acrobeles	1	174	3.9	KH	KT	0.999	0.8409534	33540	0.9858
Amphisbaena_alba	173	810	9.30*	RH	RT	145.883	0.84195539	232488	0.7371
Amphisbaena_albocingulata	1	81	8.3	RH	RT	0.999	0.83847163	25560	0.9877
Amphisbaena_anaemariae	7	179	5.2	RH	RT	6.999	0.84080406	451340	0.8987
Amphisbaena_angustifrons	3	299	1.7	RH	RT	2.999	0.84432228	25640	0.9927
Amphisbaena_anomala	16	256	9.5	SH	KT	13.914	0.84080406	80224	0.9079
Amphisbaena_arda	1	285	9.00	RH	RT	0.999	0.84270628	844	0.9995
Amphisbaena_arenaria	1	221	4.2	RH	RT	0.999	0.84270628	3512	0.9994
Amphisbaena_arenicola	2	245	4.2	RH	RT	1.999	0.84080406	26472	0.9951
Amphisbaena_bahiana	3	204	6.5	RH	KT	2.153	0.84080406	16468	0.9951
Amphisbaena_bakeri	1	255	3.80**	RH	RT	0.999	0.84080406	1808	0.9982
Amphisbaena_barbouri	1	177	5.40**	RH	RT	0.999	0.83858628	19272	0.9783
Amphisbaena_bedai	3	296	7.9	RH	RT	2.337	0.84080406	5128	0.9973
Amphisbaena_bilabialata	4	250	6.70**	KH	KT	3.999	0.84080406	34168	0.9947
Amphisbaena_bolivica	10	659	3.80**	RH	RT	9.58	0.84270628	258316	0.9726
Amphisbaena_borelli	3	211	3.4	KH	KT	2.999	0.84080406	14136	0.9984
Amphisbaena_brasiliana	9	264	4.71	KH	RT	8.999	0.84080406	797832	0.2453
Amphisbaena_brevis	1	137	8.5	RH	RT	0.999	0.83926924	19032	0.9969
Amphisbaena_caetitensis	1	235	8.25	RH	TT	0.999	0.84080406	9860	0.9913
Amphisbaena_caiari	4	157	3.00	RH	RT	3.185	0.84080406	16152	0.996
Amphisbaena_camura	24	380	2.00	RH	RT	22.926	0.84080406	314884	0.9344
Amphisbaena_carlgansi	1	168	3.80**	RH	RT	0.999	0.84080406	34524	0.9708
Amphisbaena_carli	2	382	3.9	RH	RT	1.999	0.84080406	29712	0.9975
Amphisbaena_carvalhoi	2	102	3.60*	RH	RT	1.999	0.84080406	3480	0.9995
Amphisbaena_caudalis	2	247	6.91*	RH	RT	1.999	0.84270628	6920	0.9939
Amphisbaena_cayemite	2	220	7.48*	RH	RT	0.999	0.84080406	17896	0.9573
Amphisbaena_ceca	2	280	1.5	RH	RT	1.999	0.84270628	2236	0.9986
Amphisbaena_cegei	1	126	4.50**	RH	RT	0.999	0.84080406	331300	0.9226

Amphisbaena_citiesendi	1	282	5.00	RH	RT	0.999	0.83858628	3244	0.9995
Amphisbaena_crisae	1	118	4.3	RH	RT	0.999	0.84080406	35080	0.9905
Amphisbaena_cubana	12	206	5.90**	RH	RT	11.821	0.94310053	6704	0.9951
Amphisbaena_cuiabana	6	316	6.9	KH	KT	4.036	0.91459699	499308	0.9259
Amphisbaena_cunhai	4	199	5.36	RH	RT	3.999	0.91815145	37784	0.9904
Amphisbaena_darwinii	90	296	7.30*	RH	KT	74.34	0.86276213	42104	0.9867
Amphisbaena_dubia	5	268	6.50*	RH	RT	4.209	0.88171911	30912	0.9956
Amphisbaena_elbakyanae	3	237	5.5	RH	RT	2.049	0.9017532	9264	0.998
Amphisbaena_fenestrata	9	240	6.50**	RH	RT	5.118	0.88066433	200	0.9991
Amphisbaena_filiformis	1	232	4.00	RH	KT	0.999	0.89653928	16272	0.9947
Amphisbaena_frontalis	2	246	5.00	RH	RT	1.999	0.93728551	4608	0.9975
Amphisbaena_fuliginosa	63	383	9.00**	RH	RT	52.81	0.93728551	706360	0.7168
Amphisbaena_gonavensis	1	242	8.61*	RH	RT	0.999	0.86863012	13372	0.9629
Amphisbaena_gracilis	1	275	5.2	RH	RT	0.999	0.87680328	111852	0.969
Amphisbaena_hastata	6	133	2.05	RH	RT	44.284	0.88214067	11216	0.6998
Amphisbaena_heathi	6	134	3.5	RH	RT	4.231	0.88214067	63560	0.9786
Amphisbaena_hiata	2	195	5.00	RH	RT	0.999	0.88214067	1464	0.9981
Amphisbaena_hogei	6	112	3.80**	RH	RT	5.999	0.92683194	43576	0.9992
Amphisbaena_hoogmoedi	1	291	8.6	RH	RT	0.999	0.76482115	321120	0.8208
Amphisbaena_hyporissor	2	226	7.68*	RH	RT	1.999	0.84898911	3188	0.9981
Amphisbaena_ibijara	8	191	6.00	RH	RT	6.999	0.84898911	57804	0.9949
Amphisbaena_ignatiana	2	154	3.5	RH	RT	1.999	0.86047602	6648	0.9994
Amphisbaena_innocens	1	268	8.57*	RH	RT	0.999	0.94150755	37968	0.9355
Amphisbaena_kingii	138	208	5.5	KH	KT	118.32	0.90015055	94748	0.9367
Amphisbaena_kiririri	1	155	4.65*	RH	RT	0.999	0.89415539	70392	0.9559
Amphisbaena_kraoh	2	304	6.1	RH	RT	1.999	0.91465806	52160	0.9943
Amphisbaena_leali	1	254	8.13*	RH	RT	0.999	0.94795978	37576	0.938
Amphisbaena_leeseri	13	250	3.00*	RH	RT	12.831	0.90052376	936656	0.8046
Amphisbaena_leucocephala	1	343	11.00	RH	RT	0.999	0.93910393	1988	0.9996
Amphisbaena_littoralis	1	278	6.84	RH	RT	0.999	0.93789929	5644	0.9936
Amphisbaena_longinqua	1	134	5.00	RH	RT	0.999	0.9411361	52004	0.9332
Amphisbaena_lumbricalis	2	129	2.4	RH	RT	3.306	0.93229924	3332	0.9982
Amphisbaena_manni	2	250	8.5	RH	RT	1.999	0.87475936	22796	0.8541
Amphisbaena_maranhensis	1	125	2.7	RH	RT	0.999	0.93501649	9844	0.9928
Amphisbaena_mebengokre	1	159	6.7	RH	RT	0.999	0.94666213	174636	0.9367
Amphisbaena_medemi	6	146	4.00	RH	RT	5.999	0.94472328	873820	0.8666
Amphisbaena_mertensii	69	402	6.69	RH	RT	58.209	0.93476688	127748	0.8494
Amphisbaena_metallurga	1	178	4.47	RH	RT	0.999	0.93186045	16956	0.9865
Amphisbaena_miringoera	5	107	4.10**	RH	RT	4.422	0.9482463	59672	0.9886
Amphisbaena_mitchelli	21	165	3.30*	RH	RT	18.017	0.9461222	75652	0.9617
Amphisbaena_mongoyo	1	141	1.41	RH	RT	0.999	0.9443663	93600	0.9356
Amphisbaena_munoai	23	170	4.00	RH	RT	19.574	0.93694663	55596	0.9947
Amphisbaena_myersi	1	253	5.3	RH	RT	0.999	0.93051817	16200	0.9927
Amphisbaena_nana	10	118	3.1	RH	RT	3.228	0.93375286	1300	0.9987

Amphisbaena_neglecta	2	119	4.30**	RH	RT	1.999	0.96014812	80388	0.9963
Amphisbaena_nigricauda	5	117	4.30*8	RH	RT	4.999	0.90667296	10712	0.9735
Amphisbaena_occidentalis	7	206	5.00	RH	RT	5.136	0.92862038	57380	0.4348
Amphisbaena_pericensis	1	138	4.00	RH	RT	0.999	0.87716791	4048	0.9985
Amphisbaena_persephone	1	161	3.10*	RH	RT	0.999	0.93524245	103608	0.9705
Amphisbaena_plumbea	1	370	1.8	RH	RT	0.999	0.9433073	69548	0.9896
Amphisbaena_polygrammica	1	245	1.8	RH	NA	0.999	0.94644876	17472	0.997
Amphisbaena_pretreii	102	270	2.1	RH	RT	61.526	0.94644876	26792	0.9692
Amphisbaena_prunicolor	64	185	5.7	RH	RT	59.535	0.95124306	60492	0.9874
Amphisbaena_ridleyi	4	250	11.00	RH	RT	1.297	0.9413497	160	0.9999
Amphisbaena_roberti	37	290	4.3	RH	KT	34.998	0.93832663	203156	0.8665
Amphisbaena_rozei	1	196	3.80**	RH	RT	0.999	0.93832663	47192	0.9936
Amphisbaena_sanctaeritae	1	165	3.1	RH	RT	0.999	0.93832663	70764	0.9743
Amphisbaena_saxosa	2	290	6.69	RH	RT	1.999	0.93832663	7024	0.9995
Amphisbaena_schmidti	1	140	3.1	RH	RT	0.999	0.90583158	6972	0.9884
Amphisbaena_silvestrii	19	154	3.90*	RH	RT	18.554	0.94722461	219372	0.8833
Amphisbaena_slateri	5	163	4.00	RH	RT	4.999	0.90121001	70492	0.8621
Amphisbaena_slevini	4	103	3.00	RH	RT	3.393	0.93822903	57592	0.9959
Amphisbaena_spurelli	1	320	1.00	RH	RT	0.999	0.91836925	328	0.9995
Amphisbaena_steindachneri	4	256	7.07	KH	KT	3.999	0.90704022	39992	0.9686
Amphisbaena_stejnegeri	1	265	9.00	RH	RT	0.999	0.84995163	1200	0.9994
Amphisbaena_supernumeraria	2	212	6.00**	RH	RT	1.492	0.86763198	66204	0.9643
Amphisbaena_talisiae	11	121	2.62	RH	RT	10.82	0.8541789	7760	0.855
Amphisbaena_tiaraju	5	142	4.5	RH	NA	4.399	0.83078145	497572	0.9966
Amphisbaena_tragorrhecter	1	110	3.80**	RH	KT	0.999	0.82411213	94640	0.9724
Amphisbaena_uroxena	2	99	4.2	RH	TT	1.113	0.8224037	2512	0.9993
Amphisbaena_vanzolinii	7	154	3.6	RH	RT	6.999	0.83342583	343812	0.9308
Amphisbaena_vermicularis	74	488	7.20*	RH	RT	67.514	0.85802566	283928	0.8169
Amphisbaena_xera	1	236	1.00	RH	NA	0.999	0.89452742	620	0.9988
Leposternon_bagual	1	257	9.2	SH	RT	0.999	0.86549064	26368	0.9902
Leposternon_cerradensis	1	317	8.83	SH	RT	0.999	0.88280295	387828	0.8444
Leposternon_infraorbitale	31	384	1.75	SH	RT	30.027	0.88515312	108868	0.8179
Leposternon_kisteumacheri	3	356	8.6	SH	RT	2.999	0.88280295	75700	0.9633
Leposternon_maximus	6	418	8.00	SH	RT	3.296	0.88257062	155136	0.9493
Leposternon_microcephala	130	311	16.17	SH	RT	108.557	0.88304939	38892	0.9252
Leposternon_mineiro	2	358	8.7	SH	RT	1.999	0.8830453	47032	0.9895
Leposternon_octostegum	6	373	9.2	SH	RT	5.337	0.94381861	10932	0.991
Leposternon_polystegum	32	350	8.2	SH	RT	29.1	0.94541539	167384	0.9772
Leposternon_scutigerum	6	432	9.9	SH	RT	4.87	0.88543144	4956	0.9971
Leposternon_wuchereri	11	340	2.82	SH	RT	10.999	0.9403652	199032	0.8895

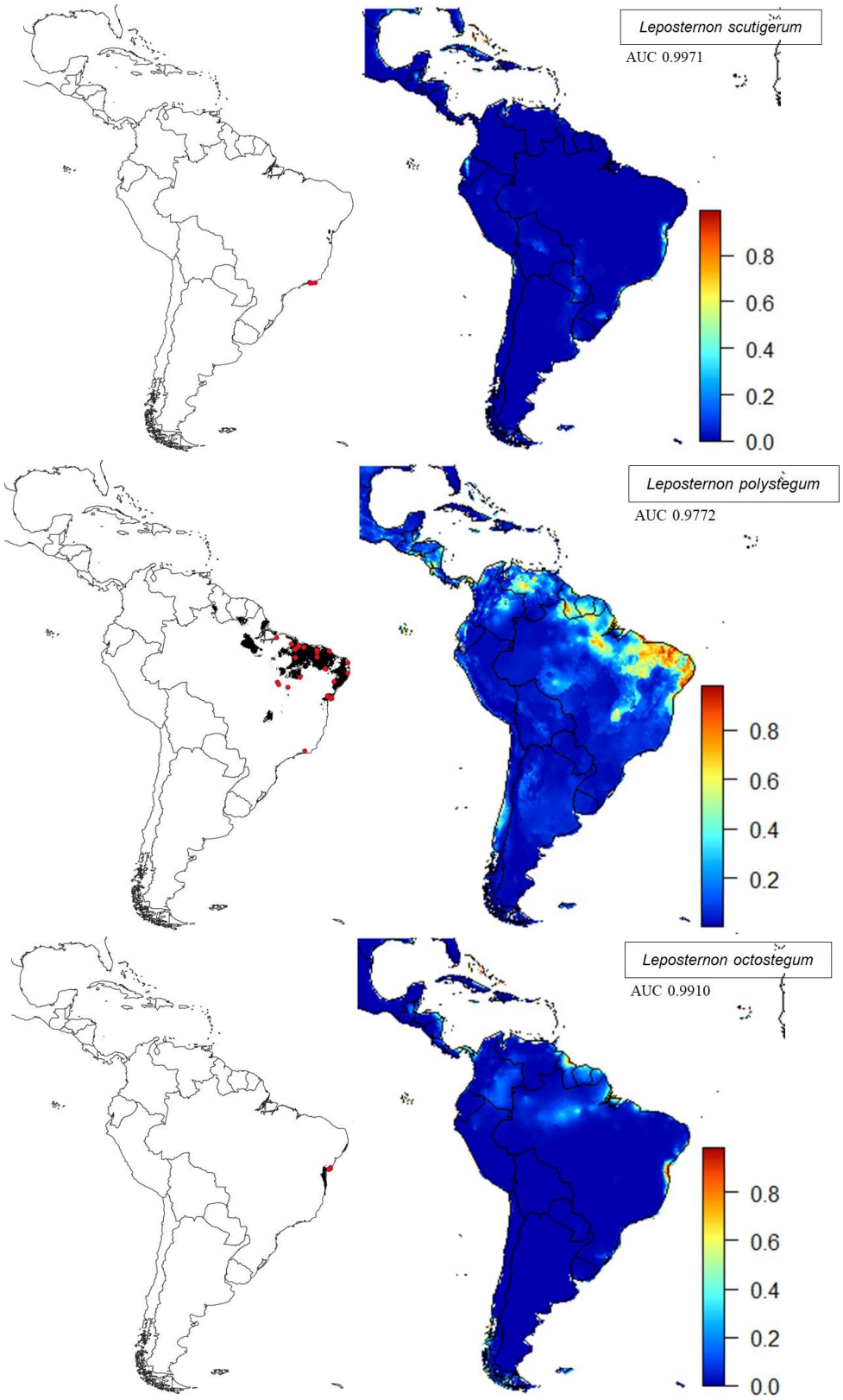
* Largura da cabeça usada como substituto do diâmetro do corpo.
** Tamanho do corpo usada para calcular o diâmetro do corpo.
NA Sem dados disponível
Cabeça-quilhada (KH), cabeça-arredondada (RH), cabeça formato de pá (SH).
Cauda-quilhada (KT), cauda-arredondada (RT), cauda-tuberosa (TT)

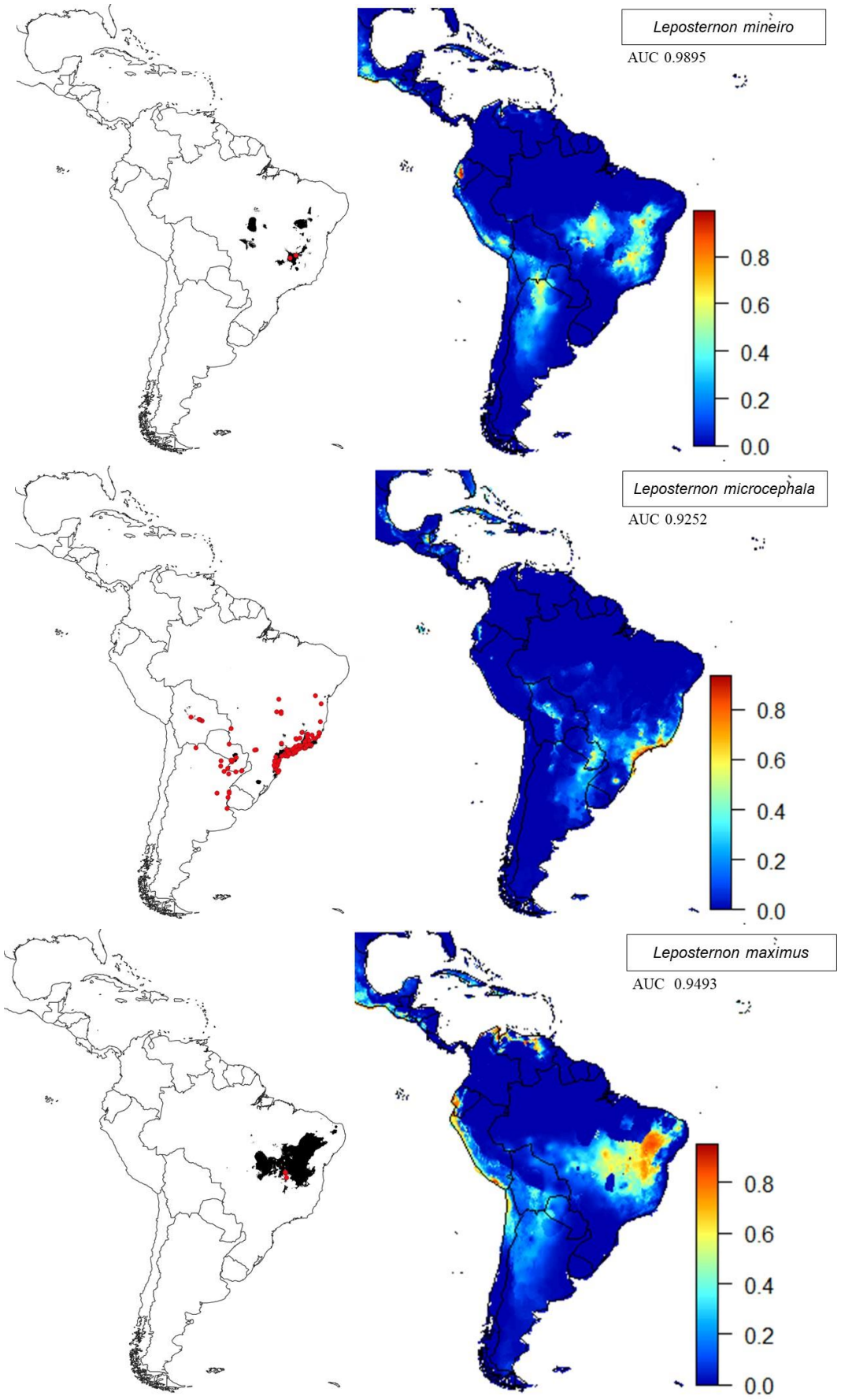
Tabela 2. Informação dos dados genéticos utilizados nas análises filogenética, disponíveis na plataforma do GenBank. A tabela fornece informações dos códigos de acesso de 12 genes para 49 espécies, além de 6 espécies externas do grupo.

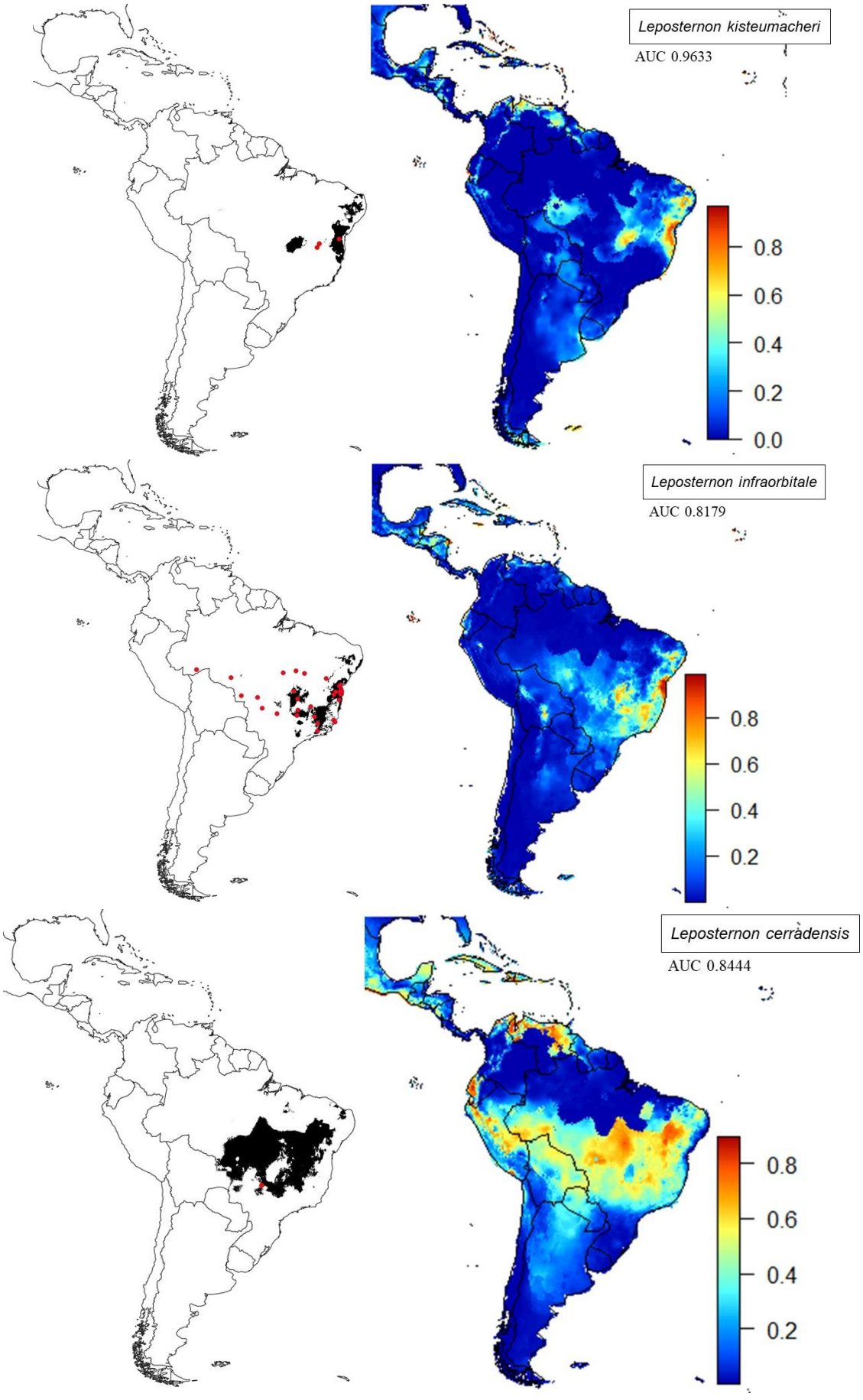
SP	COLEÇAO	16S	Cmos	ND2	BDNF	Rag1	ND4	12S	HOXA13	R35	COI	RH2	OPN1SW
A. alba	UFMT3468	FJ441706	FJ441766	FJ441949	FJ441889	FJ441826	_	EU203644	KR136316	_	_	KR336756	KR336720
A. alba	TM19	_	_	_	_	_	KY560439	_	_	_	_	_	_
A. alba	TM210	_	_	_	_	_	_	_	_	_	KY560441	_	_
A. anaemariae	CHUNB38647	FJ441668	FJ441728	FJ441911	FJ441851	FJ441788	_	_	_	_	_	_	_
A. angustifrons	MONTERO3	FJ441707	FJ441767	FJ441950	FJ441890	FJ441827	_	_	_	_	_	_	_
A. anomala	MPEG22139	FJ441712	FJ441772	FJ441955	FJ441895	FJ441832	_	_	_	_	_	_	_
A. arenaria	MTR23279	KY018688	KY018693	KY018695	KY018691	_	_	_	_	_	_	_	_
A. bahiana	MZUSP106222	MG028546	MG028566	MG028575	MG028557	MG028585	_	_	_	_	_	_	_
A. bakeri	USNM25541	MH311045	_	_	_	_	_	EU203645	_	_	MH311190	_	_
A. barbouri	MCZ12136	EU203646	_	_	_	_	_	EU203646	_	_	_	_	_
A. bolivica	MONTERO8	FJ441669	FJ441729	FJ441912	FJ441852	FJ441789	_	_	_	_	_	_	_
A. brasiliana	UFMT3998	FJ441708	FJ441768	FJ441951	FJ441891	FJ441828	_	_	_	_	_	_	_
A. caca	MVZ232753	FJ441671	FJ441731	FJ441914	FJ441854	FJ441791	_	EU203647	_	_	MH311119	_	_
A. caetitensis	MUFAL13636	MG491662	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
A. caiari	MZUSP101602	KJ669327	KJ669331	KJ669333	KJ669329	KJ669335	_	_	_	_	_	_	_
A. camura	MPEG21463	FJ441672	FJ441732	FJ441915	FJ441855	FJ441792	_	_	_	_	_	_	_
A. carlgansi	MNHN<CUB_:4421	EU203648	_		_	_	_	_	_	_	_	_	_
A. carli	MTR17848	KY352316	KY352328	KY352335	KY352324	KY352335	_	_	_	_	_	_	_
A. cubana	ZMB6904	EU203649	AY487346	_	EU203609	_	_	EU203649	DQ119602	DQ119615	_	_	_
A. cuiabana	UFMT3546	FJ441696	FJ441756	FJ441939	FJ441879	FJ441816	_	_	KR136320	_	_	_	_
A. cunhai	LSUMZH13969	FJ441673	FJ441733	FJ441916	FJ441856	FJ441793	_	_	_	_	_	_	_
A. darwinii	MCP14723	FJ441693	FJ441753	FJ441936	FJ441876	FJ441813	_	_	_	_	_	_	_
A. fenestrata	USNM11715	EU203650	_	_	_	_	_	EU203650	_	_	_	_	_
A. fuliginosa	KU222189	FJ441682	FJ441742	FJ441925	FJ441865	FJ441802	_	_	_	_	MH139929	_	_
A. fuliginosa	BPN988	_	_	_	_	_	_	_	_	HQ876352	_	_	_
A. hastata	MTR3662	FJ441678	FJ441738	FJ441921	FJ441861	FJ441798	_	_	KR136317	_	_	_	_
A. hyporissor	MCZ77149	EU203651	_	_	_	_	_	EU203651	_	_	_	_	_
A. ignatiana	MTR3538	FJ441679	FJ441739	FJ441922	FJ441862	FJ441799	_	_	_	_	_	_	_

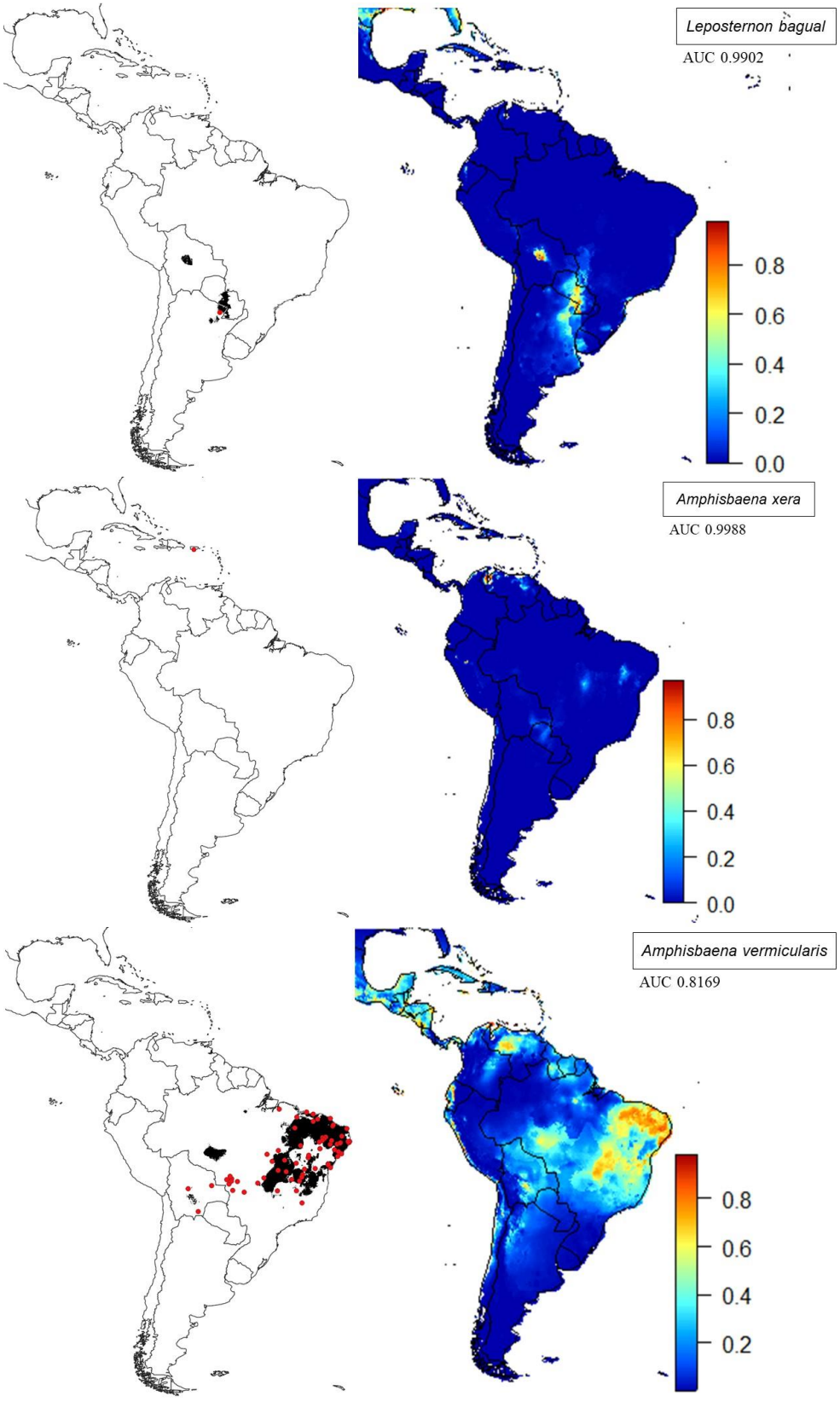
A. innocens	MCZ3624	EU203652	_	_	_	_	_	EU203652	_	_	_	_	_
A. kingii	MCP14721	FJ441725	FJ441785	FJ441968	FJ441908	FJ441845	_	_	_	_	_	_	_
A. kraoh	CHUNB30676	FJ441692	FJ441752	FJ441935	FJ441875	FJ441812	_	_	_	_	_	_	_
A. leali	USNM562786	EU203653	_	_	_	_	_	EU203653	_	_	_	_	_
A. leeseri	CHUNB41351	FJ441694	FJ441754	FJ441937	FJ441877	FJ441814	_	_	_	_	_	_	_
A. leucocephala	MTR33467	KY352317	KY352329	KY352336	KY352325	KY352332	_	_	_	_	_	_	_
A. longinqua	MZUSP106166	MN713822	MN713827	MN713831	MN713834	MN713839	_	_	_	_	_	_	_
A. manni	MCZ8645	EU203654	_	_	_	_	_	EU203654	_	_	_	_	_
A. mebengokre	CTMZ20122	_	_	MH931256	_	_	_	_	_	_	_	_	_
A. mertensii	UFMT3469	FJ441675	FJ441735	FJ441918	FJ441858	FJ441795	_	_	_	_	_	_	_
A. miringoera	UFMT8891	KT371482	KT371478	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
A. mitchelli	BM137	KY018690	KY018694	KY018696	KY018692	KY018697	_	_	_	_	_	_	_
A. mongoyo	MZUSP106167	MN713826	MN713830	MN713833	MN713838	MN713843	_	_	_	_	_	_	_
A. munoai	MCP14749	FJ441687	FJ441747	FJ441930	FJ441870	FJ441807	_	_	_	_	_	_	_
A. pretrei	MTR22216	KY352320	KY352330	KY352338	KY352327	KY352334	KY560392	_	KR136318	_	KY560427	_	_
A. prunicolor	PCS521	MN276215	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
A. roberti	TM16	MG028547	MG028567	MG028576	MG028558	MG028586	_	_	_	_	_	_	_
A. saxosa	MTR8830	FJ441709	FJ441769	FJ441952	FJ441892	FJ441829	_	_	_	_	_	_	_
A. schmidti	MVZ232756	FJ441681	FJ441741	FJ441924	FJ441864	FJ441801	_	EU203655	_	_	MH311183	_	_
A. silvestri	UFMT3996	FJ441688	FJ441748	FJ441931	FJ441871.	FJ441808	_	_	_	_	_	_	_
A. talisiae	MTR11455	MN713824	MN713829	MN713832	MN713836	MN713841	_	_	_	_	_	_	_
A. uroxena	MZUSP95988	MG028550	_	MG028578	MG028559	MG028587	_	_	_	_	_	_	_
A. vermicularis	CHUNB35348	FJ441685	FJ441745	FJ441928	FJ441868	FJ441805	_	_	_	_	_	_	_
A. vermicularis	LABI15	_	_	_	_	_	KY560440	_	_	_	KY560442	_	_
A. xera	MCZ81019	MH311055	AY662568	AY662541	_	AY662619	_	EU203656	_	_	MH311177	_	_
G. acutus	MVZ232837	FJ441724	FJ441784	FJ441967	FJ441907	FJ441844	_	_	_	_	_	_	_
L. infraorbitale	UFMT3481	FJ441722	FJ441782	FJ441965	FJ441905	FJ441842	_	_	_	_	_	KR336755	KR336719
L. microcephala	MONTERO14	FJ441714	FJ441774	FJ441957	FJ441897	FJ441834	_	_	_	_	_	_	_
L. polystegum	MTR3608	FJ441721	FJ441781	FJ441964	FJ441904	FJ441841	_	_	KR136319	_	_	_	_
R. floridana	CAS200844	EU203657	AY444022	AY605473	FJ441848	AY444048	_	_	_	_	_	_	_
T. wiegmanni	MVZ162544	FJ441667	FJ441727	FJ441910	FJ441850	FJ441787	_	_	_	_	_	_	_

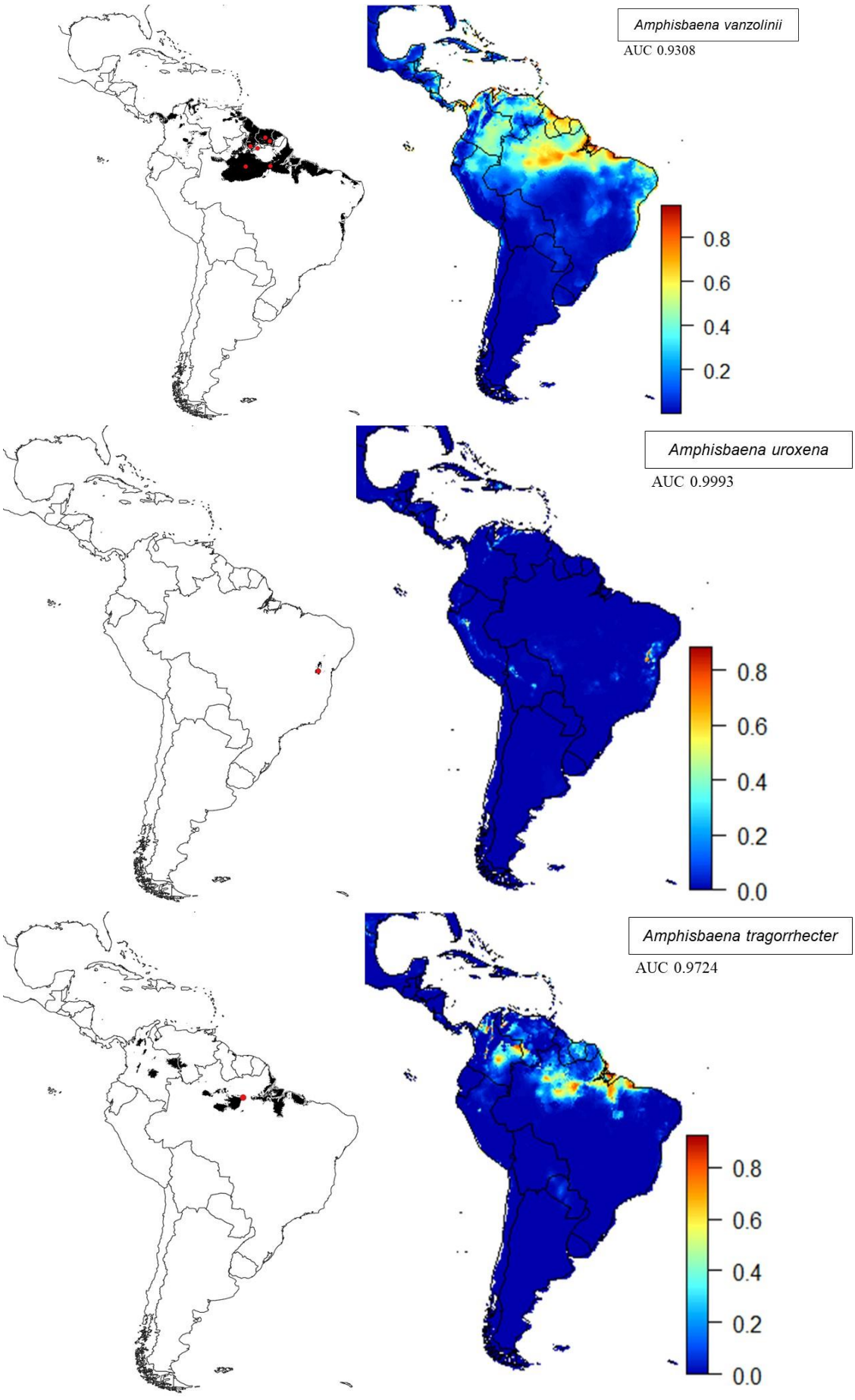
Figura S1: Mapas de recortes da distribuição das espécies com pontos de ocorrência, juntamente com os mapas de modelagem preditiva de melhor adequabilidade ambiental para a região Neotropical.

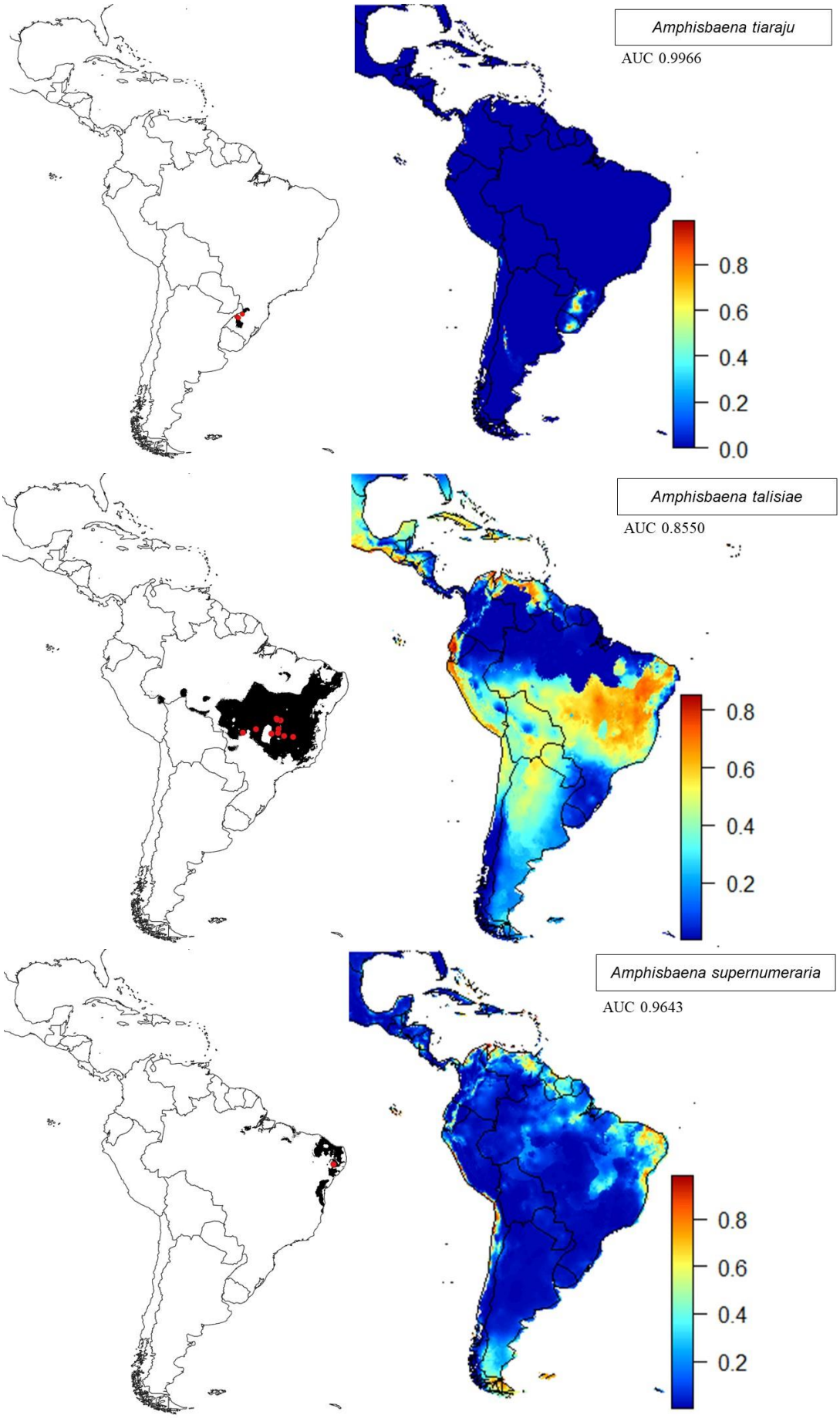


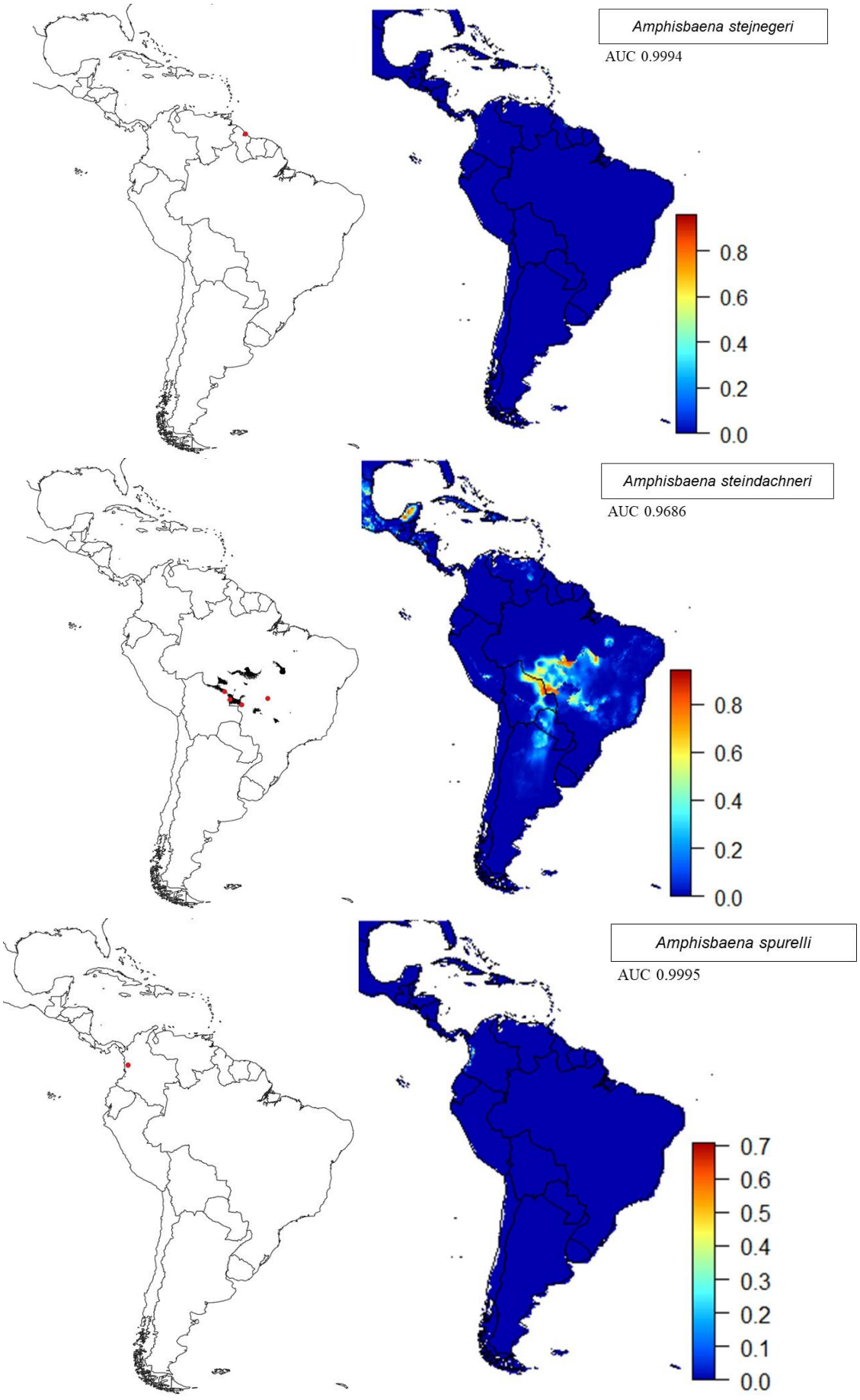

Leposternon mineiro
AUC 0.9895
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Leposternon microcephala
AUC 0.9252
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Leposternon maximus
AUC 0.9493
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

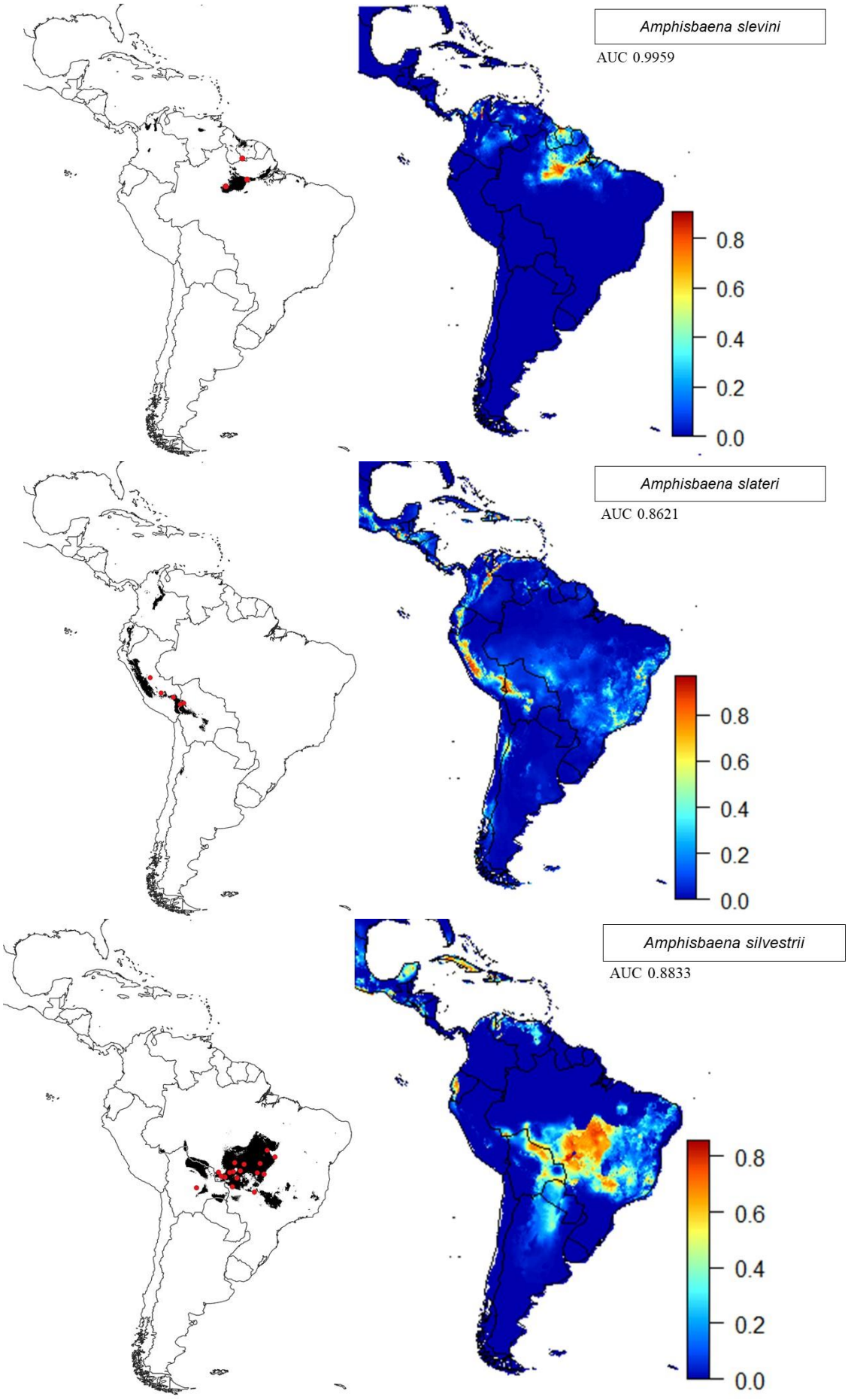

Leposternon kisteumacheri
AUC 0.9633
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Leposternon infraorbitale
AUC 0.8179
0.8
0.6
0.4
0.2
Leposternon cerradensis
AUC 0.8444
0.8
0.6
0.4
0.2

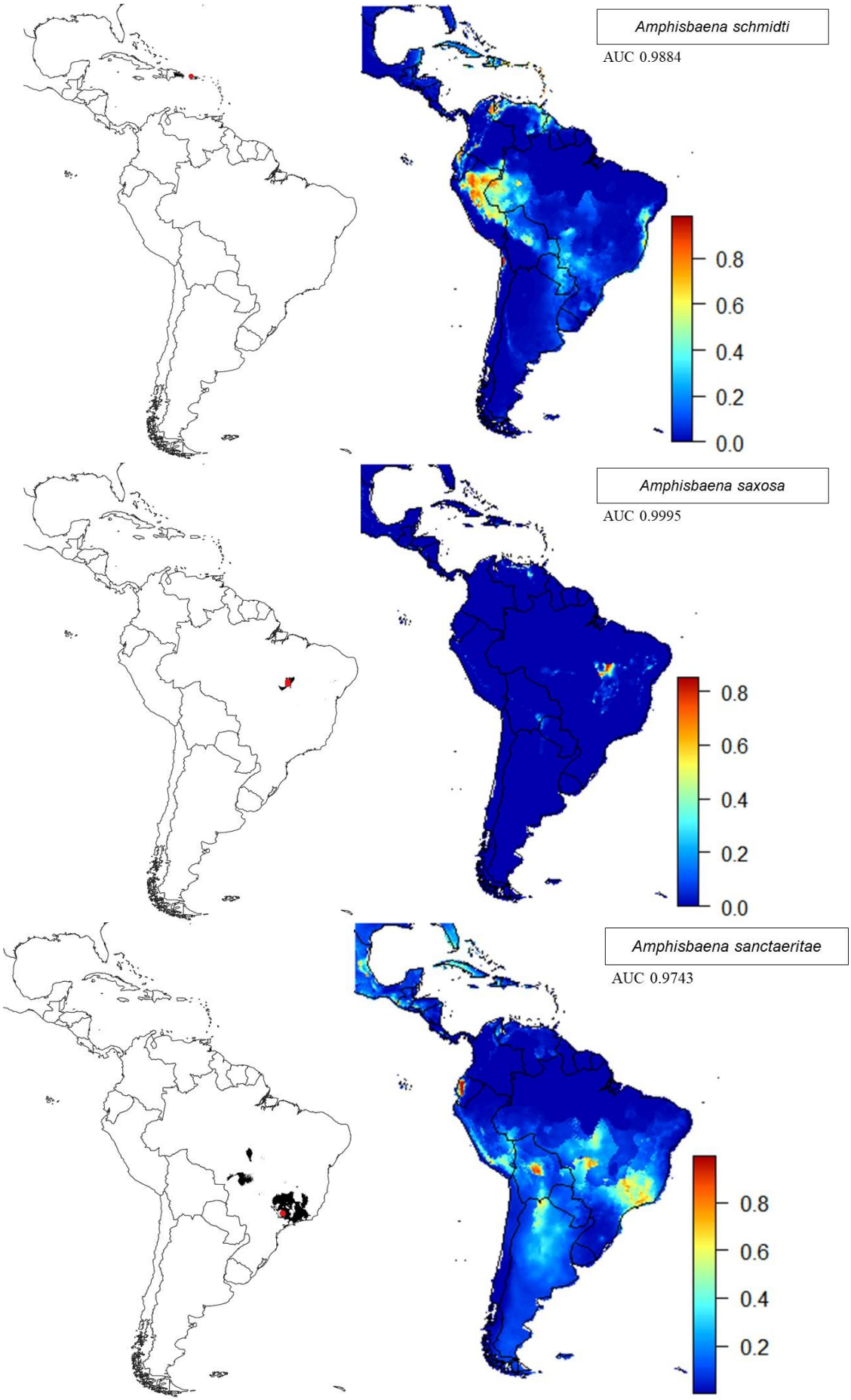

Leposternon bagual
AUC 0.9902
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena xera
AUC 0.9988
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena vermicularis
AUC 0.8169
0.8
0.6
0.4
0.2

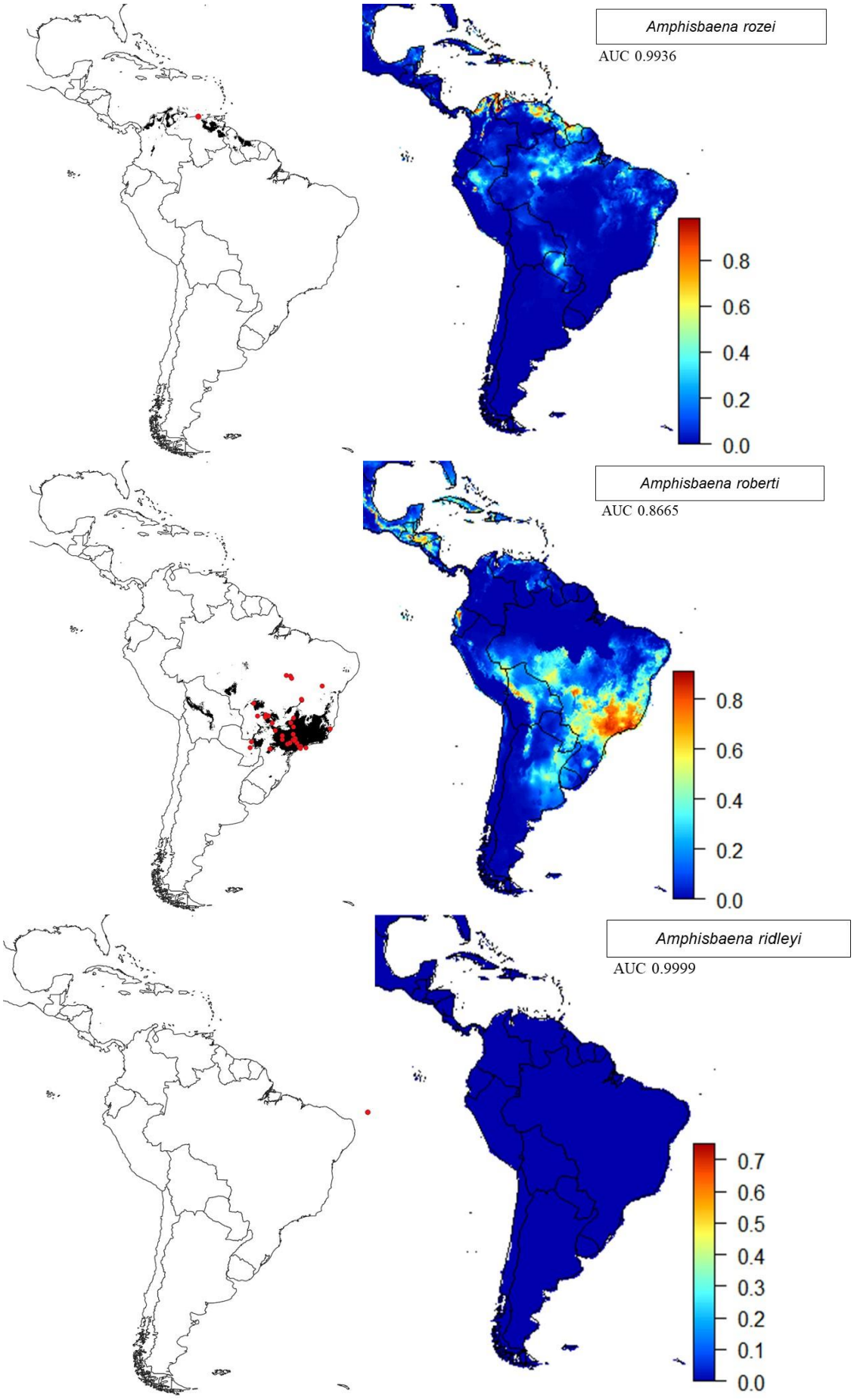

Amphisbaena vanzolinii
AUC 0.9308
0.8
0.6
0.4
0.2
Amphisbaena uroxena
AUC 0.9993
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena tragorrhecter
AUC 0.9724
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

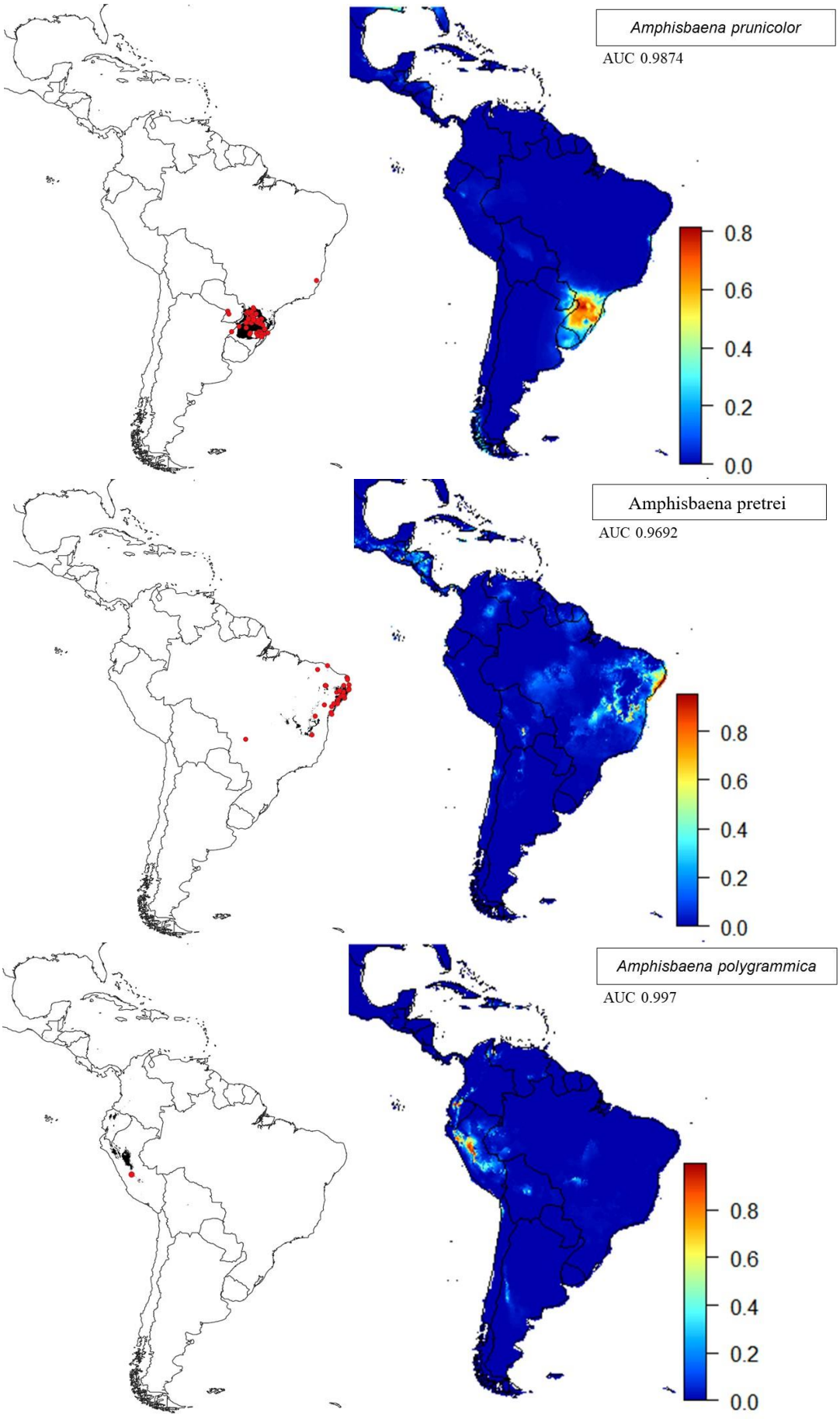

Amphisbaena tiaraju
AUC 0.9966
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena talisiae
AUC 0.8550
0.8
0.6
0.4
0.2
Amphisbaena supernumeraria
AUC 0.9643
0.8
0.6
0.4
0.2

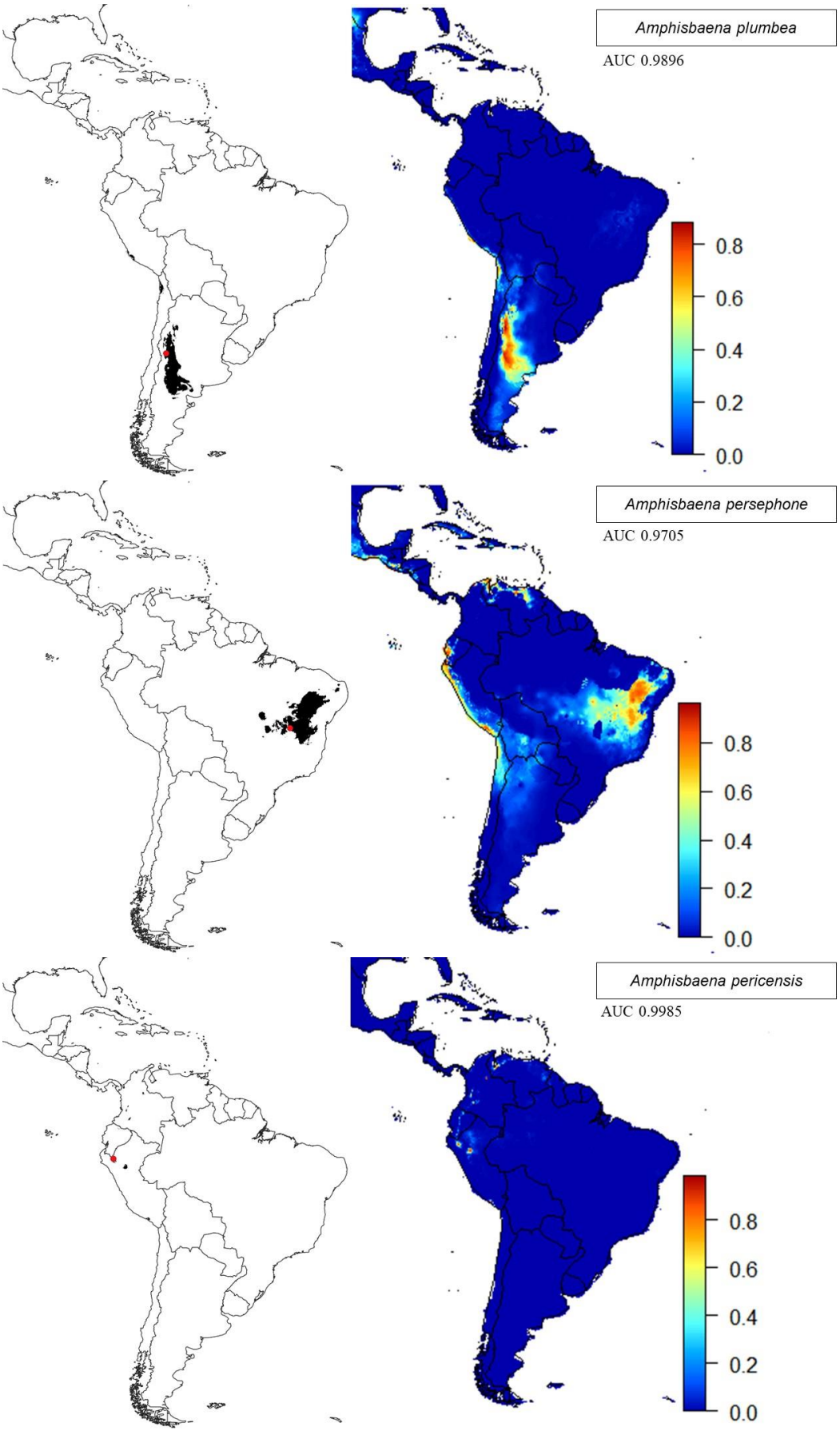

Amphisbaena stejnegeri
AUC 0.9994
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena steindachneri
AUC 0.9686
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena spurelli
AUC 0.9995
0.7
0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0.0

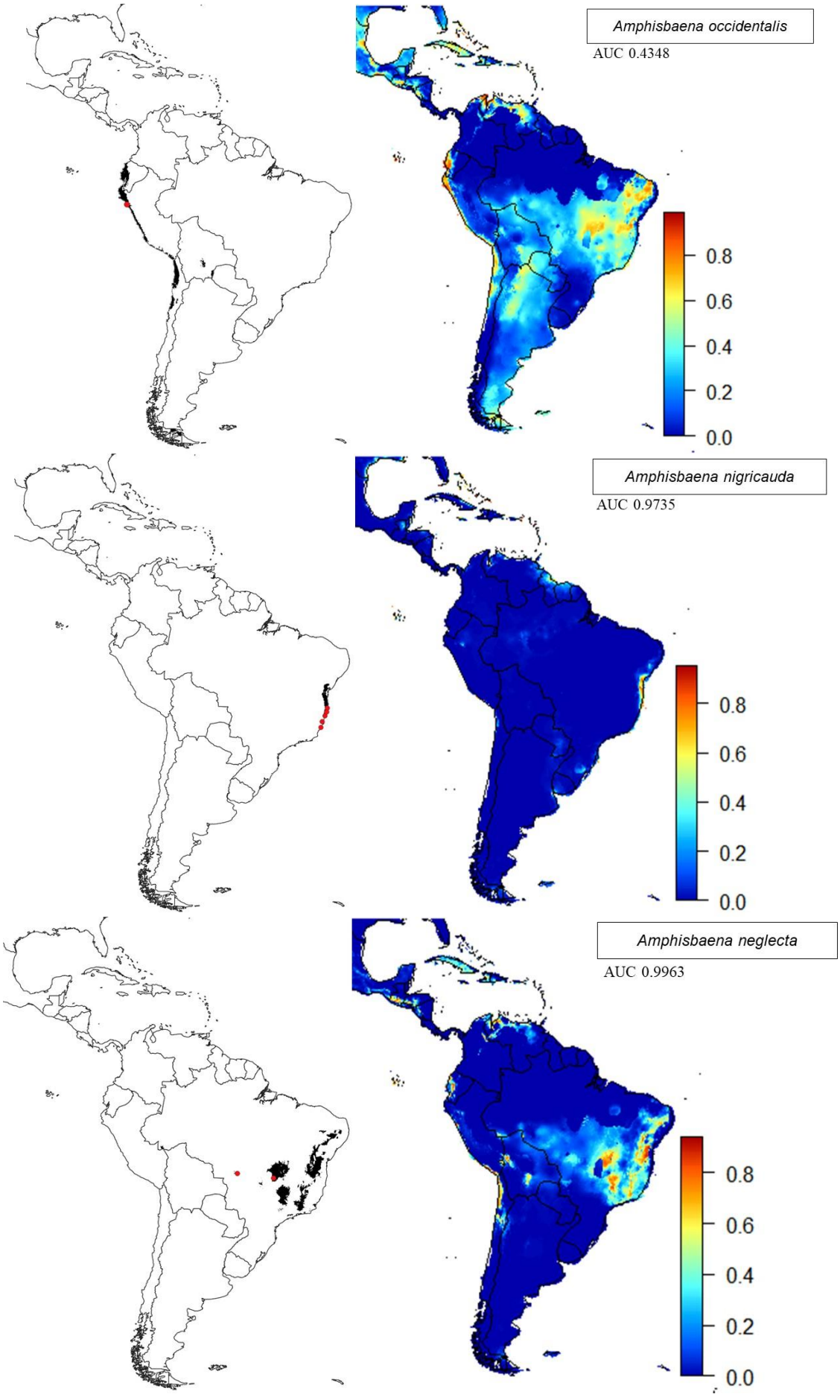

Amphisbaena slevini
AUC 0.9959
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena slateri
AUC 0.8621
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena silvestrii
AUC 0.8833
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

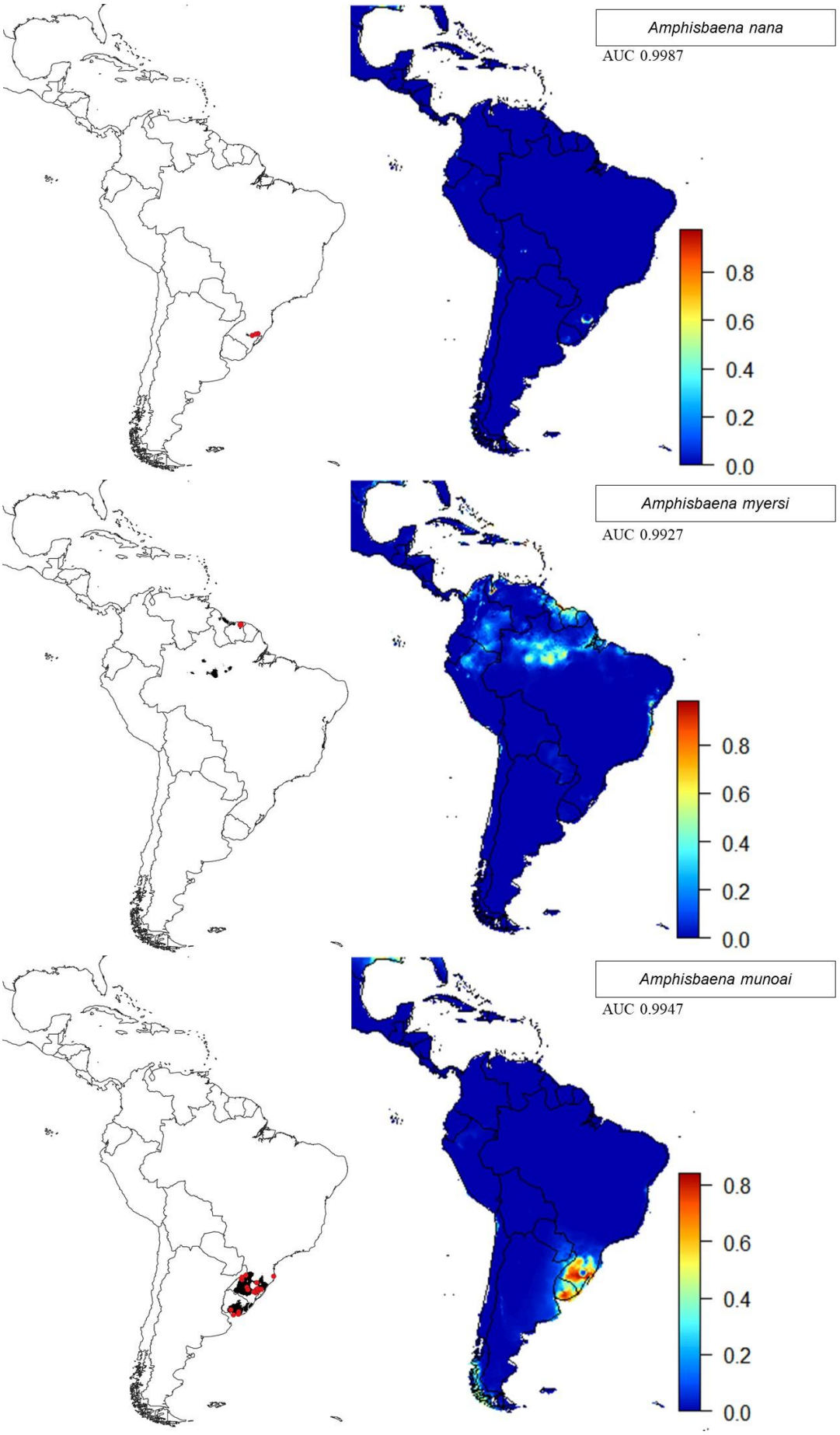

Amphisbaena schmidti
AUC 0.9884
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena saxosa
AUC 0.9995
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena sanctaeritae
AUC 0.9743
0.8
0.6
0.4
0.2

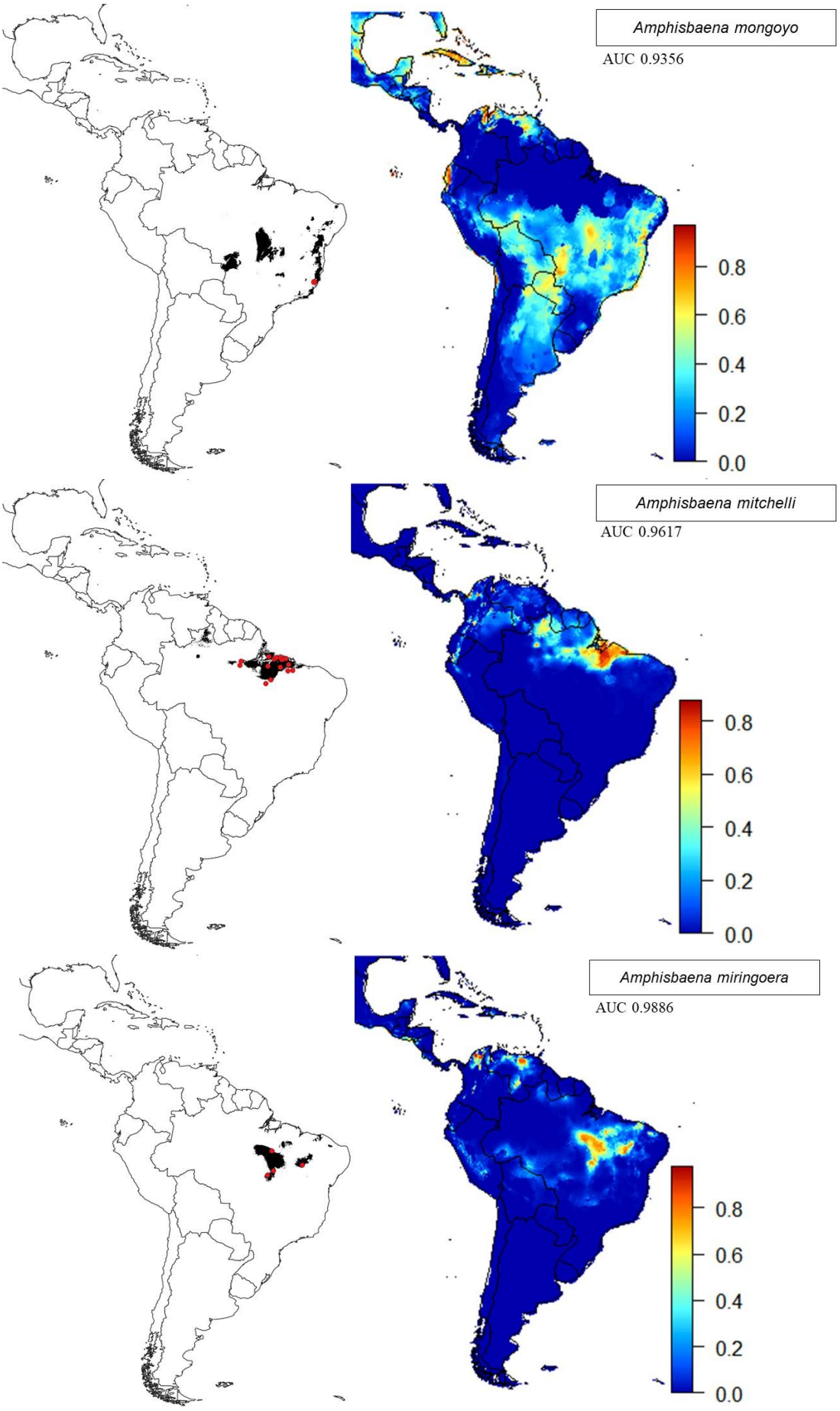

Amphisbaena rozei
AUC 0.9936
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena roberti
AUC 0.8665
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena ridleyi
AUC 0.9999
0.7
0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0.0

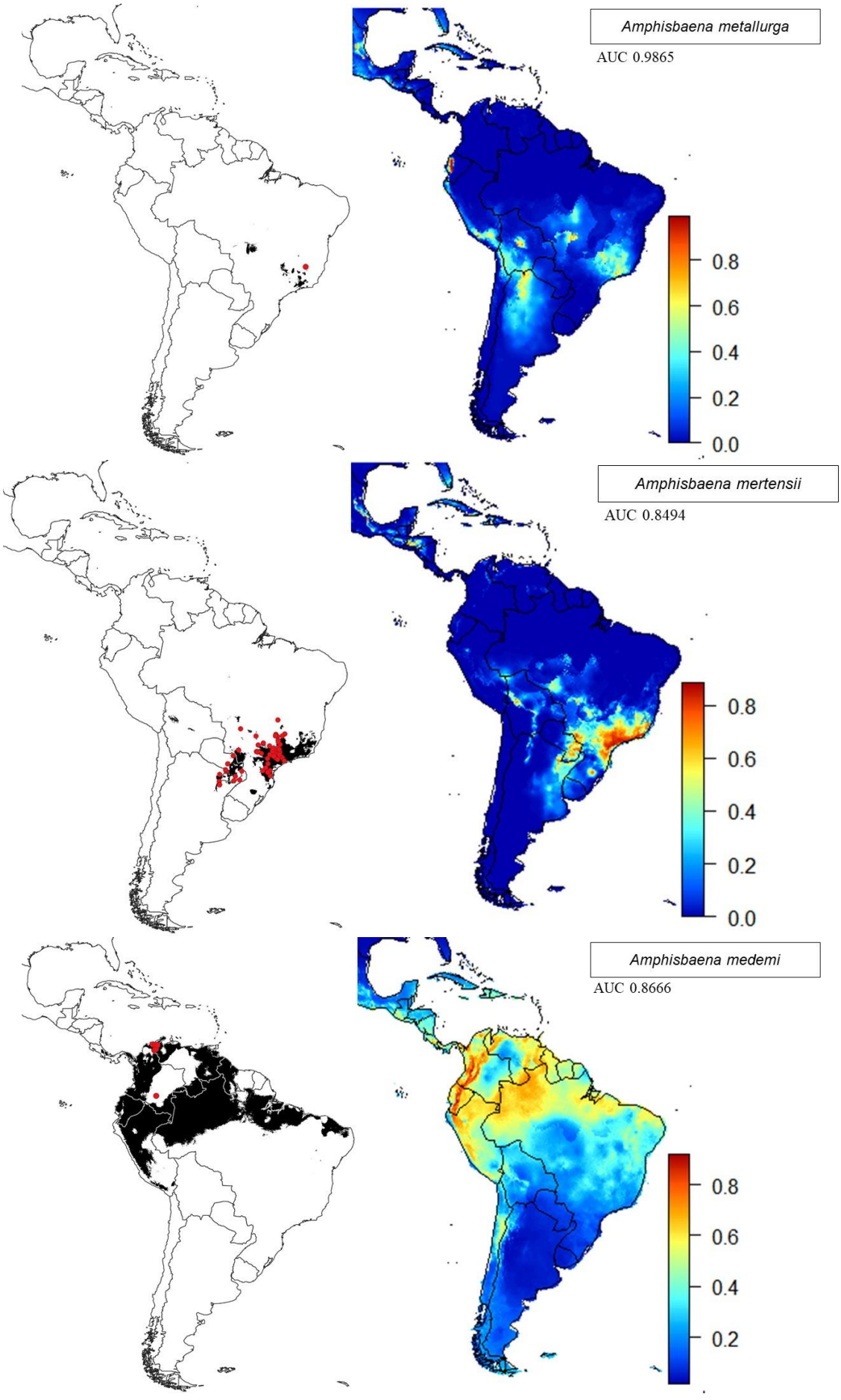

Amphisbaena prunicolor
AUC 0.9874
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena pretrei
AUC 0.9692
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena polygrammica
AUC 0.997
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

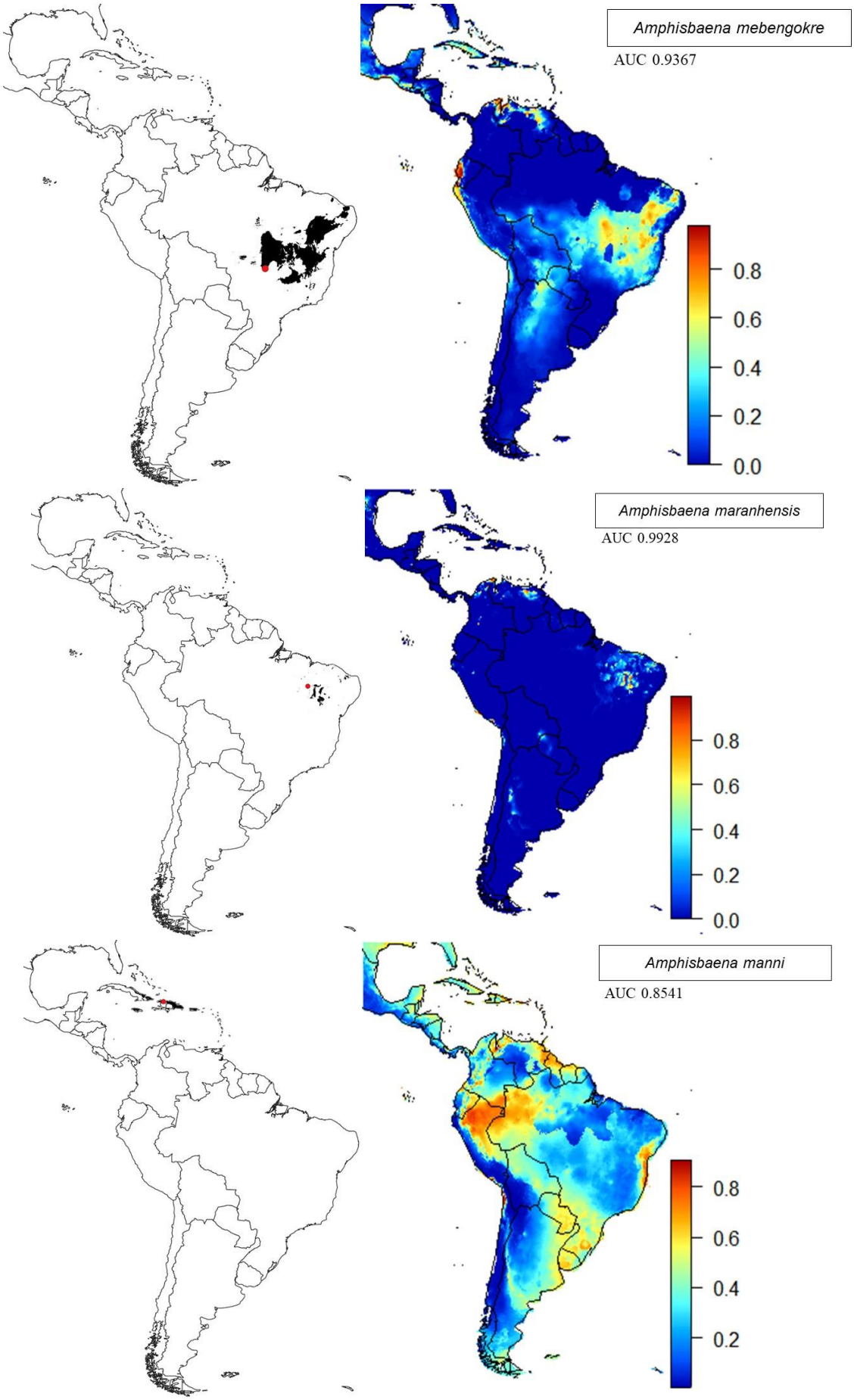

Amphisbaena plumbea
AUC 0.9896
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena persephone
AUC 0.9705
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena pericensis
AUC 0.9985
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

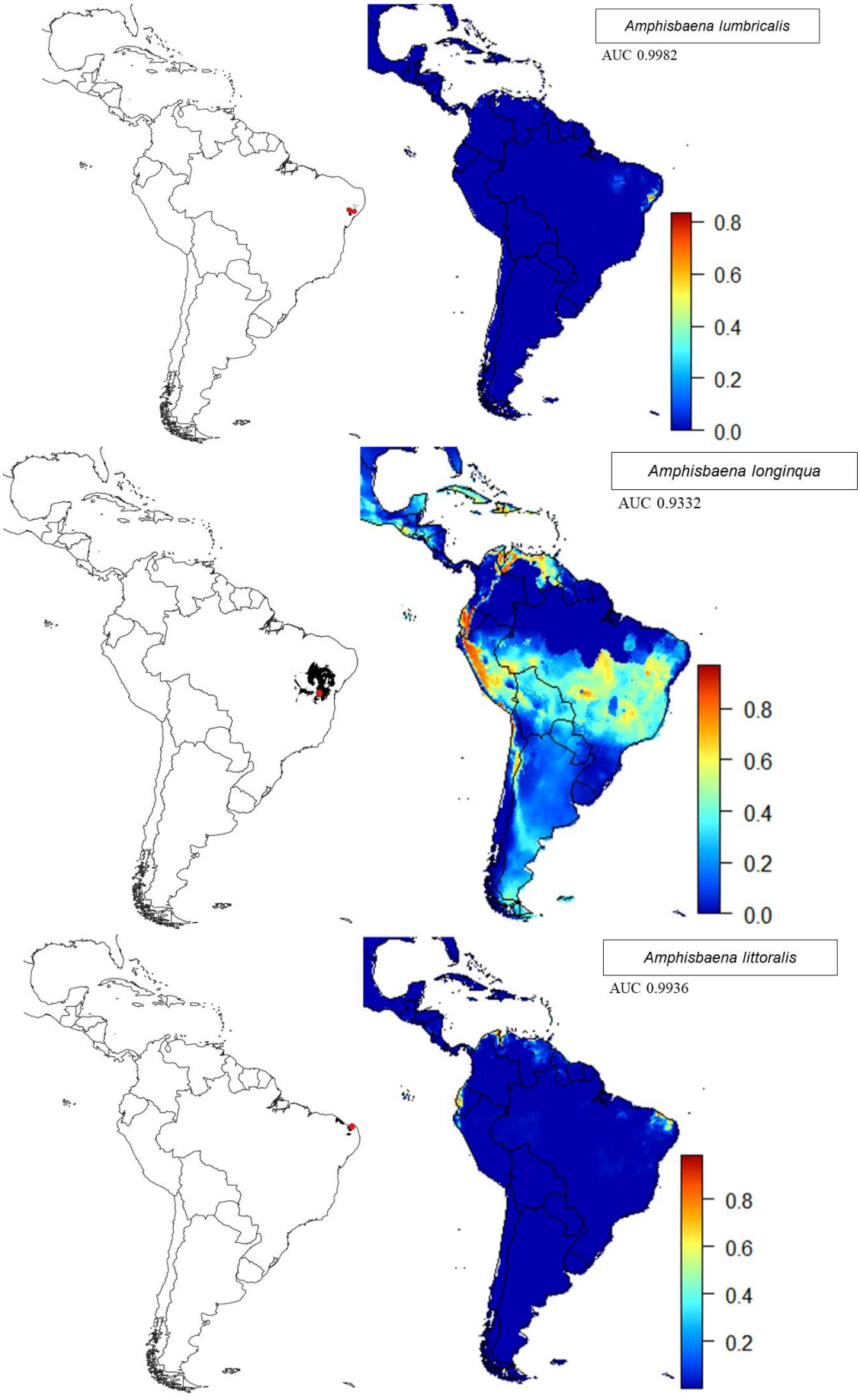

Amphisbaena occidentalis
AUC 0.4348
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena nigricauda
AUC 0.9735
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena neglecta
AUC 0.9963
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0


Amphisbaena nana
AUC 0.9987
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena myersi
AUC 0.9927
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena munoai
AUC 0.9947
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

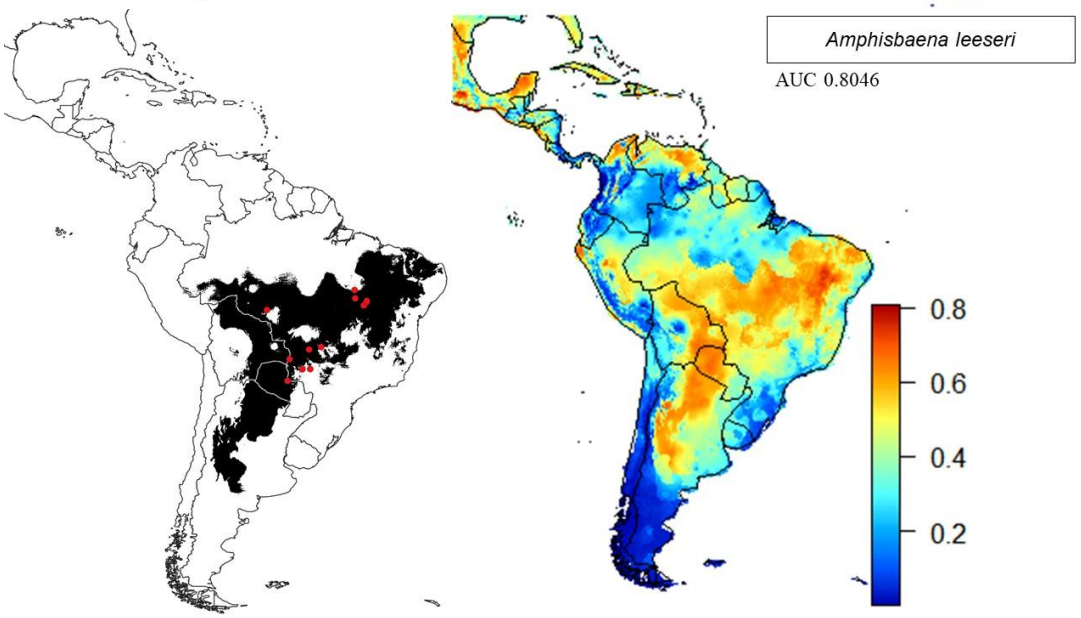

Amphisbaena mongoyo
AUC 0.9356
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena mitchelli
AUC 0.9617
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena miringoera
AUC 0.9886
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

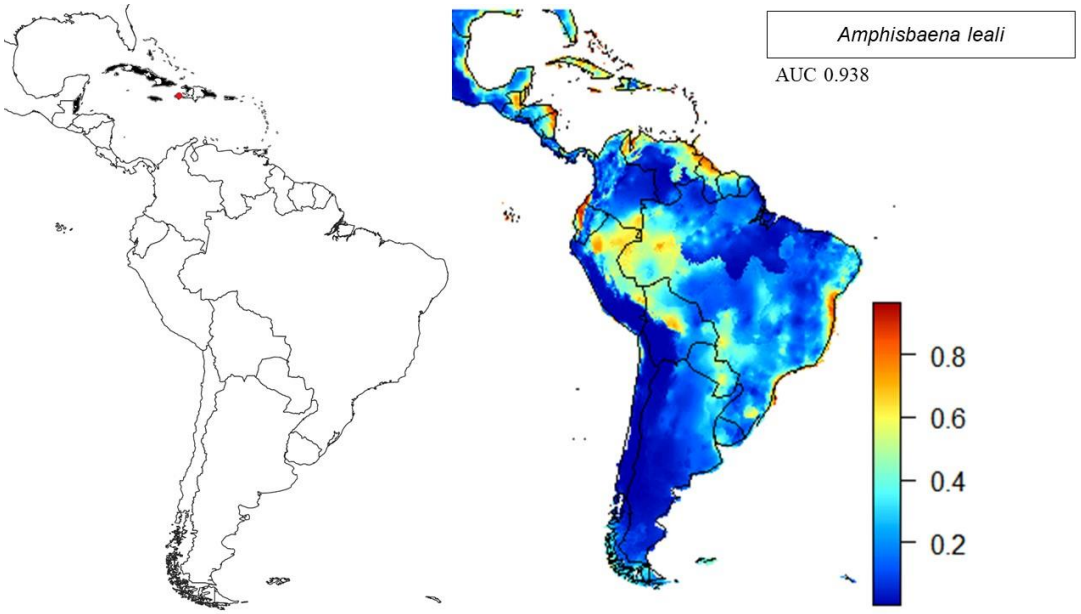

Amphisbaena metallurga
AUC 0.9865
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena mertensii
AUC 0.8494
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena medemi
AUC 0.8666
0.8
0.6
0.4
0.2

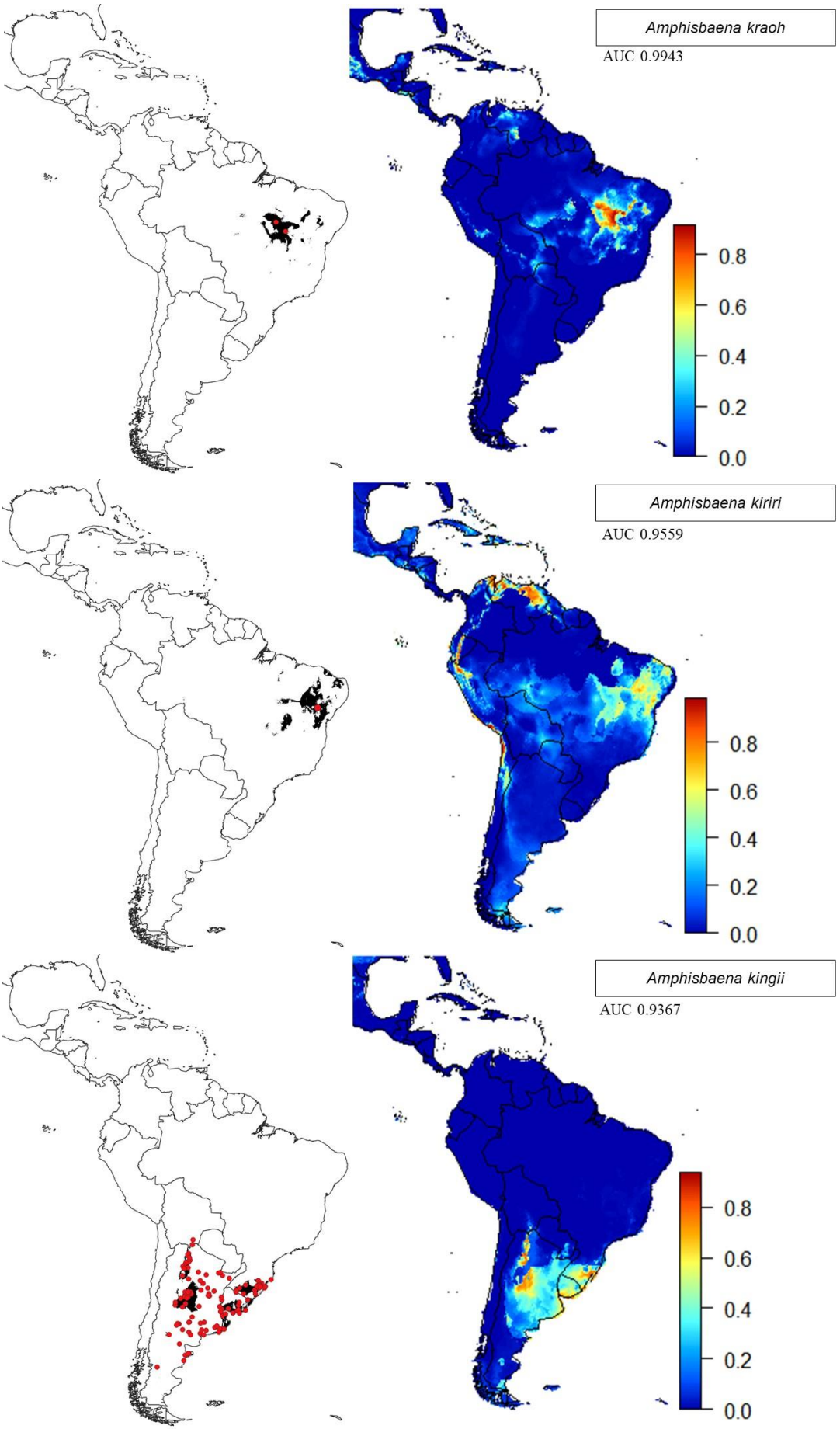

Amphisbaena mebengokre
AUC 0.9367
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena maranhensis
AUC 0.9928
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena manni
AUC 0.8541
0.8
0.6
0.4
0.2

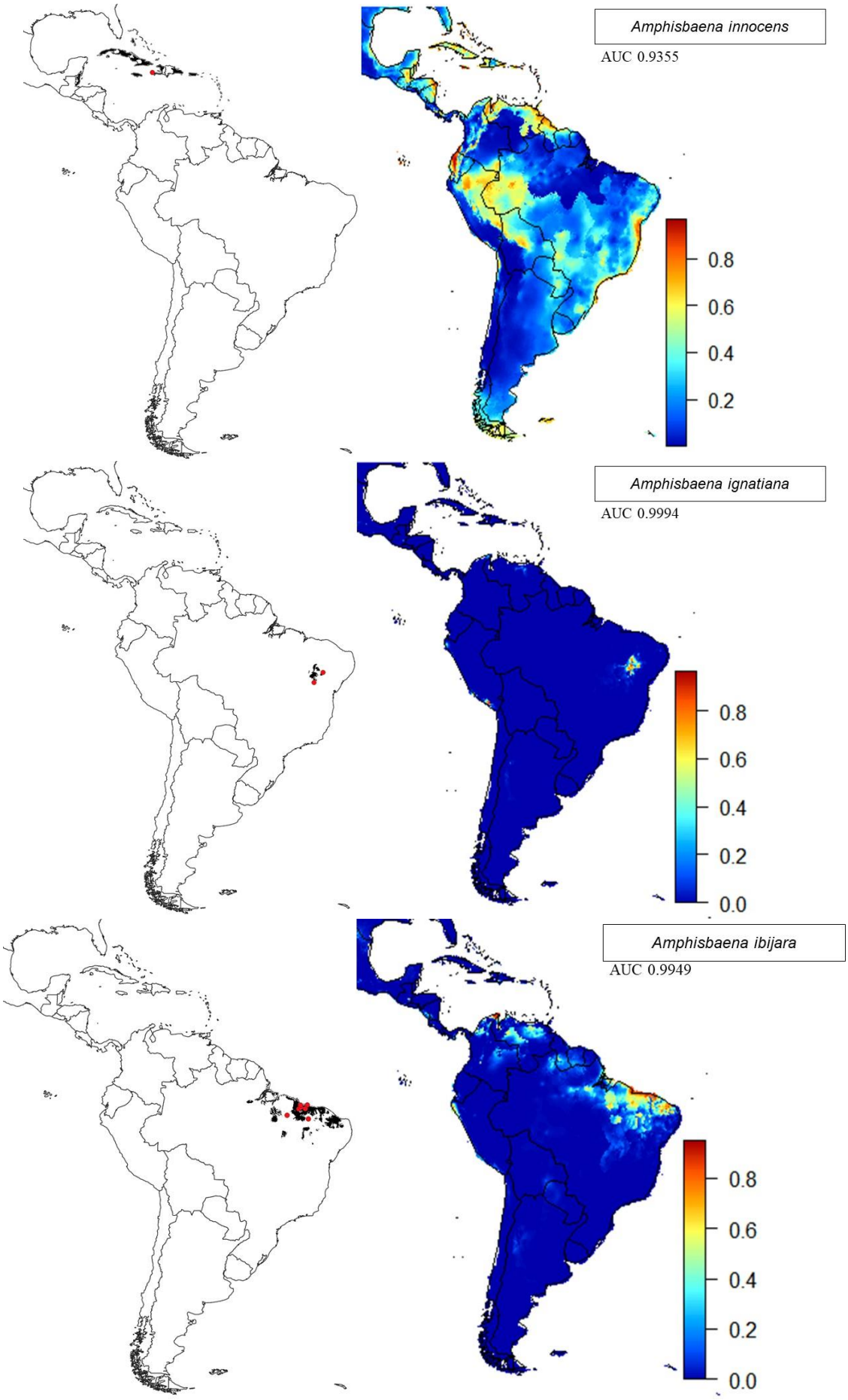

Amphisbaena lumbricalis
AUC 0.9982
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena longinqua
AUC 0.9332
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena littoralis
AUC 0.9936
0.8
0.6
0.4
0.2

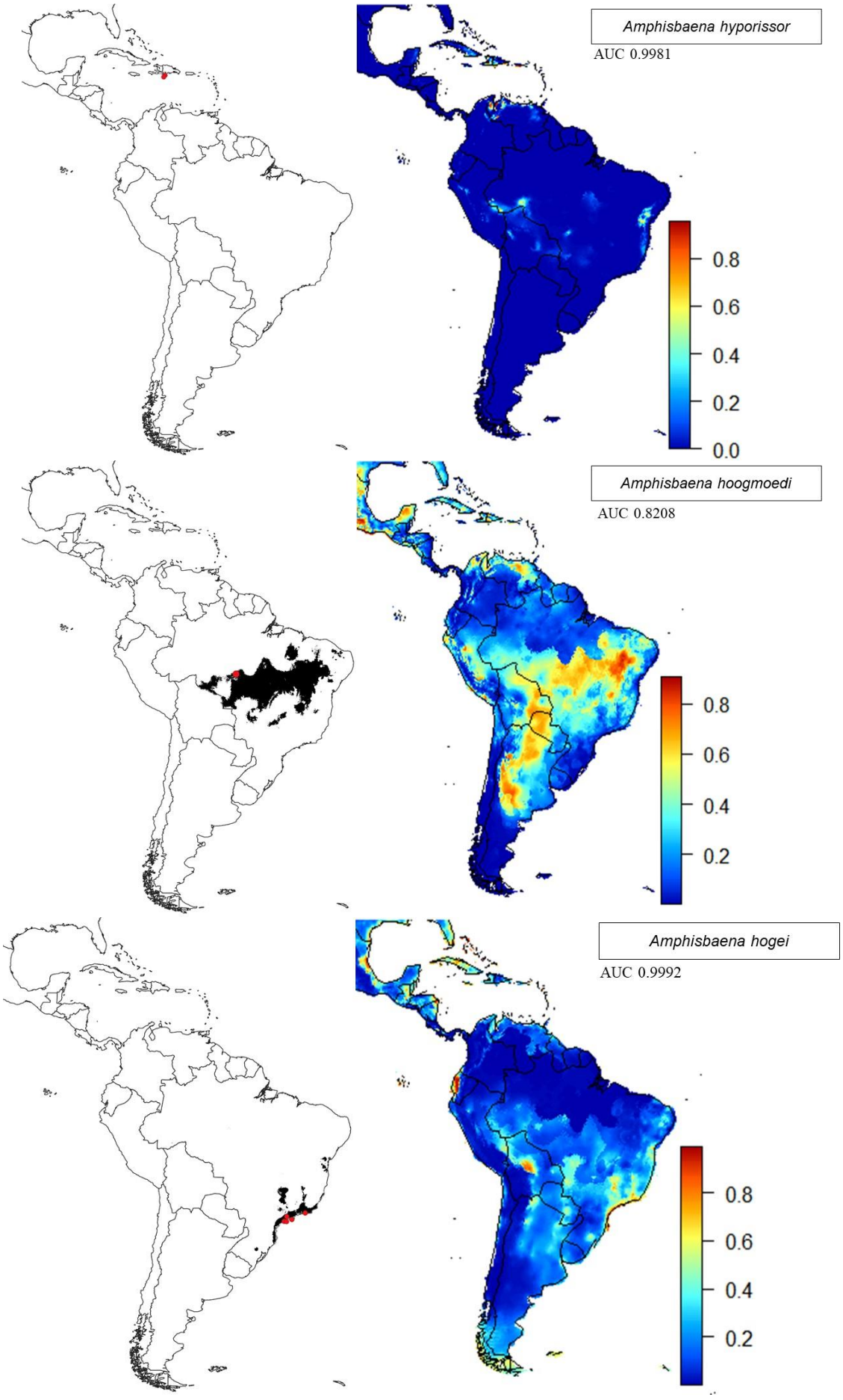

Amphisbaena leucocephala
AUC 0.9996
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

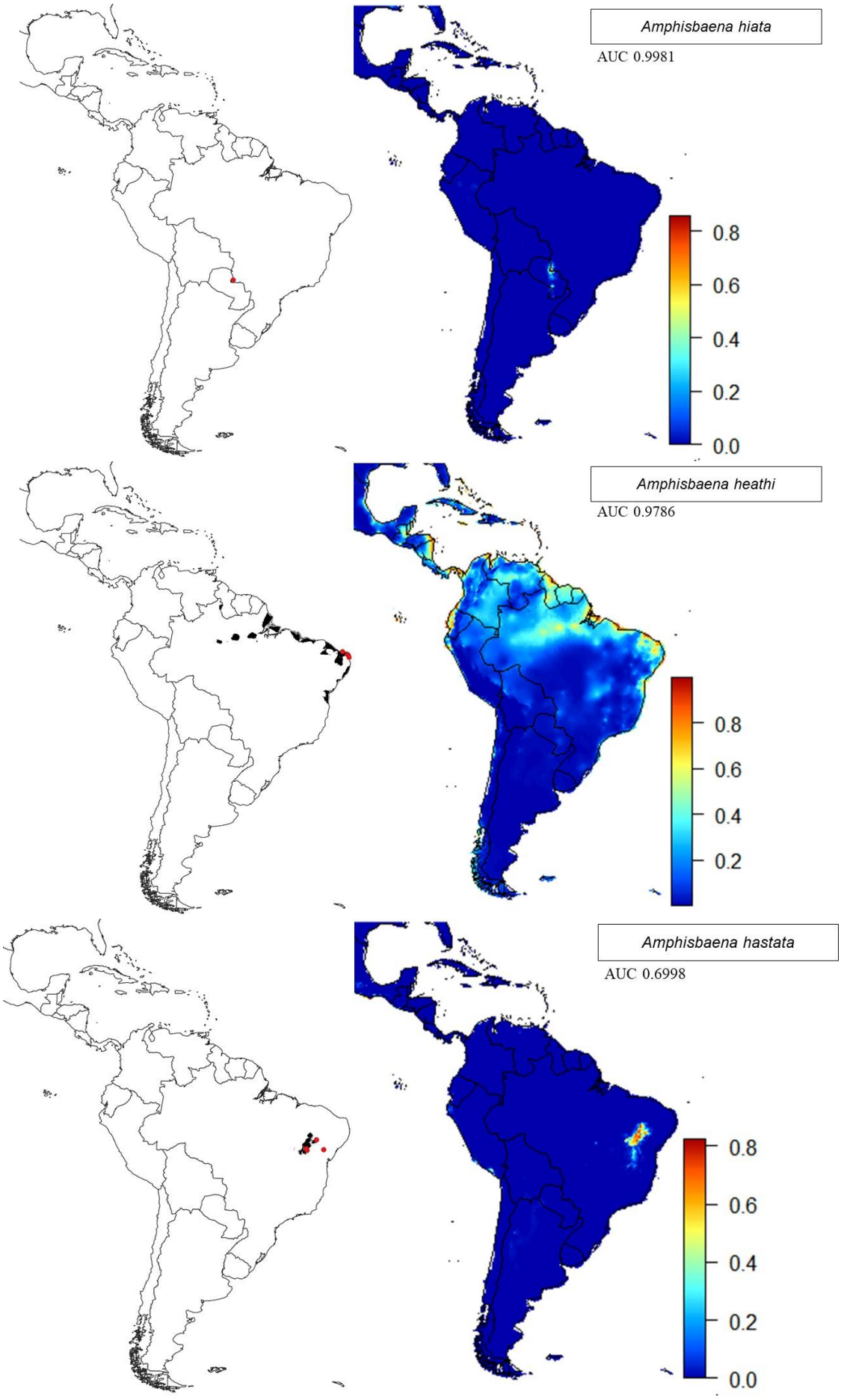

Amphisbaena leeseri
AUC 0.8046
0.8
0.6
0.4
0.2

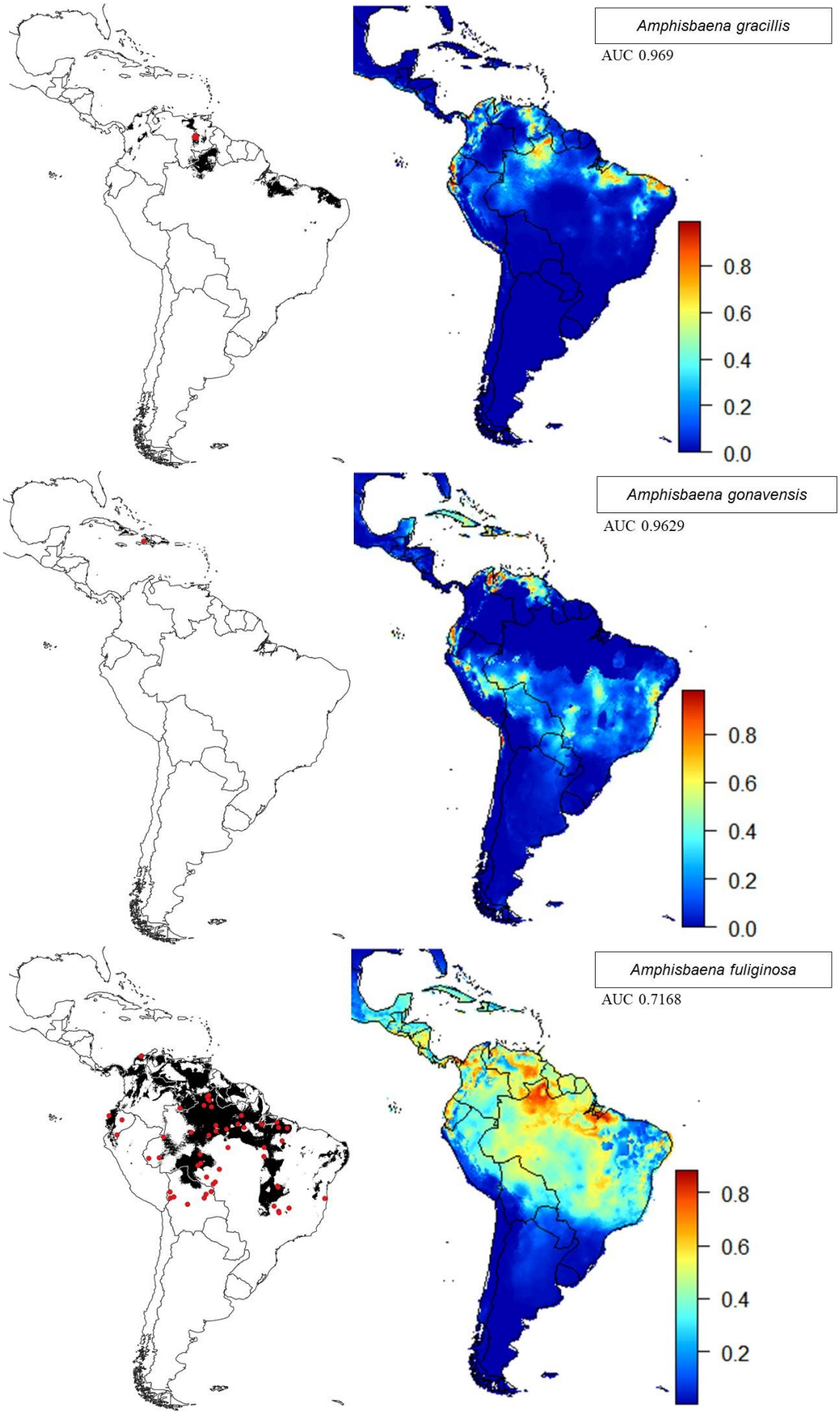

Amphisbaena leali
AUC 0.938
0.8
0.6
0.4
0.2

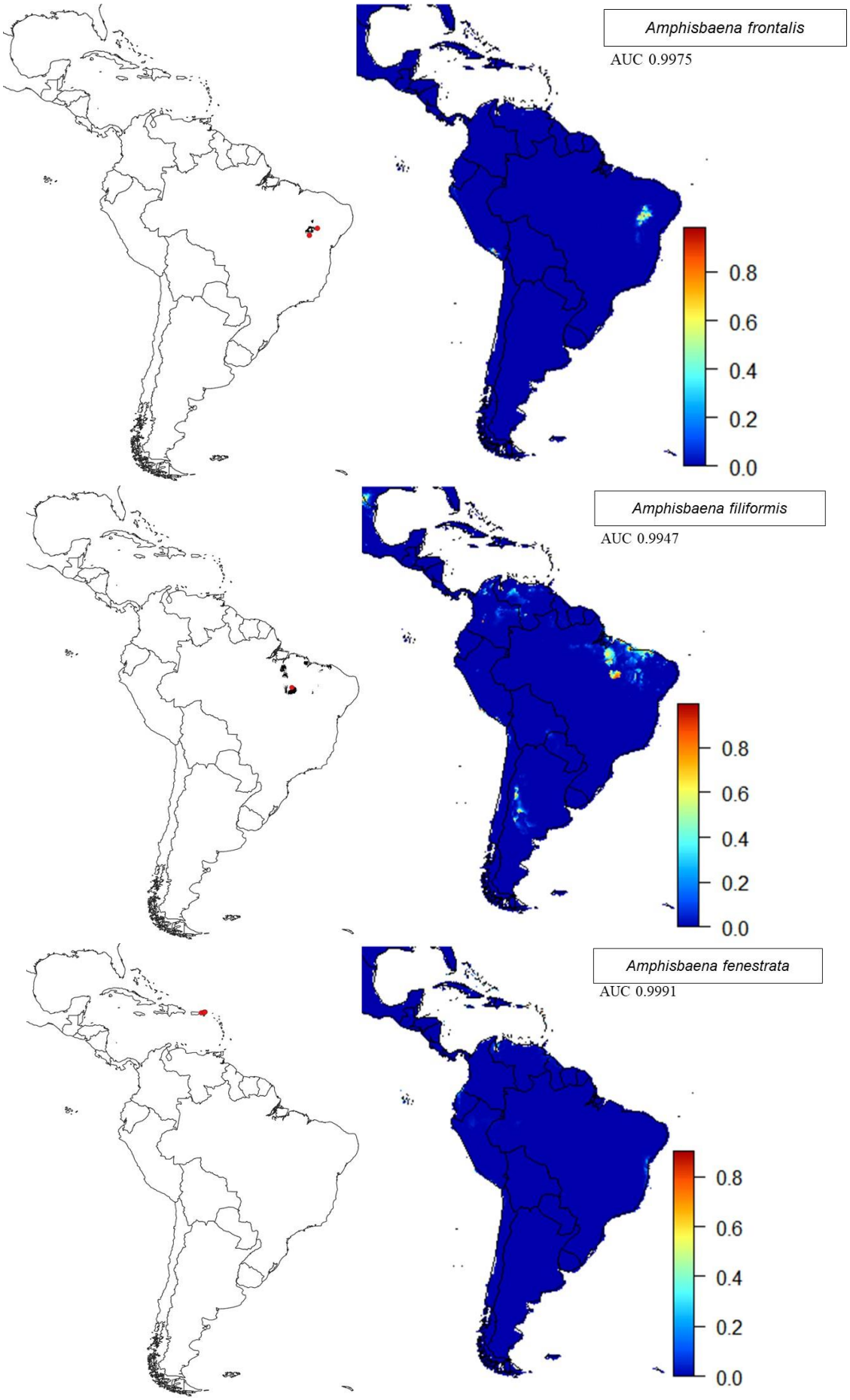

Amphisbaena kraoh
AUC 0.9943
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena kiriri
AUC 0.9559
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena kingii
AUC 0.9367
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

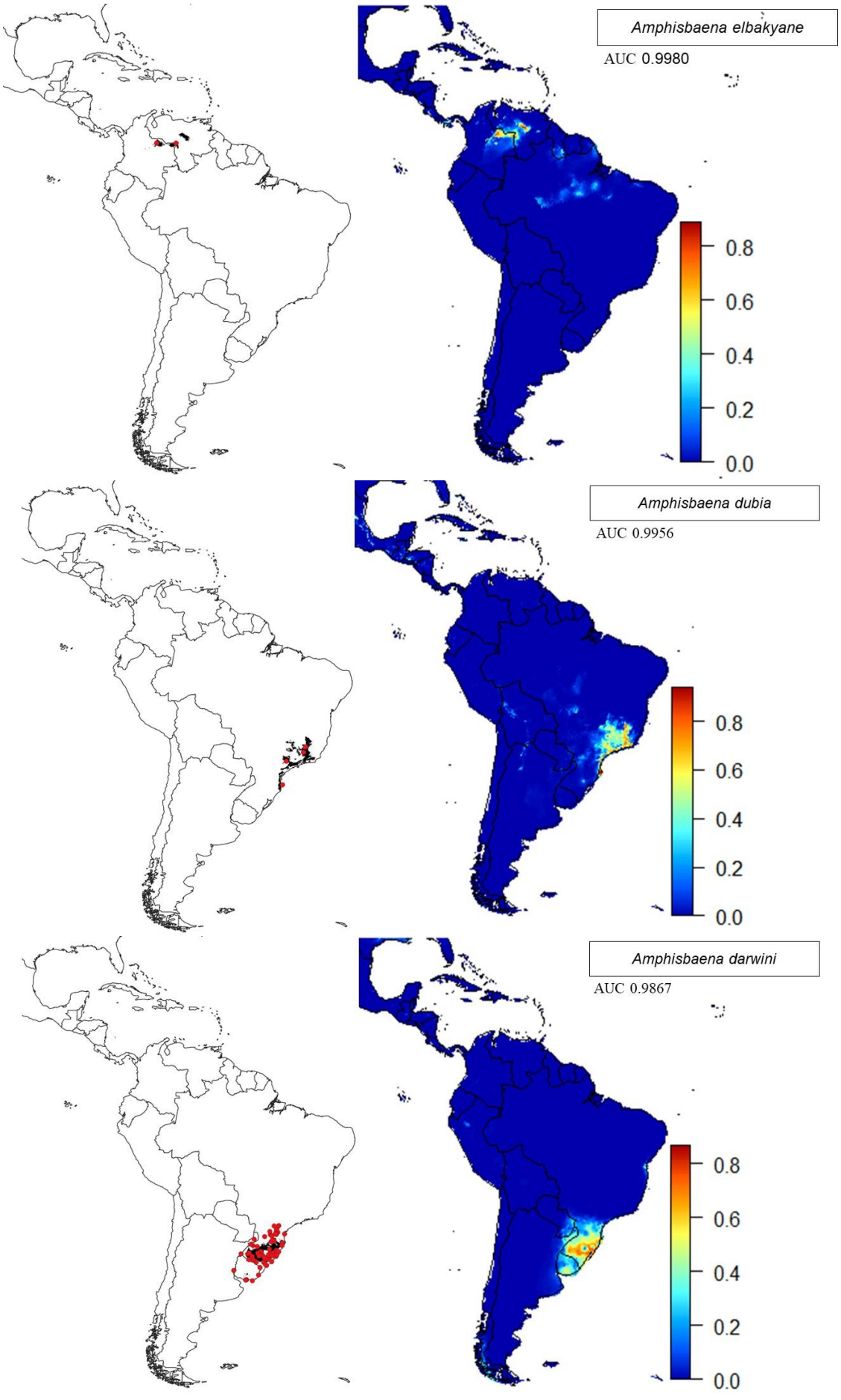

Amphisbaena innocens
AUC 0.9355
0.8
0.6
0.4
0.2
Amphisbaena ignatiana
AUC 0.9994
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena ibijara
AUC 0.9949
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

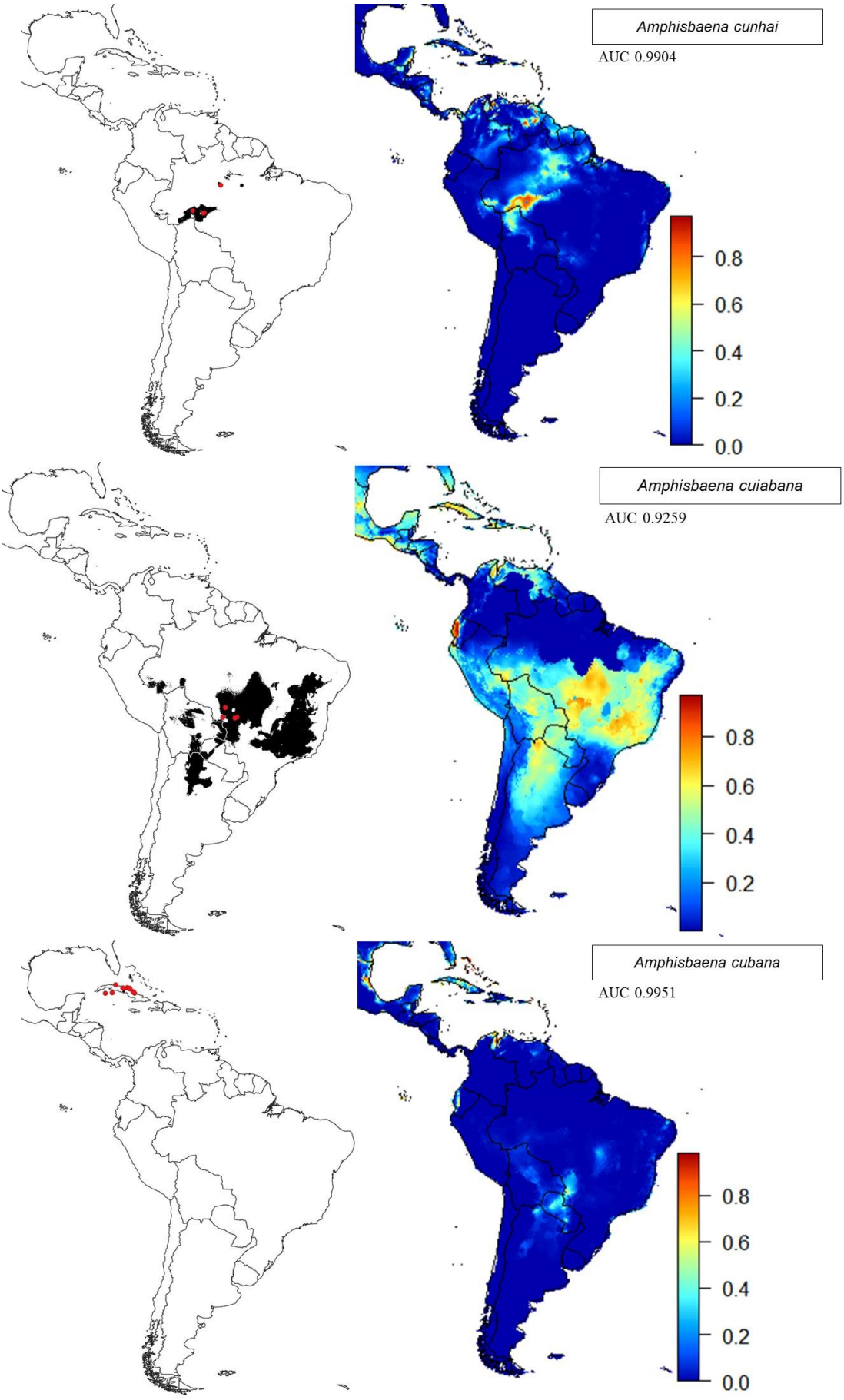

Amphisbaena hyporissor
AUC 0.9981
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena hoogmoedi
AUC 0.8208
0.8
0.6
0.4
0.2
Amphisbaena hogei
AUC 0.9992
0.8
0.6
0.4
0.2

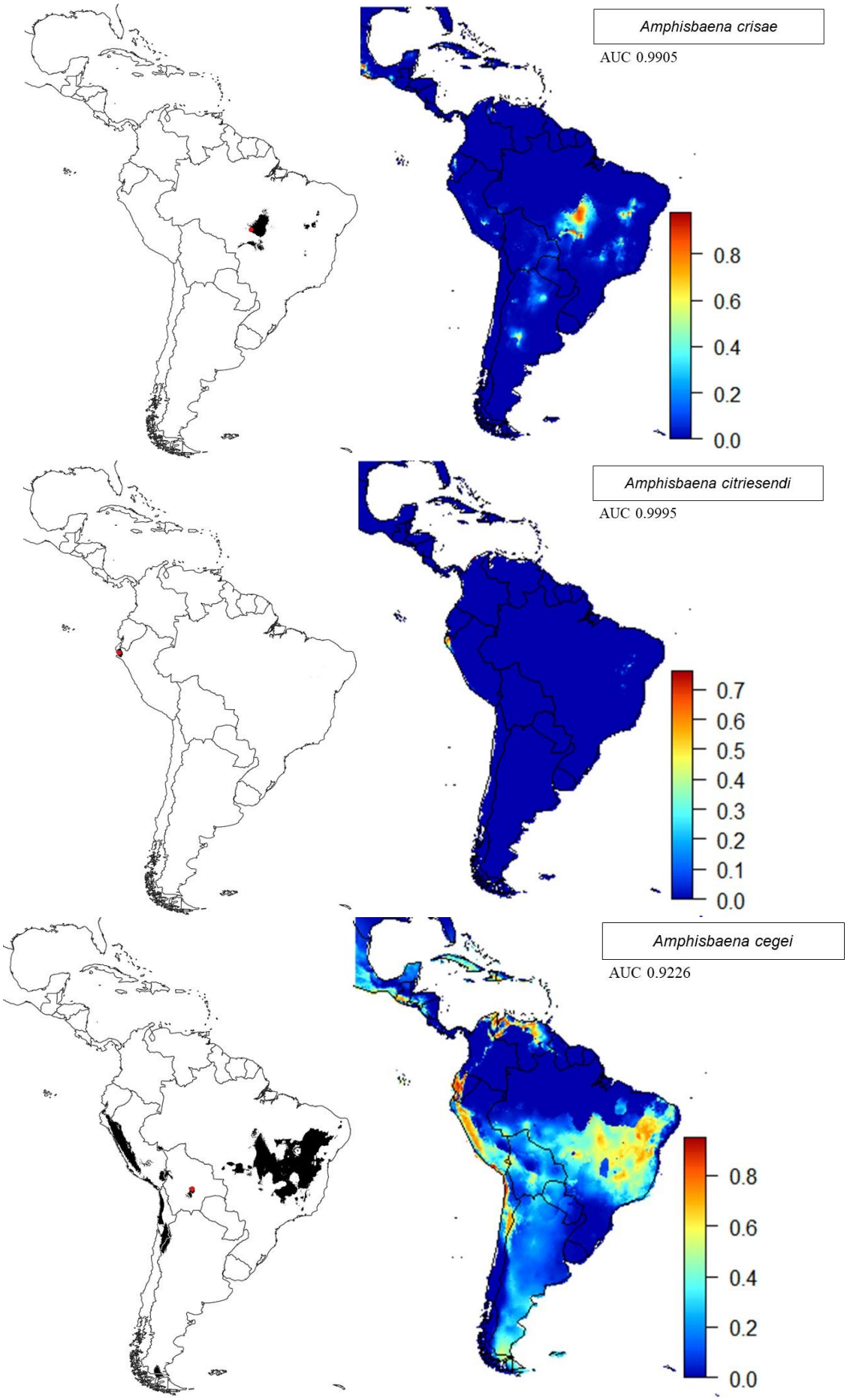

Amphisbaena hiata
AUC 0.9981
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena heathi
AUC 0.9786
0.8
0.6
0.4
0.2
Amphisbaena hastata
AUC 0.6998
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

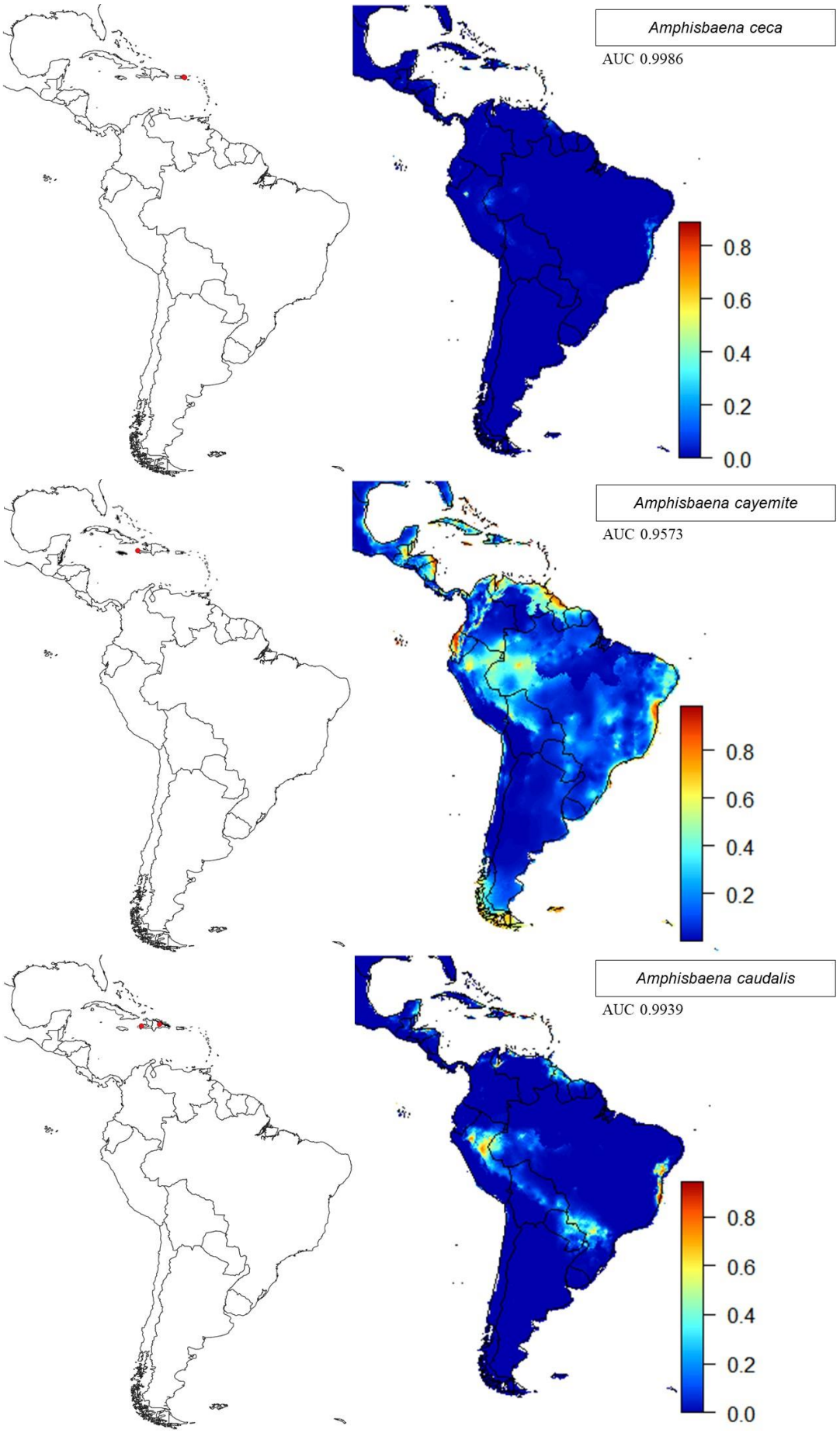

Amphisbaena gracillis
AUC 0.969
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena gonavensis
AUC 0.9629
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena fuliginosa
AUC 0.7168
0.8
0.6
0.4
0.2

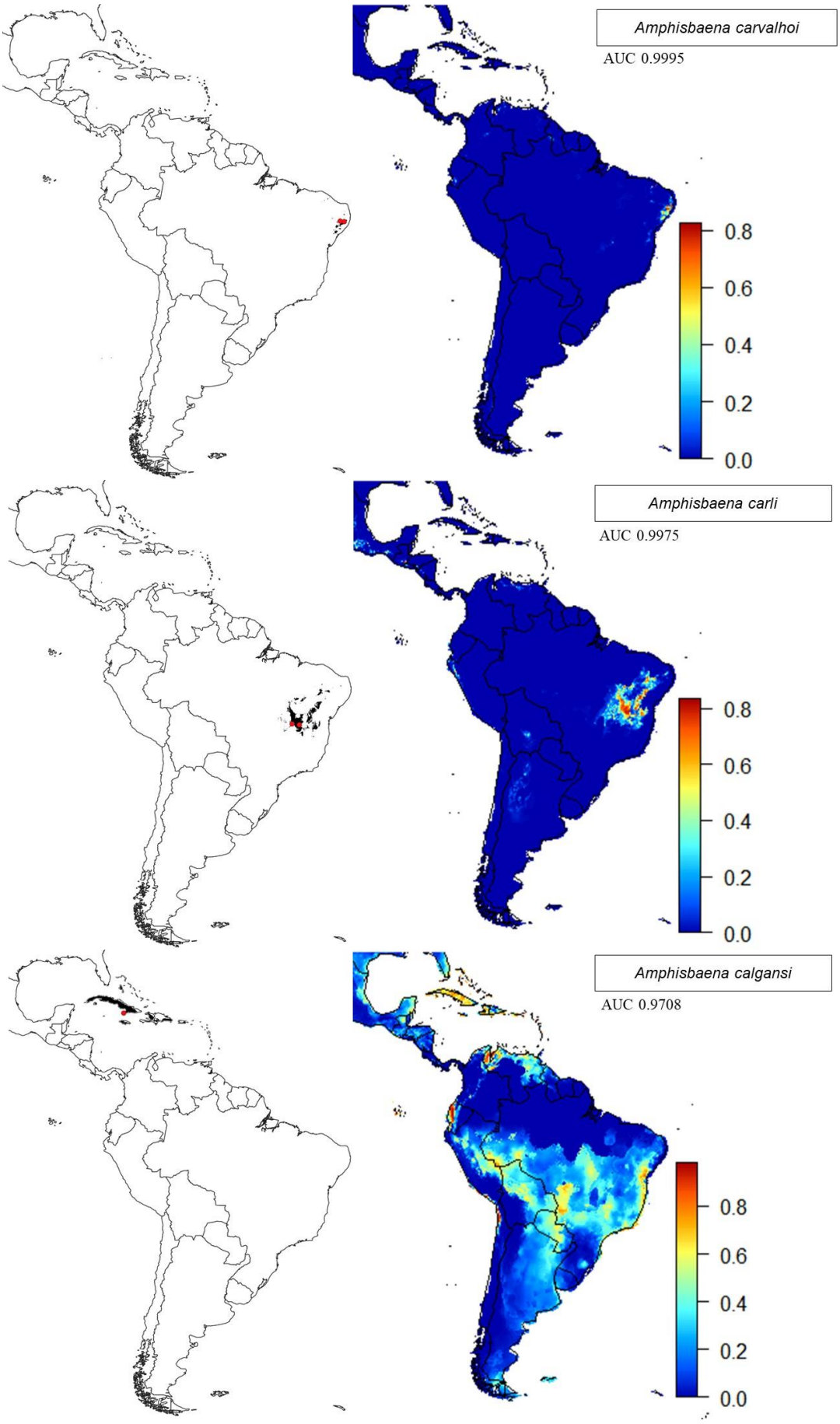

Amphisbaena frontalis
AUC 0.9975
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena filiformis
AUC 0.9947
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena fenestrata
AUC 0.9991
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

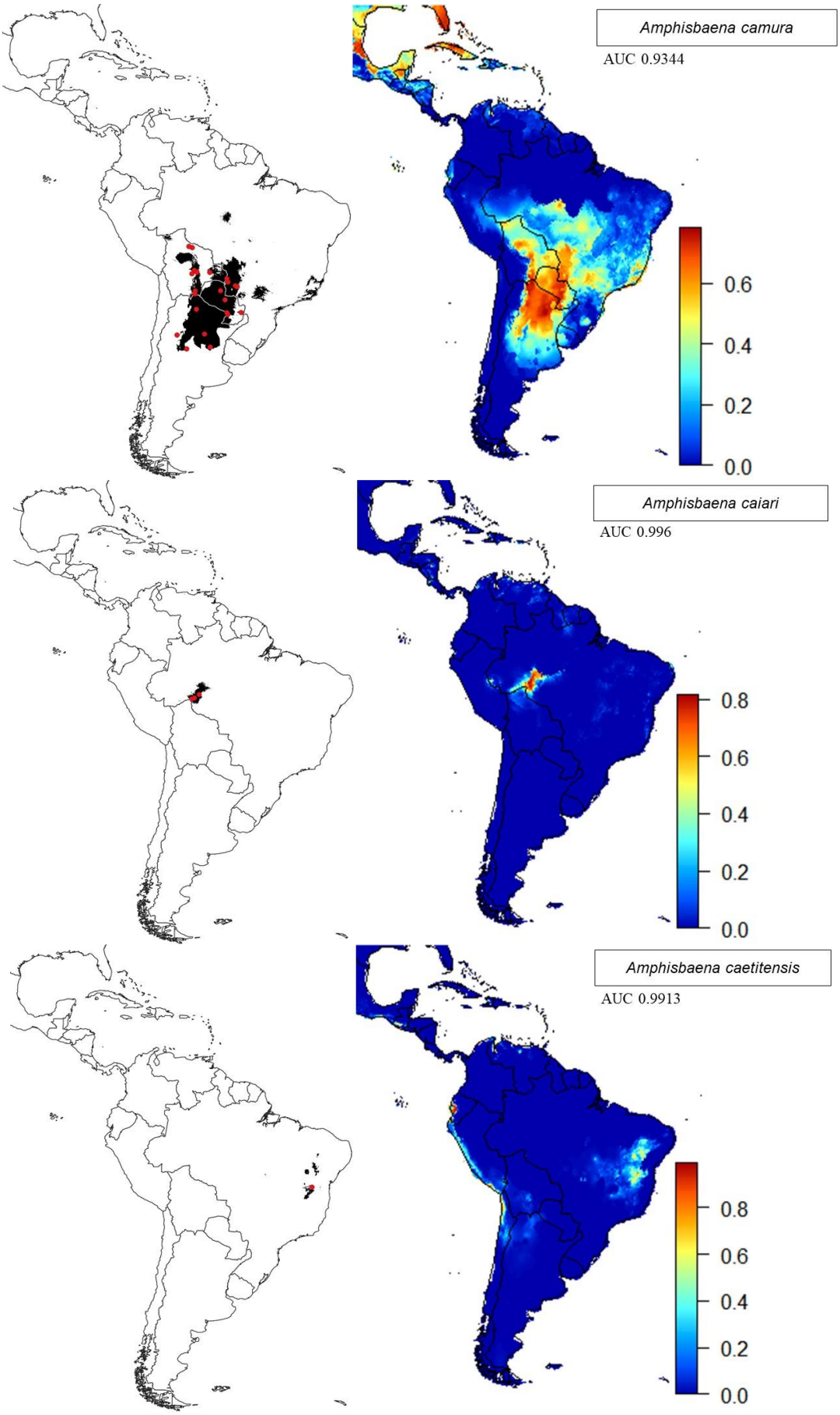

Amphisbaena elbakyane
AUC 0.9980
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena dubia
AUC 0.9956
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena darwini
AUC 0.9867
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

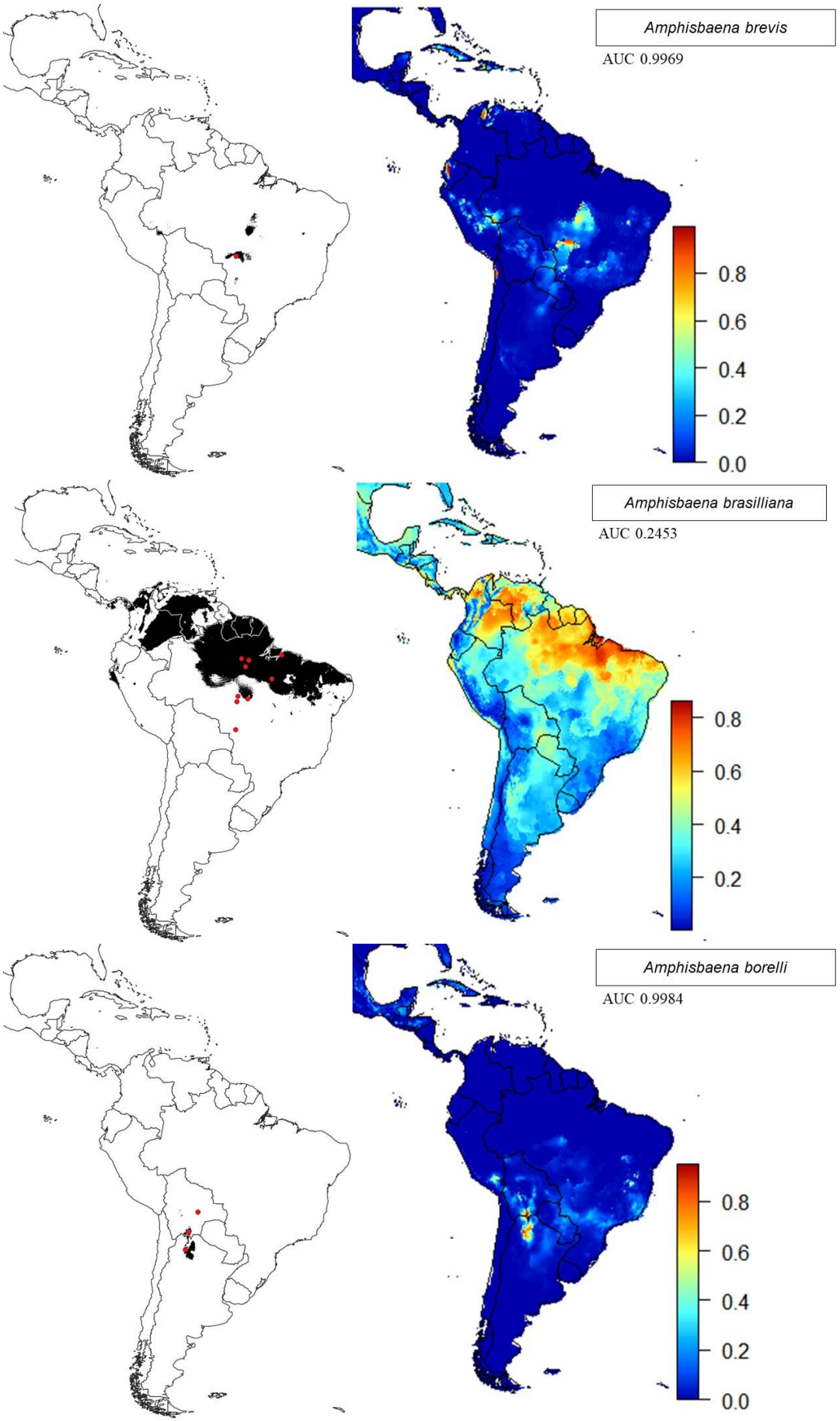

Amphisbaena cunhai
AUC 0.9904
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena cuiabana
AUC 0.9259
0.8
0.6
0.4
0.2
Amphisbaena cubana
AUC 0.9951
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

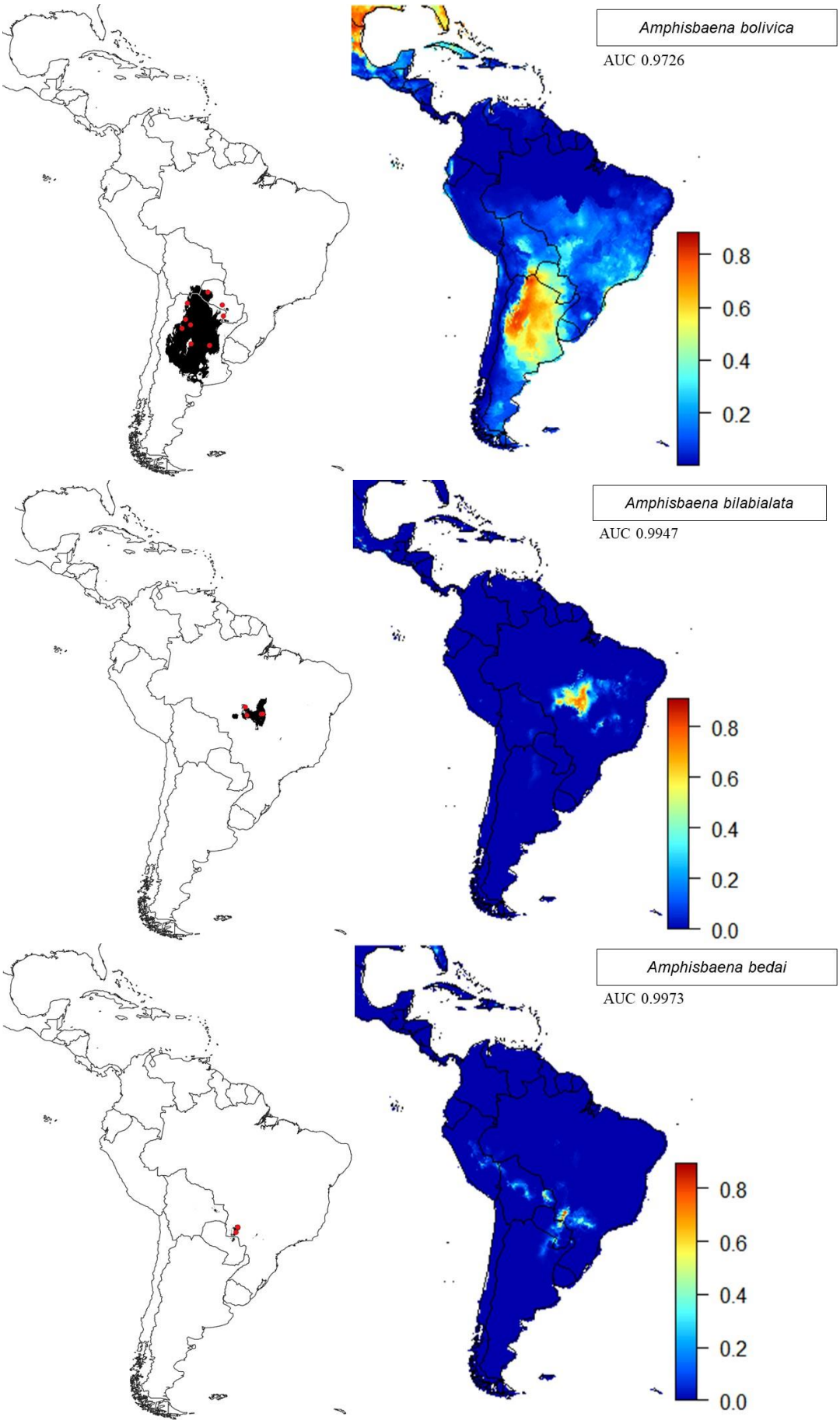

Amphisbaena crisae
AUC 0.9905
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena citriesendi
AUC 0.9995
0.7
0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0.0
Amphisbaena cegei
AUC 0.9226
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

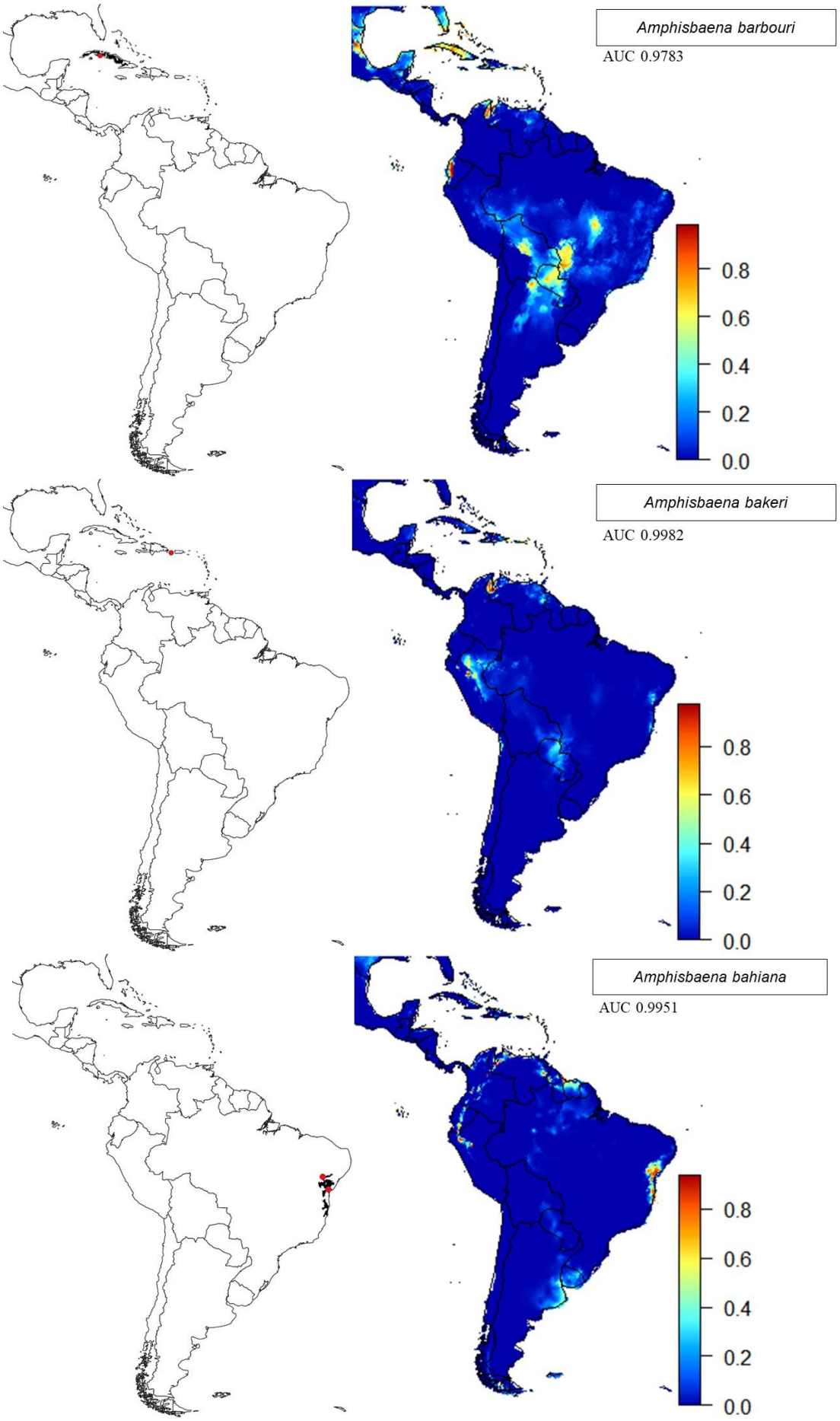

Amphisbaena ceca
AUC 0.9986
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena cayemite
AUC 0.9573
0.8
0.6
0.4
0.2
Amphisbaena caudalis
AUC 0.9939
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

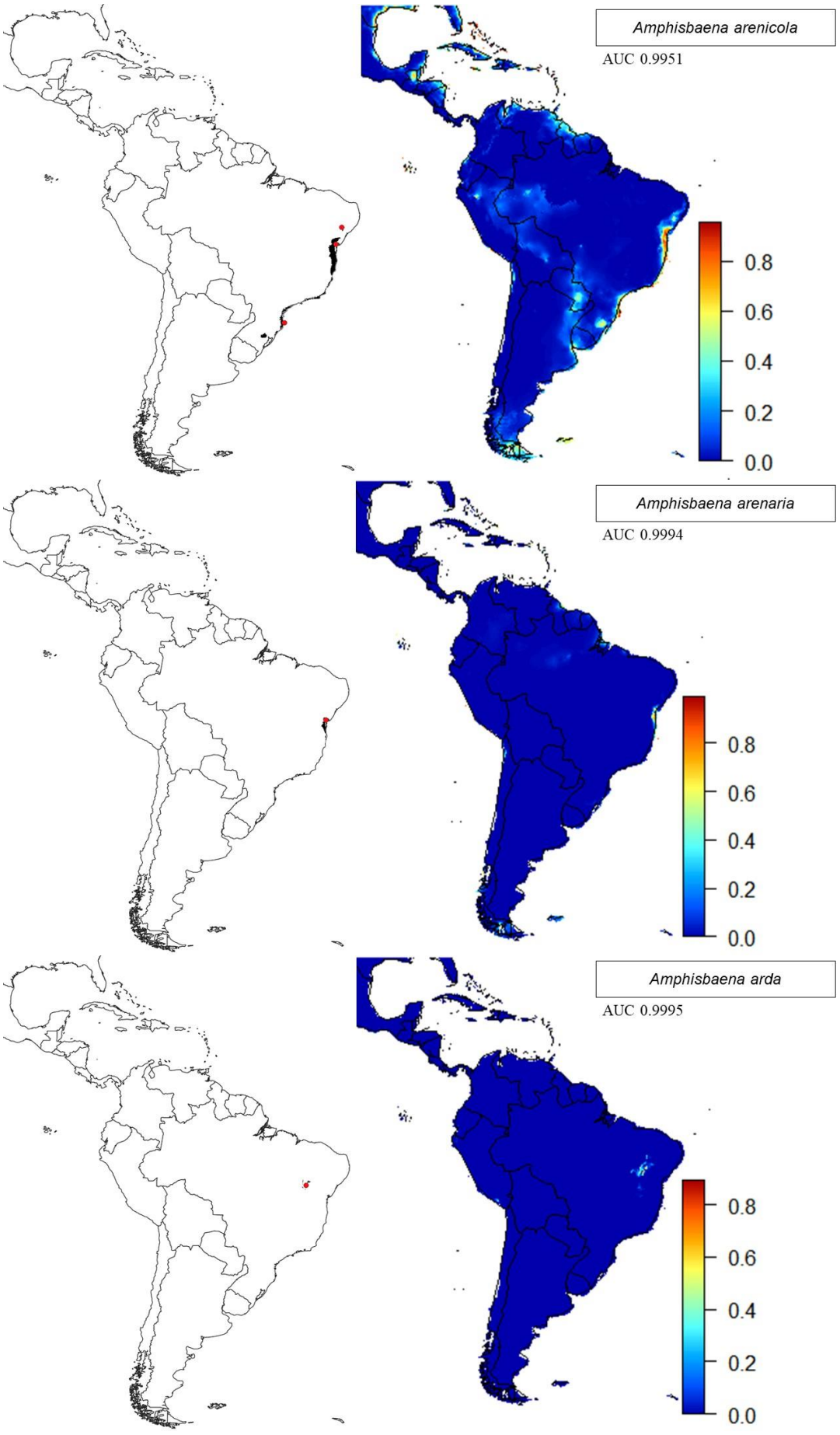

Amphisbaena carvalhoi
AUC 0.9995
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena carli
AUC 0.9975
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena calgansi
AUC 0.9708
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

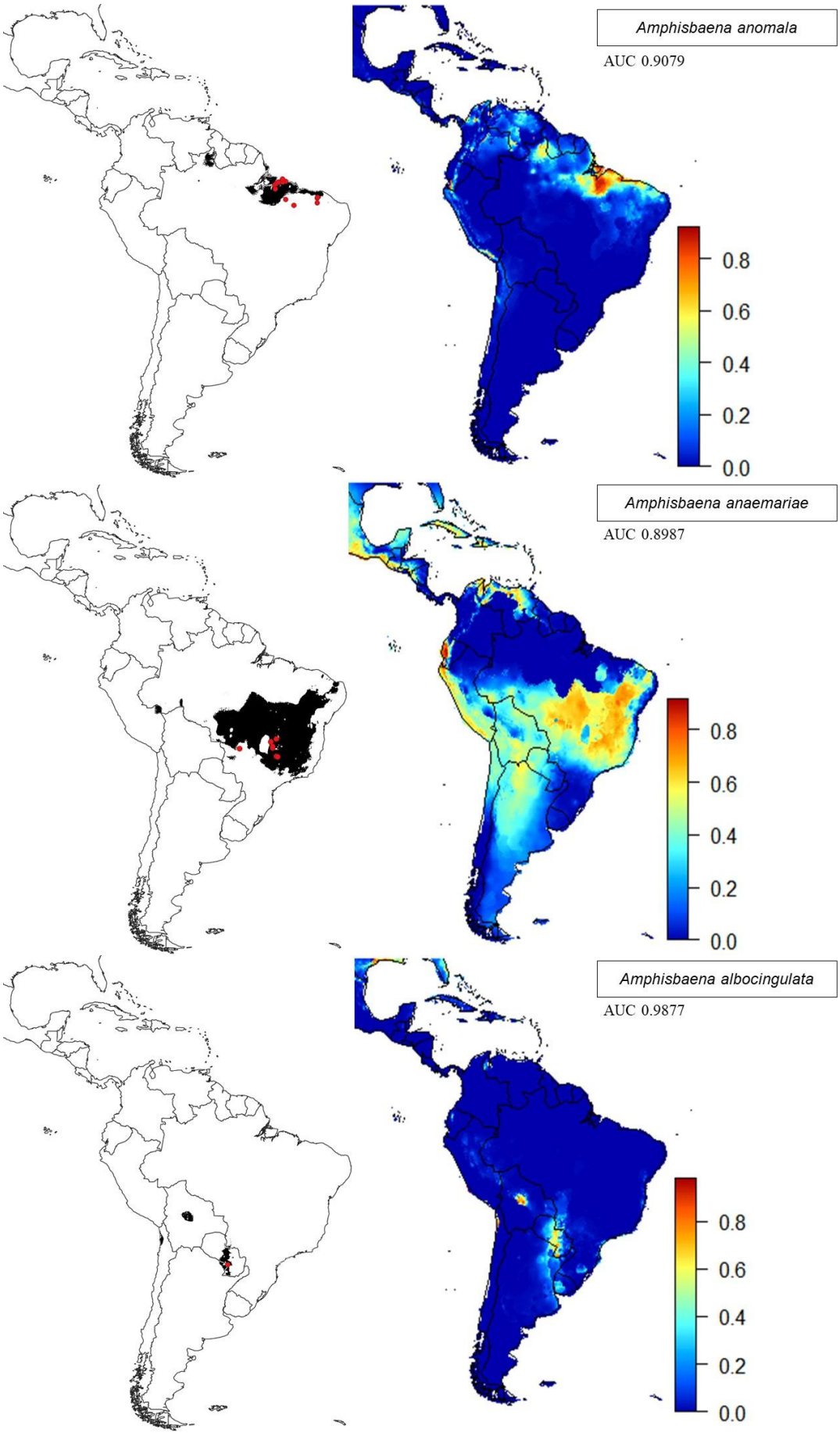

Amphisbaena camura
AUC 0.9344
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena caiari
AUC 0.996
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena caetitensis
AUC 0.9913
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

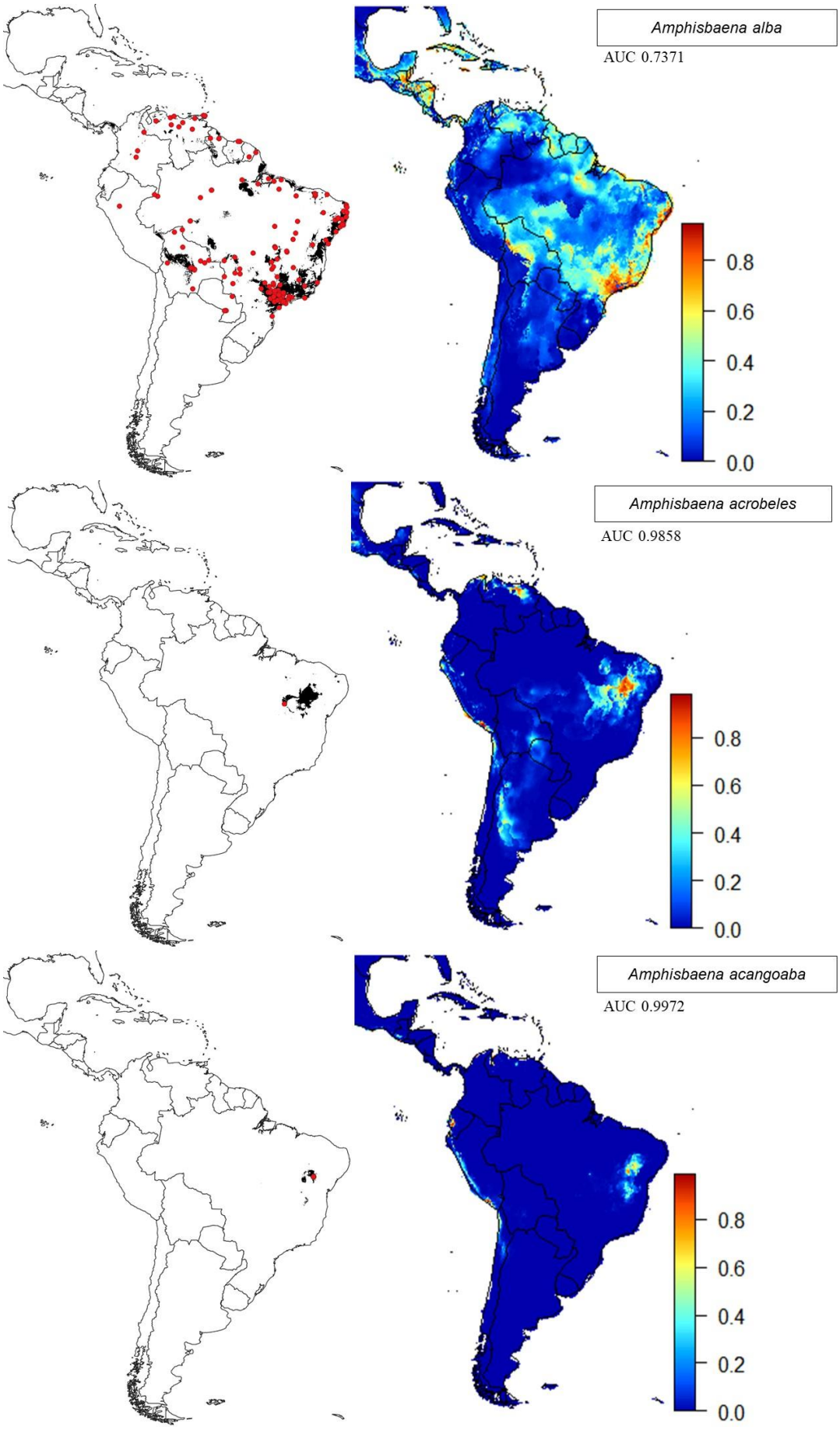

Amphisbaena brevis
AUC 0.9969
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena brasilliana
AUC 0.2453
0.8
0.6
0.4
0.2
Amphisbaena borelli
AUC 0.9984
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0


Amphisbaena bolivica
AUC 0.9726
0.8
0.6
0.4
0.2
Amphisbaena bilabialata
AUC 0.9947
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena bedai
AUC 0.9973
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0


Amphisbaena barbouri
AUC 0.9783
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena bakeri
AUC 0.9982
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena bahiana
AUC 0.9951
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0


Amphisbaena arenicola
AUC 0.9951
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena arenaria
AUC 0.9994
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena arda
AUC 0.9995
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0


Amphisbaena anomala
AUC 0.9079
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena anaemariae
AUC 0.8987
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena albocingulata
AUC 0.9877
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0


Amphisbaena alba
AUC 0.7371
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena acrobeles
AUC 0.9858
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena acangoaba
AUC 0.9972
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

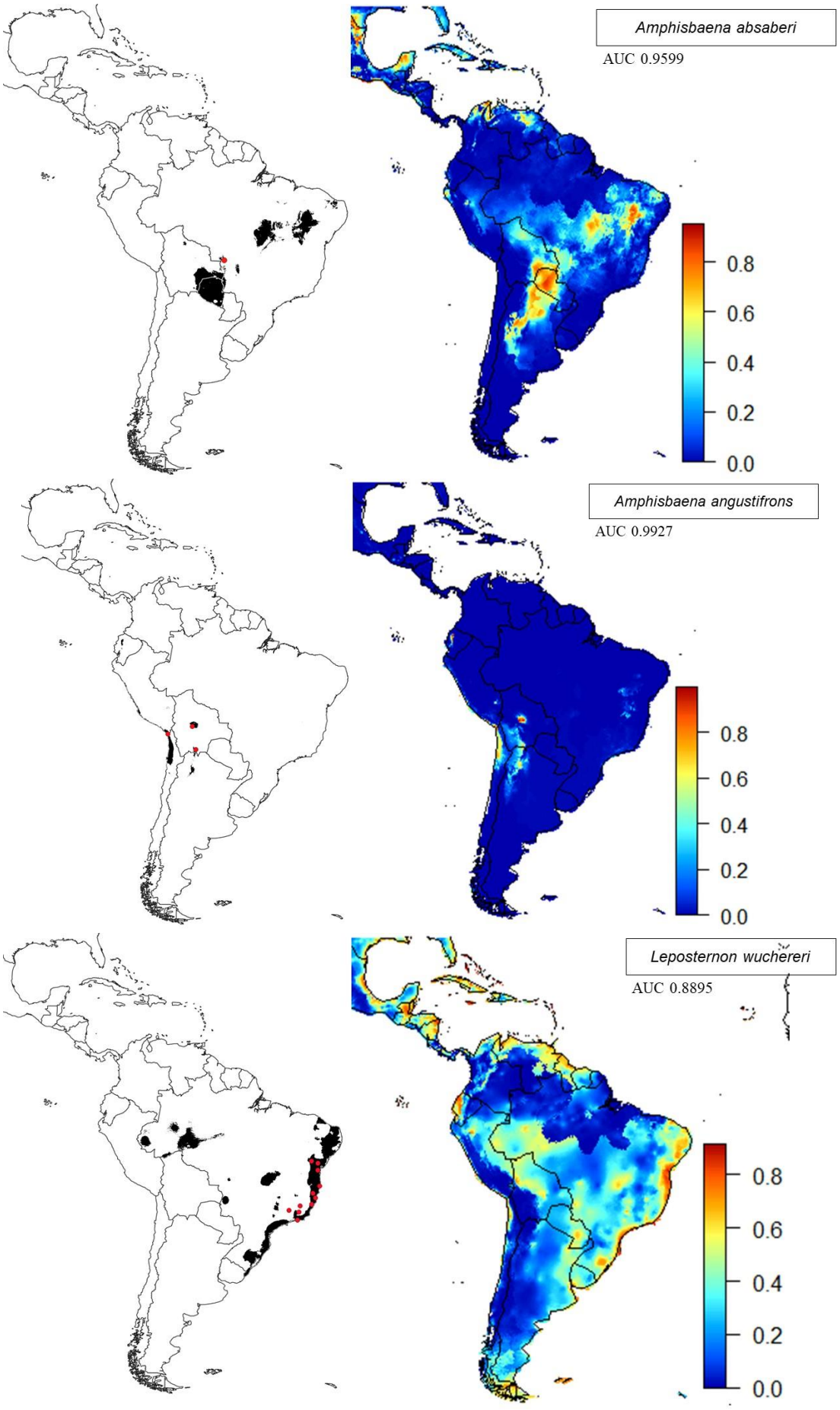

Amphisbaena absaberi
AUC 0.9599
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Amphisbaena angustifrons
AUC 0.9927
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Leposternon wuchereri
AUC 0.8895
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0

Figura S2. Histogramas de medidas e desvio padrão da distribuição de valores sob diferentes hipóteses filogenéticas.

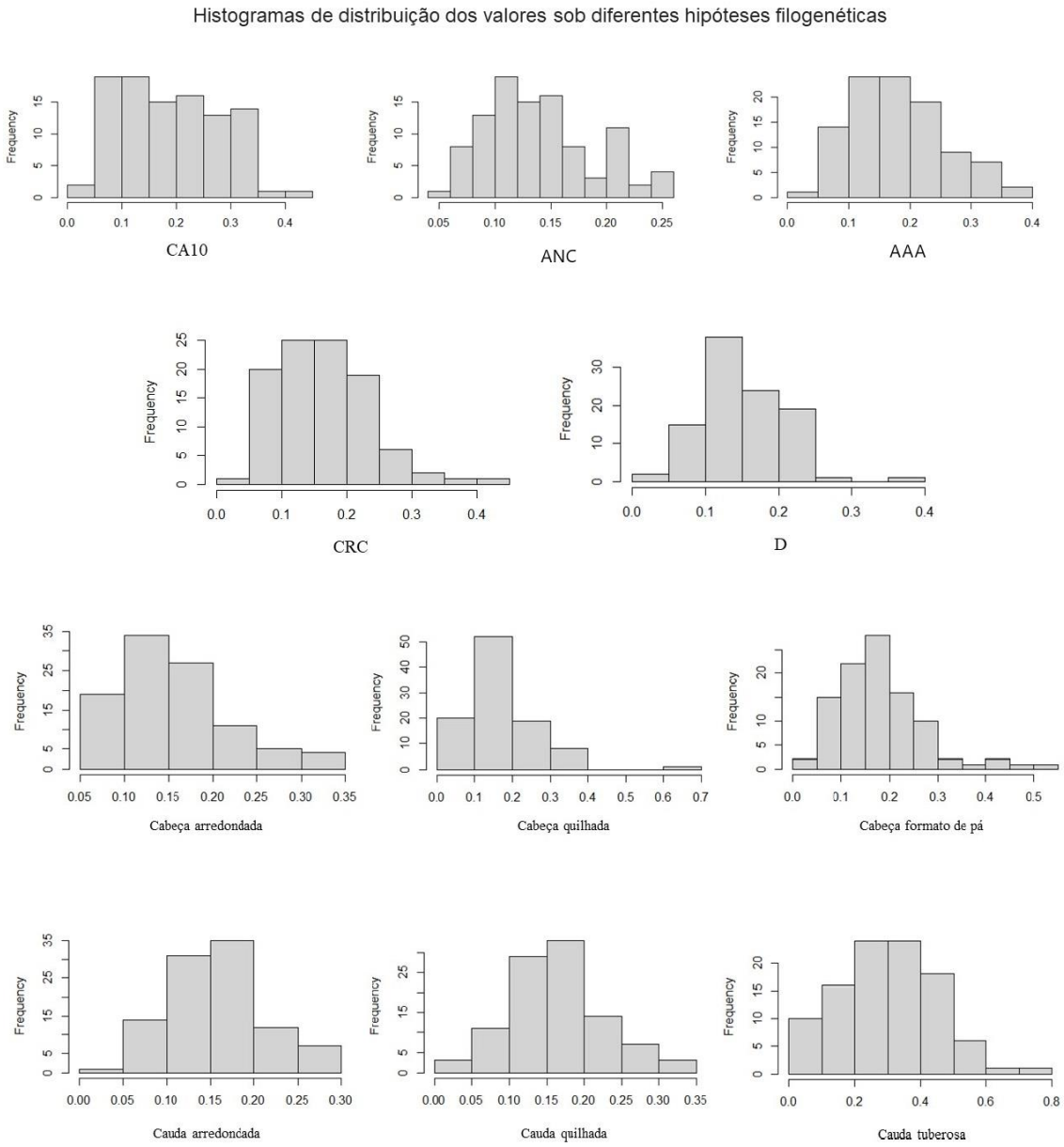


Figura S3. Árvore de restrição de máxima verossimilhança (ML) estimada no RAxML utilizando dados genéticos para as espécies que possuíam dados disponíveis no GenBank.

