

ESQUELETOGÊNESE DOS OSSOS DA COLUNA VERTEBRAL, COSTELAS E ESQUELETO ABDOMINAL EM EMBRIÕES DE *Caiman yacare* (Crocodylia: Alligatororidae)

SKELETOGENESIS OF THE VERTEBRAL COLUMN BONES, RIBS AND INSCRIPTIONAL RIBS IN EMBRYOS OF Caiman yacare (Crocodylia: Alligatororidae)

**Fabiano Campos LIMA^{1,2}; Lucélia Gonçalves VIEIRA²; André Luiz Quagliatto SANTOS³;
Heloísa Castro PEREIRA⁴; Paulo Henrique de Matos ALVES⁵;
Teresinha Inês de ASSUMPCÃO³**

1. Biólogo, Professor Assistente, Universidade Federal de Goiás – UFG, Jataí, GO, Brasil. fabianoc2@hotmail.com; 2. Doutorandos, Laboratório de Anatomia Comparativa de Vertebrados, Universidade de Brasília – UnB, Brasília, DF, Brasil; 3. Professor(a), Doutor(a), Faculdade de Medicina Veterinária, Universidade Federal de Uberlândia – UFU, Uberlândia, MG, Brasil; 4. Médica veterinária e residente da clínica de animais selvagens - UFU, Uberlândia, MG, Brasil; 5. Doutorando, Curso de Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres, Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo – USP, São Paulo, SP, Brasil.

RESUMO: Dentre os répteis, os lagartos e os testudines são o foco de inúmeras investigações que contemplam o estudo de sua ontogenia, contudo, descrições do desenvolvimento e da sequência de ossificação em crocodilianos são escassas. Assim, objetivou-se investigar o padrão de formação e a sequência de ossificação das vértebras e costelas em *Caiman yacare* (DAUDIN, 1802). Embriões foram coletados em intervalos regulares e submetidos ao protocolo de diafanização e coloração por Aliarina red S. O processo de ossificação da coluna vertebral ocorre no sentido crânio-caudal a partir dos 33 dias. As vértebras se formam a partir de centros de ossificação distintos para os centros, o arco e as apófises. O pró-atlas se forma a partir de dois centros de ossificação distintos que se fundem até o fim do período de incubação. A fusão dorsal dos processos transversos ocorre parcialmente aos 51 dias, dando origem ao diminuto esboço do processo espinhoso. No embrião de 57 dias a articulação entre as costelas, o sacral e o ílio não estava evidente. A morfologia e tamanho das vértebras caudais variam consideravelmente no sentido crânio-caudal. Todas apresentam os processos hemais e iniciam sua ossificação até os 48 dias. *C. yacare* apresenta um número variado de costelas abdominais, que se ossificam ainda durante o período embrionário. O padrão da esqueletogênese de *C. yacare* é congruente com de outros répteis, embora existam algumas variações, com particular ênfase na remodelação de estruturas, o que possivelmente reflete as variações do período de incubação entre os diversos répteis relatados.

PALAVRAS-CHAVE: Desenvolvimento. Esqueleto. Jacaré do Pantanal. Ossificação. Répteis.

INTRODUÇÃO

O esqueleto dos vertebrados é um componente anatômico dinâmico (WITHERS, 1992), que em diferentes espécies, pode apresentar

funcionalidades relativamente distintas (BLOB, 2000). Dentre suas funções, destacam-se a de proteção e a capacidade de armazenamento de minerais, atribuindo-lhe rigidez, que associada a ligamentos e ao conjunto de músculos, possibilita a

locomoção. Suas variações têm se sobreposto ao padrão geral que evoluiu gradativamente, sendo ele plástico o suficiente para responder aos hábitos particulares de cada animal (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006).

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

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

com o padrão evolutivo do táxon (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006).

Os crocodilianos brasileiros pertencem à família Alligatoridae, e estão dispersos em vários habitats, apresentando nichos similares, embora suas características morfológicas sejam distintas. *Caiman yacare* (Daudin, 1802), o jacaré-do-Pantanal, apresenta uma alta densidade populacional e uma ampla distribuição no Pantanal Mato-grossense, onde ocupam uma variedade de ambientes (SANTOS, 1997). Eles tem despertado grande interesse pela sua criação em cativeiro, pois detém um potencial econômico notável, com uma excelente valorização econômica, principalmente de sua pele e carne, que atinge, principalmente no mercado internacional, valor agregado satisfatório (Da SILVEIRA et al., 1997; HOFFMANN; ROMANELLI, 1998; ROMANELLI; SCHMIDT, 2003).

A utilização sustentável da vida silvestre é considerada como ação estratégica para a conservação de ambientes naturais e a manutenção da biodiversidade. Torna-se então de fundamental importância, o entendimento dos processos ontogênicos, bem como os prováveis padrões de heterocronia nestes animais. Assim, objetivou-se relatar a ontogenia dos ossos que compõem a coluna vertebral, costelas e esqueleto abdominal em embriões de *C. yacare*, haja vista que o conhecimento pormenorizado de sua anatomia, bem como dos padrões de desenvolvimento, fornecerá subsídios necessários para corroborar com a implantação de projetos de conservação, na criação sustentável, na clínica preventiva e tratamento destes animais, contribuindo ainda com informações para o entendimento de sua filogenia.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta, descrição morfológica e processamento de embriões

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

O experimento foi autorizado pelo Comitê de Ética em Pesquisa com Animais da Universidade Federal de Uberlândia sob número de protocolo CEUA 032/09.

Descrição dos resultados para ossificação e discussão da seqüência ontogenética

Entre os embriões da coleção, a retenção de Alizarina red S no osso geralmente foi excelente, no entanto, em estágios iniciais, a formação óssea precoce não foi indicada pela coloração em alguns exemplares, mas sim pela textura diferenciada da estrutura óssea (RIEPEL, 1993; SHEIL, 2005). Para a comparação do padrão de ossificação através das espécies aqui apresentadas, apenas a seqüência

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

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

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

ser averiguadas entre estes, a discussão aborda algumas características entre estes animais.

RESULTADOS

Vértebras cervicais:

A região cervical é composta por oito vértebras cuja forma das vértebras III-VIII é similar. O atlas diverge fortemente na morfologia, com um intercentro curto e dois arcos neurais, e o axis possui um processo odontóide e um grande centro vertebral. A retenção de Alizarina red S foi evidente

no sentido crânio-caudal aos 33 dias, outrora, o intercentro do atlas apresentou centro de ossificação apenas aos 48 dias. O desenvolvimento dos arcos neurais foi observado pela primeira vez aos 42 dias a partir de dois centros de ossificação que não se fundem completamente durante o período de incubação. Dele se desenvolvem o primórdio dos processos articulares com 51 dias. O pró-atlas se forma a partir de dois centros de ossificação distintos que surgem aos trinta e três dias. Estes se fundem até o fim do período de incubação (Figuras 1 e 2).

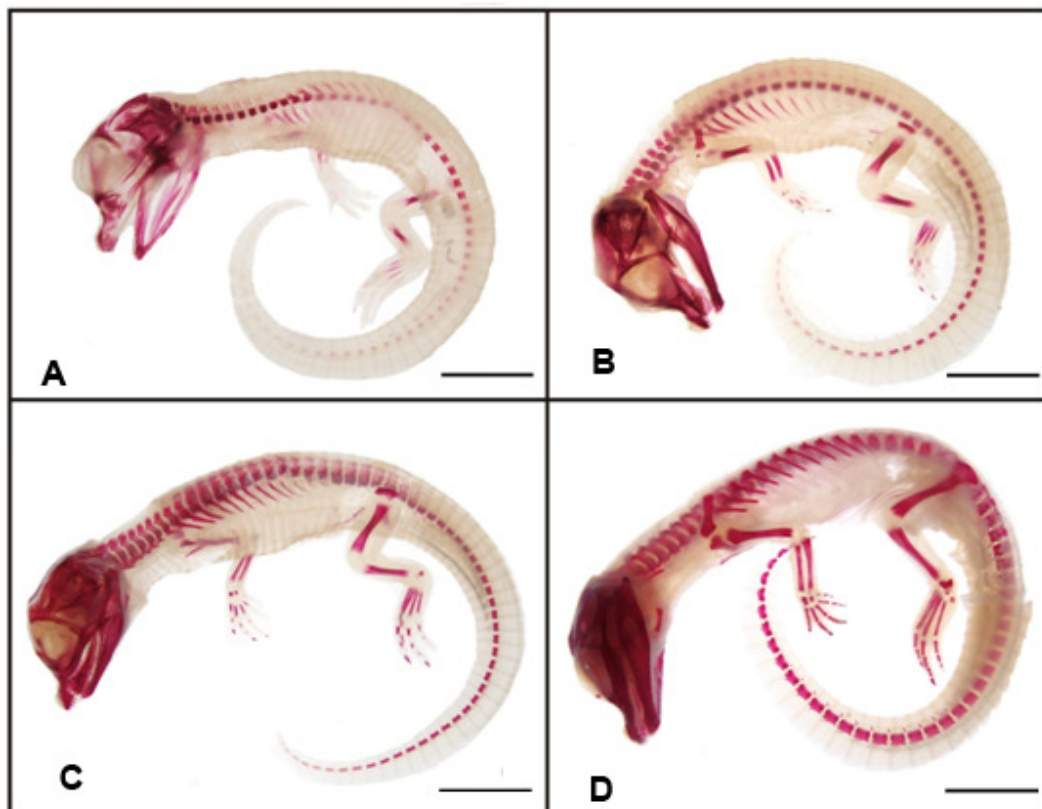


Figura 1. Fotografias da sequência de desenvolvimento de *C. yacare*. Vista lateral. **A**, 42 dias; **B**, 45 dias; **C**, 51 dias; **D**, 54 dias de incubação. Barra 2 cm.

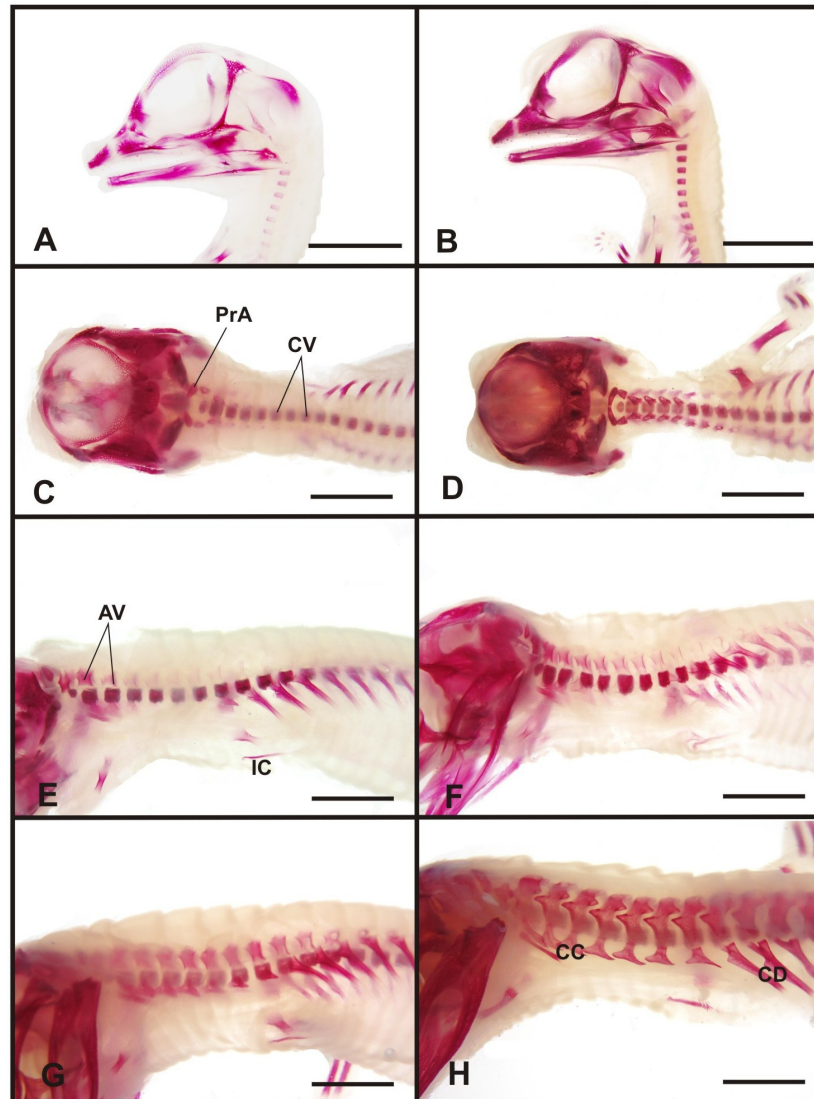


Figura 2. Fotografias da sequência de desenvolvimento das vértebras e costelas cervicais de *C. yacare*. **A**, 36 dias; **B**, 39 dias; **C**, 42 dias; **D** e **E**, 45 dias; **F**, 48 dias; **G**, 51 dias; **H**, 57 dias de incubação. AV, arco vertebral; CC, costelas cervicais; CD, costelas dorsais;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

Vértebras dorsais e costelas:

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

S aos 42 dias (Figura 3C). A fusão entre os centros de ossificação do centro vertebral e dos processos transversos ocorre somente em indivíduos adultos, haja vista que nos embriões existe apenas uma união evidenciada pela presença de uma forte sutura. A fusão dorsal dos processos transversos ocorre parcialmente aos 51 dias, dando origem ao diminuto esboço do processo espinhoso (Figura 3E).

As costelas dorsais iniciam sua ossificação aos 33 dias com a inconspícua retenção de Alizarina red S da segunda a sexta costelas. O gradiente de retenção intensifica-se aos 36 dias, quando as nove primeiras costelas possuem centros de ossificação

marcados. O tubérculo e capítulo das mesmas são visíveis a partir do 42º dia. No final do período de incubação a morfologia da articulação com as vértebras está evidente, assim como as estruturas bem ossificadas (Figura 3).

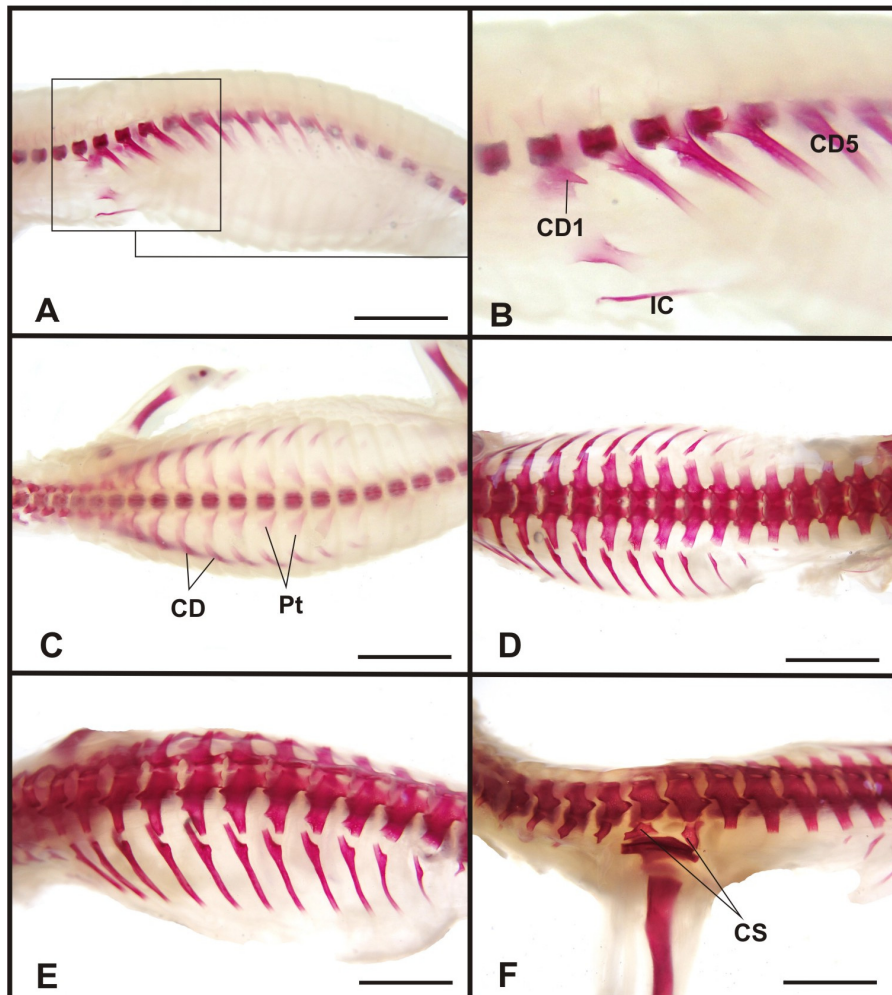


Figura 3. Fotografias da sequência de desenvolvimento das vértebras e costelas de *C. yacare*. **A e B**, 39 dias; **C**, 42 dias; **D e E**, 51 dias; **F**, 57 dias de incubação. CD1, primeira costela dorsal; CD5, quinta costela dorsal; CS, costela sacral; IC, interclavícula; Pt, processo transverso. Barra 2 cm.

Vértebras lombares

Existem três vértebras lombares em *C. yacare*, todas sem costelas associadas. Assim como as demais o centro vertebral e os arcos neurais são semelhantes, e a ossificação começa pelo centro vertebral aos 33 dias com gradiente crânio-caudal (Figura 1).

Vértebras sacrais e costelas

Há duas vértebras sacrais, cada uma articulando com uma costela sacral correspondente. O centro vertebral e os arcos neurais se assemelham aqueles da região dorsal. A ossificação do centro vertebral teve início também aos 33 dias, outrora com menor retenção de Alizarina red S devido o

padrão crânio-caudal de ossificação (Figura 1). Os arcos estavam corados aos 39 dias e as costelas sacrais iniciaram sua ossificação aos 42 dias. Nos espécimes em que estão mais ossificadas, a morfologia das costelas não muda significativamente. No embrião de 57 dias a articulação entre as costelas, o sacral e o ílio não estava evidente, entretanto, o gradiente de ossificação estava bastante avançado (Figura 3).

Vértebras caudais

Geralmente, entre 37 e 39 vértebras caudais são reconhecidas, no entanto, existe uma variação significativa entre os diversos crocodilianos. Sua morfologia e tamanho variam consideravelmente no sentido crânio-caudal (Figura 1). O centro vertebral e arcos neurais são indistinguíveis naquelas vértebras mais caudais. Aos 48 dias todos os centros vertebrais mostraram um gradiente crânio-caudal da ossificação. O centro possui apófises transversos pequenos e curtos que se coraram com Alizarina red S aos 57 dias de incubação, sendo também evidenciados os processos hemais nas vértebras mais craniais.

Costelas abdominais

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

DISCUSSÃO

Em *C. yacare*, assim como nos répteis em geral, as vértebras são procélicas, com a presença de arcos hemais apenas na região caudal. Existem duas vértebras sacrais que sustentam a pelve e a articulação da coluna vertebral com o crânio ocorre por um côndilo único que se movimenta com o atlas (ROMER, 1956; HILDEBRAND; GOSLOW, 2006). Acima do côndilo occipital está presente o pró-atlas, característica de alguns tetrápodes, resultado da incorporação de algumas vértebras ao crânio nos vertebrados primitivos, que pode se fundir a alguma estrutura adjacente ou ainda, como em *C. yacare*, permanecer livre.

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

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

influenciado para a variação na cronologia entre estes crocodilianos.

As costelas sacrais e os processos transversos das vértebras dorsais e caudais se formam por centros de ossificação separados e se fundem posteriormente. A formação destas estruturas por meio de centros de ossificação separados é uma característica pleisiomórfica com os lagartos (CURRIE; CARROLL, 1984; GAUTHIER et al., 1988; LAURIN, 1991). Em crocodilos jovens, Testudines e *Sphenodon* os processos transversos encontram-se separados das vértebras, sendo considerados homólogos as costelas. Para crocodilianos, Higgins (1923), demonstrou uma relação de homologia, discordando de Huene (1908), que observou em indivíduos jovens o processo transverso suturado a vértebra, assim como em alguns lagartos. Em *C. yacare* definitivamente esta estrutura se desenvolve a partir de um centro de ossificação diferente, outrora, este se funde ao centro vertebral durante a esqueletogênese. Assim, uma conclusão com base nestas informações é ainda contraditória devido a complexidade dos padrões ontogênicos durante a osteogênese. O alongamento do processo transverso nas vértebras dorsais não é conhecido em outros répteis, sendo relatado como uma característica sinapomórfica nos Archosauria (BENTON, 1985).

O esqueleto abdominal é relativamente desconhecido devido sua limitada ocorrência nos vertebrados modernos (TORRES-CARVAJAL, 2004). As costelas abdominais estão presentes em *C. yacare*, sendo uma característica dos crocodilianos vivos, lagartos e tuatara, embora o plastrão dos Testudines também possa ser considerado derivado desta estrutura (De VOS, 1938; GILBERT et al., 2001) O esqueleto

abdominal é considerado uma característica pleisiomórfica nos tetrápodes (ROMER, 1956; BAUR, 1897), e possivelmente derivado da escamação da face ventral dos peixes Sarcopterygian.

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

Tradicionalmente sua função foi atribuída a suporte (ROMER, 1956; HOLTZ; BRETT-SURMAN, 1997), mas a perda destas estruturas acarretaria em uma menor proteção do abdômen nas linhagens que não mais apresentam esta característica. Assim, sua importância como componente passivo no aparato respiratório, prevenindo o colapso das vísceras, seja mais plausível. Esta afirmação é suportada se observarmos que todos os outros vertebrados que

perderam estas estruturas possuem diferentes mecanismos para prevenir o colapso abdominal e auxiliar na respiração, como o diafragma nos mamíferos (LAMBE, 1917; PAUL, 1988).

A presença do esqueleto abdominal é uma característica pleisiomórfica e possivelmente sua função está associada a mecânica respiratória.

CONCLUSÕES

A coluna vertebral e costelas em *C. yacare* se ossifica crânio-caudalmente como em demais grupos de vertebrados. Sua anatomia óssea fornece informações filogenéticas para o grupo.

A seqüência de ossificação não apresenta variações substanciais em relação aos demais crocodilianos.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Dr. Marcos Eduardo Coutinho, a Clarissa de Araújo Martins e a divisão de répteis e anfíbios do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio pela disponibilidade e contribuição na coleta dos embriões.

ABSTRACT: Among reptiles, lizards and Testudines are the focus of numerous investigations that include the study of its ontogeny, however, descriptions of development and ossification sequence in crocodilians are scarce. Thus, it was aimed to investigate the pattern of training and sequence of ossification of the vertebrae and ribs in *Caiman yacare* (Daudin, 1802). Embryos were collected at regular intervals and submitted to the protocol of clearing and staining Aliarina red S. The process of ossification of the vertebral column occurs in the craniocaudal direction from the 33 days. The vertebrae are formed from separate ossification centers for the centers, the arch and the transverse processes. The proatlas is formed from two separate ossification centers that fuse to the end of the incubation period. The fusion of dorsal transverse process is partly to 51 days, giving rise to a small sketch of the spinous process. In the embryo of 57 days the link between the ribs, the sacrum and the ilium was not evident. The morphology and size of caudal vertebrae vary considerably in the craniocaudal direction. All have the hemal processes and initiate its ossification up to 48 days. *C. yacare* has a varied number of abdominal ribs, which ossify even during the embryonic period. The pattern of skeletogenesis *C. yacare* is consistent with other reptiles, although some variations, with particular emphasis on the remodeling of structures, which possibly reflects the variations in incubation period among the various reptiles reported.

KEYWORDS: Development. Ossification. Pantanal Caiman. Reptiles. Skeleton.

REFERÊNCIAS

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

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

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

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

CARROL, R.; CHORN, J. Vertebral development in the oldest microsauro and the problem of "Lepospondyl" relationships. **J. Vert. Paleontol.**, v. 15, p. 37-56, 1995.

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

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

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

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

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

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

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

- GAUTHIER, E. R.; DE QUEIROZ, K. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. In: GAUTHIER, E. R.; PREGILL, G. (Ed.). **Phylogenetic Relationships of the Lizard Families**. Stanford: Stanford University, 1988. P. 15-98.
- GILBERT, S. F.; LOREDO, G. A.; BRUKMAN, A.; BURKE, A. C. Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution. **Evolution & Development**, Malden, v. 3, p. 47-58, 2001.
- HANKEN, J.; HALL, B. K. Skull development during anuran metamorphosis: I. Early development of the first three bones to form – The exoccipital, the parasphenoid, and the frontoparietal. **Journal of Morphology**, New York, v. 195, p. 247-256, 1988.
- HIGGINS, G. M. Development of the primitive reptilian vertebral column, as shown by a study of *Alligator mississippiensis*. **American Journal of Anatomy**, Philadelphia, v. 31, p. 373-395, 1923.
- HILDEBRAND, M.; GOSLOW, G. E. **Análise da estrutura dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 2006, 675 p.
- HOFFMANN, F. L.; ROMANELLI, P. F. Análise microbiológica da carne de jacaré do pantanal (*Caiman crocodilus yacare*). **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, Campinas, v. 18, p. 1-8, 1998.
- HOLTZ, T. R.; BRETT-SURMAN, M. K. The osteology of the dinosaur. In: FARLOW, J. O.; BRETT-SURMAN, M. K. (Ed.). **The Complete Dinosaur**. Bloomington: Indiana University, 1997. p. 78-91.
- HOWES, G. B.; SWINNERTON, H. H. On the development of the skeleton of the Tuatara, *Shenodon punctatus* with remarks on the egg, on the hatching and on the hatched young. **Transactions of the Zoological Society of London**, London, v. 16, p. 1-86, 1901.
- HUENE, F. V. Ein Beitrag zur Beurteilung der Sacralrippen. **Anatomischer Anzeiger**, Jena, v. 33, p. 373-381, 1908.
- IUNGMAN, J.; PIÑA, C. I.; SIROSKI, P. Embryological development of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). **Genesis**, Paris, v. 46, p. 401-417, 2008.
- JIANG, Z. H. I. J.; CASTOE, T. A.; AUSTIN, C. C.; BURBRINK, F. T.; HERRON, M. D.; MCGUIRE, J. A.; PARKINSON, C. A.; POLLOCK, D. D. Comparative mitochondrial genomics of snakes: Extraordinary rate dynamics and functionality of the duplicate control region. **Evolutionary Biology**, New York, v. 7, p. 123, 2007.

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

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

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

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

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

MEYER, A.; ZARDOYA, R. Recent advances in the (molecular) phylogeny of vertebrates. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 34, p. 311–338, 2003.

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

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

PAUL, G. S. **Predatory Dinosaur of the World**. New York: Simon and Schuster, 1988. 968 p.

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

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

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

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

- ROMANELLI, P. F.; SCHMIDT, J. Estudo do aproveitamento das vísceras do jacaré do pantanal (*Caiman crocodilus yacare*) em farinha de carne. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, Campinas, v. 23, p. 12-24, 2003.
- ROMER, A. S. **Osteology of the Reptiles**. Chicago: Chicago University, 1956. 562 p.
- SANTOS, S. A. **Dieta e nutrição de crocodilianos**. Corumbá: EMBRAPA-CPAP, 1997. 52 p.
- SHEIL, C. A. Skeletal development of *Macrochelys temminckii* (Reptilia: Testudines: Chelydridae). **Journal of Morphology**, New York, v. 263, p. 71–106, 2005.
- TAGARIELLO, A.; SCHLAUBITZ, S.; HANKELN, T.; MOHRMANN, G.; STELZER, C.; SCHWEIZER, A.; HERMANN, P.; LEE, B.; SCHMIDT, E. R.; WINTERPACHT, A.; ZABEL, B. Expression profiling of human fetal growth plate cartilage by EST sequencing. **Matrix Biology**, Stuttgart v. 24, p. 530 – 538, 2002.
- TORRES-CARVAJAL, O. The abdominal skeleton of Tropicurid lizards (Squamata: Tropicuridae). **Herpetologica**, Lafayette, v. 60, p. 75-83, 2004.
- VOELTZKOW, A.; DÖDERLEIN, L. Beiträge zur entwicklungsgeschichte der reptilian III. Zur frage nach der Bildung der Bauchrippen. **Abhandlungen der senckenbergischen Naturforschenden Gersellschaft**, Berlin, v. 26, p. 313-336, 1901.
- ZARDOYA, R.; MEYER, A. The evolutionary position of turtles revised. **Naturwissenschaften**, Berlin, v. 88, p. 193–200, 2001.
- WERNEBURG, I.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. Time of organogenesis support basal position of turtles in the amniote tree of life. **Evolutionary Biology**, New York, v. 9, p. 82, 2009.
- WHITE, D. G.; HERSHEY, H. P.; MOSS, J. J.; DANIELS, H.; TUAN, R. S.; BENNETT, V. D. Functional analysis of fibronectin isoforms in chondrogenesis: Full-length recombinant mesenchymal fibronectin reduces spreading and promotes condensation and chondrogenesis of limb mesenchymal cells. **Differentiation**, Berlin, v. 71, p. 251–261, 2003.