

Papéis Avulsos de Zoologia

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Volume 51(16):253-257, 2011

www.mz.usp.br/publicacoes
http://portal.revistasusp.sibi.usp.br
www.scielo.br/paz

ISSN impresso: 0031-1049

ISSN on-line: 1807-0205

DIMORFISMO SEXUAL EN LA PROPORCIÓN ENTRE EL SEGUNDO Y CUARTO DÍGITO (2D/4D) DE *GONATODES ALBOGULARIS* (GEKKONIDAE) EN COLOMBIA

MAURICIO PEÑUELA¹

ABSTRACT

The second-to-fourth digit ratio (2D/4D) is a well-studied sexual dimorphism that likely arises as a result of prenatal androgenic effects on homeobox gene expression. This dimorphism has been found to exhibit interesting phylogenetic patterns in which females have larger ratios than males among most mammalian species and males have larger ratios than females in most avian and reptilian species. This study measured the second and fourth digits of all limbs from 25 adult males and 25 adult females of Gonatodes albogularis. There were no significant differences between the (2D/4D) for gender as sexual dimorphism of the species. These results indicate that this species of tree lizard deviates from the ratio shown by diapsid species. Possible associated environmental factors are discussed.

KEY-WORDS: Tree skink; Limbs; Digit ratio; Sexual dimorphism.

INTRODUCCIÓN

Las hormonas esteroides como la testosterona juegan un importante rol en la regulación de la expresión génica durante el desarrollo (Kondo *et al.*, 1997; Peichel *et al.*, 1997). A través de los taxa, estas hormonas dirigen tanto la diferenciación sexual y el desarrollo codominante de dimorfismos sexuales (Bardin & Catterall, 1981). La proporción entre el segundo y cuarto dígito (2D/4D) es uno de los rasgos que ha recibido mucha atención en la última década (Chang, 2008). Este rasgo consistente muestra dimorfismo sexual en humanos (Manning, 2002) y se cree que se basa en la influencia de andrógenos maternos prenatales sobre los genes HoxA y HoxD (Brown *et al.*, 2002). Estos genes homeobox controlan el crecimiento y los patrones de morfología sexual y dígitos, estando muy influenciados por la exposición

a las hormonas esteroides en los primeros años de vida (Kondo *et al.*, 1997; Peichel *et al.*, 1997). Sin embargo, el estudio de 2D/4D es de importancia porque este es un potencial indicador del ambiente hormonal prenatal del individuo y las pasadas vías de desarrollo (Chang, 2008).

Dado que HoxA y HoxD son altamente conservados a lo largo del taxa animal, muchos investigadores han apoyado la hipótesis de que el dimorfismo del 2D/4D ocurre en un amplio rango de taxa (Chang, 2008). En mamíferos synapsidos, el patrón general es que las hembras presenten una mayor proporción 2D/4D que los machos. Este patrón es encontrado también en humanos (Manning, 2002), ratones de laboratorio (Brown *et al.*, 2002), ratas (McMechan *et al.*, 2004), y ratones de campo (Leoni *et al.*, 2005). La única excepción aparece en babuinos de Guinea, en los cuales 2D/4D es mas grande en machos que

1. Grupo de Estudio y Trabajo en Genética (GETEG). Facultad de Ciencias. Universidad del Valle. A.A. 25360, Cali, Valle del Cauca, Colombia. Correo electrónico: mauricio.penuela@hotmail.com

en hembras (Roney *et al.*, 2004). En aves diápsidas y reptiles, la proporción 2D/4D es generalmente mayor en machos que en hembras (Burley & Foster, 2004), lagartos de pared (Rubolini *et al.*, 2006), y Lagartos Anolis verdes (Chang *et al.*, 2008), siguen este patrón. Sin embargo, las lagartijas arbóreas como *Mabuya planifrons* no muestran dimorfismo sexual en 2D/4D (Rubolini *et al.*, 2006). Los diápsidos, reptiles y aves, tienen típicamente la proporción 2D/4D en machos más grande que en la hembra, aunque algunas excepciones pueden existir (Chang, 2008). Divergencias sospechadas en el patrón 2D/4D entre especies diápsidas y sinápsidas han sido planteadas, como interés en el estado ancestral del rasgo (Chang, 2008).

El gecko de cabeza amarilla, *Gonatodes albogularis* (Duméril & Bibron, 1836), es nativo de las tierras bajas de Chiapas, México sobre la vertiente Pacífica y Guatemala sobre la vertiente Atlántica, hacia el sur se distribuye por el Noroccidente de Colombia, el oriente de Venezuela (Savage, 2002), las Antillas y ha sido introducido a la Florida EE. UU. (Krysko, 2005).

Este estudio pretende comparar la proporción entre el segundo dígito 2D y cuarto dígito 4D en todas las extremidades de la lagartija arbórea *Gonatodes albogularis* y determinar si poblacionalmente existen diferencias significativas entre la proporción de los dígitos de cada una de las extremidades y el sexo de los individuos. De esta forma establecer si esta especie sigue el patrón diápsido ancestral reptiliano o presenta alguna desviación del modelo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó la colecta de individuos silvestres de *G. albogularis* en la Microestación biológica de la Universidad del Valle sede Meléndez, durante visitas esporádicas en los meses de octubre y noviembre de 2010. Otros especímenes provinieron de la Colección de Herpetología de la Universidad del Valle (UV-C). El sexo de los individuos fue determinado por el patrón de coloración cuerpo negro cabeza amarilla de individuos machos, y patrón de coloración cuerpo grisáceo con pequeñas manchas negras de las hembras. Los individuos con longitud rostro cloacal (LRC) inferior a 30 mm fueron catalogados como juveniles ($N = 4$) y no entraron en los análisis estadísticos, tampoco fueron incluidos los individuos colectados ($N = 5$) y de la colección UV-C ($N = 2$) con segundo y cuarto dígito ausentes o deformes en algunas de las extremidades.

Se siguió el protocolo propuesto por Chang (2008) para la evaluación de la proporción de los dígitos 2D y 4D con algunas modificaciones, teniendo en

cuenta que *G. albogularis* es una especie pentadáctila. Todas las medidas fueron tomadas por un solo investigador a través de un calibrador pie de rey DISC VER, Ref. 51000 de 0.1 mm de precisión. El orden de los dígitos fue considerado de medial a lateral, en el cual el más medial fue el primer dígito. Para el presente estudio 10 especímenes fueron medidos en dos ocasiones para determinar la repetitividad de las medidas.

Una MANOVA fue utilizada para determinar el efecto del sexo sobre la proporción 2D/4D de todos los cuatro miembros. Múltiples ANOVAs separadas fueron utilizadas para determinar el efecto del sexo sobre la interacción en la proporción 2D/4D de cada extremidad. Para determinar la repetitividad de las medidas se siguió el procedimiento expuesto por Senar (1999). Todos los análisis estadísticos fueron procesados en el programa STATISTICA 7.0[®].

RESULTADOS

Un total de 50 especímenes *G. albogularis*, 25 machos y 25 hembras fueron medidos, de los cuales 15 machos y 8 hembras fueron especímenes de la colección UV-C. Los promedios de la proporción 2D/4D en los miembros traseros de machos y hembras, muestran que la proporción 2D/4D es mayor en hembras que en machos. Sin embargo la varianza en la proporción 2D/4D en todos los miembros en conjunto no es explicada por el sexo (MANOVA: $F_{4,45} = 0.60$, $P = 0.66$), como tampoco lo son las varianzas de las proporciones de cada miembro evaluadas individualmente (Tabla 1; Fig. 1). Los cálculos de repetibilidad indican que los datos de medidas registradas dos veces por cada individuo, son altamente repetibles ($r = 0.93$).

DISCUSIÓN

En vertebrados, la ontogenia del dimorfismo sexual depende de la expresión de modificadores del desarrollo específicos para edad y sexo, programación compartida por ambos géneros (ver revisión en Badyaev, 2002). De hecho, los patrones de crecimiento sexo-específicos son logrados por una alta especificidad sexual en la secreción y sensibilidad de la hormona de crecimiento (HC) (Badyaev, 2002). En este contexto, los esteroides gonadales juegan un mayor rol, porque la liberación de HC y los factores de inhibición por parte del hipotálamo, los cuales regulan el incremento y la síntesis de HC, están bajo el control de esteroides gonadales (Rubolini *et al.*, 2006). Tanto

TABLA 1: Efectos del sexo en la variación de la proporción del segundo y cuarto dígito (2D/4D) en cada uno de los miembros de *Gonatodes albogularis*.

	Factor	Suma de Cuadrados	g.l.	Media de cuadrados	F	p
Miembro delantero izquierdo	Sexo	0.00008	1	0.00008	0.010	0.922311
	Error	0.42421	48	0.00884		
Miembro delantero derecho	Sexo	0.00298	1	0.00298	0.370	0.545773
	Error	0.38688	48	0.00806		
Miembro trasero izquierdo	Sexo	0.01217	1	0.01217	1.996	0.164130
	Error	0.29272	48	0.00610		
Miembro trasero derecho	Sexo	0.00041	1	0.00041	0.075	0.785635
	Error	0.26240	48	0.00547		

andrógenos como estrógenos pueden estimular la secreción de la HC, pero su importancia puede variar entre especies (Badyaev, 2002). Sin embargo, se especula que la diferencia de patrones sexo-específicos de la secreción de hormonas ocurre durante el desarrollo embriológico (Rubolini *et al.*, 2006), lo cual es observado cerca de los días 7 y 8 de la incubación, en embriones de especies de aves (Galli & Wassermann, 1973; Schumacher *et al.*, 1988; Ottinger *et al.*,

2001). Los patrones de crecimiento sexo-específicos pueden concomitantemente afectar la expresión del desarrollo de un miembro (incluyendo la proporción de dígitos) y después las diferentes vías de expresión del patrón secretor de HC en distintas especies, puede resultar en la variación de la expresión de dimorfismo sexual en el tamaño y proporción de dígitos (Rubolini *et al.*, 2006). Esta variación en la expresión del patrón secretor de HC podría explicar la desviación en

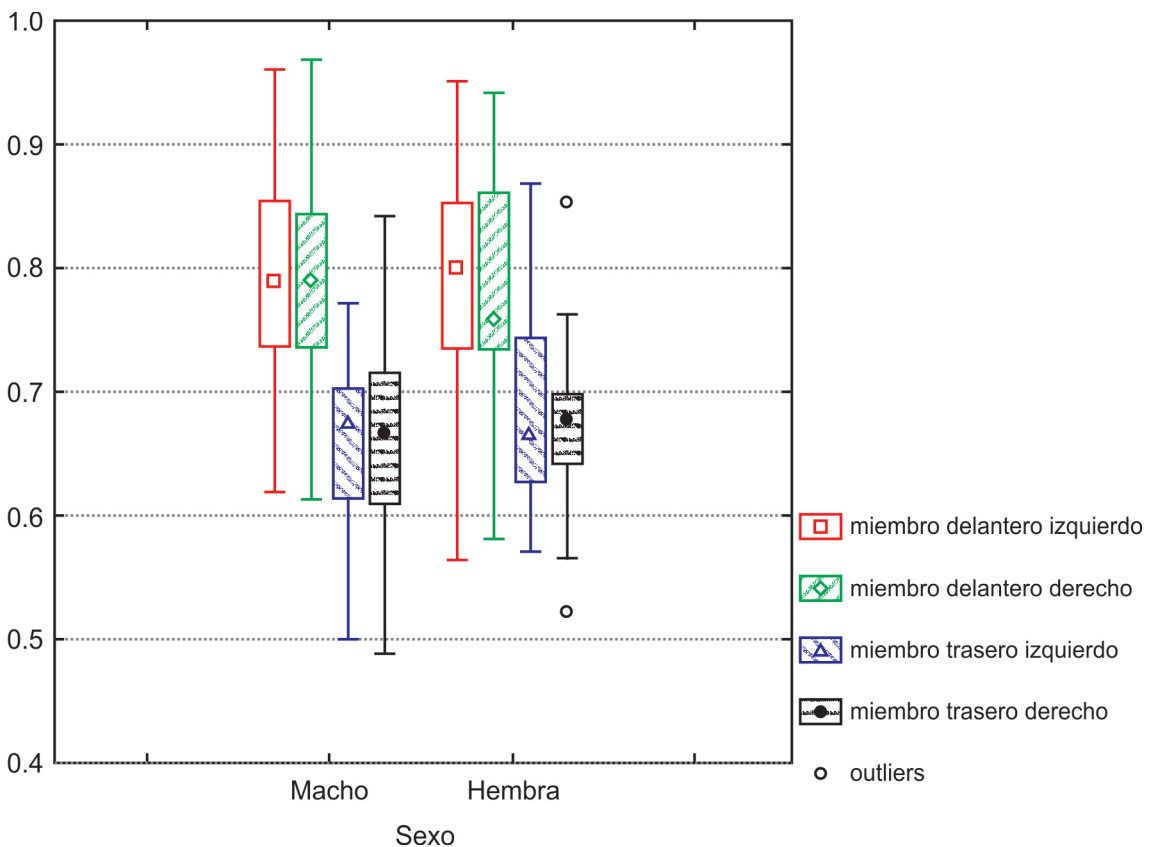


FIGURA 1: Efecto del sexo en la proporción del segundo y el cuarto dígito (2D/4D) en los miembros delanteros y traseros, izquierdos ó derechos de *Gonatodes albogularis*.

la proporción de 2D/4D de *G. albobularis* del patrón observado en especies diápsidas.

El dimorfismo fenotípico sexual entre los dígitos 2 y 4 puede funcionar como un indicador de los procesos del desarrollo que lideran la divergencia en ambas estrategias fisiológicas y reproductivas (Chang, 2008). Aunque la proporción 2D/4D es uno de los dimorfismos sexuales que son usualmente conservados entre los taxa de vertebrados, en esta investigación se demuestra que al contrario de otros diápsidos como los pinzones zebra, lagartos de pared y el lagarto Anolis verde (Burley & Foster, 2004; Chang *et al.*, 2008; Rubolini *et al.*, 2006), la lagartija arbórea *G. albobularis* no presenta este dimorfismo sexual en 2D/4D, siendo su desviación en el patrón similar al de *M. planifrons*, otra lagartija arbórea (Rubolini *et al.*, 2006). Manning (2002) propuso que el control genético de la formación del sistema urogenital y de las extremidades (dedos, pies y penes), es una asociación primitiva que pudo haberse originado con la transición de un estilo de vida acuático a uno terrestre. Importante para la predicción de que muchos tetrápodos terrestres con miembros pentadáctilos mostraran diferente dimorfismo sexual en la proporción de dígitos (Rubolini *et al.*, 2006). La observación de las diferencias sexuales en la proporción de dígitos entre los reptiles, que representan los primeros tetrápodos terrestres verdaderos, es por tanto compatible con esta hipótesis evolutiva (Rubolini *et al.*, 2006).

Desde el punto de vista adaptativo, la proporción de los dígitos debe verse influenciada por el tipo de uso y exposiciones que presenten cada uno de los miembros, como por ejemplo la maniobrabilidad y el tipo de hábitat con el cual cada organismo cuenta y se desarrolla. En el caso particular de *G. albobularis*, este dimorfismo sexual en la proporción de dígitos es ausente quizá por una baja influencia específica de la HC, lo cual probablemente haya repercutido en la disponibilidad de unos dígitos más simétricos tanto en machos como hembras. ¿Podría esto tener implicaciones en su tipo de hábitat arbóreo? ¿La pérdida de este dimorfismo, podría permitirle a la especie adherirse con mayor firmeza a las cortezas de árboles? o son otras las razones que puedan explicar la desviación a este patrón diápsido de (2D/4D).

RESUMEN

La proporción entre el segundo y cuarto dígito (2D/4D) ha sido bien estudiada como un dimorfismo sexual que puede resultar de los efectos androgénicos prenatales sobre la expresión de los genes homeobox. Se ha encontrado

que este dimorfismo exhibe patrones filogenéticos en la cual las hembras tienen mayor proporción entre dígitos en especies mamíferas y menor proporción entre dígitos en especies de aves y reptiles. Este estudio midió los dígitos segundo y cuarto de todas las extremidades, en 25 especímenes machos y 25 especímenes hembras adultos de Gonatodes albobularis. Se determinó que no existían diferencias significativas entre la proporción (2D/4D) en machos y hembras como dimorfismo sexual de la especie. Estos resultados indican que esta especie de lagartija arbórea se desvía de la proporción entre dígitos mostrada por especies diápsida. Posibles factores ambientales asociados son discutidos.

PALABRAS-CLAVE: Lagartija arbórea; Extremidades; Proporción de dedos; Dimorfismo sexual.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Miguel Jurado, Adriana Sarmiento y Daniela Moraga por la ayuda en la captura de los especímenes, a Fernando Castro la colaboración prestada en la revisión del material de colección y a Fernando Díaz por su colaboración en el análisis estadístico.

REFERENCIAS

- BADYAEV, A.V. 2002. Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology and Evolution*, 17:369-378.
- BARDIN, C.W. & CATTERALL, J.F. 1981. Testosterone: a major determinant of extragenital sexual dimorphism. *Science*, 211:1285-1294.
- BROWN, W.M.; FINN, C.J. & BREEDLOVE, S.M. 2002. Sexual dimorphism in digit-length ratios of laboratory mice. *Anatomical Record*, 267:231-234.
- BURLEY, N.T. & FOSTER, V.S. 2004. Digit ratio varies with sex, egg order, and strength of mate preference in Zebra Finches. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271:239-244.
- CHANG, J.L. 2008. Sexual dimorphism of the second-to-Fourth Digit Length Ratio (2D:4D) in the Strawberry Poison Dart Frog (*Oophaga pumilio*) in Costa Rica. *Journal of Herpetology*, 42(2):414-416.
- GALLI, F.E. & WASSERMANN, G.F. 1973. Steroid biosynthesis by gonads of 7-day-old and 10-day-old chick embryos. *General and Comparative Endocrinology*, 21:77-83.
- KONDO, T.; ZAKANY, J.; INNIS, J.W. & DUBOULE, D. 1997. Of fingers, toes, and penises. *Nature*, 390:29.
- KRYSKO, K. 2005. Ecological status of the introduced yellow-headed gecko, *Gonatodes albobularis* (Sauria: Gekkonidae), in Florida. *Florida Scientist*, 68(4):272-280.
- LEONI, B.; CANOVA, L. & SAINO, N. 2005. Sexual dimorphism in the metapodial and phalanges length ratios in the wood mouse. *Anatomical Record*, 286A:955-961.
- MANNING, J.T. 2002. Digit Ratio: A Pointer to Fertility, Behaviour, and Health. Rutgers University Press, Piscataway, NJ.

- McMECHAN, A.P.; O'LEARY-MOORE, S.K.; MORRISON, S.D. & HANNIGAN, J.H. 2004. Effects of prenatal alcohol exposure on forepaw digit length and digit ratios in rats. *Developmental Psychobiology*, 45:251-258.
- OTTINGER, M.A.; PITTS, S. & ABDELNABI, M.A. 2001. Steroid hormones during embryonic development in Japanese quail: plasma, gonadal, and adrenal levels. *Poultry Science*, 80:795-799.
- PEICHEL, C.L.; PRABHAKARAN, B. & VOGT, T.F. 1997. The mouse Ulnaless mutation deregulates posterior HoxD gene expression and alters appendicular patterning. *Development*, 124:3481-3492.
- RONEY, J.R.; WHITHAM, J.C.; LEONI, M.; BELLEM, A.; WIELEBNOWSKI, N. & MAESTRIPIERI, D. 2004. Relative digit lengths and testosterone levels in Guinea baboons. *Hormones and Behavior*, 45:285-290.
- RUBOLINI, D.; PUPIN, F.; SACCHI, R.; GENTILI, A.; ZUFFI, M.A.L.; GALEOTTI, P. & SAINO, N. 2006. Sexual dimorphism in digit length ratios in two lizard species. *Anatomical Record*, 288A:491-497.
- SAVAGE, J.M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica: A herpetofauna between two continents, between two seas. University of Chicago Press, Illinois.
- SCHUMACHER, M.; SULON, J. & BALTHAZART, J. 1988. Changes in serum concentrations of steroids during embryonic and post-hatching development of male and female Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Journal of Endocrinology*, 118:127-134.
- SENAR, J.C. 1999. La medición de la repetibilidad y el error de medida. *Etologuía*, 17:5364.

Recebido em: 04.01.2011

Aceito em: 30.06.2011

Impresso em: 30.09.2011

EDITORIAL COMMITTEE

Publisher: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Avenida Nazaré, 481, Ipiranga, CEP 04263-000, São Paulo, SP, Brasil.

Editor-in-Chief: Carlos José Einicker Lamas, Serviço de Invertebrados, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Caixa Postal 42.494, CEP 04218-970, São Paulo, SP, Brasil. E-mail: editormz@usp.br.

Associate Editors: Mário César Cardoso de Pinna (*Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil*); Luís Fábio Silveira (*Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil*); Marcos Domingos Siqueira Tavares (*Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil*); Sérgio Antonio Vanin (*Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil*); Hussam El Dinc Zaher (*Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil*).

Editorial Board: Aziz Nacib Ab'Saber (*Universidade de São Paulo, Brasil*); Rüdiger Bieler (*Field Museum of Natural History, U.S.A.*); Walter Antonio Pereira Boeger (*Universidade Federal do*

Paraná, Brasil); Carlos Roberto Ferreira Brandão (*Universidade de São Paulo, Brasil*); James M. Carpenter (*American Museum of Natural History, U.S.A.*); Ricardo Macedo Corrêa e Castro (*Universidade de São Paulo, Brasil*); Mario de Vivo (*Universidade de São Paulo, Brasil*); Marcos André Raposos Ferreira (*Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil*); Darrel R. Frost (*American Museum of Natural History, U.S.A.*); William R. Heyer (*National Museum of Natural History, U.S.A.*); Ralph W. Holzenthal (*University of Minnesota, U.S.A.*); Adriano Brilhante Kury (*Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil*); Gerardo Lamas (*Museo de Historia Natural "Javier Prado", Lima, Peru*); John G. Maisey (*American Museum of Natural History, U.S.A.*); Naércio Aquino Menezes (*Universidade de São Paulo, Brasil*); Christian de Muizon (*Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France*); Nelson Papavero (*Universidade de São Paulo, Brasil*); James L. Patton (*University of California, Berkeley, U.S.A.*); Richard O. Prum (*University of Kansas, U.S.A.*); Olivier Rieppel (*Field Museum of Natural History, U.S.A.*); Miguel Trefaut Urbano Rodrigues (*Universidade de São Paulo, Brasil*); Randall T. Schuh (*American Museum of Natural History, U.S.A.*); Ubirajara Ribeiro Martins de Souza (*Universidade de São Paulo, Brasil*); Paulo Emílio Vanzolini (*Universidade de São Paulo, Brasil*); Richard P. Vari (*National Museum of Natural History, U.S.A.*).

INSTRUCTIONS TO AUTHORS - (April 2007)

General Information: *Papéis Avulsos de Zoologia (PAZ)* and *Arquivos de Zoologia (AZ)* cover primarily the fields of Zoology, publishing original contributions in systematics, paleontology, evolutionary biology, ontogeny, faunistic studies, and biogeography. *Papéis Avulsos de Zoologia* and *Arquivos de Zoologia* also encourage submission of theoretical and empirical studies that explore principles and methods of systematics.

All contributions must follow the International Code of Zoological Nomenclature. Relevant specimens should be properly curated and deposited in a recognized public or private, non-profit institution. Tissue samples should be referred to their voucher specimens and all nucleotide sequence data (aligned as well as unaligned) should be submitted to GenBank (www.ncbi.nih.gov/Genbank) or EMBL (www.ebi.ac.uk).

Peer Review: All submissions to *Papéis Avulsos de Zoologia* and *Arquivos de Zoologia* are subject to review by at least two referees and the Editor-in-Chief. All authors will be notified of submission date. Authors may suggest potential reviewers. Communications regarding acceptance or rejection of manuscripts are made through electronic correspondence with the first or corresponding author only. Once a manuscript is accepted providing changes suggested by the referees, the author is requested to return a revised version incorporating those changes (or a detailed explanation of why reviewer's suggestions were not followed) within fifteen days upon receiving the communication by the editor.

Proofs: Page-proofs with the revised version will be sent to e-mail the first or corresponding author. Page-proofs *must be returned to the editor, preferentially within 48 hours*. Failure to return the proof promptly may be interpreted as approval with no changes and/or may delay publication. Only necessary corrections in proof will be permitted. Once page proof is sent to the author, further alterations and/or significant additions of text are permitted only at the author's expense or in the form of a brief appendix (note added in proof).

Submission of Manuscripts: Manuscripts should be sent to the **SciELO Submission** (<http://submission.scielo.br/index.php/paz/login>), along with a submission letter explaining the importance and originality of the study. Address and e-mail of the corresponding author must be always updated since it will be used to send the 50 reprints in titled by the authors. Figures, tables and graphics **should not** be inserted in the text. Figures and graphics should be sent in separate files with the following formats: ".JPG" and ".TIFF" for figures, and ".XLS" and ".CDR" for graphics, with 300 DPI of minimum resolution. Tables should be placed at the end of the manuscript.

Manuscripts are considered on the understanding that they have not been published or will not appear elsewhere in substantially the same or abbreviated form. The criteria for acceptance of articles are: quality and relevance of research, clarity of text, and compliance with the guidelines for manuscript preparation.

Manuscripts should be written preferentially in English, but texts in Portuguese or Spanish will also be considered. Studies with a broad coverage are encouraged to be submitted in English. All manuscripts should include an abstract and key-words in English and a second abstract and key-words in Portuguese or Spanish.

Authors are requested to pay attention to the instructions concerning the preparation of the manuscripts. Close adherence to the guidelines will expedite processing of the manuscript.

Manuscript Form: Manuscripts should not exceed 150 pages of double-spaced, justified text, with size 12 and source Times New Roman (except for symbols). Page format should be A4 (21 by 29.7 cm), with 3 cm of margins. The pages of the manuscript should be numbered consecutively.

The text should be arranged in the following order: **Title Page, Abstracts with Key-Words, Body of Text, Literature Cited, Tables, Appendices, and Figure Captions**. Each of these sections should begin on a new page.

(1) **Title Page:** This should include the **Title, Short Title, Author(s) Name(s) and Institutions**. The title should be concise and, where appropriate, should include mention of families and/or higher taxa. Names of new taxa should not be included in titles.

(2) **Abstract:** All papers should have an abstract in **English** and another in **Portuguese or Spanish**. The abstract is of great importance as it may be reproduced elsewhere. It should be in a form intelligible if published alone and should summarize the main facts, ideas, and conclusions of the article. Telegraphic abstracts are strongly discouraged. Include all new taxonomic names for referencing purposes. Abbreviations should be avoided. It should not include references. Abstracts and key-words should not exceed 350 and 5 words, respectively.

(3) **Body of Text:** The main body of the text should include the following sections: **Introduction, Material and Methods, Results, Discussion, Conclusion, Acknowledgments, and References at end**. Primary headings in the text should be in capital letters, in bold and centered. Secondary headings should be in capital and lower case letters, in bold and centered. Tertiary headings should be in capital and lower case letters, in bold and indented at left. In all the cases the text should begin in the following line.

(4) **Literature Cited:** Citations in the text should be given as: Silva (1998) *or* Silva (1998:14-20) *or* Silva (1998: figs. 1, 2) *or* Silva (1998a, b) *or* Silva & Oliveira (1998) *or* (Silva, 1998) *or* (Rangel, 1890; Silva & Oliveira, 1998a, b; Adams, 2000) *or* (Silva, *pers. com.*) *or* (Silva *et al.*, 1998), the latter when the paper has three or more authors. The reference need not be cited when authors and date are given only as authority for a taxonomic name.

(5) **References:** The literature cited should be arranged strictly alphabetically and given in the following format:

- **Journal Article** - Author(s). Year. Article title. *Journal name*, volume: initial page-final page. Names of journals must be spelled out in full.
- **Books** - Author(s). Year. *Book title*. Publisher, Place.
- **Chapters of Books** - Author(s). Year. Chapter title. *In:* Author(s) ou Editor(s), *Book title*. Publisher, Place, volume, initial page-final page.
- **Dissertations and Theses** - Author(s). Year. *Dissertation title*. (Ph.D. Dissertation). University, Place.
- **Electronic Publications** - Author(s). Year. *Title*. Available at: <electronic address>. Access in: date.

Tables: All tables must be numbered in the same sequence in which they appear in text. Authors are encouraged to indicate where the tables should be placed in the text. They should be comprehensible without reference to the text. Tables should be formatted with vertical (portrait), not horizontal (landscape), rules. In the text, tables should be referred as Table 1, Tables 2 and 4, Tables 2-6. Use "TABLE" in the table heading.

Illustrations: Figures should be numbered consecutively, in the same sequence that they appear in the text. Each illustration of a composite figure should be identified by capital letters and referred in the text as: Fig. 1A, Fig. 1B, for example. When possible, letters should be placed in the left lower corner of each illustration of a composite figure. Hand-written lettering on illustrations is unacceptable. Figures should be mounted in order to minimize blank areas between each illustration. Black and white or color photographs should be digitized in high resolution (300 DPI at least). Use "Fig(s)." for referring to figures in the text, but "FIGURE(S)" in the figure captions and "fig(s)." when referring to figures in another paper.

Responsability: Scientific content and opinions expressed in this publication are sole responsibility of the respective authors.

Copyrights: The journals *Papéis Avulsos de Zoologia* and *Arquivos de Zoologia* are licensed under a Creative Commons Licence (<http://creativecommons.org>).

For other details of manuscript preparation of format, consult the CBE Style Manual, available from the Council of Science Editors (www.councilscienceeditors.org/publications/style).

Papéis Avulsos de Zoologia and *Arquivos de Zoologia* are publications of the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (www.mz.usp.br). Always consult the Instructions to Authors printed in the last issue or in the electronic home pages: www.scielo.br/paz or www.mz.usp.br/publicacoes.