

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

FACULDADE DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**REVISÃO TAXONÔMICA DO GRUPO DE *Taeniophallus occipitalis* E O  
RELACIONAMENTO FILOGENÉTICO DA TRIBO ECHINANTHERINI  
(SERPENTES, DIPSADIDAE, XENODONTINAE)**

Alfredo P. Santos-Jr

Orientador: Dr. Taran Grant

TESE DE DOUTORADO

PORTO ALEGRE – RS – BRASIL

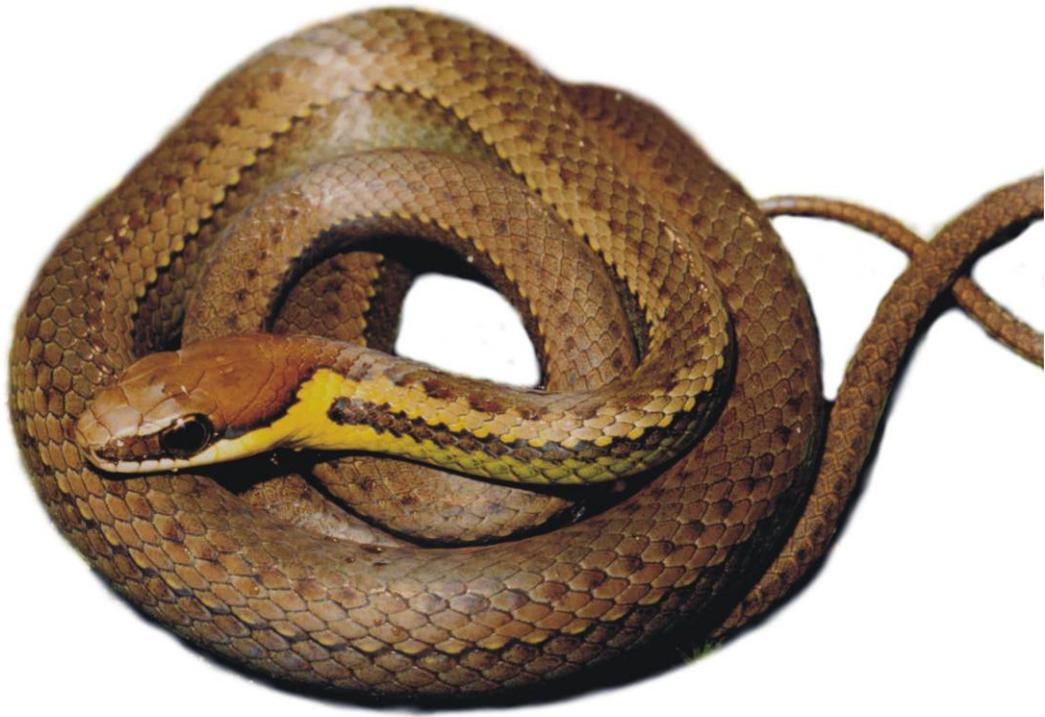
2009

### **AVISO**

Esta tese é parte dos requisitos necessários para obtenção do título de doutor, área de Zoologia, e como tal, não deve ser vista como uma publicação no senso do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (apesar de disponível publicamente sem restrições). Dessa forma, quaisquer informações inéditas, opiniões e hipóteses, assim como nomes novos, **não** estão disponíveis na literatura zoológica. Pessoas interessadas devem estar cientes de que referências públicas ao conteúdo desse estudo, na sua presente forma, somente devem ser feitas com aprovação prévia do autor.

### **NOTICE**

This thesis is a partial requirement for the PhD degree in Zoology and, as such, should not be considered as a publication in the sense of the International Code of Zoological Nomenclature (although it is available without restrictions). Therefore, any new information, opinions, and hypotheses, as well as new names are **unavailable** in the zoological literature. Interested people are advised that any public reference to this study, in its current form, should only be done after previous acceptance of the author.



*Echinanthera cyanopleura*

Foto de Marcos Di-Bernardo

**Dedicada ao Dr. Marcos Di-Bernardo (*in memoriam*)**

## Sumário

Agradecimentos.....	vii
Resumo.....	ix
Abstract.....	x
Apresentação.....	xi

### CAPÍTULO 1

#### **Revisão do grupo de *Taeniophallus occipitalis*, com a revalidação de *Dromicus miolepis* Boettger, 1891 e descrição de duas novas espécies (Serpentes, Dipsadidae)**

Abstract.....	4
Resumo.....	4
Introdução.....	5
Material e Métodos.....	6
Resultados e Discussão.....	10
Agradecimentos.....	48
Referências.....	49
Apêndice 1.....	55
Tabelas.....	62
Figuras.....	70

### CAPÍTULO 2

#### **Sistemática filogenética das serpentes da tribo Echinantherini (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae)**

Abstract.....	97
Resumo.....	98
Introdução.....	99
Material e Métodos.....	107
Resultados e Discussão.....	153
Taxonomia.....	163
Evolução dos caracteres na tribo Echinantherini.....	168

Comentários biogeográficos.....	172
Conclusão.....	175
Agradecimentos.....	176
Referências.....	177
Apêndice 1.....	195
Tabelas.....	204
Figuras.....	211
<b>CONCLUSÕES GERAIS.....</b>	<b>247</b>

## Agradecimentos

Primeiramente agradeço aos meus pais, Alfredo e Sebastiana, por todo o apoio fornecido para que eu pudesse concluir mais essa etapa da minha formação profissional.

Sou extremamente grato ao Dr. Taran Grant pela orientação, confiança e paciência. O Dr. Taran sempre esteve disposto a ouvir minhas dúvidas, que não foram poucas, e em excelentes momentos de orientação sempre estimulou a busca pelo conhecimento científico.

Agradeço ao meu mestre e orientador de mestrado e parte desse doutorado Dr. Thales de Lema. Obrigado professor pelas orientações, conversas informais e importantes sugestões que levaram à conclusão desse trabalho!

À Marcos Di-Bernardo (*in memoriam*) pelos momentos de discussão, pelos dados cedidos, pela confiança no meu trabalho e pelo incentivo. Fico muito feliz em poder trabalhar com esse grupo de serpentes pelo qual o Dr. Marcos iniciou suas pesquisas e pelo qual fez várias contribuições!

Esse estudo não poderia ter sido realizado sem a contribuição dos seguintes curadores e técnicos que disponibilizaram material biológico e/ou cederam espaço físico em seus laboratórios para a análise de espécimes: Alexandre Percequillo (UFPB), Ana Prudente (MPEG), Antônio Argôlo (MZUESC), Diva Borges-Nojosa (UFCE), Flora Juncá (UEFS), Francisco Franco (IBSP), Glaucia Pontes (MCP), Guarino Colli, Mariana Zatz e Fernanda Werneck (CHUNB), Hipócrates Chalkidis (LPHA/FIT), Hussam Zaher e Carolina Castro-Melo (MZUSP), Jakob Hallermann (ZMH), Marcos de Carvalho (UFMT), Marlene Hoffmann (MBML), Marta Motte (MNHNP), Melitta Meneghel e Santiago Carreira (ZVC-R), Moema Leitão de Araújo (MCN), Ronaldo Fernandes e Marcelo Soares (MNRJ), Sônia Kretschmar e Gustavo Scrocchi (FML) e Vanda Ferreira (UFMS).

Muitas pessoas contribuíram com essa tese enviando fotos e/ou dados (espero não ter esquecido ninguém!!): Alejandro Giraldo, Alessandra Travassos, Andreas Schmitz, Andrei Guedes, Carlos Eduardo Cintra, Christine Strüssmann, Claudia Gastello, Colin McCarthy, Daniel Loebmann, Fernanda D'Agostini, Gláucia Pontes, Gleomar Maschio, Gustavo Scrocchi, Jakob Hallermann, Jorge Bernardo-Silva, Jossehan Frota, Lize Cappellari, Martin Jansen, Marco Antônio de Freitas, Marcos Di-Bernardo, Maria Cristina Santos-Costa, Miguel Velásquez, Nelson Albuquerque, Otávio Marques, Paulo Bernarde, Pedro Bernardo, Rafael Balestrin, Santiago Carreira, Thales de Lema, Vanda Ferreira e Wilian Vaz-Silva.

Agradeço aos colegas/amigos de laboratório de herpetologia (desde 2003 quando comecei meus estudos na PUC) pelas dicas, sugestões e discussões que contribuíram na estruturação da tese: Andrei, Arlete, Bruno, Camila, Caroline, Daniele, Eduardo, Fabrício, Fernanda, Jossehan, Gláucia, Katuyschia, Lize, Luis Felipe, Marco, Mauricio, Nelson, Patrick, Rafael, Raquel, Raúl, Renata, Roberto, Santiago e Síría.

Gostaria de agradecer ao coordenador do programa de pós-graduação em Zoologia, Dr. Júlio Cesar Bicca-Marques e as secretárias Luiza e Josi por estarem sempre dispostos a ajudar em relação às “papeladas burocráticas”.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado. Ao Museu de Ciências e Tecnologia pelo espaço físico onde foi desenvolvida minha pesquisa.

Um agradecimento especial para minha querida Síría por todo o apoio e por ter me aturado nos meus momentos de stress durante esses últimos anos (sem você eu não estaria onde estou hoje! MUITO OBRIGADO!!).

## Resumo

A tribo Echinantherini foi recentemente proposta para alocar os gêneros Sul-americanos *Echinanthera* e *Taeniophallus*, os quais estão representados por seis e oito espécies, respectivamente. A necessidade de um estudo sistemático a fim de avaliar o status taxonômico desses gêneros foi acentuada com a existência de um provável complexo de espécies sob o nome *T. occipitalis*, as discordâncias entre pesquisadores quanto à posição taxonômica das espécies do antigo grupo “*brevirostris*”, o possível polifiletismo de *Taeniophallus* e o hipotético relacionamento monofilético dos gêneros da tribo. No presente estudo objetivou-se caracterizar o grupo de *T. occipitalis* e propor um relacionamento filogenético para as espécies de Echinantherini baseado em caracteres fenotípicos. Após a análise de caracteres da morfologia externa (escamação, coloração e ultra-estrutura das escamas) e interna (hemipênis) de vários espécimes de *T. occipitalis*, incluindo espécimes tipo, identificamos a presença de outros táxons sob esse nome. Como resultados do presente estudo cinco espécies são atualmente reconhecidas para o grupo de *T. occipitalis*: *Taeniophallus* sp. nov.1, *Taeniophallus* sp. nov.2, *T. miolepis* (revalidada), *T. occipitalis* e *T. quadriocellatus*. Foi observado dimorfismo sexual significativo ( $P < 0,05$ ) no número de ventral (VE), subcaudal (SC), comprimento rostro-cloacal (CRC) e comprimento relativo da cauda (CCA/CRC) nas espécies do grupo. Diferenças significativas entre as cinco espécies foram observadas no número de VE, SC, CRC e CCA/CRC. Em uma análise multivariada utilizando 16 medidas corpóreas, inclusive de escudos cefálicos, constatamos que as espécies do grupo de *T. occipitalis* são parcialmente discriminadas. No entanto, quando comparamos os dados brutos das espécies, a maioria dessas diferenças não é perceptível. No estudo filogenético uma análise de máxima parcimônia foi realizada utilizando 57 caracteres fenotípicos e 33 táxons terminais: 19 pertencentes à tribo Echinantherini, 14 de outras tribos de Xenodontinae (Alsophiini, Hydrodynastini, Hydropsini, Philodryadini, Pseudoboini e Xenodontini) e uma espécie de Dipsadinae. Como resultado obteve-se duas árvores igualmente parcimoniosas com 231 passos, índice de consistência de 37 e índice de retenção de 62. Os únicos terminais que apresentaram conflitos entre as duas topologias encontradas foram as espécies do gênero *Echinanthera*. A topologia da árvore de consenso estrito das duas árvores mais parcimoniosas foi: (*T. nebularis* ((*T. brevirostris*, *T. nicagus*) ((*E. amoena*, *E. cephalomaculata*, *E. cephalostriata*, *E. cyanoleura*, *E. melanostigma* e *E. undulata*) ((*T. bilineatus* (*T. affinis* (*T. persimilis*, *T. poecilopogon*))) (*T. miolepis* (*Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”, *T. quadriocellatus* (*Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado” (*Taeniophallus* sp. nov.2, *T. occipitalis*)))))))). Baseados na topologia encontrada mudanças taxonômicas para os membros de Echinantherini foram propostas. Foram realizadas as seguintes mudanças: (1) *Taeniophallus* é redefinido sendo restito para *T. brevirostris* e *T. nicagus*; (2) um novo gênero é proposto para *T. nebularis*; (3) um novo gênero é proposto para as espécies do grupo de *T. affinis*; e (4) um novo gênero é proposto para as espécies do grupo de *T. occipitalis*. O gênero *Echinanthera* é mantido conforme a atual taxonomia.

## Abstract

The Echinantherini tribe has recently been proposed to allocate the South American *Echinanthera* and *Taeniophallus* genera, which are represented by six and eight species, respectively. The need for a systematic study in order to assess the phylogenetic relationship and the taxonomy was stressed by the existence of a probable complex of species under the name *T. occipitalis*, the disagreement among researchers as for the taxonomic positioning of the species belonging to the early “*brevirostris*” group, the possible polyphyletism of *Taeniophallus*, and the hypothetical monophyletic relationship between the genera of the tribe. In the present study the aim was characterize the *T. occipitalis* group and propose a phylogenetic relationship for the Echinantherini species drawing on phenotypic characters. After the analysis of the external morphological characters (scaling, coloring and scale ultrastructure) and internal (hemypenis) of several specimens of *T. occipitalis*, including specimens type, we have identified the presence of further taxons under this name. As a result of the present study, five species are currently acknowledged for the *T. occipitalis* group: *Taeniophallus* sp. nov.1, *Taeniophallus* sp. nov.2, *T. miolepis* (revalidated), *T. occipitalis* and *T. quadriocellatus*. A significant sexual dimorphism was found ( $P < 0.05$ ) in the number of ventrals (VE), subcaudal (SC), snout-vent length (SVL) and the relative tail length (TL/SVL) in the species of the group. Significant differences among the five species were found in the number of VE, SC, SVL and TL/SVL. In a multivariate analysis using 16 body measures, including the cephalic shields, we have found that the species of the *T. occipitalis* group are partially discriminated. However, when comparing the gross data of the species, the majority of these differences are not perceptible. In the present paper, a phylogenetic study of the Echinantherini tribe is presented based on phenotypic characters. The anatomical and biological studies resulted in a data matrix of 57 characters scored for 34 terminal taxa: 19 of Echinantherini tribe, 14 the others tribes of the Xenodontinae (Alsophiini, Hydrodynastini, Hydropsini, Philodryadini, Pseudoboini, and Xenodontini) and one species of Dipsadinae subfamily. Parsimony analysis resulted in two equally parsimony trees with 231 steps, consistency index of 37 and retention index of 62. The only terminals that presented conflict between the two topologies found were species of the *Echinanthera* genus. The topology of the strict consensus tree of the most parsimonic trees was: (*T. nebularis* ((*T. brevirostris*, *T. nicagus*) ((*E. amoena*, *E. cephalomaculata*, *E. cephalostriata*, *E. cyanoleura*, *E. melanostigma* e *E. undulata*) ((*T. bilineatus* (*T. affinis* (*T. persimilis*, *T. poecilopogon*))) (*T. miolepis* (*Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”, *T. quadriocellatus* (*Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado” (*Taeniophallus* sp. nov.2, *T. occipitalis*)))))). We have proposed a classification for Echinantherini consistent with the phylogenetic hypothesis obtained in this study. The following changes were made for the new taxonomic proposal: (1) *Taeniophallus* is redefined as circumscribed to *T. brevirostris* and *T. nicagus*; (2) a new genus is proposed for *T. nebularis*; (3) a new genus is proposed for the species of the *T. affinis* group; and (4) a new genus is proposed for the species of the *T. occipitalis* group. The genus *Echinanthera* is maintained according to the current taxonomy.

## Apresentação

As serpentes dos gêneros *Echianthera* e *Taeniophallus* são terrestres, relativamente de médio porte e exclusivas da América do Sul (Di-Bernardo, 1992, 1994, 1996; Schargel *et al.*, 2005; Santos-Jr *et al.*, 2008). Atualmente, *Echianthera* está representado por seis espécies (*E. amoena*, *E. cyanopleura*, *E. cephalomaculata*, *E. cephalostriata*, *E. melanostigma* e *E. undulata*) e *Taeniophallus* por nove (*T. affinis*, *T. bilineatus*, *T. brevirostris*, *T. nebularis*, *T. nicagus*, *T. occipitalis*, *T. persimilis*, *T. poecilopogon* e *T. quadriocellatus*) (Schargel *et al.*, 2005; Santos-Jr *et al.*, 2008). Todas as espécies de *Echianthera* ocorrem exclusivamente na região da Mata Atlântica no Brasil, assim como algumas espécies de *Taeniophallus* (*T. affinis*, *T. bilineatus*, *T. occipitalis* e *T. persimilis*). As demais espécies ocorrem em várias outras regiões fitogeográficas da América do Sul, como por exemplo: Chaco, Savana Uruguaia, Cerrado, Pantanal e Amazônia (Di-Bernardo, 1992; Shargel *et al.*, 2005; Santos-Jr *et al.*, 2008).

A história taxonômica de *Echianthera* e *Taeniophallus* é complexa, principalmente quanto ao status taxonômico das espécies do grupo “*brevirostris*” *sensu* Myers (1974) (ver comentários em Myers & Cadle, 1994: 4–7 e Shargel *et al.*, 2005: 11–14) e quanto ao posicionamento desses gêneros em nível supragenérico. Zaher (1999) considerou *Echianthera* e *Taeniophallus* como *Dipsadinae incertae sedis*, afirmando que as espécies analisadas por ele não apresentam os caracteres hemipenianos considerados sinapomorfias de *Xenodontinae* (Zaher, 1999: 35). Além disso, Zaher (1999) atestou que as espécies apresentam um padrão hemipeniano semelhante ao dos dipsadíneos, como por exemplo, hemipênis unilobado, *capitulum* unicapitado e presença de numerosos espinhos sobre o corpo do órgão. Posteriormente, Vidal *et al.* (2000) e Pinou *et al.* (2004), em propostas filogenéticas baseadas em

caracteres moleculares, demonstraram que *Taeniophallus brevirostris* estaria mais relacionada com os representantes de Xenodontinae (=Xenodontidae de Pinou *et al.*, 2004) do que com Dipsadinae (=Dipsadidae de Pinou *et al.*, 2004) divergindo das conclusões apresentadas por Zaher (1999). Recentemente, Zaher *et al.* (2009) apresentaram um estudo filogenético baseado em caracteres moleculares e propuseram uma nova classificação para as serpentes Caenophidia dando ênfase aos xenodontíneos neotropicais. Zaher *et al.* (2009) utilizaram dois representantes de *Taeniophallus* (*T. affinis* e *T. brevirostris*) na análise filogenética e na seção de taxonomia os autores apresentaram *Echianthera* e *Taeniophallus* como membros de um grupo monofilético, a tribo Echiantherini.

As discordâncias entre pesquisadores quanto à posição taxonômica das espécies do antigo grupo “*brevirostris*” (*e.g.* Di-Bernardo 1992 *vs.* Myers & Cadle 1994), a existência de um provável complexo de espécies sob o nome *T. occipitalis*, o possível polifiletismo de *Taeniophallus* (Schargel *et al.* 2005) e o hipotético relacionamento monofilético de *Echianthera* e *Taeniophallus* (Zaher 1999; Schargel *et al.* 2005; Zaher *et al.* 2009) acentuam a necessidade de um estudo sistemático a fim de avaliar o status taxonômico desses gêneros.

A presente tese tem como principais objetivos: (1) avaliar o status taxonômico do grupo de *Taeniophallus occipitalis* e (2) apresentar um relacionamento filogenético para as espécies de Echiantherini e testar o monofiletismo do grupo. A tese está dividida em dois capítulos apresentados em forma de artigos.

No primeiro capítulo intitulado “Revisão do grupo de *Taeniophallus occipitalis*, com a revalidação de *Dromicus miolepis* Boettger, 1891 e descrição de duas novas espécies (Serpentes, Dipsadidae)”, apresento os resultados do estudo da variação de *Taeniophallus occipitalis* através da análise comparativa da série tipo e de material

depositado em coleções científicas nacionais e estrangeiras. As espécies que compõem o grupo são comparadas através de análises univariadas e multivariadas, e posteriormente são descritas e/ou caracterizadas na seção taxonomia. O artigo está formatado nas normas do periódico Zootaxa. Após as considerações da banca examinadora o artigo deverá ser traduzido para o idioma inglês antes de sua submissão.

No segundo capítulo intitulado “Sistemática filogenética das serpentes Sul-americanas da tribo Echinantherini (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae)”, uma hipótese filogenética para as serpentes da tribo Echinantherini é proposta baseada em caracteres morfológicos, biológicos e comportamentais. Cinquenta e sete caracteres foram submetidos a uma análise de máxima parcimônia com os seguintes objetivos: 1) testar o monofiletismo da tribo Echinantherini, 2) testar o monofiletismo de *Echinanthera* e *Taeniophallus* e 3) testar as relações entre as espécies que atualmente compõem a tribo Echinantherini. O artigo está formatado nas normas do periódico Zootaxa. Após as considerações da banca examinadora o artigo deverá ser traduzido para o idioma inglês antes de sua submissão.

## Referências

- Di-Bernardo, M. (1992) Revalidation of the genus *Echinanthera* Cope, 1894, and its conceptual amplification (Serpentes, Colubridae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia*, 5(13), 225–257.
- Di-Bernardo, M. (1994) Uma nova espécie de *Echinanthera* Cope, 1894 (Serpentes, Colubridae) do nordeste do Brasil. *Biociências*, 2(2), 75–81.
- Di-Bernardo, M. (1996) A new species of the neotropical snake genus *Echinanthera* Cope, 1894 from southeastern Brazil (Serpentes, Colubridae). *The Snakes*, 27, 120–127.

- Myers, C.W. (1974) The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of new world snakes. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 153(1), 1–272.
- Myers, C.W. & Cadle, J.E. (1994) A new genus for South American snake related to *Rhadinaea obtusa* Cope (Colubridae) and resurrection of *Taeniophallus* Cope for the “*Rhadinaea*” *brevirostris* group. *American Museum Novitates*, 3102, 1–33.
- Pinou, T., Vicario, S., Marschner, M. & Caccone, A. (2004) Relict snakes of North America and their relationships within Caenophidia, using likelihood-based Bayesian methods on mitochondrial sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32, 573–574.
- Santos-Jr, A.P., Di-Bernardo, M. & L. Thales (2008) New species of the *Taeniophallus occipitalis* group (Serpentes, Colubridae) from eastern Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 42(3), 419–427.
- Schargel, W.E., Rivas F., G. & Myers, C.W. (2005) An enigmatic new snake from Cloud Forest of the Península de Paria, Venezuela (Colubridae: Genus *Taeniophallus?*). *American Museum Novitates*, 3484, 1–22.
- Vidal, N., Kindl, S.G., Wong, A. & Hedges, S.B. (2000) Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12s and 17s ribosomal RNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14, 389–402.
- Zaher, H. (1999) Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 240, 1–178.
- Zaher, H., Graziotin, F.G., Cadle, J.E., Murphy, R.W., Moura-Leite, J.C. & Bonatto, S.L. (2009) Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South America xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49, 115–153.

## **Capítulo 1**

**Revisão do grupo de *Taeniophallus occipitalis*, com a revalidação de *Dromicus miolepis* Boettger, 1891 e descrição de duas novas espécies (Serpentes, Dipsadidae)**

(Formatado para ser submetido ao Zootaxa)

## ZOOTAXA

Nome dos autores: Alfredo P. Santos-Jr<sup>1</sup>, 4, Síría Ribeiro<sup>1</sup>, Thales de Lema<sup>2</sup>, Marcos Di-Bernardo<sup>3</sup>

Endereço:

<sup>1</sup>*Laboratório de Sistemática de Vertebrados, Faculdade de Biociências, Setor de Herpetologia, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Av. Ipiranga 7781, 90719-900, Porto Alegre, RS, Brasil.*

<sup>2</sup>*Rua Luiz Manoel Gonzaga, 100/1001, 90470-280, Porto Alegre, RS, Brasil.*

<sup>3</sup>*In memoriam.*

<sup>4</sup>*Autor para correspondência (alphredojr@hotmail.com).*

Número de figuras: 27

Número de tabelas: 5

Número de referências citadas: 48

**Título:** Revisão do grupo de *Taeniophallus occipitalis*, com a revalidação de *Dromicus miolepis* Boettger, 1891 e descrição de duas novas espécies (Serpentes, Dipsadidae)

**Título resumido:** Revisão do grupo de *Taeniophallus occipitalis*.

## Índice

Abstract.....	4
Resumo.....	4
Introdução.....	5
Material e Métodos.....	6
Resultados e Discussão.....	10
O grupo de <i>Taeniophallus occipitalis</i> .....	10
Taxonomia.....	11
<i>Taeniophallus</i> sp. nov.1.....	11
<i>Taeniophallus</i> sp. nov.2.....	22
<i>Taeniophallus miolepis</i> (revalidada) nov. comb.....	28
<i>Taeniophallus occipitalis</i> .....	35
<i>Taeniophallus quadriocellatus</i> .....	43
Comparação morfológica entre as espécies.....	46
Agradecimentos.....	48
Referências.....	49
Apêndice 1.....	55

## **Abstract**

The *Taeniophallus occipitalis* group is currently composed for *T. occipitalis* and *T. quadriocellatus*. *Taeniophallus occipitalis* occupies the largest geographic distribution of any species in the genus, occurring in many South American countries and in most of Brazil. While conducting a study of variation of *T. occipitalis*, we evidence the presence of other taxa on this name. In this study we evaluate the taxonomic status of *T. occipitalis*, revalidate *Dromicus miolepis*, and describe two new species for the *T. occipitalis* group.

**Key words:** Xenodontinae, Echinantherini, taxonomy, new species, *Taeniophallus*, *Taeniophallus quadriocellatus*, hemipenis, ultrastructure of scales, geographic distribution.

## **Resumo**

O grupo de *Taeniophallus occipitalis* é atualmente composto por *T. occipitalis* e *T. quadriocellatus*. *Taeniophallus occipitalis* apresenta a maior distribuição geográfica entre as espécies do gênero, ocorrendo em muitos países Sul americanos e em quase todo o Brasil. Analisando a variação de *T. occipitalis*, evidenciamos a presença de outros táxons sob esse nome. Nesse estudo, nós avaliamos o status taxonômico de *T. occipitalis*, revalidamos *Dromicus miolepis* e descrevemos duas novas espécies para esse grupo de espécies.

**Palavras-chave:** Xenodontinae, Echinantherini, taxonomia, nova espécie, *Taeniophallus*, *Taeniophallus quadriocellatus*, hemipênis, ultra-estrutura de escamas, distribuição geográfica.

## Introdução

As serpentes xenodontíneas do gênero *Taeniophallus* Cope são terrestres, de médio porte e exclusivas da América do Sul ao leste dos Andes (Schargel *et al.* 2005; Santos-Jr *et al.* 2008). Atualmente, *Taeniophallus* está representado por nove espécies, sendo que oito podem ser divididas em três grupos de espécies (*Taeniophallus nebularis* Schargel, Rivas & Myers é a única espécie que não pode ser alocada a um grupo):

- grupo de *T. affinis*: *T. affinis* (Günther), *T. bilineatus* (Fischer), *T. persimilis* (Cope) e *T. poecilopogon* (Cope);
- grupo de *T. brevirostris*: *T. brevirostris* (Peters) e *T. nicagus* (Cope); e
- grupo de *T. occipitalis*: *T. occipitalis* (Jan) e *T. quadriocellatus* Santos-Jr, Di-Bernaro & Lema.

*Taeniophallus occipitalis* é uma serpente que apresenta grande variação cromática e ampla distribuição geográfica, ocorrendo em quase todo o Brasil, nordeste do Peru, Bolívia, Paraguai, Argentina e Uruguai (Santos-Jr *et al.* 2008). Após a análise de vários exemplares, incluindo o material tipo de *T. occipitalis*, constatamos a presença de outros táxons confundidos com essa espécie. O presente trabalho tem como objetivos, caracterizar o grupo de *T. occipitalis*, revalidar e descrever formalmente os novos táxons, verificar a existência de dimorfismo sexual entre as espécies do grupo e verificar a existência de caracteres morfométricos que auxiliem na distinção das espécies.

Jan (1873) descreveu *Enicognatus occipitalis* (Figura 1) baseado em um espécime procedente do Estado da Bahia, Brasil (Museu de História Natural de Genebra) e outro com procedência Brasil (Museu de Zoologia da Universidade de Hamburgo). Günther (1873) descreveu *Dromicus (Lsygophis) wuchereri* procedente do Estado da Bahia, Brasil, e apresentou figuras do holótipo (BMNH 1947.1.5.70)

destacando a coloração da cabeça em vista ventral, dorsal e lateral. Boettger (1891) descreveu *Dromicus miolepis* baseado em um espécime proveniente de Sorata na Bolívia, que segundo Myers (1974) estaria provavelmente depositado no Museu de Lübeck na Alemanha. Posteriormente, Boulenger (1894) sinonimizou *Dromicus miolepis* a *Enicognathus occipitalis* e alocou a espécie no gênero *Rhadinaea* Cope. Amaral (1930) passou a utilizar *Rhadinaea occipitalis* em *Liophis* Wagler e afirmou que a espécie era encontrada nas zonas oriental, ocidental e meridional da América do Sul. Myers (1974) considerou *R. occipitalis* membro do grupo sul americano *R. brevirostris*.

Di-Bernardo (1992) revalidou o gênero *Echinanthera* Cope incluindo nele as espécies originalmente descritas como *Enicognathus amoenus* Jan, *Natrix melanostigma* Wagler e *Coluber undulatus* Wied (consideradas *Incertae sedis* por Dixon 1980), e todas as espécies pertencentes ao grupo *brevirostris* proposto por Myers (1974): *R. affinis*, *R. bilineata*, *R. brevirostris*, *R. occipitalis*, *R. persimilis* e *R. poecilopogon*. Myers & Cadle (1994) revalidaram *Taeniophallus* para acomodar *Lygophis nicagus* e as espécies do grupo *brevirostris* (*sensu* Myers 1974) em discordância a proposta de Di-Bernardo (1992). Schargel *et al.* (2005) propuseram o grupo de *Taeniophallus occipitalis* para acomodar a espécie nominal. Posteriormente Santos-Jr *et al.* (2008) descreveram *T. quadriocellatus* e hipotetizaram que *T. occipitalis* poderia representar um complexo de espécies.

## **Material e Métodos**

Abreviações das coleções consultadas e espécimes analisados estão listados no Apêndice 1. Os espécimes foram sexados verificando a presença ou ausência de hemipênis através de um corte longitudinal na região ventral da cauda. Os hemipênis foram preparados de acordo com Pesantes (1994) e a terminologia seguiu Dowling &

Savage (1970) e Zaher (1999). Contagens das escamas ventrais e subcaudais seguiram Dowling (1951) e Peters (1974), respectivamente. Fórmula dos escudos temporais seguiu Myers (1974) com a adaptação de Santos-Jr *et al.* (2008). Variações bilaterais foram reportadas como “direita/esquerda”. Medidas foram realizadas usando um paquímetro digital (resolução de 0,1 mm), exceto o comprimento rostro-cloacal (CRC) e o comprimento da cauda, que foram tomadas através de uma régua milimetrada.

Para a análise da ultra-estrutura das escamas dorsais as amostras foram preparadas segundo D’Agostini *et al.* (2005) e foram fotografadas em Microscópio Eletrônico de Varredura Philips modelo XL30. Foram analisadas somente escamas da região mediano-vertebral do tronco com o objetivo de evitar erros de interpretação devido a variações na ornamentação das escamas de diferentes partes do corpo (SR obs. pess.). Para esse estudo foi fotografada apenas a porção mediana da escama. Para descrever as ultra-estruturas consideramos as seguintes características: 1) formato das bases das projeções espiniformes, 2) formato dos ápices das projeções espiniformes, 3) formato e disposição das linhas transversais e 4) estruturação do substrato (Figura 2). A nomenclatura e identificação das ultra-estruturas seguem Price (1982).

Sabe-se que determinadas partes do corpo de serpentes, como por exemplo, a cabeça, cresce em taxas diferenciadas em jovens e em adultos (Forsman 1994; Burbrink 2001). Além disso, em muitas espécies o tamanho corpóreo de machos e fêmeas é similar logo após o nascimento, no entanto, devido a taxas de crescimento diferenciadas, apresentam dimorfismo sexual em estágios posteriores da vida (Shine 1990). Em função do crescimento alométrico os filhotes foram excluídos das análises morfométricas. Com o objetivo de separar indivíduos maduros (adultos) de imaturos (filhotes e subadultos), analisamos as gônadas de 19 machos e 37 fêmeas de *Taeniophallus* sp. nov.1 (APSJ obs. pess.; R.L. Balestrin com. pess.). Os resultados obtidos com essa série de dados

foram utilizados para toda a amostra analisada. Foram considerados maduros, os machos que apresentam ductos deferentes enovelados e opacos (Shine 1988). O menor macho maduro apresentou CRC igual a 204 mm (R.L. Balestrin com. pess.; exemplar não utilizado nos testes estatísticos e caracterização da espécie). Sendo assim, todos os machos com CRC igual ou maior que 204 mm foram considerados maduros no presente estudo. Na amostra analisada, foram consideradas maduras todas as fêmeas que apresentaram folículos vitelogênicos maiores que 6 mm (Balestrin & Di-Bernardo 2005). A menor fêmea com folículos maiores que 6 mm apresentou CRC igual 274 mm. No presente estudo, todas as fêmeas com CRC igual ou maior que 274 mm foram consideradas maduras.

A presença de dimorfismo sexual nos caracteres merísticos e morfométricos foi verificada através de uma Análise de Variância (ANOVA). Foram analisados os seguintes caracteres: número de escamas ventrais (VE), número de escamas subcaudais (SC), comprimento rostro-cloacal (CRC) e comprimento relativo da cauda (razão entre o comprimento da cauda e o CRC). Suposições de normalidade e homocedasticidade foram avaliadas usando os testes de Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente.

As comparações morfológicas entre as espécies foram realizadas através de uma ANOVA e uma Análise Discriminante (AD) método “forward stepwise”. Na análise univariada, utilizamos os mesmos caracteres e critérios apresentados no teste de dimorfismo sexual apresentado acima. Na violação dos pressupostos de normalidade e/ou homocedasticidade foi utilizado o teste não paramétrico Kruskal-Wallis (Zar 1999). Comparações entre pares de espécies foram realizadas com o teste de Tukey e Mann-Whitney.

Antes de realizar a AD, todos os caracteres morfométricos foram log transformados ( $\log_{10}$ ). Para remover o efeito do tamanho do corpo, foram realizadas

regressões lineares entre os caracteres log transformados e o CRC log transformado; os resíduos obtidos nas regressões foram utilizados na AD (Burbrink 2001). Os espécimes que não apresentaram todos os dados foram excluídos da análise. Foram utilizados 17 caracteres morfométricos nessa análise: comprimento da cauda (CCA; distância entre a região posterior da escama cloacal até a extremidade posterior da escama terminal da cauda), comprimento da cabeça (CCB; distância entre a região anterior do escudo rostral até a articulação quadrado-mandibular), largura posterior da cabeça (LPCB; medida na posição posterior aos olhos), largura anterior da cabeça (LACB; medida na posição das narinas), altura posterior da cabeça (APCB; medida na posição posterior aos olhos), altura anterior da cabeça (AACB; medida na posição das narinas), comprimento do focinho (CFO; distância entre a extremidade anterior do escudo rostral à extremidade anterior do olho), comprimento da órbita ocular (CO; distância entre a porção anterior e a posterior do olho considerando o eixo horizontal), comprimento do escudo frontal (CFR; distância entre a tangente da porção anterior à porção posterior do escudo frontal), comprimento do escudo mental anterior (CMA; distância entre a tangente da porção anterior à porção posterior do escudo mental anterior), comprimento do escudo mental posterior (CMP; distância entre a tangente da porção anterior à porção posterior do escudo mental posterior), comprimento do escudo parietal (CPA; distância da tangente da porção anterior à porção posterior de um dos escudos parietais), comprimento do escudo loreal (CLO; distância entre a tangente da porção anterior a porção posterior do escudo loreal), altura do escudo loreal (ALO; distância entre as extremidades superior e inferior do loreal), largura do escudo rostral (LRO; distância entre as extremidades do rostral que margeiam a porção anterior da boca e contatam os primeiros supralabiais) e altura do escudo rostral (ARO; distância entre a borda superior e inferior do rostral).

Todas as análises foram realizadas usando Statistica 5.5 para Windows (Statistica for Windows [computer program manual] StatSoft, Tulsa, OK 1999). O grau de significância (P) para os testes estatísticos foi de 0,05.

No presente estudo, a delimitação das espécies foi realizada através de características fenotípicas discretas. Populações com ao menos um carácter diagnóstico foram tratadas como espécies distintas.

## **Resultados e Discussão**

### **O grupo de *Taeniophallus occipitalis***

**Diagnose.** As espécies pertencentes ao grupo distinguem-se de todos os seus congêneres pelo seguinte conjunto de caracteres: 1) padrão de coloração dorsal composto por manchas anteriormente e pintas posteriormente (vs. padrão de coloração dorsal composto por linhas longitudinais nunca com manchas e/ou pintas); 2) 15-15-15 ou 15-15-13 fileiras de escamas dorsais (vs. 17-17-15 nas espécies do grupo de *T. brevirostris*, 17-17-17 nas espécies do grupo de *T. affinis* e 19-19-17 em *T. nebularis*); e 3) hemipênis com um grande espinho medial interrompendo a porção inferior da área nua sobre a face não sulcada (vs. ausência de grande espinho medial na face não sulcada do hemipênis nas demais espécies de *Taeniophallus*).

**Representantes.** *Taeniophallus* sp. nov.1, *Taeniophallus* sp. nov.2, *T. miolepis* (revalidada), *T. occipitalis* e *T. quadriocellatus*.

## **Taxonomia**

### ***Taeniophallus* sp. nov.1**

*Rhadinaea occipitalis* (*partim*), Boulenger 1894: 347.

*Liophis occipitalis* (*partim*), Amaral 1930: 89.

*Rhadinaea occipitalis* (*partim*), Myers 1974: 209.

*Echinanthera occipitalis* (*partim*), Di-Bernardo 1992: 236.

*Taeniophallus occipitalis* (*partim*), Myers & Cadle 1994: 4.

*Echinanthera occipitalis* (*partim*), Santos-Jr & Lema 2004: 83.

*Echinanthera aff. occipitalis* (*partim*), Frota et al. 2005: 213, 219.

*Taeniophallus occipitalis* (*partim*), Schargel et al. 2005: 15; Santos-Jr et al. 2008: 419.

**Holótipo.** MCP 15393 (Figuras 3–5), fêmea adulta, procedente da Fazenda Novosares, São Jerônimo, Rio Grande do Sul, Brasil, coletada em 19 de setembro de 2004 por L.H. Cappellari e R.L. Balestrin.

**Parátipos.** CHUNB 11541, macho jovem, procedente de Palmas, Tocantins, Brasil, coletado em 18 de dezembro de 1999 por A. Péres, Jr; CHUNB 20377, fêmea adulta, procedente de Brasília, Distrito Federal, Brasil, coletada em 22 de novembro de 1999 por C. Nogueira; CHUNB 25725, fêmea adulta, procedente de Mineiros, Goiás, Brasil, coletada em 02 de dezembro de 2001 por P. Valdujo; CHUNB 33920, macho adulto, procedente da Serra do Cachimbo, Novo Progresso, Pará, Brasil, coletado no período entre 14 de setembro e 07 outubro de 2003 por G. Colli; IBSP 183, macho adulto, procedente de São Paulo, São Paulo, Brasil, coletado em agosto de 1913 por J. Toledo; IBSP 10427, fêmea adulta, procedente de Jarinu, São Paulo, Brasil, coletada em 30 de abril de 1943 por J. Rodrigues; IBSP 17348, fêmea adulta, procedente de Ibaté, São Paulo, Brasil, coletada em 31 de janeiro de 1958 por J. Leite; IBSP 27209, macho

adulto, procedente de Urânia, São Paulo, Brasil, coletado em 27 de maio de 1977 por D.A. Pacheco; IBSP 41384, fêmea adulta, procedente de Guaratinguetá, São Paulo, Brasil, coletada em 20 de outubro de 1977 por J. Sela; MCP 985, fêmea adulta, procedente de Bento Gonçalves, Rio Grande do Sul, Brasil, coletada por M. Di-Bernardo, data de coleta desconhecida; MCP 7581, macho adulto, procedente de Arroio Teixeira, Rio Grande do Sul, Brasil, coletado em 17 de junho de 1997 por F.C. Quadros e C.F. Richter; MCP 7987, macho adulto, procedente de Encruzilhada do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil, coletado em 17 de dezembro de 1997 por G.M.F. Pontes; MCP 8248, fêmea adulta, procedente da U.H.E. Serra da Mesa, Minaçú, Goiás, Brasil, coletada em janeiro de 1997 por G.M.F. Pontes, R.B. Oliveira e F.C. Quadros; MNRJ 8004, fêmea adulta, procedente de Ipameri, Goiás, Brasil, coletado por J.C. Fleury, sem dados de coleta; UFMT 1145, macho adulto, procedente de Cuiabá, Mato Grosso, coletado em 17 de abril de 2004 por C. Strüssmann; UFMT 1151, macho adulto, procedente da Serra do Amolar, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil, coletado em 20 de agosto de 2003 por V. Carvalho e R. Ribeiro; UFMT 1157, fêmea adulta, procedente da Serra do Amolar, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil, coletada em 04 de novembro de 2003 por R. Ribeiro e V. Carvalho; ZVC-R 5155, fêmea adulta, procedente de Tambores, Pozo Hondo, Tacuarembó, Uruguai, coletada em 14 de abril de 1995 por A. Olmos; ZVC-R 5279, fêmea adulta, procedente de Bajada de Pena, Rivera, Uruguai, coletada em 27 de março de 1997 por S. Carreira; ZVC-R 5380, macho adulto, procedente de Ruta 31, km 47, Salta, Uruguai, coletado em 07 de outubro de 1995 por A. Olmos.

**Diagnose.** *Taeniophallus* sp. nov.1 distingue-se de todas as espécies do grupo de *T. occipitalis* pela combinação dos seguintes caracteres: 1) linha clara látero-dorsal da cabeça não fusionada na porção posterior dos parietais; 2) frontal de cor uniforme sem

mancha; 3) região mentoniana e escudos labiais imaculados ou com máculas pretas; 4) região occipital sem ocelos brancos; 5) região nugal sem ocelos brancos; 6) presença, raramente ausência, de uma linha escura ântero-lateral do tronco; 7) linhas escuras ântero-laterais do tronco (uma em cada lado) interligadas ou não pelas primeiras manchas dorsais em espécimes que apresentam máculas pretas na região mentoniana, condição sempre ausente em espécimes sem máculas; 8) ultra-estrutura das escamas dorsais com projeções espiniformes de tamanhos e formatos irregulares; 9) ultra-estrutura das escamas dorsais com ápices das projeções espiniformes aplanados em relação às suas bases; 10) pequenos espinhos no hemipênis distribuídos irregularmente entre a fileira lateral de espinhos e a fileira de espinhos que bordeia a área nua na face não sulcada; 11) 171–197 VE em fêmeas.

A nova espécie é distinta de *Taeniophallus* sp. nov.2 por apresentar linha clara látero-dorsal da cabeça não fusionada na porção posterior dos parietais (vs. linha clara fusionada na porção posterior dos parietais) e por apresentar o frontal de cor uniforme sem mancha (vs. manchas claras presentes no escudo frontal). Distingue-se de *T. miolepis*, *T. occipitalis* e *T. quadriocellatus* por apresentar a região mentoniana e escudos labiais imaculados ou com máculas pretas (vs. região mentoniana escudos labiais imaculados ou com diminutos pontos pretos, nunca com máculas pretas), por apresentar a ultra-estrutura das escamas dorsais com projeções espiniformes de tamanhos e disposição irregulares (vs. projeções espiniformes de tamanho e disposição semelhantes). Adicionalmente, *Taeniophallus* sp. nov. 1 distingue-se de *T. miolepis* e *T. quadriocellatus* por apresentar a ultra-estrutura das escamas dorsais com ápices das projeções espiniformes aplanados em relação às suas bases (vs. ápices das projeções espiniformes proeminentes, destacados em relação às bases). *Taeniophallus* sp. nov.1 distingue-se ainda de *T. miolepis* por apresentar linhas escuras ântero-laterais do tronco

(uma em cada lado) interligadas ou não pelas primeiras manchas dorsais em espécimes que apresentam máculas pretas na região mentoniana, condição sempre ausente em espécimes sem máculas (vs. linhas escuras ântero-laterais do tronco raramente não interligadas pelas primeiras manchas dorsais). Distingue-se ainda de *T. occipitalis* e *T. quadriocellatus* pela ausência, raramente presença, de ocelos brancos na região occipital (vs. ocelos sempre presentes) e pela presença de pequenos espinhos distribuídos irregularmente entre a fileira lateral de espinhos e a fileira de espinhos que borda a área nua na face não sulcada do hemipênis (vs. espinhos ausentes). A nova espécie pode ainda ser diagnosticada de *T. occipitalis* pela presença, raramente ausência, de uma linha escura ântero-lateral do tronco (vs. linha ausente) e por apresentar 171–197 VE em fêmeas (vs. 160–170 VE). Distingue-se ainda de *T. quadriocellatus* pela ausência de ocelos brancos na região nugal (vs. ocelos presentes).

**Descrição do holótipo.** Fêmea adulta; CRC 324 mm; CCA 109 mm; CCB 11,78 mm (3,70% do CRC); CFO 3,91 mm (33,48% do CCB); CO 2,38 mm; LRO 2,39 mm; ARO 1,74 mm; CLO 1,12 mm; ALO 0,71 mm; CFR 4,08 mm; largura do FR 2,31 mm; CPA 4,38 mm; comprimento do supraocular 3,50 mm. VE 183; SC 71; escama cloacal dividida; supralabiais 8/8, 3–5/4–5 em contato com a órbita ocular; infralabiais 9/9, 1–4/1–4 em contato com o mental anterior; pré-ocular 1/1; pós-oculares 2/2; temporais 2+2/2+2; fileiras de escamas dorsais 15-15-13; dentes maxilares (pré + pós-díastemais) 14+2/14+2.

**Padrão de desenho coloração do holótipo em preservativo (álcool 70%).**

Dorso da cabeça amarronzado, exceto onde não há extrato córneo que apresenta uma coloração cinza; capuz cefálico se estende sobre o tronco até cinco escamas posterior aos parietais; linha clara bordada de preto sobre o *canthus rostralis*, se estendendo da porção superior do rostral, passando sobre o olho, até a porção látero-posterior dos

parietais; pontos claros conspícuos sobre a margem anterior dos parietais, próximo à sutura que os separa; linha preta sobre a porção superior dos sete primeiros supralabiais se estendendo pela porção mediana do oitavo escudo supralabial; porção inferior dos supralabiais, infralabiais e região mentoniana esbranquiçadas. Dorso do tronco amarronzado, exceto onde não há extrato córneo que apresenta uma coloração cinza; linha vertebral marrom presente ao longo de todo o tronco; região para-vertebral marrom ocupando três fileiras de escamas dorsais; região anterior do tronco com três manchas pretas; primeira mancha é alongada transversalmente e se estende até a sexta fileira de escama dorsal em ambos os lados; após as primeiras manchas, está presente, ao longo do corpo, na região vertebral, uma série de pequenas manchas pretas arredadas, dispostas em duas linhas longitudinais que vão até o início da cauda; linha cinza escura presente ântero-lateralmente sobre o tronco, entre a terceira e quarta fileira de escamas dorsais, sendo mais perceptível no primeiro terço (Figura 3 B). Ventre creme, com as bordas laterais de cada escama ventral com pequenas pintas pretas, uma em cada lado da escama, que se interligam formando uma linha preta ao longo do ventre até a ponta cauda. Cauda com a mesma coloração do dorso, ventralmente e dorsalmente, com uma conspícua linha escura médio-dorsal.

**Coloração do holótipo em vida (Figura 5).** Dorsalmente a cabeça é marrom escura; região inferior dos escudos labiais e região mentoniana são homogeneamente esbranquiçadas, exceto por pequenas manchas amarelo esbranquiçadas arredondas nos escudos supralabiais (essas manchas não são perceptíveis no espécime preservado). O dorso é marrom claro, com tons mais escuros nas linhas (vertebral e ântero-lateral), manchas e na região para-vertebral. O ventre é amarelo claro, exceto pelas pintas pretas nas bordas laterais das ventrais. A cauda é da mesma cor do tronco, dorsalmente e ventralmente.

**Variação.** Maior macho com CRC 429 mm e CCA 128+n mm (cauda mutilada); maior fêmea com CRC 511 mm e CCA 144 mm; a razão CCA/CRC variou de 0,32–0,43 ( $\bar{x} = 0,37 \pm 0,02$ ; n = 70) em machos e 0,25–0,38 ( $\bar{x} = 0,32 \pm 0,02$ ; n = 108) em fêmeas. VE 178–191 ( $\bar{x} = 177,37 \pm 4,70$ ; n = 112) em machos e 171–197 ( $\bar{x} = 182,80 \pm 4,79$ ; n = 133) em fêmeas; SC 75–84 ( $\bar{x} = 75,38 \pm 3,90$ , n = 87) em machos e 55–80 ( $\bar{x} = 79,03 \pm 4,24$ ; n = 117) em fêmeas; supralabiais 8/8 (n = 185), 7/8 (n = 4), 8/7 (n = 3), 8/9 (n = 2), 9/8 (n = 2), 7/7 (n = 1), 9/9 (n = 1) e 7/7 (n = 1); supralabiais em contato com a órbita ocular 3–5/3–5 (n = 183), 3–4/3–5 (n = 5), 3–5/3–4 (n = 2), 4–5/3–5 (n = 2), 4–7/3–5 (n = 2), 3–4/3–4 (n = 1), 4–5/4–5 (n = 1), 3–5/2–4 (n = 1), 3–5/4–5 (n = 1) e 3–5/4–7 (n = 1); infralabiais 9/9 (n = 178), 10/10 (n = 3), 8/8 (n = 3), 9/8 (n = 3), 10/9 (n = 2), 7/8 (n = 2), 8/9 (n = 1), 9/10 (n = 2) e 9/11 (n = 1); infralabiais em contato com o mental anterior 1–4/1–4 (n = 188), 1–4/1–5 (n = 4), 1–3/1–3 (n = 2), 1–5/1–5 (n = 2), 1–5/1–4 (n = 2) e 1–3/1–4 (n = 1); pré-ocular 1/1 (n = 204); pós-ocular 2/2 (n = 204); temporais no lado direito 1+2 (n = 112), 2+2 (n = 64), 2+1+2 (n = 17), 1+1+2 (n = 15), 2+2+2 (n = 4), 1+2+2 (n = 3), 1+1 (n = 2), 2+3 (n = 2),  $1+\frac{2}{1}$  (n = 2), 1+2+3 (n = 2) e 2+2+3 (n = 2); temporais no lado esquerdo 1+2 (n = 137), 2+2 (n = 51),  $1+\frac{2}{1}$  (n = 5), 1+1+2 (n = 14), 2+1+2 (n = 9), 2+1+2 (n = 7), 1+2+2 (n = 3), 2+2+2 (n = 2), 2+2+3 (n = 2), 1+2+3 (n = 1), 1+1+3 (n = 1), 2+1+3 (n = 1),  $2+\frac{2}{1}$  (n = 1),  $2+\frac{1}{2}$  (n = 1); fileiras de escamas dorsais 15-15-13 (n = 144), 15-15-15 (n = 44), 15-15-14 (n = 5), 17-15-15 (n = 2), 15-14-13 (n = 1), 13-15-13 (n = 1), 14-15-11 (n = 1), 17-15-13 (n = 1); dentes maxilares (pré + pós-diaستمائس) no lado direito 11+2 (n = 2), 12+2 (n = 19), 13+2 (n = 63), 14+2 (n = 15) e 15+2 (n = 2); dentes maxilares (pré + pós-diaستمائس) no lado esquerdo 11+2 (n = 1), 12+2 (n = 22), 13+2 (n = 61), 13+3 (n = 1), 14+2 (n = 16) e 15+2 (n = 3).

*Taeniophallus* sp. nov.1 apresenta uma grande variação cromática, principalmente no padrão de manchas, pintas e linhas (ver também Tabela 2). Escudos labiais e região mentoniana podem ou não apresentar máculas pretas; essas máculas podem ser em menor número e pouco perceptíveis em alguns espécimes e em grande quantidade e fortemente melânicas em outros (Figura 6 A–D; ver também a seção Comentários abaixo). Pontos claros na porção anterior dos parietais, próximo à sutura que os separa, podem ser conspícuos, inconspícuos ou ausentes. Linha clara sobre o *canthus rostralis* pode ser longa terminando na porção posterior dos parietais em um ocelo (Figura 6 A–C), longa terminando na porção posterior dos parietais, no entanto sem ocelos (Figura 6 D) ou curta terminando logo após o olho no início no parietal. Alguns espécimes apresentam os ocelos na região occipital isolados da linha clara do *canthus rostralis* como em *T. occipitalis* e *T. quadriocellatus* (e.g. IBSP 184, IBSP 8857, FML 11138; ver também Figura 48 inferior em Myers 1974: 210); nesses casos, esses espécimes são facilmente distinguíveis de *T. occipitalis* por apresentarem, entre outros caracteres, máculas na região mentoniana e linha na região ântero-lateral do tronco. Manchas no início do tronco podem ser largas em forma de colar (Figura 7 A) podendo tocar a linha escura ântero-lateral do tronco; arredondadas, grandes e/ou pequenas (Figura 7 B, E e F); ou de formas irregulares (Figura 7 C e D); em alguns espécimes essas manchas podem ser interligadas longitudinalmente formando uma linha ondulada (Figura 7 D). Região lateral do ventre, bordas laterais das escamas ventrais, pode ou não apresentar a mesma coloração da região para-vertebral (Figura 8 A e B, respectivamente); bordas das escamas ventrais apresentam pontos pretos conspícuos (Figura 8 A); às vezes esses “pontos” são alongados e interligados formando uma contínua linha ao longo da região ventral (Figura 8 B); alguns espécimes (e.g. IBSP 32117) não apresentam pontos isolados e/ou unidos formando uma linha nas bordas das

ventrais na porção posterior do ventre, presente apenas na porção anterior. Alguns padrões de coloração de espécimes vivos estão apresentados na Figura 9 A–C.

**Hemipênis (n = 5) (Figura 10).** Órgão simples; unicapitado; sulco espermático dividido, com os ramos estendendo-se centrolinearmente até o ápice do órgão; base do *capitulum* tem espinhos pequenos e cálices papilados pequenos que aumentam de tamanho gradativamente em direção ao ápice do lobo; região intrasulcar com papilas concentradas na porção distal; região basal do corpo ornamentada por diminutos espinhos na face sulcada; região lateral do órgão com uma fileira lateral de espinhos que vai desde a borda do *capitulum*, na face não sulcada, e estende-se em direção a face sulcada; região mediana do corpo na face não sulcada com uma área nua “inter-espinhal” bordeada por uma fileira de grandes espinhos, uma de cada lado; grande espinho conspícuo na porção inferior da área nua “inter-espinhal” na face não sulcada; abaixo do grande espinho há uma fileira transversal de grandes espinhos; pequenos espinhos distribuídos irregularmente entre a fileira lateral e a fileira que contorna a área nua da face não sulcada.

**Ultra-estrutura das escamas dorsais (Figura 11 A).** Porção mediana da escama de *Taeniophallus* sp. nov.1, assim como a das demais espécies analisadas para essa estrutura, apresenta o padrão equinado (=Echinate *sensu* Price 1982), que é caracterizado por apresentar projeções espiniformes de formas e tamanhos diversos, unidas pelas bases em linhas transversais que se distinguem pela disposição e uniformidade. Ornamentação da porção mediana da escama de *Taeniophallus* sp. nov.1 composta por projeções espiniformes de bases pouco alargadas, ápices arredondados e tamanhos irregulares; projeções espiniformes se interligam pelas bases em linhas transversais que formam pequenas alças; linhas transversais são afastadas entre si, exceto em alguns pontos em que as projeções espiniformes maiores se sobrepõem,

formando linhas longitudinais não proeminentes, mas bem perceptíveis; substrato da região mediana vermiculado, que se caracteriza por apresentar sulcos delicados e de pequena extensão.

**Etimologia.** O epíteto específico é em homenagem à família Balestrin (José Carlos Balestrin, Cleuza Lucchesi Balestrin e Rafael Lucchesi Balestrin), pela amizade e apoio dado ao primeiro autor durante o desenvolvimento desse estudo.

**Distribuição geográfica.** Espécie com ampla distribuição, ocorrendo na Argentina, Bolívia, Paraguai, Uruguai e em vários Estados do Brasil (Amazonas, Pará, Rondônia, Tocantins, Piauí, Bahia, Mato Grosso, Goiás, Distrito Federal, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul) (Figura 12). *Taeniophallus* sp. nov.1 ocorre em vários ambientes fitogeográficos diferentes: Cerrado, Pantanal, Savana Uruguiaia (incluindo campos de cima da Serra), Chaco, savanas amazônicas e florestas secas sazonais do Brasil e do sul da Bolívia.

**Comentários.** *Taeniophallus* sp. nov.1 apresenta variação geográfica na coloração ventral da cabeça (Figura 6 A–D), onde podemos distinguir dois morfos: morfo 1) espécimes com a região inferior dos supralabiais, infralabiais e escudos da região mentoniana imaculados; alguns espécimes apresentam em vida pequenas manchas amareladas que ficam, algumas vezes, imperceptíveis em espécimes preservados; morfo 2) espécimes com a região inferior dos supralabiais, infralabiais e escudos da região mentoniana com máculas pretas em pouca ou muita quantidade, pequenas ou grandes, podendo ser fracas (inconspícuas) ou fortemente melânicas.

*Taeniophallus* sp. nov.1 também apresentam variação no tamanho das primeiras manchas do início do tronco (Figura 7). Em espécimes mais setentrionais as manchas do tronco são variáveis, podendo ser pequenas e arredondadas, de formas irregulares e alongadas transversalmente em forma de colar. Por outro lado, em espécimes

meridionais essas manchas nunca são alongadas transversalmente em forma de colar, predominando manchas pequenas arredondas ou levemente elipsoidais.

O morfo 1 é encontrado no leste do Estado de São Paulo, região Sul do Brasil, Uruguai, leste da Argentina à aproximadamente 33° S e com alguns registros isolados no Brasil central (Chapada dos Guimarães no Mato Grosso) e na região central da Bahia (Morro do Chapéu). O morfo 2 é comum na região fitogeográfica do Cerrado, ocorrendo também de forma disjunta em enclaves amazônicos, como por exemplo, Serra do Cachimbo e Santarém, no Pará, e Humaitá, no Amazonas. Ocorre ainda no Paraguai, Argentina e Bolívia e no sul do Brasil. O leste do Estado de São Paulo é uma área comum aos dois morfos. Nessa região, assim como em algumas poucas localidades do sul do Brasil, é comum encontrar espécimes com máculas muito fracas, às vezes quase imperceptíveis.

Variação na coloração, também é observada em outras espécies de *Taeniophallus*, como por exemplo, *T. affinis* e *T. bilineatus* (Di-Bernardo & Lema 1988, 1991, respectivamente). Di-Bernardo & Lema (1988), descreveram a variação geográfica apresentada por *T. affinis*, onde observaram que espécimes mais meridionais apresentam máculas mais intensas em relação aos espécimes setentrionais, o inverso do observado em *Taeniophallus* sp. nov.1.

Encontramos diferenças significativas entre os dois morfos de *Taeniophallus* sp. nov.1 no número de VE em fêmeas ( $F_{1,129} = 14,18$ ;  $P < 0,001$ ), no número de SC em machos ( $F_{1,83} = 14,13$ ;  $P < 0,001$ ) e em fêmeas ( $F_{1,115} = 17,72$ ;  $P < 0,001$ ) e no CCA/CRC em fêmeas ( $F_{1,103} = 15,14$ ;  $P < 0,001$ ). Diferença não significativa ( $P > 0,05$ ) foi encontrada no número de VE e CCA/CRC em machos e no CRC em ambos os sexos. Há um decréscimo significativo, em sentido norte-sul, no número de SC em ambos os sexos (machos:  $F_{1,79} = 27,78$ ;  $P < 0,001$ ; fêmeas:  $F_{1,104} = 15,45$ ;  $P < 0,001$ ) e

no CCA/CRC em fêmeas ( $F_{1,93} = 12,80$ ;  $P < 0,001$ ) evidenciando variação clinal nesses caracteres (Figura 13). Foi observada diferença não significativa ( $P > 0,05$ ) na regressão entre a latitude e o número de VE e CRC em machos e fêmeas e CCA/CRC em machos.

Alguns espécimes de *Taeniophallus* sp. nov.1 foram registrados simpatricamente com *Taeniophallus* sp. nov.2 no noroeste da Argentina e com *T. quadriocellatus* na região de Humaitá no Estado brasileiro do Amazonas (Figura 12). Segundo Ceï (1993), a região onde *Taeniophallus* sp. nov.2 ocorre é composta por uma vegetação formada por bosques subtropicais com um alto índice de precipitação. Essa ecorregião foi considerada por Olson *et al.* (2001) como Yungas e apresenta uma área de transição com as savanas do Chaco Seco no leste (WWF 2001). A maioria da amostra de *Taeniophallus* sp. nov.1 é procedente do Cerrado e Pantanal brasileiro e da Savana Uruguaia no sul do Brasil e norte do Uruguai; a espécie ocorre também em enclaves de savana na Amazônia brasileira (Humaitá no Amazonas; Pimenta Bueno em Rondônia; e Novo Progresso, Santarém e norte de Oriximiná no Pará) (ver Figura 12). Exceto pelos registros nos Yungas no noroeste da Argentina, *Taeniophallus* sp. nov.1 ocorre predominante em ambientes fitogeográficos com vegetação aberta diferentemente das demais espécies do grupo que são predominantemente de ambientes florestados.

Como apresentado acima, *Taeniophallus* sp. nov.1 apresenta variação na coloração, nas contagens das escamas e medidas do corpo, onde pode ser distinguido pelos menos dois morfos. Esses morfos estão geograficamente distribuídos com alguns pontos de sobreposição. Nenhuma outra diferença, além das já citadas, foi encontrada entre os dois morfos de *Taeniophallus* sp. nov.1 (*e.g.* morfologia hemipeniana, ornamentação das escamas dorsais). Além disso, a presença de um decréscimo no número de SC em ambos os sexos e no CCA/CRC em fêmeas em função da latitude, indica uma variação clinal para esses caracteres. Nesse estudo resolvemos tomar uma

postura mais conservativa, deixando *Taeniophallus* sp. nov. 1 como polimórfica ao invés de apresentá-la como duas espécies distintas; pelo menos até que novas evidências, como por exemplo, análises moleculares e filogenéticas, possam testar essa hipótese.

***Taeniophallus* sp. nov.2**

*Echinanthera occipitalis* (*partim*), Cacivio 1999: 81– 87; Santos-Jr & Lema 2004: 83.

*Echinanthera aff. occipitalis* (*partim*), Frota et al. 2005: 213, 219.

*Taeniophallus occipitalis* (*partim*), Schargel et al. 2005: 15; Santos-Jr et al. 2008: 419.

**Holótipo.** FML 01998 (Figuras 14 e 15), fêmea adulta, procedente de Sierra de Medina, Departamento del Burruyacú, Tucumán, Argentina, coletada em 22 de julho de 1989 por O. Pagaburo.

**Parátipos.** FML 954, macho adulto, procedente de San Javier, Yerba Buena, Argentina, coletado em 01 de abril de 1955 por R. Golbach; FML 1010, fêmea jovem, procedente de San Miguel del Tucumán, Capital, Tucumán, Argentina, coletada em 01 de abril de 1977 por Z. Ajmat; FML 1173, macho adulto, procedente de San Pablo, Famaillá, Tucumán, Argentina, coletado em 01 de janeiro de 1980 por O. Pagaburo; FML 1245, macho jovem, procedente de Sierra de Metán, Metán, Salta, Argentina, coletado em 17 de novembro de 1980 por O. Pagaburo; FML 1289, fêmea adulta, procedente de Los Toldos, Santa Victoria, Salta, Argentina, coletada em 21 de setembro de 1981 por E. Teran; FML 1325, macho adulto, procedente de Parque Nacional El Rey, Anta, Salta, Argentina, coletado em novembro de 1980 por G. Schrocchi; FML 1593, fêmea jovem, procedente de San Felipe, Famaillá, Tucumán, Argentina, coletada por C. Navarro, data de coleta desconhecida; FML 2050, macho jovem, procedente de San

Pablo, Famaillá, Tucumán, Argentina, coletado em 01 de junho de 1990 por J. Robles; FML 2224, fêmea adulta, procedente de San Miguel del Tucumán, Capital, Tucumán, Argentina, coletada em 24 de dezembro de 1991 por L. Andrada; FML 2377, macho jovem, procedente de Yerba Buena, Yerba Buena, Tucumán, Argentina, coletado em 09 de fevereiro de 1993, coletor desconhecido; FML 2703, macho adulto, procedente de San Miguel del Tucumán, Capital, Tucumán, Argentina, coletado em 07 de maio de 1997 por J. A. Caro; MNHNP 5188, fêmea adulta, procedente de Boquerón, Paraguai, data de coleta e coletor desconhecidos; MNRJ 8720, fêmea adulta, procedente de El Corte, Yerba Buena, Tucumán, Argentina, coletada em 23 de abril de 1989, coletor desconhecido; ZMH 8317, fêmea adulta, procedente do Rio Beni, Bolívia, coletada em 08 de maio de 1908 por C. Bock.

**Diagnose.** *Taeniophallus* sp. nov.2 distingue-se de todas as espécies do grupo pela seguinte combinação de caracteres: 1) linha clara látero-dorsal da cabeça fusionada na região posterior dos parietais; 2) manchas claras nas bordas externas e/ou interior do escudo frontal; 3) região mentoniana e escudos labiais com máculas pretas; 4) ausência de um par de ocelos brancos na região occipital; 5) ausência de um par de ocelos brancos na região nucal; 6) presença de uma linha escura ântero-lateral no tronco; 7) pequenos espinhos no hemipênis distribuídos irregularmente entre a fileira lateral de espinhos e a fileira de espinhos que bordeia a área nua na face não sulcada; 8) 177–194 VE em machos e 182–195 em fêmeas.

A nova espécie distingue-se de todas as espécies do grupo por apresentar linha clara látero-dorsal da cabeça fusionada na porção posterior dos parietais (vs. linha clara não fusionada na porção posterior dos parietais) e pela presença de um par de manchas claras nas bordas externas e/ou interior do escudo frontal (vs. manchas no frontal ausentes). Adicionalmente, *Taeniophallus* sp. nov.2 distingue-se de *T. occipitalis*, *T.*

*quadriocellatus* e *T. miolepis* por apresentar a região mentoniana e escudos labiais com máculas pretas (vs. região mentoniana escudos labiais imaculados ou com diminutos pontos pretos, nunca com máculas pretas). A nova espécie pode ainda ser distinta de *T. occipitalis* e *T. quadriocellatus* pela ausência de um par de ocelos brancos na região occipital (vs. ocelos presentes) e pela presença de pequenos espinhos distribuídos irregularmente entre a fileira lateral de espinhos e a fileira de espinhos que bordeia a área nua na face não sulcada do hemipênis (vs. espinhos ausentes). A nova espécie pode ainda ser distinta de *T. occipitalis* pela presença de uma linha escura ântero-lateral no tronco (vs. linha ausente) e por apresentar 177–194 VE em machos e 182–195 VE em fêmeas (vs. 158–172 e 160–170 VE, respectivamente). Distingue-se ainda de *T. quadriocellatus* pela ausência de um par de ocelos brancos na região nucal (vs. ocelos presentes).

**Descrição do holótipo.** Fêmea adulta; CRC 379 mm; CCA 112 mm; CCB 12,23 mm (3,31% do CRC); CFO 3,77 mm (30,8% do CCB); CO 2,78 mm; LRO 2,38 mm; ARO 1,77 mm; CLO 1,05 mm; ALO 0,78 mm; CFR 4,13 mm; largura do FR 2,45 mm; CPA 4,87 mm; comprimento do supraocular 3,27 mm. VE 195; SC 77; escama cloacal dividida; supralabiais 8/8, 3–5/3–5 em contato com a órbita ocular; infralabiais 10/9, 1–4/1–4 em contato com o mental anterior; pré-ocular 1/1; pós-oculares 2/2; temporais 2+2/1+ $\frac{2}{1}$  (ocorre ázigo no temporal anterior direito e esquerdo); fileiras de escamas dorsais 15-15-15; dentes maxilares (pré + pós-diaستمائس) 14+2/14+2.

**Padrão de desenho coloração do holótipo em preservativo (álcool 70%).** Dorso da cabeça cinza escura devido a perda de extrato córneo; capuz cefálico se estende sobre o tronco até quatro escamas posterior aos parietais; linha clara bordada com preto sobre o *canthus rostralis* se estendendo da porção superior do rostral, passando sobre o olho até a extremidade posterior dos parietais onde se sutura, dando

uma volta completa sobre o dorso da cabeça; pontos claros conspícuos sobre a margem anterior dos parietais, próximo à sutura que os separa; par de ocelos entre o frontal e os supraoculares; faixa escura sobre a porção superior dos seis primeiros supralabiais estendendo-se pela porção mediana do sétimo e oitavo escudo supralabial; porção inferior dos supralabiais, infralabiais e região mentoniana são esbranquiçadas e com pequenas e fracas manchas pretas. Dorso do tronco acinzentado, provavelmente devido à perda do extrato córneo, com uma linha vertebral cinza escura visível a partir do meio do tronco; início da região vertebral com três manchas elípticas cinza escuras dispostas em forma de um colar e estendem-se transversalmente até a sexta fileira de escama dorsal no lado direito e até a quinta no lado esquerdo; após as primeiras manchas ovais, está presente, ao longo do corpo, na região vertebral, uma série de pequenas manchas cinza escuro dispostas em duas linhas longitudinais; linha cinza escura está presente ântero-lateralmente ao longo do tronco, entre a terceira e quarta fileira de escamas dorsais, sendo mais perceptível no primeiro terço. Ventre creme com região lateral com a mesma coloração da região para-vertebral; bordas laterais de cada escama ventral há duas pequenas manchas pretas, uma em cada lado da escama; essas manchas são alongadas e interligadas formando uma linha da metade do corpo até a ponta da cauda. Cauda com a mesma coloração do dorso, ventralmente e dorsalmente, com uma conspícua linha médio-dorsal.

**Varição.** Maior macho CRC 354 mm; maior fêmea CRC 358 mm; a razão CCA/CRC variou de 0,30–0,38 ( $\bar{x} = 0,34 \pm 0,03$ ;  $n = 7$ ) em machos e 0,30–0,39 ( $\bar{x} = 0,34 \pm 0,03$ ;  $n = 4$ ) em fêmeas. VE 177–194 ( $\bar{x} = 187,29 \pm 7,80$ ;  $n = 7$ ) em machos e 182–192 ( $\bar{x} = 188,17 \pm 4,89$ ;  $n = 7$ ) em fêmeas; SC 72–84 ( $\bar{x} = 82,50 \pm 5,21$ ,  $n = 7$ ) em machos e 77–77 ( $\bar{x} = 72,00 \pm 7,17$ ;  $n = 4$ ) em fêmeas; supralabiais 8/8 ( $n = 14$ ); supralabiais em contato com a órbita ocular 3–5/3–5 ( $n = 14$ ); infralabiais 9/9 ( $n = 11$ ),

8/8 (n = 2) e 8/9 (n = 1); infralabiais em contato com o mental anterior 1–4/1–4 (n = 13) e 1–3/1–3 (n = 1); pré-ocular 1/1 (n = 14); pós-ocular 2/2 (n = 14); temporais no lado direito 1+2 (n = 5), 2+2 (n = 6), 2+1+2 (n = 1),  $1+\frac{2}{1}$  (n = 1) e  $2+\frac{2}{1}$  (n = 1); temporais no lado esquerdo 1+2 (n = 8), 2+2 (n = 3), 2+2+2 (n = 1),  $1+\frac{2}{1}$  (n = 1) e  $2+\frac{1}{2}$  (n = 1); fileiras de escamas dorsais 15-15-13 (n = 10), 15-15-15 (n = 2) e 15-15-12 (n = 1); dentes maxilares (pré + pós-diaستمائس) direito 14+2 (n = 7), 13+2 (n = 3) e 15+2 (n = 1).

Padrão geral de coloração dos parátipos em preservativo é o mesmo do holótipo, com variações no padrão de manchas dorsais, linha clara sobre o dorso da cabeça, manchas no escudo frontal e padrão de coloração ventral. Manchas da região inferior dos supralabiais, infralabiais e região mentoniana podem ser fortemente melanizadas (*e.g.* FML 1289-1) ou podem ser fracas e inconspícuas. Em alguns espécimes (*e.g.* FML 954, 1245) as primeiras manchas dorsais são alongadas transversalmente em forma de colar e tocam a linha ântero-lateral do início do tronco. Manchas claras presentes no escudo frontal podem ser arredondadas como no holótipo (Figura 15 A), levemente alongadas formando duas pequenas linhas inclinadas em cada lado do frontal ou ainda em forma de “V”; no espécime MNHNP 5188 essas manchas não são perceptíveis. Em quatro espécimes filhotes (FML 1010, 1281, 1593, 2377) a linha clara do dorso da cabeça não é completamente fechada na porção posterior dos parietais. Essa variação pode estar relacionada com variação ontogenética (ver comentário abaixo). Bordas das escamas ventrais podem apresentar pontos pretos arredondados ou linhas finas bem evidentes ou não, semelhante ao observado em *Taeniophallus* sp. nov.1. Em quatro espécimes filhotes a linha clara que rodeia a cabeça não é completamente fechada na altura da sutura do parietal posteriormente. No entanto, eles apresentam as manchas no frontal como todos os demais da amostra. Essa variação pode ser uma variação

ontogenética podendo a linha clara do dorso da cabeça se interligar na medida em que o espécime se desenvolve.

Em vida (descrição baseada na foto apresentada na Figura 9), *Taeniophallus* sp. nov.2 apresenta coloração dorsal da cabeça marrom escura com a região inferior dos escudos supralabiais homogeneamente esbranquiçadas, exceto por pequenas manchas pretas. Dorso marrom avermelhado, com tons mais escuros na linha ântero-lateral do início do tronco e manchas dorsais. Ventre amarelo claro.

**Hemipênis.** Morfologia geral do hemipênis é semelhante à *Taeniophallus* sp. nov.1. Cacivio *et al.* (1999: 82–84, Figuras 1 e 2) descreveram e ilustraram o hemipênis do espécime FML 01325.

**Etimologia.** O epíteto específico é um adjetivo em Latim, em alusão a linha clara bordeada de preto sobre a região dorsal da cabeça que lembra uma coroa.

**Distribuição geográfica.** Ocorre no noroeste da Argentina, norte do Paraguai e Bolívia (Figura 12). Na Argentina e na Bolívia *Taeniophallus* sp. nov.2 ocorre na ecorregião Yungas, uma estreita faixa de floresta úmida de montanha, cercada pelo Chaco Seco. A elevação nessa região varia de 800 m (nos morros) a 2.500 m, podendo alcançar 3.100 m em picos isolados; apresenta um clima quente e úmido com mais de 2.500 mm de chuva por ano (WWF 2001). O único registro no Paraguai está localizado dentro do Chaco seco.

**Comentários.** Na Argentina *Taeniophallus* sp. nov.2 ocorre nos departamentos de Salta e Tucumán. No sul de Tucumán, *Taeniophallus* sp. nov.2 é encontrada em simpatria com *Taeniophallus* sp. nov.1, sendo esses os registros mais ao oeste da segunda espécie. O registro mais ao leste de *Taeniophallus* sp. nov.2 é Boquerón no norte do Paraguai, dentro do Chaco seco, indicando que a espécie pode ocorrer tanto em ambientes abertos (Chaco), quanto em ambientes florestados (Yungas). O registro mais

ao norte de *Taeniophallus* sp. nov.2 (ZMH 8317) é Rio Beni na Bolívia. Apesar de não representar uma localidade precisa, o Rio Beni, que nasce nas cordilheiras dos Andes e deságua no Rio Madeira, corre por uma grande parte nas Yungas boliviana nos departamentos de Cochabamba e La Paz. É provável que o espécime ZMH 8317 seja proveniente dessa região, uma vez que, a maioria dos espécimes de *Taeniophallus* sp. nov.2 são de áreas florestadas e montanhosas.

***Taeniophallus miolepis* (Boettger, 1891) revalidada nov. comb.**

*Dromicus miolepis* Boettger 1891: 345, 346. Localidade tipo: Sorata, Bolivia. [holótipo perdido].

*Rhadinaea occipitalis* (*partim*), Boulenger 1894: 347.

*Liophis occipitalis* (*partim*), Amaral 1930: 89.

*Rhadinaea occipitalis* (*partim*), Myers 1974: 209.

*Echinanthera occipitalis* (*partim*), Di-Bernardo 1992: 236.

*Taeniophallus occipitalis* (*partim*), Myers & Cadle 1994: 4.

*Echinanthera occipitalis* (*partim*), Santos-Jr & Lema 2004: 83.

*Echinanthera aff. occipitalis* (*partim*), Frota et al. 2005: 213, 219.

*Taeniophallus occipitalis* (*partim*), Schargel et al. 2005: 15; Santos-Jr et al. 2008: 419.

**Neótipo (designado aqui).** MZUSP 11324 (Figuras 16 e 17), fêmea adulta, procedente de Juruena, Mato Grosso, Brasil, coletada no período entre 07 e 19 de junho de 1997 por M. T. Rodrigues.

**Diagnose.** Distingue-se das demais espécies do grupo pela combinação dos seguintes caracteres: 1) região mentoniana e escudos labiais imaculados ou com poucos e diminutos pontos pretos; 2) ultra-estrutura das escamas dorsais com projeções

espiniformes de tamanhos e formatos regulares; 3) ultra-estrutura das escamas dorsais com ápices das projeções espiniformes proeminentes, destacados em relação às suas bases; 4) linha clara bordeada de preto que passa pelo *canthus rostralis* e dorso da cabeça não fusionada na região posterior dos parietais; 5) frontal de cor uniforme sem mancha; 6) ausência de um par de ocelos brancos na região occipital; 7) linha escura ântero-lateral do tronco; 8) linhas escuras ântero-laterais do tronco (uma em cada lado) raramente não interligadas pelas primeiras manchas dorsais; 9) ausência de um par de ocelos brancos na região anterior do tronco; e 10) 173–181 VE em machos e 173–194 VE em fêmeas.

*Taeniophallus miolepis* distingue-se de *Taeniophallus* sp. nov.2. e *T. occipitalis* por apresentar região mentoniana e escudos labiais imaculados ou com poucos e diminutos pontos pretos, nunca com máculas pretas (vs. região mentoniana e escudos labiais com máculas pretas em *Taeniophallus* sp. nov.2 e com vários e diminutos pontos pretos em *T. occipitalis*). Distingue-se de *Taeniophallus* sp. nov.1 e *T. occipitalis* por apresentar a ultra-estrutura das escamas dorsais com os ápices das projeções espiniformes proeminentes, destacados em relação às suas bases (vs. ápices das projeções espiniformes aplanados em relação às suas bases). Adicionalmente, *T. miolepis* pode ser distinta de *Taeniophallus* sp. nov.1 por apresentar a ultra-estrutura das escamas dorsais com projeções espiniformes das escamas dorsais de tamanho e formato regulares (vs. projeções espiniformes de tamanhos e formatos irregulares). *T. miolepis* distingue-se de *T. occipitalis* por apresentar uma linha escura ântero-lateral do tronco (vs. linha ausente) e por apresentar 173–181 VE em machos e 173–194 VE em fêmeas (vs. 158–172 e 160–170 VE, respectivamente). *Taeniophallus miolepis* pode ainda ser diagnosticada de *Taeniophallus* sp. nov.2 por apresentar a linha clara bordeada de preto que passa pelo *canthus rostralis* e dorso da cabeça não fusionada na região posterior dos

parietais (vs. linha clara fusionada na região posterior dos parietais) e por apresentar o frontal de cor uniforme sem mancha (vs. manchas claras presentes no escudo frontal). *Taeniophallus miolepis* distingue-se de *T. occipitalis* e *T. quadriocellatus* pela ausência de um par de ocelos brancos na região occipital (vs. ocelos presentes na região occipital). Distingue-se ainda de *Taeniophallus quadriocellatus* pela ausência de um par de ocelos brancos na região anterior do tronco (vs. ocelos presentes na região anterior do tronco).

**Descrição do neótipo.** Fêmea adulta; CRC 325 mm; CCA 115 mm; CCB 11,94 mm (3,77% do CRC); CFO 3,55 mm (29,73% do CCB); CO 2,77 mm; LRO 2,43 mm; ARO 1,93 mm; CLO 0,94 mm; ALO 0,87 mm; CFR 4,34 mm; largura do FR 2,45 mm; CPA 4,87 mm; comprimento do supraocular 3,77 mm. VE 192; SC 79; escama cloacal dividida; supralabiais 8/8, 3–5/3–5 em contato com o olho, ázigo entre o quinto e sexto escudos labiais no lado direito e esquerdo e entre o segundo e terceiro labiais no lado esquerdo; infralabiais 10/10, 1–5/1–5 em contato com o mental anterior; pré-ocular 1/1; pós-oculares 2/2; temporais  $2+\frac{1}{2}/2+2+2$ ; escamas dorsais 15-15-15; dentes maxilares (pré + pós-diastemais) 15+2/15+2.

**Padrão de desenho coloração do neótipo em preservativo (álcool 70%).**

Dorso da cabeça marrom escuro, com tons acinzentados onde não há extrato córneo; capuz cefálico se estende sobre o tronco até seis escamas dorsais posterior aos parietais; linha clara bordada com preto sobre o *canthus rostralis* se estendendo da porção superior do rostral, passando sobre o olho até a extremidade posterior dos parietais; essa linha é conspícua até a porção posterior do olho tornando-se difusa e mais alargada na região do temporal e parietal posterior; pontos claros conspícuos sobre a margem anterior dos parietais, próximo à sutura que os separa; faixa escura sobre a porção superior dos sete primeiros supralabiais estendendo-se pela porção mediana do oitavo

escudo supralabial; porção inferior dos supralabiais, infralabiais e região mentoniana são esbranquiçadas, exceto por alguns diminutos pontos pretos. Dorso do tronco é acinzentado, provavelmente devido à perda do extrato córneo, com uma faixa vertebral levemente mais escura; no início da região vertebral há três manchas cinza escuras maiores que as demais, sendo que a primeira é em forma de colar e se estende transversalmente até a linha escura ântero-lateral do corpo; posteriormente essas manchas vão se dividindo, tornando-se pequenas até formarem pequenas pintas pareadas quadrangulares, que vão até o início da cauda; linha cinza escura presente ântero-lateralmente sobre o tronco alcança a terceira e quarta fileira de escamas dorsais em ambos os lados na sua porção mais anterior e vai até a 38ª escama ventral. Ventre é esbranquiçado, levemente bordado pela coloração paraventral; bordas de cada escama ventral apresenta duas pequenas manchas pretas, uma em cada lado da escama. Cauda com a mesma coloração do dorso, ventralmente e dorsalmente, com uma conspícua linha médio-dorsal.

**Variação.** Maior macho CRC 394 mm; maior fêmea CRC 451 mm; a razão CCA/CRC variou de 0,33–0,40 ( $\bar{x} = 0,37 \pm 0,03$ ;  $n = 4$ ) em machos e 0,31–0,37 ( $\bar{x} = 0,33 \pm 0,03$ ;  $n = 5$ ) em fêmeas. VE 173–181 ( $\bar{x} = 175,75 \pm 8,1$ ;  $n = 4$ ) em machos e 173–194 ( $\bar{x} = 185,80 \pm 8,32$ ;  $n = 5$ ) em fêmeas; SC 72–84 ( $\bar{x} = 77,25 \pm 5,11$ ,  $n = 4$ ) em machos e 68–78 ( $\bar{x} = 73,80 \pm 4,87$ ;  $n = 5$ ) em fêmeas; supralabiais 8/8 ( $n = 8$ ) e 8/7 ( $n = 1$ ); supralabiais em contato com a órbita ocular 3–5/3–5 ( $n = 8$ ) e 3–5/3–4 ( $n = 1$ ); infralabiais 9/9 ( $n = 8$ ) e 9/10 ( $n = 1$ ); infralabiais em contato com o mental anterior 1–4/1–4 ( $n = 8$ ), 1–5/1–5 ( $n = 1$ ) e 1–4/1–5 ( $n = 1$ ); pré-ocular 1/1 ( $n = 9$ ); pós-ocular 2/2 ( $n = 9$ ); temporais no lado direito 1+2 ( $n = 5$ ) e 2+2 ( $n = 4$ ); temporais no lado esquerdo 1+2 ( $n = 5$ ) e 2+2 ( $n = 4$ ); fileiras de escamas dorsais 15-15-15 ( $n = 5$ ), 15-15-13 ( $n = 2$ ) e 15-14-15 ( $n = 1$ ); dentes maxilares (pré + pós-diaستمائس) no lado direito 14+2 ( $n = 2$ ),

13+2 (n = 1) e 15+2 (1); dentes maxilares (pré + pós-diastemais) no lado esquerdo 14+2 (n = 2) e 13+2 (n = 2).

Escudos labiais e região mentoniana podem ou não apresentar pontos pretos; esses pontos, quando presentes, são espalhados e em pouco número. Linha clara que passa pelo *canthus rostralis* pode terminar sobre os parietais em uma forma arredondada (ver Figura 48 superior em Myers 1974: 210) ou ser curta e terminar logo atrás dos olhos (Figura 9 E). Pontos claros na porção anterior dos parietais, próximo à sutura que os separa, podem estar presentes ou ausentes. As primeiras manchas do dorso geralmente tocam a linha ântero-lateral do tronco, sendo essas alongadas em forma de colar. Em poucos espécimes (*e.g.* MZUSP 11324, ZMH 8315) as manchas dorsais não tocam a linha ântero-lateral do tronco.

Em vida, *Taeniophallus miolepis* apresenta a coloração geral do dorso com três padrões: cinza no primeiro terço do corpo, avermelhado no centro do tronco e amarronzado no terço final (ver Figura 9 E). O dorso da cabeça, manchas e pintas dorsais e linha ântero-lateral do tronco são marrom escuros.

**Hemipênis (n = 1) (Figura 18).** Assim como nas demais espécies do grupo, o hemipênis de *Taeniophallus miolepis* é simples; unicapitado; sulco espermático dividido, com os ramos estendendo-se centrolinaramente até o ápice do órgão; base do *capitulum* tem espinhos pequenos e cálices papilados pequenos que aumentam de tamanho gradativamente em direção ao ápice do lobo; região intrasulcar com pequenas papilas; diminutos espinhos na região basal do corpo na face sulcada; região lateral do órgão com uma fileira lateral de espinhos que vai desde a borda do *capitulum*, na face não sulcada, e estende-se em direção a face sulcada. O órgão analisado de *T. miolepis* é alongado e difere da maioria dos hemipênis analisados das outras espécies do grupo, exceto o órgão de um espécime de *T. quadriocellatus* (ver comentários abaixo); a face

não sulcada do lobo é formado por cálices papilados, com uma franja que envolve parte da área nua; abaixo do grande espinho na região mediana da área nua na face não sulcada, há outros dois grandes espinhos e abaixo desses há dois espinhos que formam uma fileira transversal; a área nua na face não sulcada apresenta pequenas papilas na sua região central; fileira de grandes espinhos que bordeia a área nua, uma de cada lado, não se estende até a região capitular, limitando-se à região central do órgão.

**Ultra-estrutura das escamas dorsais (Figura 11 B).** A ornamentação de *Taeniophallus miolepis* variou em relação a *Taeniophallus* sp. nov.1 por apresentar projeções espiniformes mais regulares, sendo quase todas de tamanho e formato semelhantes. As projeções espiniformes se interligam pelas bases formando linhas transversais muito próximas e pouco perceptíveis, com os ápices das projeções de uma linha transversal sobreposto as bases das projeções espiniformes da linha transversal subsequente. As linhas transversais se dispõem regularmente formando linhas longitudinais regulares entre as projeções espiniformes sem que haja sobreposição, diferindo do observado em *Taeniophallus* sp. nov.1. Assim como *Taeniophallus* sp. nov.1, o substrato apresenta o padrão vermiculado.

**Distribuição geográfica.** Ocorre no Peru, Bolívia e no Brasil nos Estados do Acre, Amazonas, Rondônia e norte do Mato Grosso (Figura 12). Todos os espécimes de *Taeniophallus miolepis* analisados são de áreas florestadas da região ocidental da Amazônia.

**Comentários.** Boettger (1891) descreveu *Dromicus miolepis* baseado em um espécime da região de Sorata na Bolívia, coletado por Ernesto Guenther, que logo em seguida foi sinonimizada à *Rhadinaea occipitalis* (= *Taeniophallus occipitalis*) por Boulenger (1894). Anos mais tarde, Myers (1974: 210) figurou um espécime de *T. occipitalis* proveniente de Sorata, Bolívia (localidade tipo de *D. miolepis*) cuja

coloração se assemelha com a apresentada na descrição original de *D. miolepis*. Os espécimes analisados nesse trabalho procedentes da Amazônia ocidental se encaixam na caracterização de *D. miolepis* e do exemplar figurado por Myers (1974), que somado a outros caracteres diagnósticos, nos deu subsídios para revalidar a espécie.

Myers (1974) afirmou que o material tipo de *Dromicus miolepis* estaria originalmente depositado no Lübeck Museum na Alemanha. No entanto, esse museu foi destruído durante a Segunda Guerra Mundial, onde provavelmente o holótipo foi perdido (Jakob Hallermann com. pess.). Perante essa situação, designamos nesse trabalho um neótipo para a espécie seguindo a recomendação do Artigo 75.3 do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999).

O hemipênis analisado de *Taeniophallus miolepis* é alongado, com ápice afilado em relação ao corpo. Assim como em *T. quadriocellatus*, pode ser que a forma alongada de hemipênis seja uma variação dentro de *T. miolepis* ou se tratar de um artefato de preparação. Por esse motivo, caracteres desse hemipênis não foram incluídos na diagnose da espécie. Myers (1974) descreveu o hemipênis de um espécime de *T. occipitalis* da Bolívia como levemente bilobado. Provavelmente o espécime citado por Myers seja *T. miolepis* e o hemipênis pode representar uma variação dentro do padrão normal (hemipênis simples), como argumentado por Santos-Jr *et al.* (2008). Contudo, outros órgãos devem ser analisados para testar a hipótese de variação.

Provavelmente os espécimes analisados por Dixon & Soini (1977) na região de Iquitos no Peru e Silva, Jr (1993) na área de influência da U.H.E. Samuel em Porto Velho no Estado de Rondônia, Brasil, sejam *T. miolepis* por estarem dentro da área de distribuição geográfica da espécie e também pelo ambiente onde ocorrem. Contudo, ainda é preciso confirmar a identificação desses espécimes.

***Taeniophallus occipitalis* (Jan, 1873)**

*Enicognathus occipitalis* Jan, 1873: 56, 57. Localidade tipo: Bahia, Brazil.

*Dromicus (Lygophis) wuchereri* Günther, 1873: 235, 236. Localidade tipo: “Baia, Brazil” [Estado da Bahia].

*Rhadinaea occipitalis (partim)*, Boulenger 1894: 347.

*Liophis occipitalis (partim)*, Amaral 1930: 89.

*Rhadinaea occipitalis (partim)*, Myers 1974: 209.

*Echinanthera occipitalis (partim)*, Di-Bernardo 1992: 236.

*Taeniophallus occipitalis (partim)*, Myers & Cadle 1994: 4.

*Echinanthera occipitalis (partim)*, Santos-Jr & Lema 2003: 83.

*Echinanthera aff. occipitalis (partim)*, Frota et al. 2005: 213, 219.

*Taeniophallus occipitalis (partim)*, Schargel et al. 2005: 15; Santos-Jr et al. 2008: 419.

**Lectótipo (designado aqui).** MHNG 179.42 (Figura 19; não analisado), fêmea, procedente da Bahia, Brasil, coletada em junho de 1835 por M.F. Favre-Bertrand.

**Paralectótipo (designado aqui).** ZMH 04423 (Figuras 1 e 20), fêmea adulta, procedente da região nordeste do Brasil, coletada em janeiro de 1871 por Ernest Schramm (ver discussão sobre a localidade e coletor do espécime na seção “Comentários” abaixo).

**Diagnose.** *Taeniophallus occipitalis* distingue-se de todas as espécies do grupo pela seguinte combinação de caracteres: 1) presença de um par de ocelos brancos na região occipital; 2) região mentoniana e escudos labiais com vários e diminutos pontos pretos; 3) ausência de linha escura ântero-lateral no tronco; 4) ultra-estrutura das escamas dorsais com projeções espiniformes de tamanhos e formatos regulares; 5) ultra-estrutura das escamas dorsais com ápices das projeções espiniformes aplanados em

relação às suas bases; 6) ausência de pequenos espinhos no hemipênis distribuídos irregularmente entre a fileira lateral e a fileira que contorna a área nua na face não sulcada; 7) linha clara bordeada de preto que passa pelo *canthus rostralis* e dorso da cabeça não fusionada na região posterior dos parietais; 8) frontal de cor uniforme sem mancha; 9) ausência de um par de ocelos brancos na região anterior do tronco; e 10) 158–172 VE em machos e 160–170 VE em fêmeas.

*Taeniophallus occipitalis* distingue-se de todas as espécies do grupo pela ausência de linha escura ântero-lateral no tronco (vs. linha escura presente, raramente ausente em *Taeniophallus* sp. nov.1), por apresentar a região mentoniana e escudos labiais com vários e diminutos pontos pretos (vs. região mentoniana e escudos labiais imaculada ou com máculas pretas em *Taeniophallus* sp. nov.1; sempre com máculas pretas em *Taeniophallus* sp. nov.2; e imaculada ou com poucos e diminutos pretos em *T. miolepis* e *T. quadriocellatus*) e por apresentar 160–170 VE em fêmeas (vs. 171–197 em *Taeniophallus* sp. nov.1, 182–195 em *Taeniophallus* sp. nov.2, 173–194 em *T. miolepis* e 178–191 em *T. quadriocellatus*). Distingue-se ainda de todas as espécies, exceto *T. quadriocellatus*, por apresentar um par de ocelos brancos na região occipital (vs. ocelos ausentes, raramente presente em *Taeniophallus* sp. nov.1). Adicionalmente, *Taeniophallus occipitalis* distingue-se de *T. miolepis* e *T. quadriocellatus* por apresentar a ultra-estrutura das escamas dorsais com os ápices das projeções espiniformes aplanados em relação às suas bases (vs. ápices das projeções espiniformes proeminentes, destacados em relação às suas bases). Distingue-se ainda de *Taeniophallus* sp. nov.1 por apresentar a ultra-estrutura das escamas dorsais com as projeções espiniformes de tamanhos regulares (vs. projeções espiniformes de tamanhos irregulares). *Taeniophallus occipitalis* distingue-se ainda de *Taeniophallus* sp. nov.1 e *Taeniophallus* sp. nov.2 pela ausência de pequenos espinhos distribuídos irregularmente

entre a fileira lateral e a fileira que contorna a área nua na face não sulcada do hemipênis (vs. espinhos presentes). Distingue-se de *Taeniophallus* sp. nov.2 por apresentar linha clara látero-dorsal da cabeça não fusionada na porção posterior dos parietais (vs. linha clara fusionada na porção posterior dos parietais) e por apresentar o frontal de cor uniforme sem mancha (vs. manchas claras presentes no escudo frontal). *Taeniophallus occipitalis* pode ainda ser distinta de *T. quadriocellatus* pela ausência de um par de ocelos brancos na região anterior do tronco (vs. ocelos presentes).

**Descrição do paralectótipo.** Fêmea adulta; CRC 275 mm; CCA 107 mm; CCB 10,27 mm (3,9% do CRC); CFO 3.44 mm (33,53% do CCB); CO 2,17 mm; LRO 1,97 mm; ARO 1,75 mm; CLO 0,93 mm; ALO 0,71 mm; CFR 3,83 mm; largura do FR 2,2 mm; CPA 4,47 mm; comprimento do supraocular 3,02 mm. VE 170; SC 80 subcaudais; escama cloacal dividida; supralabiais 8/8, 3–5/3–5 em contato com o olho; infralabiais 9/9, 1–4/1–4 em contato com o mental anterior; pré-ocular 1/1; pós-oculares 2/2; temporais 1+2/1+2 (ocorre ázigo no temporal anterior direito; ver Figura 2); fileiras de escamas dorsais 15-15-13; dentes maxilares (pré + pós-diaستمائس) 13+2/13+2.

**Padrão de desenho coloração do paralectótipo em preservativo (álcool 70%).** Dorsalmente a cabeça é marrom escuro com o capuz cefálico estendendo-se sobre o tronco até quatro escamas posterior aos parietais; linha clara bordeada com preto sobre o *canthus rostralis*, se estendendo da porção superior do rostral, passando sobre o olho e terminando na porção anterior do parietal; pontos claros inconspícuos sobre a margem anterior dos parietais, próximo à sutura que os separa; par de ocelos brancos (ocelo parietal) sobre a região occipital, entre o parietal e temporal posterior; linha escura sobre a porção superior dos seis primeiros supralabiais estendendo-se pela porção mediana do sétimo e oitavo escudo supralabial; porção inferior dos supralabiais, infralabiais e região mentoniana são esbranquiçadas e com diminutos pontos pretos.

Dorso do tronco marrom claro com uma linha vertebral marrom escura que se torna mais visível no terço posterior do tronco e na cauda; início da região vertebral com quatro manchas marrom escuras e uma pequena mancha retangular no lado direito entre a segunda e a terceira mancha; essas manchas são em forma de um colar e estendem-se transversalmente até, aproximadamente, as primeiras fileiras de escamas dorsais; após as primeiras manchas, está presente, ao longo do corpo, na região vertebral, uma série de pequenas manchas pretas arredadas, dispostas em duas linhas longitudinais que desaparecem no terço posterior do tronco. Ventre esbranquiçado, com a região lateral com a mesma coloração da região paraventral; região central das primeiras escamas ventrais apresenta pontos pretos que são ausentes na porção posterior do ventre. Cauda com a mesma coloração do dorso, ventralmente e dorsalmente, com uma conspícua linha médio-dorsal.

**Variação.** Maior macho CRC 320 mm; maior fêmea CRC 341 mm; a razão CCA/CRC variou de 0,37–0,44 ( $\bar{x} = 0,40 \pm 0,44$ ;  $n = 9$ ) em machos e 0,31–0,39 ( $\bar{x} = 0,35 \pm 0,03$ ;  $n = 8$ ) em fêmeas. VE 158–172 ( $\bar{x} = 174,45 \pm 4,48$ ;  $n = 11$ ) em machos e 170–179 ( $\bar{x} = 175,50 \pm 2,42$ ;  $n = 10$ ) em fêmeas; SC 72–80 ( $\bar{x} = 75,70 \pm 2,37$ ,  $n = 10$ ) em machos e 63–71 ( $\bar{x} = 78,75 \pm 2,97$ ;  $n = 8$ ) em fêmeas; supralabiais 8/8 ( $n = 19$ ), 8/9 ( $n = 1$ ) e 8/7 ( $n = 1$ ); supralabiais em contato com a órbita ocular 3–5/3–5 ( $n = 20$ ) e 3–5/2–4 ( $n = 1$ ); infralabiais 9/9 ( $n = 18$ ), 9/8 ( $n = 1$ ) e 10/9 ( $n = 1$ ); infralabiais em contato com o mental anterior 1–4/1–4 ( $n = 19$ ) e 1–4/1–3 ( $n = 1$ ); pré-ocular 1/1 ( $n = 21$ ); pós-ocular 2/2 ( $n = 21$ ); temporais no lado direito 1+2 ( $n = 14$ ), 2+2 ( $n = 9$ ); temporais do lado esquerdo 1+2 ( $n = 13$ ), 2+2 ( $n = 5$ ), 1+1+2 ( $n = 2$ ), 2+1+2 ( $n = 1$ ),  $1+\frac{2}{1}$  ( $n = 2$ ); fileiras de escamas dorsais 15-15-13 ( $n = 13$ ), 15-15-15 ( $n = 4$ ) e 15-15-14 ( $n = 1$ ); dentes maxilares (pré + pós-diaستمais) no lado direito 13+2 ( $n = 10$ ) e 14+2 ( $n = 2$ ),

15+2 (2); dentes maxilares (pré + pós-diaستمائس) no lado esquerdo 13+2 (n = 11), 14+2 (n = 2) e 15+2 (n = 2).

A coloração em preservativo dos demais espécimes analisados é similar a apresentada pelo lectótipo. No espécime MCP 18374 a linha clara do *canthus rostralis* toca levemente o par de ocelos brancos da região occipital (ver também Tabela 1). Em vida, *Taeniophallus occipitalis* apresenta coloração geral (cabeça + corpo) marrom ou marrom avermelhado. Diferente de todos os demais espécimes que observamos a coloração em vida, o espécime ilustrado na Figura 9 G (espécime não analisado) não apresenta pintas ou manchas na região posterior do corpo e apresenta uma coloração laranja escuro na região central do tronco (comparar com a Figura 9 F; Freitas 2003: Figura 54; e Freitas & Silva 2005: 77).

**Hemipênis (n = 2) (Figura 21).** A morfologia geral do hemipênis de *Taeniophallus occipitalis* é semelhante a das demais espécies acima citadas, exceto por não apresentar pequenos espinhos distribuídos irregularmente entre a fileira lateral e a fileira que contorna a área nua na face não sulcada, como em *T. quadriocellatus*.

**Ultra-estrutura das escamas dorsais (Figura 11 C).** *Taeniophallus occipitalis* apresenta o padrão de ornamentação muito semelhante ao observado *Taeniophallus* sp. nov.1, sendo as projeções espiniformes de tamanhos mais regulares, contudo, mais irregular do que foi observado em *T. miolepis*. Além disso, as projeções espiniformes diferem do padrão observado em *T. miolepis* por apresentar em alguns pontos tamanhos maiores que se sobrepõem em linhas longitudinais. As linhas transversais são mais próximas do que em *Taeniophallus* sp. nov.1 e mais afastadas do que em *T. miolepis*. O substrato apresenta o padrão vermiculado com sulcos mais largos do que em *Taeniophallus* sp. nov.1 dando o aspecto de maior profundidade.

**Distribuição geográfica.** A espécie ocorre no sudeste do Estado do Piauí e na faixa litorânea da região Nordeste do Brasil, desde o sul da Bahia até o Ceará (Figura 12). Através do material disponível, podemos inferir que *Taeniophallus occipitalis* é uma espécie predominante do domínio da Mata Atlântica no nordeste do Brasil, ocorrendo também nas periferias da Caatinga.

**Comentários.** Jan (1873), baseado em dois espécimes, descreveu *Enicognathus occipitalis* sem a designação de uma série tipo. Um dos espécimes é procedente da “Baia, Brazil” [= Bahia, Brasil], e está depositado no Museu de História Natural de Genebra na Suíça (MHNG 179.42). O outro espécime tem como procedência apenas “Brazil” e está depositado no Museu de Zoologia da Universidade de Hamburgo na Alemanha (ZMH 04423). Não foi possível analisar o exemplar MHNG 179.42, no entanto, através de fotos enviadas por Andreas Schmitz foi possível observar o par de ocelos na altura dos parietais (Figura 19 C), um dos caracteres diagnóstico da espécie. Diante dessa situação, onde os espécimes utilizados na descrição original são sítipos, designamos um lectótipo para *Taeniophallus occipitalis* conforme o artigo 74 do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN 1999). O código apresenta algumas recomendações para a designação de lectótipos. A recomendação 74B diz que deverá ser priorizado o espécime já ilustrado em trabalhos anteriores. Por outro lado, a Recomendação 74E diz que deverá ser priorizado o espécime com localidade conhecida. O espécime ZMH 04423, com procedência apenas “Brazil”, foi ilustrado na obra de Jan & Sordelli (1877) (Figura 1) e atualmente encontra-se em perfeito estado de conservação como pode ser notado na Figura 20. Por outro lado, o espécime MHNG 179.42 encontra-se desbotado (Figura 19), no entanto, apresenta dados mais precisos do local de coleta (Estado da Bahia, Brasil). Apesar da perda da coloração, esse espécime apresenta alguns vestígios de manchas o que nos permite identificá-lo como *T.*

*occipitalis*. Por apresentar localidade precisa e por ser possível diagnosticá-lo como *T. occipitalis*, resolvemos escolher o espécime MHNG 179.42 para ser o lectótipo de *T. occipitalis* seguindo a recomendação 74E do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN 1999).

Os dados de origem referentes ao espécime escolhido como paralectótipo de *Taeniophallus occipitalis* (ZMH 04423) são vagos e não há informações na literatura que viabilize o complemento desses dados. Com o objetivo de delimitar a localidade e coletor do espécime, entramos em contato com o Dr. Jakob Hallermann, pesquisador e antigo curador do Museu de Hamburgo onde o espécime está tombado, o qual nos forneceu valiosas informações sobre o provável coletor e região de coleta do paralectótipo de *T. occipitalis*. Segundo o Dr. Hallermann (com. pess.) a pessoa que levou o espécime para o Museu de História Natural de Hamburgo foi, muito provavelmente, o Dr. Eduard Schramm (1809–1875), um jurista de Hamburgo. Ele teve três irmãos, sendo que dois viveram no Brasil entre 1839 e 1848. Eles chegaram à Bahia e viveram na província de “Serpíje” na vila “Maroim” [provavelmente município de Maruim no Estado de Sergipe], onde tinham negócios com cana-de-açúcar. Posteriormente, o terceiro irmão, Ernest, veio ao Brasil com a sua esposa em 1858 e viveu no país até 1877.

Apesar do relato acima sobre a vida dos irmãos Schramm no Brasil, não há evidência da data e/ou local preciso onde o lectótipo de *Taeniophallus occipitalis* tenha sido coletado. Além disso, em cartas enviadas pela esposa de Ernest do Brasil para Hamburgo, não fica explícito se serpentes ou outros animais mortos foram enviados para Eduard Schramm em Hamburgo; no entanto, fica claro que Ernest viajou nos primeiros anos de sua chegada (1858–1870) pelas “províncias” (=Estados) do nordeste brasileiro (Hallermann, com. pess.).

Com base no apresentado acima, podemos sugerir três hipóteses sobre a origem do paralectótipo de *Taeniophallus occipitalis* (ZMH 04423): 1) o espécime pode ter sido coletado por qualquer um dos três irmãos Schramm nos períodos entre 1839 e 1848 (período em que os dois primeiros irmãos estiveram no Brasil) e/ou 1858 e 1861 (período entre a chegada de Ernest Schramm no Brasil à data em que o espécime foi coletado ou que deu entrada no Museu de Hamburgo) no nordeste do Brasil, muito provavelmente no Estado de Sergipe ou Bahia. Nesse caso, onde não temos certeza da data de coleta do espécime, é sugerido que a data apresentada como sendo de coleta, janeiro de 1861, seja atribuída à data em que o espécime foi entregue no Museu de Hamburgo por Dr. Eduard Schramm; 2) o espécime teria sido coletado por Ernest Schramm no período entre 1858 e 1861 em alguma localidade do nordeste do Brasil. Ainda nessa hipótese, a data apresentada como sendo a de coleta, pode ser atribuída a data em que o espécime deu entrada no Museu de Hamburgo; ou 3) o espécime teria sido coletado por Ernest Schramm em janeiro de 1861 em alguma localidade do nordeste do Brasil.

Considerando que janeiro de 1861 seja realmente a data em que o espécime foi coletado, a terceira hipótese é a mais aceitável. Todos os espécimes de *Taeniophallus occipitalis* analisados nesse trabalho são provenientes da região nordeste do Brasil o que reforça a provável origem nordestina do paralectótipo. Sendo assim delimitamos a localidade do espécime ZMH 04423 para a região nordeste do Brasil, tendo sido coletado por Ernest Schramm em janeiro de 1861.

A Mata Atlântica apresenta atualmente menos de 8% da sua cobertura original (Pinto & Brito, 2005), sendo que no Nordeste esses remanescentes estão em grande parte na faixa litorânea. Dentro da região fitogeográfica Caatinga, no Estado do Ceará, existe fragmentos relictuais de Mata Atlântica (Brejos Nordestinos *sensu* Silva &

Casteleti 2005) onde foram encontrados indivíduos de *T. occipitalis*. Alguns indivíduos de *T. occipitalis* foram encontrados na Caatinga de altitude em um ambiente denso e seco conhecido localmente como Carrasco (D. Loebmann, com. pess.; Figura 22). Acreditamos que os hiatos na distribuição da espécie na faixa litorânea sejam devido a uma falha amostral e que a espécie provavelmente ocorre continuamente desde o sul da Bahia até o Ceará.

O registro mais ao leste de *Taeniophallus occipitalis*, e também o único para dentro do continente, é Avelino Lopes no sudeste do Piauí. Esse registro está a aproximadamente 590 km do registro mais próximo ao leste (Feira de Santana na Bahia) e 770 km do registro mais próximo ao norte (Ubajara no Ceará). Silva & Casteleti (2005) subdividiram a Mata Atlântica em oito sub-regiões biogeográficas. O município de Avelino Lopes está localizado na sub-região São Francisco, que possui uma área de 125.452 km<sup>2</sup> e inclui todas as florestas sazonais decíduas e semi-decíduas ao longo do vale do rio São Francisco (Silva & Casteleti 2005). Essa sub-região foi anteriormente denominada por Olson *et al.* (2001) como Floresta Atlântica seca (Atlantic dry forest). Localizada entre o Cerrado e a Caatinga, essa região possui uma vegetação formada por florestas secas decíduas e semi-decíduas intercaladas com sub-bosque aberto e vegetação do tipo savana (WWF 2001).

### ***Taeniophallus quadriocellatus* Santos-Jr, Di-Bernardo & Lema, 2008**

*Rhadinaea occipitalis*, Cunha & Nascimento, 1978: 94–95; Cunha & Nascimento, 1993: 94–95; Cunha *et al.*, 1985: 64–65.

*Taeniophallus occipitalis*, Yuki & Santos, 1996: 45, 49; Ávila-Pires & Hoogmoed, 1997: 396, 400; Bernardi *et al.*, 2002: 537.

*Echinanthera occipitalis (partim)*, Santos-Jr & Lema, 2004: 83.

*Echinanthera aff. occipitalis (partim)*, Frota *et al.*, 2005: 213, 219.

**Diagnose.** *Taeniophallus quadriocellatus* distingue-se das demais espécies do grupo pelos seguintes caracteres: 1) par de ocelos brancos na região anterior do tronco; 2) par de ocelos brancos na região occipital; 3) região gular e escudos labiais imaculados ou com diminutos pontos pretos; 4) ultra-estrutura das escamas dorsais com projeções espiniformes de tamanhos e formatos semelhantes; 5) ultra-estrutura das escamas dorsais com ápices das projeções espiniformes das escamas dorsais proeminentes, destacados em relação às suas bases; 6) ausência de pequenos espinhos distribuídos irregularmente entre a fileira lateral e a fileira que contorna a área nua na face não sulcada do hemipênis; 7) linha clara bordada de preto que passa pelo *canthus rostralis* e dorso da cabeça não fusionada na região posterior dos parietais; 8) frontal de cor uniforme sem mancha; 9) linha escura ântero-lateral no tronco; e 10) 178–191 VE em fêmeas.

*Taeniophallus quadriocellatus* distingue-se de todas as espécies do grupo pela presença de um par de ocelos brancos na região anterior do tronco (vs. ocelos ausentes). Distingue-se ainda de todas as espécies, exceto *T. occipitalis*, por apresentar um par de ocelos na região occipital (vs. ocelos ausentes, raramente presente em *Taeniophallus* sp. nov.1). *Taeniophallus quadriocellatus* distingue-se ainda de *Taeniophallus* sp. nov.1, *Taeniophallus* sp. nov.2. e *T. occipitalis* por apresentar região mentoniana e escudos labiais imaculados ou com poucos e diminutos pontos pretos, nunca com máculas pretas (vs. região mentoniana e escudos labiais imaculados ou com máculas pretas em *Taeniophallus* sp. nov.1; sempre com máculas pretas em *Taeniophallus* sp. nov.2.; e região mentoniana e escudos labiais com vários e diminutos pontos pretos em *T. occipitalis*). Adicionalmente, *T. quadriocellatus* distingue-se de *Taeniophallus* sp. nov.1

e *T. occipitalis* por apresentar a ultra-estrutura das escamas dorsais com os ápices das projeções espiniformes proeminentes, destacados em relação às suas bases (vs. ápices das projeções espiniformes aplanados em relação às suas bases). Distingue-se de *Taeniophallus* sp. nov.1 e *Taeniophallus* sp. nov.2 pela ausência de pequenos espinhos distribuídos irregularmente entre a fileira lateral e a fileira que contorna a área nua na face não sulcada do hemipênis (vs. espinhos presentes). Distingue-se ainda de *Taeniophallus* sp. nov.1 por apresentar a ultra-estrutura das escamas dorsais com projeções espiniformes de tamanhos e formatos semelhantes (vs. projeções espiniformes de tamanhos irregulares). Distingue-se de *Taeniophallus* sp. nov.2 por apresentar linha clara látero-dorsal da cabeça não fusionada na porção posterior dos parietais (vs. linha clara fusionada na porção posterior dos parietais) e por apresentar o frontal de cor uniforme sem mancha (vs. manchas claras presentes no escudo frontal). Adicionalmente, *T. quadriocellatus* distingue-se de *T. occipitalis* por apresentar linha ântero-lateral no tronco (vs. linha ausente) e por apresentar 178–191 VE em fêmeas (vs. 160–170 VE).

**Variação.** Para a caracterização geral ver Santos-Jr *et al.* (2008) (ver também Tabelas 1 e 3).

**Hemipênis (Figuras 23 A, 24).** Para detalhes da descrição do hemipênis ver Santos-Jr *et al.* (2008). O hemipênis do espécime IBSP 59508 (Figura 24) difere dos demais analisados. O corpo do órgão é alongado com o ápice do lobo mais fino do que o corpo. Abaixo do grande espinho que interrompe a área nua sem ornamentação há um segundo espinho de tamanho semelhante ao anterior. Na face não sulcada do lobo há uma franja papilada, maior que a observada nos demais hemipênis analisados de todas as espécies do grupo, exceto no hemipênis de *T. miolepis*.

**Ultra-estrutura das escamas dorsais (Figura 11 D).** *Taeniophallus quadriocellatus* apresenta o padrão de ornamentação muito semelhante ao observado em *T. miolepis*, variando quanto aos ápices das projeções espiniformes que são mais proeminentes do que em *T. miolepis*.

**Distribuição geográfica.** Ocorre no Brasil nos Estados do Pará e Amazonas (Figura 12).

**Comentários.** Adicionalmente ao material analisado por Santos-Jr *et al.* (2008) foi analisado um espécime procedente de Humaitá no Estado do Amazonas (CHUNB 33915). A região de Humaitá está localizada em uma área de Savana no sudeste do Estado próximo ao Estado de Rondônia. Esse é o primeiro registro da espécie para o Estado do Amazonas indicando que a área de ocorrência de *Taeniophallus quadriocellatus* é muito mais ampla do que apresentado por Santos-Jr *et al.* (2008) e que novos inventários na área central da Amazônia brasileira são necessários para preencher essa lacuna no conhecimento da distribuição da espécie. O registro de Humaitá está a aproximadamente 1.000 km do registro mais próximo (comunidade de Curuatinga, no município de Santarém) no oeste do Estado do Pará.

### **Comparação morfológica entre as espécies**

**Dimorfismo sexual.** Nas espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis* diferenças significativas entre machos e fêmeas foram observadas nos caracteres analisados. Diferença significativa ( $P < 0,05$ ) entre os sexos no número de VE foi observada em *Taeniophallus* sp. nov.1 e *T. miolepis* (Tabela 2; Figura 25 A). Em relação ao número de SC, diferença significativa entre machos e fêmeas foi observada em *Taeniophallus* sp. nov.1, *Taeniophallus* sp. nov.2 e *T. occipitalis* (Tabela 2; Figura 25 B). Diferenças significativas entre os sexos no CRC foi observada em *Taeniophallus* sp. nov.1 e *T.*

*occipitalis* (Tabela 2; Figura 25 C). Finalmente, foi observada diferença significativa entre machos e fêmeas no CCA/CRC em *Taeniophallus* sp. nov.1, *T. occipitalis* e *T. quadriocellatus* (Tabela 2; Figura 25 D).

**Comparação morfológica entre as espécies.** Um sumário estático de alguns caracteres merísticos e morfométricos das espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis* está apresentado na Tabela 3. A ANOVA mostrou diferença significativa entre as espécies para todos os caracteres analisados tanto em machos (VE:  $F_{4,149} = 47,20$ ;  $P < 0,001$ ; SC:  $F_{4,121} = 8,07$ ;  $P < 0,001$ ; CRC:  $H_{4,135} = 24,84$ ;  $P < 0,001$ ; CCA/CRC:  $F_{4,100} = 4,88$ ;  $P < 0,05$ ) quanto em fêmeas (VE:  $F_{4,173} = 39,94$ ;  $P < 0,001$ ; SC:  $F_{4,142} = 9,80$ ;  $P < 0,001$ ; CRC:  $H_{4,148} = 9,47$ ;  $P = 0,05$ ; CCA/CRC:  $F_{4,126} = 8,25$ ;  $P < 0,001$ ) (ver comparação entre as espécies na Tabela 3 e na Figura 25).

A AD selecionou como mais explicativos 13 caracteres em machos e 11 em fêmeas (Tabela 4), sendo que as duas primeiras funções canônicas explicaram 91% da variação em machos e 88% em fêmeas (Tabela 5). Quando plotamos as duas primeiras funções canônicas em gráficos bidimensionais, podemos observar uma clara separação entre algumas espécies (Figura 26), ficando os espécimes machos melhor discriminados do que as fêmeas. Em machos houve uma total separação através das duas primeiras funções canônicas entre os seguintes pares de espécies: *Taeniophallus* sp. nov.1 e *T. occipitalis* e *Taeniophallus* sp. nov.2 e *T. occipitalis*; *T. quadriocellatus* ficou completamente discriminada das demais espécies através da função canônica 1 (Figura 26 A). Em fêmeas, assim como nos machos, apenas *T. quadriocellatus* é completamente discriminada das demais espécies; entre as demais espécies, houve separação apenas entre *Taeniophallus* sp. nov.2 e *T. miolepis* (Figura 26 B). Os caracteres que mais contribuíram na discriminação das espécies em machos foram: CLO, ALO, LRO, ARO

e CFR. Em fêmeas, os caracteres que melhor discriminaram as espécies foram: CMA, LPCB, CLO, CCA, ALO, ARO, CCB e LACB.

Apesar da AD demonstrar que existem diferenças em caracteres morfométricos entre as espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis*, quando comparamos os dados brutos dos caracteres que foram indicados pela AD como os mais discriminantes, esses apresentaram muita sobreposição e não foi possível visualizar essas diferenças, exceto no comprimento e altura do escudo loreal em machos de *Taeniophallus* sp. nov.1 e *T. quadriocellatus*. Na Figura 27 podemos observar que machos de *T. quadriocellatus* apresentam o escudo loreal mais alto e menos comprido do que machos de *Taeniophallus* sp. nov.1.

### **Agradecimentos**

Nós somos gratos aos curadores, A. Ferreira e M. Carvalho (UFMT), A. Prudente (MPEG), D. Borge-Nojosa (UFCE), F. Juncá (UEFS), F. Franco e V. Germano (IBSP), J. Hallermann (ZMH), S. Kretzschmar e G. Scrocchi (FML), H. Chalkidis (LPHA/FIT), G. Colli e M. Zatz (CHUNB), M. Motte (MNHNP), M. Meneghel (ZVC-R), M. Araújo (MCN), R. Fernandes e M. Soares (MNRJ), V. Ferreira (UFMS), H. Zaher e C. Castro-Mello (MZUSP) e A. Percequillo (UFPB), pelo empréstimo de exemplares e/ou apoio logístico durante a análise em suas instituições. À A. Kwet pela ajuda na obtenção dos contatos na Alemanha e tradução da descrição de *Dromicus miolepis*. Somos gratos ao Dr. J. Hallermann pelas informações sobre o coletor do paralectótipo de *Taeniophallus occipitalis*. H. Dowling analisou a preparação de alguns hemipênis analisados. Agradecemos ao Dr. C. Lucena e a Dra. M. Lucena pelas sugestões sobre a localidade de um dos espécimes tipos de *T. occipitalis*. À M. Santos-Costa, A. Travassos, C. McCarthy, C. Strüssmann, M. Freitas, N. Albuquerque, W. Vaz-Silva, J. Bernardo-

Silva, G. Maschio, R. Ávila, P. Bernardo, J. Frota, L. Cappellari, D. Loebmann, J. Hallermann, A. Schmitz, M. Jansen, C. McCarthy e C. Gastello por disponibilizarem dados e/ou fotos. À T. Grant, L. Cappellari e F. D'Agostini pela leitura crítica e sugestões. APSJ e SR agradecem a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado.

## Referências

- Amaral, A. (1930) Contribuição ao conhecimento dos ofídios do Brasil. IV. Lista remissiva dos ofídios do Brasil. *Memórias do Instituto Butantan*, 4, 79–125 [1929].
- Ávila-Pires, T.C.S. & Hoogmoed, M.S. (1997) The Herpetofauna. In: Lisboa, P.L.B. (ed.), *Caxiuanã*. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, pp. 389–401.
- Balestrin, R.L. & Di-Bernardo, M. (2005). Reproductive biology of *Atractus reticulatus* Boulenger, 1885 (Serpentes – Colubridae) in southern Brazil. *Herpetological Journal* 15, 195–199.
- Bernardi, J.R., Albuquerque, N.R., Costa, R.G.N. & Rocha, R.A.T. (2002) Répteis. In: Lisboa, P.L.B. (ed.), *Caxiuanã: populações tradicionais, meio físico & diversidade biológica*. Museu Paraense Emílio Goldi, Belém, pp. 533–540.
- Boettger, O. (1891) Reptilien und Batrachier aus Bolivia. *Zoologischer Anzeiger*, 14, 343–347.
- Boulenger, G.A. (1894) List of the reptiles e batrachians collected by Dr. J. Bohls near Asuncion, Paraguay. *Annals and Magazine of Natural History*, Ser. 7, 13, 342–348.
- Burbrink, F.T. (2001) Systematics of the eastern ratsnake complex (*Elaphe obsoleta*). *Herpetological Monographs*, 15, 1–53.

- Cacivio, P., Scrocchi, G.J. & Giraud, A. (1999) *Echinanthera occipitalis* (Serpentes, Colubridae) nuevos datos de escamación, hemipenes y distribución. *Cuadernos de Herpetologia*, 13(1-2), 81–87.
- Cei, J.M. (1993) Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. *Museo Regionale di Scienze Naturali Torino*, Monografía XIV, 1–949.
- Cope, E.D. (1895) The classification of the Ophidia. *Transactions American Philosophical Society*, 18, 187–219, pls. 14–33.
- Cunha, O.R. & Nascimento, F.P. (1978) Ofídios da Amazônia. X – As cobras da região leste do Pará. *Publicações Avulsas do Museu Paraense Emílio Goeldi* 31: 1–218.
- Cunha, O.R. & Nascimento, F.P. (1993) Ofídios da Amazônia. As cobras da região leste do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (nova série Zoologia)* 9: 1–191.
- Cunha, O.R., Nascimento, F.P. & Ávila-Pires, T.C.S. (1985) Os répteis da área de Carajás, Pará, Brasil (Testudines e Squamata). I. *Publicações Avulsas do Museu Paraense Emílio Goeldi* 40: 9–92.
- D'Agostini, F.M., Ribeiro, S.L.B. & Lema, T. (2005) A new method to prepare snake scale *stratum corneum* for epidermatoglyphics analyses using a scanning electron microscope. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS*, série Zoologia, 18(1), 53–57.
- Di-Bernardo, M. (1992) Revalidation of the genus *Echinanthera* Cope, 1894, and its conceptual amplification (Serpentes, Colubridae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS*, série Zoologia, 5(13), 225–257.
- Di-Bernardo, M. & Lema, T. (1988) O gênero *Rhadinaea* Cope, 1873, no Brasil Meridional. III – *Rhadinaea affinis* (Günther, 1858) (Serpentes, Colubridae). *Acta Biológica Leopoldensia*, 10(2), 223–252.

- Di-Bernardo, M. & Lema, T. (1991) O gênero *Rhadinaea* Cope, 1873, no Brasil Meridional. IV – *Rhadinaea bilineata* (Fischer, 1885) (Serpentes, Colubridae). *Acta Biológica Leopoldensia*, 12(2), 359–392.
- Dixon, J.A. (1980) The neotropical colubrid snakes genus *Liophis*. The generic concept. *Contribution in Biology and Geology, Milwaukee Public Museum*, (31), 1–40.
- Dixon, J.R. & Soini, P. (1977) The reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos Region, Peru. II. Crocodylians, turtles, and snakes. *Milwaukee Public Museum, Contributions in Biology and Geology*, 12, 1–91.
- Dowling, H.G. (1951) A proposed standard system of counting ventrals in snakes. *Journal of Herpetology*, 1, 97–99.
- Dowling, H.G. & Savage, J.M. (1970) A guide to the snake hemipenis a survey of basic structure and systematic characteristics. *Zoologica*, 45(1), 17–28.
- Forsman, A. (1994) Growth rate and survival en relation to relative head size in *Vipera berus*. *Journal of Herpetology*, 28(2), 231–238.
- Freitas, M.A. (2003) *Serpentes Brasileiras*. Malha-de-Sapo-Publicações, Lauro de Freitas, Bahia, 170p.
- Freitas, M.A. & Silva, T. F.S. (2005) *A herpetofauna da Mata Atlântica Nordeste*. Useb, Pelotas, Rio Grande do Sul, 171p.
- Frota, J.G., Santos-Jr, A.P., Chalkidis, H.M. & Guedes, A.G. (2005) As serpentes da região do baixo Rio Amazonas, oeste do Estado do Pará, Brasil (Squamata). *Biociências* 13: 211–220.
- Günther, E. (1858) *Catalogue of the colubrine snakes in the collection of the British Museum*. Trustees of the British Museum. xvi + 281p.
- ICZN (1999) *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th edition. London, The International Trust for Zoological Nomenclature and the Natural History Museum.

- Jan, G. (1873) *Prodomo della Icnografia Generale degli Ofidi*. Ila. parte, VI<sup>o</sup>. gruppo. Coronellidae. Modena, Eredi Soliani. 121p.
- Jan, G. & Sordelli, F. (1877) *Iconographie générale des ophidiens*. Milan, chez les auteurs. v. 1, livr. 17.
- Myers, C.W. (1974) The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of new world snakes. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 153(1), 1–272.
- Myers, C.W. & Cadle, J.E. (1994) A new genus for South American snake related to *Rhadinaea obtusa* Cope (Colubridae) and resurrection of *Taeniophallus* Cope for the “*Rhadinaea*” *brevirostris* group. *American Museum Novitates*, 3102, 1–33.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C, D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. & Kassem, K.R.. (2001) Terrestrial ecoregions of the world: New map of life on earth. *Bioscience*, 51(11), 933–938.
- Pesantes, O. (1994) A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. *Journal of Herpetology*, 28(1), 93–95.
- Peters, J.A. (1974) *Dictionary of herpetology*. New York and London: Hafner Publishing Company, 392p.
- Pinto, L.P. & Brito, M.C.W. (2005) Dinâmica da perda da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira: introdução. In: Leal, C.G. & Câmara, I.G. (Eds.), *Mata Atlântica: Biodiversidade e perspectivas*. Fundação SOS Mata Atlântica/Conservação Internacional Press, Belo Horizonte, pp 27–42.
- Price, R.M. (1982) Dorsal snake scale microdermatoglyphics; ecological indicator or taxonomic tool? *Journal of Herpetology*, 17(3), 294–307.

- Santos-Jr, A.P. & Lema, T. (2004). Geographic Distribution. *Echinanthera occipitalis*. Herpetological Review 35: 83
- Santos-Jr, A.P., Di-Bernardo, M. & Lema, T. (2008) New species of the *Taeniophallus occipitalis* group (Serpentes, Colubridae) from eastern amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 42(3), 419–427.
- Schargel, W.E., Rivas F., G. & Myers, C.W. (2005) An enigmatic new snake from Cloud Forest of the Península de Paria, Venezuela (Colubridae: Genus *Taeniophallus?*). *American Museum Novitates*, 3484, 1–22.
- Shine, R. (1988) Food habits and reproductive biology of small Australian snakes of the genera *Uroechis* and *Suta* (Elapidae). *Journal of Herpetology*, 22, 307–315.
- Shine, R. (1990) Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *American Naturalist*, 135, 278–283.
- Silva, J.M.C. & Casteleti, C.H.M. (2005) Estado da biodiversidade da Mata Atlântica brasileira: introdução. In: Leal, C.G. & Câmara, I.G. (Eds.), *Mata Atlântica: Biodiversidade e perspectivas*. Fundação SOS Mata Atlântica/Conservação Internacional Press, Belo Horizonte, pp. 43–59.
- Silva, Jr, N.J. (1993) The snakes of Samuel hydroelectric power plant and vicinity, Rondônia, Brazil. *Herpetological Natural History*, 1, 37–87.
- StatSoft, Inc. (1999) STATISTICA for Windows (Computer program manual). Tulsa, OK. USA. WEB: <http://www.statsoft.com>.
- WWF (2001) Terrestrial Ecoregions. Retirado de <http://www.worldwildlife.org/wildworld/profiles/terrestrial.html> (acessado em 13 de dezembro de 2008).
- Yuki, R.N. & Santos. R.M. (1996) Snakes from Marajó and Mexiana islands, Pará state, Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (nova série Zoologia)* 12: 41–53.

Zaher, H. (1999) Hemipenial morphology of the South American Xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and reappraisal of colubroid hemipenes. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 240, 1–178.

Zar, J.H. (1999) *Bioestatistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Sadle River, New Jersey, U.S.A, 123p.

## **Apêndice 1. Coleções consultadas e espécimes examinados**

Espécimes dos quais foram examinados o hemipênis e/ou as ultra-estruturas das escamas estão representados com “H” e “U”, respectivamente.

Coleções consultadas (acrônimos estão apresentados de acordo com a designação das instituições): AMNH, American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos da América; CEUCH, Coleção Zoológica de Referência, Seção de Herpetologia, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campus de Corumbá, Corumbá, Brasil; CHUNB, Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília, Brasília, Brasil; FML, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; IBSP, Instituto Butantan, São Paulo, Brasil; LAPH/UEFS, Laboratório de Animais Peçonhentos e Herpetologia, Faculdade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Brasil; LPHA, Linha de Pesquisa em Herpetologia da Amazônia, Faculdades Integradas do Tapajós, Santarém, Brasil; MCN, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; MCP, Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; MNHNP, Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay, Assunción, Paraguai; MNRJ, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil; MPEG, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil; MUSM, Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru; MZUSP, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil; UFC, Laboratório de Herpetologia da Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Brasil; UFPB, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Brasil; UFMT, Coleção Zoológica da Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá, Brasil; ZMH,

Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Hamburg, Alemanha; ZVC-R,  
Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguai.

*Taeniophallus* sp. nov.1: *Sem procedência* (IBSP 24552). ARGENTINA: CÓRDOBA:  
*Río Cuarto* (FML 9725); FORMOSA: *Laishi, Reserva Ecológica El Bagual* (FML  
1137, FML 11138); SALTA: *General J. San Martín* (FML 373); SANTA FÉ:  
*General Obligado, Florencia* (FML 8309); SANTIAGO DEL ESTERO:  
*Avellaneda, Puente Negro* (FML 204); TUCUMÁN: *Tafí Viejo, Tafí Viejo* (FML  
1057); *Trancas, Rodeo Grande* (FML 995). BOLÍVIA: CHUQUISACA:  
*Charobamba* (ZMH 8313); BRASIL: (MCN 555, MCN 557, MCN 557, MCN  
3070, MCP 1251); AMAZONAS: *Humaitá* (CHUNB 33917, CHUNB 33917);  
BAHIA: *Lençóis* (LAPH/UEFS 881); *Morro do Chapéu* (MNRJ 12499);  
DISTRITO FEDERAL: *Brasília* (CHUNB 18378 H, CHUNB 20377 – parátipo,  
CHUNB 23712, CHUNB 24810, CHUNB 28881, CHUNB 29319, MCP 8708);  
GOIÁS: *Campinorte* (IBSP 9395); *Ipameri, Fazenda Fundão* (MNRJ 8004 –  
parátipo); *Minaçú* (CHUNB 24814, CHUNB 24815 U, CHUNB 29749, CHUNB  
29750), *UHE Serra da Mesa* (MCP 8245 U, MCP 8247, MCP 8248 – parátipo);  
*Mineiros* (CHUNB 24540, CHUNB 25724, CHUNB 25725 – parátipo, CHUNB  
25727, CHUNB 28142, CHUNB 28143 U, CHUNB 28144, CHUNB 28145);  
*Pontalina* (IBSP 25805); *São Domingos* (CHUNB 33450, CHUNB 40842); MINAS  
GERAIS: *Barão dos Cocais* (IBSP 30504); *Ibiá* (IBSP 27337); *Unai* (CHUNB  
24387); MATO GROSSO: *APM Manso* (UFMT 2001); *Chapada dos Guimarães*  
(CHUNB 17170, CHUNB 17171, CHUNB 17172, CHUNB 17173, CHUNB 17174,  
CHUNB 17175, UFMT 479, UFMT 508); *Cuiabá* (UFMT 1145 – parátipo). MATO  
GROSSO DO SUL: *estação Ligação* (IBSP 17094); *Alcinópolis* (CHUNB 28170);

*Anaurilândia* ?, U.H.E. *Sério Motta*, *Rio Pardo* (IBSP 73418, IBSP 73419); *Bataguacú*, *Rodovia Presidente Epitácio* (IBSP 30872); *Campo Grande* (IBSP 48897); *Corumbá*, *área urbana* (CEUCH 1038), *Serra do Amolar* (UFMT 1148, UFMT 1150, UFMT 1151 – parátipo, UFMT 1153, UFMT 1155, UFMT 1157 – parátipo); *Paranaíba* (IBSP 45975, IBSP 45857); *Porto Murtinho*, *Fazenda Spádica* (IBSP 27175); *Ribas do Rio Pardo*, *Estação Arlindo Luz* (IBSP 27208); *Três Lagoas* (IBSP 21570, IBSP 21904, IBSP 57317), *Fazenda Buriti Alegre* (IBSP 42415); PARÁ: *Belterra* (LPHA 918); *Novo Progresso* (CHUNB 33920 – parátipo); *Oriximiná*, *alto Rio Cuminã* (MNRJ 7975); *Santarém* (LPHA 412, LPHA 441), *Cucurunã* (MCP 7743 U), *São Braz* (LPHA 2727 U); PIAUÍ: *Teresina* (IBSP 579); PARANÁ: *Rio Azul*, *Estação Roxo-Roiz* (IBSP 9258); RIO GRANDE DO SUL: (MCP 1177); *Arroio Teixeira* (MCP 7581 – parátipo); *Bagé* (MCP 1857); *Bento Gonçalves* (MCN 7327, MCP 985 – parátipo); *Caçapava do Sul* (MCP 7075); *Caxias do Sul* (MCN 1094); *Eldorado do Sul* (MCP 11157 U); *Encruzilhada do Sul* (MCP 7987 U, MCP 7987 – parátipo, MCP 7988, MCP 8977); *Lagoa Vermelha* (MCN 4187); *Pelotas* (IBSP 1793, IBSP 10510, MCN 1772); *Porto Alegre* (MCP 2392, MCP 2541, MCP 4719, MCP 4782 H, MCP 12330 U, MCP 12382 U); *Rosário do Sul*, *Fazenda São Leandro* (MCP 2120); *Salvador do Sul* (MCN 2912); *São Francisco de Paula* (MCN 7335); *São Jerônimo* (MCP 14447, MCP 14448, MCP 14835, MCP 14837, MCP 14837, MCP 14838, MCP 14903, MCP 15128, MCP 15393 – holótipo, MCP 17873); *São Vicente do Sul* (MCP 13380); *Viamão* (MCN 3527, MCN 1497); RONDÔNIA: *Pimenta Bueno* (CHUNB 17485, CHUNB 17487, CHUNB 17487 U); SANTA CATARINA: *Campos Novos* (MCP 2842); *Lajes* (MCP 3582); SÃO PAULO: (IBSP 1241, IBSP 1242, IBSP 1243, IBSP 1418), *Via Dutra km 377* (IBSP 19547 H), *Fazenda Santa Cruz* (IBSP 31303); *Água de*

*Lindóia* (IBSP 54984); *Água de Santa Bárbara* (IBSP 53729); *Agudos* (IBSP 27879 U); *Analândia* (IBSP 184); *Aparecida* (IBSP 19144, IBSP 19717, IBSP 23553); *Assis* (IBSP 45925); *Atibóia, Rancho d'água* (IBSP 27200); *Botucatu* (IBSP 45903, IBSP 47245); *Brotas, Fazenda Elba* (IBSP 43731); *Caçapava* (IBSP 4307, IBSP 4307, IBSP 29738, IBSP 48945 H); *Campinas* (IBSP 40275), *Campus da UNICAMP* (IBSP 43157); *Campo Limpo* (IBSP 8337, IBSP 9119, IBSP 9442); *Capão Bonito, Fazenda Adiron* (IBSP 31885); *Caramuru* (IBSP 10385); *Casa Branca* (IBSP 7539); *Cerqueira Cesar* (IBSP 8348); *Conde do Simbás* (IBSP 5204); *Cruzeiro* (IBSP 50078); *Fernandópolis, U.H.E. Água Vermelha* (IBSP 41903); *Francisco Morato* (IBSP 17297); *Guaratinguetá* (IBSP 41384 – parátipo, IBSP 54737); *Guarulhos* (IBSP 33510, IBSP 54811); *Ibaté* (IBSP 17348 – parátipo); *Ibiúna* (IBSP 27449); *Indaiatuba* (IBSP 44758), *Chácara Polaris* (IBSP 41357); *Itapetininga* (IBSP 20747, IBSP 58707); *Itú* (IBSP 31528, IBSP 33718, IBSP 52428, IBSP 52441, IBSP 55075, MCP 5877), *Fazenda Cotiguara* (IBSP 29702); *Jacareí* (IBSP 9773); *Jarinu, Estação ferroviária Campo Largo* (IBSP 10427 – parátipo); *João Pedro ?* (IBSP 71879); *Mairiporã* (IBSP 4775); *Matão, Estação Toriba* (IBSP 10495, IBSP 10575, IBSP 10957, IBSP 17021); *Mogi das Cruzes* (IBSP 27021); *Mogi Guaçu* (IBSP 27437); *Mogi Mirim* (IBSP 27732); *Mont Mor, Fazenda Itapoam* (IBSP 31427); *Orlinda ?* (IBSP 9753); *Pindamonhangaba* (IBSP 7714, IBSP 17897, IBSP 18807, IBSP 41449); *Reiçãõ ?* (IBSP 7187); *Remédios* (IBSP 10802); *Salto* (IBSP 27235); *Santo André* (IBSP 8857); *São Bernardo do Campo* (IBSP 7543); *São José do Barreiro* (IBSP 58051 U); *São José do Rio Pardo*: IBSP 33533; *São José dos Campos* (IBSP 32117, IBSP 40270); *São Miguel Arcanjo* (MCP 4817 H); *São Paulo* (IBSP 183 – parátipo, IBSP 827, IBSP 1327, IBSP 7199, IBSP 9533, IBSP 17289, MCP 7318), *Rio Sequeiro* (IBSP 7873); *São Roque, Dona*

*Catarina* (IBSP 20417, IBSP 20417); *São Simão* (IBSP 72874); *Terra Roxa* (IBSP 17117); *Simarés ?* (IBSP 10021); *Tambaú* (IBSP 10248); *Tapiraí* (IBSP 44180); *Tatuí* (IBSP 42941); *Urânia* (IBSP 27209 – parátipo); *Valinhos* (IBSP 49522), *Sítio Pitangueiras* (IBSP 42289); *Votorantim, Fazenda Quilombo* (IBSP 43707); TOCANTINS: *Lajeado, U.H.E. Luiz Eduardo Magalhães* (IBSP 74574); *Mateiros* (CHUNB 41303); *Palmas* (CHUNB 11541 – parátipo, CHUNB 21949), *U.H.E. Luiz Eduardo Magalhães* (IBSP 75244, IBSP 75777); PARAGUAI: AMAMBAY: *Parque Nacional Cerro Corá* (MNHNP 5189); NEEMBUCU: (MNHNP 10010 U); URUGUAI: ARTIGAS: (ZVC-R 5397, ZVC-R 5398); CERRO LARGO: (ZVC-R 1943), *Posta del Chuy* (ZVC-R 5037); RIVEIRA: *Arroyo Laureles, próximo da Cascada del Índio* (ZVC-R 5290); *Bajada de Pena* (ZVC-R 5279 – parátipo); SALTA: (ZVC-R 5380 – parátipo); TACUAREMBÓ: *Pozo Hondo, Tambores* (ZVC-R 5155 – parátipo); TREINTA Y TRES: (ZVC-R 5529).

*Taeniophallus* sp. nov.2: ARGENTINA: SALTA: *Anta, Parque Nacional El Rey* (FML 1325 – parátipo); *Metán, Balderrama, Sierra de Metán* (FML 1245 – parátipo); *Santa Victoria, Los Toldos* (FML 1289 – parátipo); TUCUMÁN: *Burruyacú, Sierra de Medina* (FML 1998 – holótipo); *Capital, San Miguel de Tucumán* (FML 1010 – parátipo, FML 2224 – parátipo, FML 2703 – parátipo); *Famaillá, San Felipe* (FML 1593 – parátipo), *El Ceibal, San Pablo* (FML 1173 – parátipo), *San Pablo* (FML 2050 – parátipo); *Yerba Buena, El Corte* (MNRJ 8720 – parátipo), *San Javier* (FML 954 – parátipo), *Yerba Buena* (FML 2377 – parátipo); BOLÍVIA: *Rio Beni* (ZMH 8317 – parátipo); PARAGUAI: BOQUERÓN: (MNHNP 5188 – parátipo).

*Taeniophallus miolepis*: BOLIVIA: *Cochabamba*: ZMH 8315; *cacheira Tchapa Cura, Rio Blanco* (IBSP 41347); BRASIL: ACRE: *Porto Walter* (MZUSP 7387); AMAZONAS: *Rio Ituxi, ca. 8°29'S; 75°43'W* (MPEG 20339); MATO GROSSO:

*Juruena* (MZUSP 11324 – neótipo); RONDÔNIA: *Espigão do Oeste* (IBSP 71724 U); *Porto Velho* (IBSP 47374 H), *UHE Samuel* (MCP 4279, MPEG 17975); PERU: CUZCO: *La convencion, Rio Pagoreni* (MUSM 21878); LORETO: (AMNH 54593).

*Taeniophallus occipitalis*. BRASIL: região Nordeste (ZMH 4423 – lectótipo); ALAGOAS: *Murici* (MNRJ 3948); BAHIA: (IBSP 1403, IBSP 1404); *Camaçari* (MCP 18117); *Cruz das Almas* (LAPH/UEFS 258 H); *Dias D'Ávila* (MCP 18374); *Feira de Santana* (LAPH/UEFS 714 U); *Porto Seguro* (UFPB 2453); *Salvador* (MZUSP 12372); CEARÁ: (IBSP 1247); *Fortaleza* (IBSP 20275); *Mulungu, Serra de Baturité* (UFC 2430, 2594); *São Gonçalo do Amarante, praia da Taíba* (UFC 2952); *Ubajara Planalto da Ibiapaba* (UFC 2451); *Urubu* (IBSP 19997); PARAÍBA: *Areia* (IBSP 8708); *João Pessoa* (UFPB 958, UFPB 1273, MZUSP 8884, MZUSP 8887, MZUSP 8888, MZUSP 8927 U); PERNAMBUCO: *Recife* (MCN 5537, MCN 5537 H); PIAUÍ: *Avelino Lopes* (IBSP 54455).

*Taeniophallus quadriocellatus*. BRASIL: AMAZONAS: *Humaitá* (CHUNB 33915); PARÁ: *Colônia Nova, próximo ao Rio Gurupi – BR 317* (MPEG 12884); *km 23 da estrada do Maracanã* (MPEG 2825, MPEG 3391, MPEG 4809); *Estrada da Vigia, Santa Rosa* (MPEG 7777); *Augusto Corrêa, Cacoal* (MPEG 2375, MPEG 3900, MPEG 4571, MPEG 7554 – parátipo); *Breves, Ilha do Marajó* (MPEG 17372, MPEG 20487); *Bragança, Bom Jesus* (MPEG 5019, MPEG 7340 H – parátipo, MPEG 8001, MPEG 8017 H, MPEG 8272 H – parátipo, MPEG 13011 – parátipo); *Curuçá, Marauá* (MPEG 7147); *Parauapebas, Serra dos Carajás, Serra Norte, área do Pojuca* (MPEG 1973); *Melgaço, Floresta Nacional de Caxiuãna, Estação Científica Ferreira Penna* (MPEG 20144 – holótipo, MPEG 20294 – parátipo); *Peixe Boi* (MPEG 1420 – parátipo); *Santarém, margem esquerda do Rio Tapajós*

(IBSP 59508 H, U – parátipo), *Curuatinga* (MCP 7904 H – parátipo, MCP 7912 U – parátipo); *Tucuruí* (IBSP 47877 – parátipo, IBSP 47938 – parátipo); *Visou, Bela Vista* (MPEG 3715, MPEG 5973 – parátipo, MPEG 7297, MPEG 7788, MPEG 10170, MPEG 14081, MPEG 15975, MPEG 17293, MPEG 17303).

Espécimes dos quais foram analisados apenas as ultra-estruturas das escamas dorsais

*Taeniophallus quadriocellatus*. BRASIL, PARÁ: *Melgaço, Floresta Nacional de Caxiuãna, Estação Científica Ferreira Penna* (MPEG 20054, MPEG 20217, MPEG 20230)

Tabela 1. Comparação do padrão de coloração entre as espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis*.

Caracteres	Espécies				
	<i>T. sp. nov.1</i>	<i>T. sp. nov.2</i>	<i>T. miolepis</i>	<i>T. occipitalis</i>	<i>T. quadriocellatus</i>
Ocelos occipitalis*	isolados ou não isolados	não isolados	não isolados	**isolados (raramente não isolados)	***isolados (raramente não isolados)
Ocelos no início do tronco	ausentes	Ausentes	ausentes	ausentes	presentes
Região mentoniana	imaculado ou com máculas	com máculas	imaculado ou com pontos pretos	com pontos pretos	imaculado ou com pontos pretos
Linha ântero-lateral do tronco	presente ou ausente	Presente	presente	ausente	presente
Linha clara do <i>canthus rostralis</i> e dorso da cabeça	não fusionada na porção posterior do parietal	fusionada na porção posterior do parietal	não fusionada na porção posterior do parietal	não fusionada na porção posterior do parietal	não fusionada na porção posterior do parietal
Manchas claras sobre o frontal	ausentes	Presentes	ausentes	ausentes	ausentes

\* Ocelos isolados da linha clara bordeada de preto que passa pelo *canthus rostralis* e dorso da cabeça.

\*\* De toda a amostra analisada, apenas um filhote (MCP 18374) apresenta a linha clara tocando o ocelo occipital.

\*\*\* Um indivíduo filhote (não analisado) apresenta a linha clara tocando o ocelo occipital (G. Maschio com. pess.).

Tabela 2. Resultado do teste de dimorfismo sexual nas espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis*. Abreviações: Ventral – VE, subcaudal – SC, comprimento rostro-cloacal – CRC e razão entre o comprimento da cauda e comprimento rostro-cloacal (comprimento relativo da cauda) – CCA/CRC.

Caracteres	Espécies				
	<i>T. sp. nov.1</i>	<i>T. sp. nov.2</i>	<i>T. miolepis</i>	<i>T. occipitalis</i>	<i>T. quadriocellatus</i>
VE	<b>F<sub>1,240</sub> = 117,08</b> <b>P &lt; 0,001</b>	F <sub>1,12</sub> = 0,45 P = 0,52	<b>F<sub>1,8</sub> = 7,29</b> <b>P &lt; 0,05</b>	F <sub>1,20</sub> = 0,86 P = 0,37	F <sub>1,32</sub> = 0,01 P = 0,91
SC	<b>F<sub>1,200</sub> = 116,47</b> <b>P &lt; 0,001</b>	<b>F<sub>1,9</sub> = 22,72</b> <b>P &lt; 0,05</b>	F <sub>1,8</sub> = 1,55 P = 0,25	<b>F<sub>1,17</sub> = 11,67</b> <b>P &lt; 0,05</b>	F <sub>1,29</sub> = 2,71 P = 0,11
CRC	<b>F<sub>1,208</sub> = 40,60</b> <b>P &lt; 0,001</b>	F <sub>1,10</sub> = 0,74 P = 0,41	F <sub>1,7</sub> = 0,01 P = 0,92	<b>F<sub>1,16</sub> = 15,76</b> <b>P &lt; 0,05</b>	F <sub>1,32</sub> = 1,32 P = 0,26
CCA/CRC	<b>F<sub>1,172</sub> = 138,04</b> <b>P &lt; 0,001</b>	F <sub>1,8</sub> = 1,36 P = 0,28	F <sub>1,6</sub> = 2,25 P = 0,18	<b>F<sub>1,14</sub> = 4,59</b> <b>P &lt; 0,05</b>	<b>F<sub>1,26</sub> = 5,90</b> <b>P &lt; 0,05</b>

Tabela 3. Sumário estatístico de alguns caracteres merísticos e morfométricos das espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis*, sendo apresentada a comparação entre as espécies para cada variável (teste de Tukey ou Mann-Whitney). O grau de significância entre espécies está indicado por \* = P < 0,05, \*\* = P < 0,001 e ns = diferença não significativa entre as espécies. Abreviações: Ventral – VE, subcaudal – SC, comprimento rostro-cloacal – CRC e razão entre o comprimento da cauda e comprimento rostro-cloacal (comprimento relativo da cauda) – CCA/CRC.

Caracteres	Espécies				
	<i>T. sp. nov.1</i>	<i>T. sp. nov.2</i>	<i>T. miolepis</i>	<i>T. occipitalis</i>	<i>T. quadriocellatus</i>
<b>MACHOS</b>					
<b>VE</b>					
n	111	7	4	11	21
Variação	168–190	177–194	173–181	158–172	171–192
Média ± DP	177,23 ± 4,50	187,29 ± 7,02	175,75 ± 3,77	174,45 ± 4,48	185,43 ± 4,97
P	<i>T. sp. nov.2**</i> , <i>occipitalis**</i> e <i>quadriocellatus**</i>	<i>T. sp. nov.1**</i> , <i>occipitalis**</i>	<i>T. sp. nov.2**</i> , <i>occipitalis**</i> e <i>quadriocellatus*</i>	<i>T. sp. nov.1**</i> , <i>T. sp. nov.2**</i> , <i>T. miolepis**</i> e <i>T. quadriocellatus**</i>	<i>T. sp. nov.1**</i> , <i>T. miolepis*</i> e <i>T. occipitalis**</i>
<b>SC</b>					
n	85	7	5	10	20
Variação	65–84	79–85	72–84	72–80	72–86
Média ± DP	75,34 ± 3,91	82,50 ± 2,27	77,40 ± 4,34	75,70 ± 2,37	78,90 ± 3,75
P	<i>T. sp. nov.2**</i> e <i>quadriocellatus*</i>	<i>T. sp. nov.1**</i> e <i>T. occipitalis*</i>	ns	<i>T. sp. nov.2*</i>	<i>T. sp. nov.1*</i>
<b>CRC*</b>					
n	92	7	3	11	22
Variação	212–429	235–354	350–394	241–321	298–423
Média ± DP	320,12 ± 45,57	308,78 ± 51,64	366,63 ± 23,80	283,69 ± 22,37	352,90 ± 30,01
P	<i>T. occipitalis*</i> e <i>T. quadriocellatus*</i>	<i>T. miolepis*</i> e <i>T. quadriocellatus*</i>	<i>T. sp. nov.2*</i> e <i>T. occipitalis*</i>	<i>T. sp. nov.1*</i> , <i>T. miolepis*</i> e <i>T. quadriocellatus**</i>	<i>T. sp. nov.1*</i> , <i>T. sp. nov.2*</i> e <i>T. occipitalis**</i>

... continua

continuação

<b>CCA/CRC*</b>					
n	69	5	3	10	18
Variação	0,31–0,43	0,31–0,38	0,33–0,40	0,36–0,44	0,33–0,41
Média ± DP	0,36 ± 0,02	0,35 ± 0,03	0,37 ± 0,04	0,40 ± 0,03	0,37 ± 0,02
P	<i>T. occipitalis**</i>	<i>T. occipitalis*</i>	ns	<i>T. sp. nov.1** e T. sp. nov.2*</i>	ns
<b>FÊMEAS</b>					
<b>VE</b>					
n	131	7	7	11	13
Variação	171–197	182–195	173–194	160–170	178–191
Média ± DP	182,79 ± 4,74	189,14 ± 4,22	187,83 ± 7,49	175,91 ± 2,77	185,72 ± 4,75
P	<i>T. sp. nov.2* e T. occipitalis**</i>	<i>T. sp. nov.1* e T. occipitalis**</i>	<i>T. occipitalis**</i>	<i>T. sp. nov.1** e T. sp. nov.2** e T. miolepis** e T. quadriocellatus**</i>	<i>T. occipitalis**</i>
<b>SC</b>					
n	117	5	5	9	11
Variação	55–80	67–77	68–79	63–80	72–84
Média ± DP	79,03 ± 4,24	73,00 ± 4,24	74,00 ± 4,30	70,00 ± 4,77	77,55 ± 3,91
P	<i>T. quadriocellatus**</i>	ns	ns	<i>T. quadriocellatus**</i>	<i>T. sp. nov.1** e T. occipitalis**</i>
<b>CRC*</b>					
n	118	5	6	7	12
Variação	274–510	293–369	319–451	307–341	285–408
Média ± DP	360,93 ± 46,42	331,53 ± 33,57	363,39 ± 50,01	320,47 ± 12,07	339,69 ± 35,42
P	<i>T. occipitalis*</i>	ns	<i>T. occipitalis*</i>	<i>T. sp. nov.1* e T. miolepis*</i>	ns
<b>CCA/CRC*</b>					
n	105	5	5	6	10
Variação	0,25–0,38	0,30–0,39	0,32–0,36	0,31–0,42	0,31–0,40
Média ± DP	0,32 ± 0,02	0,33 ± 0,04	0,34 ± 0,02	0,36 ± 0,04	0,35 ± 0,02
P	<i>T. occipitalis** e T. quadriocellatus*</i>	ns	ns	<i>T. sp. nov.1**</i>	<i>T. sp. nov.1*</i>

As comparações do CRC entre as espécies em ambos os sexos foram realizadas com o teste não paramétrico Mann-Whitney.

\* Apenas indivíduos maduros (ver Material e Métodos).

Tabela 4. Variáveis significantes utilizadas na Análise Discriminante. Abreviações: comprimento da cauda – CCA, comprimento da cabeça – CCB, largura posterior da cabeça medida na posição posterior aos olhos – LPCB, largura anterior da cabeça medida na posição das narinas – LACB, altura posterior da cabeça medida na posição posterior aos olhos – APCB, comprimento do focinho – CFO, comprimento da órbita ocular considerando o eixo horizontal – CO, comprimento do escudo frontal – CFR, comprimento do escudo mental anterior – CMA, comprimento do escudo mental posterior – CMP, comprimento do escudo parietal – CPA, comprimento do escudo loreal – CLO, altura do escudo loreal – ALO, largura do escudo rostral – LRO e altura do escudo rostral – ARO.

Machos <sup>a</sup>	Lambda de Wilks	Lambda Parcial	F <sub>4,59</sub>	P
CLO	0,143	0,617	9,145	0,000
ALO	0,134	0,660	7,590	0,000
CMP	0,102	0,870	2,213	0,078
ARO	0,114	0,776	4,248	0,004
LRO	0,122	0,724	5,635	0,001
LACB	0,102	0,870	2,204	0,080
CFR	0,110	0,801	3,658	0,010
CPA	0,102	0,870	2,210	0,079
CMA	0,099	0,895	1,728	0,156
CCA	0,096	0,924	1,216	0,314
CFO	0,100	0,887	1,885	0,125
CCB	0,098	0,907	1,518	0,209
APCB	0,097	0,914	1,385	0,250
Fêmeas <sup>b</sup>	Lambda de Wilks	Lambda Parcial	F <sub>4,83</sub>	P
LACB	0,147	0,866	3,208	0,017
CMA	0,178	0,713	8,359	0,000
LPCB	0,176	0,720	8,085	0,000
CLO	0,155	0,817	4,662	0,002
HLO	0,150	0,844	3,848	0,006
HRO	0,148	0,856	3,478	0,011
CMP	0,138	0,919	1,832	0,130

... continua

continuação

CCA	0,153	0,828	4,301	0,003
CCB	0,147	0,864	3,269	0,015
CPA	0,140	0,904	2,197	0,076
CO	0,135	0,942	1,277	0,286

<sup>a</sup> Lambda de Wilks: 0,08846; F (52, 230) = 3,8603; P < 0,0000.

<sup>b</sup> Lambda de Wilks: 0,12689; F (44, 319) = 5,194; P < 0,0000.

Tabela 5. Resultado da Análise Discriminante para as espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis*. Abreviações: comprimento da cauda – CCA, comprimento da cabeça – CCB, largura posterior da cabeça medida na posição posterior aos olhos – LPCB, largura anterior da cabeça medida na posição das narinas – LACB, altura posterior da cabeça medida na posição posterior aos olhos – APCB, comprimento do focinho – CFO, comprimento da órbita ocular considerando o eixo horizontal – CO, comprimento do escudo frontal – CFR, comprimento do escudo mental anterior – CMA, comprimento do escudo mental posterior – CMP, comprimento do escudo parietal – CPA, comprimento do escudo loreal – CLO, altura do escudo loreal – ALO, largura do escudo rostral – LRO e altura do escudo rostral – ARO.

Espécies	Médias dos coeficientes canônicos				
	Machos		Fêmeas		
	Função 1	Função 2	Função 1	Função 2	
<i>T. sp. nov.1</i>	-1,018	0,207	0,700	0,087	
<i>T. sp. nov.2</i>	-0,173	-2,897	-1,840	1,161	
<i>T. miolepis</i>	1,831	-0,221	-2,689	-2,019	
<i>T. occipitalis</i>	2,202	0,513	-1,011	-1,677	
<i>T. quadriocellatus</i>	4,329	0,074	-5,356	0,823	
Coeficientes canônicos padronizados					
Caracteres	Machos		Fêmeas		
	Função 1	Função 2	Caracteres	Função 1	Função 2
CLO	-0,980	0,587	LACB	-0,466	-0,239
HLO	1,079	0,262	CMA	0,687	-0,528

... continua

continuação

CMP	0,953	0,226	LPCB	-0,739	0,409
ARO	-0,326	-1,123	CLO	0,477	0,063
LRO	0,935	-0,785	ALO	-0,316	-0,503
LACB	0,123	1,350	ARO	0,279	-0,326
CFR	-2,179	-0,771	CMP	0,101	-0,413
CPA	1,396	-0,218	CCA	-0,583	-0,111
CMA	-0,469	0,576	CCB	0,575	0,155
CCA	0,247	-2,024	CPA	-0,317	-0,043
CFO	-1,676	0,507	CO	0,091	0,147
CCB	1,489	3,476			
APCB	0,033	-1,415			
Auto-valor	3,670	0,648	Auto-valor	2,779	0,435
Proporção cumulativa	0,773	0,910	Proporção cumulativa	0,766	0,886

## FIGURAS

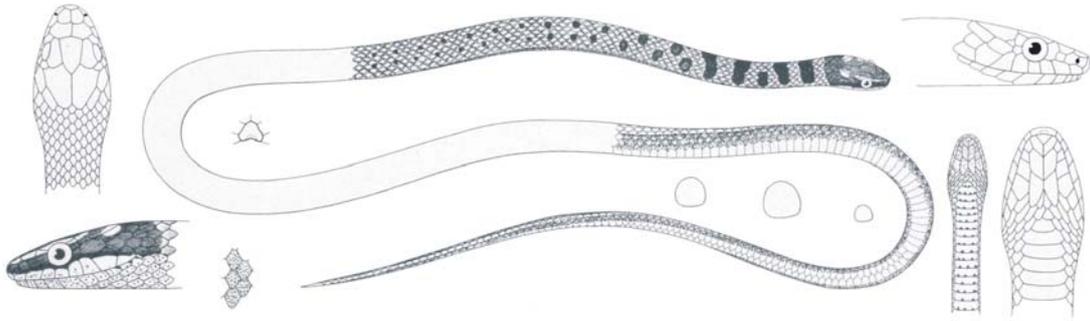


Figura 1. *Enicognathus occipitalis* (sintipo, ZMH 04423). Ilustração retirada de Jan & Sordelli (1877).

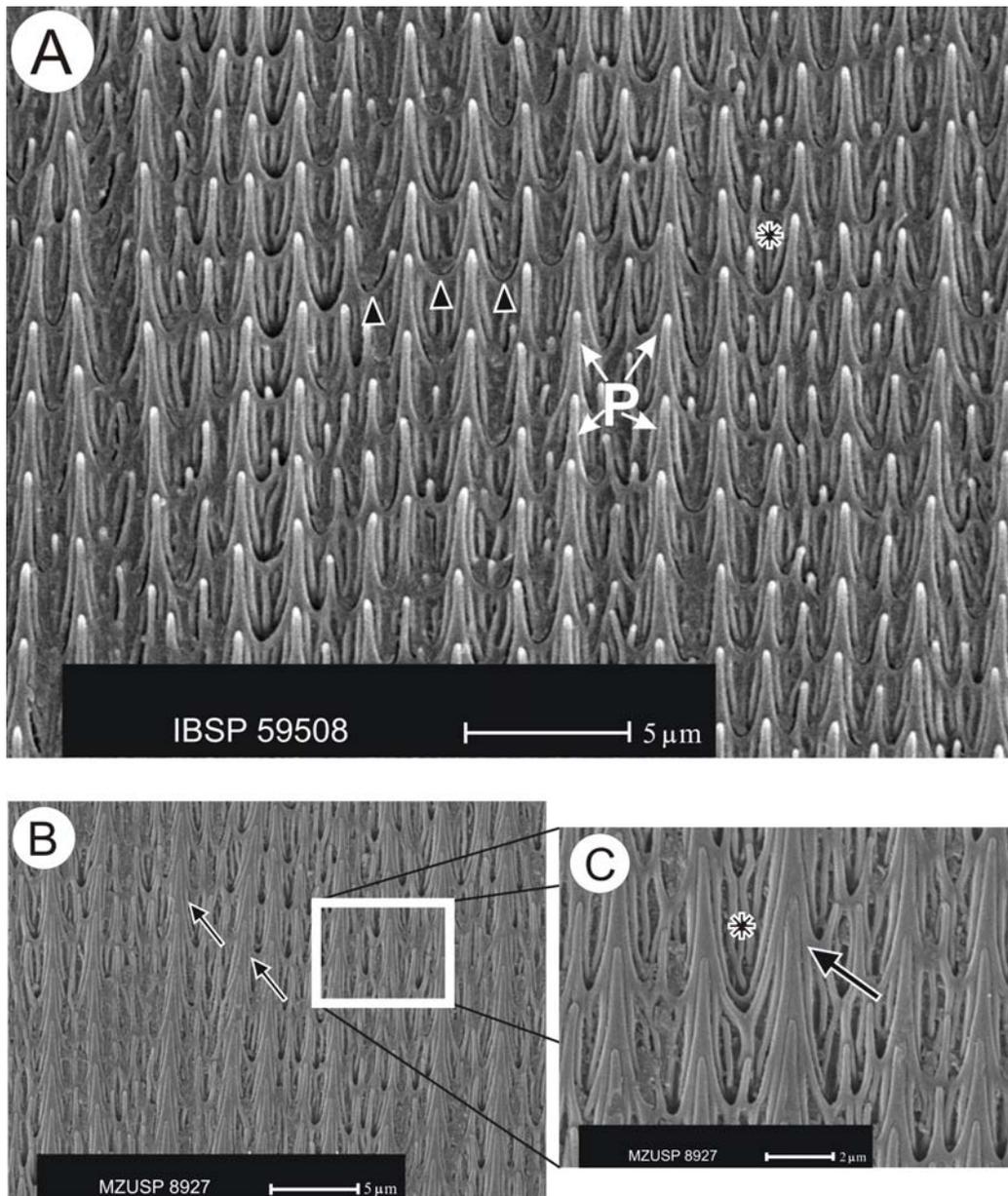


Figura 2. Região medial da escama dorsal do meio do corpo de (A) *Taeniophallus quadriocellatus* e (B e C) *T. occipitalis* mostrando as ultra-estruturas consideradas nesse trabalho. A letra “P” indica as projeções espiniformes; ponta dos triângulos aponta o alinhamento das projeções espiniformes formando linhas transversais; asterisco indica o substrato da escama; e setas pretas indicam as linhas longitudinais formadas pelas projeções espiniformes. As fotos A e B estão em 8.000 vezes de aumento e C está em 18.000 vezes.

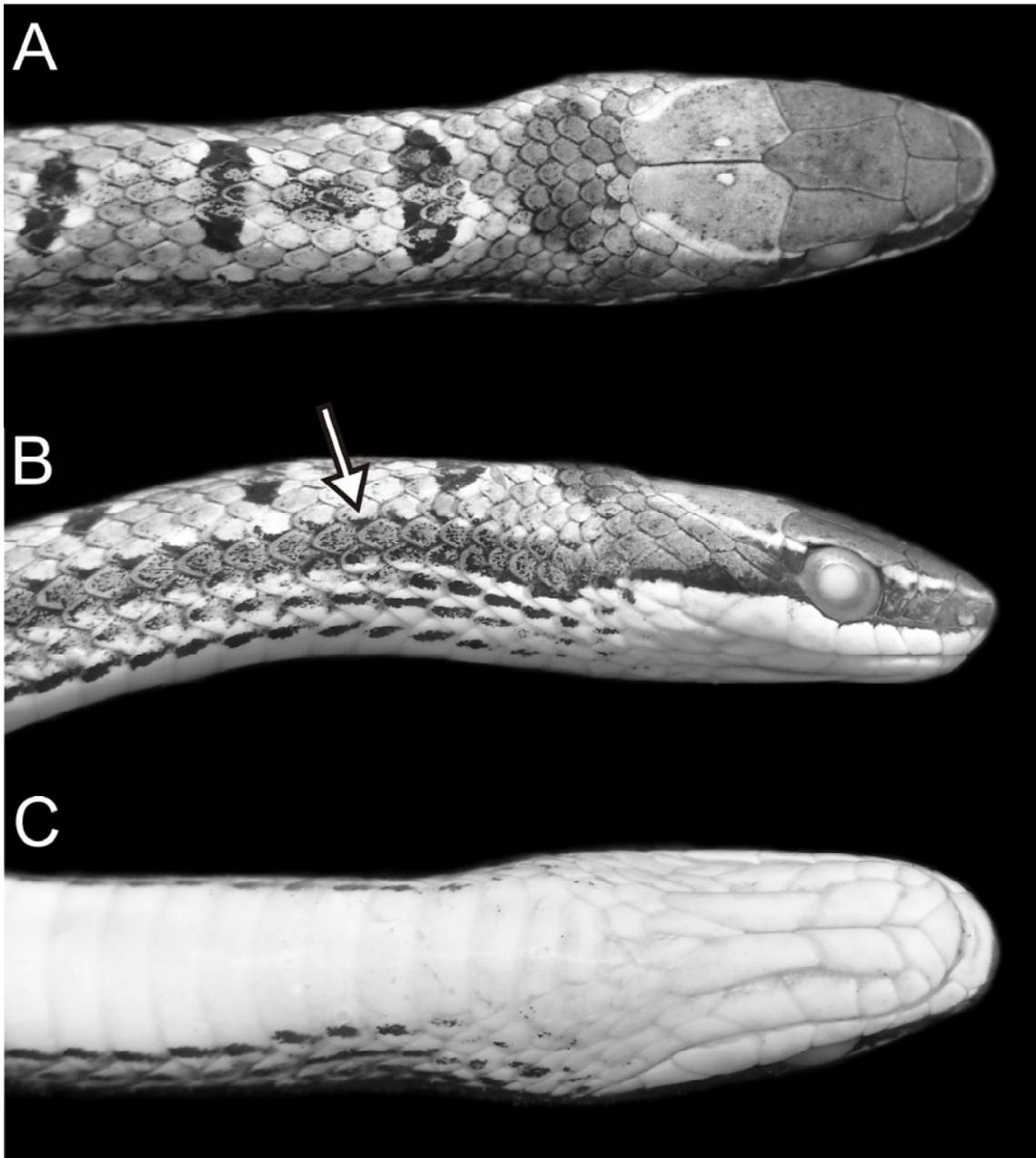


Figura 3. *Taeniophallus* sp. nov.1 (holótipo, MCP 11393; CRC 324 mm; CCA 109 mm). Vista (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça. Seta branca indica a linha ântero-lateral do tronco.

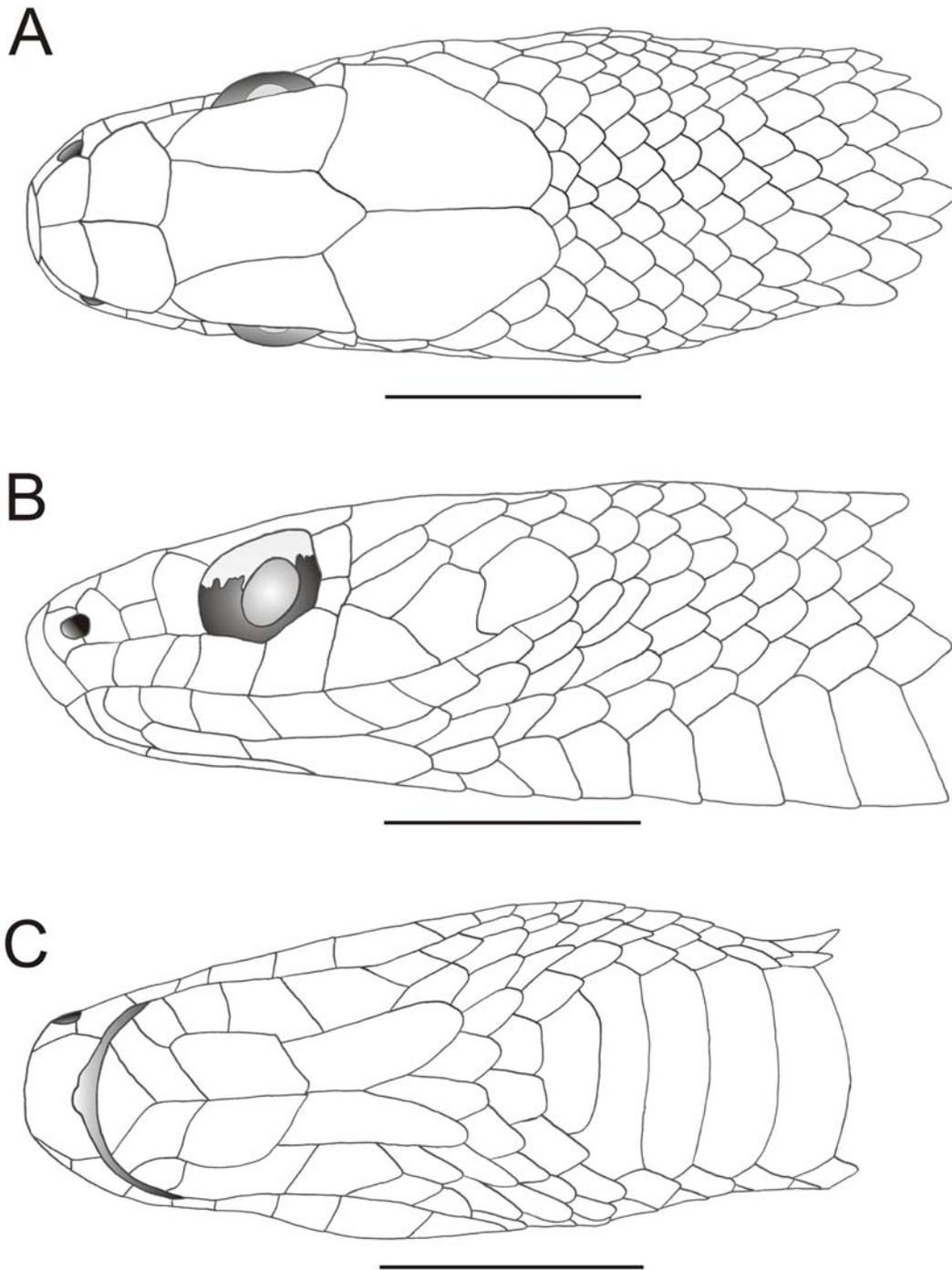


Figura 4. *Taeniophallus* sp. nov.1 (holótipo, MCP 11393). Desenho da cabeça em vista (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral. Escala = 5 mm.



Figura 5. Holótipo de *Taeniophallus* sp. nov.1 em vida (MCP 11393; CRC 324 mm; CCA 109 mm). Vista geral (A) dorsal e (B) ventral. Foto de J.G. Frota.

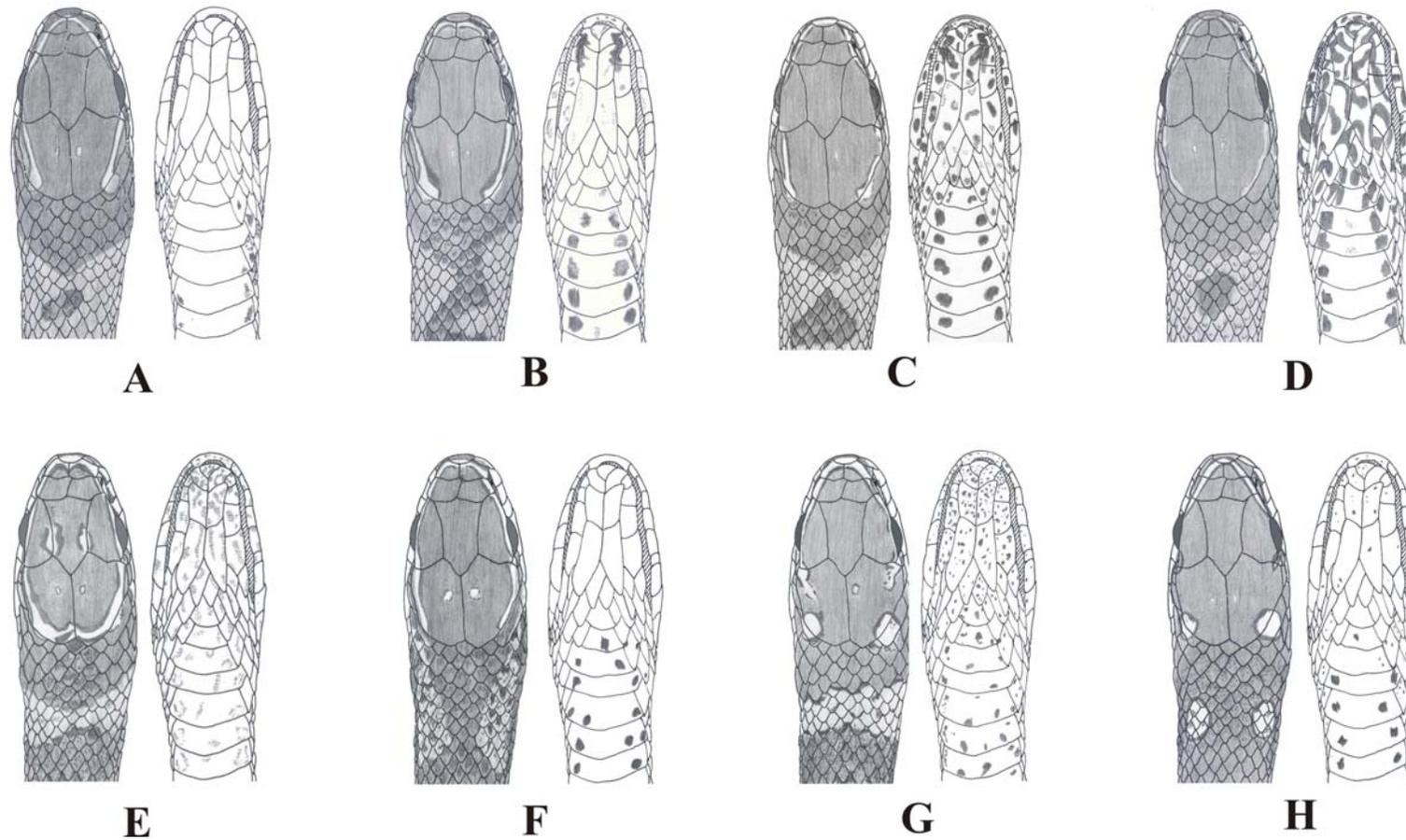


Figura 6. Representação esquemática do padrão de coloração da cabeça e região nucal das espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis*. (A–D) *Taeniophallus* sp. nov.1 (MCP 4719, CHUNB 33450, CHUNB 41303, MCP 8708), (E) *Taeniophallus* sp. nov.2 (FML 01998), (F) *T. miolepis* (IBSP 47374), (G) *T. occipitalis* (MCN 5537) e (H) *T. quadriocellatus* (MPEG 1420).

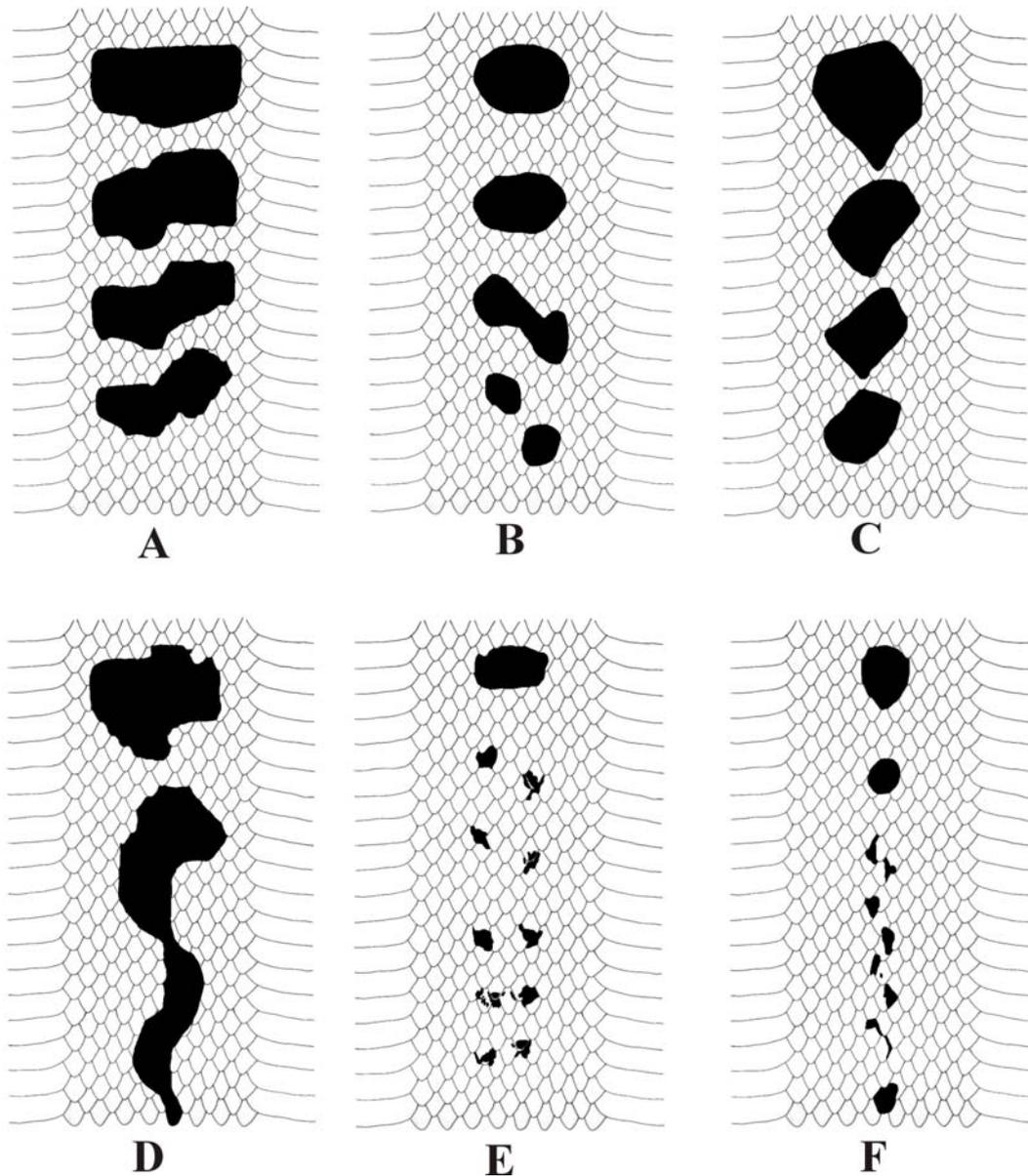


Figure 7. Representação esquemática dos principais padrões de manchas e/ou pintas dorsais (primeiras manchas e/ou pintas do dorso) em *Taeniophallus* sp. nov.1. (A) LAPH/UEFS 881, Lençóis, Bahia; (B) IBSP 30504, Barão dos Cocais, Minas Gerais; (C) IBSP 17348, Ibaté, São Paulo; (D) IBSP 27879, Agudos, São Paulo; (E) IBSP 1793, Pelotas, Rio Grande do Sul; e (F) MCP 7581, Arroio Teixeira, Rio Grande do Sul.

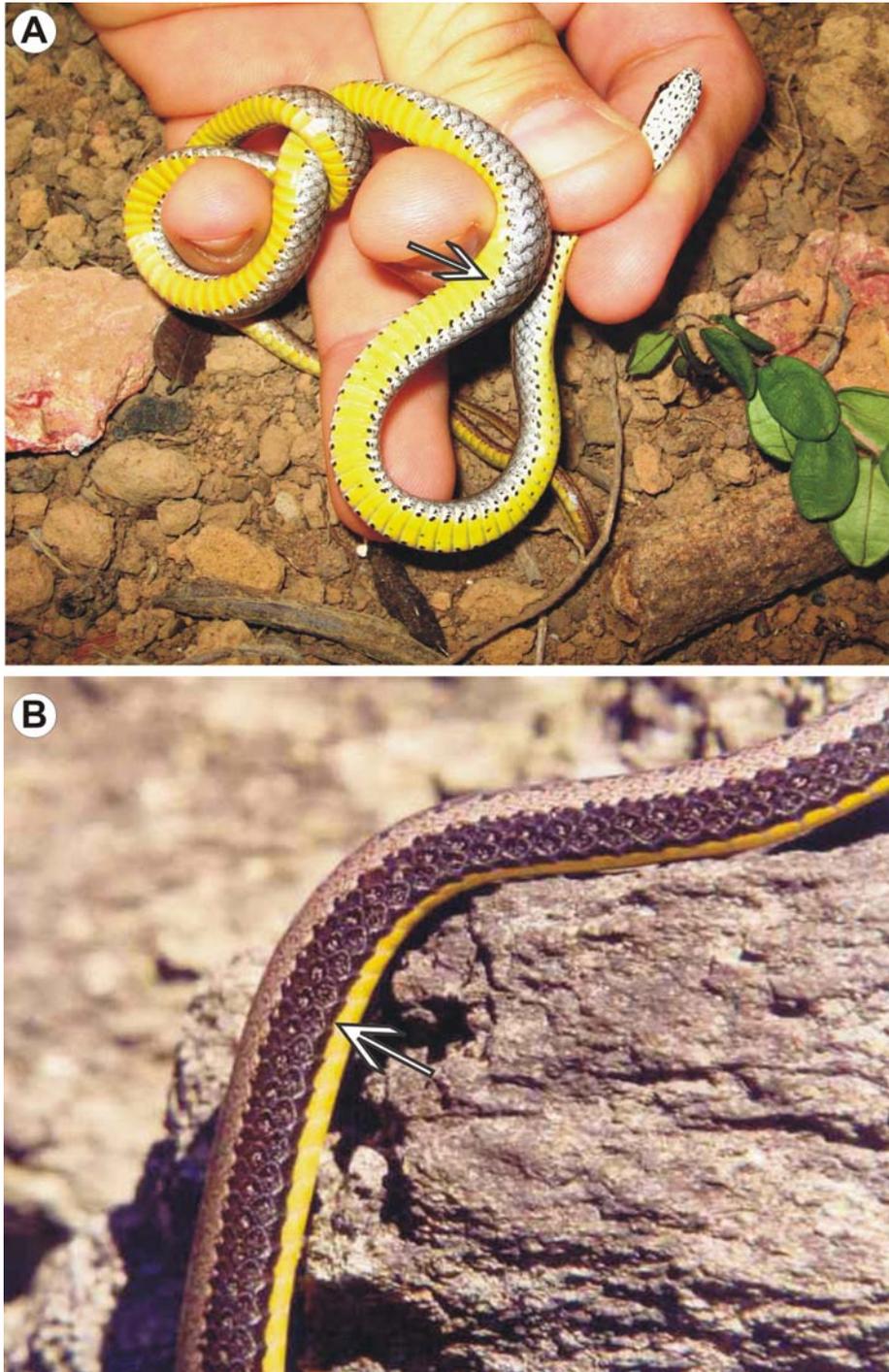


Figura 8. Variação no padrão de coloração da região lateral das escamas ventrais em *Taeniophallus* sp. nov.1 (seta branca), mostrando a (A) coloração látero-dorsal do tronco invadindo as escamas ventrais e pontos pretos conspícuos em um espécime de Minas Gerais (Foto de M. Freitas) e (B) borda das escamas ventrais com uma linha preta em um espécime do Rio Grande do Sul (Foto de R.L. Balestrin).

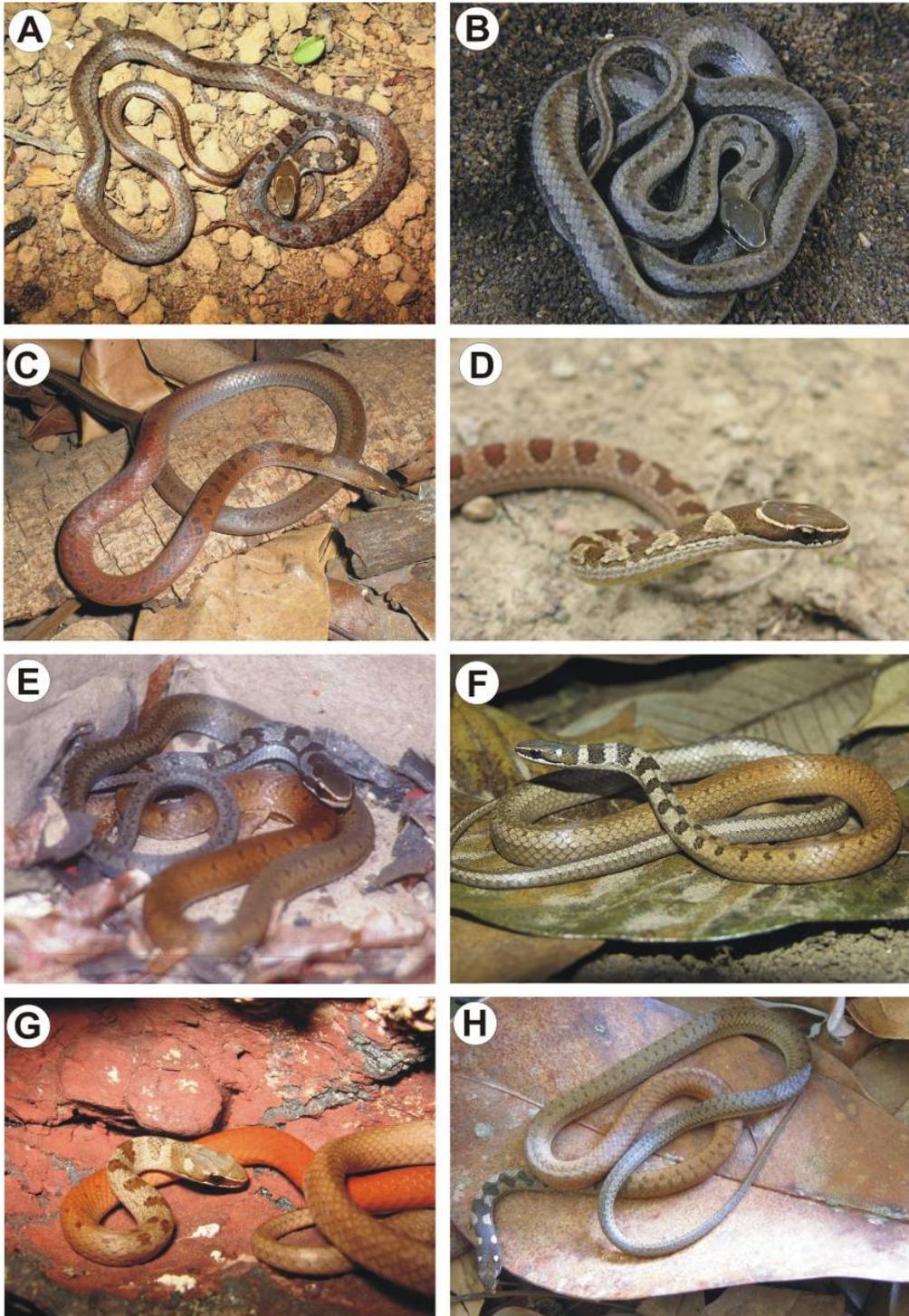


Figura 9. Espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis* em vida. (A–C) *Taeniophallus* sp. nov.1, (D) *Taeniophallus* sp. nov.2, (E) *T. miolepis*, (F e G) *T. occipitalis* e (H) *T. quadriocellatus*. Crédito das fotos: M. A. Freitas (A e G), J. Bernardo-Silva (B), W. Vaz-Silva (C), M. Jansen (D), M. Di-Bernardo (E), D. Loebmann (F) e G. Maschio (H).

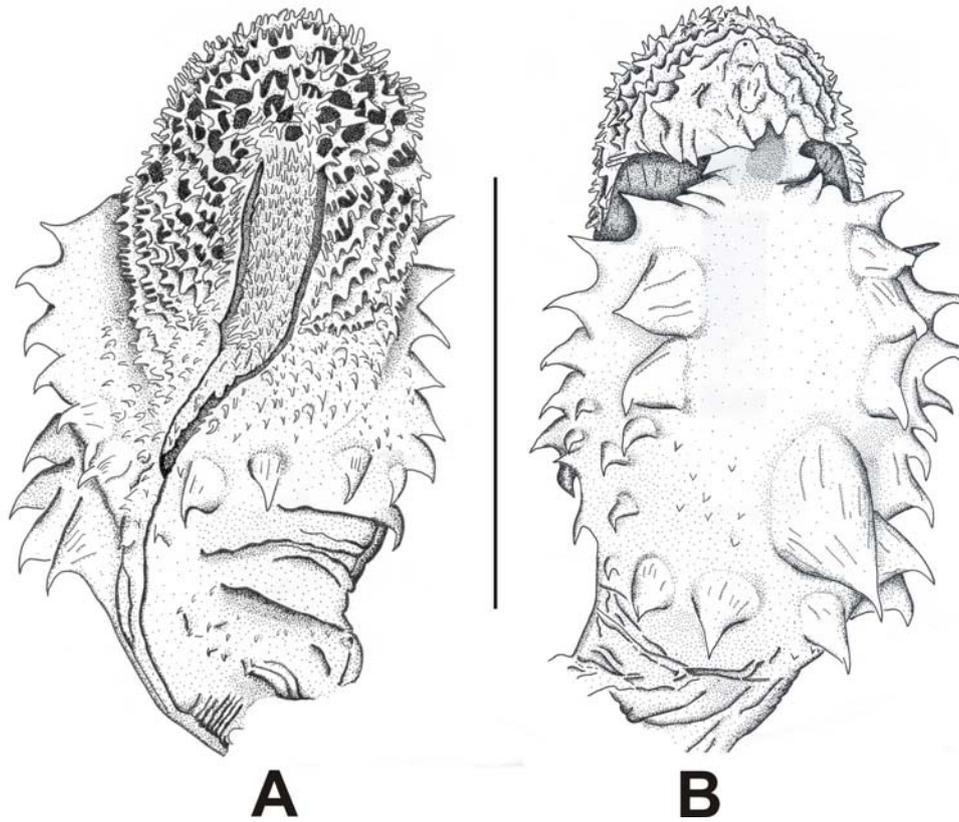


Figura 10. Face (A) sulcada e (B) não sulcada do hemipênis de *Taeniophallus* sp. nov.1 (IBSP 48945). Escala = 5 mm.

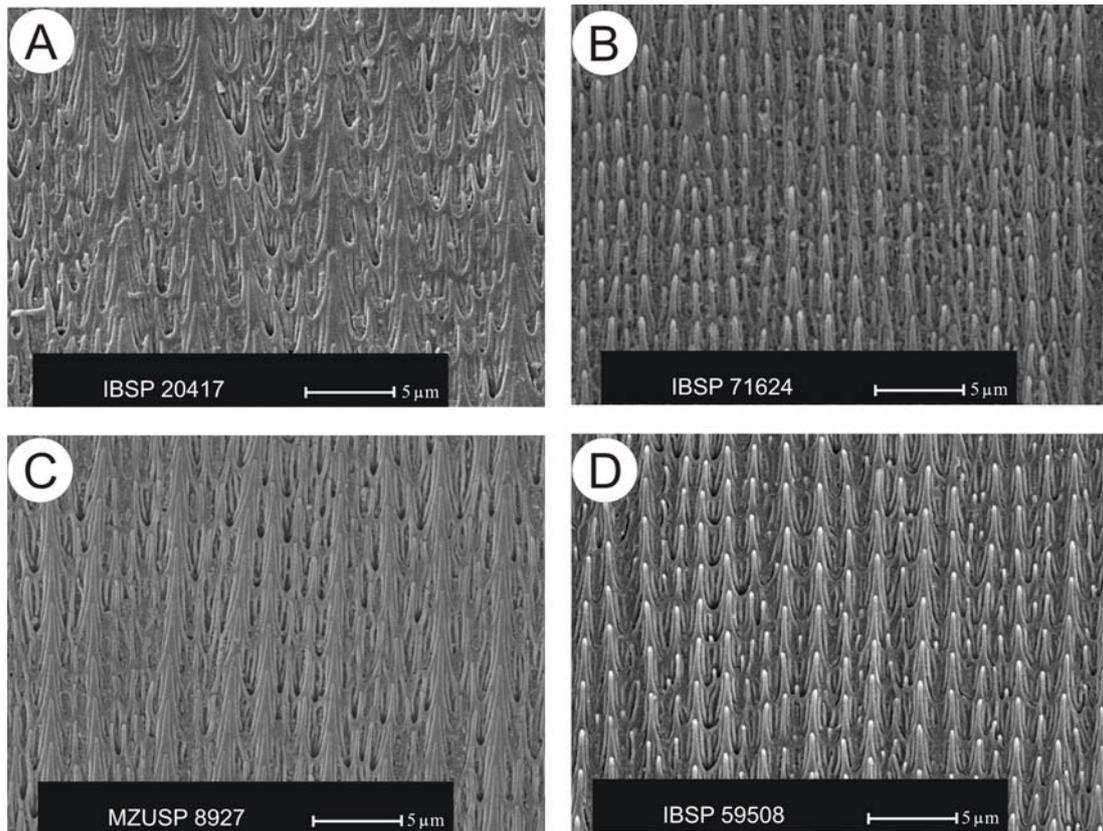


Figura 11. Região medial da escama dorsal do meio do corpo das espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis*. (A) *Taeniophallus* sp. nov.1, (B) *T. miolepis*, (C) *T. occipitalis* e (D) *T. quadriocellatus*. Todas as fotos estão em 8.000 vezes de aumento.

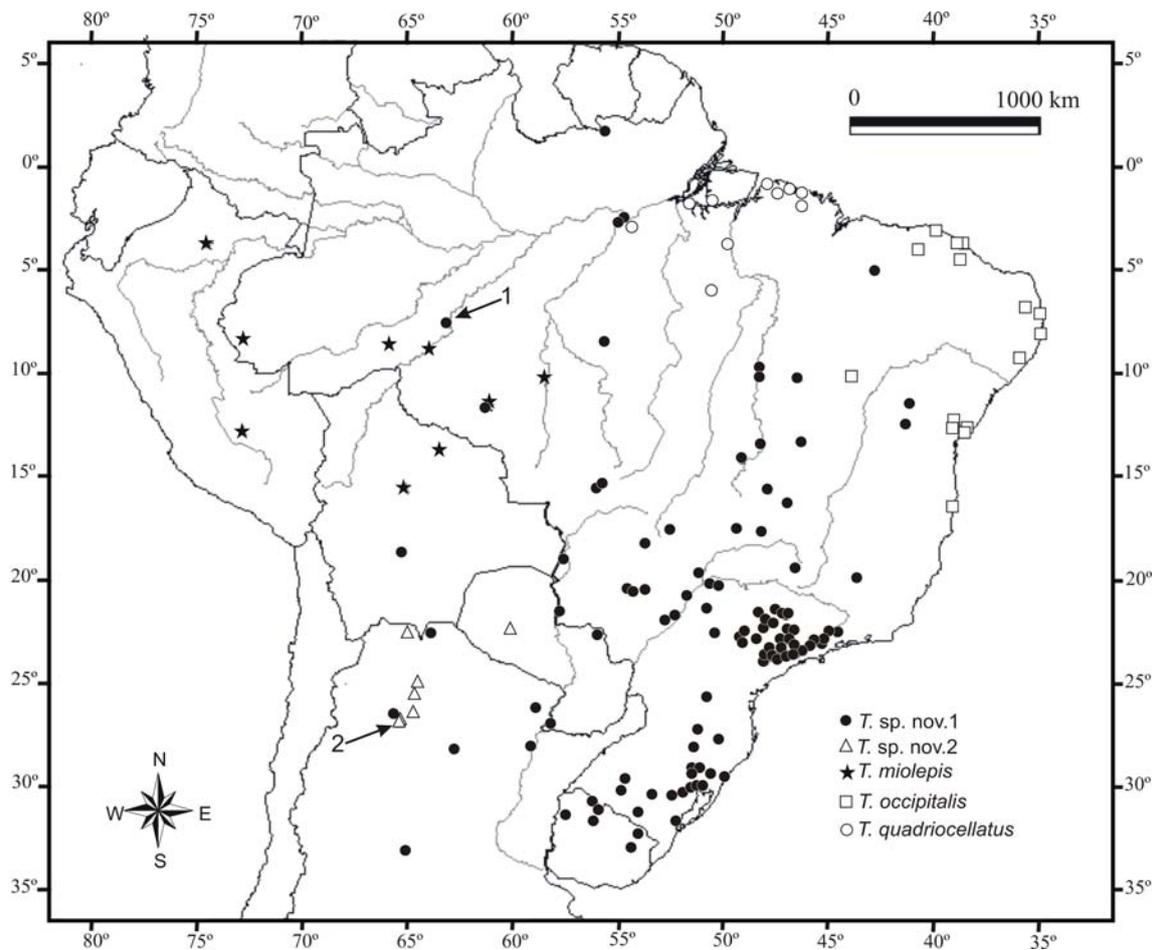


Figure 12. Distribuição geográfica das espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis* baseada nos espécimes analisados (ver Apêndice 1). Símbolos podem representar mais de uma localidade. Setas pretas indicam simpatria entre (1) *Taeniophallus* sp. nov.1 e *T. quadriocellatus* e (2) *Taeniophallus* sp. nov.2 e *Taeniophallus* sp. nov.1.

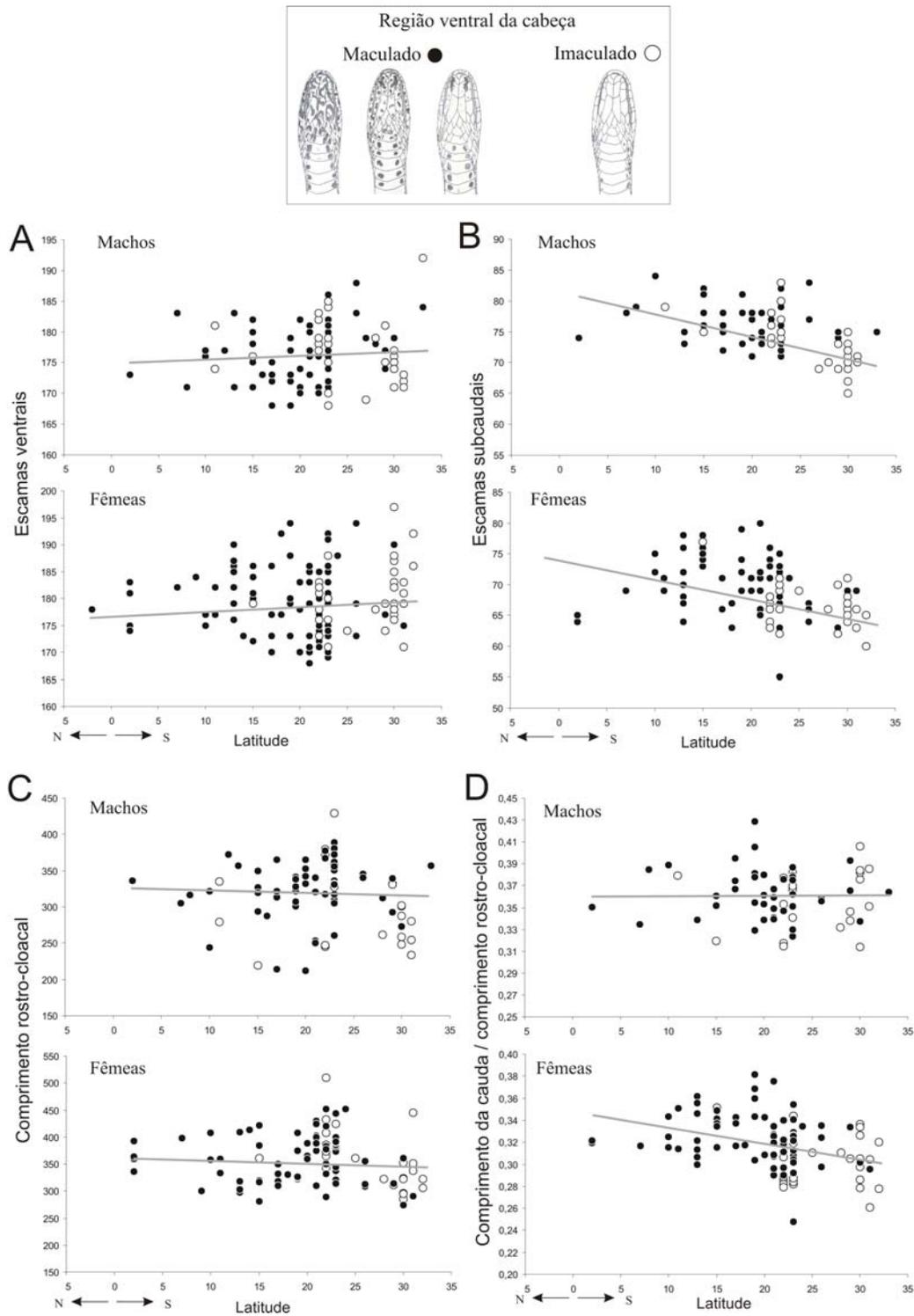


Figura 13. Regressão entre o número de (A) ventral, (B) subcaudal, (C) comprimento rostro-cloacal e (D) comprimento da cauda / comprimento rostro-cloacal e a latitude em graus em *Taeniophallus* sp. nov.1.

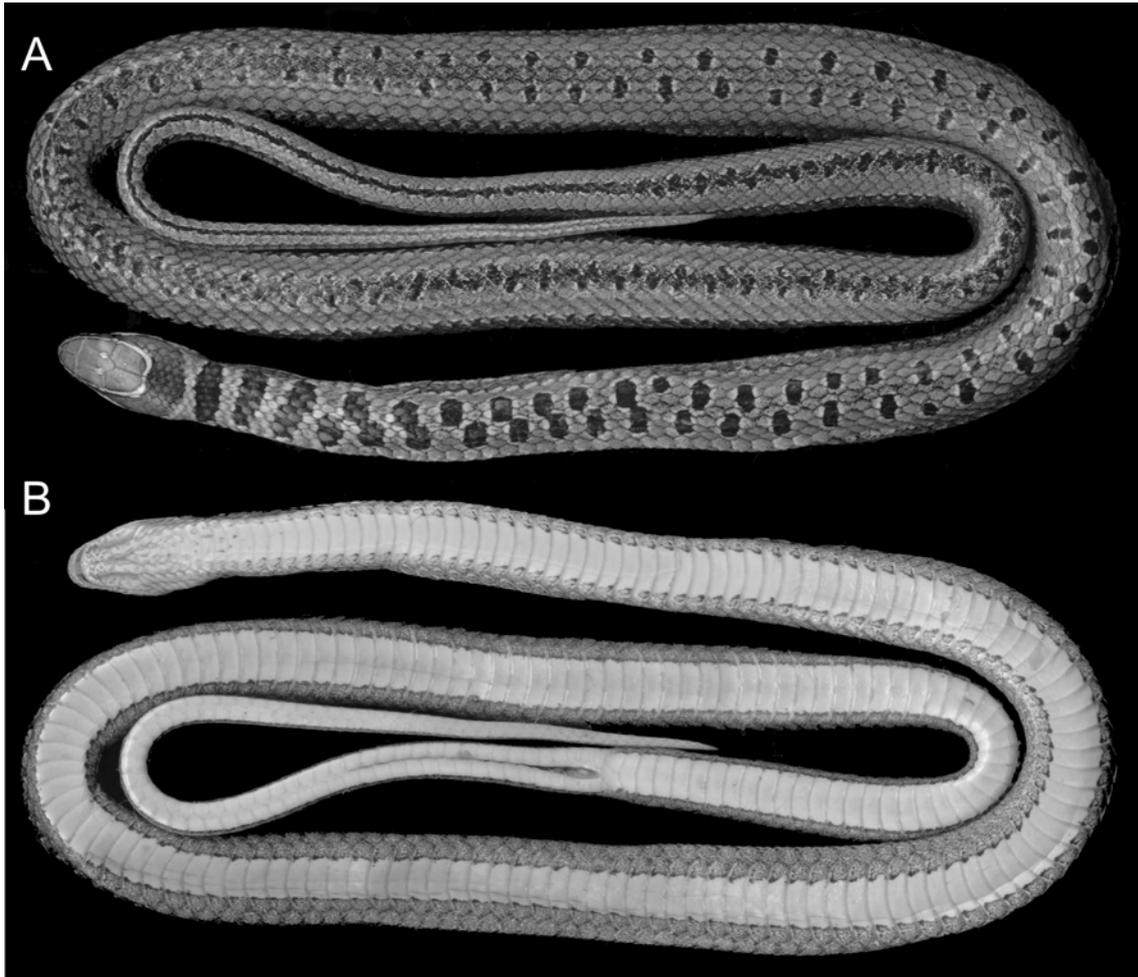


Figura 14. *Taeniophallus* sp. nov.2 (holótipo, FML 01998; CRC 379 mm; CCA 112 mm). Vista geral do (A) dorso e (B) ventre.

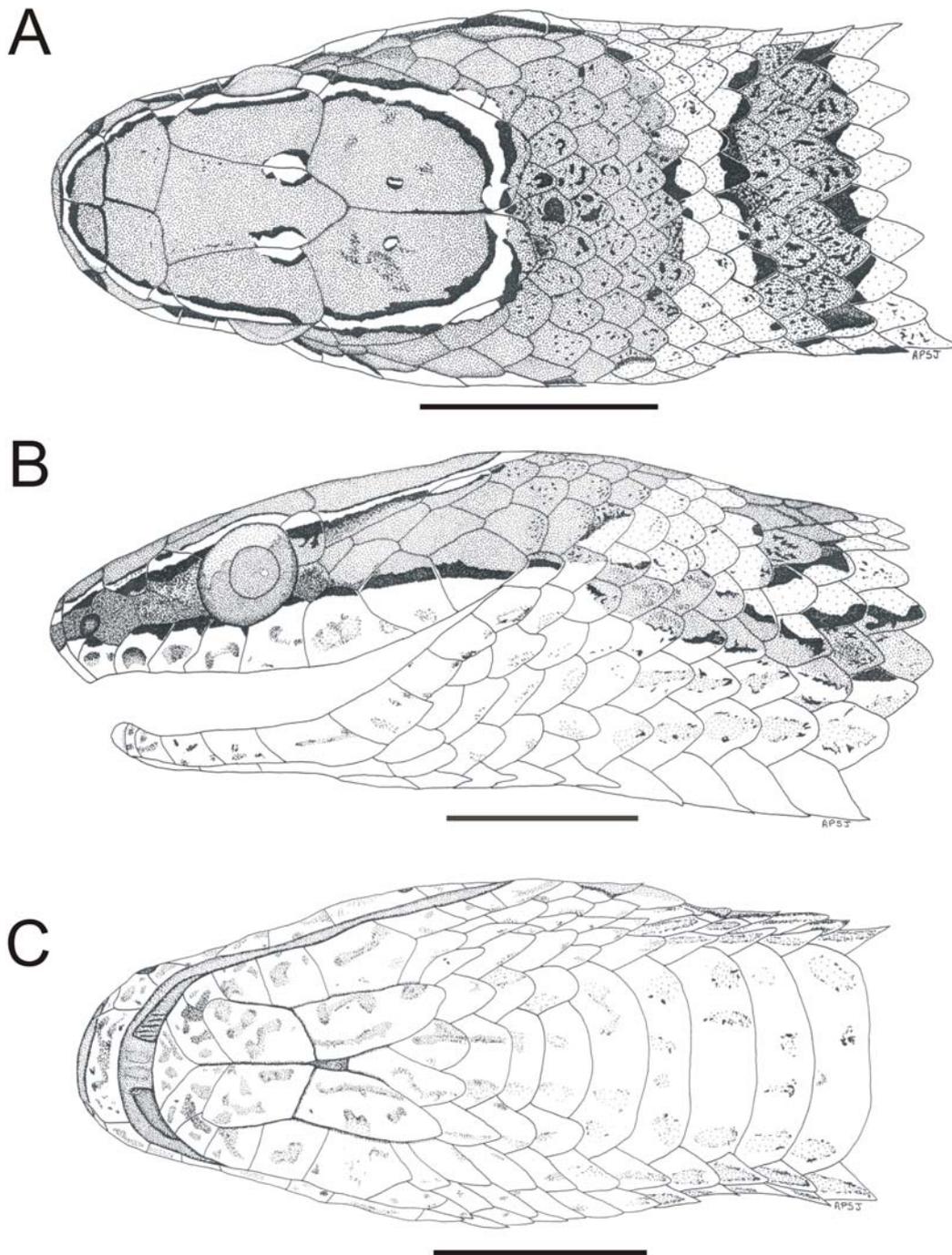


Figura 15. *Taeniophallus* sp. nov.2 (holótipo, FML 01998). Vista (A) dorsal, (B) lateral e (C) ventral da cabeça. Escala = 5 mm.



Figura 16. *Taeniophallus miolepis* (neótipo, MZUSP 11324; CRC 325 mm; CCA 115 mm). Vista (A) lateral e (B) ventral da cabeça.

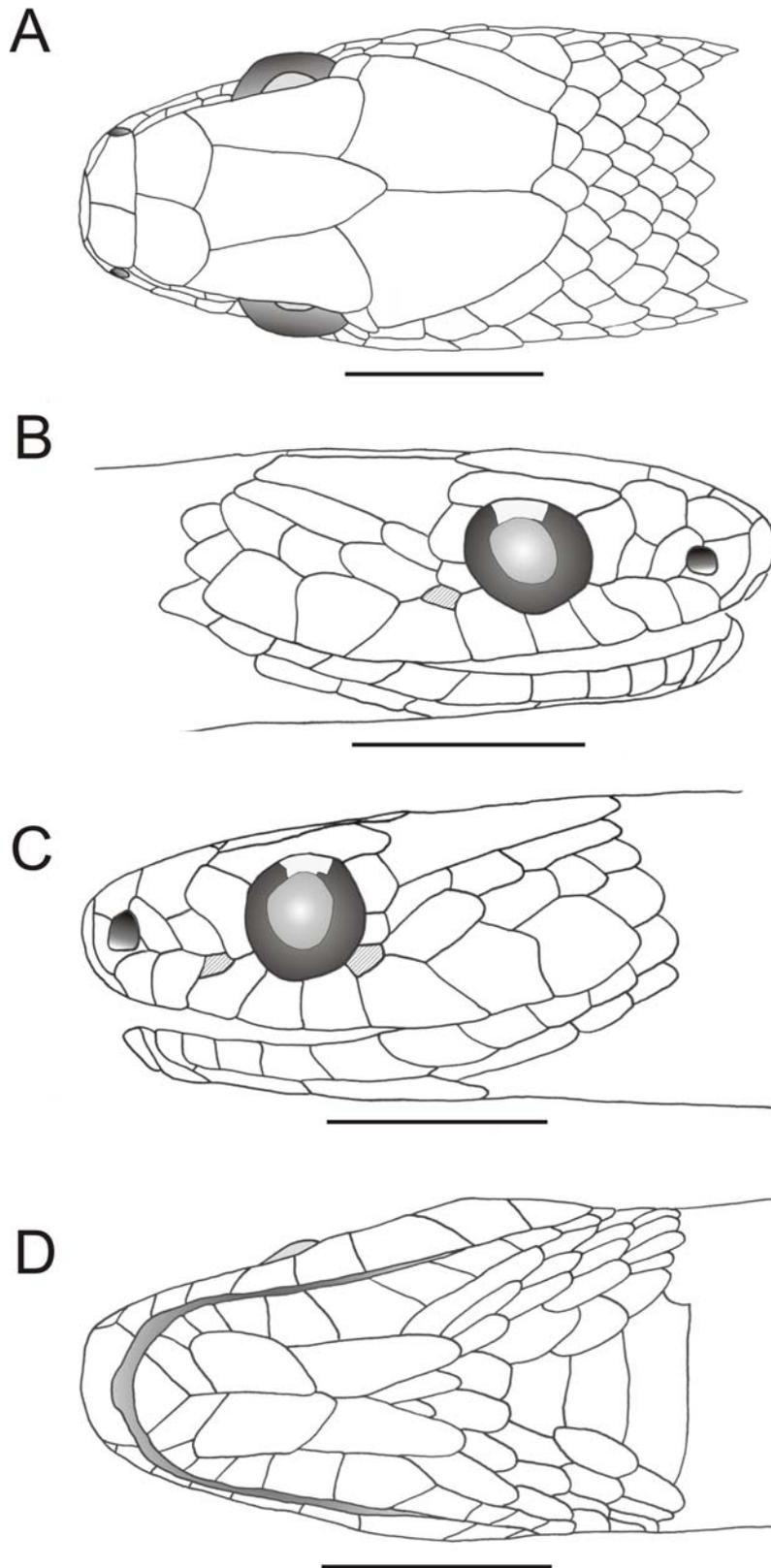


Figura 17. *Taeniophallus miolepis* (neótipo, MZUSP 11324). Vista (A) dorsal, (B e C) lateral e (D) ventral da cabeça. Note a presença de ázigos nos escudos supralabiaais (achurado). Escala = 5 mm.



Figura 18. Face (A) sulcada e (B) não sulcada do hemipênis de *Taeniophallus miolepis* (IBSP 47374). Note a presença de papilas (seta preta) na área nua da face não sulcada.

Escala = 5 mm.

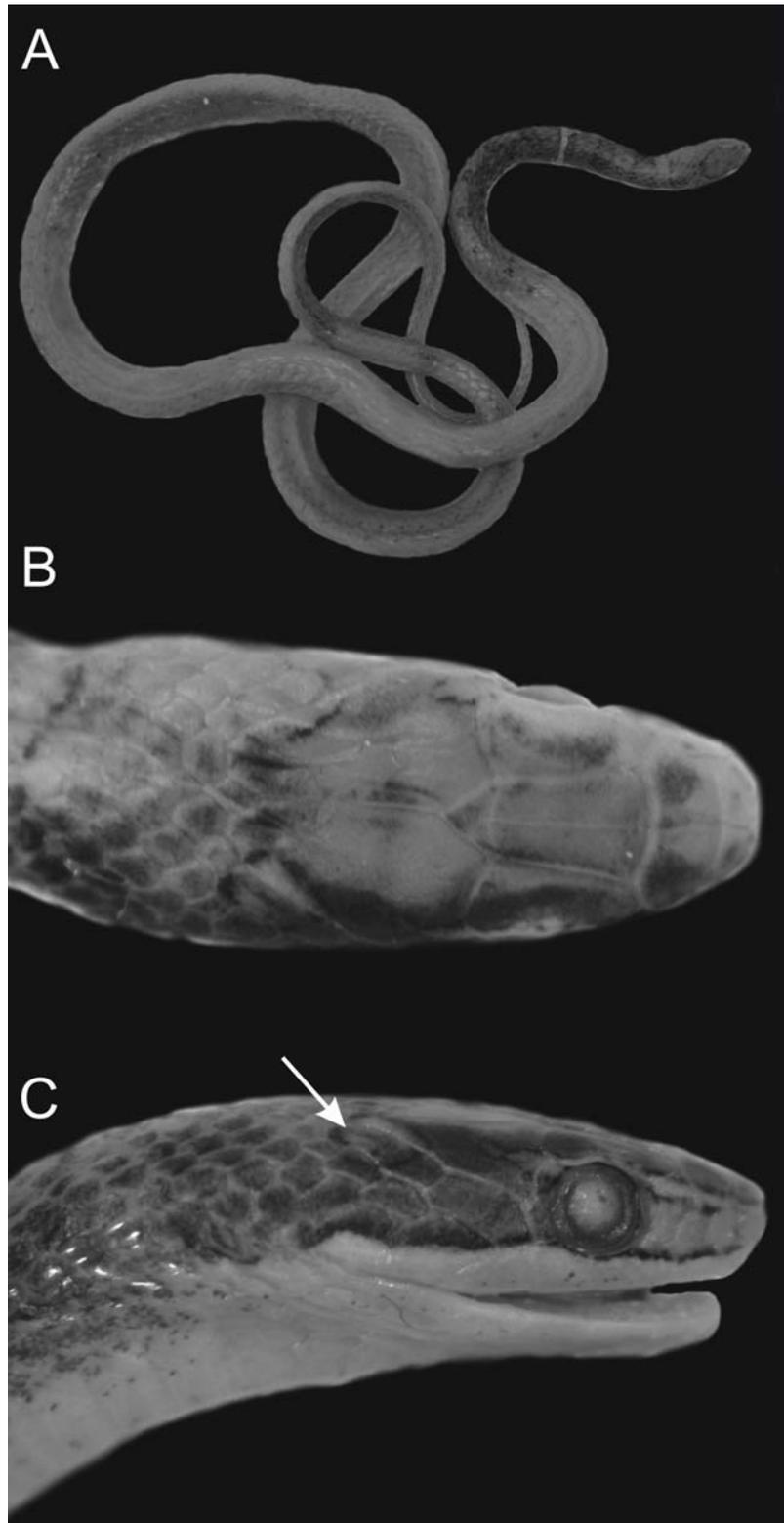


Figura 19. *Taeniophallus occipitalis* (lectótipo, MHNG 179.42). (A) Vista geral do dorso e vista (B) dorsal e (C) lateral da cabeça (Fotos de A. Schmitz). Note a presença do ocelo claro na região occipital (seta branca), um dos caracteres diagnósticos da espécie.

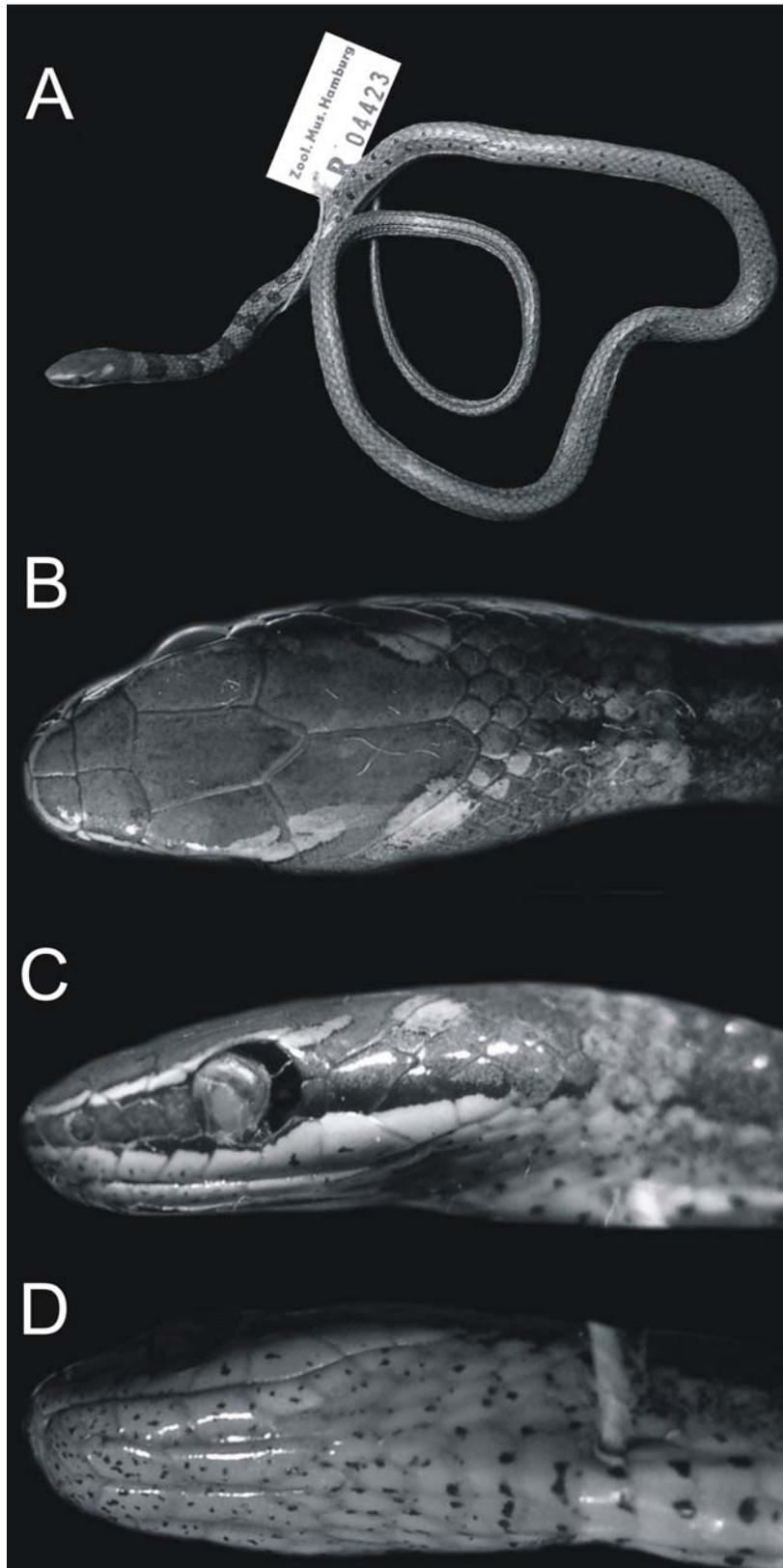


Figura 20. *Taeniophallus occipitalis* (paralectótipo, ZMH 04423; CRC 275 mm; CCA 107 mm). (A) Vista geral do dorso e vista (B) dorsal, (C) lateral e (D) ventral da cabeça (Fotos de J. Hallermann).

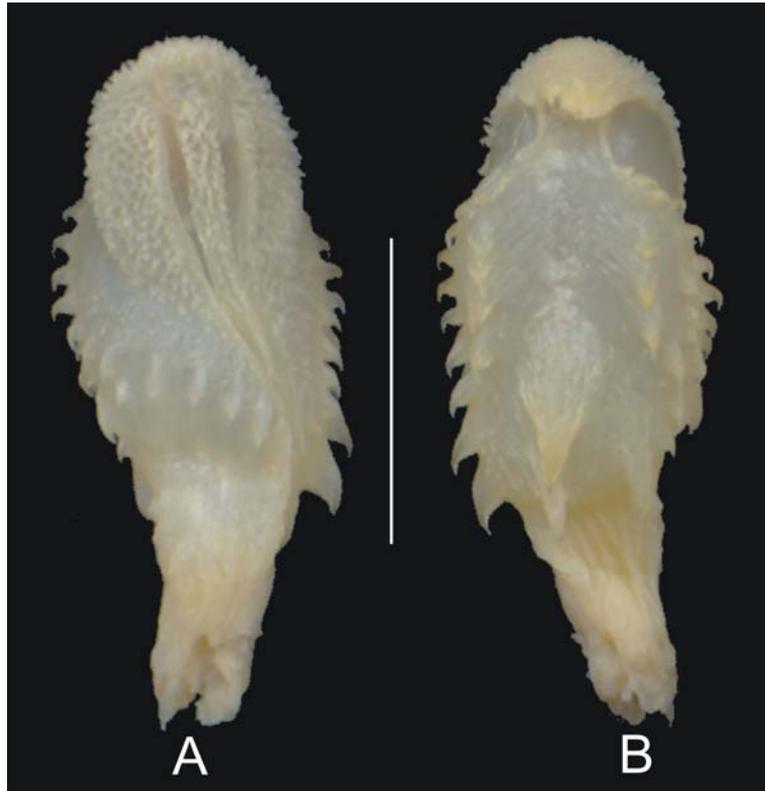


Figura 21. Face (A) sulcada e (B) não sulcada do hemipênis de *Taeniophallus occipitalis* (LAPH/UEFS 258). Escala = 5 mm.

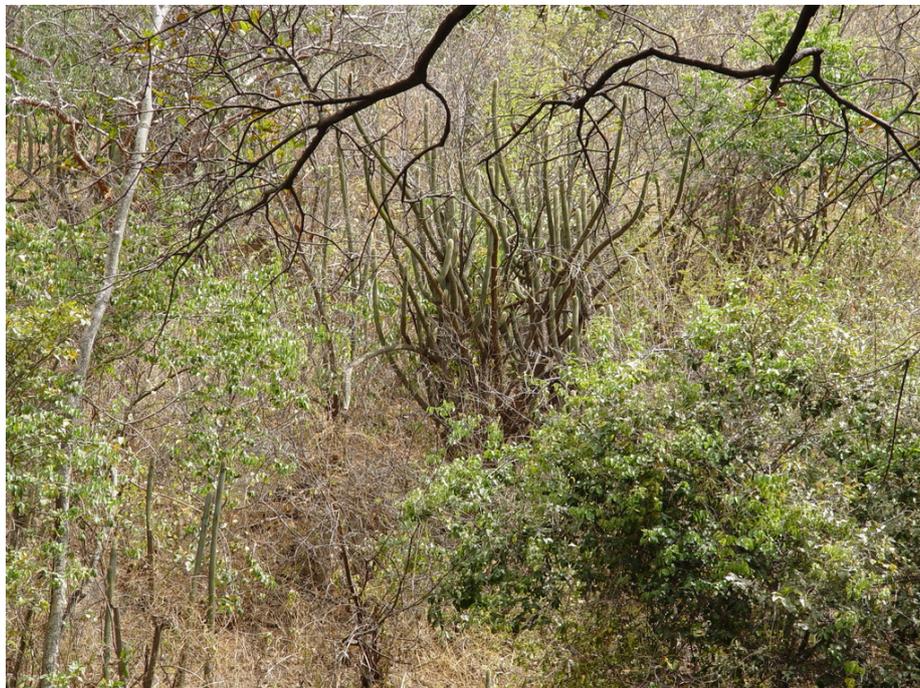


Figura 22. Ambiente de carrasco, onde foram encontrados indivíduos de *Taeniophallus occipitalis* no Estado do Ceará, Brasil. Foto de D. Loebmann.

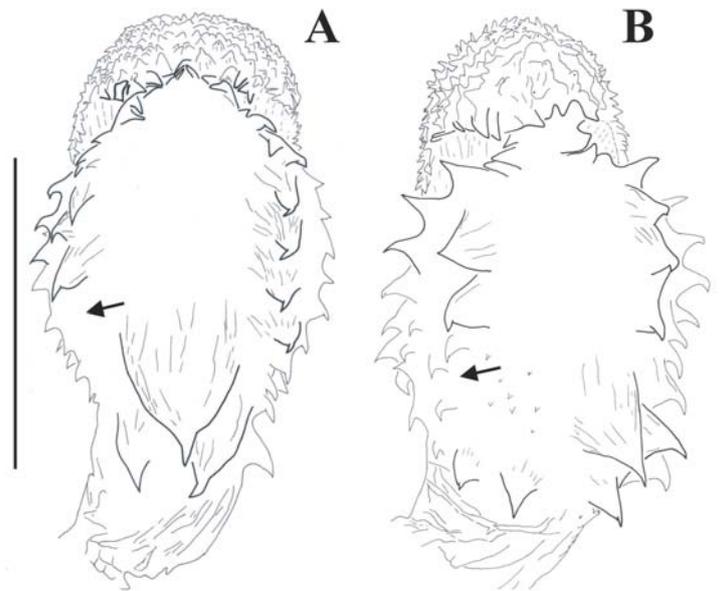


Figura 23. Face não sulcada do hemipênis de *Taeniophallus quadriocellatus* (MPEG 8272) e *Taeniophallus* sp. nov.1 (IBSP 48945) (Retirado de Santos-Jr *et al.* 2008). Note a ausência de pequenos espinhos na lateral do órgão em *T. quadriocellatus*. Escala = 5 mm.



Figura 24. Face (A) sulcada e (B) não sulcada do hemipênis de *Taeniophallus quadriocellatus* (IBSP 59508). Escala = 5 mm.

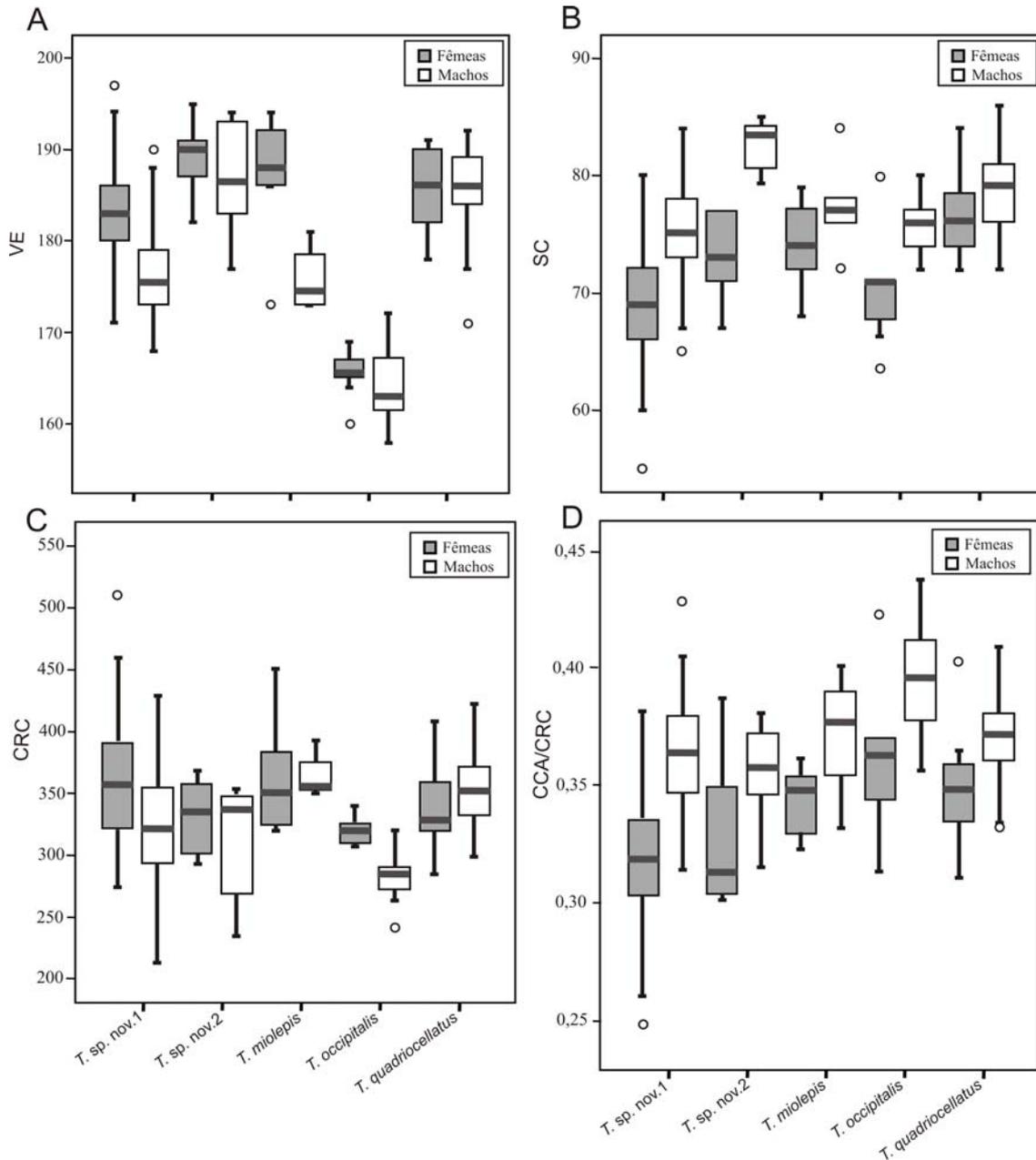


Figura 25. Comparação entre as espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis*. (A) ventral – VE, (B) subcaudal – SC, (C) comprimento rostro-cloacal – CRC e (D) razão entre o comprimento da cauda e comprimento rostro-cloacal (comprimento relativo da cauda) – CCA/CRC. Barra vertical representa valores mínimos e máximos, linha horizontal represente a média, bordas da caixa representam 25 e 75 percentil, respectivamente, e círculos brancos representam “outliers”.

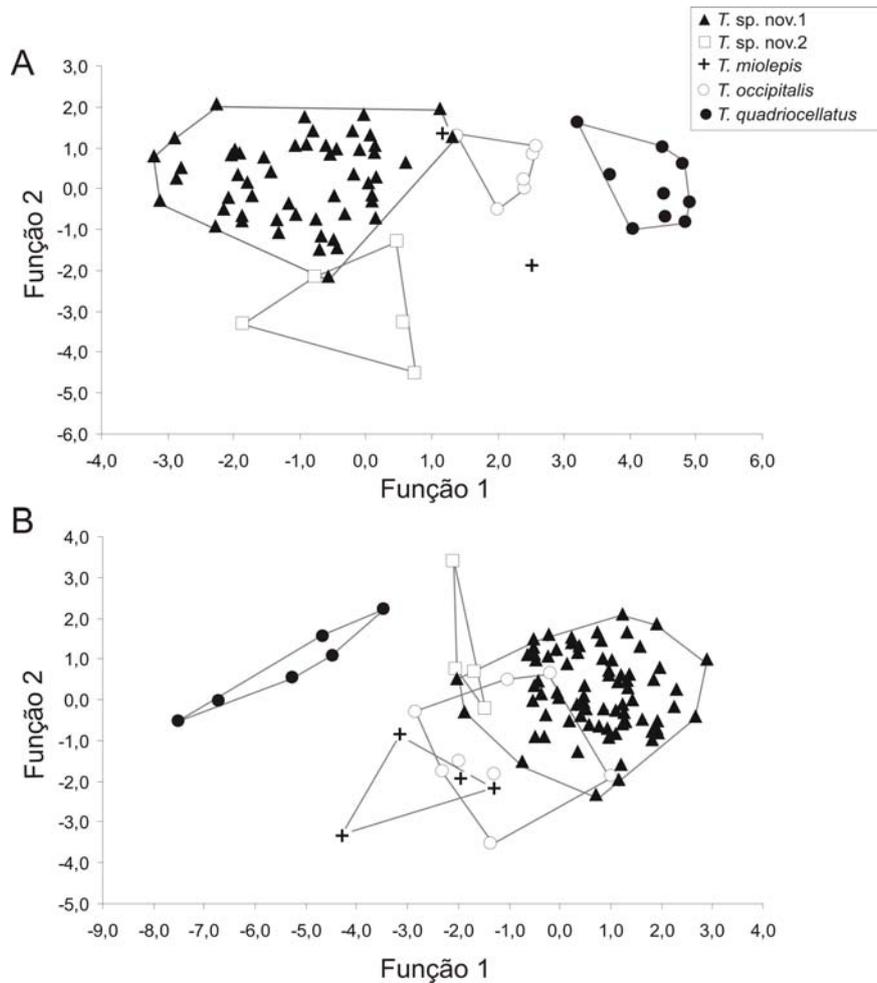


Figura 26. Representação gráfica das duas primeiras funções canônicas para as espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis* em (A) machos e (B) fêmeas.

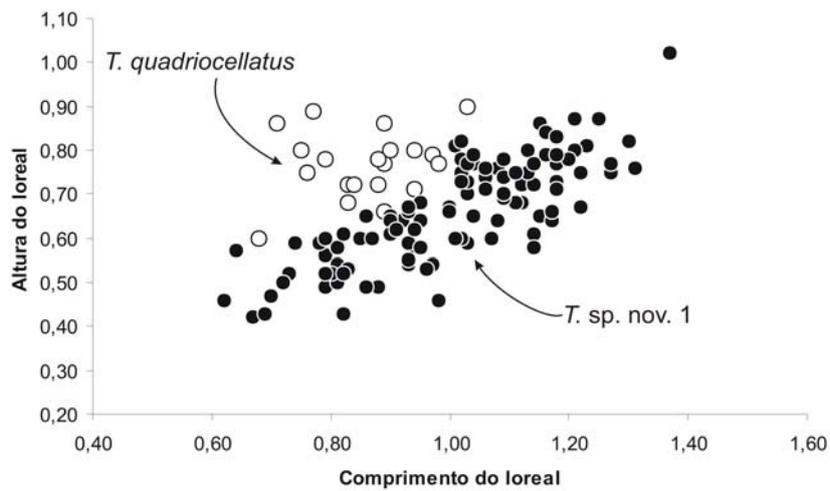


Figura 27. Relação entre o comprimento e altura do escudo loreal em machos de *Taeniophallus quadriocellatus* e *Taeniophallus sp. nov.1*.

## **Capítulo 2**

### **Sistemática filogenética das serpentes da tribo Echinantherini (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae)**

(Formatado para ser submetido ao Zootaxa)

## ZOOTAXA

Nome dos autores: Alfredo P. Santos-Jr<sup>1, 2</sup>, Sírnia Ribeiro<sup>1</sup>, Taran Grant<sup>1</sup>

Endereço:

<sup>1</sup>*Laboratório de Sistemática de Vertebrados, Faculdade de Biociências, Setor de Herpetologia, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Av. Ipiranga 7781, 90719-900, Porto Alegre, RS, Brasil.*

<sup>2</sup>*Autor para correspondência. E-mail: alphredojr@hotmail.com*

Número de figuras: 55

Número de tabelas: 5

Número de referências citadas: 171

**Título:** Sistemática filogenética das serpentes da tribo Echinantherini (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae)

**Título resumido:** Filogenia de Echinantherini

## Índice

Abstract.....	97
Resumo.....	98
Introdução.....	99
Material e Métodos.....	107
Resultados e Discussão.....	153
Proposta taxonômica para Echinantherini.....	160
Taxonomia.....	163
Echinantherini.....	163
<i>Echinanthera</i> .....	164
<i>Taeniophallus</i> .....	165
Gen. nov.1.....	165
Gen. nov.2.....	166
Gen. nov.3.....	167
Evolução de caracteres na tribo Echinantherini.....	168
Comentários biogeográficos.....	172
Conclusão.....	175
Agradecimentos.....	176
Referências.....	177
Apêndice 1.....	195

## **Abstract**

A phylogenetic relationship for snakes of the Echinantherini tribe is presented based on morphological, biological and behavioral characters. Fifty seven characters and 34 terminal taxa were submitted to maximal parsimony analysis with the purpose of (1) testing the monophyly of Echinantherini, (2) testing the monophyly of *Echinanthera* and *Taeniophallus* and (3) testing the relations between the species that currently make up the Echinantherini tribe. The result of the analysis showed that Echinantherini is a monophyletic group defined by three synapomorphies: presence of small light spots on the parietals, hemipenis with centrolineal orientation and absence of the groove on the two last maxillary teeth. *Echinanthera* is a monophyletic group defined by three synapomorphies: presence of transverse stripes on the basal region of the ventral scales, semicapitate hemipenis, and anterolateral crests of the parabasisphenoid well developed. We have not found a resolution for the relationship of the *Echinanthera* species. *Taeniophallus* is paraphyletic, being *Echinanthera* nested inside it. *Taeniophallus nebularis* is the sister species to all other representatives of the tribe. The *Taeniophallus* species groups, as previously presented in the literature (*T. affinis* group, de *T. brevirostris* group, and *T. occipitalis* group), are corroborated in the present paper. Based on the results obtained, a monophyletic taxonomy for the Echinantherini tribe is proposed.

**Key Words:** Phylogeny, taxonomy, morphology, *Echinanthera* and *Taeniophallus*.

## Resumo

Um relacionamento filogenético das serpentes da tribo Echinantherini é apresentado baseado em caracteres morfológicos, biológicos e comportamentais. Cinquenta e sete caracteres e 34 táxons terminais foram submetidos a uma análise de máxima parcimônia com o objetivo de (1) testar a monofilia de Echinantherini, (2) testar a monofilia de *Echinanthera* e *Taeniophallus* e (3) testar as relações entre as espécies que atualmente compõe a tribo Echinantherini. O resultado da análise mostrou que Echinantherini é um grupo monofilético definido por três sinapomorfias: presença de pequenos pontos claros sobre os parietais, hemipênis com orientação centrolineal e ausência de sulco nos dois últimos dentes maxilares. *Echinanthera* é um grupo monofilético suportado por três sinapomorfias: presença de faixas transversais na região basal das escamas ventrais, hemipênis semicapitado e cristas ântero-laterais do parabasisfenóide bem desenvolvidas. Não encontramos resolução para o relacionamneto das espécies de *Echinanthera*. *Taeniophallus* é parafilético, estando *Echinanthera* aninhado dentro dele. *Taenniophallus nebularis* é a espécie irmã de todos os demais representantes da tribo. Os grupos de espécies de *Taeniophallus* como previamente apresentados na literatura (grupo de *T. affinis*, grupo de *T. brevirostris* e grupo de *T. occipitalis*) são corroborados no presente estudo. Com base nos resultados obtidos uma taxonomia monofilética para a tribo Echinantherini é proposta.

**Palavras-chave:** Filogenia, taxonomia, morfologia, *Echinanthera* e *Taeniophallus*.

## Introdução

Nos últimos anos inúmeros estudos filogenéticos vêm contribuindo com o entendimento do relacionamento das serpentes Caenophidia (e.g. Gravlund 2001; Vidal & Hedges 2002; Kelly *et al.* 2003; Vidal *et al.* 2007; Zaher *et al.* 2009). Vidal *et al.* (2007), por exemplo, propuseram uma classificação mais conservativa para as principais linhagens de Caenophidia, elevando algumas subfamílias para o nível de família e tornando Colubridae, uma das mais complexas família de Cenophidia, um grupo monofilético restrito para três grupos: Colubrinae, Calamarinae e Grayiinae. Na classificação de Vidal *et al.* (2007) os chamados Xenodontinae *sensu lato* ou Xenodontíneos do Novo Mundo (*sensu* Clade 1984; Zaher 1999) compõem a família Dipsadidae, grupo monofilético formado por três subfamílias: (1) Heterodontinae (antigos xenodontíneos Norte-Americanos), (2) Dipsadinae (antigos xenodontíneos Centro-Americanos) e (3) Xenodontinae (antigos xenodontíneos Sul-americanos; = Xenotontinae *sensu stricto*; Zaher 1999).

Recentemente, Zaher *et al.* (2009) apresentaram um estudo filogenético baseado em caracteres moleculares e propuseram uma nova classificação para as serpentes Caenophidia dando principal ênfase aos xenodontíneos neotropicais. Para os autores, a família Dipsadidae é mantida para os xenodontíneos do Novo Mundo e cinco novas tribos são propostas para a subfamília Xenodontinae, assim como seis novos gêneros e outros dois revalidados. Logo após o trabalho de Zaher *et al.* (2009), Hedges *et al.* (2009) apresentaram uma relação filogenética das serpentes da tribo Alsophiini onde propuseram três novos gêneros e sinonimizaram outros quatro, dois desses propostos por Zaher *et al.* (2009).

*Echinanthera* Cope e *Taeniophallus* Cope estão representados por serpentes exclusivas da América do Sul ao leste dos Andes. Di-Bernardo (1992) caracterizou

*Echinanthera* (incluindo parte de *Taeniophallus*) por apresentar hemipênis simples ou levemente bilobado, ausência de disco apical e pela presença de uma faixa médio-dorsal sem ornamentação na face não sulcada do hemipênis (“interspinal asulcal gap” *sensu* Myers & Cadle 1994). Adicionalmente, foi observado que o hemipênis das espécies de *Echinanthera* e *Taeniophallus* (*sensu* Schargel *et al.* 2005) tem o sulco espermático dividido (exceto *T. nicagus* Cope que tem hemipênis com sulco espermático simples), semicapitado (às vezes não capitado ou unicapitado) e apresenta na face não sulcada uma área nua sem ornamentação, bordeada por uma fileira de espinhos de tamanho médios (Zaher 1999; Schargel *et al.* 2005). Recentemente foi descrita *T. nebularis* Schargel, Rivas & Myers que, diferentemente de todas as demais espécies da tribo Echinantherini, apresenta o hemipênis fortemente bilobado (Schargel *et al.* 2005).

*Echinanthera* e *Taeniophallus* vêm sendo alvo de discussões entre os pesquisadores quanto ao status nomenclatural genérico de algumas espécies (ver história taxonômica abaixo) e quanto o seu posicionamento supragenérico. Zaher (1999) afirmou que o hemipênis de *Echinanthera* e *Taeniophallus* apresenta o padrão da subfamília Dipsadinae, no entanto, apresentaram caracteres semelhantes aos encontrados nos representantes de Xenodontinae (*e.g.* fileiras de espinhos grandes na lateral e na face não sulcada do hemipênis), motivo pelo qual foi considerado pelo autor como Dipsadinae *incertae sedis*. Por outro lado, filogenias recentes (Vidal *et al.* 2000; Pinou *et al.* 2004; Zaher *et al.* 2009) apresentam *T. brevirostris* Peters e *T. affinis* Günther como membros dos xenodontíneos Sul-americanos.

As discordâncias entre pesquisadores quanto à posição taxonômica das espécies do antigo grupo “*brevirostris*” (*e.g.* Di-Bernardo 1992 *vs.* Myers & Cadle 1994), o possível polifiletismo de *Taeniophallus* (ver *Histórico taxonômico* abaixo) e o hipotético relacionamento monofilético de *Echinanthera* e *Taeniophallus* (Zaher 1999;

Schargel *et al.* 2005; Zaher *et al.* 2009) acentuam a necessidade de um estudo sistemático a fim de avaliar o relacionamento desses gêneros. Nesse trabalho nós realizamos uma análise filogenética das espécies da tribo Echinantherini baseada em caracteres morfológicos, biológicos e comportamentais tendo como objetivos: (1) testar a monofilia da tribo Echinantherini, (2) testar a monofilia de *Echinanthera* e *Taeniophallus* e (3) testar as relações entre as espécies que atualmente compõe a tribo Echinantherini.

**Um breve histórico taxonômico de *Echinanthera* e *Taeniophallus*.** A história taxonômica de *Echinanthera* e *Taeniophallus* é muito confusa e contraditória. Cope (1878) descreveu *Lygophis nicagus* baseado em um sítipo (MNHN 55) de *Enicognathus melanocephallus* Duméril, Bibron & Duméril (atualmente *Sibynophis subpunctatus* Duméril, Bibron & Duméril) com localidade-tipo desconhecida. Cope (1895) usou pela primeira vez o nome *Taeniophallus* para alocar a espécie *L. nicagus*. No entanto, o hemipênis ilustrado por Cope (*op. cit.*) referido à *T. nicagus*, na verdade se trata de uma *Rhadinaea brevirostris* (atualmente *T. brevirostris*), motivo que levou Myers (1974) a duvidar da validade da espécie. Myers (1974) afirmou que o espécime utilizado para descrição de *L. nicagus* era externamente semelhante com *R. brevirostris*. No entanto, quando comparou o hemipênis do espécime-tipo (MNHN 55) com o das demais espécies de *Rhadinaea* Cope (*sensu* Myers 1974), ele concluiu que devido a presença de sulco espermático simples, o espécime não se tratava de uma *Rhadinaea* e diferia de muitos outros xenodontíneos, podendo não se tratar de uma serpente Sul-americana. Diante desse cenário, a espécie *T. nicagus* passou a ser tratada como sinônimo *junior (in partim)* de *R. brevirostris*.

Cope (1885) descreveu *Aporophis cyanopleurus* baseado em material proveniente da cidade Montenegro, Rio Grande do Sul, Brasil (Vanzolini 1953).

Boulenger (1885) sinonimizou *A. cyanopleurus* em *Dromicus melanostigma* Wagler, e em 1894 passou a espécie para *Liophis* Wagler. Cope (1894), sem considerar os trabalhos de Boulenger, descreveu o gênero *Echianthera* para alocar a espécie *A. cyanopleurus* que posteriormente foi sinonimizada à *L. melanostigma* por Boulenger (1897). Dixon (1980) revisou o gênero *Liophis* e alocou *A. cyanopleurus* em *incertae sedis* “*melanostigma*”, nome específico posteriormente usado por diversos autores em outros gêneros, como por exemplo, os citados por Di-Bernardo (1992): *Dromicus* Bibron (Vanzolini 1981); *Leimadophis* Fitzinger (Hoogmoed & Gruber 1983; Lema *et al.* 1985) e *Liophis* (Vanzolini 1987; Lema 1987 e 1989; Williams & Wallach 1989). Nesse mesmo trabalho, as espécies descritas originalmente como *Coluber undulatus* Wied e *Enicognathus amoenus* Jan também foram consideradas *incertae sedis*.

Di-Bernardo (1992) revalidou *Echianthera* e ampliou o seu conceito com a inclusão dos táxons *Coluber undulatus*, *Dromicus melanostigma* e *Enicognathus amoenus*, e também com as espécies de *Rhadinaea* do grupo “*brevirostris*” (*sensu* Myers 1974): *R. affinis*, *R. bilineata* Fischer, *R. brevirostris*, *R. occipitalis* Jan, *R. persimilis* Cope e *R. poecilopogon* Cope.

Myers & Cadle (1994), após a descoberta de algumas serpentes semelhantes à *Echianthera brevirostris* (*sensu* Di-Bernardo 1992), contudo, com sulco espermático simples, revalidaram o gênero *Taeniophallus* e incluíram nele as espécies do grupo “*brevirostris*” restringindo *Echianthera* a cinco espécies: *E. amoena*, *E. cephalomaculata* Di-Bernardo, *E. cyanopleura*, *E. melanostigma* e *E. undulata*.

Di-Bernardo (1996) descreveu *E. cephalostriata*, espécie similar a *E. cyanopleura*, apontando uma área de simpatria entre essas duas espécies nos Estados de São Paulo e Paraná, Brasil, onde foram encontrados supostos híbridos.

Desde o trabalho de Myers & Cadle (1994), os nomes específicos relacionados ao antigo grupo “*brevirostris*” ora apareceram vinculados ao gênero *Echinanthera* (e.g. Cacivio *et al.* 1999; Giraudo 2002; Franco 2003), ora a *Taeniophallus* (e.g. Martins & Oliveira 1998; Zaher 1999; Strüssmann 2000).

Schargel *et al.* (2005) descreveram *Taeniophallus nebularis*, uma “enigmática” serpente das florestas do norte da Venezuela. Naquele trabalho, os autores afirmaram que a nova espécie apresenta caracteres suficientes (principalmente a morfologia hemipeniana) para ser alocada em um novo gênero. No entanto, baseados em alguns estudos que apresentaram variação intraespecífica e genérica no hemipênis de serpentes (ver Zaher & Prudente 2003), alocaram a espécie tentativamente em *Taeniophallus*. Além disso, *T. nebularis* apresenta alguns caracteres comuns à algumas espécies do gênero, como por exemplo, presença de pequenas “fossetas” nos escudos pré e pós-oculares encontradas também em *T. brevisrostris* e *T. occipitalis* (Schargel *et al.* 2005). Nesse mesmo trabalho, Schargel *et al.* (2005) reorganizaram *Echinanthera* como um grupo monofilético apresentando como prováveis sinapomorfias o grande número de dentes maxilares (incomum entre os dipsadíneos e xenodontíneos) e o padrão de coloração composto por estrias médio-dorsais e bandas transversais nas ventrais.

Santos-Jr *et al.* (2008) descreveram *Taeniophallus quadriocellatus* e afirmaram que *T. occipitalis* poderia se tratar de um complexo de espécies (ver o Capítulo 1 dessa tese).

Recentemente Zaher *et al.* (2009) propuseram a tribo Echinantherini para alocar *Echinanthera* e *Taeniophallus* e apresentaram as seguintes características como diagnose do grupo: (1) hemipênis unilobado e unicapitado; (2) sulco espermático dividido na porção distal, dentro da região caliculada; e (3) grande área nua presente sobre a face não sulcada do corpo do hemipênis.

De acordo com Schargel *et al.* (2005) e Santos-Jr *et al.* (2008) os gêneros de Echinantherini estão compostos pelas seguintes espécies:

- *Echinanthera*: *E. amoena*, *E. cephalomaculata*, *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura*, *E. melanostigma* e *E. undulata*;
- *Taeniophallus*: *T. affinis*, *T. bilineatus*, *T. brevirostris*, *T. persimilis*, *T. poecilopongon*, *T. nicagus*, *T. occipitalis* e *T. quadriocellatus*.

Adicionalmente, existem pelo menos duas novas espécies por serem descritas e uma por ser revalidada (*Taeniophallus miolepis* Boettger), todas aparentemente relacionadas com *T. occipitalis* (ver Tabela 1).

**O posicionamento filogenético de *Echinanthera* e *Taeniophallus*.** Existem poucos trabalhos que abordam as afinidades filogenéticas das espécies de *Echinanthera* e *Taeniophallus*. O primeiro a apresentar uma hipótese de relacionamento de representantes de um desses gêneros, foi Myers (1974) que apresentou um “dendograma” sobre a afinidade das espécies do grupo *brevirostris* com outras espécies de *Rhadinaea* (Figura 1). Myers (1974) sugeriu a possibilidade de que membros do grupo “*brevirostris*” teriam derivado independentemente das outras *Rhadinaea*, típicos dipsadíneos, e que estariam mais relacionados com os xenodontíneos.

Cadle (1984) trabalhou com dados de distância imunológica dos xenodontíneos Centro-americanos (=Dipsadinae) e analisou em seu estudo duas espécies de *Taeniophallus* (*T. brevirostris* e *T. occipitalis*), que na ocasião estavam sob o nome *Rhadinaea*. Nas suas análises, concordou com as conclusões de Myers (1974) e afirmou que *T. brevirostris* e *T. occipitalis* estariam mais relacionado com os xenodontíneos sul-americanos (*Xenodontinae sensu stricto*) do que com os demais membros de *Rhadinaea*, sendo esses últimos relacionados com os xenodontíneos centro-americanos.

Zaher (1999) considerou *Echinanthera* e *Taeniophallus* como Dipsadinae *incertae sedis* por apresentarem caracteres hemipenianos semelhantes aos dipsadíneos, como por exemplo, condição unilobada do órgão, *capitulum* unicapitado e presença de numerosos espinhos sobre o corpo do órgão. Por outro lado, Zaher (1999) afirmou que as espécies analisadas apresentam alguns caracteres considerados como sinapomorfias para Xenodontinae (e.g. espinhos grandes nas laterais do órgão), no entanto, tratados por ele como de origens independentes. Zaher (1999) afirmou que a presença de uma área nua bordeada por fileiras de espinhos na face não sulcada do hemipênis poderia ser interpretada como uma sinapomorfia de um clado formado por *Echinanthera* e *Taeniophallus*.

Vidal *et al.* (2000) e Pinou *et al.* (2004), em propostas filogenéticas baseadas em caracteres moleculares, apresentaram *Taeniophallus brevirostris* como espécie irmã da tribo Xenodontini e *Thamnodynastes pallidus* (Thachymenini), respectivamente (Figuras 2 e 3), demonstrando que pelo menos *Taeniophallus sensu stricto* (*T. brevirostris* e *T. nicagus*; *sensu* Schargel *et al.* 2005) estaria relacionado aos xenodontíneos, divergindo das conclusões apresentadas por Zaher (1999).

Zaher *et al.* (2009) realizaram uma análise de parcimônia baseada em genes ribossomais 12S e 17S e nuclear Cmos, e utilizaram caracteres morfológicos para diagnosticar os grupos taxonômicos apresentados. Diferentemente dos resultados apresentados por Vidal *et al.* (2000) e Pinou *et al.* (2004), na árvore apresentada por Zaher *et al.* (2009: 124 e 125; Figura 1) o clado formado pelas espécies de *Taeniophallus* (*T. affinis* e *T. brevirostris*) aparece como grupo irmão do clado formado pelas tribos Caaeteboiini e Pseudoboini (Figura 4). Apesar Zaher *et al.* (2009) terem utilizado apenas representantes de *Taeniophallus* em sua análise, na seção de taxonomia os autores apresentam *Echinanthera* e *Taeniophallus* como membros de um provável

grupo monofilético, a tribo Echinantherini, e afirmaram que ainda são necessários outros estudos para testar o relacionamento desses gêneros.

**Distribuição geográfica das espécies de *Echinanthera* e *Taeniophallus*.** Os representantes da tribo Echinantherini são endêmicos da América do Sul cisandina. Exceto por um registro de *E. cyanopleura* na Argentina (Giraudó 2002), todas as espécies de *Echinanthera* ocorrem exclusivamente no Brasil e estão associadas a ambientes florestados da Mata Atlântica. A ocorrência mais setentrional do gênero é no Estado de Alagoas e o mais meridional é no sul do Estado do Rio Grande do Sul (Di-Bernardo 1992, 1994 e 1996). A maioria das espécies do gênero ocorre em simpatria no sudeste do Brasil (*E. amoena*, *E. cephalostriata*, *E. melanostigma* e *E. undulata*) e outras apresentam distribuição parapátrica (*E. cyanopleura*) e alopátrica (*E. cephalomaculata*). Ao contrário de *Echinanthera*, *Taeniophallus* é amplamente distribuído, ocorrendo em todos os países da América do Sul, exceto no Chile (Hoogmoed 1982; Di-Bernardo 1992; Myers & Cadle 1994; Schargel *et al.* 2005; Santos-Jr *et al.* 2008) (Figura 12). Essa ampla distribuição é basicamente de um único grupo de espécies, o grupo de *T. occipitalis*. Os demais grupos são geograficamente restritos a um ou no máximo duas regiões fitogeográficas. As espécies do grupo de *T. affinis* são predominantemente de áreas florestadas da Mata Atlântica, exceto *T. poecilopogon* que ocorre em áreas abertas da Savana Uruguiaia, Pampa e Chaco. As espécies do grupo de *T. brevirostris* (*T. brevirostris* e *T. nicagus*) são exclusivas da bacia Amazônica ocorrendo exclusivamente em áreas florestadas. *Taeniophallus nebularis* ocorre nas florestas das montanhas da Península de Paria na Cordilheira de La Costa da Venezuela.

## **Material e Métodos**

**Delimitação das espécies.** Existe uma grande discussão na literatura e vários conceitos vêm sendo utilizados para tentar definir “espécie” (ver exemplos em Frost & Hillis 1990). Dentro do contexto teórico, espécies são os menores indivíduos históricos dentro dos quais existem um padrão parietal de ancestralidade e descendência (Kluge 1990). No presente estudo, a delimitação das espécies utilizadas no grupo interno e externo foi realizada através de características fenotípicas discretas. Populações com ao menos um carácter diagnóstico foram tratadas como terminais diferentes na análise. Algumas espécies do grupo externo apresentam subespécies. Nesse estudo não consideramos a categoria subespecífica, no entanto, na escolha dos táxons terminais (ver abaixo) apresentamos comentários sobre os “morfos” que foram utilizados no estudo filogenético.

**Taxonomia utilizada e escolha dos táxons terminais.** Para as categorias taxonômicas de nível família, subfamília e tribo nós seguimos a classificação apresentada por Zaher *et al.* (2009), exceto para a tribo Alsophiini que seguimos Hedges *et al.* (2009).

**Grupo interno.** A tribo Echinantherini, representada por *Echinanthera* e *Taeniophallus*, é tratada a princípio como monofilética conforme a proposta de Zaher *et al.* (2009). Evidências morfológicas aparentemente podem definir o grupo como natural (Zaher 1999; Schargel *et al.* 2005), no entanto, essas evidências necessitam ser testadas mediante uma análise filogenética..

- *Echinanthera*.

Nesse estudo nós analisamos todas as seis espécies do gênero (Tabelas 1 e 2).

- *Taeniophallus*.

Nesse estudo, analisamos todas as espécies do gênero, exceto *T. nebularis* que foi utilizada a partir dos dados apresentados por Schargel *et al.* (2005) (Tabelas 1 e 2). Adicionalmente incluímos duas espécies não descritas (*Taeniophallus* sp. nov.1 e *Taeniophallus* sp. nov.2.) e uma por revalidar (*T. miolepis*) que estavam confundidas com *T. occipitalis* e estão identificadas no Capítulo 1 dessa tese. *Taeniophallus* sp. nov.1 apresenta dois morfos e provavelmente pode se tratar de dois táxons distintos (ver Capítulo 1 dessa tese). No presente trabalho, os dois morfos de *Taeniophallus* sp. nov.1 são apresentados como unidades evolutivas distintas e tratados como: *Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado” e *Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado”.

**Grupo externo.** Para compor o grupo externo do presente estudo escolhemos representantes de grupos monofiléticos estreitamente relacionados com Echinantherini. Para isso, utilizamos as propostas filogenéticas de Vidal *et al.* (2000), Pinou *et al.* (2004) e Zaher *et al.* (2009), que demonstraram que *Taeniophallus brevisrostris* e *T. affinis* (apenas em Zaher *et al.* 2009), as únicas espécies de Echinantherini analisadas naqueles trabalhos, são espécies relacionadas com típicas serpentes xenodontíneas. Incluímos no estudo a maioria dos grupos (Tribos) considerados naturais de Xenodontinae pertencentes ao clado 39 da árvore de Zaher *et al.* (2009), clado do qual faz parte a tribo Echinantherini (Tabela 2).

A seguir são apresentados os táxons terminais (espécies) utilizados como grupo externo, antecidos de um breve comentário sobre o grupo supragenérico à que pertencem.

- Tribo Alsophiini— Também conhecido como xenodontíneos das Índias Ocidentais (Indian West xenodontines) (Zaher 1999; Vidal *et al.* 2000) esse grupo é formado pelos gêneros *Alsophis* Fitzinger, *Arrhyton* Guenther, *Borikenophis* Hedges *et al.*, *Caraiba* Zaher *et al.*, *Cubophis* Hedges *et al.*, *Haitiophis* Hedges *et al.*,

*Hypsirhynchus* Günther, *Ialtris* Cope, *Magliophis* Zaher *et al.* e *Uromacer* Duméril, Bibron & Duméril (Hedges *et al.* 2009). Na classificação das serpentes cenofídeas de Zaher *et al.* (2009) a tribo Alsophiini está representada por 11 gêneros sendo que três foram propostos naquele trabalho e um foi revalidado. Posteriormente ao trabalho de Zaher *et al.* (2009), Hedges *et al.* (2009) apresentam uma nova classificação para Alsophiini onde invalidaram quatro gêneros (*Antillophis* Maglio, *Darlingtonia* Cochran, *Ocyophis* Cope e *Schwartzophis* Zaher *et al.*) e descreveram outros três (*Borikenophis*, *Cubophis* e *Haitiophis*). A classificação taxonômica da tribo ainda não está resolvida e mudanças ainda poderão ser realizadas futuramente (Grazziotin com. pess.). Nesse trabalho resolvemos manter a última classificação apresentada na literatura (Hedges *et al.* 2009).

Espécies utilizadas nesse estudo: *Hypsirhynchus parvifrons* (Cope) e *Uromacer catesbyi* (Schlegel).

*Hypsirhynchus parvifrons*: apresenta nove subespécies: a nominal, *H. p. alleni* (Dunn), *H. p. lincolni* Cochran, *H. p. niger* Dunn, *H. p. paraniger* (Thomas & Schwartz), *H. p. protenus* (Jan), *H. p. rosamondae* (Cochran), *H. p. stygius* (Thomas & Schwartz) e *H. p. tortuganus* (Dun) (Thomas & Schwartz 1965; Hedges *et al.* 2009). Para esse estudo, os caracteres cranianos, musculatura cefálica e coloração foram obtidos de um espécime procedente do Haiti que se enquadra morfologicamente na subespécie *H. p. rosamondae* (Thomas & Schwartz 1965).

*Uromacer catesbyi*: apresenta atualmente oito subespécies: *U. c. catesbyi*, *U. c. cereolineatus* Schwartz, *U. c. frondicolor* Schwartz, *U. c. hariolatus* Schwartz, *U. c. inchausteguii* Schwartz, *U. c. insulaevaccarum* Schwartz, *U. c. pampineus* Schwartz e *U. c. scandax* Dunn (Schwartz 1970; Hedges *et al.* 2009). Os caracteres cranianos, musculatura cefálica e coloração foram obtidos de um espécime procedente da

República Dominicana e se enquadra morfologicamente na subespécie *U. c. pampineus* (Schwartz 1970).

- Tribo Hydropsini— A hipótese de um grupo monofilético composto por três gêneros exclusivamente aquáticos, *Helicops* Wagler, *Hydrops* Wagler e *Pseudoeryx* Fitzinger, foi levantada primeiramente por Roze (1957) e corroborada posteriormente por Zaher (1999) através de caracteres morfológicos e Vidal *et al.* (2000) e Zaher *et al.* (2009) através de dados moleculares. Segundo Zaher (1999) e Zaher *et al.* (2009) os membros da tribo Hydropsini são caracterizados por apresentar o músculo *adductor mandibulae externus superficialis* bastante desenvolvido no seu local de origem e apresentam a viviparidade como modo reprodutivo.

Espécies utilizadas nesse estudo: *Helicops angulatus* (Linnaeus), *Hydrops triangularis* (Wagler) e *Pseudoeryx plicatilis* (Linnaeus).

*Pseudoeryx plicatilis*: atualmente essa espécie apresenta duas subespécies: a nominal e *P. p. mimeticus* Cope. Schargel *et al.* (2007) baseados em trabalhos que apresentaram variações na coloração e contagens de escamas (Hoge & Nina 1972, Dixon & Soini 1987, Cunha & Nascimento 1993), além de suas próprias observações, afirmaram que as subespécies de *P. plicatilis* não representam linhagens evolutivas distintas sendo meramente agrupamentos artificiais baseados em variação individual e geográfica. No presente estudo *P. plicatilis* é apresentada sem a distinção de subespécies. O espécime utilizado para a obtenção de dados do crânio, musculatura, hemipênis e padrão de coloração se enquadra na subespécie nominal.

- Tribo Hydrodynastini— Essa tribo foi recentemente criada para comportar o gênero *Hydrodynastes* Fitzinger que atualmente compreende três espécies: *H. gigas* (Duméril, Bibron & Duméril), *H. bicinctus* (Hermann) e *H. melanogigas* Franco, Fernandes & Bentim. Segundo Zaher *et al.* (2009) o grupo é diagnosticado por

apresentar comportamento defensivo de achatar o “pescoço”. São serpentes de hábitos aquáticos e de grande porte que se distribuem exclusivamente na América do Sul ao leste dos Andes.

Espécie utilizada nesse estudo: *Hydrodynastes gigas*.

- Tribo Philodryadini— O grupo foi proposto por Jenner (1981) que o definiu por apresentar hemipênis simples ou bilobado, não capitado, com sulco espermático dividido, espinhos na região proximal e na região distal. Ferrarezzi (1994) considerou a tribo monofilética e apresentou várias características como prováveis sinapomorfias do grupo, como por exemplo: dentição opistóglifa; canal de Meckel geralmente fechado anteriormente (cartilagem incluída pelo dentário); hemipênis bilobado, semicapitado (às vezes sem capitação distinta), com fileiras longitudinais de espinhos mais desenvolvidos dorso-lateralmente, ápice caliculado (bicaliculado em *Tropidodryas* Fitzinger); geralmente com duas fileiras distintas de cálices largos, semelhantes a pregas na face não sulcada; sulco espermático centrolinear e bifurcado proximalmente. Recentemente, Zaher *et al.* (2009) sinonimizaram os gêneros *Pseudablables* Boulenger e *Xenoxybelis* Machado em *Philodryas* Wagler e propuseram uma nova tribo para o gênero *Tropidodryas*. Atualmente Philodryadini está representada pelos gêneros *Ditaxodon* Hoge e *Philodryas* e é diagnosticado por apresentar o corpo do hemipênis maior que os lobos (mais que duas vezes o comprimento) e face não sulcada do corpo hemipenial coberto por duas fileiras paralelas de cálices corporais agrandados sobre grande parte ou toda a sua superfície (Zaher *et al.* 2009).

Espécie utilizada nesse estudo: *Philodryas olfersii* Lichtenstein

*Philodryas olfersii*: atualmente são reconhecidas três subespécies: *P. o. herbeus* Wied, *P. o. latirostris* (Cope) e a nominal. Nesse estudo nós utilizamos dados referentes à *P. o. olfersii* que é caracterizada por apresentar uma faixa vertebral castanho escura

desde o dorso da cabeça até a cauda e por apresentar uma linha pós-ocular preta geralmente bem evidente (Thomas 1977).

- Tribo Pseudoboini— O grupo foi proposto por Jenner & Dowling (1985) com base em caracteres hemipenianos e por características imunológicas abordadas por Cadle (1984). Posteriormente, Dessauer *et al.* (1987) rejeitaram a proposta de monofiletismo para Pseudoboini. Zaher (1994) apresentou 10 sinapomorfias para a tribo, confirmando o monofiletismo e considerando as características propostas por Jenner & Dowling (1985) ambíguas por estarem presentes em outros táxons de Xenodontinae. Zaher (1999), ao analisar a morfologia hemipeniana dos xenodontíneos, corroborou o monofiletismo de Pseudoboini. Vidal *et al.* (2000) confirmaram o monofiletismo do grupo através de caracteres moleculares. Zaher *et al.* (2009) descreveram o gênero *Mussurana* para a tribo que passou a ser composta pelos seguintes gêneros: *Boiruna* Zaher, *Clelia* Fitzinger, *Drepanoides* Dunn, *Mussurana*, *Oxyrhopus* Wagler, *Phimophis* Cope, *Pseudoboa* Schineider, *Rachidelus* Boulenger e *Siphlophis* Fitzinger (Zaher 1999; Zaher & Prudente 1999; Zaher *et al.* 2009).

Espécies utilizadas nesse estudo: *Clelia clelia* (Daudin) e *Pseudoboa nigra* Duméril, Bibron & Duméril.

- Tribo Thachymenini— A tribo foi proposta por Bailey (1977) e é composta por sete gêneros: *Calamodontophis* Amaral, *Gomesophis* Hoge & Mertens, *Pseudotomodon* Koslowsky, *Ptycophis* Gomes, *Tachymenis* Wiegmann, *Thamnodynastes* Wagler e *Tomodon* Wagler (Franco & Ferreira 2002). Alguns autores não consideram esse grupo como monofilético, contudo esses gêneros compartilham algumas características (*e.g.* viviparidade, dentição opistóglifa, escudo nasal semidivido ou simples, pupila vertical, similaridade hemipeniana; Ferrarezzi 1994; Franco 1999) que corroboram a proposta de Bailey (1977). Zaher (1999) considerou os representantes

de Thachymenini como Dipsadinae *incertae sedis* por apresentarem caracteres hemipenianos semelhante ao dipsadíneos. Contudo, Franco & Ferreira (2002) argumentaram contra a posição de Zaher (1999) e baseados na hipótese de relacionamento proposta por Vidal *et al.* (2000) optaram por considerar a tribo Thachymenini como integrante de Xenodontinae. Aliado a isso, a recente proposta filogenética de Zaher *et al.* (2009) corrobora o monofiletismo da tribo dentro de Xenodontinae.

Espécies utilizadas nesse estudo: *Thamnodynastes strigatus* (Günther) e *Tomodon dorsatus* Duméril, Bibron & Duméril.

- Tribo Xenodontini— Zaher *et al.* (2009) propuseram um novo arranjo taxonômico para os representantes desse grupo. Segundo aqueles autores os gêneros *Waglerophis* Romano & Hoge e *Lystrophis* Cope são sinônimos de *Xenodon* Boie; *Liophis* é considerado polifilético sendo criado um novo gênero (*Caateboia* Zaher *et al.*) para *Liophis amarali* Wettstein que é então retirada de Xenodontini; o gênero *Lygophis* Fitzinger é revalidado para as espécies de *Liophis* com padrão lineado; e (4) *Erythrolamprus* Boie passa para a sinonímia de *Liophis*. Com as mudanças taxonômicas de Zaher *et al.* (2009) a tribo passou a ser representada por quatro gêneros: *Liophis*, *Lygophis*, *Umbrivaga* Roze e *Xenodon*. Curcio *et al.* (2009) apresentaram argumentos contra algumas mudanças taxonômicas apresentadas por Zaher *et al.* (2009). Segundo os autores, Zaher *et al.* sinonimizaram erroneamente *Erythrolamprus* em *Liophis* pois não seguiram o princípio de prioridade taxonômica. *Erythrolamprus* foi descrito em 1827 e *Liophis* em 1830; sendo assim, o correto seria que o segundo fosse sinônimo do primeiro. Além disso, Curcio *et al.* (2009) argumentam que Zaher *et al.* (2009) não utilizam as espécies tipo de muitos gêneros em sua análise filogenética e que as mudanças, pelo menos em relação a *Erythrolamprus*, *Liophis* e *Lygophis*, não

poderiam ser realizadas da maneira que foi apresentada. Diante dessa discussão, a tribo Xenodontini passa a ser composta por: *Erythrolamprus*, *Liophis*, *Umbrivaga* e *Xenodon*. A monofilia de Xenodontini é suportada principalmente pela morfologia hemipeniana (Dowling 1967; Dowling & Duellman 1978; Zaher 1999), assim como caracteres comportamentais (Myers 1987), imunológicos (Cadle 1984) e moleculares (Vidal *et al.* 2000; Pinou *et al.* 2004; Zaher *et al.* 2009).

Espécies utilizadas nesse estudo: *Liophis poecilogyrus* (Wied-Neuwied), *Xenodon merremii* (Wagler) e *X. severus* (Linnaeus).

*Liophis poecilogyrus*: Dixon & Markezich (1992) revisaram a variação de *Liophis poecilogyrus* e propuseram quatro subespécies: a nominal, *L. p. caesous* (Cope), *L. p. schotti* (Schlegel) e *L. p. sublineatus* (Cope). Nós utilizamos no presente estudo espécimes de *L. poecilogyrus* procedentes do Rio Grande do Sul. No Rio Grande do Sul, *L. poecilogyrus* apresenta uma grande variação cromática (APSJ obs. pess.) e é possível que haja outras espécies relacionadas à unidade taxonômica utilizada nesse estudo. Com a tentativa de evitar utilizar espécies diferentes, nesse estudo nós utilizamos somente espécimes de *L. poecilogyrus* com o padrão esverdeado procedentes da região centro-sul do Estado do Rio Grande do Sul, que a princípio se enquadrariam na subespécie *L. p. sublineatus sensu* Dixon & Markezich (1992).

- Subfamília Dipsadinae— Vários trabalhos confirmam o estreito relacionamento de Dipsadinae com Xenodontinae (Cadle 1984; Vidal *et al.* 2000; Pinou *et al.* 2004; Vidal *et al.* 2007; Zaher *et al.* 2009). Esse grupo foi tratado por Cadle (1984) como xenodontíneos Centro-americanos e é suportado por evidências moleculares (Vidal *et al.* 2000; Pinou *et al.* 2004; Vidal *et al.* 2007; Zaher *et al.* 2009) e morfológicas (Cadle 1984; Myers 1974; Zaher 1999). Atualmente os dipsadíneos pertencem a família Dipsadidae e são um grupo relativamente diverso com 24 gêneros e

mais de 200 espécies (Zaher *et al.* 2009). Pela sua estreita relação com os xenodontíneos, utilizamos um representante dessa subfamília para enraizar as árvores encontradas.

Espécie utilizada nesse estudo: *Leptodeira annulata* (Linnaeus).

*Leptodeira annulata*: a espécie apresenta atualmente cinco subespécies: *L. a. annulata*, *L. a. ashmeadi* (Hallowell), *L. a. cussiliris* Dullmann, *L. a. rhombifera* Günther e *L. a. pulchriceps* Duellmann (Duellmann 1958). Apresenta uma ampla distribuição geográfica ocorrendo do México até a região sudeste do Brasil e norte da Argentina (Duellmann 1958). Nesse estudo os caracteres cranianos, incluindo musculatura cefálica, foram obtidos de um espécime da Amazônia brasileira que se enquadra na subespécie nominal. Os demais dados foram obtidos da literatura e corresponde a subespécie nominal *sensu* Duellmann (1958).

**Caracteres.** O conceito de caracter utilizado nesse estudo é o que foi primeiramente proposto por Henning (1966) e mais recentemente comentado e discutido por Grant & Kluge (2004). Nesse conceito, caracter é tratado como uma série transformacional de estágios de expressão de uma determinada estrutura (série de transformação); e assim como espécie, são os menores indivíduos históricos que resultam de eventos de transformações herdáveis (Grant & Kluge 2004).

No presente estudo utilizamos 57 caracteres divididos em oito categorias: escamação (n = 8), coloração (n = 7), morfologia do hemipênis (n = 12), musculatura adutora da mandíbula (n = 6), esqueleto cefálico (n = 14), ultra-estruturas das escamas dorsais (n = 3), aspectos biológicos (n = 3) e comportamento defensivo (n = 4). Detalhes sobre os métodos de preparação, padronização de contagens e nomenclatura das estruturas estão apresentados, quando necessário, na seção “Descrição das séries de transformação”.

Quando um táxon terminal apresentar dois ou mais estados de carácter, esses foram tratados como polimórficos. Variação intraespecífica é comum em caracteres sistemáticos tanto em estudos morfológicos quanto em moleculares (*e.g.* Campbell & Frost 1993; Wins & Servedio 1997, 1998; Wins 1998, 1999). Em serpentes, essas variações são comumente observadas em caracteres de escamação e aumentam na medida em que aumentamos o tamanho da amostra. Muitos táxons utilizados no presente estudo apresentaram mais de um estado em alguns caracteres. Todas as variações observadas nas espécies analisadas foram utilizadas na codificação dos estados de caracteres, incluindo condições alternativas na assimetria bilateral. Visando não codificar as variações ontogenéticas, quando essas foram detectadas, apenas as variações em semaforontes adultos foram consideradas.

Dos 57 caracteres utilizados nesse estudo, 26 (46%) apresentam mais de dois estados de caracteres. Séries de transformações podem ser tratadas como ordenadas (aditivas) ou não ordenadas (não aditivas). Aditividade nas séries de transformações refere-se ao hipotetizado trajeto de evolução de um determinado carácter multi-estado (Grant & Kluge 2003). No presente estudo os caracteres multi-estados foram tratados como ordenados quando foi possível detectar estados de caracteres intermediários entre os estados extremos. Os caracteres que não apresentaram claramente um gradiente morfológico foram tratados como não ordenados.

A matriz de dados gerada a partir dos 57 caracteres levantados foi editada no programa Mesquite 2.5.

**Análise filogenética.** Métodos filogenéticos baseados em modelos (maximum likelihood e análise beysiana) e métodos de parcimônia com caracteres pesados minimizam certas classes de transformações (Grant *et al.* 2006). Por outro lado, a análise de parcimônia não pesada (ou de pesos iguais) maximiza o poder explicativo

pela minimização global dos eventos de transformações utilizados para explicar os estados de caracteres dos táxons terminais (Kluge & Grant 2006). Nesse estudo, a série de dados gerada foi analisada baseada nos critérios de parcimônia igualmente pesada.

A análise da matriz de caracteres foi realizada no programa NONA 2.0 (Goloboff 1994) usando como interface o programa WinClada versão 1.00.08 (Nixon 2002). A busca das árvores mais curtas foi realizada através da troca de ramos pelo método de bissecção e reconecção de cladogramas (Tree Bisection Reconnection – TBR) usando 1.000 replicações e salvando 100.000 árvores na memória. Os ramos não suportados (comprimento = 0) foram colapsados. Nas árvores mais parcimoniosas encontradas foram apresentadas e discutidas apenas sinapomorfias não ambíguas, pois não achamos argumentos para a escolha de ACCTRAN e/ou DELTRAN sem agir arbitrariamente.

Para verificar o suporte dos cladogramas nas árvores mais parcimoniosas resultantes da análise filogenética, nós utilizamos o suporte de Goodman-Bremer (SGB; Grant & Kluge 2008) e REP (“relative explanatory power”; Grant & Kluge 2007, 2008). Tanto o SGB quanto o REP oferecem uma medida objetiva de suporte de grupo de uma determinada hipótese filogenética (Grant & Kluge 2008). O SGB foi obtido através do programa NONA 2.0 e o REP foi calculado manualmente e multiplicado por 100 por convenção.

### **Descrição das séries de transformações**

**Escamação.** Contagens de escamas do corpo e padronização dos escudos da cabeça seguem Peters (1974). Como comentado na seção “Caracteres” acima, foram assumidas todas as variações observadas como evidência para a ocorrência de um determinado estado de carácter. Por exemplo, se 23 exemplares analisados de uma determinada espécie apresentam oito escudos supralabiais e somente um apresenta sete

escudos, codificamos essa espécie com os dois estados do carácter (oito e sete escudos supralabiais).

1— Fileiras de escamas dorsais no meio do corpo: 15 fileiras (0), 17 fileiras (1), 19 fileiras (2), 21 fileiras (3). Série aditiva.

O número de fileiras de escamas dorsais em serpentes é muito utilizado na caracterização de gêneros e espécies. Nas espécies do grupo interno são encontrados três estados para essa série de transformação. Quinze fileiras de escamas dorsais (estado 0) ocorrem em vários grupos de Xenodontinae, como por exemplo: Echinantherini (as espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis*), Elapomorphini (todas as espécies, exceto *Apostolepis polylepis* que tem 17 fileiras; Lema 2001), Hydropsini (as duas espécies de *Pseudoeryx* e *Hydrops triangularis*; Schargel *et al.* 2007; Albuquerque & Lema 2008) e Tachymenini (as duas espécies de *Calamodontophis*; Franco *et al.* 2007a). Nas espécies utilizadas como grupo externo o estado 0 aparece em *P. plicatilis* e *H. triangularis*. No grupo interno o estado 0 aparece apenas nas espécies do grupo de *T. occipitalis* (ver Tabela 1). Todas as espécies de *Echinanthera*, as espécies dos grupos de *T. affinis* e *T. brevirostris* (ver Tabela 1), *Tomodon dorsatus* e *Uromacer catesbyi*, do grupo externo, apresentam 17 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo (estado 1). 19 fileiras de escamas no meio do corpo (estado 2) são observadas em grande parte dos representantes do grupo externo, ocorrendo em 78% das espécies analisadas. A única espécie do grupo interno que apresenta 19 fileiras de escamas no meio do corpo é *T. nebularis*. 21 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo (estado 3) ocorre apenas *Xenodon severus* e em *Leptodeira annulata*, na última polimorficamente com os estados 1 e 2 (Duellman 1958).

2— Fileiras de escamas dorsais após o meio do corpo: igual ao melhor do corpo (0), menor que no meio do corpo (1).

Ruthven (1908) argumentou que padrões de redução nas fileiras de escamas dorsais são uniformes em vários grupos de serpentes e que diferentes tipos de reduções caracterizam diferentes grupos. Atualmente, esse carácter é muito usado em diagnoses de espécies e gêneros. O número de reduções após o meio do corpo pode variar interespecificamente dentro do mesmo gênero (*e.g. Liophis poecilogyrus* perde quatro fileiras de escamas após o meio do corpo, enquanto que *Liophis miliaris* perde apenas duas), sendo a redução de duas fileiras de escamas o padrão mais comum em Xenodontinae.

Todas as espécies de *Echivanthera* e as espécies do grupo de *Taeniophallus affinis* não apresentam redução, sendo constante o número de fileiras dorsais. No grupo interno apenas as espécies do grupo de *T. brevirostris* (*T. brevirostris* e *T. nicagus*) e *T. nebularis* apresentam, constantemente, redução no número de fileiras dorsais após o meio do corpo (estado 1). As espécies do grupo de *T. occipitalis* (*T. miolepis*, *T. occipitalis*, *T. quadriocellatus*, *Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”, *Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado” e *Taeniophallus* sp. nov.2) apresentam ou não redução nas escamas dorsais sendo tratadas como polimórficas para esse carácter (estados 0 e 1). No grupo externo a ausência de redução (estado 0) ocorre apenas em *Hydrops triangularis* e *Pseudoeryx plicatilis*.

3— Fosseta apical na região nugal: ausente (0), presente (1).

A presença ou ausência de fossetas apicais, ou ainda se são pareadas ou simples (ver carácter 3), são informações comumente utilizadas como carácter sistemático de serpentes (Myers 1974). Algumas espécies podem ser diagnosticadas pela presença ou

ausência dessas estruturas, como por exemplo, *Hydrodynastes melanogigas* distinta das outras duas espécies do gênero por apresentar duas fossetas apicais nas escamas da região nugal, entre outros caracteres (Franco *et al.* 2007b). Fossetas podem estar presentes em várias partes do corpo, como por exemplo, na região nugal, no meio do corpo e próximo à cloaca. Nesse trabalho nós limitamos nossa observação apenas para a região nugal dos indivíduos analisados. Até o momento não se sabe ao certo a verdadeira função dessas estruturas, mas alguns autores defendem a hipótese de estarem relacionadas à percepção de variações de temperatura e estímulos táteis (Porter 1972; Peters 1974).

Fosseta apical aparece em grande parte das espécies analisadas (estado 1). O único grupo analisado onde todos os representantes não possuem fossetas (estado 0) é a tribo Hydropsini. No grupo interno, o estado 0 está presente em todas as espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis* e nas espécies do grupo de *T. affinis*. Além desses grupos, as espécies do grupo de *T. brevirostris* e a maioria dos representantes de *Echinanthera* apresentam os dois estados do carácter (0 e 1). *Echinanthera cephalomaculata*, *E. cephalostriata* e *T. nebularis* apresentam constantemente o estado 1.

4— Número de fossetas apicais na região nugal: uma (0), duas (1).

O número de fossetas variou de uma a duas nas espécies utilizadas nesse estudo. No grupo interno as espécies de *Echinanthera*, exceto *E. cephalomaculata*, e *Taeniophallus brevirostris* (Myers 1974) apresentam polimorficamente uma e/ou duas fossetas (0 e 1). Em *E. cephalomaculata* e em *T. nebularis* (Schargel *et al.* 2005) ocorrem duas fossetas (estado 1). Schargel *et al.* (2005) afirmaram que o grupo de *T. brevirostris*, representado pela espécie nominal e *T. nicagus*, é caracterizado por

apresentar fileiras de escamas dorsais em 17-17-15 podendo ou não apresentar fossetas apicais (“apical pits often present”). Contudo, os autores não informam o número de fossetas por escamas quando presentes. Os poucos espécimes de *T. nicagus* analisados nesse estudo, não apresentavam os extratos córneos, impossibilitando a análise de presença e quantidade de fossetas por escama. Por não termos observado em nossas análises o extrato córneo das escamas de *T. nicagus*, consideramos esse caracter como desconhecido (?) para essa espécie. As espécies do grupo de *T. occipitalis* e do grupo de *T. affinis* não apresentam fossetas, por esse motivo esse caracter é considerado inaplicável para essas espécies.

5— Número de escudos internasais: dois (0), um (1).

Poucos xenodontíneos apresentam apenas um escudo separando os escudos nasais. A condição escudo único (estado 1) está presente somente nos membros da tribo Hydropsini (*Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoreyx*) podendo representar uma provável sinapomorfia para o grupo. Todas as demais espécies analisadas apresentam dois escudos separando os escudos nasais dorsalmente (estado 0).

6— Número de escudos supralabiais: seis (0), sete (1), oito (2), nove (3). Série aditiva.

No grupo interno o número de escudos supralabiais varia de sete a nove. As espécies de *Echinanthera* apresentam oito escudos supralabiais, exceto *E. cephalostriata* que apresenta polimorficamente sete, oito ou nove escudos (estados 1, 2 e 3). Com exceção de *Taeniophallus bilineatus* que apresenta polimorficamente sete e oito supralabiais (estados 1 e 2), as espécies do grupo de *T. affinis* apresentam sete supralabiais (estado 1). Três espécies do grupo de *T. occipitalis* (*Taeniophallus* sp.

nov.2, *T. miolepis* e *T. occipitalis*) apresentam exclusivamente oito escudos supralabiais (estado 2), as demais espécies apresentam polimorficamente oito e nove (*Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”) ou sete, oito e nove (*Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado” e *T. quadriocellatus*).

*Tomodon dorsatus* é a única espécie utilizada nesse estudo que apresentou seis supralabiais (estado 0), a qual também apresentou sete supralabiais (estado 1). As demais espécies do grupo externo apresentaram sete (sem variação em *Clelia clelia*), oito (sem variação em *Helicops angulatus*, *Pseudoeryx plicatilis*, *Liophis poecilogyrus*, *Hydrodynastes gigas*, *Uromacer catesbyi* e *Antillophis parvifrons*) ou nove supralabiais muitas vezes polimorficamente com a seguinte combinação: sete e oito (*Xenodon merremii* e *Leptodeira annulata*), oito e nove (*Hydrops triangularis*, *X. severus* e *Pseudoboa nigra*) e sete, oito e nove (*Thamnodynastes strigatus* e *Philodryas olfersii*).

7— Número de escudos infralabiais: sete (0), oito (1), nove (2), 10 (3), 11 (4), 12 (5). Série aditiva.

Assim como o número de escudos supralabiais o número de infralabias apresenta grande variação intraespecífica. O número de escudos infralabias variou de sete a 12 escudos na amostra analisada. Apenas quatro espécies do grupo interno não apresentaram múltiplos estados de caracter: *Taeniophallus bilineatus* (oito escudos, estado 1), *T. brevirostris* (nove escudos, estado 2), *T. nebularis* (oito escudos, estado 1) e *T. occipitalis* (nove escudos, estado 2). Todas as demais espécies apresentaram mais de um estado do caracter, evidenciando grande polimorfismo para essa série de transformação.

Entre as espécies do grupo externo não foi observado polimorfismo para esse caracter em *Pseudoeryx plicatilis* (estado 1), *Liophis poecilogyrus* (estado 3) e *Uromacer catesbyi* (estado 2).

8— Placa cloacal: inteira (0), dividida (1).

Nas espécies utilizadas nesse estudo, a placa cloacal inteira (estado 0) aparece apenas nos representantes de Pseudoboini (*Clelia clelia* e *Pseudoboa nigra*) e em *Hydrodynastes gigas*. A maioria das demais espécies apresenta a placa cloacal dividida (estado 1), exceto *Xedonon merremii* que apresenta polimorficamente a placa cloacal inteira e/ou dividida (estados 0 e 1) (Yuki 1994).

**Coloração.** Caracteres relacionados à cor e ao padrão de coloração não são muito usados em estudos filogenéticos devido à sua grande plasticidade e variabilidade intraespecífica (Areekul & Quicke 2007). O padrão de coloração das espécies de *Echinanthera* e *Taeniophallus* é um dos principais atributos para a diferenciação interespecífica. Di-Bernardo (1994) descreveu *E. cephalomaculata* e apontou como característica diagnóstica a presença de uma mácula branca ao redor dos olhos. Di-Bernardo (1996) diferenciou *E. cephalostriata* de *E. cyanopleura* pela presença de uma linha látero-dorsal contínua até o capuz cefálico (interrompida em *E. cyanopleura*), entre outras características. Duas das prováveis sinapomorfias de *Echinanthera* apresentadas por Schargel *et al.* (2005) estão relacionadas com o padrão de coloração: (1) presença de bandas longitudinais na região vertebral de algumas espécies e (2) pela presença de bandas transversais na região basal das escamas ventrais. Santos-Jr *et al.* (2008) apresentaram como uma das diagnoses de *T. quadriocellatus* a presença de ocelos claros bordados de preto na região nucal, entre outras características. Santos-Jr *et al.* (Capítulo 1 dessa tese), na revisão do grupo de *T. occipitalis*, apresentaram várias

características de coloração, principalmente cefálica, para distinguir as espécies do grupo.

Nesse estudo apresentamos sete caracteres referentes a coloração. Ao selecionarmos essas séries de transformações, nos detivemos apenas aos caracteres relevantes ao grupo interno. Os caracteres foram baseados, na sua maioria, sobre espécimes preservados, mas também foram utilizadas fotografias e descrições da literatura, principalmente para espécies do grupo externo.

9— Padrão de coloração da região occipital (Figura 6): uniforme sem ocelos ou linhas claras na região posterior dos parietais (0); com ocelos brancos conspícuos (1); com ocelos brancos interligados à linha clara do *canthus rostralis* por uma linha clara ou terminando em duas linhas, uma em cada lado, na parte de dentro dos parietais (2); sem ocelos evidentes terminando em duas linhas, uma em cada lado, que se suturam na região posterior dos parietais (3). Série não aditiva.

Manchas e/ou linhas claras na porção posterior dos parietais é encontrada exclusivamente nas espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis* (estados 1–3) Todas as demais espécies do grupo interno e as espécies do grupo externo apresentam a coloração homogênea sem manchas ou linhas (estado 0). O estado 0 também foi observado em alguns indivíduos de *Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado” e *Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado”. Ocelos brancos conspícuos (estado 1) está geralmente presente em *T. occipitalis* e *T. quadriocellatus*, e raramente presente em *Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado”. Os ocelos brancos interligados à linha clara do *canthus rostralis* por uma linha clara (estado 2) aparece em quase todas as espécies de Echinantherni, exceto em *Taeniophallus* sp. nov.2. Em *T. quadriocellatus* e *T. occipitalis* o estado 2 foi observado em apenas um indivíduo de cada espécie. O estado

4 é uma autapomorfia de *Taeniophallus* sp. nov.2. Em alguns filhotes de *Taeniophallus* sp. nov.2 (FML 1010, 1281, 1593, 2377) a linha clara do dorso da cabeça não é completamente fechada na porção posterior dos parietais. Essa variação pode estar relacionada com mudanças ontogenéticas na coloração.

10— Pequenos pontos claros nos parietais (Figura 7): ausentes (0), presentes (1).

Pequenos pontos claros nos parietais estão presentes (estado 1) apenas nas espécies de *Echinanthera* e *Taeniophallus* (Figura 7). Algumas espécies (*E. amoena*, *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura*, *E. melanostigma*, *T. affinis*, *T. bilineatus*, *T. brevisrostris* e *T. persimilis*) podem ou não apresentar pontos claros, sendo essas espécies tratadas como polimórficas para esse carácter (estados 0 e 1).

11— Linha clara sobre o *canthus rostralis* (Figura 8): ausente (0), presente fina e bem delineada (1), presente larga e difusa (2). Série não aditiva.

Presença de linha clara sobre o *canthus rostralis* (estados 1 e 2) ocorre apenas nas espécies do grupo de *Taeniophallus affinis*, exceto *T. persimilis*, e nas espécies do grupo de *T. occipitalis*. A linha pode ser fina e bem delineada (estado 1) ou larga e difusa (estado 2). A linha clara sobre o *canthus rostralis* larga e difusa (estado 2) ocorre exclusivamente em *T. affinis*.

12— Padrão de coloração da região mentoniana (Figura 9): homogêneo (0), com diminutos pontos pretos (1), com manchas escuras “cheias” (2), com manchas ocelares (3). Série não aditiva.

A coloração da região mentoniana das espécies de *Echinanthera* e *Taeniophallus* varia podendo ser desprovida de manchas e/ou pontos (estado 0) ou apresentar algum

tipo de pigmentação. Nas espécies de *Echinanthera* predomina o padrão homogêneo (estado 0), variando apenas em *E. amoena* e em *E. undulata*, nas quais também ocorre ocasionalmente pequenos pontos pretos (estado 1). Nas espécies do grupo de *T. occipitalis* a coloração mentoniana é uma das características diagnósticas de algumas espécies. No grupo de *T. occipitalis* o padrão homogêneo (estado 0) está presente em *Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”, *T. miolepis* e *T. quadriocellatus* (polimorficamente com o estado 1 nas duas últimas espécies). Em *T. occipitalis* ocorre exclusivamente diminutos pontos pretos (estado 1). Apesar de outras espécies do grupo também apresentarem o estado 1 (*T. miolepis* e *T. quadriocellatus*), os pontos pretos presentes em *T. occipitalis* são em maior quantidade do que nas demais espécies dando um aspecto “salpicado” (Figura 9 B). Apesar da variação observada, consideramos apenas a presença ou ausência e não a intensidade dos pequenos pontos pretos nessa série de transformação.

*Taeniophallus* sp. nov. 1, como apresentada no Capítulo 1 dessa tese, possui dois morfos que podem ser distinguidos pelo padrão de coloração mentoniana. Um apresenta a região mentoniana completamente imaculada (estado 0) e outro apresenta manchas escuras cheias (estado 2) ou ocelares (estado 3). Nesse estudo os dois morfos tratados distintamente com o objetivo de avaliar o limite de espécie. O estado 2 também ocorre na espécie *Taeniophallus* sp. nov.2. Manchas ocelares (estado 3) é observado apenas em *T. affinis* e *Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado”.

13— Padrão de coloração da região ântero-lateral do início do tronco (Figura 10): sem linha ou manchas (0), com uma linha escura bem definida (1), com manchas arredondadas (2). Série não aditiva.

Muitas espécies de serpentes xenodontíneas apresentam linhas, bandas ou manchas no tronco. Nas espécies de *Echianthera* e *Taeniophallus*, e em algumas espécies do grupo externo, podemos observar na região ântero-lateral do tronco uma evidente linha escura ou manchas arredondadas (estados 1 e 2). As linhas escuras bem definidas (estado 1) ocorre em várias espécies do grupo interno e essa linha pode ser fina ou um pouco larga. Em *E. cephalomaculata*, *E. melanostigma* e *E. undulata* ocorrem manchas arredondadas (estado 2). Muitas espécies apresentam polimorficamente a ausência de manchas ou linhas (estado 0) e presença de linhas (estados 0 e 1, respectivamente). Apenas *T. nebularis* e *T. occipitalis*, do grupo interno, apresentaram exclusivamente o estado 0. No grupo externo as únicas espécies que não apresentam o estado 0 foram: *Hypsirhynchus parvifrons* e *Pseudoeryx plicatilis*, que apresentam o estado 1.

14— Coloração da região basal das escamas ventrais em adultos (Figuras 11 e 12): sem bandas transversais (0), com bandas transversais (1).

Schargel *et al.* (2005) afirmaram que a presença de uma banda transversal na região basal das escamas ventrais poderia ser considerada uma provável sinapomorfia para *Echianthera* (ver localização topográfica na Figura 11). Existe variação ontogenética em relação a essas bandas. Em filhotes de *E. undulata* não observamos essas bandas, e em todos os adultos analisados elas estavam presentes. Por esse motivo, esse carácter foi codificado apenas com indivíduos adultos. Em nossa amostra a presença de bandas transversais (estado 1) ocorre exclusivamente nas espécies de *Echianthera*.

15— Desenho da região lateral das escamas ventrais (Figura 13): sem pontos ou manchas escuras (0), com pontos escuros conspícuos (1), mancha alongada formando linha longitudinal (2), mancha triangular (3). Série não aditiva.

A região lateral das escamas ventrais (ver localização topográfica na Figura 11) pode apresentar diferentes padrões de desenho ou ser completamente homogênea (estado 0). As espécies do grupo interno, com raras exceções, apresentam algum tipo de desenho nas laterais de cada escama ventral. Todas as espécies de *Echinanthera* apresentam pequenos pontos escuros nas bordas das ventrais (estado 1). Alguns indivíduos de *E. amoena*, *T. poecilopogon*, *Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”, *Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado” e *Taeniophallus* sp. nov.2 não apresentam pontos escuros, por esse motivo para essas espécies foi codificado os estado 0 e 1 para esse caracter. A única espécie do grupo externo que apresentou pontos escuros nas escamas ventrais foi *Pseudoeryx plicatilis*. A presença de manchas alongadas formando uma linha longitudinal em todo o ventre (estado 2) foi observada em algumas espécies do grupo interno (*T. brevirostris*, *T. poecilopogon*, *Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado” e *Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado”) e apenas em uma espécie do grupo externo (*Thamnodynastes strigatus*). Essas manchas podem ser mais lateralizadas em contato com a primeira fileira de escamas paraventrales (Figura 13 B) ou ser um pouco mais interna. A região lateral das escamas ventrais com manchas triangulares (estado 3) ocorre apenas em *T. brevirostris* e em *T. nebularis*. Em *T. brevirostris* também foram observados os estados 1 e 2.

**Hemipênis.** Caracteres hemipenianos são muito utilizados em estudos filogenéticos e taxonômicos de serpentes. Muitos grupos atualmente conhecidos foram inicialmente caracterizados com base na morfologia do hemipênis (*e.g.* Xenodontini – Dowling 1967; Philodryadini – Jenner 1981; Pseudoboini – Jenner & Dowling 1985) e

posteriormente corroborados com outras evidências em estudos mais recentes (*e.g.* Vidal *et al.* 2000; Zaher *et al.* 2009). Zaher (1999) apresentou uma extensa revisão da morfologia hemipeniana de Colubroidea, dando principal ênfase nas serpentes xenontíneas. Características hemipenianas são importantes na caracterização de *Echinanthera* e *Taeniophallus*. Apesar de apresentarem algumas características hemipenianas em comum (*e.g.* presença de uma área nua na face não sulcada do hemipênis), algumas espécies do grupo apresentam a morfologia do hemipênis completamente distinta dos seus congêneres. Como exemplo, podemos citar a presença de sulco espermático simples em *T. nicagus* e o hemipênis fortemente bilobado encontrado em *T. nebularis*.

A maioria das informações da morfologia hemipeniana do grupo externo foi obtida da literatura, principalmente dos trabalhos de Dullman (1958), Maglio (1970) e Zaher (1997 e 1999). Informações sobre o grupo interno foi baseada em hemipênis depositados em coleções científicas (Apêndice 1) e complementa através de dados da literatura (Myers 1974; Di-Bernardo 1992, 1996; Schargel *et al.* 2005; Cacivio *et al.* 1999; Zaher 1999; Santos-Jr *et al.* 2008). Os dados de hemipênis de *Uromacer catesbyi* e *Hypsirhynchus parvifrons* foram obtidos de Zaher (1999). Zaher não apresentou distinção de subespécies no seu trabalho e por esse motivo não sabemos a qual população as descrições estão referidas. Dados de *Taeniophallus nebularis* foram obtidos de Schargel *et al.* (2005). *Echinanthera cephalomaculata* é conhecida apenas pelo holótipo e pelo parátipo sendo que esses dois espécimes são fêmeas. Por esse motivo caracteres de hemipênis dessa espécie são apresentados como desconhecidos (“?”). Seguimos a técnica proposta por Pesantes (1994) para preparar alguns hemipênis adicionais. A terminologia da morfologia do órgão segue Zaher (1999).

16— Forma apical do hemipênis (Figura 14): bilobado com o sulco interlobular reduzido ou profundo (0), levemente bilobado com o sulco interlobular ausente (1), simples (2). Série aditiva.

O hemipênis das serpentes dipsadídeas pode ser bilobado ou simples. Em Xenodontinae predomina espécies com hemipênis bilobados, no entanto algumas espécies podem apresentar hemipênis simples ou fracamente bilobado. Em Dipasadinae, por outro lado, predomina espécies como hemipênis simples e/ou levemente bilobados, podendo haver espécies com hemipênis fortemente bilobados (*e.g.* algumas espécies de *Atractus* Wagler; Passos *et al.* 2005, 2007).

Informações quanto a morfologia hemipeniana das espécies de *Echianthera* e *Taeniophallus* foram relativamente bem abordadas em trabalhos anteriores (Myers 1974; Di-Bernardo & Lema 1987, 1991; Di-Bernardo 1992; Cacivio *et al.* 2009; Zaher 1999; Shargel *et al.* 2005; Santos-Jr *et al.* 2008). As espécies de *Echianthera* e a maioria das espécies de *Taeniophallus*, apresentam o hemipênis debilmente bilobado sem a formação de sulco interlobular ou simples (estados 1 e 2, respectivamente). Apenas *T. nebularis* apresenta o hemipênis fortemente bilobado (estado 0). Myers (1974) descreveu um hemipênis de um espécime de *T. occipitalis* como levemente bilobado. Na época da observação de Myers, *T. occipitalis* tratava-se de uma espécie com ampla distribuição geográfica. Hoje sabemos que haviam outras espécies relacionadas e confundidas com *T. occipitalis* (Capítulo 1 dessa tese). Pela distribuição, o espécime analisado por Myers pode ser um *T. miolepis* (ver Capítulo 1 dessa tese), no entanto, não analisamos o espécime e para evitar possíveis erros, nesse trabalho resolvemos não considerar a observação de Myers. As espécies do grupo externo apresentam, em sua maioria, hemipênis bilobado com sulco interlobular reduzido ou

profundo (estado 0) ou levemente bilobado (estado 1), sendo o hemipênis simples (estado 2) observado apenas em *Leptodeira annulata*.

17— Capitação no hemipênis: ausente (0), semicapitado (1), unicapitado (2), bicapitado (3). Série não aditiva.

Consideramos um hemipênis capitado quando apresentam sulco capitular na superfície intrasulcar e/ou lateral do órgão conforme apresentado por Zaher (1999). Di-Bernardo (1992) afirmou que os membros de *Echinanthera* (incluindo parte de *Taeniophallus*) apresentam hemipênis semicapitado. Zaher (1999) apresentou todos os representantes de *Echinanthera* como sendo não capitado e os representantes de *Taeniophallus* (*T. affinis*, *T. persimilis*, *T. poecilopogon* e *T. occipitalis*) apresentando o hemipênis não capitado, semicapitado e unicapitado. A ausência de capitação (estado 0) foi observada nas seguintes espécies do grupo interno: *T. bilineatus*, *T. brevirostris*, *T. nebularis*, *T. nicagus*, *T. persimilis* e *T. poecilopogon*. Nesse estudo todas as espécies de *Echinanthera* foram codificadas como hemipênis semicapitado (estado 1), pois o sulco lateral não é completo ao redor do órgão. Hemipênis unicapitado (estado 2) está presente nas espécies do grupo de *T. occipitalis* e em *T. affinis*.

18— Superfície da porção distal do hemipênis na face sulcada (Figura 15): sem ornamentação (0), com cálices (1), com espinhos (2), com franja (3). Série não aditiva.

Nos xenodontíneos comumente são observados cálices na região distal do hemipênis (estado 1). No entanto, alguns grupos são desprovidos de cálices sendo composto basicamente por espinhos (estado 2), como por exemplo, na tribo Xenodontini. A falta de ornamentação não é comum na família Dipsadidae, no entanto, na amostra analisada a espécie *Xenodon severus* não apresenta ornamentação no ápice

do hemipênis (estado 0). A presença de franja foi observada apenas nos representantes de Hydropsini. Todas as espécies do grupo interno apresentam cálices papilados ornamentando a porção distal do hemipênis na face sulcada (estado 1). Hemipênis bicapitado (estado 2) está presente apenas nos pseudoboíneos *Clelia clelia* e *Pseudoboa nigra*.

19— Discos apiculares (Figura 15 A e C): ausentes (0), presentes (1).

Dowling & Dullman (1978) caracterizaram a tribo Xenodontini pela presença de discos apiculares no ápice dos lobos. A presença de discos apiculares (estado 1) é exclusiva dos representantes de Xenodontini.

20— Condição do sulco espermático (Figura 16): simples (0), dividido com ramos assimétricos (1), dividido com ramos simétricos (2). Série aditiva.

Hemipênis com sulco espermático simples (estado 0) é incomum entre os Xenodontíneos. Myers & Cadle (1994) afirmaram que *Taeniophallus brevirostris* e *T. nicagus* são espécies estreitamente relacionadas e que a condição derivada do sulco espermático simples encontrada em *T. nicagus* seria resultado do encurtamento de um dos ramos do sulco espermático, e que isso poderia ser verificado na assimetria no tamanho dos ramos do sulco espermático do hemipênis de *T. brevirostris* (estado 1). Todas as demais espécies do grupo interno e a maioria do grupo externo apresentam sulco espermático dividido com braços simétricos (estado 2). *Leptodeira annulata* é a única espécie do grupo externo com sulco espermático simples.

21— Orientação do sulco espermático (Figura 17): centrolinear (0), centrifugal (1).

Todas as espécies do grupo interno apresentam a orientação dos braços do sulco espermático do tipo centrolineal (estado 0). A condição centrifugal dos ramos do sulco espermático (estado 1) ocorre nas seguintes espécies do grupo externo: *Helicops angulatus*, *Liophis poecilogyrus*, *Xenodon severus*, *X. merremii*, *Philodryas olfersii*, *Pseudoboa nigra*, *Clelia clelia*, *Uromacer catesbyi* e *Hypsirhynchus parvifrons*. Esse carácter é inaplicável para *Taeniophallus nicagus* e *Leptodeira annulata* que apresentam hemipênis simples.

22— Local de divisão do sulco espermático: região basal do hemipênis (0), região medial (1), região apical (2). Série aditiva.

A divisão do sulco espermático pode ser basal, medial e apical em relação ao corpo do hemipênis. Na maioria das espécies de Echinantherini o sulco espermático se divide na porção medial do órgão (estado 1). Apenas em *Taeniophallus brevirostris* a divisão do sulco espermático é basal (estado 0). O carácter é inaplicável (“-”) para *T. nicagus*, pois apresenta hemipênis simples.

23— Ornamentação da porção distal do corpo do hemipênis na face não sulcada (Figura 18): com pequenos espinhos (0), com grandes espinhos (1), com cálices corporais (2), com uma área nua sem ornamentação (3). Série não aditiva.

Nas espécies analisadas encontramos quatro estados para esse carácter. Nas espécies de Echinantherini foi observada uma conspícua área nua na face não sulcada do hemipênis (estado 3). Essa característica foi apresentada por Di-Bernardo (1992) como a principal diagnose de *Echinanthera* (incluindo parte de *Taeniophallus*). Além disso, a área nua presente nos representantes de Echinantherini está, geralmente, bordada por fileiras longitudinais de espinhos médios (ver carácter 24 abaixo).

Considerando apenas a ausência de ornamentação nessa região topográfica específica, uma área nua na face não sulcada do hemipênis pode ser observada em espécies de outros grupos de Xenodontinae analisados (Alsophiini, Pseudobini e Xenodontini) e em *Leptodeira annulata*.

24— Ornamentação que bordeia a área nua sem ornamentação na face não sulcada: grandes espinhos irregulares (0) (Figura 18 D), pequenos espinhos irregulares (1) (Figura 19 C), espinhos de tamanho mediano arranjados em fileira longitudinal (2) (Figura 19 A e B). Série não aditiva.

A área nua presente em algumas espécies do grupo externo e em todas as espécies do grupo interno pode ser delimitada lateralmente por espinhos de tamanhos variados. Exceto *Taeniophallus nebularis* que apresenta pequenos espinhos irregulares bordeando lateralmente a área nua da face não sulcada (estado 1), todas as demais espécies de *Echinanthera* e *Taeniophallus* apresentam espinhos de tamanhos medianos arranjados em fileira longitudinal (estado 2). As espécies do grupo externo que apresentam a área nua possuem grandes espinhos arranjados irregularmente bordeando a área nua (estado 0). O carácter é inaplicável para as espécies que não apresentam área nua na face não sulcada do hemipênis.

25— Extensão basal da área nua da face não sulcada (Figura 19): até a base (0), até o meio do corpo interrompida por um grande espinho (1), até o meio do corpo interrompida por dois grandes espinhos (2). Série aditiva.

Nas espécies do grupo interno, a área nua da face não sulcada pode se estender ininterruptamente até a região basal ou ser interrompida medialmente por um ou dois grandes espinhos. Todas as espécies de *Echinanthera* e as espécies do grupo de

*Taeniophallus affinis* apresentam o estado 0 da série de transformação. As espécies do grupo de *T. occipitalis* e as espécies do grupo de *T. brevirostris* apresentam um grande espinho, às vezes um pouco lateralizado, interrompendo a área nua da face não sulcada do hemipênis (estado 1). Apenas em *T. nebularis* são observados dois espinhos na região central do corpo do hemipênis (estado 2).

26— Grande espinho basal (Figura 20): ausente (0), presente (1).

As espécies que apresentam fileiras conspícuas de espinhos bordeando a área nua da face não sulcada, podem ou não apresentar um grande espinho basal. O estado 1 está presente na maioria das espécies de *Echinanthera*, exceto em *E. amoena*. *Echinanthera cephalostriata* apresenta polimorficamente os estados 0 e 1. Nas espécies de *Taeniophallus* um grande espinho basal está presente nas espécies do grupo de *T. affinis* (presente ou ausente em *T. affinis*) e nas espécies do grupo de *T. brevirostris*. As espécies do grupo de *T. occipitalis* são desprovidas de um grande espinho basal (estado 0).

27— Bolsa basal (Figura 19 C): ausente (0), presente (1).

A presença de uma bolsa basal na face não sulcada do hemipênis (estado 1) no grupo interno, ocorre exclusivamente em *Taeniophallus nebularis*. No grupo externo apenas *Leptodeira annulata*, *Helicops angulatus* e *Hypsirhynchus parvifrons* apresentam o estado 1, sendo ausentes (estado 0) nos demais táxons analisados.

***Musculatura adutora da mandíbula.*** Em relação às espécies do grupo interno, o único trabalho de musculatura cefálica que usou algum representante de Echinantherini foi Moro (1999). No trabalho de Moro o espécime utilizado foi um exemplar de *Taeniophallus* proveniente da Argentina, muito provavelmente *Taeniophallus* sp. nov.2.

A nomenclatura da musculatura adutora da mandíbula utilizada nesse trabalho segue Zaher (1997) e Moro (1999).

Em sete espécies do grupo interno não foi possível analisar a musculatura cefálica (*Echinanthera cephalomaculata*, *T. nebularis*, *T. nicagus*, *T. miolepis*, *T. persimilis*, *T. poecilopogon* e *T. quadriocellatus*), sendo que para essas espécies os caracteres da musculatura foram tratados como desconhecidos (?).

28— *Adductor mandibulae externus profundus* posterior (caracter 4 de Moro 1999): ausente (0), presente (1) (Figura 21).

O *Adductor mandibulae externus profundus* posterior se origina na superfície látero-medial do parietal e se insere na superfície dorso-medial do osso composto na altura da crista mandibular. Esse músculo pode estar ausente (estado 0) ou presente nos xenodontíneos (estado 1). Nas espécies do grupo interno o estado 1 está presente nas seguintes espécies: *Echinanthera melanostigma*, *E. cyanopleura* (polimorficamente com o estado 0), *E. undulata*, *Taeniophallus affinis*, *T. bilineatus*, *Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”, *Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado”, *Taeniophallus* sp. nov.2 e *T. occipitalis*. Em quatro espécies de Echinantherini (*E. amoena*, *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura* – polimorficamente com o estado 1 – e *T. brevirostris*) e na maioria das espécies do grupo externo o *Adductor mandibulae externus profundus* posterior está ausente.

29— Banda anterior do *adductor mandibulae externus superficialis* (Figura 22) (caracter 0 de Moro 1999): não diferenciada (0), diferenciada sem contato direto com a mandíbula (1), diferenciada em contato direto com a mandíbula (2).

Em todas as espécies analisadas o *Adductor mandibulae externus superficialis* se origina na borda látero-anterior do parietal e na porção distal e/ou em todo o pós-ocular. Esse músculo pode estar inserido diretamente no osso composto ou estar conectado a ele através de uma fina aponeurose. Entre as espécies utilizadas no presente estudo, apenas *Xenodon merremii* e *Clelia clelia* (Moro 1999; APSJ obs. pess.) não apresentam uma banda anterior diferenciada do *Adductor mandibulae externus superficialis* (estado 0). No espécime analisado de *Clelia clelia* (MCP 14083) foi observado uma banda anterior diferenciada (estado 1), sendo essa espécie tratada como polimórfica para esse carácter.

30— Desenvolvimento do músculo *Adductor mandibulae externus superficialis* no seu ponto de origem: pouco desenvolvido (0), muito desenvolvido (1).

Zaher (1999) considerou o grande desenvolvimento do *Adductor mandibulae externus superficialis* (estado 1) como uma provável sinapomorfia da tribo Hydropsini representada pelos gêneros *Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx*. Nas espécies desse grupo a o ponto de inserção sobre o pós-ocular e o parietal é tão longo, ou mais longo, quanto o comprimento de suas fibras. Essa condição também aparece em algumas espécies da tribo Tachymenini (Zaher 1999). Nas espécies utilizadas nesse estudo apenas os representantes da tribo Hydropsini (*H. angulatus*, *H. triangularis* e *P. plicatilis*) apresentam o estado 1 do carácter.

31— Feixe occipital do *depressor mandibulae* (Figura 23): ausente (0), presente (1).

O músculo *depressor mandibulae* está localizado sobre o quadrado, tendo sua origem na face externa da porção ântero-dorsal do quadrado com alguns feixes sobre a

borda posterior do supratemporal. Ele pode ou não apresentar um feixe diferenciado que segue em direção a crista supraoccipital. Seu ponto de inserção é a superfície dorso-lateral do processo retroarticular do osso composto. Em Echinantherini o feixe occipital do *depressor mandibulae* está presente (estado 1) em todas as espécies analisadas de *Echinanthera* e *Taeniophallus*, exceto em *T. occipitalis* que apresenta o estado 0. *Taeniophallus affinis* é polimórfica para esse carácter, apresentando ou não o feixe occipital no *depressor mandibulae* (estados 0 e 1).

32— *Cervicomandibularis*: único (0), completamente dividido (1) (Figura 24).

*Cervicomandibularis* dividido (estado 1) é uma sinapomorfia de *Xenodon* como apresentado por Zaher *et al.* (2009).

***Osteologia craniana.*** Caracteres osteológicos são importantes para estudos sistemáticos de serpentes, e apesar de existir várias descrições da osteologia craniana de espécies de Xenodontinae (*e.g.* Anthony & Serra 1955; Fabián 1973; Silva & Lema 1983; Cundall & Rossman 1984; Marques & Lema 1992; Lobo & Scrocchi 1994), para muitos grupos a anatomia cefálica é desconhecida. Muitos estudos filogenéticos utilizaram evidências cranianas para propor hipótese de relacionamento em nível de grande grupo em répteis (*e.g.* Lee 1998; Hallermann 1998; Zaher & Rieppel 1999; Zaher & Rieppel 2002; Kearney 2003; Conrad 2008). A osteologia craniana das espécies de Echinantherini é praticamente desconhecida. O único trabalho que descreveu a osteologia craniana para alguma espécie de Echinantherini foi Fabián (1973) que utilizou uma espécie do grupo de *T. occipitalis* (*Taeniophallus Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”). No presente estudo foram analisados crânios depositados nas coleções científicas (ver Apêndice 1) e alguns preparados por um dos

aurores (APSJ). A nomenclatura dos ossos segue Cundall & Rossman (1984) (ver disposição dos principais ossos cranianos na Figura 25).

Não tínhamos material disponível para três espécies: *Echinanthera cephalomaculata*, *T. nebularis* e *T. miolepis*. Para essas espécies os caracteres relacionados a osteologia craniana foram tratados como desconhecidos (?).

33— Presença de sulco nos dois últimos dentes da maxila: ausente (0), presente (1).

A presença de sulco nos últimos dentes maxilares (dentição opistóglifa) ocorre em vários grupos de Xenodontinae. Nas espécies utilizadas nesse estudo o estado 1 está presente em *Leptodeira annulata* (Dipsadinae), *Thamnodynastes strigatus* (Tachymenini), *Tomodon dorsatus* (Tachymenini), *Philodryas olfersii* (Philodryadini), *Clelia clelia* (Pseudoboini) e *Pseudoboa nigra* (Pseudoboini). Todas as espécies do grupo interno apresentam a dentição áglifa, ou seja, não apresentam sulco nos últimos dentes maxilares (estado 0).

34— Contato supratemporal–parietal (Figura 26): supratemporal não contata o parietal (0), supratemporal toca levemente ou está pouco sobreposto ao parietal (1), supratemporal encontra-se muito sobreposto (grande área de contato) com o parietal (2). Série aditiva.

O tamanho do supratemporal pode variar podendo ser pouco desenvolvido, relativamente desenvolvido e muito desenvolvido. No grupo interno o parietal é pouco desenvolvido não contactando o parietal anteriormente (estado 0) em todas as espécies, exceto em *Echinanthera amoena*. Na maioria das espécies do grupo externo e em *E. amoena* do grupo interno, o supratemporal toca levemente ou está pouco sobreposto ao

parietal (estado 1). Apenas em *Hydrodynastes gigas*, *Xenodon severus* e *X. merremii* o supratemporal é bastante desenvolvido, tendo uma grande área de sobreposição com o parietal (estado 2).

35— Processos maxilares do pré-maxilar (Figura 27): com projeções posteriormente (0), sem projeções posteriormente (1).

Nas espécies do grupo interno, projeções nos processos maxilares do pré-maxilar (estado 0) estão presentes em *Echinanthera cephalostriata*, *E. cyanopleura* (polimorficamente com o estado 1), *E. melanostigma*, *E. undulata*, *Taeniophallus nicagus*, *T. poecilopogon* e *T. quadriocellatus* (polimorficamente com o estado 1). As espécies de Echinantherini que, exclusivamente, não apresentam projeções nos processos maxilares do osso pré-maxilar (estado 1) são: *E. amoena*, *T. affinis*, *T. bilineatus*, *Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”, *Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado”, *Taeniophallus* sp. nov.2, *T. brevirostris*, *T. occipitalis* e *T. persimilis*.

36— Formato do processo nasal do pré-maxilar (Figura 28): arredondado (0), levemente arredondado (1), pontiagudo (2). Série aditiva.

O formato do processo nasal na maioria das espécies do grupo interno é levemente arredondado (estado 1). Processo nasal arredondado (estado 0) ocorre apenas em *T. affinis* e *T. brevirostris* e a forma pontiaguda (estado 2) foi observada apenas em *E. cyanopleura*.

37— Crista látero-dorsal do parietal (Figura 29): bem desenvolvida (0), pouco desenvolvida (1).

A crista látero-dorsal do parietal é o local de origem de alguns músculos adutores da mandíbula. Essa estrutura geralmente se estende desde a porção posterior do pós-orbital até a região dorsal do supra-occipital. Nas espécies utilizadas no presente estudo a crista látero-dorsal do parietal pode ser bem desenvolvida ou pouco desenvolvida. Assim como outras estruturas do crânio, a crista látero-dorsal do parietal torna-se mais evidente na medida em que o indivíduo vai crescendo. Em indivíduos juvenis essa crista não é tão evidente quanto em indivíduos adultos. No presente estudo, as comparações foram realizadas em semáforontes adultos com o intuito de evitar a variação presente entre as diferentes etapas do desenvolvimento das espécies. No grupo interno, uma crista látero-dorsal do parietal bem desenvolvida (estado 0) foi observada apenas em *E. amoena*. Todas as demais espécies apresentam a crista látero-dorsal do parietal pouco desenvolvida (estado 1).

38— Cristas ântero-laterais do parabasisfenóide (Figura 30): ausentes (0), presentes pouco desenvolvidas (1), presentes bem desenvolvidas (2). Série aditiva.

Cristas lateralmente localizadas geralmente próximas ao contato parietal-parabasisfenóide e estendendo-se transversalmente para o centro do parabasisfenóide. Essas cristas estão ausentes (estado 0) em *Taeniophallus brevirostris* e *T. nicagus*, presentes mais pouco desenvolvidas (estado 1) em todas as demais espécies de *Taeniophallus* e presentes e bem desenvolvidas (estado 2) em todas as espécies de *Echinanthera* analisadas.

39— Crista do basioccipital (Figura 31): presente, muito desenvolvida (0); presente, pouco desenvolvida (1), ausente (2). Série aditiva.

A crista do basioccipital ocorre transversalmente no basioccipital e pode estar localizada na região central do osso ou próximo a sutura com o parabasisfenoide. Na maioria das espécies analisadas do grupo interno e externo ocorre o estado 1. No grupo interno, a ausência da crista do basioccipital (estado 2) foi observada apenas em *E. melanostigma*, *Taeniophallus* sp. nov.<sup>2</sup> e em *E. undulata*, nessa última polimorficamente com o estado 1. Uma crista muito desenvolvida foi observada nas espécies de *Xenodon* (*X. severus* e *X. merremii*), em *Pseudoeryx plicatilis* e em *Hydrodynastes gigas*.

40— Posição dos processos alares do nasal na porção posterior (Figura 32): horizontalmente orientado (0), voltado para cima e levemente convexo (1), voltado para cima côncavo (2). Série aditiva.

A maioria das espécies utilizadas nesse estudo, incluindo grupo interno e externo, apresenta os processos alares do nasal com uma concavidade na porção posterior (estado 2). O estado 1 está presente em *Taeniophallus brevirostris* do grupo interno e em *Hydrops triangularis* e *Uromacer catesbyi* do grupo externo. Apenas *Pseudoboa nigra* apresentou o estado 0.

41— Contato pós-orbital–frontal: ausente (0), presente (1).

Em todas as espécies do grupo interno e a maioria do grupo externo o osso pós-orbital não toca o osso frontal (estado 0). Apenas nos representantes de Pseudoboini (*Clelia clelia* e *Pseudoboa nigra*), Hydropsini (*Helicops angulatus*, *Hydrops triangularis* e *Pseudoeryx plicatilis*) e em *Leptodeira annulata* o pós-orbital toca o frontal (estado 1).

42— Largura da região inferior do pré-frontal em vista lateral (Figura 33): não afilado (0), afilado (1).

Caracter invariável dentro de *Echinanthera* onde todas as espécies apresentam o pré-frontal não afilado (estado 0). Em *Taeniophallus* o pré-frontal afilado (estado 1) está presente em *T. affinis*, *T. bilineatus*, *T. brevirostris*, *T. nicagus*, *T. persimilis* e *T. poecilopogon*. No grupo externo o estado 1 está presente em *Clelia clelia* e *Pseudoboia nigra*.

43— Processo retroarticular do osso composto (Figura 34): reto (0), curvado (1).

Processo retroarticular curvado (estado 1) está presente apenas em *Echinanthera amoena* e *E. melanostigma* (nessa espécie polimorficamente com o estado 0) do grupo interno e em *Pseudoeryx plicatilis* do grupo externo.

44— Abertura visível do canal de Meckel (Figura 35): longa ultrapassando o esplênico anteriormente (0), curta não ultrapassando o esplênico anteriormente (1).

A abertura do canal de Meckel localizada apenas posteriormente (estado 1) está presente em poucas espécies do grupo interno. Por outro lado, no grupo externo essa condição está presente em vários grupos. Todas as espécies de *Echinanthera* e as espécies do grupo de *Taeniophallus occipitalis*, apresentam a abertura do canal de Meckel ultrapassando o esplênico anteriormente (estado 0). Entre as espécies do grupo de *T. affinis* o estado 0 está presente em *T. affinis* e *T. poecilopogon*. Canal de Meckel curto (estado 1) está presente nas espécies do grupo de *T. brevirostris* e em *T. bilineatus* e *T. persimilis*. No grupo externo o canal de Meckel aberto posteriormente está presente em *Thamnodynastes strigatus*, nas espécies de Hydropsini analisadas, em *Philodryas olfersii*, em *Clelia clelia*, em *Uromacer catesbyi* e em *Leptodeira annulata*.

45— Pós-orbital (Figura 36): sem depressão (0), com depressão (1).

Enquanto analisávamos a musculatura cefálica das espécies utilizadas no presente estudo, notamos que em algumas espécies o local de origem do *Adductor mandibulae externus superficialis* sobre o pós-orbital estava localizado sobre uma pequena depressão na porção posterior. As espécies do grupo interno que apresentam essa depressão no pós-orbital (estado 1) são: *Echinanthera cyanopleura*, *E. melanostigma*, *Taeniohallus bilineatus*, *Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”, *Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado”, *Taeniophallus* sp. nov.2, *T. brevirostris*, *T. nicagus*, *T. occipitalis* e *T. quadriocellatus*. Com exceção de *Clelia clelia*, *Philodryas olfersii*, *Xenodon merremii* e *Leptodeira annulata*, todas as demais espécies analisadas não apresentam uma depressão na porção posterior do pós-orbital (estado 0).

46— Forame palatino (Figura 37): presente fechado medialmente (0), presente parcialmente fechado medialmente (1), ausente (2). Série aditiva.

Anteriormente, o palatino apresenta dois processos: o processo coanal, localizado internamente; e o processo maxilar, localizado externamente. O processo maxilar do palatino pode ou não apresentar um forame (forame palatino) por onde passa um ramo da artéria dentária superior (Anthony & Serra 1951). Quando o forame está presente ele pode ser totalmente fechado medialmente ou parcialmente fechado medialmente. Na maioria dos xenodontíneos o forame palatino está presente e é completamente fechado medialmente (estado 0). O forame palatino é parcialmente fechado medialmente (estado 1) apenas em *Taeniophallus affinis* (polimorficamente com o estado 0) do grupo interno e em *Tomodon dorsatus* (polimorficamente com o estado 2) do grupo externo. Em algumas poucas espécies o forame palatino está ausente

(estado 2). As espécies do grupo interno que não apresentam forame palatino são: *Taeniophallus* sp. nov.2 e *T. occipitalis*. No grupo externo o estado 2 está presente em *T. dorsatus* e *Pseudoeryx plicatilis*.

**Micro-ornamentação das escamas.** A micro-ornamentação de escamas de serpentes passou a complementar estudos taxonômicos a partir de pesquisas pioneiras com microscopia simples e de baixa resolução (e.g. Leydig 1872; Picado 1931). Hoge & Souza-Santos (1953) utilizaram pela primeira vez a microscopia eletrônica de transmissão para análises da ultra-estrutura das escamas de espécies de boídeos e determinaram a existência de padrões de ornamentação específicos que se mantêm em nível genérico. Hoge (1958) analisou a micro-ornamentação de escamas de *Philodryas taeniatus* Hensel e utilizou o padrão de ornamentação encontrado, entre outros caracteres, para alocar a espécie no novo gênero *Ditaxodon* Hoge. Dowling *et al.* (1972), em resultados preliminares, atestaram a validade da variação da micro-ornamentação de escamas como caracter filogenético. Desde então, inúmeros trabalhos vêm confirmando a validade da ultra-estrutura do estrato córneo das escamas de Serpentes como caracter taxonômico e filogenético (e.g. Thomas & Dixon 1977; Hoge & Romano-Hoge 1982; Price 1982 e 1987; Arroyo & Cerdas 1985; Stille 1987; Price & Kelly 1989; Isogawa 1995; Beyerlein 1998; Gower 2003).

Para a análise das micro-ornamentações das escamas dorsais as amostras foram preparadas segundo D'Agostini *et al.* (2005) e foram fotografadas em Microscópio Eletrônico de Varredura Philips modelo XL30. Nós analisamos somente escamas da região vertebral do meio do corpo (metade do comprimento-rostro cloacal; medido da ponta do focinho até a cloaca) com o objetivo de evitar erros de interpretação devido a variações na ornamentação das escamas de diferentes partes do corpo (SR obs. pess.). As observações foram realizadas em aumentos de 500 a 18.000 vezes, apenas na porção

mediana da escama (Figura 38). A nomenclatura e identificação das micro-ornamentações seguem Price (1982). Todas as fotos estão longitudinalmente orientadas, conforme a Figura 38.

47— Padrão da micro-ornamentação da região medial (Figura 39): equinado (0), equinoreticulado (1), caniculado (2). Série não aditiva.

O padrão equinado (“echinate” de Price 1982) caracteriza por apresentar projeções espiniformes que variam de tamanho e largura, unidas pelas bases em linhas transversais que se distinguem pela disposição e uniformidade (Figura 39 A). O padrão equinoreticulado (adaptado do padrão “echinoreticulate” de Price 1982) é composto de projeções espiniformes de pequeno tamanho dispostas em linhas transversais afastadas com locais de intersecção, formando assim uma rede (Figura 39 B). O padrão caniculado (“canaliculate” de Price) apresenta estrias grandes e proeminentes dispostas paralelamente formando canais longitudinais (Figura 39 C).

Todas as espécies de Echinantherini analisadas para esse caracter apresentaram o padrão Echinanado (Estado 0), assim como a maioria das espécies do grupo externo. O padrão equinoqueticulado (estado 1) aparece exclusivamente em *Helicops angulatus* e *Hydrodynastes gigas* e o padrão caniculado ocorre apenas em *Uromacer catesbyi*.

48— Disposição das projeções espiniformes (Figura 40): rebaixada (0), proeminente (1).

As projeções espiniformes em relação ao substrado podem ser rebaixadas ou proeminentes. Projeções espiniformes anastomosadas pelas bases em linhas transversais pouco pronunciadas em relação ao substrato caracterizam o padrão rebaixado (estado 0). Quando as projeções espiniformes se sobressaem em relação às bases caracterizam a

forma proeminente (estado 1). Esse caracter foi considerado inaplicável para as espécies que apresentaram o padrão equinoreticulado (*Helicops angulatus* e *Hydrodynastes gigas*), pois não apresentam projeções espiniformes conspícuas. Todas as espécies do grupo interno e a maioria do grupo externo apresentam as projeções espiniformes proeminentes (estado 1). Projeções rebaixadas são observadas em *Pseudoeryx plicatilis* e *Hydrops triangularis*. *Pseudoboa nigra* apresentou polimorficamente os dois estados do caracter.

49— Projeções espiniformes formando linhas longitudinais na região medial (ver figura 38): ausente (0), presente (1).

Linhas longitudinais formadas pela sobreposição das projeções espiniformes (estado 1) estão presentes em todas as espécies de *Echinanthera* (caracter polimórfico em *E. undulata*) e em seis espécies de *Taeniophallus*: *Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”, *Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado”, *T. occipitalis*, *T. persimilis*, *T. poecilopogon* e *T. quadriocellatus*. Em *T. affinis*, *T. bilineatus*, *T. brevirostris*, *T. nicagus* e *T. miolepis* linhas longitudinais formadas pelas projeções espiniformes estão ausentes (estado 0).

**Biologia.** Dados sobre a biologia de espécies de *Echinanthera* e *Taeniophallus* são apresentados, na sua maioria, em trabalhos regionais de comunidades de serpentes e/ou sobre observações pontuais na natureza e/ou em cativeiro. Em um aspecto geral, as espécies desses gêneros são terrestres/criptozóicas, diurnas (algumas espécies ocasionalmente são encontradas ativas à noite), ovíparas e se alimentam de anfíbios, lagartos e, ocasionalmente, serpentes e anfisbênios. Na Tabela 2 estão apresentadas as principais referências que fornecem algum tipo de informação biológica para as espécies de *Echinanthera* e *Taeniophallus*.

Uma vez que não há muitas variações conhecidas para as espécies de Echinantherini sobre os aspectos biológicos utilizados na análise filogenética (*e.g.* todas são terrestres e põe ovos), esses caracteres servirão principalmente para auxiliar no entendimento das relações do grupo externo.

50— Período de atividade: diurno (0), noturno (1).

O período em que as espécies usam para buscar alimentos, parceiros sexuais, locais de postura e termorregulação pode ser classificado como diurno e noturno (Marques & Sazima 2003). Em estudos de comunidades de serpentes foi observada uma evidente relação entre o padrão de atividade e o relacionamento filogenético das espécies que compõe uma determinada assembléia (*e.g.* Vitt & Vangilder 1983; França *et al.* 2008).

Todas as espécies de Echinantherini têm hábito primariamente diurno (estado 0) sendo que algumas espécies podem ser encontradas em atividade durante a noite (estado 1). As espécies que possuem atividade tanto diurna quando noturna (estados 0 e 1) são: *Echinanthera cyanopleura*, *E. melanostigma*, *Taeniophallus bilineatus* e *T. persimilis* (Marques & Sazima 2004; Martins *et al.* 2008). A atividade noturna é mais comum nos representantes de Dipsadinae do que em Xenodontinae. No entanto, em alguns grupos xenodontíneos (*e.g.* Pseudoboini e Tachymenini) a atividade noturna (estado 1) parece ser um hábito compartilhado pela maioria dos seus representantes. Nas espécies do grupo externo analisadas no presente estudo, a atividade noturna está presente *Clelia clelia* (diurna e noturna), *Pseudoboa nigra*, *Helicops angulatus* (diurna e noturna), *Thamnodynastes strigatus*, *Tomodon dorsatus* (diurna e noturna) e *Leptodeira annulata* (Vitt 1996; Martins & Oliveira 1999; Bernarde *et al.* 2000; Marques & Sazima 2004; França *et al.* 2008).

52— Preferência de habitat: terrícola (0), arborícola (1), aquática (2). Série não aditiva.

As serpentes podem ser classificadas de acordo com o uso do tipo de hábitat que usam com maior frequência no(s) seu(s) período(s) de atividade (Marques & Sazima 2003). As espécies que caçam no chão são classificadas como terrícolas. Arborícolas são as serpentes que caçam e abrigam-se na vegetação. As espécies que caçam na água são classificadas como aquáticas. As serpentes fossórias caçam e abrigam-se sob o solo, dentro da terra ou sob o folheto, troncos e pedras (Marques & Sazima 2003).

No presente estudo, as espécies que utilizam mais de um hábitat (comumente classificadas em alguns estudos como semi-arborícolas ou semi-aquáticas, por exemplo) foram codificadas como polimórficas para esse carácter. Todas as espécies do grupo interno são terrestres (estado 0). O hábito arborícola (estado 1) foi observado em quatro espécies do grupo externo, sendo que apenas *Uromacer catesbyi* foi codificada como exclusivamente arborícola. As demais espécies ocupam mais de um ambiente sendo codificadas como polimórficas: *Hydrodynastes gigas* (aquática e terrícola; Strüssmann & Sazima 1993), *Philodryas olfersii* (terrícola e arborícola; Hartmann & Marques 2005), *Thamnodynastes strigatus* (terrícola, arborícola e aquática; Bernarde *et al.* 2000) e *Leptodeira annulata* (terrícola e arborícola; Vitt 1996; Martins & Oliveira 1999). Hábito exclusivamente aquático (estado 2) está presente apenas nas espécies da tribo Hydropsini.

53— Modo reprodutivo: põe ovos (0), pari filhotes (1).

Durante muitos anos, as serpentes foram classificadas quanto ao modo reprodutivo como: ovíparas, ovovivíparas e vivíparas. No entanto, o termo ovovivíparo

era erroneamente aplicado abrangendo outros conceitos relacionados com a ovo-retenção e a nutrição de embriões (Blackburn 1994). A transição filogenética da oviparidade para a viviparidade em répteis geralmente é observada em espécies que ocorrem em regiões de climas frios e está relacionada com as vantagens das atividades termorregulatórias das fêmeas para os embriões (Shine 1985). No entanto, as serpentes xenodontíneas da tribo Hydropsini, que apresentam a viviparidade como principal modo reprodutivo, ocorrem com maior frequência na região tropical da América do Sul. Todos os representantes de Hydropsini possuem hábitos aquáticos e nesse caso a viviparidade teria evoluído como uma adaptação ao ambiente aquático (Pizzato *et al.* 2007). Nos últimos anos inúmeros trabalhos vêm discutindo a viviparidade em répteis (*e.g.* Andrews 2000; Shine 2002; Webb *et al.* 2006; Blackburn 2006; Shine & Thompson 2006; Thompson & Blackburn 2006; Hare *et al.* 2009).

Nesse estudo não consideramos a ovo-retenção como um estado de carácter devido a falta de informações e estudos mais detalhados sobre o desenvolvimento embrionário de serpentes ovíparas. Dessa forma, consideramos apenas os extremos da evolução oviparidade (põe ovos) → viviparidade (pari filhotes).

Dados da literatura e/ou observação pessoal de outros pesquisadores, afirmam que as espécies de Echinantherini são ovíparas (estado 0). A viviparidade (estado 1) aparece em dois grupos de Xenodontinae: Hydropsini e Tachymenini. Alguns representantes de Hydropsini podem apresentar os dois estados do carácter, como é o caso de *Pseudoeryx plicatilis* (Frota & Yuki 2005).

**Comportamento defensivo.** Comportamentos defensivos são sempre empregados quando um predador se aproxima ou toca a serpente. As primeiras ações para a maioria das serpentes quando expostas a um determinado predador são a imobilização e a fuga (Marques & Sazima 2003). Posteriormente vários

comportamentos são utilizados para intimidar, desestimular ou agredir o predador em potencial. Táticas defensivas em serpentes podem estar fortemente relacionadas com afinidades filogenéticas ou ser apenas reflexos de pressões ambientais (Greene 1979; Martins *et al.* 2008).

54— Deprimir o corpo: não deprimi o corpo (0), deprimi levemente o corpo (1), deprimi fortemente o corpo (2). Série aditiva.

A depressão dorso-ventral ocorre com maior frequência em serpentes terrícolas (Martins *et al.* 2008) e essa característica é considerada por alguns autores como diagnóstica para alguns grupos de Xenodontinae (*e.g.* Xenodontini e Hydrodynastini; Zaher *et al.* 2009). No entanto, a capacidade de deprimir o corpo também ocorre em outros grupos de Xenodontinae como, por exemplo, Hydropsini, Tachymenini e Echinantherini (Marques *et al.* 2001; Marques *et al.* 2005; Martins *et al.* 2008). No presente estudo a capacidade de deprimir o corpo foi dividida em dois estados, pelo fato de não termos observado um forte achatamento em algumas espécies como, por exemplo, o observado em *Xenodon merremii*. A capacidade de deprimir fortemente o corpo (estado 2) ocorre nos representantes de Xenodontini analisados, em *Hydodynastes gigas* e nos representantes de Tachymenini analisados. Entre as espécies de Echinantherini podem ocorrer o estado 1 (*Echinanthera amoena*, *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura*, *E. melanostigma*, *E. undulata*, *Taeniophallus affinis*, *T. bilineatus* e *T. persimilis*) e o estado 0 (*T. brevirostris* e *T. nicagus*). Para as demais espécies do grupo interno não temos informação sobre a capacidade de deprimir o corpo, sendo consideradas desconhecidas para esse carácter (?).

55— Defesa relacionada com a boca: ausente (0), abrir a boca (1), falsa mordida (2), morder (3). Série não aditiva.

Muitas serpentes mordem imediatamente quando são manipuladas, enquanto que outras não mordem (Marques & Sazima 2003). Algumas serpentes podem ainda escancarar a boca e deferir falsas mordidas como comportamento defensivo. Todas as espécies do grupo interno, para quais dispomos informação, quando manipuladas não mordem ou apresentam qualquer “display” defensivo relacionado com a boca (estado 0). Entre as espécies analisadas nesse estudo, abrir a boca com o intuito de assustar o provável predador (estado 1) está presente apenas em *Tomodon dorsatus* (Marques & Sazima 2004). O estado 2 ocorre em *Leptodeira annulata* (Martins & Oliveira 1999) e em *Xenodon merremii* (em ambas as espécies polimorficamente com o estado 3). *Thamnodynastes strigatus*, *Helicops angulatus*, *Philodryas olfersii* e *Hydrodynastes gigas* mordem quando manipuladas (estado 3).

56— Descarga cloacal: ausente (0), presente (1).

Muitas espécies de serpentes quando são capturadas por um predador em potencial descarregam suas fezes e outras substâncias com o objetivo de desencorajar o predador, fazendo com que a solte (Marques & Sazima 2003). Com exceção de *Taniophallus nicagus*, todas as espécies do grupo interno, com informação para esse carácter, apresentam a descarga cloacal como um dos comportamentos defensivos. Esse comportamento está ausente (estado 0) em *Clelia clelia*, *Pseudoboa nigra*, *Hydrodynastes gigas*, *Tomodon dorsatus* e *Thamnodynastes strigatus*.

57— Debater o corpo: ausente (0), presente (1).

Debater o corpo é um comportamento defensivo observado em várias espécies de serpentes de vários grupos diferentes. Segundo Marques & Sazima (2003) esse comportamento pode assustar ou confundir certos predadores. Martins & Oliveira (1999) observaram que *Taeniophallus brevirostris* e *T. nicagus* quando manuseadas debatem o corpo como um dos comportamentos defensivos. Esse comportamento não foi registrado para nenhuma outra espécie do grupo interno. Entre as espécies do grupo externo o estado 1 está presente em *Clelia clelia*, *Pseudoboa nigra* e *Thamnodynastes strigatus*.

### **Resultados e Discussão**

A análise cladística de máxima parcimônia baseada em caracteres morfológicos, biológicos e comportamentais resultou em duas árvores com 230 passos, índice de consistência de 37 e índice de retenção de 62 (Figura 41). Os únicos terminais que apresentaram conflitos entre as duas topologias encontradas foram as espécies do gênero *Echinanthera* (Figura 41B). O resumo das duas árvores mais parcimoniosas está apresentado na árvore de consenso estrito na Figura 42. A maioria dos clados é “pouco suportada” apresentando baixo valor de SGB e REP (1 e 0,41, respectivamente). Os únicos clados relativamente bem suportados são os clados 10 e 13 (SGB = 3 e 4, respectivamente; REP = 1,23 e 1,64, respectivamente) representados pelas tribos Tachymenini e Pseudoboini, respectivamente. Os representantes de Echinantherini se dispuseram em um clado que tem como grupo irmão a tribo Pseudoboini representada nesse estudo por *Clelia clelia* e *Pseudoboa nigra*.

No presente estudo *Taeniophallus* apareceu como parafilético, pois *Echinanthera* está aninhado dentro dele. Por outro lado, *Echinanthera* apresentou-se como um grupo monofilético. Os três grupos de espécies de *Taeniophallus* propostos

por Schargel *et al.* (2005) são monofiléticos, sendo o grupo de *T. occipitalis* irmão do grupo de *T. affinis*, o grupo de *T. brevisrostris* irmão de *Echinanthera* + os demais grupos de *Taeniophallus* e *T. nebularis* é a espécie irmã de todos os demais membros de Echinantherini.

Para o presente estudo foram utilizados representantes de sete tribos de Xenodontinae + *Leptodeira annulata*, dipsadíneo usado para enraizar as árvores. A maioria das tribos de Xenodontinae, com mais de um representante, são monofiléticas: Pseudobini (SGB = 4; REP = 1,63), Hydropsini (SGB = 1; REP = 0,41), Tachymenini (SGB = 3; REP = 1,23) e Xenodontini (SGB = 2; REP = 0,82). Pelos nossos dados, Alsophiini é polifilética com *Uromacer catesbyi* estando relacionada com os representantes de Hydropsini e *Hypsirhynchus parvifrons* formando um clado com *Hydrodynastes gigas*, estando esses relacionados com membros da tribo Tachymenini (Figuras 41 e 42). Hydrodynastini e Philodryadini estiveram representadas apenas por um táxon cada, e por esse motivo não foi possível avaliar a monofilia dessas tribos com a série de dados utilizada nesse estudo.

A seguir são apresentadas e discutidas as sinapomorfias de alguns clados encontrados na presente análise. Transformações únicas, não homoplásticas, estão marcadas com asterisco.

**A monofilia de Echinantherini (Clado 14).** A tribo é atualmente representada pelos gêneros *Echinanthera* e *Taeniophallus* e segundo o presente estudo é um grupo monofilético definido por três sinapomorfias não ambíguas: presença de pequenos pontos claros sobre os parietais (\*Character 10, 0 → 1), hemipênis com orientação centrolineal (Character 21, 1 → 0) e ausência de sulco nos dois últimos dentes maxilares (Caractere 33, 1 → 0). O clado de Echinantherini é fracamente suportado com os valores de SGB e REP = 1 e 0,41, respectivamente.

A confirmação de um grupo monofilético formado pelas espécies *Taeniophallus* e *Echinanthera* corrobora as conclusões de Zaher *et al.* (2009) quando propuseram a tribo. Através dos resultados aqui apresentados, *Echinanthera* está inserido dentro de *Taeniophallus* sendo o segundo parafilético. Segundo Zaher *et al.* (2009) Echinantherini é diagnóstica basicamente por características hemipenianas. No presente estudo, os caracteres hemipenianos apresentados por Zaher *et al.* (2009) não são sinapomorfias do grupo. Por outro lado, alguns clados internos da tribo são definidos por caracteres da morfologia do hemipênis.

**Clado formado pelo grupo de *Taeniophallus brevirostris* + *Echinanthera* + grupo de *T. affinis* + grupo de *T. occipitalis* (Clado 15).** Clado definido por uma transformação exclusiva e três homoplásticas: presença de um grande espinho basal na face não sulcada do hemipênis (\*Caracter 26, 0 → 1), presença de 17 fileiras de escamas dorsais (Caracter 1, 2 → 1), presença de linha escura na região látero-dorsal do tronco (Caracter 13, 0 → 1) e presença de hemipênis simples (Caracter 16, 0 → 2). O clado é moderadamente suportado com valores de SGB e REP = 2 e 0,82, respectivamente.

**Clado do grupo de *Taeniophallus brevirostris* (Clado 16).** Clado definido por uma transformação (SGB = 1; REP = 0,41): redução de um dos braços do sulco espermático do hemipênis (Caracter 20, 2 → 1).

*Taeniophallus brevirostris* e *T. nicagus* são morfologicamente muito semelhantes. Ambas as espécies apresentam 17-17-15 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo, são espécies relativamente pequenas e simpátricas. A principal diferença entre essas duas espécies é a condição do sulco espermático no hemipênis. Em *T. nicagus* o sulco espermático é simples enquanto que em *T. brevirostris* o sulco espermático é dividido, no entanto, com um dos ramos levemente menor que o outro.

Myers & Cadle (1994) argumentaram que o estreito relacionamento dessas duas espécies poderia ser comprovado pela condição derivada do sulco espermático simples em *T. nicagus* a partir do encurtamento de um dos ramos, como observado em *T. brevirostris*. No presente estudo, a hipótese de Myers & Cadle (1994) é corroborada.

**Clado formado por *Echinanthera* + grupo de *T. affinis* + grupo de *T. occipitalis* (Clado 17).** Clado definido por cinco sinapomorfias (SGB = 1; REP = 0,41): ausência de redução no número de fileiras de escamas dorsais (Caracter 2, 1 → 0), músculo *adductor mandibulae externus superficialis* em contato direto com a mandíbula (Caracter 29, 0 → 2), cristas ântero-laterais do parabasisfenóide pouco desenvolvidas (Caracter 38, 0 → 1), comprimento da abertura visível do canal de Meckel ultrapassando o esplenial anteriormente (Caracter 44, 1 → 0) e capacidade de deprimir levemente o corpo como comportamento defensivo (Caracter 53, 0 → 1).

**Clado *Echinanthera* (Clado 18).** A monofilia de *Echinanthera* é corroborada por três sinapomorfias (SGB = 2; REP = 0,82): presença de faixas transversais na região basal das escamas ventrais (\*Caracter 14, 0 → 1), hemipênis semicapitado (Caracter 17, 0 → 1) e cristas ântero-laterais do parabasisfenóide bem desenvolvidas (Caracter 38, 1 → 2). Entre as duas árvores igualmente parcimoniosas encontradas, foi exclusivamente nesse grupo que houve conflito entre as duas topologias. Na árvore de consenso estrito o relacionamento das espécies de *Echinanthera* não foi resolvido (Figura 42).

Nossos resultados corroboram a afirmação de Schargel *et al.* (2005) que *Echinanthera* é um grupo é monofilético suportado pelo elevado número de dentes maxilares e pelo padrão de coloração, composto por uma estria vertebral (perdido em algumas espécies) e bandas transversais na borda das escamas ventrais.

**Clado formado pelo grupo de *Taeniophallus affinis* + grupo de *T. occipitalis* (Clado 19).** Clado definido por uma transformação exclusiva e uma homoplástica (SGB

= 1; REP = 0,41): presença de uma linha clara fina e bem definida no *canthus rostralis* (\*Caracter 11, 0 → 1) e ausência de fosseta apical nas escamas dorsais da região nugal (Caracter 3, 1 → 0). A ausência da linha no *canthus rostralis* em *T. persimilis* é considerada uma perda secundária.

**Clado do grupo de *Taeniophallus affinis* (Clado 20).** Clado definido por uma transformação (SGB = 1; REP = 0,41): oito escudos infralabiais (Caracter 7, 2 → 1). A espécie basal do clado é *T. bilineatus*. O clado 21, composto pelas espécies *T. affinis* + o clado formado por *T. persimilis* e *T. poecilopogon*, é definido pela ausência de depressão no escudo pós-ocular (Caracter 45, 1 → 0). O clado 22 é definido por uma transformação, presença de linhas longitudinais formadas pelas projeções espiniformes nas escamas dorsais (Caracter 49, 0 → 1).

Schargel *et al.* (2005) concluíram que o grupo de *T. affinis* é um grupo monofilético suportado por características hemipeniana. Apesar de apresentarem variação no número de escudos supralabiais, nas espécies desse grupo predomina a presença de sete escudos enquanto que nas demais espécies de Echinantherini o mais comum é ocorrer oito escudos supralabiais.

**Clado do grupo de *Taeniophallus occipitalis* (Clado 23).** Clado moderadamente suportado (SGB = 2; REP = 0,82) e definido por três transformações: presença de 15 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo (Caracter 1, 1 → 0), hemipênis unicapitado (Caracter 17, 0 → 2) e ausência de grande espinho basal na face não sulcada do hemipênis (Caracter 26, 1 → 0). O relacionamento das seis espécies do grupo é pouco suportado (SGB = 1; REP = 0,41). A espécie basal do grupo foi *T. miolepis*. O clado 24 é definido pela presença de linhas longitudinais formada pelas projeções espiniformes nas escamas dorsais (Caracter 49, 0 → 1). Os dois morfos de *Taeniophallus* sp. nov.1 não formam um clado monofilético, sendo que *Taeniophallus*

sp. nov.1 “maculado” é espécie irmã do clado formado por *Taeniophallus* sp. nov.2 + *T. occipitalis*. O clado 25 é definido pela presença de manchas escuras “cheias” (Caracter 12, 0 → 2), com reversão para pequenos pontos pretos em *T. occipitalis* (Caracter 12, 2 → 1). *Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado” encontra-se em uma politomia com *T. quadriocellatus* e o clado 25. *Taeniophallus* sp. nov.2 é espécie irmã de *T. occipitalis* que compartilham uma transformação que é a ausência do forame palatino do processo maxilar do osso palatino (Caracter 46, 0 → 2).

O grupo de *Taeniophallus occipitalis* foi proposto por Schargel *et al.* (2005) que apresentaram duas características como diagnose do grupo: (1) 15-15-15 ou 15-15-13 fileiras de escamas dorsais e (2) padrão de coloração dorsal composto por manchas anteriormente e pintas posteriormente. Schargel *et al.* (2005) afirmaram que o aspecto do padrão de coloração de alguns espécimes de *T. occipitalis* sugerem a possibilidade de derivação a partir de um ancestral *brevirostris-nicagus*. Nossos resultados demonstram que as espécies do grupo de *T. occipitalis* não estão proximamente relacionadas com as espécies do grupo de *T. brevisrostris* e sim com as espécies do grupo de *T. affinis*. A semelhança na coloração observada por Schargel *et al.*, como citada acima, pode ser considerada convergência.

**Relacionamento do grupo externo.** Em momento algum o objetivo desse trabalho foi propor uma hipótese de relacionamento de Xenodontinae. No entanto, não podemos deixar de apresentar algumas considerações quanto às topologias encontradas no presente estudo.

Nas topologias encontradas no presente estudo os táxons terminais estão divididos em dois grandes clados. O primeiro clado é formado pelos representantes de Alsophiini, Hydropsini, Xenodontini, *Hydrodynastes gigas* (Hydrodynastini) e Tachymenini (Clado 1; SGB = 1; REP = 0,41); e o segundo é formado por *Philodryas*

*olfersii* e pelos representantes de Pseudoboini e Echinantherini (Clado 11; SGB = 1; REP = 0,41).

O clado 1 está subdivido em dois cladogramas: o Clado 2 e o Clado 5 (ambos com SGB = 1 e REP = 0,41). O clado 2 é formado por *Uromacer catesbyi* (Alsophiini) + Hydropsini (Clado 2; SGB = 1; REP = 0,41). A tribo Hydropsini é monofilética definida por cinco sinapomorfias (ver Figura 41). *Hydrops triangularis* e *Pseudoeryx plicatilis* são espécies irmãs (clado 4; SGB = 2; REP = 0,82), sendo *Helicops angulatus* a espécie irmã dessas duas. O estreito relacionamento de *Hydrops* e *Pseudoryx* já havia sido apresentado em trabalhos anteriores (Zaher 1999; Vidal *et al.* 2000; Pinou *et al.* 2004) e é corroborado no presente estudo. O Clado 5 é formado por Xenodontini + *Hydrodynastes gigas* (Hydrodynastini) + *Hypsirhynchus parvifrons* (Alsophiini) + Tachymenini. A tribo Xenodontini (Clado 6; SGB = 2; REP = 0,82) é corroborada por três sinapomorfias exclusivas (ver Figura 41). O gênero *Xenodon*, representado por *X. severus* + *X. merremii* (Clado 7; SGB = 2; REP = 0,82), é monofilético suportado por quatro transformações. Xenodontini é grupo irmão do clado formado por *H. gigas* (Hydrodynastini) + *H. parvifrons* (Alsophiini) + Tachymenini (Clado 8; SGB = 1; REP = 0,41). O clado formado por *H. gigas* + *H. parvifrons* (Clado 9; SGB = 1; REP = 0,41) é irmão de Tachymenini e é definido por três transformações não ambíguas (ver Figura 41). O monofiletismo da tribo Tachymenini (Clado 10; SGB = 3; REP = 1,23) é corroborado por cinco transformações, sendo que duas são únicas para esse clado.

A espécie irmã do clado formado por Pseudoboini + Echinantherini é *Philodryas olfersii* e as transformações que definem o Clado 11 são: *adductor mandibulae externus superficialis* sem contato direto com a mandíbula (Caracter 29, 2 → 1) e presença de um feixe occipital no *depressor mandibulae* (Caracter 31, 0 → 1).

Vidal *et al.* (2000) apresentaram *Taeniophallus brevirostris* como espécie irmã de Xenodontini e Pinou *et al.* (2004) como espécie irmã de *Thamnodynastes pallidus* (membro da tribo Tachymenini). Zaher *et al.* (2009) apresentaram Echinantherini como membro de um clado formado por Caeteboini + Pseudoboini. Nossos resultados estão mais concordantes com os resultados de Zaher *et al.* (2009) onde Pseudoboini aparece estreitamente relacionada com Echinantherini. O clado formado pelos representantes de Pseudoboini (Clado 13; SGB = 4; REP = 1,63) é definido por seis transformações não ambíguas (ver figura 41). O clado 12 (SGB = 1; REP = 0,41), formado por essas duas tribos, é definido por uma transformação não ambígua (Caracter 54, 2/3 → 0).

O monofilismo da maioria das tribos de Xenodontinae utilizadas nesse estudo e corroborado com a nossa série de dados. Alsophiini foi a única tribo que não se apresentou como monofilética. Zaher (1999) afirmou que não há sinapomorfias hemipenianas que sustentariam o grupo como monofilético. Nossa série de dados é baseada em caracteres fenotípicos e o polifiletismo observado em nossos resultados pode ser um reflexo da falta de sinapomorfias morfológicas para o grupo. Por outro lado, Alsophiini é claramente suportada em estudos moleculares comprovando a linhagem natural do grupo (Vidal *et al.* 2000; Pinou *et al.* 2004; Zaher *et al.* 2009; Hedges *et al.* 2009).

### **Proposta taxonômica para Echinantherini**

Além de inferir as relações de ancestralidade comum, hipóteses filogenéticas são utilizadas para classificar grupos naturais (Wiley *et al.* 1991). O sistema de classificação mais utilizado na sistemática é o sistema Lineano. Contudo, esse tipo de agrupamento, principalmente em nível supragenérico, é arbitrário e artificial; e mesmo baseado em uma filogenia, está aberto para múltiplas interpretações de classificação (Grant *et al.*

2006; Crother 2009). Apesar da artificialidade das categorias Lineanas, elas estão amplamente difundidas no meio científico o que facilita as discussões taxonômicas.

Na proposta filogenética apresentada nesse trabalho, todas as espécies de *Echinanthera* estão inseridas dentro de *Taeniophallus* em um grupo monofilético. Nessa topologia *Taeniophallus* é um grupo parafilético com necessidades de mudanças taxonômicas. Para manter a taxonomia de Echinantherini coerente a filogenia apresentada nesse estudo, propomos cinco alternativas taxonômicas (ver Figura 43 B–F). A primeira alternativa é nomear cada clado que forma um grupo monofilético de espécies como um gênero distinto (Figura 43 B). Com essa ação o gênero *Taeniophallus* seria representado apenas por *T. nigacus* (a espécie tipo do gênero) e *T. brevisrostris*; *Echinanthera* seria representado conforme a atual taxonomia, com seis espécies; e seriam atribuídos três novos gêneros: um para *T. nebularis*, um para as espécies do grupo de *T. affinis* e outro para as espécies do grupo de *T. occipitalis*. A segunda alternativa (Figura 43 C) é semelhante à primeira, exceto que seria descrito um único gênero para as espécies do grupo de *T. affinis* e *T. occipitalis*. A terceira alternativa (Figura 43 D) seria nomear o clado formado por *Echinanthera* + os grupos de espécies de *T. affinis* e *T. occipitalis* como *Echinanthera*. A quarta alternativa taxonômica (Figura 43 E) seria nomear todas as espécies da tribo, exceto *T. nebularis*, como *Echinanthera* (mais antigo em relação à *Taeniophallus*), sendo que *T. nebularis* continuaria como um distinto gênero monoespecífico. A quinta alternativa (Figura 43 F) seria passar todas as espécies da tribo para *Echinanthera*, seguindo os princípios de prioridade.

Nossos resultados demonstram que os grupos de espécies de Echinantherini são morfologicamente distintos, sendo que alguns grupos apresentam estados de caracteres unicamente derivados. Com base no que foi apresentado nessa sessão, as categorias

utilizadas para agrupar grupos monofiléticos são arbitrários e estão livres para possíveis mudanças. Sendo assim, qualquer uma das alternativas taxonômicas acima apresentadas poderia ser utilizada no presente estudo. Por outro lado, a primeira e a quinta alternativas são as que melhor explicam nossos resultados sendo que as duas apresentam vantagens e desvantagens. A vantagem da primeira alternativa é que todos os grupos naturais encontrados na tribo seriam passados para um nível genérico, mantendo o nome dos dois gêneros que já vêm sendo utilizados. Além disso, apenas 11 trocas taxonômicas seriam realizadas, contra 13 da quinta alternativa. A desvantagem é que um dos gêneros seria monotípico (gênero A da Figura 43), que no ponto de vista da classificação genérica (grupo de espécies) perde o seu grau de utilidade (Schmidt 1953 *apud* Crother 2009). A vantagem da quinta alternativa é que a monofilia do grupo seria mantida sem haver gêneros monoespecíficos. Sua desvantagem é manter em um mesmo gênero grupos naturais de espécies morfologicamente muito distintos.

Apesar da desvantagem da primeira alternativa nós decidimos utilizá-la na proposta taxonômica apresentada a seguir, onde todos os grupos de espécies da tribo Echinantherini são tratados como gêneros distintos. O que mais pesou na escolha dessa alternativa taxonômica foram as sinapomorfias encontradas e outras características não utilizadas na análise filogenética (*e.g.* número de dentes maxilares) que servem como diagnose dos grupos de espécies.

A seguir é apresentada a nova taxonomia de Echinantherini baseada nas topologias e na discussão apresentadas acima. Na seção “Diagnose e caracterização” são apresentadas primeiramente as sinapomorfias encontradas no estudo filogenético seguidas de caracteres que diagnosticam cada grupo, mas não necessariamente são sinapomorfias. Posteriormente, são apresentados dados de maior tamanho rostro-

cloacal, contagens de escamas e escudos cefálicos e número de dentes do maxilar, do palatino, do pterigóide e da mandíbula para cada grupo de espécies.

## **Taxonomia**

### **Echinantherini Zaher *et al.*, 2009**

**Gênero tipo.** *Echinanthera* Cope

**Diagnose e caracterização.** Tribo sustentada por três sinapomorfias não ambíguas: presença de pequenos pontos claros sobre os parietais (\*Caracter 10, 0 → 1), hemipênis com orientação centrolineal (Caracteres 21, 1 → 0) e ausência de sulco nos dois últimos dentes maxilares (Caracter 33, 1 → 0).

Os representantes de Echinantherini são relativamente de médio porte, com o comprimento rostro-cloacal máximo de 790 mm em um espécime de *Echinanthera amoena* (IBSP 19507); cabeça levemente distinta do pescoço, sendo mais larga na altura dos parietais e mais fina na altura do focinho; o olho é arredondado maior que a distância de si à narina, com pupila também arredondada; focinho é arredondado em sua vista dorsal e lateral; a cauda é longa e fina, com escamas subcaudais duplas e terminando em uma escama cônica; placa cloacal dividida; escamas dorsais são lisas; dentição áglifa com os dois últimos dentes separados dos demais por um diastema; 7–9 supralabiais; 7–10 infralabiais; 15–19 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo, com ou sem redução; 0–2 fossetas apicais; 128–197 escamas ventrais; 39–108 escamas subcaudais; 11–35 dentes no maxilar (pré + pós-diaستمais); 8–21 dentes no palatino; 11–37 dentes no pterigóide; 14–40 dentes na mandíbula (Tabela 5).

**Representante.** *Echinanthera*, *Taeniophallus*, Gen. nov.1, Gen. nov.2 e Gen. nov.3.

## ***Echinanthera* Cope, 1894**

**Espécie tipo.** *Aporophis cyanopleurus* Cope, 1885

**Diagnose e caracterização.** Gênero definido por três sinapomorfias: presença de faixas transversais na base das escamas ventrais (Caracter 14, 0 → 1), hemipênis semicapitado (Caracter 17, 0 → 1) e cristas ântero-laterais do parabasisfenoide bem desenvolvidas (Caracter 38, 1 → 2).

Adicionalmente, podemos considerar como característica do grupo o elevado número de dentes maxilares, do palatino, do pterigóide e mandibulares (ver variação na Tabela 5). Schargel *et al.* (2005) já haviam comentado sobre uma provável sinapomorfia para as espécies que compõem o grupo em relação ao elevado número de dentes maxilares. No entanto, não utilizamos número de dentes na análise filogenética para testar a hipótese proposta por Schargel *et al.* (2005). Além do elevado número de dentes maxilares, Schargel *et al.* (2005) afirmaram que a presença de uma estria médio-dorsal pode ser uma sinapomorfia de *Echinanthera*. Comprimento rostro-cloacal máximo de 790 mm (*Echinanthera amoena*); 8 supralabiais, ocasionalmente 7 e 9; 8–9 infralabiais, ocasionalmente 7 e 10; 17 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo, sem redução; 0–2 fossetas apicais; 133–173 escamas ventrais; 77–108 escamas subcaudais; 24–35 dentes na maxila (pré + pós-diaستمais); 19–21 dentes no palatino; 30–37 dentes no pterigóide; 34–40 dentes na mandíbula (Tabela 5).

**Representantes.** *Echinanthera amoena* (Jan), *E. cephalomaculata* Di-Bernardo, *E. cephalostriata* Di-Bernardo, *E. cyanopleura* (Cope), *E. melanostigma* (Wagler) e *E. undulata* (Wied) (Figura 44).

**Distribuição geográfica.** As espécies do gênero ocorrem no Brasil (no Estado de Alagoas e do sul da Bahia ao Rio Grande do Sul) e na Argentina (Figura 45).

### ***Taeniophallus* Cope, 1868**

**Espécie tipo.** *Lygophis nicagus* Cope, 1868

**Diagnose e caracterização.** O grupo é definido por uma transformação: redução de um dos braços do sulco espermático (Caracter 20, 2 → 1).

Comprimento rostro-cloacal máximo de 477 mm (*Taeniophallus brevirostris*; Cunha & Nascimento 1978); 8 supralabiais, ocasionalmente 7 e 9; 8–9 infralabiais, ocasionalmente 7 e 10; 17 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo, com redução; 0–2 fossetas apicais; 143–177 escamas ventrais; 39–75 escamas subcaudais; 14–18 dentes no maxilar (pré + pós-diaستمائس); 9 dentes no palatino; 18 dentes no pterigóide; 18–21 dentes na mandíbula (Tabela 5).

**Representantes.** *Taeniophallus brevirostris* (Peters) (Figura 46) e *T. nicagus* (Cope).

**Distribuição geográfica.** As espécies do gênero se distribuem no norte do Brasil, na Guiana, na Guiana Francesa, no Suriname, no leste do Equador, no leste Peru e no norte da Bolívia (Figura 47).

### **Gen. nov.1**

**Espécie tipo.** *Taeniophallus nebularis* Schargel *et al.*, 2005

**Caracterização.** Dados do único indivíduo conhecido (Schargel *et al.* 2005): comprimento rostro-cloacal de 331 mm; 8 supralabiais; 8 infralabiais; 19 fileiras de

escamas dorsais no meio do corpo, com redução; 2 fossetas apicais; 157 escamas ventrais; 92 escamas subcaudais; 22 dentes no maxilar (pré + pós-diaستمائس) (Tabela 5); área nua da face não sulcada do hemipênis interrompida no meio do corpo por dois grandes espinhos; presença de uma bolsa basal na face não sulcada do hemipênis.

**Representante.** Gen. nov.1 *nebularis* nov. comb. (Figura 48).

**Distribuição geográfica.** Conhecido apenas para Península de Paria no norte da Venezuela (Figura 47).

**Etimologia.** O nome genérico é em homenagem ao Dr. Charles W. Myers pela sua contribuição ao conhecimento das serpentes neotropicais.

## **Gen. nov.2**

**Espécie tipo.** *Dromicus affinis* Günther, 1858

**Diagnose e caracterização.** Gênero definido por uma transformação: presença de 8 infralabiais (Caracter 7, 2 → 1).

Adicionalmente os representantes desse grupo apresentam normalmente 7, ocasionalmente 8, supralabiais. As demais espécies de Echinantherini, assim como muitos representantes de Xenodontinae, apresentam geralmente 8 escudos supralabiais. Comprimento rostro-cloacal máximo de 525 mm (Gen. nov.2 *affinis*); 7 supralabiais, ocasionalmente 8; 8–9 infralabiais, ocasionalmente 7; 17 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo, sem redução; sem fossetas apicais; 128–182 escamas ventrais; 51–91 escamas subcaudais; 11–27 dentes no maxilar (pré + pós-diaستمائس); 7–17 dentes no palatino; 12–28 dentes no pterigóide; 14–24 dentes na mandíbula (Tabela 5).

**Representantes.** Gen. nov.2 *affinis* (Günther) nov. comb., Gen. nov.2 *bilineatus* (Fischer) nov. comb., Gen. nov.2 *persimilis* (Cope) nov. comb. e Gen. nov. *poecilopogon* (Cope) nov. comb (Figura 49).

**Distribuição geográfica.** O gênero ocorre no nordeste da Argentina, no Uruguai, no sudoeste do Paraguai e no nordeste, sudeste e sul do Brasil (Figura 50).

**Etimologia.** O nome genérico é em homenagem do Dr. Marcos Di-Bernardo que fez valiosas contribuições ao conhecimento desse grupo de serpentes.

### **Gen. nov.3**

**Espécie tipo.** *Enicognathus occipitalis* Jan, 1863

**Diagnose e caracterização.** Grupo definido por três sinapomorfias: presença de 15 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo (Caracter 1, 1 → 0), hemipênis unicapitado (Caracter 17, 0 → 2) e ausência de um grande espinho basal no hemipênis (Caracter 25, 1 → 0).

Adicionalmente, a presença de um grande espinho interrompendo a área nua sem ornamentação da face não sulcada do hemipênis é uma característica exclusiva do grupo, aparecendo de independentemente em alguns dipsadíneos (*e.g. Leptodeira annulata*). Os representantes do grupo apresentam um padrão de coloração incomum entre os xenodontíneos e exclusivo entre os representantes de Echinantherini, que é a presença de manchas na região anterior do dorso que posteriormente vão sendo substituídas por pintas pares ao longo de todo o dorso e cauda (Figura 51). Comprimento rostro-cloacal máximo de 511 mm (Gen. nov.3 sp. nov.1 “imaculado”); 8 supralabiais, ocasionalmente 7 e 9; 8–9 infralabiais, ocasionalmente 7 e 10; 15 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo, com ou sem redução; sem fossetas apicais;

158–197 escamas ventrais; 55–87 escamas subcaudais; 13–19 dentes no maxilar (pré + pós-diastemais); 8–11 dentes no palatino; 11–18 dentes no pterigóide; 17–21 dentes na mandíbula (Tabela 5).

**Representantes.** Gen. nov.3 sp. nov.1 “imaculado” nov. comb., Gen. nov.3 sp. nov.1 “maculado” nov. comb., Gen. nov.3 sp. nov.2 nov. comb., Gen. nov.3 *miolepis* (Boettger) nov. comb., Gen. nov.3 *occipitalis* (Jan) nov. comb. e Gen. nov.3 *quadriocellatus* (Santos-Jr, Di-Bernardo & Lema) nov. comb (Figura 51).

**Distribuição geográfica.** As espécies do gênero ocorrem em quase todo o Brasil, nordeste do Peru, Bolívia, Paraguai, Argentina e Uruguai (Figura 52).

**Etimologia.** O epíteto genérico é um adjetivo em latim em alusão ao padrão de desenho dorsal das espécies do gênero, composto por pintas escuras na região vertebral.

**Comentário.** Conforme a análise filogenética apresentada nesse estudo, Gen. nov.3 sp. nov.1 não é monofilética sendo que os dois morfos apresentam diferentes estados derivados de caracteres. O morfo maculado de Gen. nov.3 sp. nov.1 está estreitamente relacionado com Gen. nov.3 sp. nov.2 e Gen. nov.3 *occipitalis*. O holótipo de Gen. nov.3 sp. nov.1 (ver Capítulo 1 dessa tese) corresponde ao morfo imaculado procedente do Estado do Rio Grande do Sul. Sendo assim, propomos que o fenótipo maculado seja descrito como uma espécie diferente. Nesse trabalho não nos detemos a descrever essa nova espécie e para evitar confusões, trataremos essas duas espécies como atualmente vêm sendo tratadas no presente trabalho.

### **Evolução de caracteres na tribo Echinantherini**

Os gêneros que compõe a tribo Echinantherini são caracterizados por caracteres morfológicos e são facilmente diferenciados entre si por características já usadas anteriormente em trabalhos sistemáticos (*e.g.* Myers & Cadle 1994; Zaher 1999;

Shargel *et al.* 2005; Santos-Jr *et al.* 2008). A seguir discutiremos alguns desses caracteres considerados importantes na distinção dos grupos monofiléticos de Echinantherini.

**Hemipênis.** Cope (1895) descreveu o gênero *Echinanthera* e utilizou caracteres hemipenianos como principal critério para distinguí-lo de outros gêneros Sul-americanos. Posteriormente, vários trabalhos apresentaram e/ou discutiram a morfologia do hemipênis dos representantes de Echinantherini (*e.g.* Myers 1974; Di-Bernardo 1992; Myers & Cadle 1994; Zaher 1999; Schargel *et al.* 2005; Santos-Jr *et al.* 2008; Capítulo 1 dessa tese). O relacionamento de grupos em nível genérico e supragenérico baseados em características hemipenianas vêm sendo utilizado a vários anos por diversos autores (ver extensa revisão bibliográfica sobre tema em Zaher 1999: 7).

Zaher *et al.* (2009) apresentaram cinco características hemipenianas como diagnósticas de Echinantherini: (1) hemipenis unilobado (simples), (2) unicapitado, (3) sulco espermático dividido, (4) divisão do sulco espermático dentro da região caliculada e (5) grande região nua presente na face não sulcada do corpo do hemipênis. Apesar das características apresentadas por Zaher *et al.* (2009) serem comuns a várias espécies da tribo, algumas espécies não apresentam todas as características apresentadas acima. Gen. nov.1 *nebularis*, por exemplo, é a única espécie do grupo que apresenta hemipênis fortemente bilobado. Hemipênis bilobado é a forma mais comum encontrada nos xenodontíneos e é considerada uma condição plesiomórfica em Caenophidia; sendo a forma levemente bilobada e/ou unilobada (hemipênis simples) considerada derivada (Pinou *et al.* 2004). Em alguns grupos, como por exemplo, Dipsadinae, o hemipênis unilobado é considerado uma sinapomorfia (Mulchagly 2007; Zaher *et al.* 2009) com reversão para a condição bilobada em algumas espécies (*e.g.* as espécies do gênero dipsadíneo *Atractus* Wagler).

Os resultados do presente estudo sugerem que em Echinantherini a condição unilobada do hemipênis surgiu uma vez na evolução do grupo (Figura 53 A). A condição “levemente bilobado” encontrada ambigualmente com “hemipênis simples” em *Taeniophallus brevirostris* e *Echinanthera amoena* é uma evidência da série de transformação “bilobado → levemente bilobado → unilobado”. *Echinanthera cephalomaculata* é conhecida apenas por dois espécimes fêmeas e por esse motivo não temos evidências da morfologia do hemipênis. Apesar da falta de evidências acreditamos que, com base na topologia do presente estudo, essa espécie provalmente apresente hemipênis unilobado e/ou levemente bilobado.

O sulco espermático do hemipênis das espécies de Echinantherini é dividido, exceto em *Taeniophallus nicagus*, que apresenta o sulco espermático simples. Assim como o hemipênis bilobado, o sulco espermático dividido é considerado uma condição plesiomórfica nas serpentes cenofídeas (Pinou *et al.* 2004). Zaher *et al.* (2009) afirmaram que um sulco espermático simples presente em alguns gêneros de Dipsadinae (*e.g.* *Leptodeira* e *Imantodes* Duméril) é uma condição derivada do carácter. Myer & Cadle (1994) afirmaram que o hemipênis com sulco espermático simples de *T. nicagus* seria uma condição derivada a partir da redução de um dos ramos do sulco espermático. A hipótese de Myer & Cadle é corroborada no presente estudo. Na Figura 53 B podemos observar que hemipênis simples pode realmente ter derivado do encurtamento de um dos ramos do sulco espermático duplo, condição observada na espécie irmã *T. brevirostris*.

**Escamas dorsais e fossetas.** Os gêneros de Echinantherini podem apresentar 19, 17 ou 15 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo. Underwood & Kochva (1993) inferiram que o elevado número de escamas dorsais é uma condição primitiva em Serpentes. A perda gradativa de escamas dorsais é evidente na evolução dos clados da

tribo (ver Figura 53 C). A espécie mais basal da tribo apresenta 19 fileiras de escamas dorsais. A maioria das espécies do grupo externo utilizadas nesse estudo apresenta 19 fileiras de escamas dorsais. A presença dessa condição em Gen. nov.1 *nebularis* parece ser primitiva em Echinantherini. Os gêneros *Taeniophallus*, *Echinanthera* e Gen. nov.2 apresentam a transformação de 19 → 17 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo. Gen. nov.3 apresenta 15 fileiras de escamas dorsais. No grupo externo analisado a condição 15 fileiras dorsais ocorre apenas em duas espécies irmãs da tribo Hydropsini, *Hydrops triangularis* e *Pseudoeryx plicatilis*.

A presença ou ausência de redução das fileiras dorsais é uma característica comumente utilizada na caracterização de espécies. Em Xenodontinae a presença de redução é a condição encontrada com maior frequência e é considerada uma condição primitiva em serpentes (Underwood & Kochva 1993). Em Echinantherini a ausência de redução surgiu uma uma vez no clado formado pelos gêneros *Echinanthera* + Gen. nov.2 + Gen. nov.3 (Figura 53 D). No Gen. nov.3 ocorre ambigualmente as duas condições desse caracter, onde podemos propor duas hipóteses: (1) ou o estado “ausência de redução” ainda não está fixo no grupo ou (2) está havendo uma reversão para o estado primitivo, “redução presente”.

Fossetas apicais ocorrem na maioria dos grupos de Xenodontinae e é muito comum encontrar espécies com ou sem fossetas. Nas espécies de Echinantherini a ausência de fossetas ocorre sem ambigüidade apenas nas espécies do Gen. nov.2 e Gen. nov.3 (Figura 53 E). Essa condição também é observada de forma homoplástica nas espécies de cobra-d’água da tribo Hydropsini. Gen. nov.1 *nebularis* é conhecida apenas pelo holótipo e não sabemos a real variação que a espécie possa apresentar em relação a presença ou ausência de fossetas apicais. O único espécime conhecido apresenta uma fosseta por escamas na região nugal.

**Coloração.** Schargel *et al.* (2005) hipotetizaram que a presença de faixas transversais nas bases das escamas ventrais poderia representar uma sinapomorfia para o gênero *Echinanthera*. Nesse estudo essa hipótese é corroborada, sendo que faixas escuras é um estado unicamente derivado nas espécies de *Echinanthera* (Figura 53 F). Em alguns indivíduos de *E. amoena* essas faixas não foram observadas.

Entre os caracteres que sustentam a monofilia do grupo formado pelas espécies do Gen. nov.2 e Gen. nov.3, está a presença de uma linha clara que contorna o *canthus rostralis*. Pode ser observado dois estados relacionados à essa linha clara cantal. No primeiro estado a linha é fina e bem delineada e está presente em todas as espécies dos dois grupos acima citados, exceto em Gen. nov.2 *affinis* e Gen. nov.2 *persimilis*. No segundo estado essa linha é larga e difusa e está presente apenas em Gen. nov.2 *affinis*. Considerando apenas a presença e ausência de linha sobre o *canthus rostralis*, observamos através dos nossos resultados que a presença de linha é um estado unicamente derivado nos gêneros Gen. nov.2 e Gen. nov.3 com uma perda secundária em Gen. nov.2 *persimilis* (Figura 53 G).

### **Comentários biogeográficos**

Baseado na hipótese filogenética apresentada nesse estudo podemos tecer alguns comentários sobre os padrões de distribuição dos grupos de Echinantherini. Pelo menos três clados estão associados a uma região fitogeográfica (Figura 54; ver também Figura 55). Gen. nov.1 *nebularis*, a espécie irmã de todos os demais representantes da tribo, ocorre exclusivamente nas florestas nebulosas da Península de Paria na Venezuela (Schargel *et al.* 2005), o que representa o registro mais ao norte conhecido para a tribo. A Cordilheira de La Costa é uma ecorregião localizada na costa norte da Venezuela e é composta por ilhas de montanhas florestadas com altitudes variando de 600 para 2.500

m acima do nível do mar. Essas montanhas são bordeadas por ambientes secos e funcionam como um refúgio para muitas espécies (WWF 2001). Schargel *et al.* (2005) especularam que Gen. nov.1 *nebularis* estaria relacionada com *T. brevirostris* e *T. nicagus* devido a aproximação geográfica dessas espécies e também baseados nos padrões fitogeográficos observados por Steyermark (ver referências em Schargel *et al.* 2005). Segundo as observações de Steyermark, existe uma significativa relação entre as florestas da Cordilheira de La Costa e as florestas úmidas Amazônicas/Guianensis, e uma provável conexão entre essas duas regiões pode ter ocorrido durante uma fase úmida no Pleistoceno o que justificaria o estreito relacionamento entre os elementos florísticos dessas regiões. O relacionamento de Gen. nov.1 com os demais grupos de Echinantherini pode ser explicado pelo cenário biogeográfico comentado acima. Uma conexão passada entre a Amazônia e as florestas da Cordilheira de La Costa com o posterior isolamento das montanhas florestas pode ter levado a formação do Gen. nov.1.

O clado formado pelas espécies de *Taeniophallus* é exclusivo da bacia Amazônica e os clados dos gêneros *Echinanthera* e Gen. nov.2 (exceto Gen. nov.2 *poecilopogon*) são da Mata Atlântica. Gen. nov.2 *poecilopogon* é a única espécie do Gen. nov.2 que não ocorre em simpatricamente com as demais espécies na Mata Atlântica, o que indica uma invasão posterior de Gen. nov.2 *poecilopogon* para a Savana Uruguaia, Pampa e Chaco (Figura 54). Entre as espécies do Gen. nov.2, Gen. nov.2 *affinis* é a que apresenta a maior distribuição conhecida. Recentemente Loebmann (2008) registrou uma população provavelmente isolada de Gen. nov.2 *affinis* nas florestas de altitude do Estado do Ceará. Essas áreas relictuais de floresta úmida inseridas na árida Caatinga são relevos recobertos por vegetação do tipo florestal possivelmente remanescente das matas Atlântica e Amazônica, e com um diversificado número de espécies endêmicas (Borges-Nojosa & Caramaschi 2003). As espécies de

*Echinanthera* ocorrem, predominante, na região sudeste da Mata Atlântica, sendo que apenas uma espécie ocorre no norte dessa região fitogeográfica (*E. cephalomaculata*).

O Gen. nov.3 é o que apresenta maior distribuição, ocorrendo em várias regiões fitogeográficas, como por exemplo: Mata Atlântica, Amazônia, Cerrado, Savana Uruguaia e Chaco (Figura 54). Comparando a topologia encontrada nesse estudo com a distribuição geográfica das espécies do grupo, não encontramos consistência geográfica em relação a filogenia. Na Amazônia ocorrem Gen. nov.3 *miolepis* e Gen. nov.3 *quadriocellatus*, e apesar de ocorrerem na mesma região fitogeográfica, habitam área diferentes. Gen. nov.3 *miolepis* ocorre na região sudoeste e oeste da Amazônia enquanto que Gen. nov.3 *quadriocellatus* ocorre na porção oeste. Gen. nov.3 *occipitalis* é a única do grupo que ocorre na Mata Atlântica. Ao contrário da maioria das espécies da tribo que também ocorrem nessa região fitogeográfica, Gen. nov.3 *occipitalis* ocorre exclusivamente na região nordeste (incluindo os enclaves de florestas de altitude na Caatinga). A espécie irmã de Gen. nov.3 *occipitalis* é Gen. nov.3 sp. nov.2 que ocorre na região nordeste da Argentina, norte do Paraguai e sul da Bolívia. Essas duas espécies estão separadas por mais de 2.000 km de distância tendo o Cerrado como provável barreira geográfica. A espécie irmã do clado Gen. nov.3 *occipitalis* + Gen. nov.3 sp. nov.2 é Gen. nov.3 sp. nov.1 “maculado” que está fortemente associada com o Cerrado brasileiro e outras formações abertas da América do Sul (*e.g.* Chaco, Savanas Amazônicas). Gen. nov.3 sp. nov.1 “imaculado” ocorre principalmente na Savana Uruguaia e Chaco, mas também foi registrada em algumas localidades do Cerrado. No Cerrado do oeste do Estado de São Paulo ocorrem simpatricamente Gen. nov.3 sp. nov.1 “maculado” e Gen. nov.3 sp. nov.1 “imaculado”, sendo que o limite oriental da distribuição dessas duas espécies são as florestas úmidas da Serra do Mar.

Como discutido acima, os gêneros de Echinantherini estão fortemente associados a ambientes florestados, sendo que algumas poucas espécies ocorrem em ambientes abertos. Na Figura 55 podemos observar o padrão de distribuição dos gêneros da tribo nas principais regiões florestadas e abertas da América do Sul.

## Conclusão

Uma análise de máxima parcimônia foi realizada baseada em 57 caracteres fenotípicos utilizando 34 táxons terminais. A tribo Echinantherini é corroborada como um grupo monofilético delimitada por três sinapomorfias não ambíguas. O gênero *Echinanthera* é monofilético delimitado por três sinapomorfias, uma exclusiva e duas homoplásticas. Através da nossa série de dados não foi possível resolver o relacionamento das espécies de *Echinanthera*. Uma análise utilizando um número maior de evidências é necessária para resolver o relacionamento dessas espécies. *Taeniophallus* se apresentou como um grupo parafilético, pois *Echinanthera* está aninhado a ele. Os grupos de espécies propostos por Schargel *et al.* (2005) são corroborados. A topologia das espécies de Echinantherini encontrada na árvore de consenso estrito foi a seguinte: (*T. nebularis* ((*T. brevirostris*, *T. nicagus*) ((*E. amoena*, *E. cephalomaculata*, *E. cephalostriata*, *E. cyanoleura*, *E. melanostigma* e *E. undulata*) ((*T. bilineatus* (*T. affinis* (*T. persimilis*, *T. poecilopogon*)))) (*T. miolepis* (*Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”, *T. quadriocellatus* (*Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado” (*Taeniophallus* sp. nov.2, *T. occipitalis*)))))).

Baseados na topologia encontrada mudanças taxonômicas para os membros de Echinantherini foram propostas. As seguintes mudanças foram realizadas na nova proposta taxonômica de Echinantherini: (1) o gênero *Echinanthera* é mantido para as seis espécies que o representava; (2) *Taeniophallus* é redefinido sendo restito para *T. brevirostris* e *T. nicagus*; (3) um novo gênero é proposto para *T. nebularis* (Gen. nov.1);

um novo gênero é proposto para as espécies do grupo de *T. affinis* (Gen. nov.2); e um novo gênero é proposto para as espécies do grupo de *T. occipitalis* (Gen. nov.3).

Em virtude do baixo suporte encontrado nos clados que compõe a tribo Echinantherini, novas análises deverão ser realizadas utilizando um número maior de táxons terminais do grupo externo e acrescentando novas evidências (como por exemplo, caracteres moleculares). Esses novos estudos deverão complementar o presente trabalho, e deverão apresentar os seguintes objetivos: testar o relacionamento das espécies de *Echinanthera*, testar o relacionamento das espécies de Echinantherini com uma análise de evidência total e testar o relacionamento de Echinantherini com os demais grupos de Xenodontinae.

### **Agradecimentos**

Nós somos gratos aos curadores, A. Ferreira e M. Carvalho (UFMT), A. Prudente (MPEG), D. Borge-Nojosa (UFCE), F. Juncá (UEFS), F. Franco e V. Germano (IBSP), J. Hallermann (ZMH), S. Kretzschmar e G. Scrocchi (FML), H. Chalkidis (LPHA/FIT), G. Colli e M. Zatz (CHUNB), M. Motte (MNHNP), M. Meneghel (ZVC-R), M. Araújo (MCN), R. Fernandes e M. Soares (MNRJ), V. Ferreira (UFMS), H. Zaher e C. Castro-Mello (MZUSP) e A. Percequillo (UFPB), pelo empréstimo de exemplares e/ou apoio logístico durante a análise em suas instituições. À M. C. Santos-Costa, C. Strüssmann, M. A. Freitas, N. R. Albuquerque, C. Cintra, A. G. Guedes, J. G. Frota, W. Vaz-Silva, J. Bernardo-Silva, G. Maschio, R. W. Ávila, P. Bernardo, J. Frota, L. Cappellari, D. Loebmann, J. Hallermann, A. Schmitz, M. Jansen, C. McCarthy e C. Gastello por disponibilizarem dados e/ou fotos. À R. Balestrin pela leitura crítica e sugestões para o manuscrito. APSJ e SR agradecem a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado.

## Referências

- Achaval, F. & Olmos, A. (2007). *Anfibios y Reptiles del Uruguay*. Biophoto, Montevideo: ed.3, 170p.
- Albuquerque, N.R. & Lema, T. (2008). Taxonomic revision of the Neotropical water snake *Hydrops triangularis* (Serpentes, Colubridae). *Zootaxa*, 1785, 55–77.
- Andrews, R.M. (2000) Evolution of viviparity in squamate reptiles (*Sceloporus* spp.): a variant of the cold-climate model. *Journal of Zoology*, 250, 243–253.
- Anthony, J. & Serra, R.G. (1955). Anatomie de l'appareil de la morsure chez *Xenodon merremii* B., serpent aglyphe de l'Amérique Tropicale. *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 42(1), 21–47.
- Areekul, B. & Quicke, D.L.J. (2007) The use of color characters in phylogenetic reconstruction. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88, 193–202.
- Arroyo, O. & Cerdas, L. (1985) Microestructura de las escama dorsales de nueve especies de serpientes costarricenses (Viperidae). *Revista de Biología Tropical*, 34: 123–126.
- Ávilla-Pires, T.C.S. & Hoogmoed, M.S. (1997). The Herpetofauna. In: Lisboa, P.L.B. (ed.), *Caxiuanã*. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, pp. 389–401.
- Bailey, J.R. (1977). The synthetic approach to colubrid classification. *Herpetologica*, 23, 155–161.
- Balestrin, R.L. & Di-Bernardo, M. (2005). Ophiophagy in the colubrid snake *Echivanthera occipitalis* (Jan, 1873) from southern Brazil. *Salamandra*, 41(4), 221–222.
- Barbo, F.E. & Marques, O.A.V. (2003) Do aglyphous colubrid snakes prey on live amphisbaenids able to bite? *Phyllomedusa*, 2(2), 113–114.

- Bernarde, P.S., Kokubum, M.N.C. & Marques, O.A.V. (2000) Atividade e uso de hábitat em *Thamnodynastes strigatus* (Günther, 1858), no sul do Brasil (Serpentes, Colubridae). *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 428, 1–8.
- Beyerlein, P. (1998) Studies on the significance of micrdermatoglyphics in viperid systematics. I The microdematoglyphics of desert vipers (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Herpetozoa*, 11, 79–86.
- Blackburn, D.G. (1994) Discrepant usage the term “ococicparity” in the herpetological literature. *Herpetological Journal*, 4, 65–72.
- Blackburn, D.G. (2006) Squamate reptiles as model organisms for the evolution of viviparity. *Herpetological Monographs*, 20, 131–146.
- Boettger, O. (1891) Reptilien und Batrachier aus Bolivia. *Zoologischer Anzeiger*, 14, 343–347.
- Borges-Nojosa, D.M. & Caramaschi, U. (2003) Composição e Análise Comparativa da Diversidade e das Afinidades Biogeográficas dos Lagartos e Anfisbenídeos (Squamata) dos Brejos Nordestinos. In Leal, I., Silva, J.M.C. & Tabarelle, M. (Org.). *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Recife: UFPE, pp. 489–540.
- Boulenger, G.A. (1894). Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). *Trustees of the British Museum*, 2, XIX + 382p.
- Boulenger, G.A. (1885). Remarks on a paper by Prof. E. D. Cope on the reptiles of the Province Rio Grande do Sul, Brazil. *Annals and Magazine of Natural History*, 17, 294–298.
- Boulenger, G.A. (1897). Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). *Trustees of the British Museum*, 3, XIV + 727p.

- Cacivio, P., Scrocchi, G.J. & Giraudó, A. (1999) *Echinanthera occipitalis* (Serpentes, Colubridae) nuevos datos de escamación, hemipenes y distribución. *Cuadernos de Herpetología*, 13(1-2), 81–87.
- Cadle, J.E. (1984) Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes. II. Central American xenodontines. *Herpetologica*, 40, 21–30.
- Campbell, J.A. & Frost, D.R. (1993) Anguid lizards of the genus *Abronia*: Revisionary notes, description of four new species, a phylogenetic analysis, and key. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 216:1–121.
- Chrother, B.I. (2009) Are standard names lists taxonomic straightjackets? *Herpetologica*, 65: 129–135.
- Conrad, J.L. (2008) Phylogeny and systematics of Squamata (reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 310:1–182.
- Cope, E.D. (1873) Descriptions of new American Squamata, in the Museum of the Smithsonian Institution, Washington. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 15, 100–107.
- Cope, E.D. (1878) An examination of the Reptilia and Batrachia obtained by the Orton Expedition to Ecuador and the Upper Amazon, with notes on other species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 20, 97–140.
- Cope, E.D. (1879) Sixth contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 20, 305–312.
- Cope, E.D. (1885) Twelfth contribution to the herpetology of tropical America. VIII. Rio Grande do Sul, Brazil (H. Smith). *Proceedings of the American Philosophical Society*, 22, 177–194.
- Cope, E.D. (1894) The classification of the snakes. *American Naturalist*, 28, 831–844.

- Cope, E.D. (1895) The classification of the Ophidia. *Transactions American Philosophical Society*, 18, 187–219, pls. 14–33.
- Cundall, C. & Rossman, D.A. (1984) Quantitative comparisons of skull form the colubrid snake genera *Farancia* and *Pseudoeryx*. *Herpetologica*, 40(4), 388–405.
- Cunha, O.R. & Nascimento, F.P. (1978) Ofídios da Amazônia. X—As cobras da região leste do Pará. *Publicações Avulsas do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 31, 1–218.
- Cunha, O.R. & Nascimento, F.P. (1993) Ofídios da Amazônia. As cobras da região leste do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (nova série Zoologia)*, 9, 1–191.
- Curcio, F.F., Piacentini, V.D.Q. & Fernandes, D.S. (2009) On the status of the snake genera *Erythrolamprus* Boie, *Liophis* Wagler and *Lygophis* Fitzinger (Serpentes, Xenodontinae). *Zootaxa*, 2173, 66–68.
- D'Agostini, F.M., Ribeiro, S.L.B. & Lema, T. (2005) A new method to prepare snake scale *stratum corneum* for epidermatoglyphics analyses using a scanning electron microscope. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia*, 18(1), 53–57.
- Dessauer, H.C, Cadle, J.E. & Lawson, R. (1987) Patterns of snakes evolution suggest by their proteins. *Zoology*, 34, 1–34.
- Di-Bernardo, M. (1992) Revalidation of the genus *Echinanthera* Cope, 1894, and its conceptual amplification (Serpentes, Colubridae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia*, 5(13), 225–257.
- Di-Bernardo, M. (1994) Uma nova espécie de *Echinanthera* Cope, 1894 (Serpentes, Colubridae) do nordeste do Brasil. *Biociências*, 2(2), 75–81.

- Di-Bernardo, M. (1996) A new species of the neotropical snake genus *Echinanthera* Cope, 1894 from southeastern Brazil (Serpentes, Colubridae). *The Snakes*, 27, 120–127.
- Di-Bernardo, M. & Lema, T. (1987) O gênero *Rhadinaea* Cope, 1873, no Brasil Meridional. I – *Rhadinaea poecilopongon* Cope, 1873 (Serpentes, Colubridae). *Acta Biológica Leopoldensia*, 9(2), 203–224.
- Di-Bernardo, M. & Lema, T. (1988) O gênero *Rhadinaea* Cope, 1873, no Brasil Meridional. III – *Rhadinaea affinis* (Günther, 1858) (Serpentes, Colubridae). *Acta Biológica Leopoldensia*, 10(2), 223–252.
- Di-Bernardo, M. & Lema, T. (1991) O gênero *Rhadinaea* Cope, 1873, no Brasil Meridional. IV – *Rhadinaea bilineata* (Fischer, 1885) (Serpentes, Colubridae). *Acta Biológica Leopoldensia*, 12(2), 359–392.
- Di-Bernardo, M., Borges-Martins, M., Oliveira, R.B. & Pontes, G.M.F. (2007) Taxocenoses de serpentes de regiões temperadas do Brasil. In: Nascimento, L.B. & Oliveira, E. (Org.). *Herpetologia no Brasil 2*. Belo Horizonte: Sociedade Brasileira de Herpetologia, pp. 222–273.
- Dixon, J.R. (1980) The neotropical colubrid snake genus *Liophis*. The generic concept. *Milwaukee Pub. Mus., Contribution in Biology and Geology*, 31, 1–40.
- Dixon, J.R. & Markezich, A.L. (1992) Taxonomy and geographic variation of *Liophis poecilogyrus* (Wied) from South America (Serpentes: Colubridae). *The Texas Journal of Science*, 44(2), 131–177.
- Dixon, J.R. & Soini, P. (1987) The reptiles of the upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru. *Milwaukee Public Museum*, 154 p.

- Dowling, H.G. (1967) Hemipenes and other characters in colubrid classification. *Herpetologica*, 23(2), 138–142.
- Dowling, H.G., Gilboa, L., Gennaro, D.E., & Genna, J.F. (1972) Microdermatoglyphics: a new tool for reptile taxonomy. *Herpetological Review*, 4, 200.
- Dowling, H.G. & Duellman, W.E. (1978) *Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories*. New York: Herpetol. Inf. Search Syst.
- Duellman, W.E. (1958) A monographic study of the colubrid snake genus *Leptodeira*. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 114, 1–152.
- Fabian, M.E. (1973) Contribuição ao conhecimento da osteologia craniana de *Liophis* Wagler (Serpentes Colubridae). *Iheringia, Série Zoologia*, 42, 14–24.
- Ferrarezi, H. (1994) Uma sinopse dos gêneros e classificação das Serpentes (Squamata) II. Família Colubridae. *In*: Nascimento, L.B. *et al.* (eds.). *Herpetologia no Brasil*, 1. PUC-MG. Fundação Biodiversitas e Fundação Ezequiel Dias, Belo Horizonte, pp. 81–99.
- Fischer, G.J. (1885) Ichthyologische und Herpetologische Bemerkungen. *Jahrb. Hamburgischen Wiss. Anst. II Jahrgang*, 2, 47–121, pls. 1–4.
- França, F.G.R., Mesquita, D.O., Nogueira, C.C. & Araújo, A.F.B. (2008) Phylogeny and Ecology Determine Morphological Structure in a Snake Assemblage in the Central Brazilian Cerrado. *Copeia*, 1, 23–38.
- Franco, F.L. (1999) *Relações filogenéticas entre os gêneros da tribo Tachymenini Bailey, 1977 (Serpentes, Colubridae)*. Tese de Doutorado não publicada. Universidade de São Paulo, São Paulo, 252p.
- Franco, F.L. (2003) Origem e diversidades das serpentes. *In*: Cardoso, J.L.C., França, F.O.S., Wen, F.H., Málague, C.M.S., Haddad-JR, V. (Eds.). *Animais peçonhentos*

- no Brasil: Biologia, Clínica e Terapêutica dos Acidentes*. São Paulo: Sarvier, 2003, pp. 13–32.
- Franco, F.L. & Ferreira, T.G. (2002) Descrição de uma nova espécie de *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae) do nordeste brasileiro, com comentários sobre o gênero. *Phyllomedusa*, 1, 57–74.
- Franco, F.L., Cintra, L.A.C. & Lema, T. (2007a) A new species of *Calamodontophis* Amaral, 1973 (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae) from southern Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 1(3), 218–227.
- Franco, F.L., Fernandes, D.S. & Bentim, B.M. (2007b) A new species of *Hydrodynastes* Fitzinger, 1843 from Brazil (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). *Zootaxa*, 1713, 57–75.
- Frost, D.R. & Hillis, D.M. (1990) Species in concept and practice: herpetological applications. *Herpetologica*, 46: 87-104.
- Frota, J.G. & Yuki, R.N. (2005) *Pseudoeryx plicatilis plicatilis*: Reproduction. *Herpetological Review*, 36(3), 326.
- Giraud, A.R. (2002) *Serpientes de la Selva Paranaense y del Chaco Húmedo*. L.O.L.A., Buenos Aires, 289p.
- Goloboff, P.A. (1994) *NONA, Version 2.0*. Computer program and documentation. Distributed by the author. Tucuman, Argentina.
- Gower, D.J. (2003) Scale microornamentation of Uropeltid snakes. *Journal of Morphology*, 258, 249–268.
- Grant, T. & Kluge, A.G. (2003) Data exploration in phylogenetic inference: Scientific, heuristic, or neither. *Cladistics*, 19, 379–418.
- Grant, T. & Kluge, A.G. (2004) Transformation series as an ideographic character concept. *Cladistics*, 20, 23–31.

- Grant, T. & Kluge, A.G. (2008) Clade support measures and their adequacy. *Cladistics*, 24, 1051–1064.
- Grant, T., Frost, D.R., Caldwell, J. P., Gagliardo, R., Haddad, C. F. B., Kok, P.J.R., Means, B.D., Noonan, B.P., Schargel, W. & Wheeler, W.C. (2006) Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Anura: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 299, 1–262.
- Gravlund, P. (2001) Radiation within the advanced snakes (Caenophidia) with special emphasis on African opisthognath colubrids, based on mitochondrial sequence data. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72, 99–114.
- Greene, H.W. (1979) Behavioral convergence in the defensive display of snakes. *Experientia*, 35, 747–748.
- Günther, A.L.G. (1858) Catalogue of colubrine snakes in the collection of the British Museum. British Museum, London, ixvi + 1–281.
- Hallerman, J. (1998) The ethmoidal region of *Dibamus taylori* (Squamata: Dibamidae), with a phylogenetic hypothesis on dibamid relationships within Squamata. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 122, 385–426.
- Hare, J.R., Holmes, K.M., Wilson, J.L. & Cree, A. (2009) Modelling exposure to selected temperature during pregnancy: the limitations of squamate viviparity in a cool-climate environment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96, 541–552.
- Hartmann, P.A. & Marques O.A.V. (2005) Diet and habitat use of two sympatric species of *Philodryas* (Colubridae), in South Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26, 25–31.
- Hedges, S.B, Coulloux, A. & Vidal, N. (2009) Molecular phylogeny, classification, and biogeography of West Indian racer snakes of the Tribe Alsophiini (Squamata, Dipsadidae, Xenodontinae). *Zootaxa*, 2077, 1–28.
- Hennig, W. (1966) *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Chicago.

- Hoge, A.R. (1958) Die systematische stellung von *Xenodon punctatus* Peters, 1880 und *Philodryas taeniatus* Hensel, 1868. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 34, 49–56.
- Hoge, A.R. & Nina, A.C.M. (1972) Serpentes coletadas pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. *Memória do Instituto Butantan*, 30, 71–97.
- Hoge, A.R. & Souza-Santos, P. (1953) Submicroscopic structure of stratum corneum of snakes. *Science*, 118, 410–411.
- Hoge, A.R. & Romano-Hoge, S.A.R. (1982) Notes on micro and ultrastructure of “oberhautschen” in Viperioidea. *Memórias do Instituto Butantan*, 34, 49–56.
- Hoogemoed, M.S. (1982) Snakes of the Guianan region. *Memórias do Instituto Butantan*, 47, 219–254.
- Hoogmoed, M.S. & Grüber, U. (1983) Spix and Wagler type specimens of reptiles and amphibians in the Natural History Museum in Munich (Germany) and Leiden (The Netherlands). *Spixiana*, 9, 319–415.
- Isogawa, K. (1995) Comparative observations on dorsal scales of shed skins of the genus *Agkistrodon* (Viperidae, Crotalinae) from far East Asia. *The Snake*, 27, 7–11.
- Jan, G. (1873) *Prodomo della Icnografia Generale degli Ofidi*. Ila. parte, VI°. gruppo. Coronellidae. Modena, Eredi Soliani. 121p.
- Jenner, J. (1981) A zoogeographic study and the taxonomy of the Xenodontinae colubrid snakes. Tese de Doutorado não publicada. New York University, USA.
- Jenner, J.V. & Dowling, H.G. (1985) Taxonomy of American xenodontine snakes: the tribe Pseudoboini. *Herpetologica*, 41, 171–172.
- Kearney, M. (2003) Systematics of the Amphisbaenia (Lepidosauria:Squamata) based on morphological evidence from recent and fossil forms. *Herpetological Monographs*, 17, 1–74.

- Kelly, C.M.R., Barker, N.P. & Villet, M.H. (2003) Phylogenetics of advanced snakes (Caenophidia) based on four mitochondrial genes. *Systematic Biology*, 52, 439–459.
- Kluge, A.G. (1990) Species as historical individuals. *Biology and Philosophy*, 5, 417–431.
- Kluge, A.G. & Grant, T. (2006) From conviction to anti-superfluity: old and new justifications for parsimony in phylogenetic inference. *Cladistics*, 22, 276–288.
- Lee, M.S.Y. (1998) Convergent evolution and character correlation in burrowing squamates: a phylogenetic analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65, 369–453.
- Lema, T. (1987) Lista preliminar das serpentes registradas para o Estado do Rio Grande do Sul (Brasil Meridional) (Reptilia, Lepidossauria, Squamata). *Acta Biologica Leopoldensia*, 9(2), 225–240.
- Lema, T. (1989) A nomenclatura vulgar das espécies de serpentes ocorrentes no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil Sul, e a proposição de sua unificação (Reptilia, Serpentes). *Acta Biologica Leopoldensia*, 11(1), 25–47.
- Lema, T. (2001) Fossorial snake genus *Apostolepis* from South America (Serpentes: Colubridae: Elapomorphinae). *Cuadernos de Herpetología*, 15(11), 29–43.
- Lema, T., Vieira, M.I. & Araújo, M.L. (1985) Fauna reptiliana do norte da Grande Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 2(4), 203–227.
- Leydig, F. (1872) *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier*. Laupp'schen Buchhandlung, 262pp.
- Lobo, F. & Scrocchi, G. (1994) Osteología craneal del género *Philodryas* (Serpentes: Colubridae). *Cuadernos de Herpetología*, 8(1), 104–111.

- Loebmann, D. (2008) *Echivanthera affinis*: Geographic distribution. *Herpetological Review*, 39(2), 241.
- Maglio, V.J. (1970) West Indian xenodontine colubrid snakes: their probable origin, phylogeny and zoogeography. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 141, 1–53.
- Marques, L.B. & Lema, T. (1992) Estudo comparativo da osteologia craniana de *Clelia occipitolutea* (Duméril, Bibron et Duméril, 1854) e *C. rustica* (Cope, 1878) (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae: Pseudoboini). *Acta Biológica Leopoldensia*, 14(1), 27–54.
- Marques, O.A.V. & Sazima, I. (2003) Historia natural das serpentes. In: Cardoso, J.L.C., França, F.O.S., Wen, F.H., Málaque, C.M.S., Haddad-JR, V. (Eds.). *Animais peçonhentos no Brasil: Biologia, Clínica e Terapêutica dos Acidentes*. São Paulo: Sarvier, 2003, pp. 62–71.
- Marques, O.A.V. & Sazima, I. (2004) História natural dos répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins. In: Marques, O.A.V. & Duleba, W. (Eds.). *Estação Ecológica Juréia-Itatins: Ambiente Físico, Flora e Fauna*. Holos, Ribeirão Preto, pp. 257–277.
- Marques, O.A.V., Eterovic, A. & Sazima, I. (2001) *Serpentes da Mata Atlântica: Guia ilustrado para a Serra do Mar*. Holos, Ribeirão Preto, 184p.
- Marques, O.A.V., Eterovic, A., Strüssmann, C. & Sazima, I. (2005) *Serpentes do Pantanal: Guia ilustrado*. Holos, Ribeirão Preto, 179p.
- Martins, M. & Oliveira, M.E. (1999) Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonia, Brazil. *Herpetological Natural History*, 7, 78–150.
- Martins, M., Marques, O.A.V. & Sazima, I. (2008) How to be arboreal and diurnal and still stay alive: microhabitat use, time of activity, and defense in Neotropical forest snakes. *South American Journal of Herpetology*, 3(1), 58–77.

- Moro, S.A. (1999) Relaciones filogenéticas de Xenodontinae (Serpentes) neotropicales basada en musculatura craneal. *Cuadernos de Herpetología*, 13(1–2), 19–35.
- Mulchagly, D.G. (2007) Molecular systematics of Neotropical cat-eyed snakes: a test of the monophyly of Leptodeirini (Colubridae: Dipsadinae) with implications for character evolution and biogeography. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92, 483–500.
- Myers, C.W. (1974) The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of new world snakes. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 153(1), 1–272.
- Myers, C.W. (1987) An enigmatic new snake from the Peruvian Andes, with notes on the Xenodontini (Colubridae: Xenodontinae). *American Museum Novitates*, 2853, 1–2.
- Myers, C.W. & Cadle, J.E. (1994) A new genus for South American snake related to *Rhadinaea obtusa* Cope (Colubridae) and resurrection of *Taeniophallus* Cope for the “*Rhadinaea*” *brevirostris* group. *American Museum Novitates*, 3102, 1–33.
- Nixon, K.C. (2002) *Winclada. Version 1.0*. Ithaca, New York: Computer software distributed by the author.
- Passos, P., Fernandes, R. & Zanella, N. (2005) A new species of *Atractus* (Serpentes: Colubridae) from south Brazil. *Herpetologica*, 71, 209–218.
- Passos, P., Cisneros-Heredia, F. & Salazar-Z, D. (2007) Rediscovery and redescription of the rare Andean snake *Atractus modestus*. *Herpetological Journal*, 17, 1–7.
- Peters, J.A. (1974) *Dictionary of herpetology*. New York and London: Hafner Publishing Company, 392p.
- Peters, W. (1873) Einige neue oder weniger bekannte Schlangenarten des zoologischen Museums zu Berlin. Monatsber. K. Preussischen Akad. Wiss. Berlin, pp. 272–289.

- Picado, C. (1931) Epidermal microornaments of the Crotalinae. *Bulletin of the Antivenin Institute of America*, 4, 104–105.
- Pinou, T., Vicario, S., Marschner, M. & Caccone, A. (2004) Relict snakes of North America and their relationships within Caenophidia, using likelihood-based Bayesian methods on mitochondrial sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32, 573–574.
- Pontes, G.M.F. & Di-Bernardo, M. (1988) Registros sobre aspectos reprodutivos de serpentes ovíparas neotropicais (Serpentes: Colubridae e Elapidae). *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS (série Zoologia)*, 1, 123–149.
- Pizzato, L., Almeida-Santos, S.M. & Marques, O.A.V. (2007) Biologia reprodutiva de serpentes brasileiras. In: Nascimento, L.B. & Oliveira, E. (Org.). *Herpetologia no Brasil 2*. Belo Horizonte: Sociedade Brasileira de Herpetologia, pp. 201-221.
- Porter, K.R. (1972) *Herpetology*. Saunders, Philadelphia, 524p.
- Price, R.M. (1982) Dorsal snake scale microdermatoglyphics: Ecological indicator or taxonomic tool? *Journal of Herpetology*, 17, 294–306.
- Price, R.M. (1987) Microdermatoglyphics: suggested taxonomic affinities of the viperid genera *Azemiops* and *Pseudocerastes*. *The Snake*, 19, 47–50.
- Price, R.M. & Kelly, P. (1989). Microdermatoglyphics: basal patterns and transition zones. *Journal of Herpetology*, 23, 244–261.
- Roze, J.A. (1957) Notas sobre *Hydrops lehmanni* Dunn, 1944, y los géneros neotropicales: *Pseudoeryx*, *Hydrops* y *Helicops*. *Acta Biológica Venezuelica*, 2, 17–27.
- Ruthven, A.G. (1908) Variation and genetic relationships of the garter snakes. *Bulletin of the United States National Museum*, 71, 1–201.

- Santos-Jr, A.P., Di-Bernardo, M. & L. Thales (2008) New species of the *Taeniophallus occipitalis* group (Serpentes, Colubridae) from eastern Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 42(3), 419–427.
- Sawaya, R.J., Marques, O.A.V. & Martins, M. (2008) Composição e história natural das serpentes de Cerrado de Itirapina, São Paulo, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 8(2), 153–175.
- Schargel, W.E., Rivas F., G. & Myers, C.W. (2005) An enigmatic new snake from Cloud Forest of the Península de Paria, Venezuela (Colubridae: Genus *Taeniophallus?*). *American Museum Novitates*, 3484, 1–22.
- Schargel, W.E., Rivas, G., Barros, T.R., Péfaur, J.E. & Navarrete, L.F. (2007) A new aquatic snake (Colubridae: *Pseudoeryx*) from the Lake Maracaibo basin, northwestern Venezuela: a relic of the past course of the Orinoco river. *Herpetologica*, 73(2), 237–244.
- Schwartz, A. (1970) A systematic review of *Uromacer catesbyi* Schlegel (Serpentes, Colubridae). *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 16, 131–149.
- Shine, R. (1985) The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. In: Gans, C. & Billett, F. (Eds.). *Biology of reptilian*. v.15. New York: Wiley, pp. 605–694.
- Shine, R. (2002) An empirical test of the ‘predictability’ hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 553–560.
- Shine, R. & Thompson, M.B. (2006) Did embryonic responses to incubation conditions drive the evolution of reproductive modes in squamate reptiles? *Herpetological Monographs*, 20, 159–171.
- Silva, F. & Lema, T. (1983) Osteologia craniana de *Oxyrhopus rhombifer* Duméril, Bibron et Duméril, 1854 (Serpentes, Colubridae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS*, 28, 149–175.

- Sousa, B.M. & CRUZ, C.A.G. (2000) Diet. *Echivanthera affinis* (NCN). *Herpetological Review*, 31(3), 178.
- Stille, B. (1987) Dorsal scale microdermatoglyphics and rattlesnake (*Crotalus* and *Sistrurus*) phylogeny (Reptilia: Viperidae, Crotalinae). *Herpetologica*, 43, 98–104.
- Strüssman, C. (2000) Herpetologia. In: Alho, C.J.R. (ed). *A Fauna Silvestre da Região do Rio Manso - MT*. Ministério do Meio Ambiente. Edições Ibama, Eletronorte, Brasília, DF, pp. 153–189.
- Strüssmann, C. & Sazima, I. (1993) The snake assemblage of the Pantanal at Poconé western Brazil: faunal composition and ecological summary. *Studies Neotropical Fauna and Environment*, 28(3), 157–168.
- Thomas, R.A. (1977) A revision of the South-American Colubrid snake genus *Philodryas* Wagler, 1830. Ph.D. Dissertation, University Microfilms International. Ann Arbor, Michigan, U.S.A, 324p.
- Thomas, R.A. & Dixon, J.R. (1977) A new systematic arrangement for *Philodryas serra* (Schegel) and *Philodryas pseudoserra* Amaral (Serpentes, Colubridae). *Pearce-Sellards Series*, 27, 1–20.
- Thomas, R. & Schwartz, A. (1965) Hispaniolan snakes of the genus *Dromicus* (Colubridae). *Revista de Biología Tropical*, 13(1), 59–83.
- Thompson, M.B. & Blackburn, D.G. (2006) Evolution of viviparity in reptiles: Introduction to the symposium. *Herpetological Monographs*, 20, 129–130.
- Underwood, G.L. & Kochva, E. (1993) On the affinities of the burrowing asps *Atractaspis* (Serpentes: Atractaspididae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 107, 3–64.
- Vanzolini, P.E. (1953) On the type locality of some brazilian Reptiles and Amphibians collected by H. H. Smith and described by E. D. Cope. *Copeia*, 1953(2), 124–125.

- Vanzolini, P.E. (1981) The scientific and political contexts of the Bavarian Expedition to Brasil. *In: Herpetology of the Brazil, Society for the Study of Amphians e Reptiles*. XXIX + 75p.
- Vanzolini, P.E. (1987) Addenda and corrigenda to the Catalogue of the Neotropical Squamata. *Smithonian Herpetological Information Service*, 70, 1–25.
- Vidal, N. & Hedges, S.B. (2002) Higher-level relationships of caenophidian snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences*, 325, 987–995.
- Vidal, N., Kindl, S.G., Wong, A. & Hedges, S.B. (2000) Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12s and 17s ribosomal RNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14, 389–402.
- Vidal, N., Delmas, A.S., David, P., Cruaud, C., Couloux, A. & Hedges, S.B. (2007) The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies*, 330, 182–187.
- Vitt, L.J. (1996) Ecological observations on the tropical colubrid snake *Leptodeira annulata*. *Herpetological Natural History*, 4, 69–76.
- Vitt, L.J. & Vangilder, L.D. (1983) Ecology of a snake community in Northeastern Brazil. *Amphibia–Reptilia*, 4, 273–296.
- Webb, J.K., Shine, R. & Christian, K.A. (2006) The adaptive significance of reptilian viviparity in the tropics: testing the maternal manipulation hypothesis. *Evolution*, 60(1), 115–122.
- Wagler, J. (1824) Serpentes Brasiliensium species novae, ou histoire naturelle des espèces nouvelles de Serpens. *In: Spix, J. Animalia nova sive species novae*. Typis Francisci Seraphi Hübschmann, Monaco, pp. vii + 75.
- Wied-Neuwied, M.P. (1824) Isis von Oken 6, 667, 668.

- Wiens, J.J. (1998) Testing phylogenetic methods with tree-congruence: Phylogenetic analysis of polymorphic morphological characters in phrynosomatid lizards. *Systematic Biology*, 47, 411–428.
- Wiens, J.J. (1999) Polymorphism in systematics and comparative biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 327–362.
- Wiens, J.J. & Servedio, M.R. (1997) Accuracy of phylogenetic analysis including and excluding polymorphic characters. *Systematic Biology*, 46, 332–345.
- Wiens, J.J. & Servedio, M.R. (1998) Phylogenetic analysis and intraspecific variation: Performance of parsimony, likelihood, and distance methods. *Systematic Biology*, 47, 228–253.
- Wiley, E.O., Siegel-Causey, D., Brooks, D.R. & Funk, V.A. (1991) The complete cladist: A primer of Phylogenetic Procedures. University of Kansas Museum of Natural History Special Publication, 19, x + 158p.
- Williams, K.L. & Wallach, V. (1989) *Snakes of the world. Synopsis of snake generic names*. Krieger Publish Co., Malabar, VIII + 234p.
- WWF (2001) Terrestrial Ecoregions. Retirado de <http://www.worldwildlife.org/wildworld/profiles/terrestrial.html> (acessado em 16 de agosto de 2009).
- Yuki, V.L.F. (1994) Revisão sistemática de *Xenodon* Boie 1826 e *Waglerophis* Romano & Hoge 1973 (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae, Xenodontini). Dissertação de Mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 226p.
- Zaher, H. (1994) *Phylogénie des Pseudoboini et évolution des Xenodontinae sud-américains (Serpentes, Colubridae)*. Tese de doutorado. Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, 306p + 69 pranchas.

- Zaher, H. (1997) Description of the cephalic muscles and gland morphology of *Clelia plumbea* and three presumably related species (Serpentes, Xenodontinae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 40(2), 17–63.
- Zaher, H. (1999) Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 240, 1–178.
- Zaher, H. & Prudente, A.L.C (1999) Intraspecific variation of the hemipenis in *Siphlophis* and *Tripanurgos*. *Journal of Herpetology*, 33, 798–702.
- Zaher, H. & Prudente, A.L.C. (2003) Hemipenis of *Siphlophis* (Serpentes: Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: A response to Dowling. *Herpetological Review*, 34, 302–307.
- Zaher, H & Rieppel, O. (1999) The phylogenetic relationships of *Pachyrhachis problematicus*, and the evolution of limblessness in snakes (Lepidosauria, Squamata). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, série IIa, Earth and Planetary Sciences*, 329, 831–837.
- Zaher, H. & Rieppel, O. (2002) On the phylogenetic relationships of the Cretaceous snakes with legs, with special reference to *Pachyrhachis problematicus* (Squamata, Serpentes). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22, 104–109.
- Zaher, H., Graziotin, F.G., Cadle, J.E., Murphy, R.W., Moura-Leite, J.C. & Bonatto, S.L. (2009) Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South America xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49, 115–153.

## **Apêndice 1. Coleções consultadas e material analisado**

Espécimes dos quais foram examinados hemipênis, crânio, musculatura e ultra-estrutura das escamas estão representados com “H”, “C”, “M” e “U”, respectivamente.

Coleções consultadas (acrônimos estão apresentados de acordo com a designação das instituições): AMNH, American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos da América; CEUCH, Coleção Zoológica de Referência, Seção de Herpetologia, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campus de Corumbá, Corumbá, Brasil; CHUNB, Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília, Brasília, Brasil; CZUELHP, Coleção Zoológica da Universidade Estadual de Londrina – Herpetologia, Londrina, Brasil; FML, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; IBSP, Instituto Butantan, São Paulo, Brasil; IMTM, Instituto de Medicina Tropical de Manaus, Manaus, Amazonas, Brasil; LAPH/UEFS, Laboratório de Animais Peçonhentos e Herpetologia, Faculdade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Brasil; LPHA, Linha de Pesquisa em Herpetologia da Amazônia, Faculdades Integradas do Tapajós, Santarém, Brasil; MBML, Museu de Biologia Prof. Mello Leitão, Santa Teresa, Espírito Santo, Brasil; MCN, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; MCP e MCPAN (coleção de anexos), Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; MHNCI, Museu de História Natural Capão da Imbuia, Curitiba, Paraná, Brasil; MNHNP, Museo Nacional de Historia Natural do Paraguay, Assunción, Paraguai; MNRJ, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil; MPEG, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil; MUSM, Museo de Historia Natural da Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru; MZUSP, Museu de Zoologia da Universidade de

São Paulo, São Paulo, Brasil; UFC, Laboratório de Herpetologia da Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Brasil; UFPB, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Brasil; UFMT, Coleção Zoológica da Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá, Brasil; ZMH, Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Hamburg, Alemanha; ZVC-R, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguai.

### **Grupo interno**

*Echinanthera amoena*: IBSP 335, IBSP 1045, IBSP 3093, IBSP 10048, IBSP 10470, IBSP 10504, IBSP 19507 (C – MCPAN 127), IBSP 25732, IBSP 40233, IBSP 57479.

*Echinanthera cephalomaculata*: MCP 5118 – holótipo.

*Echinanthera cephalostriata*: IBSP 4743, IBSP 9405, IBSP 22008, IBSP 22572, IBSP 23117, IBSP 23201, IBSP+A195 23710, IBSP 27710, IBSP 32391 (M e C), IBSP 44127, IBSP 45539, IBSP 47257, IBSP 54305, IBSP 54814, IBSP 54941, IBSP 55321 (H), IBSP 57933, IBSP 57089 (M e C), IBSP 57982, IBSP 58025, IBSP 59770, IBSP 74573, MNRJ 7071, MNRJ 7744, MNRJ 10978, MNRJ 12347.

*Echinanthera cyanopleura*: MCP 4347, MCP 9550, MCP 12190, MCP 12777 (M), MCP 14281, MCP 15703, MCP 17178, MCP 17179, MCP 17173, MCP 9573/9533, MCP 7184, MCP 15552, MCP 9533, CRUPF 872, CRUPF 804, CRUPF 878, CRUPF 893, CRUPF 945, CRUPF 1195, CRUPF 978, CRUPF 929, CRUPF 1448, CRUPF 913, CRUPF 919, CRUPF 977, CRUPF 997, CRUPF 1458, CRUPF 902, CRUPF 970, CRUPF 715, CRUPF 1143, CRUPF 944, CRUPF 973, CRUPF 1172, CRUPF 943, CRUPF 890, CRUPF 974, CRUPF 1490, CRUPF 793, CRUPF 1475, CRUPF 972, CRUPF 1174.

*Echinanthera melanostigma*: IBSP 4748 (H), IBSP 31073, IBSP 31728, IBSP 40938, IBSP 58575 (M e C), IBSP 78047, MBML 797, MNRJ 7072.

*Echinanthera undulata*: IBSP 4488, IBSP 7724, IBSP 7271, IBSP 7272, IBSP 10514/10510, IBSP 22904, IBSP 22905, IBSP 23549, IBSP 25827, IBSP 27423, IBSP 28119, IBSP 32252 (M e C), IBSP 52528, IBSP 55151, IBSP 58777, IBSP 58749, IBSP 71872, IBSP 72934/72931, IBSP 77750.

*Taeniophallus brevirostris*: MCP 14773, MZUSP 7704, MZUSP 8349, MZUSP 8413, MZUSP 8414, MZUSP 8442, MZUSP 8543, MZUSP 8544, MPEG 19031, MPEG 19552, MPEG 19553 (M), MPEG 19554, MPEG 20378, MPEG 20379, MPEG 20415, MPEG 21137.

*Taeniophallus nicagus*: MZUSP 7714, MZUSP 8441, MZUSP 9752, MZUSP 11720, MPEG 19787.

Gen. nov.2 *affinis*: IBSP 7277, IBSP 7343, IBSP 8578, IBSP 9018, IBSP 10057, IBSP 12535, IBSP 12571, IBSP 12917, IBSP 17310, IBSP 21774, IBSP 22487 (M), IBSP 24423 (H – MCPAN 130), IBSP 30395, IBSP 30719, IBSP 32513, IBSP 40420, IBSP 40757, IBSP 42119, IBSP 47047, IBSP 47748, IBSP 78378, MNRJ 779, MNRJ 770, MNRJ 1811, MNRJ 7758, MNRJ 9804, MBML 577, MBML 717, MBML 778, MBML 777.

Gen. nov.2 *bilineatus*: IBSP 1374, IBSP 7159, IBSP 9881, IBSP 10334, IBSP 17104, IBSP 17872, IBSP 23524, IBSP 24559, IBSP 24570, IBSP 27217, IBSP 27807, IBSP 29499, IBSP 30358/30351, IBSP 41393, IBSP 42972, IBSP 48324 (M e C), IBSP 51570, IBSP 55072, IBSP 55899, IBSP 70748.

Gen. nov.2 *persimilis*: IBSP 722, IBSP 55498, IBSP 75572, IBSP 75573, IBSP 55279, IBSP 79141, MBML 770, MBML 04.

Gen. nov.2 *poecilopogon*: MCP 7580, MCP 11831, MCP 12487, MCP 13595, MCP 13598, MCP 13700, MCP 13700, IBSP 47740.

Gen. nov.3 sp. nov.1: CEUCH 1038, CHUNB 11541 – parátipo, CHUNB 17170, CHUNB 17171, CHUNB 17172, CHUNB 17173, CHUNB 17174, CHUNB 17175, CHUNB 17485, CHUNB 17487, CHUNB 17487 (U), CHUNB 18378 (H), CHUNB 20377 – parátipo, CHUNB 21949, CHUNB 23712, CHUNB 24387, CHUNB 24540, CHUNB 24810, CHUNB 24814, CHUNB 24815 (U), CHUNB 25724, CHUNB 25725 – parátipo, CHUNB 25727, CHUNB 28142, CHUNB 28143 (U), CHUNB 28144, CHUNB 28145, CHUNB 28170, CHUNB 28881, CHUNB 29319, CHUNB 29749, CHUNB 29750, CHUNB 33450, CHUNB 33917, CHUNB 33917, CHUNB 33920 – parátipo, CHUNB 40842, CHUNB 41303, FML 995FML 1057, FML 11138, FML 1137, FML 204, FML 373, FML 8309, FML 9725, IBSP 10021, IBSP 10248, IBSP 10385, IBSP 10427 – parátipo, IBSP 10495, IBSP 10510, IBSP 10575, IBSP 10802, IBSP 10957, IBSP 1241, IBSP 1242, IBSP 1243, IBSP 1327, IBSP 1418, IBSP 17021, IBSP 17094, IBSP 17297, IBSP 17897, IBSP 17117, IBSP 17289 (C), IBSP 17348 – parátipo, IBSP 1793, IBSP 183 – parátipo, IBSP 184, IBSP 18807, IBSP 19144, IBSP 19547 (H), IBSP 19717, IBSP 20417, IBSP 20417, IBSP 20747, IBSP 21570, IBSP 21904, IBSP 23553, IBSP 24552, IBSP 25805, IBSP 27021, IBSP 27175, IBSP 27208, IBSP 27209 – parátipo, IBSP 27449, IBSP 27200, IBSP 27235, IBSP 27337, IBSP 27437, IBSP 27732, IBSP 27879 (U), IBSP 29702, IBSP 29738, IBSP 30504, IBSP 30872, IBSP 31303, IBSP 31427, IBSP 31528, IBSP 31885, IBSP 32117, IBSP 33510, IBSP 33533, IBSP 33718, IBSP 40270, IBSP 40275 (C), IBSP 41357, IBSP 41384 – parátipo, IBSP 41449, IBSP 41903, IBSP 42289, IBSP 42415, IBSP 42941, IBSP 4307, IBSP 4307, IBSP 43157, IBSP 43707, IBSP 43731, IBSP 44180, IBSP 44758, IBSP 45857, IBSP 45903,

IBSP 45925, IBSP 45975, IBSP 47245, IBSP 4775, IBSP 48897, IBSP 48945 (H, C), IBSP 49522, IBSP 50078, IBSP 5204, IBSP 52428, IBSP 52441, IBSP 53729, IBSP 54737, IBSP 54811, IBSP 54984, IBSP 55075, IBSP 579, IBSP 57317, IBSP 58051 (U), IBSP 58707, IBSP 71879, IBSP 7199, IBSP 72874, IBSP 73418, IBSP 73419, IBSP 74574, IBSP 75244, IBSP 75777, IBSP 7714, IBSP 7187, IBSP 7539, IBSP 7543, IBSP 7873, IBSP 827, IBSP 8337, IBSP 8348, IBSP 8857, IBSP 9119, IBSP 9258, IBSP 9395, IBSP 9442, IBSP 9533, IBSP 9753, IBSP 9773, LAPH/UEFS 881, LPHA 2727 (U), LPHA 412, LPHA 441, LPHA 918, MCN 1094, MCN 1497, MCN 1772, MCN 2912, MCN 3070, MCN 3527, MCN 4187, MCN 555, MCN 557, MCN 557, MCN 7327, MCN 7335, MCP 11157 (U), MCP 1177, MCP 12330 (U), MCP 12382 (U), MCP 1251, MCP 13380, MCP 14447, MCP 14448, MCP 14835, MCP 14837, MCP 14837, MCP 14838, MCP 14903, MCP 15128, MCP 15393 – holótipo, MCP 17873, MCP 1857, MCP 2120, MCP 2392 (C), MCP 2541, MCP 2842, MCP 3582, MCP 4719, MCP 4782 (H), MCP 4817 (H, C), MCP 5877, MCP 7075, MCP 7318, MCP 7581 – parátipo, MCP 7743 (U), MCP 7987 (U), MCP 7987 – parátipo, MCP 7988, MCP 8245 (U), MCP 8247, MCP 8248 – parátipo, MCP 8708, MCP 8977, MCP 985 – parátipo, MNHNP 10010 (U), MNHNP 5189, MNRJ 12499, MNRJ 7975, MNRJ 8004 – parátipo, UFMT 1145 – parátipo, UFMT 1148, UFMT 1150, UFMT 1151 – parátipo, UFMT 1153, UFMT 1155, UFMT 1157 – parátipo, UFMT 2001, UFMT 479, UFMT 508, ZMH 8313, ZVC-R 1943, ZVC-R 5037, ZVC-R 5155 – parátipo, ZVC-R 5279 – parátipo, ZVC-R 5290, ZVC-R 5380 – parátipo, ZVC-R 5397, ZVC-R 5398, ZVC-R 5529.

Gen. nov.3 sp. nov.2: FML 954 – parátipo, FML 1010 – parátipo, FML 1173 – parátipo, FML 1245 – parátipo, FML 1289 – parátipo (M e C), FML 1325 – parátipo, FML 1593 – parátipo, FML 1998 – holótipo, FML 2050 – parátipo, FML 2224 – parátipo,

FML 2377 – parátipo, FML 2703 – parátipo, MNHNP 5188 – parátipo, MNRJ 8720 – parátipo, ZMH 8317 – parátipo.

Gen. nov.3 *miolepis*: AMNH 54593, IBSP 41347, IBSP 47374 (H), IBSP 71724 (U), MCP 4279, MPEG 17975, MPEG 20339, MZUSP 7387, MZUSP 11324 – neótipo, MUSM 21878, ZMH 8315.

Gen. nov.3 *occipitalis*: IBSP 1403, IBSP 1404, IBSP 1247 (H), IBSP 8708, IBSP 19997, IBSP 20275, IBSP 54455, LAPH/UEFS 258 (H), LAPH/UEFS 714 (U), MCN 5537, MCN 5537 (H), MCP 18117, MCP 18374, MNRJ 3948, MZUSP 8884, MZUSP 8887, MZUSP 8888, MZUSP 8927 (U), MZUSP 12372, UFPB 958, UFPB 1273, UFPB 2453 (M e C), UFC 2430, UFC 2451, UFC 2594, UFC 2952, ZMH 4423 – lectótipo.

Gen. nov.3 *quadriocellatus*. CHUNB 33915, IBSP 47877 – parátipo, IBSP 47938 – parátipo, IBSP 59508 – parátipo (H, U), MCP 7904 (H) – parátipo, MCP 7912 (U) – parátipo, MPEG 1420 – parátipo, MPEG 1973, MPEG 2375, MPEG 2825, MPEG 3715 (C), MPEG 3900 (C), MPEG 3391, MPEG 4571, MPEG 4809, MPEG 5019, MPEG 5973 – parátipo, MPEG 7340 – parátipo (H), MPEG 7554 – parátipo, MPEG 7777, MPEG 7147, MPEG 7297, MPEG 7788, MPEG 8001 (C), MPEG 8017 (H), MPEG 8272 – parátipo (H), MPEG 10170, MPEG 12884, MPEG 13011 – parátipo, MPEG 14081 (C), MPEG 15975, MPEG 17293 (C), MPEG 17303, MPEG 17372, MPEG 20144 – holótipo, MPEG 20294 – parátipo, MPEG 20487.

**Grupo externo.** *Hypsirhynchus parvifrons*: MCP 8754 (M, C, U); *Clelia clelia*: MCP 1372 (M, C); *Helicops angulatus*: MCP 14107 (M, C, U); *Hydrodynastes gigas*: MCP 10104 (M, C, H, U); *Hydrops triangularis*: MCP 7300 (M, C, U); *Leptodeira annulata*: MCP 4323 (M, C, U); *Liophis poecilogyrus*: dois espécimes não

tombados; *Philodryas olfersii*: um espécime não tombado; *Pseudoboa nigra*: MCP 8759 (M, C); *Pseudoeryx plicatilis*: MCP 7552 (M, C, H, U); *Thamnodynastes strigatus*: MCP 12223 (M, C); *Tomodon dorsatus*: MCP 3034 (M, C, U), um espécime não tombado (M, C); *Uromacer catesbyi*: MCP 8747 (M, C, U); *Xenodon severus*: exemplar não tombado (M, C, U).

***Espécimes dos quais foram analisados apenas o hemipênis***

*Echinanthera amoena*: MCPAN 145 (espécime de origem IBSP 4799), MCPAN 154 (espécime de origem MHNCI 827).

*Echinanthera cephalostriata*: MCPAN 144 (espécime de origem MHNCI 3001), MCPAN 152 (espécime de origem MNRJ 787), MHNCI 77.

*Echinanthera cyanopleura*: MCPAN 128 (espécime de origem MHNCI 3000), MCPAN 131 (espécime de origem MCN 7417), MCPAN 143 (espécime de origem 1577).

*Echinanthera melanostigma*: MCPAN 153 (espécime de origem IBSP 544)

*Echinanthera undulata*: CZUELHP 272, CZUELHP 273, MCPAN 142 (espécime de origem MNRJ 1853).

*Taeniophallus brevirostris*: MPEG 5550, MPEG 5248, MPEG 8739, MPEG 55050, MPEG 2579.

*Taeniophallus nicagus*: IMTM 1759

Gen. nov.2 *affinis*: MCPAN 147 (espécime de origem IBSP 10181)

Gen. nov.2 *bilineatus*: MCPAN 149 (espécime de origem IBSP 42495), MHNCI 2717.

Gen. nov.2 *persimilis*: MHNCI 835.

***Espécimes dos quais foram analisados apenas o crânio***

*Echinanthera cyanopleura*: MCP 15443, MCPAN 98 (espécime de origem MCP 1500),  
MCPAN 1872 (espécime de origem MCP 7524).

*Echinanthera melanostigma*: MCPAN 120 (espécime de origem IBSP 1740).

*Echinanthera undulata*: MCPAN 123 (espécime de origem MCP 795), MCPAN 124  
(espécime de origem MCN 9522).

*Taeniophallus brevirostris*: MPEG 5755, MPEG 13910.

*Taeniophallus nicagus*: IMTM 1759

Gen. nov.2 *affinis*: MCP 13287, MCPAN 121 (espécime de origem MCP 1278).

Gen. nov.2 *bilineatus*: MCP 12592, MCPAN 127 (espécime de origem IBSP 42495).

Gen. nov.2 *persimilis*: MHNCI 835.

Gen. nov.2 *poecilopogon*: MCP 12717, MCP 13799, MCPAN 1874 (espécime de  
origem MCP 7980).

*Liophis poecilogyrus*: MCPAN 099 (espécime de origem MCP 2419).

*Philodryas olfersii*: MCPAN 1571 (espécime de origem MCP 3646).

*Thamnodynastes strigatus*: MCPAN 105 (espécime de origem MCP 1671).

*Tomodon dorsatus*: MCPAN 104 (espécime de origem MCP 2088), um espécime não  
tombado.

*Xenodon merremii*: MCPAN 072 (espécime de origem desconhecido), um espécime não  
tombado.

***Espécimes dos quais foram analisados apenas a musculatura***

*Echinanthera amoena*: MHNCI 827.

*Echinanthera cephalostriata*: MHNCI 3322.

*Echinanthera cyanopleura*: MHNCI 817.

*Echinanthera melanostigma*: IBSP 70013.

Gen. nov.2 *affinis*: MCPAN 1873 (espécime de origem MCP 7389), IBSP 19589.

Gen. nov.2 *bilineatus*: MHNCI 741.

***Espécimes dos quais foram analisados apenas a ultra-estrutura das escamas dorsais***

Gen. nov.3 *quadriocellatus*. MPEG 20054, MPEG 20217, MPEG 20230.

## Tabelas

Tabela 1. Espécies que atualmente fazem parte de *Echinanthera* e *Taeniophallus*, classificadas por ordem alfabética do grupo de espécies

Epíteto específico	Autor(s) e ano	Gênero descrito	Gênero atual	Grupo de espécie	Referência para os grupos
<i>amoena</i>	Jan , 1873	<i>Enicognathus</i>	<i>Echinanthera</i>	não atribuído	—
<i>cephalomaculata</i>	Di-Bernardo, 1994	<i>Echinanthera</i>	<i>Echinanthera</i>	não atribuído	—
<i>cephalostriata</i>	Di-Bernardo, 1996	<i>Echinanthera</i>	<i>Echinanthera</i>	não atribuído	—
<i>cyanopleura</i>	Cope, 1885	<i>Aporophis</i>	<i>Echinanthera</i>	não atribuído	—
<i>melanostigma</i>	Wagler, 1824	<i>Dromicus</i>	<i>Echinanthera</i>	não atribuído	—
<i>undulata</i>	Wied, 1824	<i>Coluber</i>	<i>Echinanthera</i>	não atribuído	—
<i>nebularis</i>	Schargel, Rivas & Myers, 2005	<i>Taeniophallus</i>	<i>Taeniophallus</i>	não atribuído	—
<i>affinis</i>	Günther, 1858	<i>Dromicus</i>	<i>Taeniophallus</i>	<i>T. affinis</i>	Schargel <i>et al.</i> (2005)
<i>bilineatus</i>	Fischer, 1885	<i>Enicognathus</i>	<i>Taeniophallus</i>	<i>T. affinis</i>	Schargel <i>et al.</i> (2005)
<i>persimilis</i>	Cope, 1879	<i>Liophis</i>	<i>Taeniophallus</i>	<i>T. affinis</i>	Schargel <i>et al.</i> (2005)
<i>poecilopogon</i>	Cope, 1873	<i>Rhadinaea</i>	<i>Taeniophallus</i>	<i>T. affinis</i>	Schargel <i>et al.</i> (2005)
<i>brevirostris</i>	Peters, 1873	<i>Dromicus</i>	<i>Taeniophallus</i>	<i>T. brevisrostris</i>	Schargel <i>et al.</i> (2005)
<i>nicagus</i>	Cope, 1878	<i>Lygophis</i>	<i>Taeniophallus</i>	<i>T. brevisrostris</i>	Schargel <i>et al.</i> (2005)
<i>miolepis</i>	Boettger, 1891	<i>Dromicus</i>	<i>Taeniophallus</i>	<i>T. occipitalis</i>	APSJ obs. pess.
<i>occipitalis</i>	Jan, 1873	<i>Enicognathus</i>	<i>Taeniophallus</i>	<i>T. occipitalis</i>	Santos-Jr <i>et al.</i> (2008)
<i>quadriocellatus</i>	Santos-Jr, Di-Bernardo & Lema, 2008	<i>Taeniophallus</i>	<i>Taeniophallus</i>	<i>T. occipitalis</i>	Santos-Jr <i>et al.</i> (2008)
sp. nov.1 “morfo imaculado”	Espécie não descrita	<i>Taeniophallus</i>	<i>Taeniophallus</i>	<i>T. occipitalis</i>	APSJ obs. pess.
sp. nov.1 “morfo maculado”	Espécie não descrita	<i>Taeniophallus</i>	<i>Taeniophallus</i>	<i>T. occipitalis</i>	APSJ obs. pess.
sp. nov.2	Espécie não descrita	<i>Taeniophallus</i>	<i>Taeniophallus</i>	<i>T. occipitalis</i>	APSJ obs. pess.

Tabela 2. Lista das espécies incluídas nesse estudo e tribo ou subfamília para qual estão referidas.

Gênero	Epíteto específico	Clado*
<i>Echinanthera</i>	<i>amoena</i>	Echinantherini
<i>Echinanthera</i>	<i>cephalomaculata</i>	Echinantherini
<i>Echinanthera</i>	<i>cephalostriata</i>	Echinantherini
<i>Echinanthera</i>	<i>cyanopleura</i>	Echinantherini
<i>Echinanthera</i>	<i>melanostigma</i>	Echinantherini
<i>Echinanthera</i>	<i>undulata</i>	Echinantherini
<i>Taeniophallus</i>	<i>nebularis</i>	Echinantherini
<i>Taeniophallus</i>	<i>affinis</i>	Echinantherini
<i>Taeniophallus</i>	<i>bilineatus</i>	Echinantherini
<i>Taeniophallus</i>	<i>persimilis</i>	Echinantherini
<i>Taeniophallus</i>	<i>poecilopogon</i>	Echinantherini
<i>Taeniophallus</i>	<i>brevirostris</i>	Echinantherini
<i>Taeniophallus</i>	<i>nicagus</i>	Echinantherini
<i>Taeniophallus</i>	<i>miolepis</i>	Echinantherini
<i>Taeniophallus</i>	<i>occipitalis</i>	Echinantherini
<i>Taeniophallus</i>	<i>quadriocellatus</i>	Echinantherini
<i>Taeniophallus</i>	sp. nov.1 “imaculado”	Echinantherini
<i>Taeniophallus</i>	sp. nov.1 “maculado”	Echinantherini
<i>Taeniophallus</i>	sp. nov.2	Echinantherini
<i>Thamnodynastes</i>	<i>strigatus</i>	Thachymenini
<i>Tomodon</i>	<i>dorsatus</i>	Thachymenini
<i>Helicops</i>	<i>angulatus</i>	Hydropsini
<i>Hydrops</i>	<i>triangularis</i>	Hydropsini
<i>Pseudoerix</i>	<i>plicatilis</i>	Hydropsini
<i>Liophis</i>	<i>poecilogyrus</i>	Xenodontini
<i>Xenodon</i>	<i>severus</i>	Xenodontini
<i>Xenodon</i>	<i>merremii</i>	Xenodontini
<i>Philodryas</i>	<i>olfersii</i>	Philodryadini
<i>Clelia</i>	<i>clelia</i>	Pseudoboini

... continua

continuação

---

<i>Pseudoboa</i>	<i>nigra</i>	Pseudoboini
<i>Hydrodynastes</i>	<i>gigas</i>	Hydrodynastini
<i>Uromacer</i>	<i>catesbyi</i>	Alsophiini
<i>Hypsirhynchus</i>	<i>parvifrons</i>	Alsophiini
<i>Leptodeira</i>	<i>annulata</i>	Dipsadinae

---

\*conforme classificação de Zaher *et al.* (2009) e Hedges *et al.* (2009).

Tabela 3. Principais referências que apresentaram informações biológicas sobre as espécies de *Echinanthera* e *Taeniophallus*.

<b>Autor(s)</b>	<b>Informação</b>	<b>Espécie(s)</b>
Achaval & Olmos (2007)	Alimentação, comportamento defensivo, habitat, reprodução	<i>T. sp. nov.1</i> e <i>T. poecilopogon</i>
Ávila-Pires & Hoogmoed (1997)	Habitat, período de atividade	<i>T. brevirostris</i> e <i>T. quadriocellatus</i>
Balestrin & Di-Bernardo (2005)	Dieta	<i>T. sp. nov.1</i>
Barbo & Marques	Dieta	<i>T. affinis</i>
Cunha & Nascimento (1978; 1993)	Dieta	<i>T. brevirostris</i> e <i>T. quadriocellatus</i>
Di-Bernardo & Lema (1987)	Comportamento alimentar em cativeiro	<i>T. poecilopogon</i>
Di-Bernardo & Lema (1988)	Comportamento alimentar em cativeiro	<i>T. affinis</i>
Di-Bernardo & Lema (1991)	Comportamento alimentar em cativeiro, comportamento defensivo, habitat, reprodução	<i>T. bilineatus</i>
Di-Bernardo (1994)	Habitat	<i>E. cephalomaculata</i>
Di-Bernardo <i>et al.</i> (2007)	Alimentação, habitat, período de atividade, reprodução	<i>E. cyanopleura</i> , <i>T. affinis</i> , <i>T. bilineatus</i> e <i>T. poecilopogon</i>

... continua

continuação

Marques & Sazima (2004)	Comportamento defensivo, dieta, habitat, período de atividade, reprodução	<i>E. cyanopleura</i> , <i>E. undulata</i> e <i>T. bilineatus</i>
Marques <i>et al.</i> (2001)	Comportamento defensivo, dieta, habitat, período de atividade, reprodução	<i>E. amoena</i> , <i>E. cephalostriata</i> , <i>E. cyanopleura</i> , <i>E. melanostigma</i> , <i>E. undulata</i> , <i>T. affinis</i> , <i>T. bilineatus</i> e <i>T. persimilis</i>
Marques <i>et al.</i> (2005)	Comportamento defensivo, dieta, habitat, período de atividade, reprodução	<i>T. sp. nov.1</i>
Martins & Oliveira (1998)	Atividade, comportamento defensivo, dieta, habitat, reprodução	<i>T. brevirostris</i> e <i>T. nicagus</i>
Martins <i>et al.</i> (2008)	Comportamento defensivo, habitat, período de atividade	<i>E. amoena</i> , <i>E. cephalostriata</i> , <i>E. cyanopleura</i> , <i>E. melanostigma</i> , <i>E. undulata</i> , <i>T. affinis</i> , <i>T. bilineatus</i> , <i>T. brevirostris</i> , <i>T. nicagus</i> e <i>T. persimilis</i>
Pontes & Di-Bernardo (1988)	Reprodução	<i>T. affinis</i> e <i>T. bilineatus</i>
Sawaya <i>et al.</i> (2008)	Habitat, período de atividade	<i>T. sp. nov.1</i>
Sousa & Cruz (2000)	Dieta	<i>T. affinis</i>



Tabela 5. Variação das escamas do corpo e cauda, escudos cefálicos, dentes e morfologia do hemipênis dos grupos de espécies de *Echinanthera*. Abreviações: supralabial – SL, infralabial – IL, fileiras de escamas dorsais – DO, fosseta apical – FO, ventral – VE, subcaudal – SC, dentes maxilares – DMX, dentes do palatino – DPL, dente do pterigóide – DPT, dentes mandibulares – DMD e hemipênis – HM.

Gênero	SL	IL	DO	FO	VE	SC	DMX	DPL	DPT	DMD	HM
<i>Echinanthera</i>	8, ocasionalmente 7 e 9	8–9, ocasionalmente 7 e 10	17-17-17	Ausente/ presente	133–173	77–108	24–35	19–21	30–37	34–40	Simples ou levemente bilobado
* <i>Taeniophallus</i>	8, ocasionalmente 7 e 7	8–9, ocasionalmente 7 e 10	17-17-15	Ausente/ presente	143–177	39–75	14–18	9	18	18–21	Simples ou levemente bilobado
**Gen. nov.1	8	8	19-19-17	Presente	57	92	22	?	?	?	Fortemente bilobado
**Gen. nov.2	7, ocasionalmente 8	8–9, ocasionalmente 7	17-17-17	Ausente	128–182	51–91	11–27	7–17	12–28	14–24	Simples
Gen. nov.3	8, ocasionalmente 7 e 9	8–9, ocasionalmente 7 e 10	15-15-15 ou 15-15-13	Ausente	158–197	55–87	13–19	8–11	11–18	17–21	Simples

\* Incluindo dados de Myers (1974).

\*\* Incluindo dados de Myers (1974) e Di-Bernardo & Lema (1987, 1987, 1988 e 1991).

## Figuras

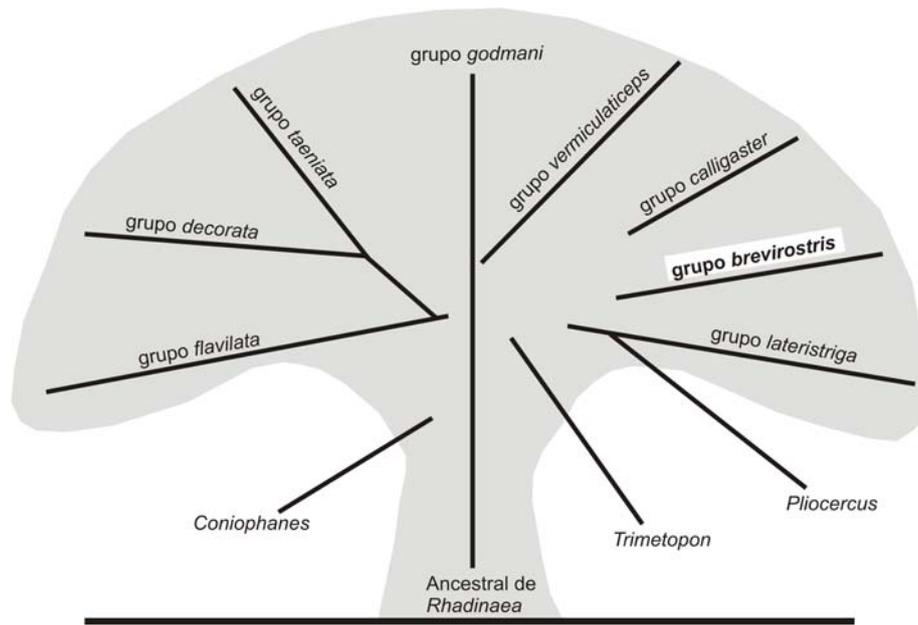


Figura 1. Radiação dos grupos de espécies de *Rhadinaea* (redesenhada de Myers 1974: 225, Figura 51).

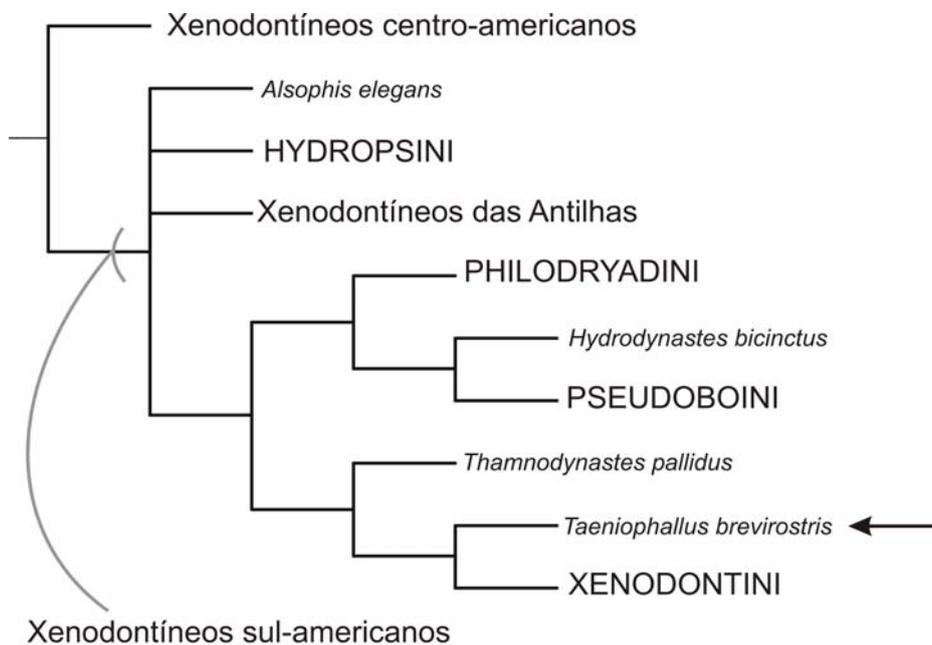


Figura 2. Hipótese parcial e resumida do relacionamento das serpentes xenodontíneas apresentada por Vidal *et al.* (2000: 394, Figura 2), inferida através de análise de máxima parcimônia sobre os genes ribossômicos 12S e 16S e utilizando 85 táxons terminais. Seta preta indica o posicionamento de *Taeniophallus brevisrostris* dentro dos xenodontíneos sul-americanos (=Xenodontinae *sensu stricto* segundo Zaher 1999).

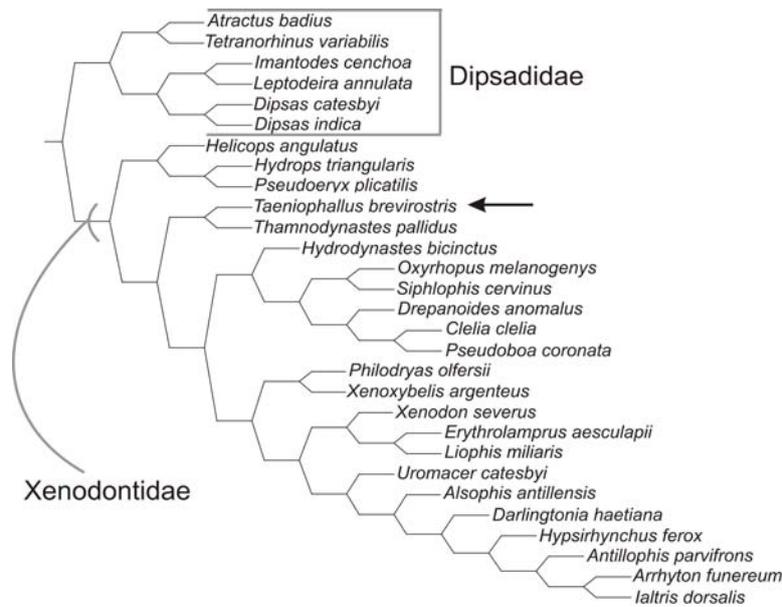


Figura 3. Hipótese parcial do relacionamento das serpentes colubrídeas apresentada por Pinou *et al.* (2004: 579, Figura 1), inferida através de análise bayesiana sobre os genes ribossomais 12S e 16S e utilizando 87 táxons terminais. Seta preta indica o posicionamento de *Taeniophallus brevirostris* dentro de Xenodontidae (=Xenodontinae *sensu stricto* segundo Zaher 1999).

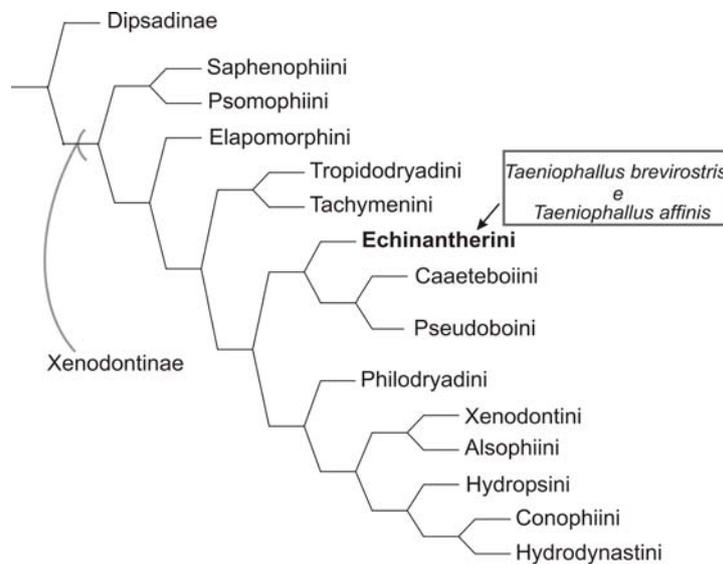


Figura 4. Hipótese parcial e resumida do relacionamento das serpentes cenofídeas apresentada por Zaher *et al.* (2009: 124, Figura 1) inferida através de análise de máxima parcimônia sobre os genes ribossomais 12S e 16S e o nuclear Cmos e utilizando 132 táxons terminais. As tribos estão apresentadas conforme a toponomia apresentada por Zaher *et al.* (2009).

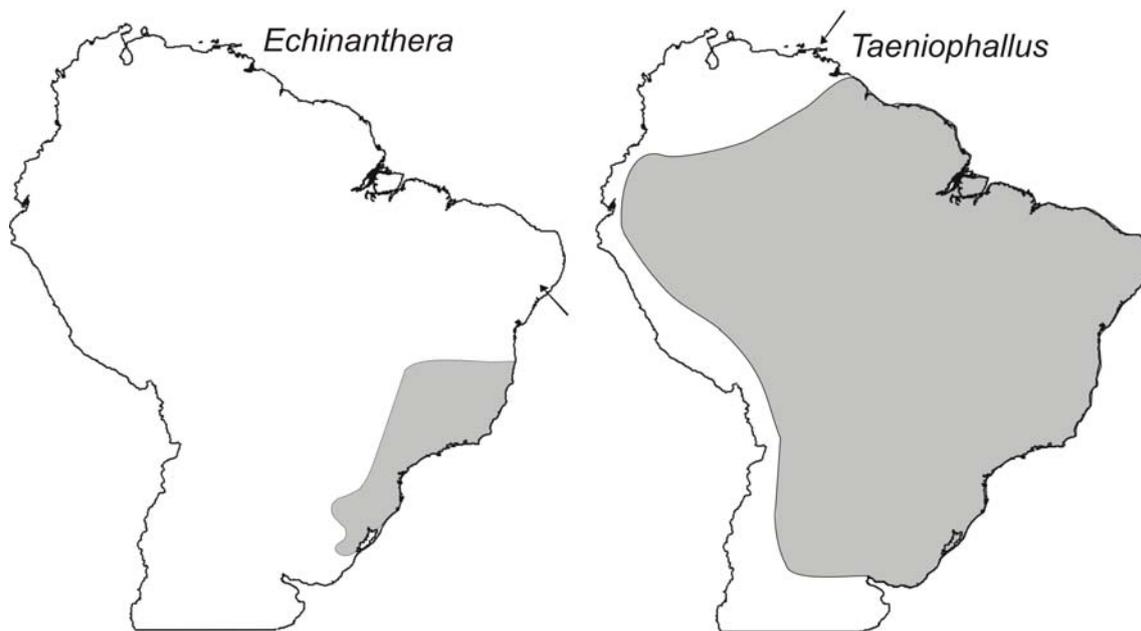


Figura 5. Distribuição geográfica aproximada de *Echinanthera* e *Taeniophallus*.

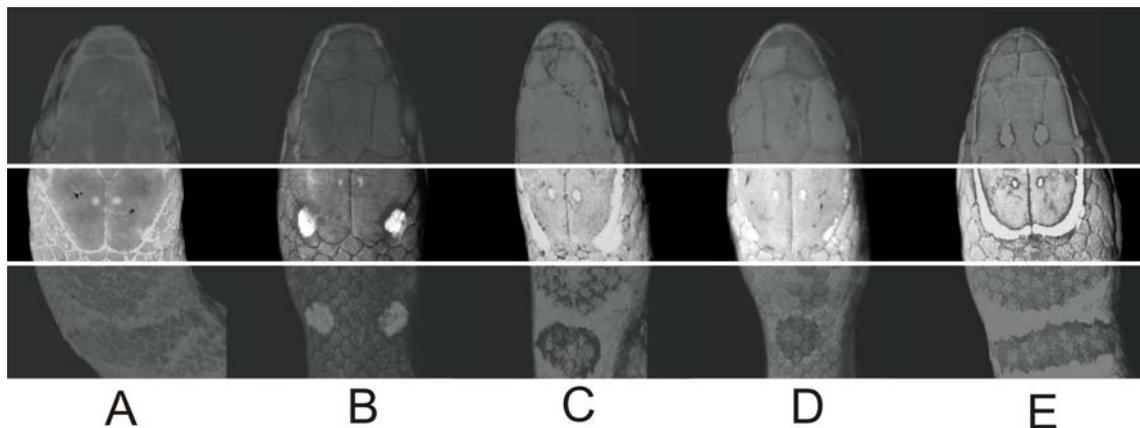


Figura 6. Caracter 9, padrão de coloração da região occipital. (A) estado 0, região posterior dos parietais homogêneo sem ocelos e/ou linhas (*Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”); (B) estado 1, ocelos brancos conspícuos (*T. quadriocellatus*); (C e D) estado 2, ocelos brancos interligados à linha clara do *canthus rostralis* e sem ocelos evidentes terminando em duas linhas, uma em cada lado dos parietais (*Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado” e *Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado”, respectivamente); e (E) estado 3, sem ocelos evidentes terminando em duas linhas, uma em cada lado, que se suturam na região posterior dos parietais (*Taeniophallus* sp. nov.2).

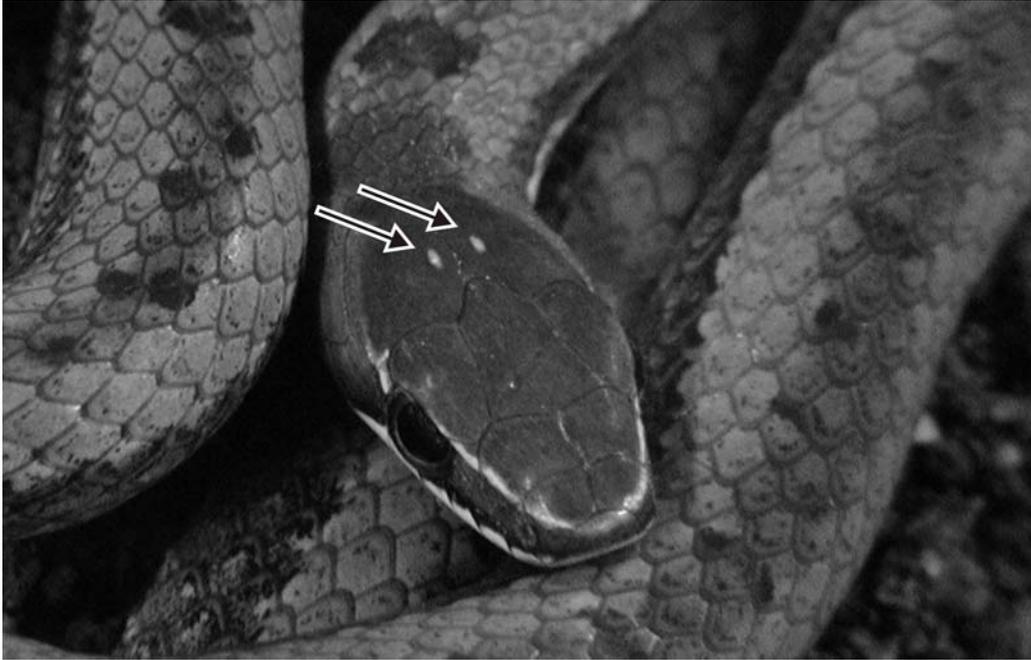


Figura 7. Estado 1 do caracter 10, pequenos pontos claros nos parietais (*Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”; Foto de J. Bernardo-Silva).



Figura 8. Caracter 11, linha clara sobre o *canthus rostralis*. (A) estado 0, ausente (*Taeniophallus bilineatus*; Foto de P. Bernardo); (B) estado 1, presente fina e bem delineada (*T. bilineatus*; Foto de P. Bernardo); e (C) estado 2, presente larga e difusa (*T. affinis*; Foto de D. Loebmann).

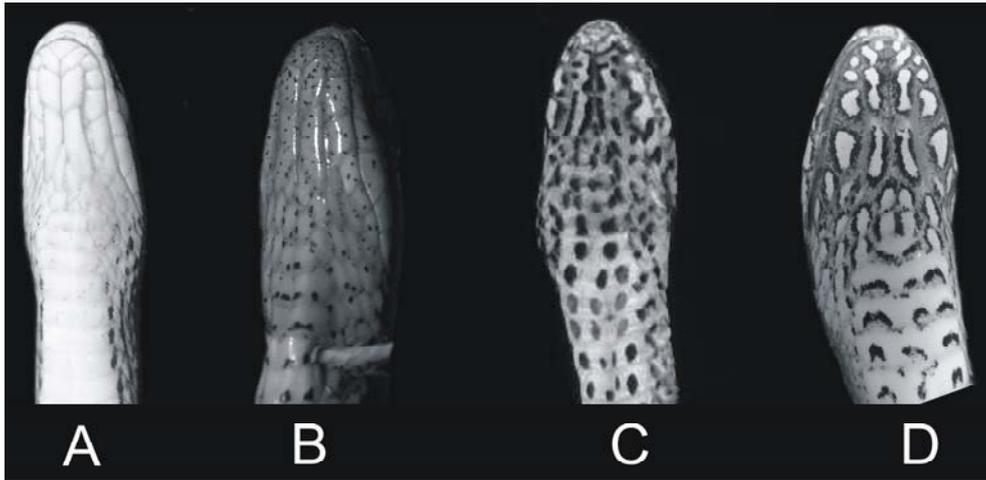


Figura 9. Caracter 11, padrão de coloração da região mentoniana. (A) estado 0, homogêneo (*Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”); (B) estado 1, com diminutos pontos pretos (*T. occipitalis*; Foto de J. Hallermann); (C) estado 2, com manchas escuras cheias (*Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado”); e (D) estado 3, com manchas ocelares (*T. affinis*).

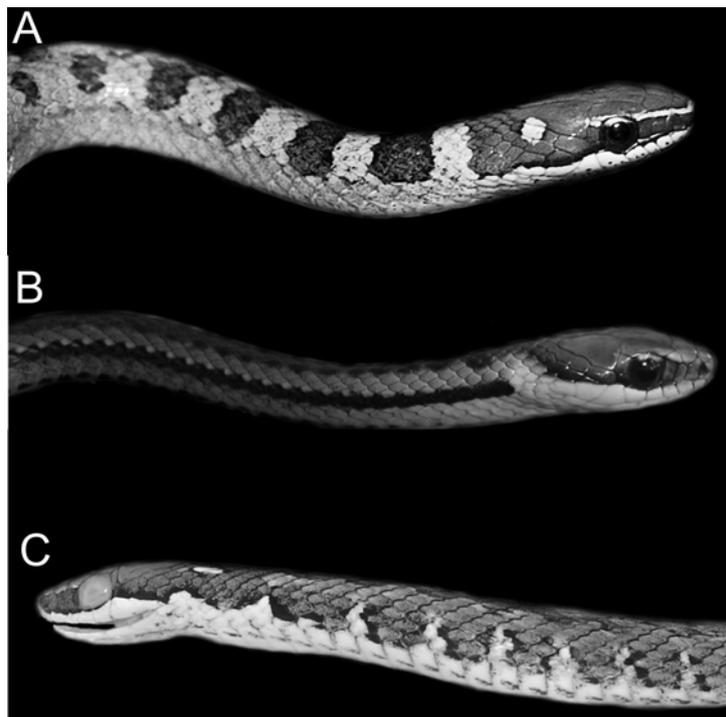


Figura 10. Caracter 13, padrão de coloração da região ântero-lateral do início do tronco. (A) estado 0, sem linhas ou manchas (*Taeniophallus occipitalis*; Foto de D. Loebmann); (B) estado 1, com linha escura bem definida (*Echinanthera cyanopleura*; Foto de F.M. D’Agostini); e (C) estado 3, com manchas arredondadas (*E. undulata*).

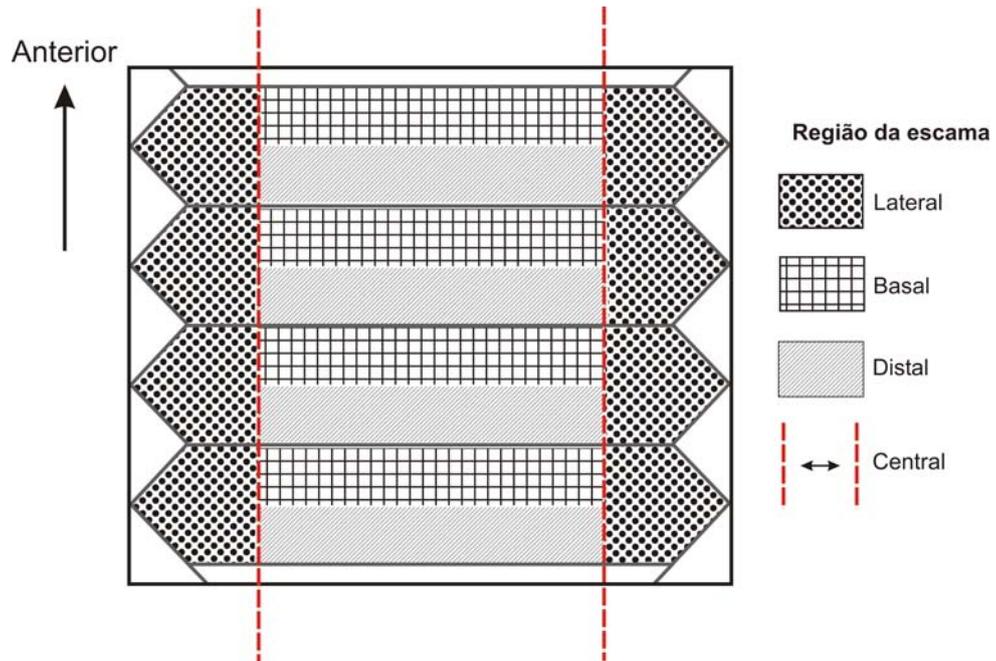


Figura 11. Desenho esquemático das escamas ventrais mostrando as regiões topográficas utilizadas nesse estudo.

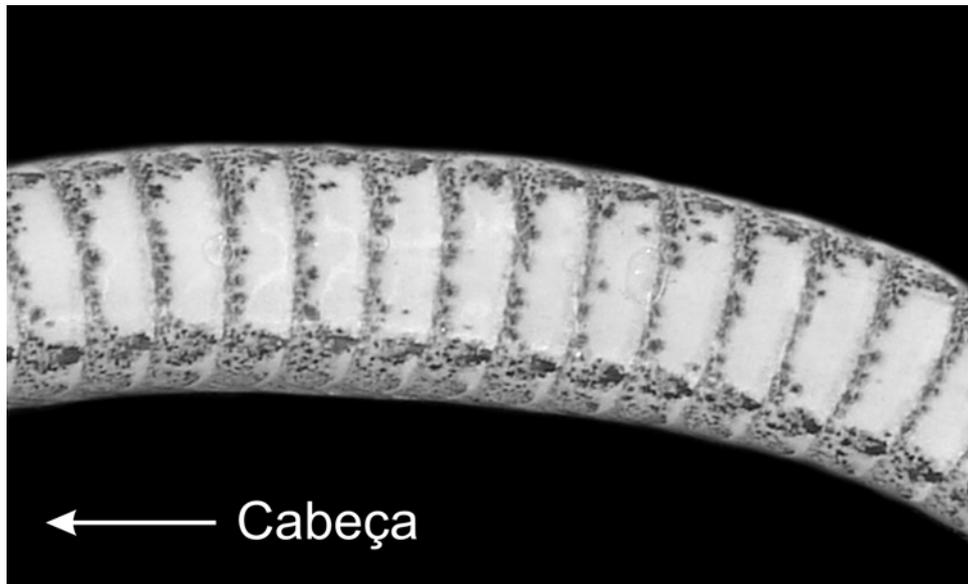


Figura 12. Estado 1 do caracter 14, presença de bandas transversais na região basal das escamas ventrais (*Echinanthera undulata*).

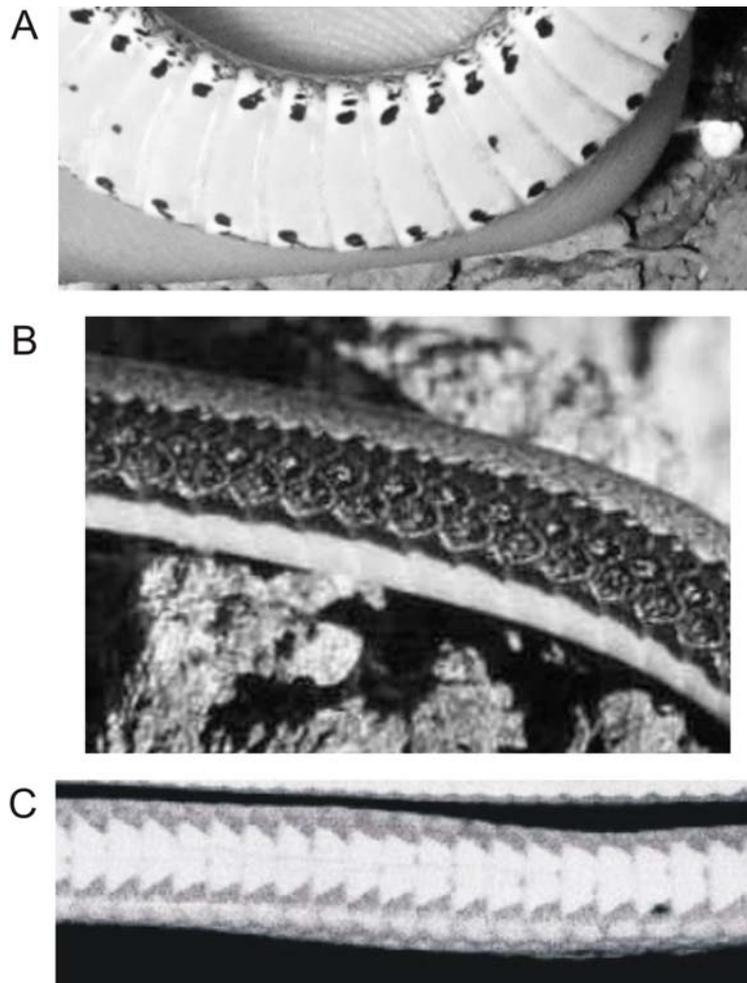


Figura 13. Estados 1–3 do caracter 15, desenho da região lateral das escamas ventrais. (A) estado 1, com pontos escuros conspícuos (*Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado”; Foto de M.A Freitas); (B) estado 2, com manchas pretas formando linha longitudinal (*Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”; Foto de R. Balestrin); e (C) estado 3, com manchas triangulares (*T. nebularis*; retirado e modificado de Schargel *et al.* 2005: 7, Figura 3).

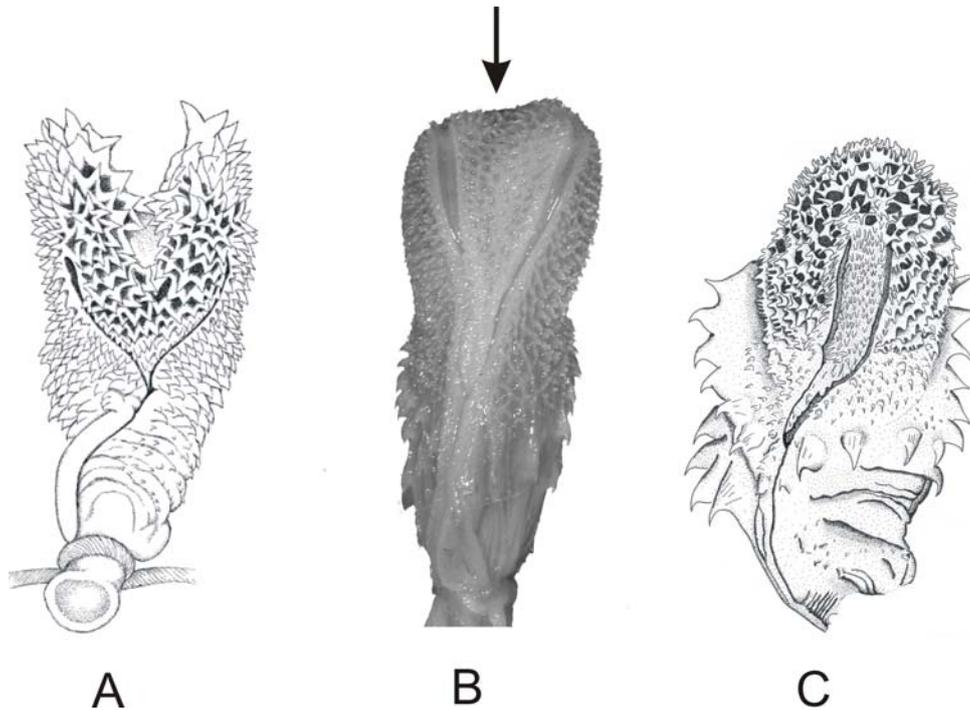


Figura 14. Caracter 16, forma apical do hemipênis. (A) estado 0, bilobado (*Taeniophallus nebularis*; retirado e modificado de Schargel *et al.* 2005: 10, Figura 7); (B) estado 1, levemente bilobado (*Echinanthera amoena*); e (C) estado 2, simples (*Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”). Note em (B) a presença de uma leve bilobação (seta preta) não formando sulco inter-lobular.

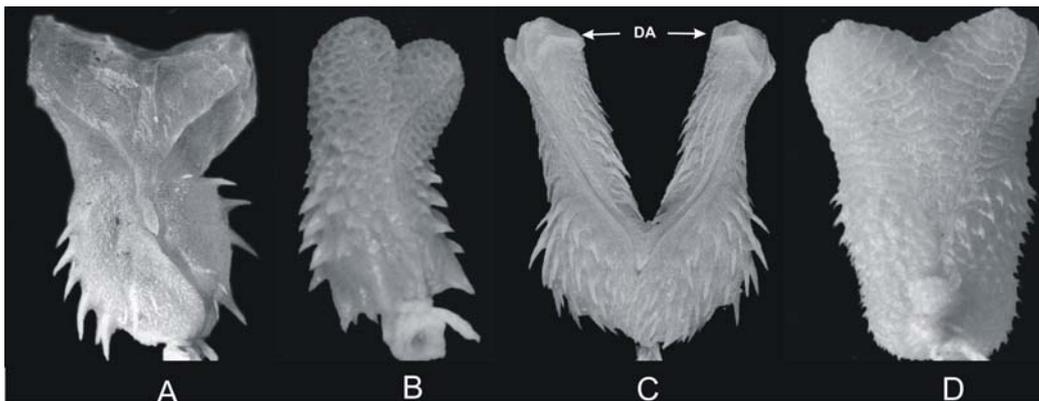


Figura 15. Caracter 18, ornamentação da região capitular da face sulcada. (A) estado 0, sem ornamentação (*Xenodon severus*); (B) estado 1, com cálices (*Tomodon dorsatus*); (C) estado 2, com espinhos (*Xenodon merremii*); e (D) estado 3, franjado (*Pseudoeryx plicatilis*). Ilustrações retiradas e modificadas de Zaher (1999). Abreviação: DA = Discos apiculares.

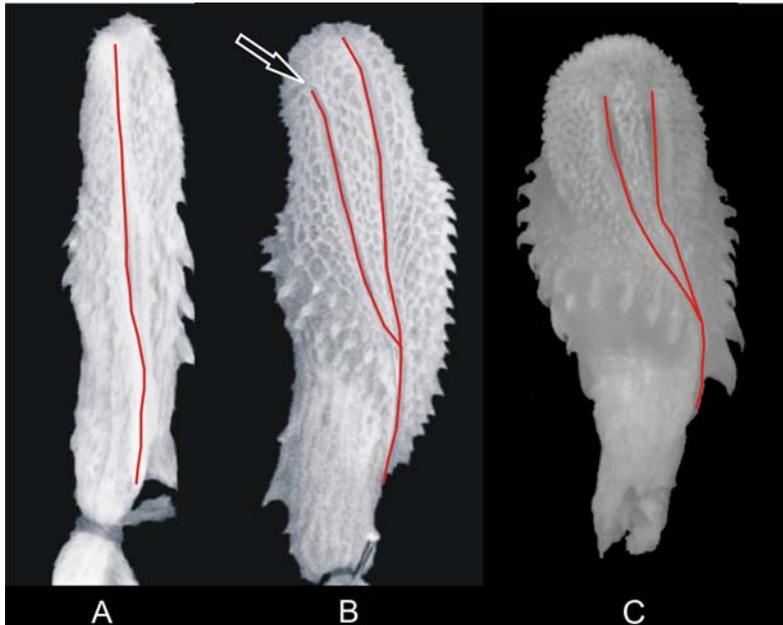


Figura 16. Caracter 20, condição do sulco espermático. (A) estado 0, simples (*Taeniophallus nicagus*; retirado e modificado de Schargel *et al.* 2005: 13, Figura 8 B); (B) estado 1, dividido com braços assimétricos, seta preta (*T. brevirostris*; retirado e modificado de Schargel *et al.* 2005: 13, Figura 8 A); e (C) estado 2, dividido com braços simétricos (*T. occipitalis*).

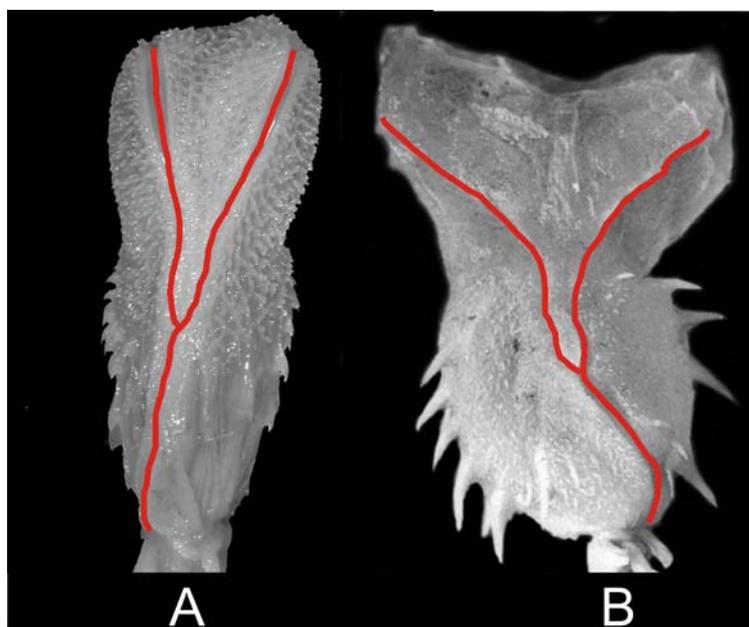


Figura 17. Caracter 21, orientação do sulco espermático. (A) estado 0, centrolineal (*Echinanthera amoena*) e (B) estado 1, centrifugal (*Xenodon severus*; retirado e modificado de Zaher 1999: 157, Figura 83 superior).

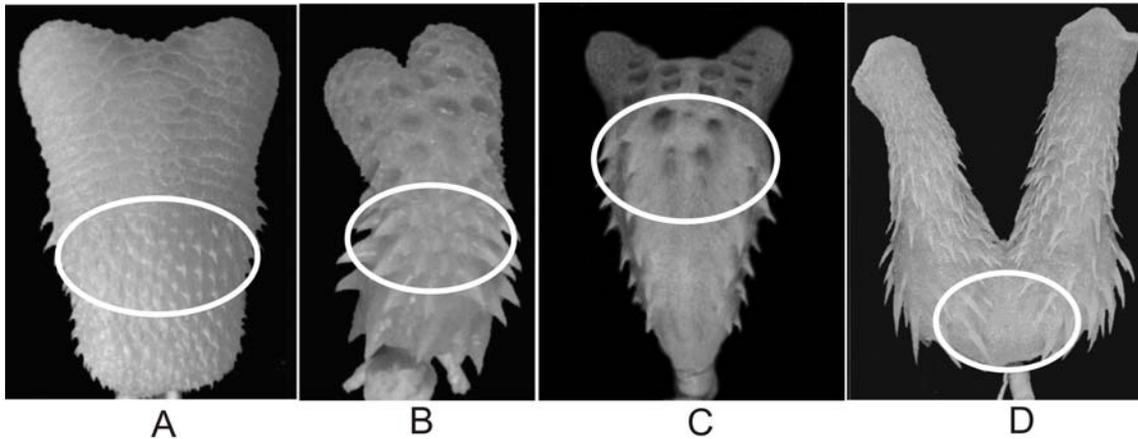


Figura 18. Caracter 23, ornamentação da porção distal do corpo do hemipênis na face não sulcada. (A) estado 0, pequenos espinhos (*Pseudoeryx plicatilis*); (B) estado 1, espinhos grandes (*Tomodon dorsatus*); (C) estado 2, com cálices corporais (*Hydrodynastes gigas*); e (D) estado 3, área nua sem ornamentação (*Xenodon merremii*). Ilustrações retiradas e modificadas de Zaher (1999).

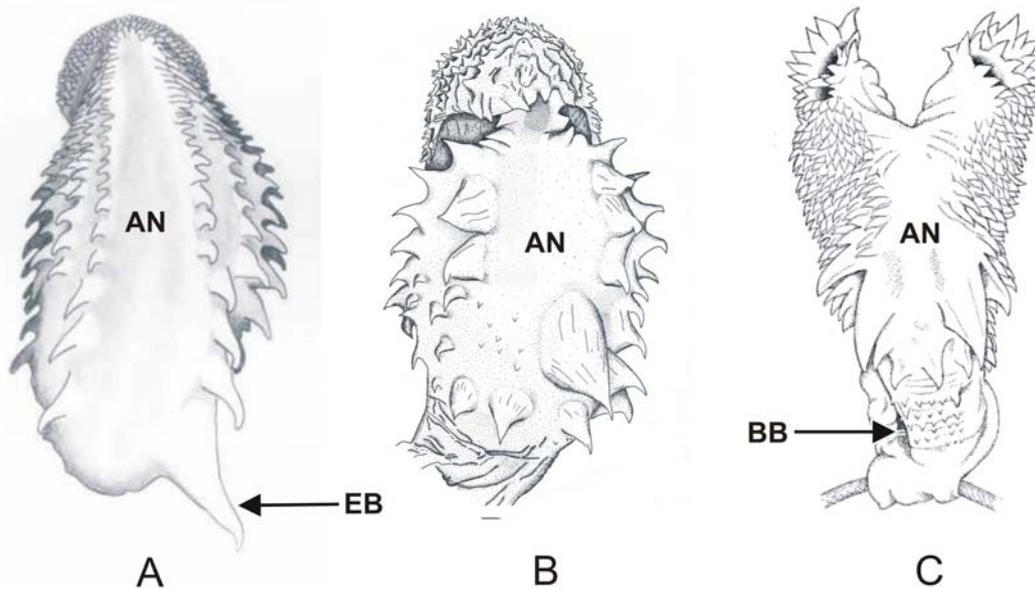


Figura 19. Caracter 25, extensão da área nua da face não sulcada. (A) estado 0, área nua estendendo-se até a base (*Echianthera cyanopleura*); (B) estado 1, área nua estendendo-se até o meio do corpo interrompida por um grande espinho (*Taeniophallus* sp. nov.1 “morfo imaculado”); e (C) estado 2, área nua estendendo-se até o meio do corpo interrompida por dois grande espinhos (*T. nebularis*; retirado e modificado de Schargel *et al.* 2005: 10, Figura 7). Abreviações: AN = Área nua, BB = bolsa basal, EB = espinho basal.

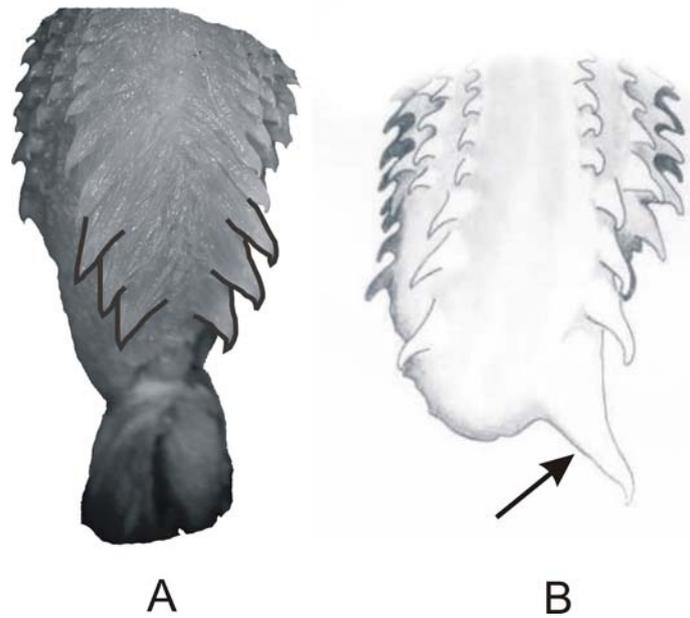


Figura 20. Caracter 26, grande espinho basal. (A) estado 0, ausente (*Echinanthera amoena*); e (B) estado 1, presente (seta preta; *E. cyanopleura*).

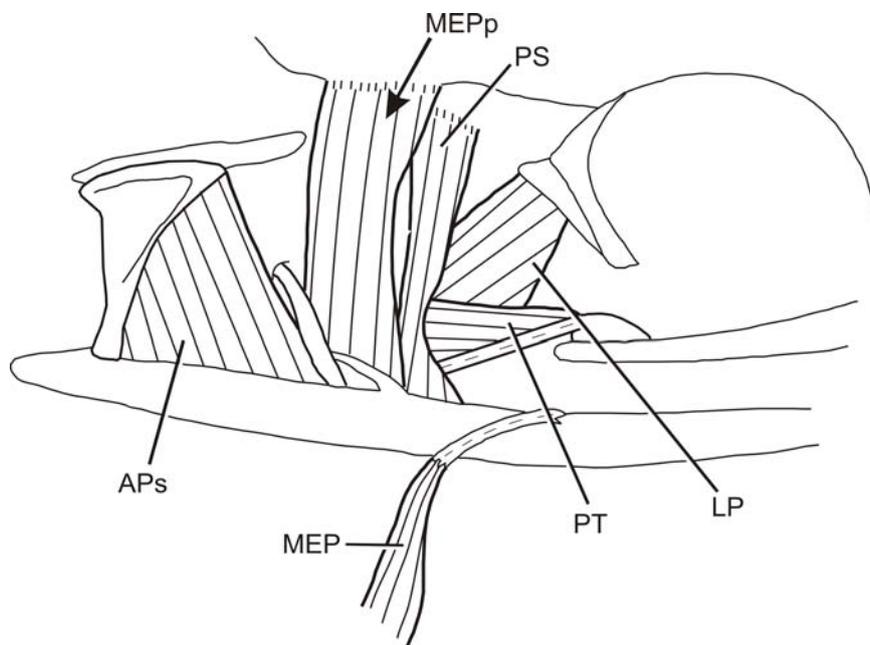


Figura 21. Estado 1 do caracter 28, presença do músculo *adductor mandibulae externus profundus* posterior (seta preta; *Taeniophallus occipitalis*). Abreviações: APs = *adductor mandibulae posterior pars superficialis*, LP = *levator pterygoidei*, MEP = *adductor mandibulae externus profundus*, MEPp = *adductor mandibulae externus profundus* posterior, PS = *pseudotemporalis* e PT = *pterygoideus superficialis*.

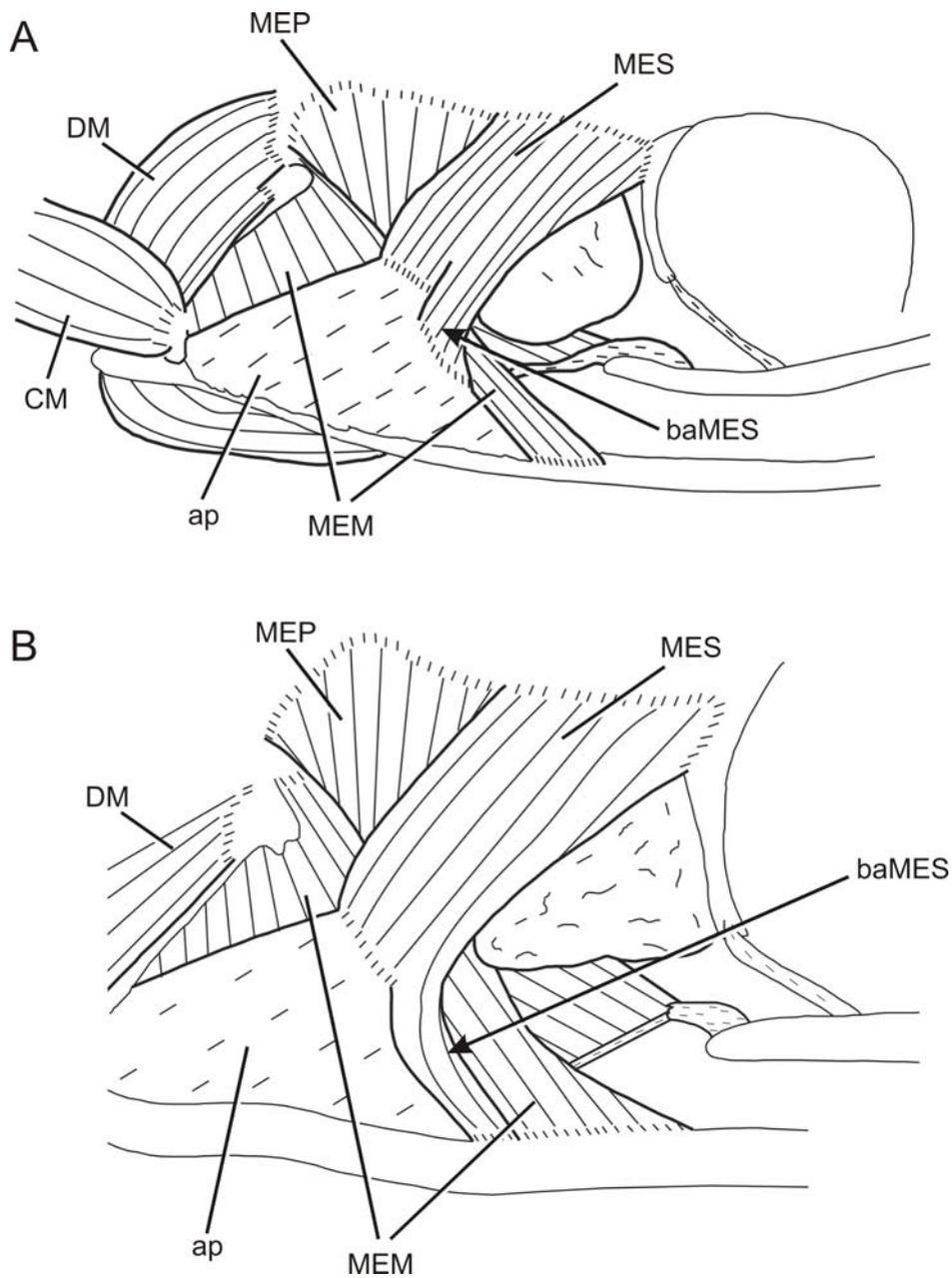


Figura 22. Caracter 29, *adductor mandibulae externus superficialis* (setas pretas). (A) estado 1, sem contato direto com a mandíbula (*Taeniophallus occipitalis*); e (B) estado 2, em contato direto com a mandíbula (*Echinanthera cyanopleura*). Abreviações: ap = *aponeurosis do adductor mandibulae externus superficialis*, baMES = *banda anterior do adductor mandibulae externus superficialis*, DM = *depressor mandibulae*, MEM = *adductor mandibulae externus medialis*, MEP = *adductor mandibulae externus profundus* e MES = *adductor mandibulae externus superficialis*.

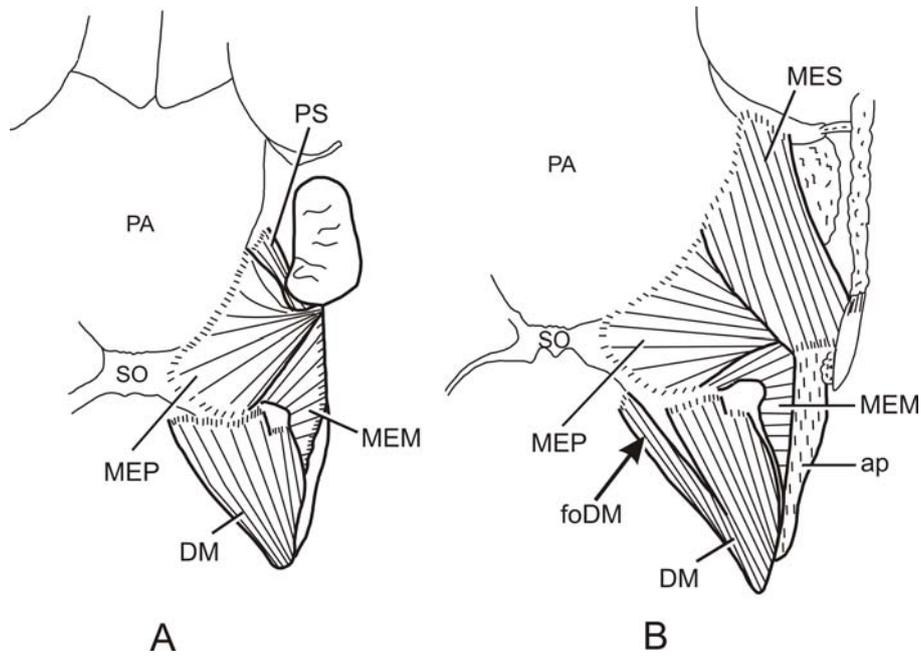


Figura 23. Caracter 31, feixe occipital do *depressor mandibulae*. (A) estado 0, ausente (*Taeniophallus occipitalis*); e (B) estado 1, presente (seta preta; *Echinanthera cyanopleura*). Vistal dorsal do crânio. Abreviações: ap = *aponeurosis* do *adductor mandibulae externus superficialis*, DM = *depressor mandibulae*, foDM = feixe occipital do *depressor mandibulae*, MEM = *adductor mandibulae externus medialis*, MEP = *adductor mandibulae externus profundus*, MES = *adductor mandibulae externus superficialis*, PA = parietal e SO = supraoccipital.

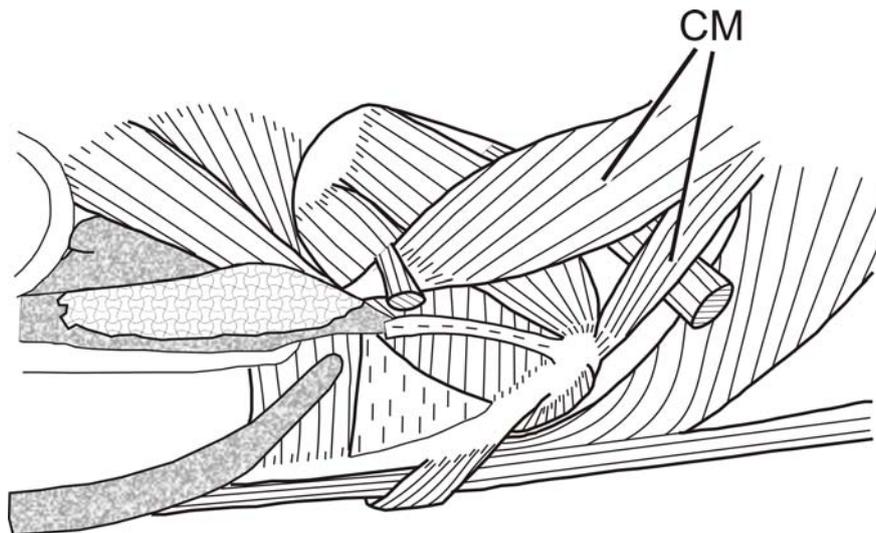


Figura 24. Estado 1 do caracter 32, *cervicomandibularis* dividido (*Xenodon merremii*; redenhado de Anthony & Serra 1955: 29, Figura 5). Abreviação: CM = *cervicomandibularis*.

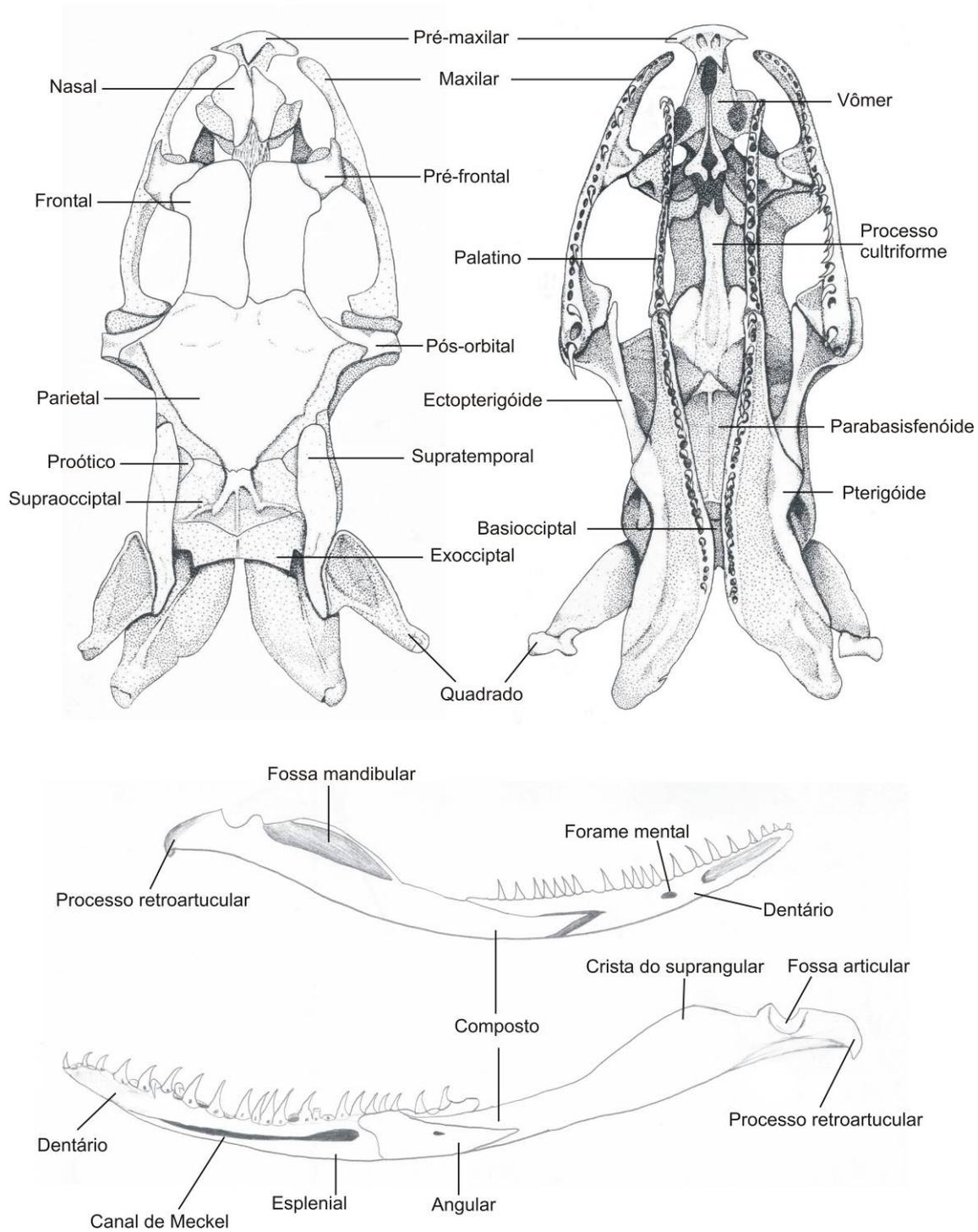


Figura 25. Desenho do crânio e mandíbula de *Echinanthera amoena* mostrando os principais ossos que compõe o esqueleto cefálico.

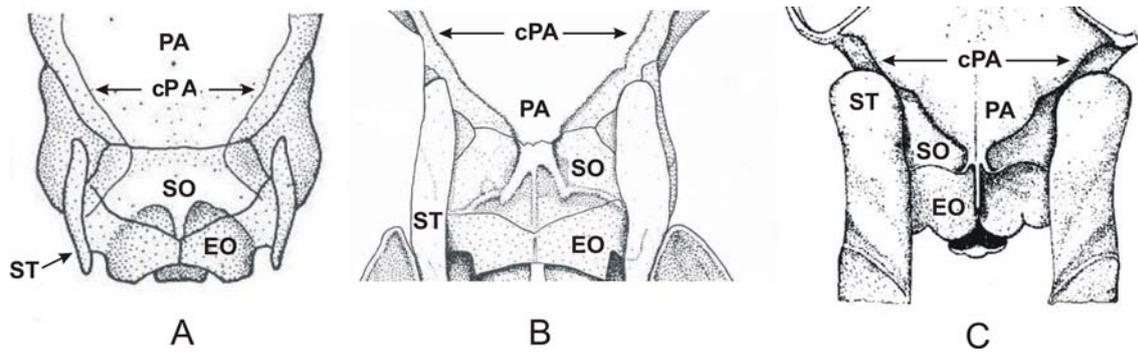


Figura 26. Caracter 34, contato supratemporal–parietal. (A) estado 0, supratemporal não contata o parietal (*Taeniophallus* sp. nov.1; modificado de Fabian 1973: 24, Figura 5); (B) estado 1, supratemporal toca levemente o parietal (*Echinanthera amoena*); e (C) estado 2, supratemporal está sobreposto com o parietal com uma grande área de contato (*Xenodon merremii*; modificado de Anthony & Serra 1955: 28, Figura 4). Abreviações: cPA = crista do parietal, EO = exoccipital, PA = parietal, SO = supraoccipital e ST = supratemporal.

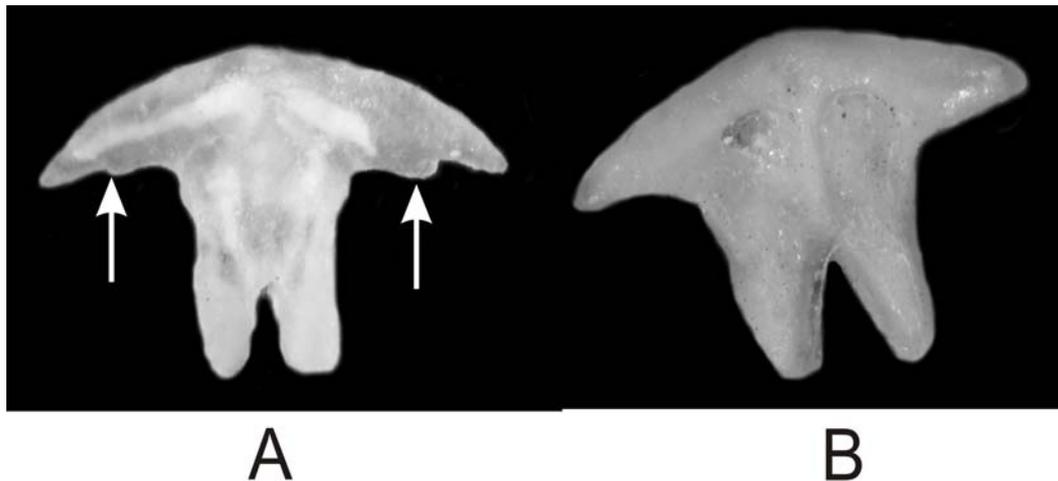


Figura 27. Caracter 35, processos maxilares do pré-maxilar. (A) estado 0, com projeções posteriormente (setas brancas) (*Echinanthera cyanopleura*); e (B) estado 1, sem projeções (*E. amoena*). Pré-maxilar em vista ventral.

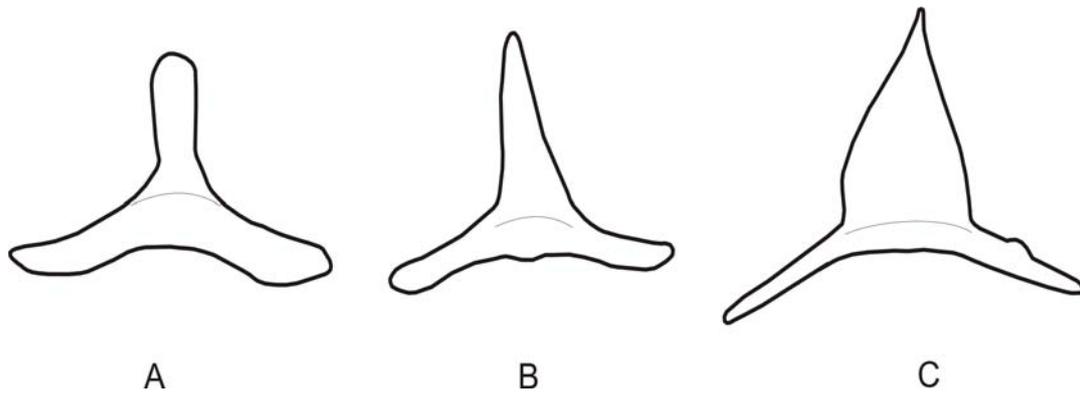


Figura 28. Caracter 36, formato do processo nasal do pré-maxilar. (A) estado 0, arredondado (*Taeniophallus brevirostris*); (B) estado 1, levemente arredondando (*T. persimilis*); e (C) pontiagudo (*Echinanthera cyanopleura*). Pré-maxilar em vista anterior.

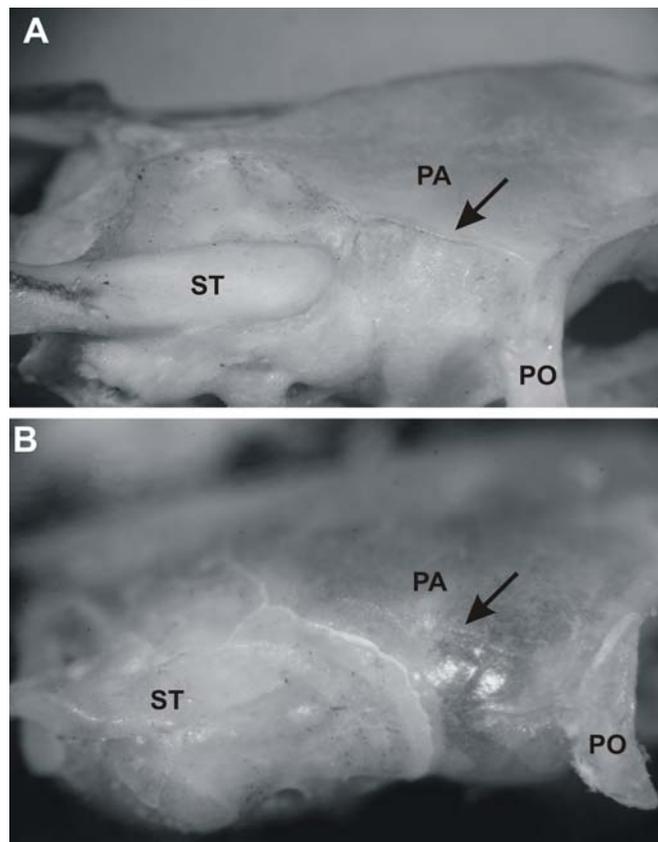


Figura 29. Caracter 37, crista látero-dorsal do parietal (setas pretas). (A) estado 0, bem desenvolvida (*Echinanthera amoena*) e (B) estado 1, pouco desenvolvida (*Taeniophallus brevirostris*). Abreviações: PA = parietal, PO = pós-orbital e ST = supratemporal.

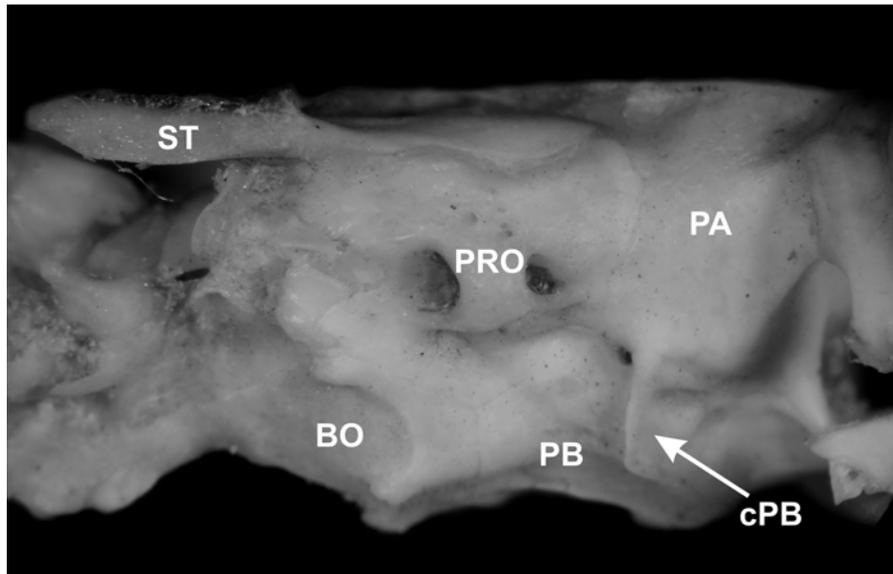


Figura 30. Estado 2 do caracter 38, cristas ântero-laterais do parabasisfenóide desenvolvidas (seta branca). Crânio em vista lateral. Abreviações: cPB = crista do parabasisfenóide, PA = parietal, PB = parabasisfenóide, PRO = proótico e ST = supratemporal.

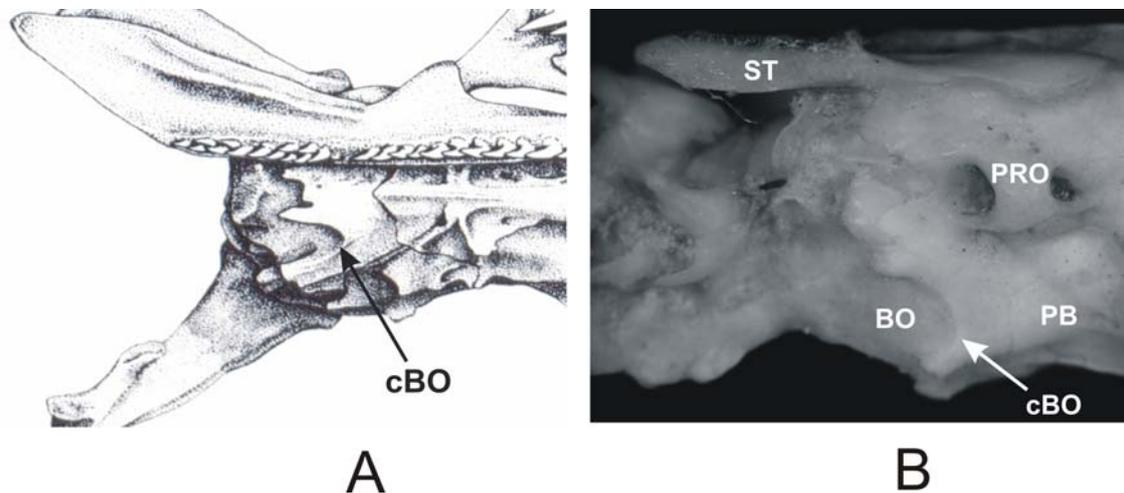


Figura 31. Estados 0 e 1 do Caracter 39, crista do basioccipital. (A) estado 0, presente muito desenvolvida (seta preta; vista ventral de *Pseudoeryx plicatilis*; retirado e modificado de Cundall & Rossman 1984: 393, Figura 5 B) e (B) estado 1, presente pouco desenvolvida (seta branca; vista lateral de *Echinanthera amoena*). Abreviações: cBO = crista do basioccipital, PB = parabasisfenóide, PRO = proótico e ST = supratemporal.

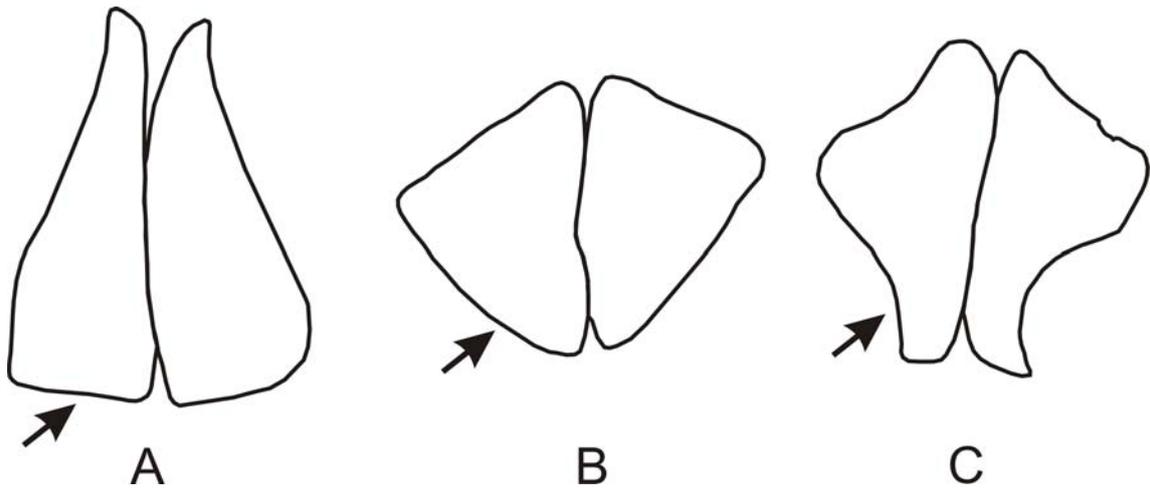


Figura 32. Caracter 40, formato da lâmina dorsal do nasal na porção posterior (setas pretas). (A) estado 0, reto quase totalmente horizontal (*Pseudoboa nigra*); (B) estado 1, levemente convexo para cima (*Taeniophallus brevirostris*); e (C) estado 2, côncavo (*T. affinis*). Nasal em vista dorsal.

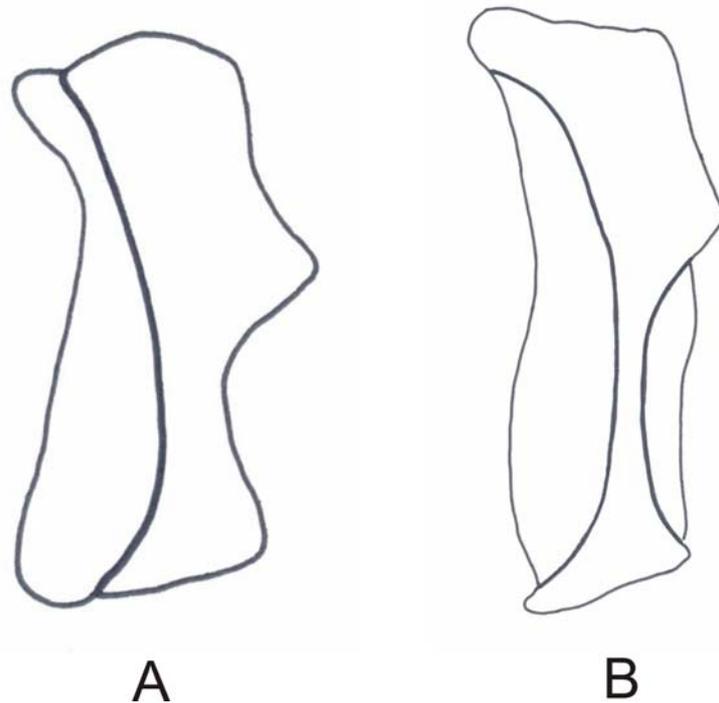


Figura 33. Caracter 42, largura da região inferior do pré-frontal em vista lateral. (A) estado 0, não afilado (*Taeniophallus nicagus*); e (B) estado 1, afilado (*T. brevirostris*).

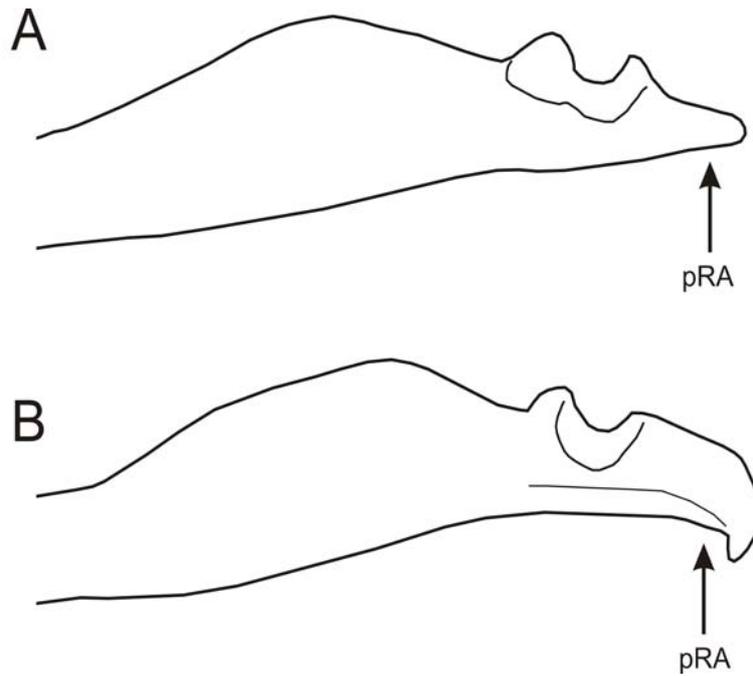


Figura 34. Caracter 43, processo retroarticular do osso composto. (A) estado 0, reto (*Taeniophallus brevirostris*); e (B) curvado (*Echinanthera amoena*). Porção posterior do osso composto em vista medial. Abreviação: pRA = processo retroarticular.

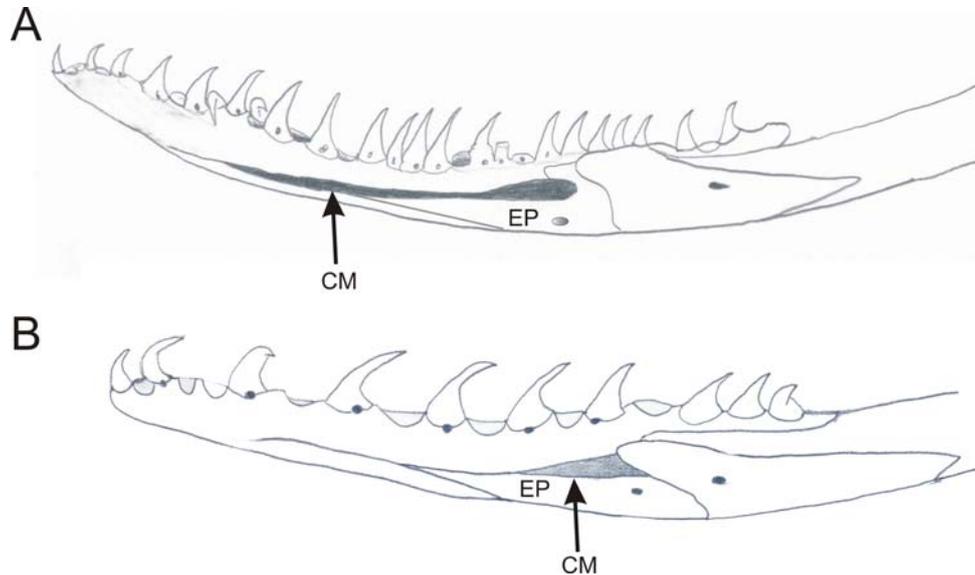


Figura 35. Caracter 44, abertura visível do canal de Meckel. (A) estado 0, longo ultrapassando o esplênico anteriormente (*Echinanthera amoena*); e (B) curto não ultrapassando o esplênico anteriormente (*Taeniophallus brevirostris*). Abreviação: CM = canal de Meckel.

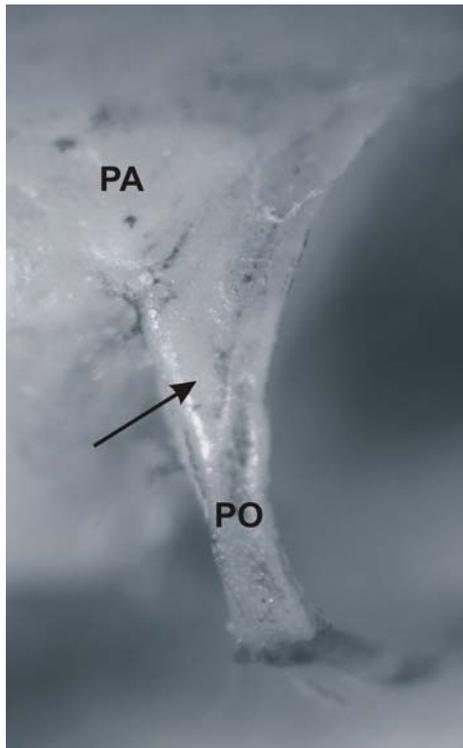


Figura 36. Estado 1 do caracter 45, pós-ocular com depressão (seta preta; *Taeniophallus* sp. nov.1 “maculado”). Abreviação: PA = parietal e PO = pós-orbital.

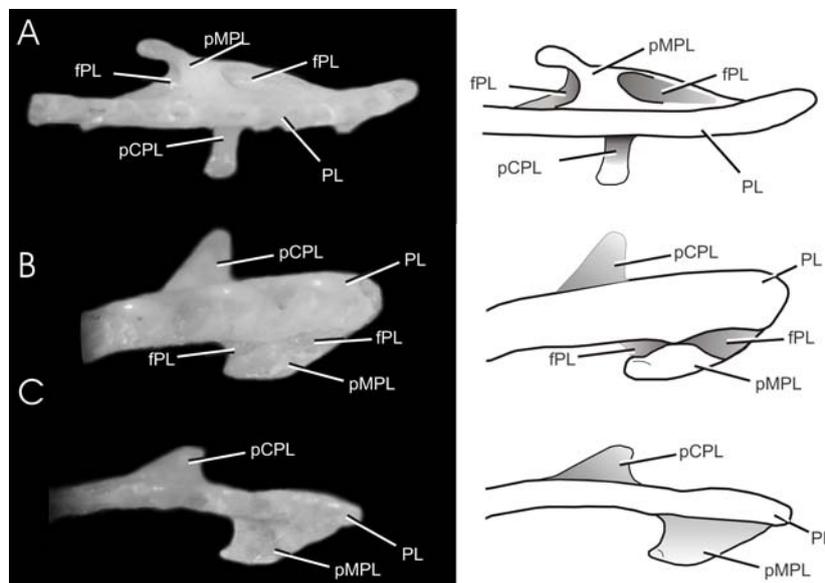


Figura 37. Caracter 46, forame palatino. (A) estado 0, presente fechado (vista ventral do palatino direito de *Echinanthera cyanopleura*); (B) estado 1, presente parcialmente fechado (vista ventral do palatino esquerdo de *Taeniophallus affinis*); e (C) estado 2, ausente (vista ventral do palatino esquerdo de *Taeniophallus* sp. nov.2). Abreviações: PL = palatino, pCPL = processo coanal do palatino, pMPL = processo maxilar do palatino, fPL = forame palatino.

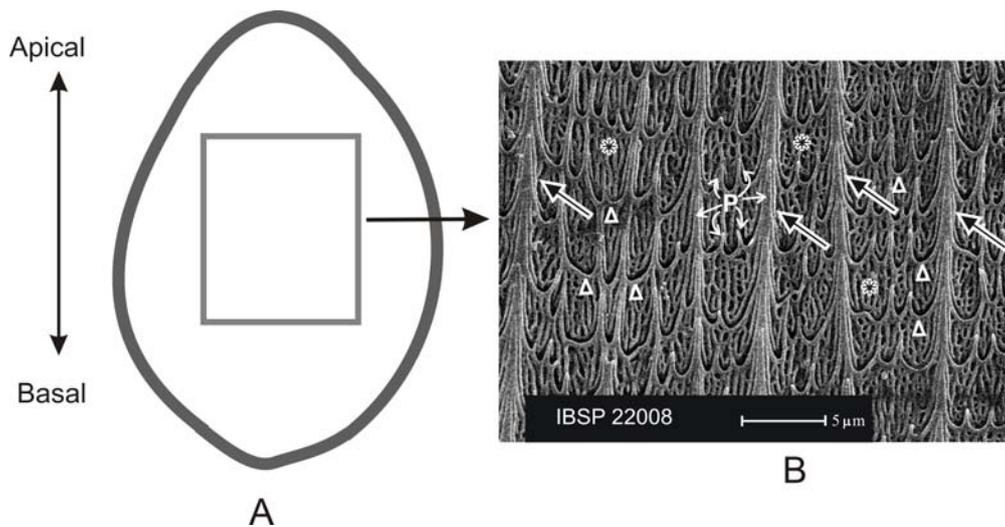


Figura 38. (A) Desenho esquemático de uma escama dorsal de serpente mostrando a região da escama analisada nesse estudo. (B) região medial da escama dorsal do meio do corpo de *Echinanthera cephalostriata*. Ponta dos triângulos aponta o alinhamento das projeções espiniformes formando linhas transversais; setas pretas indicam as linhas longitudinais formadas pelas projeções espiniformes sobreposta; e asteriscos indicam o substrato da escama. Abreviação: P = projeções espiniformes.

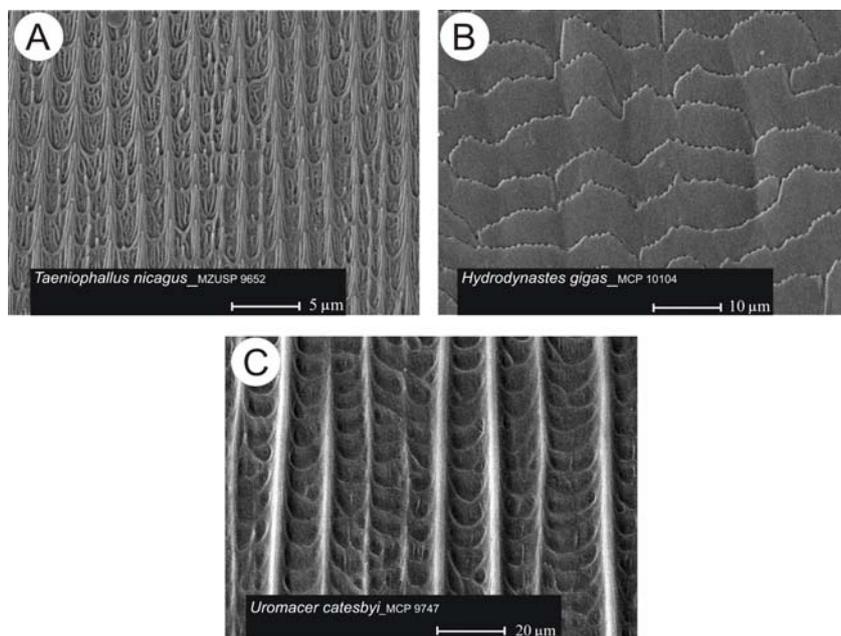


Figura 39. Caracter 47, padrão de ornamentação das ultra-estruturas da região medial. (A) estado 0, equinado (*Taeniophallus nicagus*); (B) estado 1, equinoreticulado (*Hydrodynastes gigas*); e (C) estado 2, caniculado (*Uromacer catesbyi*).

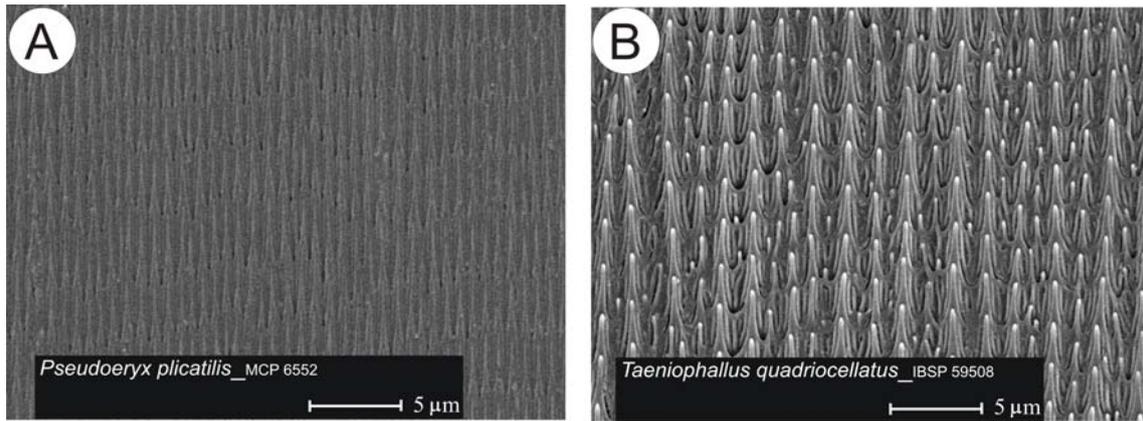


Figura 40. Caracter 48, disposição das projeções espiniformes na região medial. (A) estado 0, rebaixado (*Pseudoeryx plicatilis*); e (B) estado 1, proeminente (*Taeniophallus quadriocellatus*).

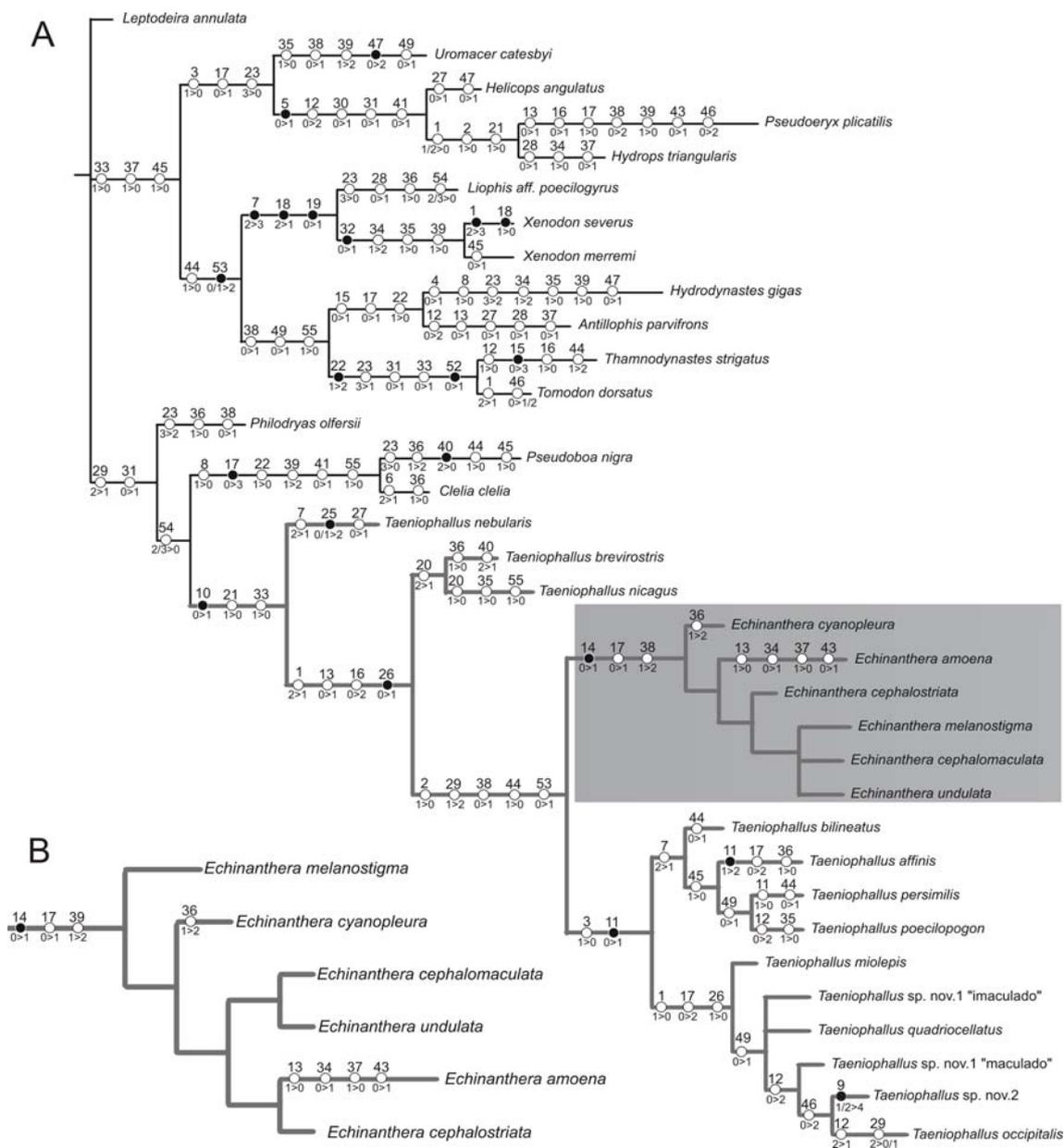


Figura 41. Topologias igualmente parcimoniosas (comprimento = 230; índice de consistência = 37; índice de retenção = 62) obtidas através de análise de máxima parcimônia baseada em caracteres morfológicos, biológicos e comportamentais. (A) Árvore mostrando as transformações otimizadas sem ambigüidade comuns entre as duas árvores mais parcimoniosas encontradas, destacando (área cinza) o clado que apresentou mudanças na topologia na segunda árvore. (B) Topologia alternativa para o clado formado pelas espécies de *Echinanthera*. Transformações não homoplásticas = ◻; transformações homoplásticas = ○.

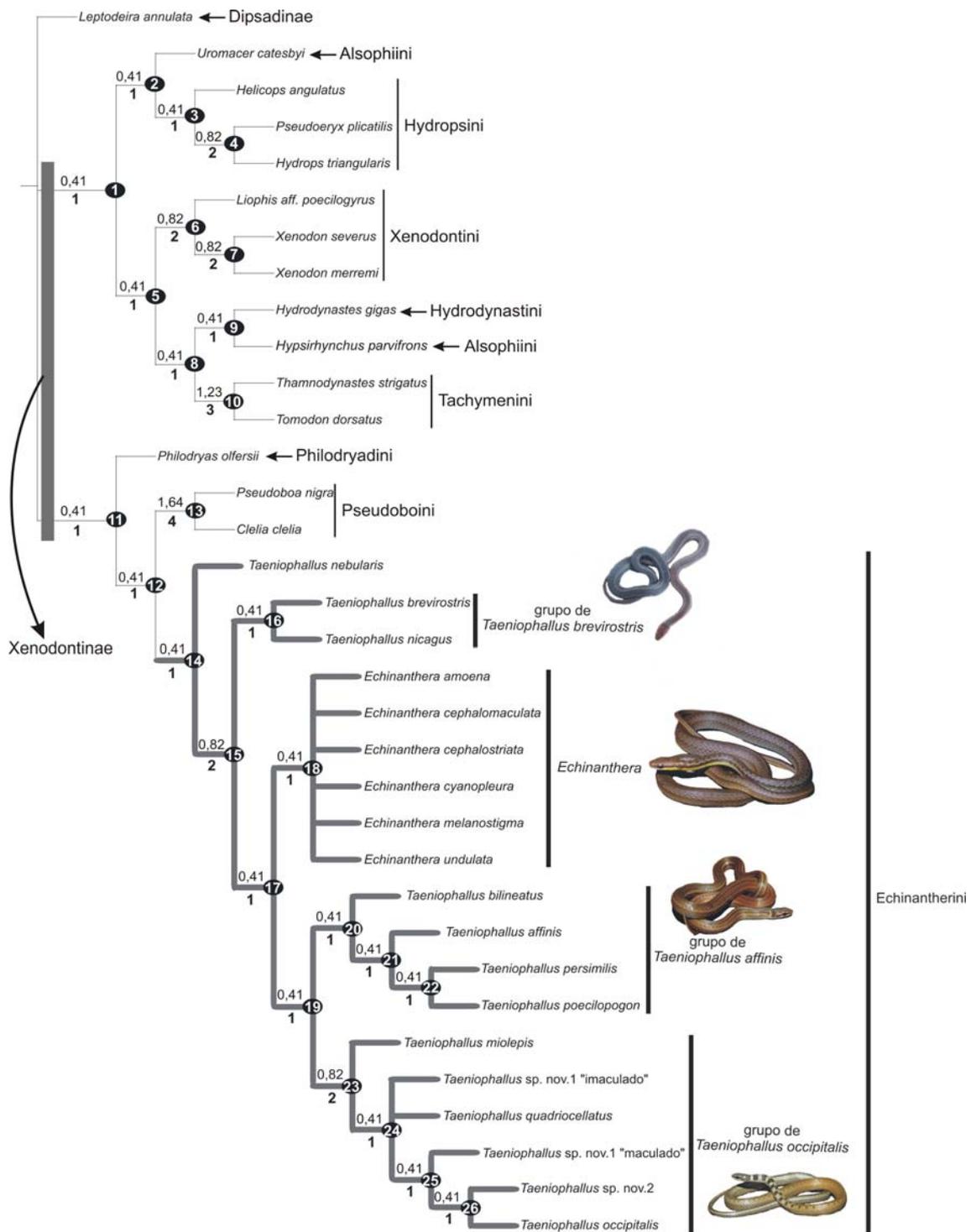


Figura 42. Consenso estrito de duas árvores mais parcimoniosas obtidas através de análise de máxima parcimônia baseada em caracteres morfológicos, biológicos e comportamentais. Números abaixo e acima dos braços são os valores de Godmann-Bremer e REP, respectivamente. Números na base dos clados são discutidos no texto.

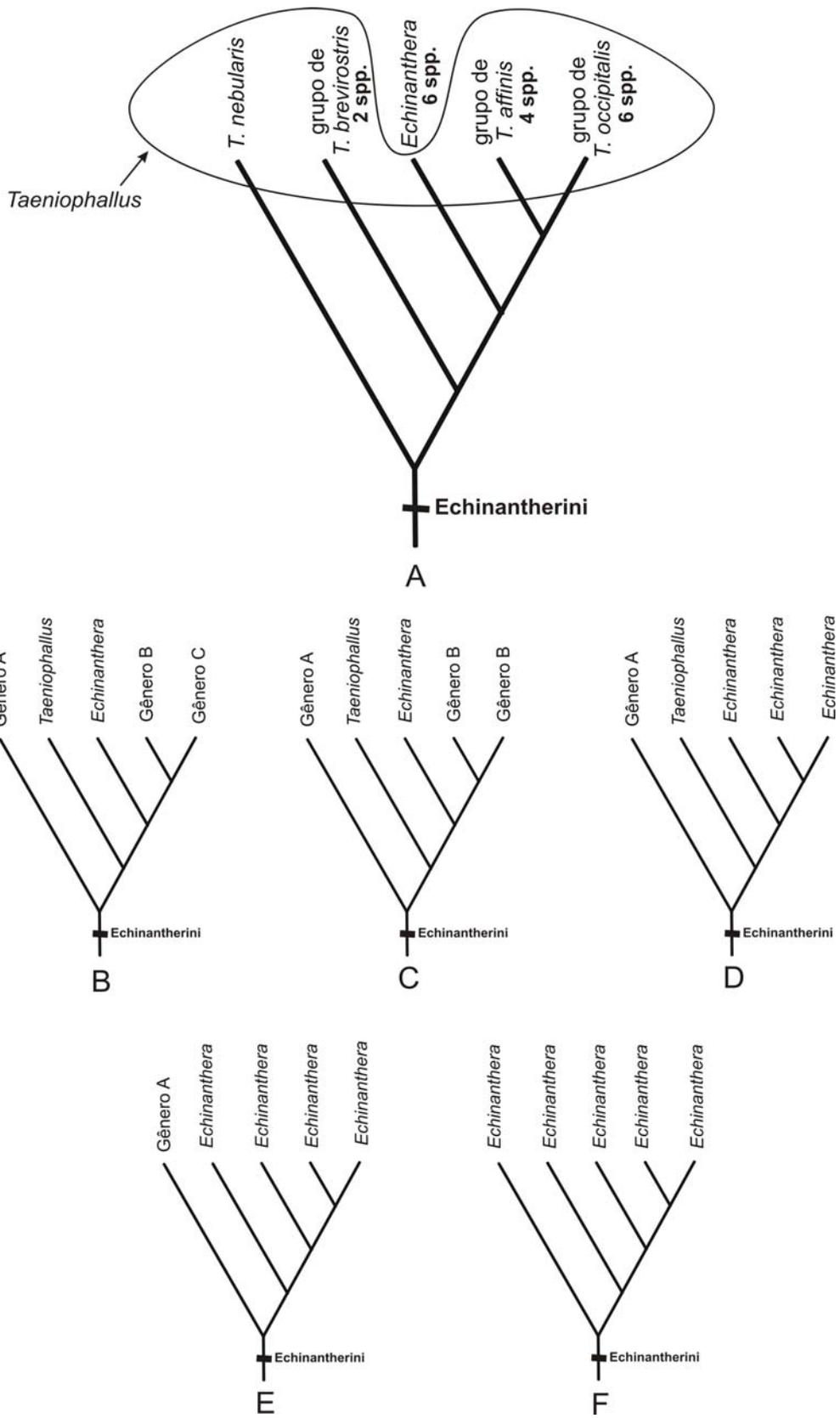


Figura 43. Topologia resumida de Echinantherini (A) mostrando cinco alternativas taxonômicas para os grupos que compõe a tribo (B–F).



Figura 44. Espécies de *Echinanthera* em vida. (A) *Echinanthera amoena* (Foto de O.A.V. Marques), (B) *E. cephalomaculata* (Foto de A.R. Melgarejo; Retirada de Di-Bernardo 1994: 81, Figura 1), (C) *E. cephalostriata* (Foto de O.A.V. Marques), (D) *E. cyanopleura* (Foto de M. Di-Bernardo), (E) *E. melanostigma* (Foto de O.A.V. Marques) e (F) *E. undulata* (Foto de O.A.V. Marques).

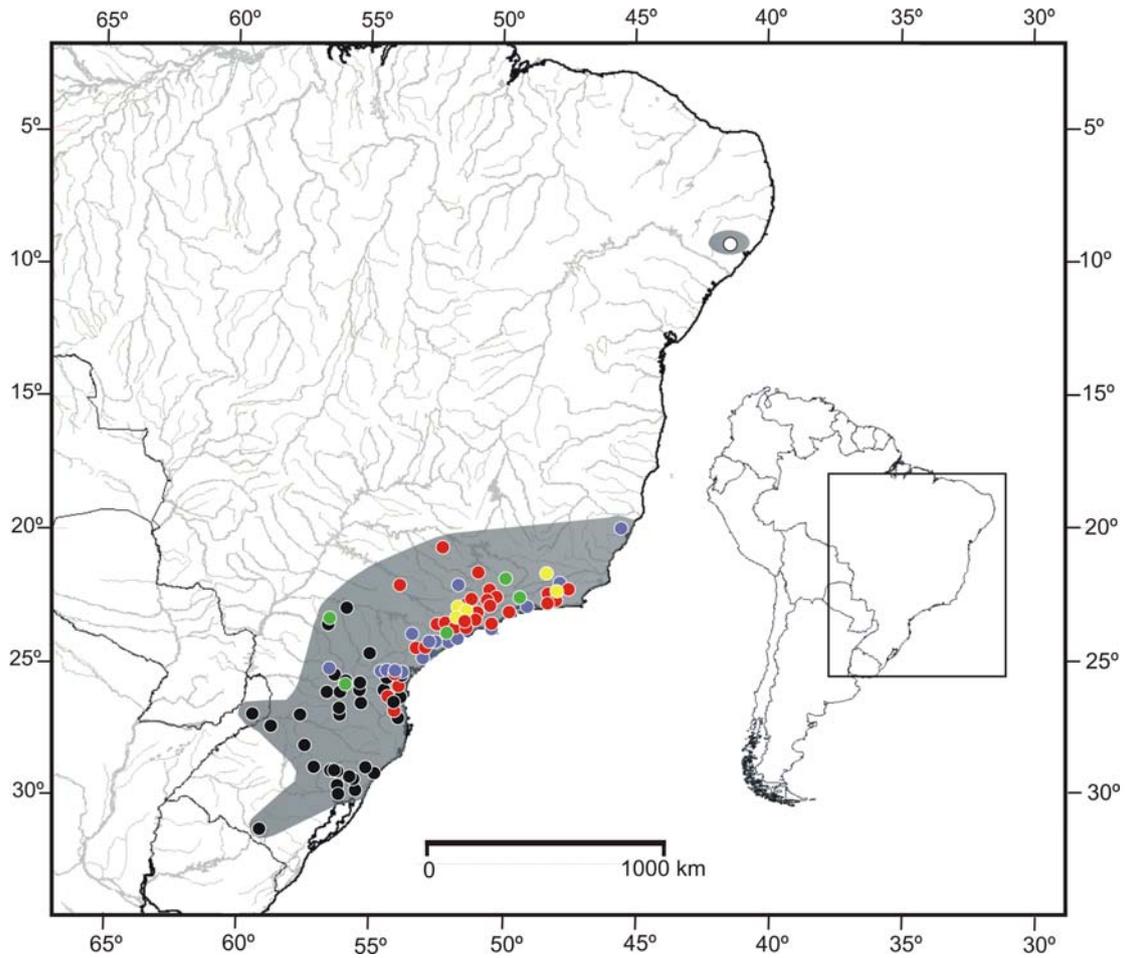


Figura 45. Distribuição geográfica aproximada de *Echinanthera* (área cinza). Círculos indicam material analisado e da literatura, e podem representar mais de uma localidade. *E. amoena* = círculos verdes, *E. cephalomaculata* = círculo branco, *E. cephalostriata* = círculos azuis, *E. cyanopleura* = círculos pretos, *E. melanostigma* = círculos amarelos e *E. undulata* = círculos vermelhos.



Figura 46. *Taeniophallus brevirostris* em vida (Foto de G. Maschio).

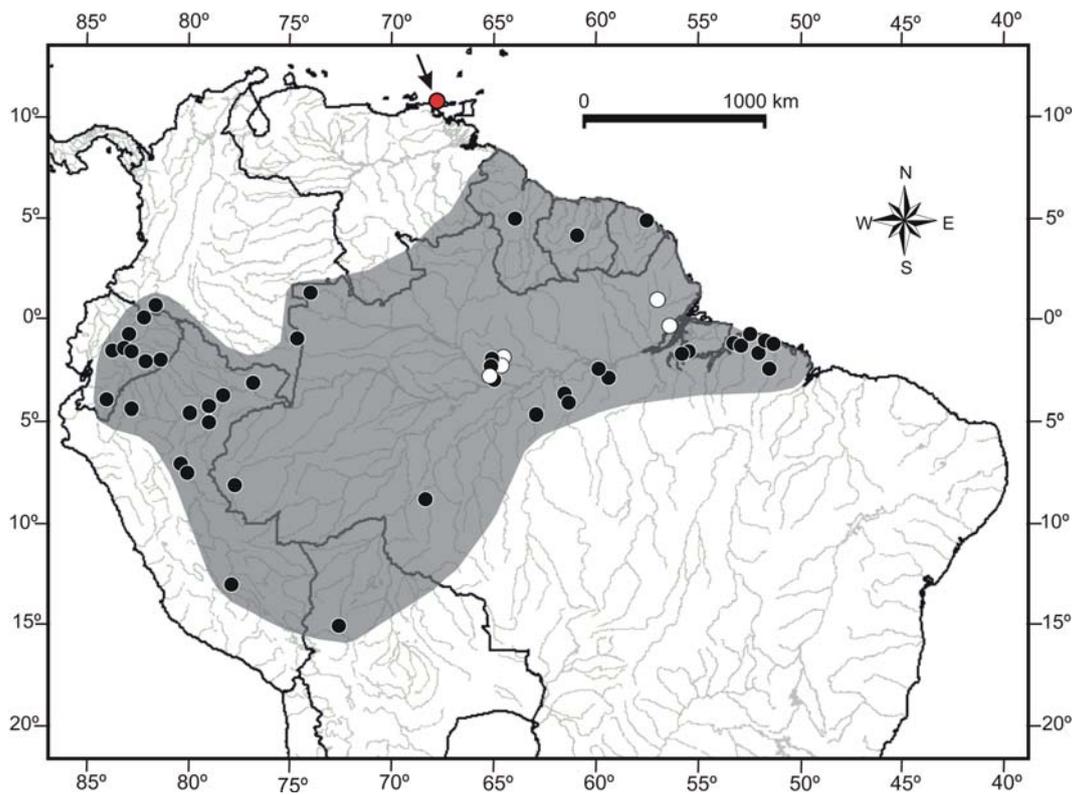


Figura 47. Distribuição geográfica aproximada do gênero *Taeniophallus* (área cinza) e local de ocorrência de Gen. nov.1. Círculos indicam material analisado e da literatura, e podem representar mais de uma localidade. *T. brevirostris* = círculos pretos, *T. nicagus* = círculos brancos e Gen. nov. 1 *nebularis* = círculo vermelho e seta preta.



Figura 48. Gen. nov.1 *nebularis* em vida (Retirado de Schargel *et al.* 2005: 5, Figura 1).



Figura 49. Espécies do Gen. nov.2 em vida. (A) Gen. nov.2 *affinis* (Foto de D. Loebmann), (B) Gen. nov.2 *bilineatus* (Foto de O.A.V. Marques), (C) Gen. nov.2 *persimilis* (Foto de C. Zamprogno) e (D) Gen. nov.2 *poecilopogon* (Foto de O.A.V. Marques).

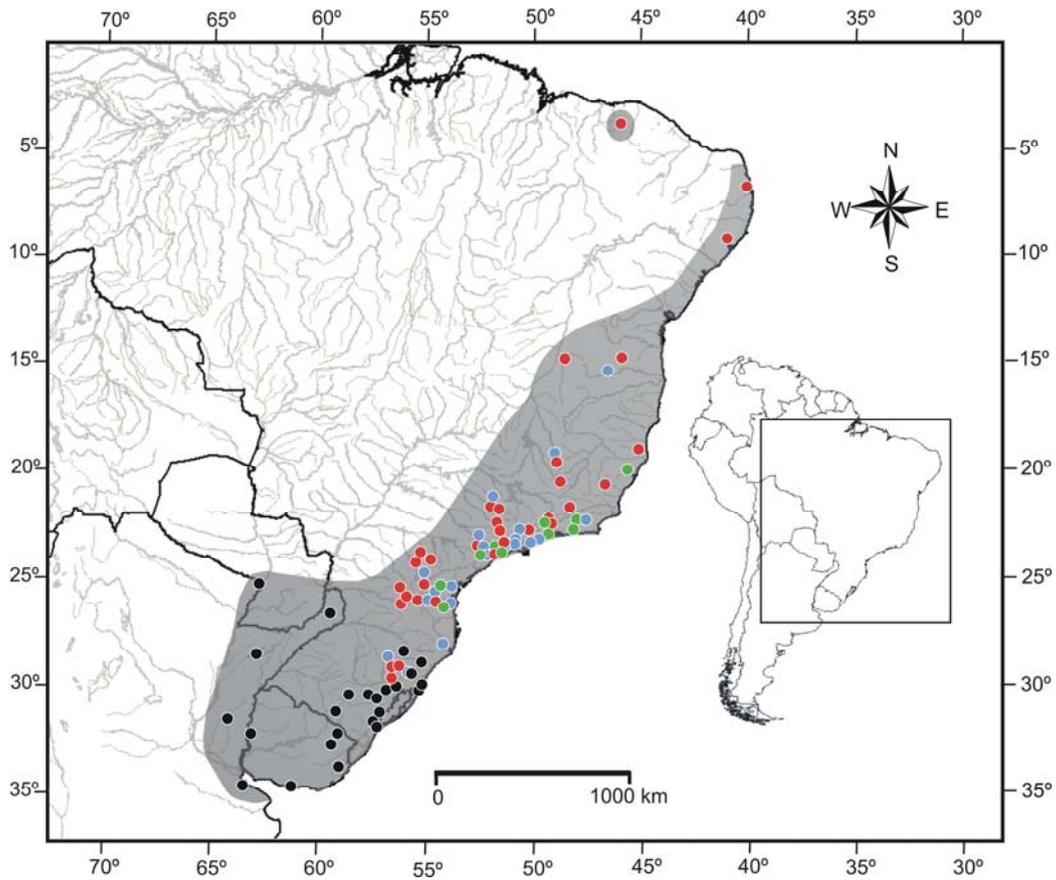


Figura 50. Distribuição geográfica aproximada do Gen. nov.2 (área cinza). Círculos indicam material analisado e da literatura, e podem representar mais de uma localidade. Gen. nov.2 *affinis* = círculos vermelhos, Gen. nov.2 *bilineatus* = círculos azuis, Gen. nov.2 *persimilis* = círculos verdes e Gen. nov.2 *poecilopogon* = círculos pretos.

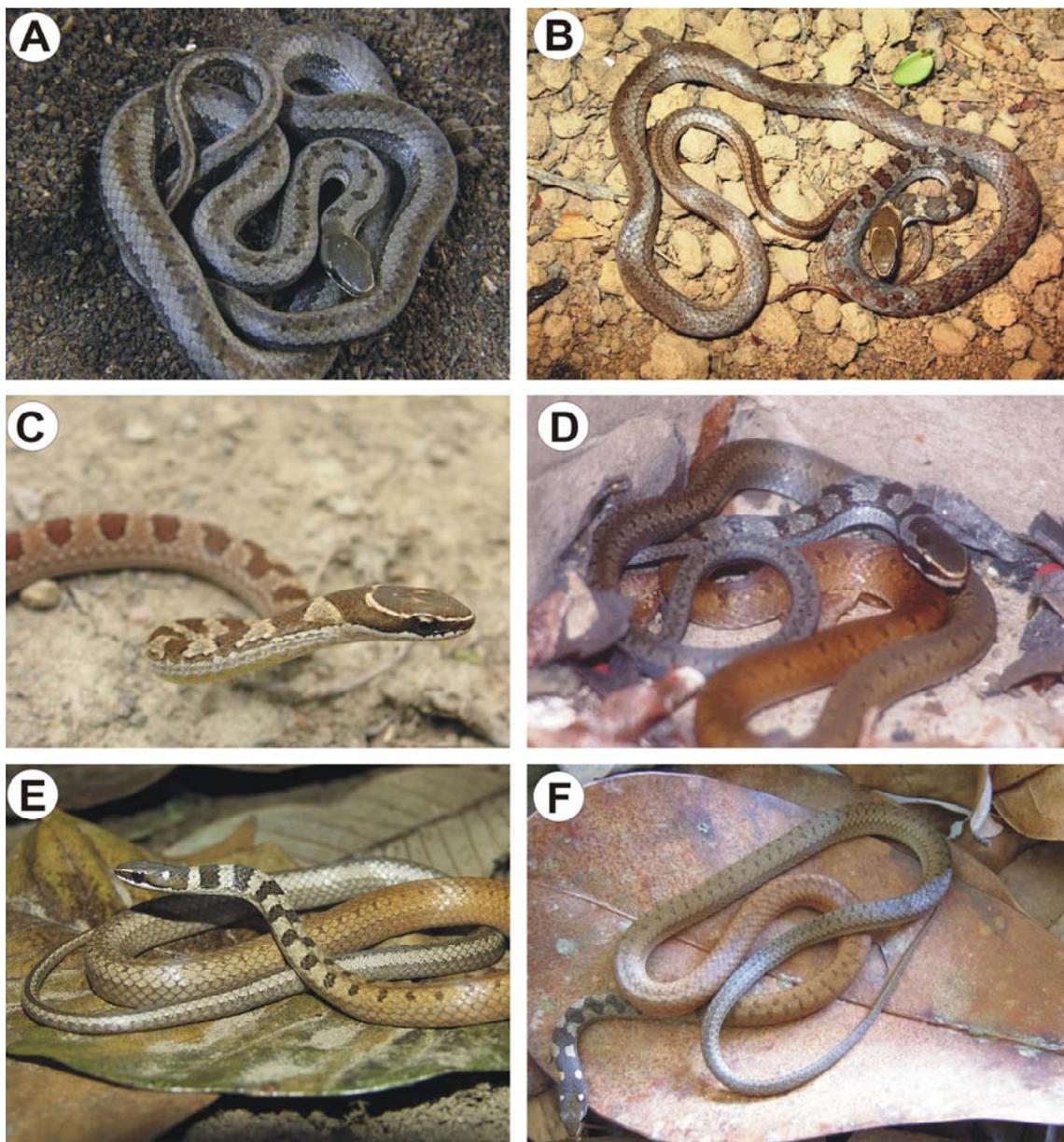


Figura 51. Espécies do Gen. nov.3 em vida. (A) Gen. nov.3 sp. nov.1 “imaculado” (Foto de J. Bernardo-Silva), (B) Gen. nov.3 sp. nov.1 “maculado” (Foto de M.A. Freitas), (C) Gen. nov.3 sp. nov.2 (Foto de M. Jansen), (D) Gen. nov.3 *miolepis* (Foto de M. Di-Bernardo), (E) Gen. nov.3 *occipitalis* (Foto de D. Loebmann) e (F) Gen. nov.3 *quadriocellatus* (Foto de G. Maschio).

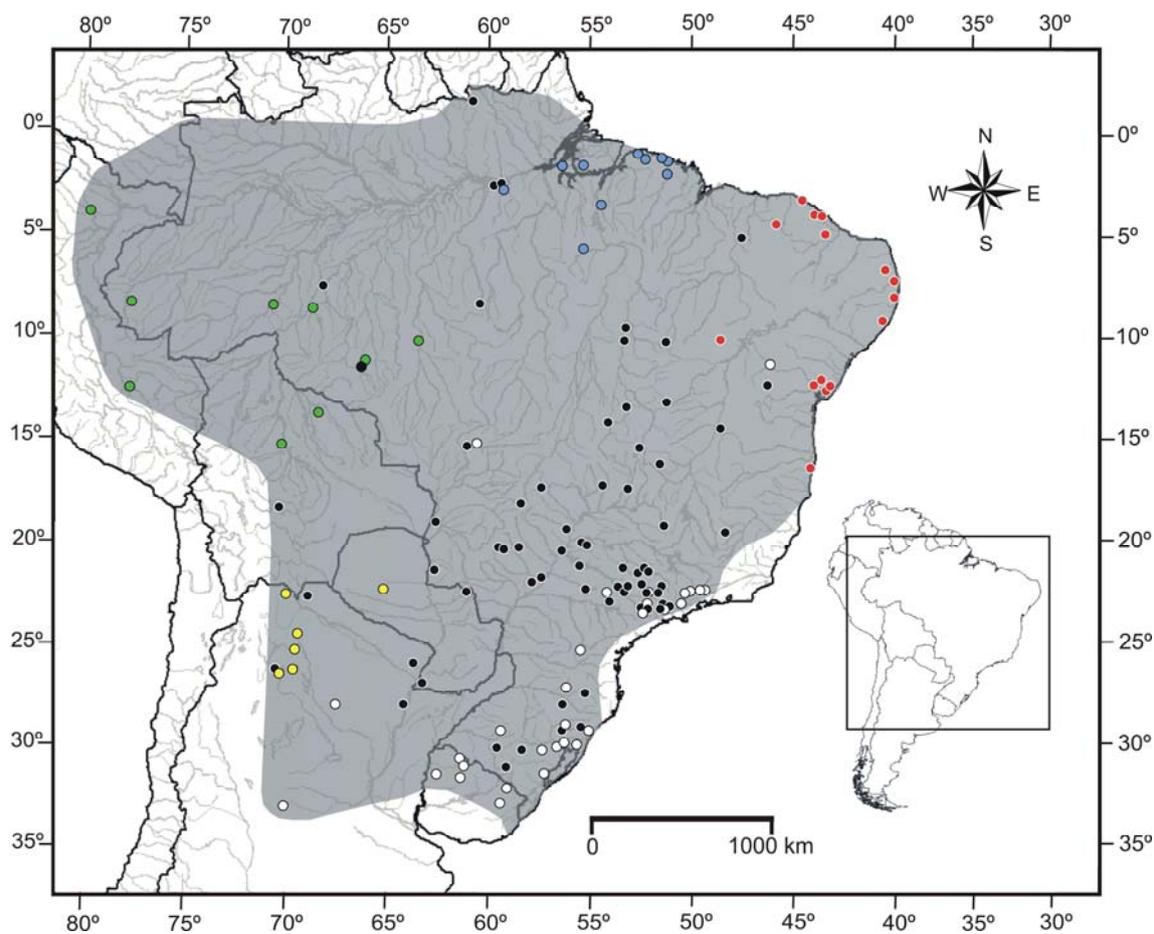


Figura 52. Distribuição geográfica aproximada do Gen. nov.3. Círculos indicam apenas material analisado e podem representar mais de uma localidade. Gen. nov.3 sp. nov.1 “imaculado” = círculos brancos, Gen. nov.3 sp. nov.1 “maculado” = círculos pretos, Gen. nov.3 sp. nov.2 = círculos amarelos, Gen. nov.3 *miolepis* = círculos verdes, Gen. nov.3 *occipitalis* = círculos vermelhos e Gen. nov.3 *quadriocellatus* = círculos azuis.

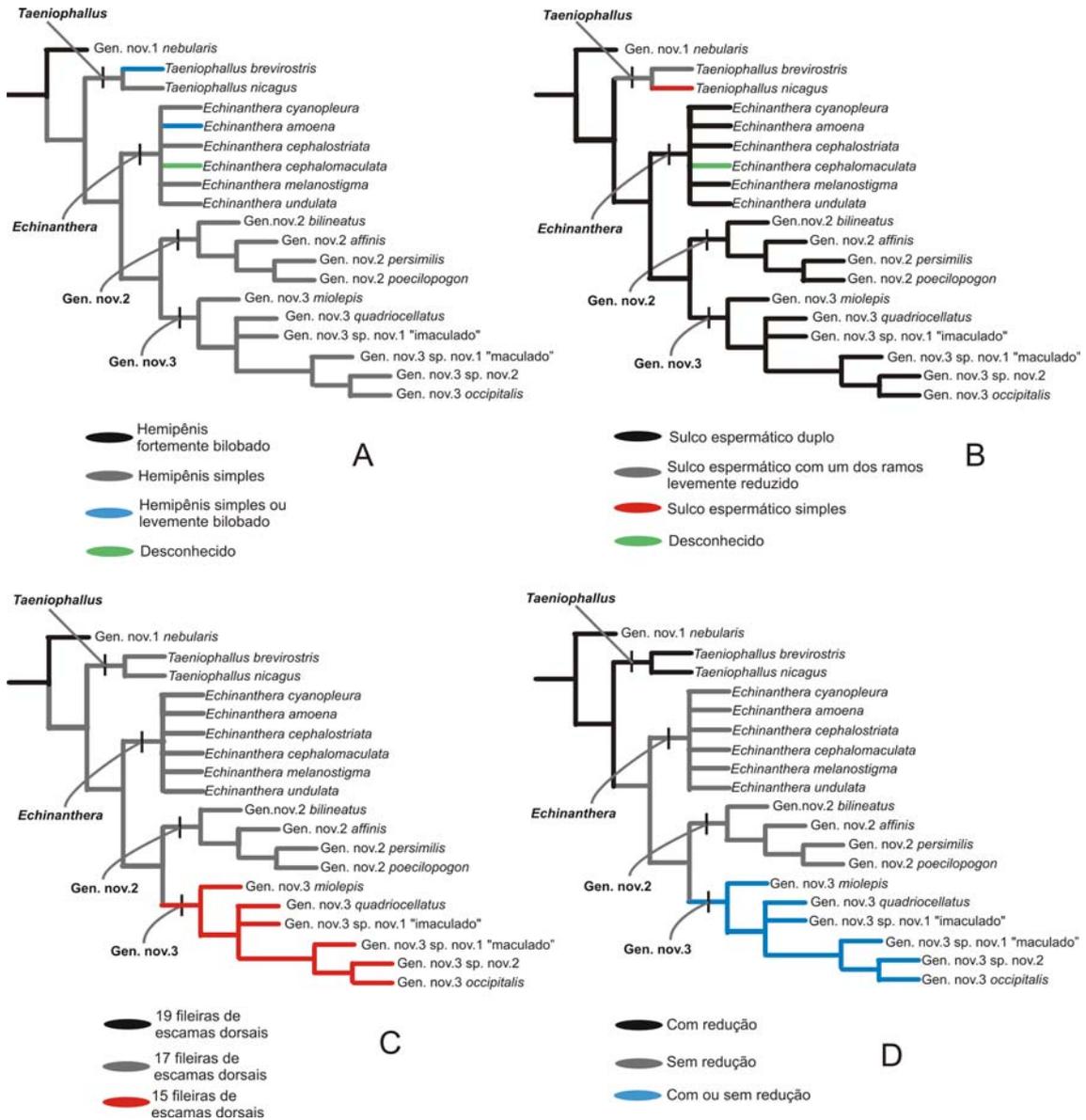


Figura 53. Mapeamento de alguns caracteres na topologia de consenso estrito da tribo Echinantherini. (A) Forma do hemipênis, (B) condição do sulco espermático, (C) número de fileiras de escamas dorsais no meio do corpo, (D) presença ou ausência de redução nas escamas dorsais, (E) presença ou ausência de fossetas apicais, (F) presença ou ausência de bandas na base das escamas ventrais e (G) presença ou ausência de linha clara sobre o *canthus rostralis*.

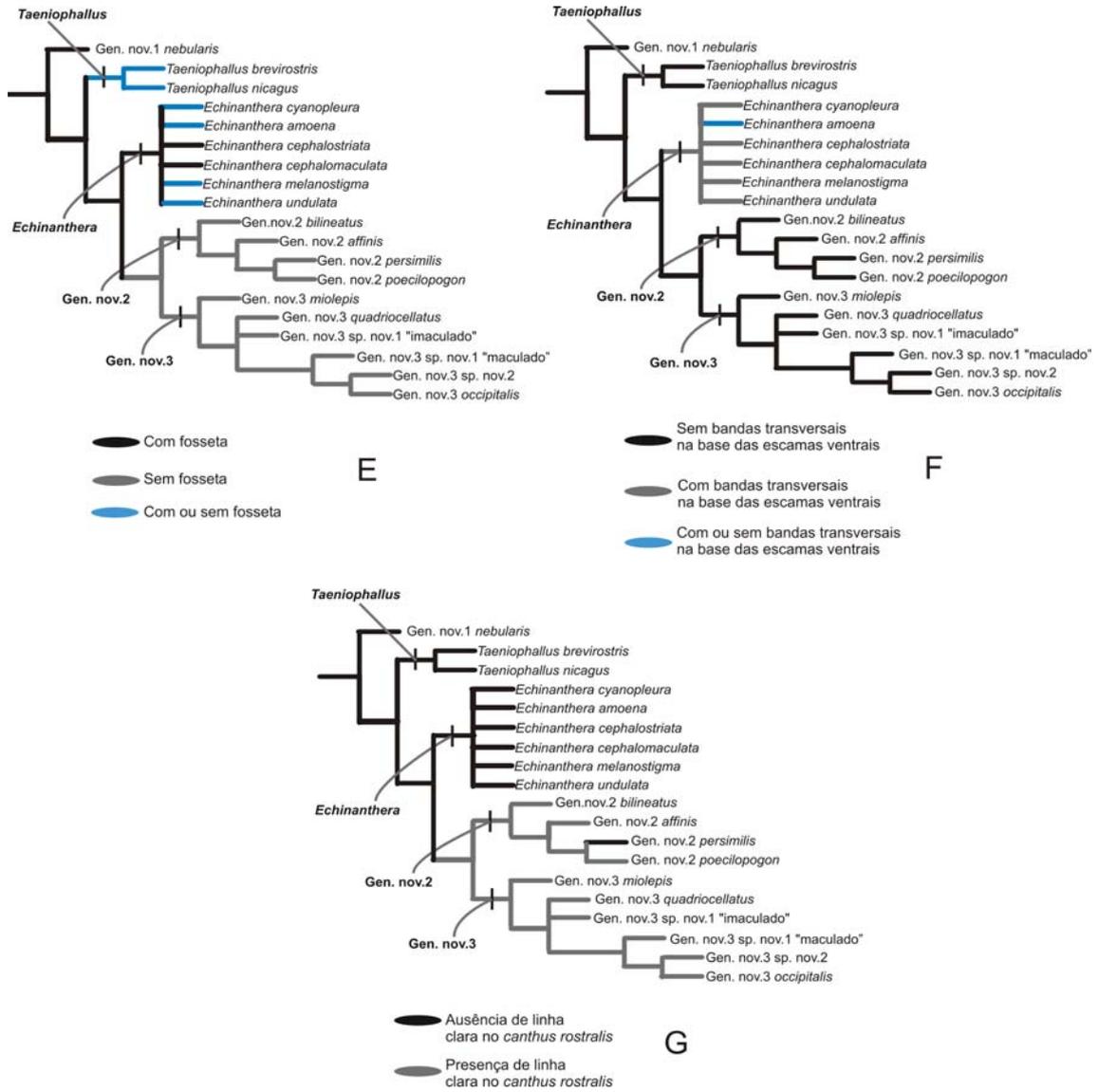


Figura 53. Continuação.

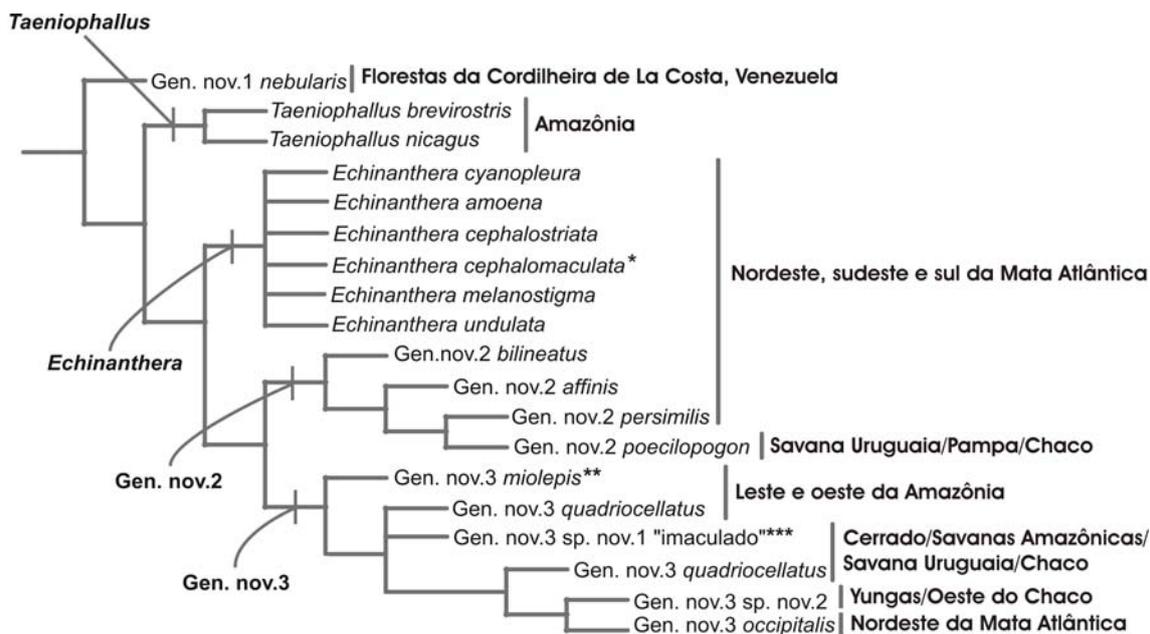


Figura 54. Topologia de consenso estrito da tribo Echinantherini mostrando a distribuição geográfica dos membros do grupo. \* = *Echinanthera cephalomaculata* é conhecida apenas para uma localidade do nordeste da Mata Atlântica. \*\* = Gen. nov.3 *miolepis* ocorre apenas na parte oeste da Amazônia. \*\*\* = Gen. nov.3 sp. nov.1 “imaculado” ocorre no Cerrado, Savana Uruguaia e Chaco, não ocorre nas Savanas Amazônicas.

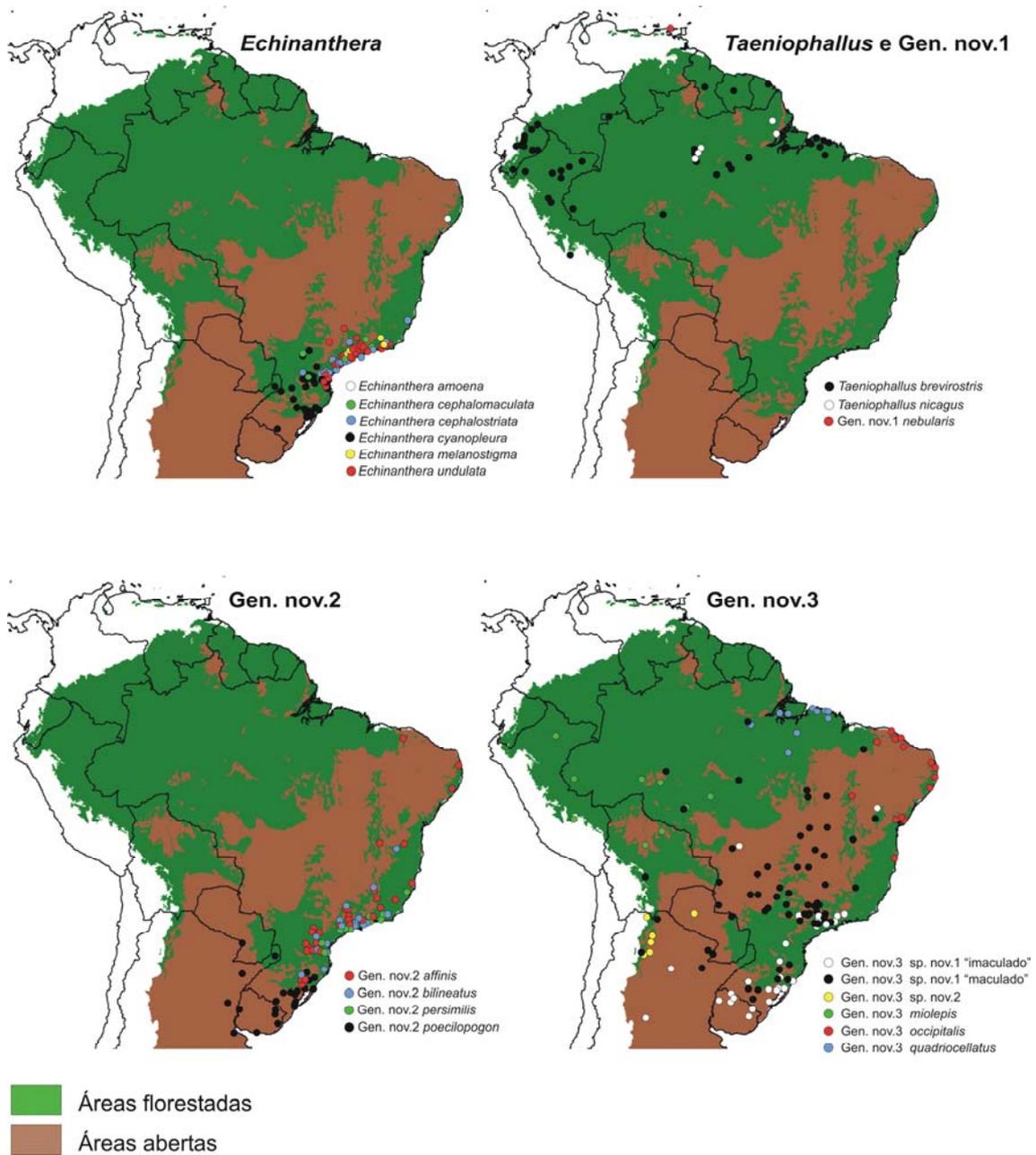


Figura 55. Distribuição geográfica dos grupos de Echinantherini nas maiores regiões fitogeográficas abertas e florestadas da América do Sul.

## CONCLUSÕES GERAIS

O grupo de *Taeniophallus occipitalis* é composto por cinco espécies, distintas uma das outras pelo padrão de coloração, morfologia do hemipênis e ultra-estrutura das escamas dorsais. O grupo está amplamente distribuído na América do Sul ao leste dos Andes ocorrendo em diferentes ecorregiões. As espécies que compõe o grupo são: *T. occipitalis*, *T. quadriocellatus*, *T. miolepis*, *Taeniophallus* sp. nov.1 e *Taeniophallus* sp. nov.2. *Taeniophallus* sp. nov.1 é a espécie com maior distribuição e a que apresentou maior variação na coloração. Os dois morfos de *Taeniophallus* sp. nov. 1 são geograficamente suportados e podem representar duas espécies distintas. É designado um lectótipo para *T. occipitalis* e um neótipo para *T. miolepis*. *Taeniophallus quadriocellatus* ocorre no Estado do Amazonas indicando que a espécie apresenta uma ampla distribuição na Amazônia.

A tribo Echinantherini é corroborada como um grupo monofilético definido por três sinapomorfias não ambíguas. *Taeniophallus nebularis* é a espécie irmã de todas as demais da tribo. Os grupos de espécies de *Taeniophallus* (grupo de *T. affinis*, grupo de *T. brevirostris* e grupo de *T. occipitalis*), como previamente apresentados na literatura, são monofiléticos. *Echinanthera* é monofilético definido por três sinapomorfias (uma é unicamente derivada). *Taeniophallus* é parafilético, pois *Echinanthera* está aninhado a dele. A topologia de consenso estrito para as espécies de Echinantherini é o seguinte: (*T. nebularis* ((*T. brevirostris*, *T. nicagus*) ((*E. amoena*, *E. cephalomaculata*, *E. cephalostriata*, *E. cyanoleura*, *E. melanostigma* e *E. undulata*) ((*T. bilineatus* (*T. affinis* (*T. persimilis*, *T. poecilopogon*))) (*T. miolepis* (*Taeniophallus* sp. nov.1 “imaculado”, *T. quadriocellatus* (*T. sp. nov.1* “maculado” (*Taeniophallus* sp. nov.2, *T. occipitalis*)))))). Baseado da topologia encontrada, mudanças taxonômicas foram realizadas: (1) o gênero *Echinanthera* é mantido para as seis espécies que o representava; (2) *Taeniophallus* é redefinido sendo restito para *T. brevirostris* e *T. nicagus*; (3) um novo gênero é proposto para *T. nebularis* (Gen. nov.1); um novo gênero é proposto para as espécies do grupo de *T. affinis* (Gen. nov.2); e um novo gênero é proposto para as espécies do grupo de *T. occipitalis* (Gen. nov.3). Proponho que novas análises deverão ser realizadas utilizando um número maior de táxons terminais e acrescentando novas evidências (como por exemplo, moleculares) para que possamos entender o relacionamento de Echinantherini com os demais grupos de Xenodontinae e testar o relacionamento de Echinantherini baseado em uma análise de evidência total.