Lorena Corina Bezerra de Lima

Filogenia e delimitação de espécies no complexo *Boa constrictor* (Serpentes, Boidae) utilizando marcadores moleculares

Phylogeny and species delimitation in the *Boa constrictor* complex (Serpentes, Boidae) using molecular markers

São Paulo

2016

Lorena Corina Bezerra de Lima

Filogenia e delimitação de espécies no complexo *Boa constrictor* (Serpentes, Boidae) utilizando marcadores moleculares

Phylogeny and species delimitation in the *Boa constrictor* complex (Serpentes, Boidae) using molecular markers

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Doutor em Ciências Biológicas, Área de concentração : Biologia/Genética

Orientador (a): Dra. Maria José de J.Silva
Co-orientador: Dr. Paulo Passos

São Paulo

2016

Ficha Catalográfica

Bezerra de Lima, Lorena Corina
Filogenia e Delimitação de Espécies no complexo *Boa constrictor* (Serpentes, Boidae) utilizando marcadores moleculares
122 pg

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Genética e Biologia Evolutiva.

1. *Boa constrictor* 2. Filogenia 3. Delimitação de espécies
I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Genética e Biologia Evolutiva.

Comissão Julgadora:

_____	_____
Prof(a). Dr(a).	Prof(a). Dr(a).
_____	_____
Prof(a). Dr(a).	Prof(a). Dr(a).

_____
Prof. Dr(a). Maria José de J. Silva
Orientador(a)

1 RESUMO

As serpentes que compõem o complexo *Boa constrictor* apresentam ampla distribuição por toda região Neotropical. A variação morfológica ligada à coloração e às localidades de origem fizeram com que, historicamente, fossem reconhecidas várias subespécies, embora sem consenso na literatura. Estudos prévios desenvolvidos com marcadores moleculares abordando aspectos filogenéticos e filogeográficos indicaram a existência de diversidade críptica em *Boa*. A fim de investigar as relações filogenéticas (empregando Máxima Parcimônia, Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana), análises de tempo de divergência e delimitação de espécies (utilizando os métodos *Poisson Tree Processes*, PTP, e *Generalized Mixed Yule Coalescent*, GMYC), foram utilizadas sequências dos genes Cytb, ND4 e NTF3, e do íntron de ODC de 217 exemplares, com representantes de 10 subespécies. Os resultados filogenéticos recuperaram *Boa* como um gênero monofilético e apontaram nove linhagens. Somente as subespécies *B. c. occidentalis*, *B. c. orophias* e *B. c. nebulosa* foram recuperadas como monofiléticas. As análises de delimitação de espécies não recuperam o monofiletismo de *Boa*, sendo que em PTP foram recuperadas um mínimo de 15 (para o Sul) e máximo de 75 espécies putativas (EPs) e em GMYC foram recuperadas quatro EPs. A estimativa dos tempos de divergência revelou que essas linhagens passaram por um processo de diversificação no Plioceno e Pleistoceno. Esses resultados somados aos dados da literatura permitiram hipotetizar a existência de ao menos cinco linhagens distintas em *Boa*: *B. constrictor* (*sensu stricto*), *B. occidentalis, B. imperator, B. orophias* e *B. nebulosa,* cuja diversificação está ligada aos eventos climáticos ocorridos Quaternário e Neógeno eventos geológicos derivados do soerguimento dos Andes.

Palavras-chaves: *Boa*, marcadores moleculares, filogenia, delimitação de espécies

2 ABSTRACT

Snakes of the complex *Boa constrictor* are widely distributed in the Neotropical region. Historically, based on morphological variation and locality of origin, several subspecies have been recognized, although there are controversies concerning the number of subspecies. Previous phylogenetic and phylogeographic studies using molecular markers suggested cryptic diversity in *Boa.* Sequences of Cytb, ND4, NTF3 and ODC of 217 samples, including ten subspecies were used in order to investigate phylogenetic relationships. In this sense, it was used Maximum Parsimony, Maximum Likelihood and Bayesian Inference. Additionally, molecular dating and species delimitation analyses (*Poisson Tree Processes*, PTP, and *Generalized Mixed Yule Coalescent*, GMYC) were performed. Phylogenetic studies recovered *Boa* as monophyletic and nine lineages. Also, *B. c. occidentalis*, *B. c. orophias,* and *B. c. nebulosa* were the only subspecies recovered as monophyletic. Species delimitation analyses did not show *Boa* as monophyletic: PTP recovered from 15 for the South to 75 putative species considering the whole distribution; GMYC recovered four putative species. Divergence time estimation revealed that lineages have diversified during Pliocene and Pleistocene. These results allowed us to hypothesize at least five distinct lineages: *B. constrictor* (*sensu stricto*), *B. occidentalis, B. imperator, B. orophias* and *B. nebulosa,* whose diversification is related to climatic events of Quaternary and geological events like uplift of Andes during Neogene.

3 INTRODUÇÃO

3.1 Biologia de *Boa constrictor* Linnaeus, 1758

As serpentes do gênero monotípico *Boa* pertencem a família Boidae juntamente com outros quatro gêneros: *Chilabothrus, Corallus, Epicrates* e *Eunectes* (Reynolds *et al*., 2013).

A espécie *Boa constrictor* está amplamente distribuída por toda a região Neotropical, desde o México até a Argentina, ocupando também várias ilhas, tanto continentais (ex.: Ilha de Marajó, Trindade e Tobago), como oceânicas (ex.: Ilha Saboga, Santa Lucia e Dominica) (Figura 1). Não possuem restrição de hábitat, ocupando domínios morfoclimáticos diversos, como florestas tropicais, campos abertos, regiões pantanosas e semiáridas; distribuindo-se ao longo de um intervalo de 66 graus de latitude, com registro máximo de altitude de 1.500 metros (Henderson *et al.,* 1995; Boback, 2005; Henderson e Powel, 2007).

São animais constritores dotados de forte musculatura, apresentando médio a grande porte, geralmente com dois a três metros de comprimento, podendo atingir até mais de quatro metros (Pizzatto, 2006; Reed e Rodda, 2009), embora sejam relatadando casos de nanismo nos indivíduos de ilhas (Green, 2011; Wright, 2012). Generalistas, podem alimentar-se de aves (Boback, 2005; Begotti e Filho, 2012; Rocha-Santos *et al*., 2014), anfíbios (Pizzatto *et al*., 2009), mamíferos (Ferrari *et al*., 2004; Cisneros-Heredia *et al*., 2005; Sorrell *et al*., 2011, Teixeira *et al*., 2016) e répteis (Quick *et al*., 2005);

Estas serpentes reproduzem-se por viviparidade (Wagner, 2006) e de maneira geral, as fêmeas são maiores que os machos, mas estes possuem cauda mais longa (Chiaraviglio *et al*., 2003; Boback, 2006; Wright, 2012).

3.2 Histórico Taxonômico

Entre os boideos, apenas *Boa* é considerado monotípico, composto apenas da espécie *Boa constrictor* Linnaeus, 1758 (McDiarmid *et al*., 1999; Vences e Glow, 2003; Burbrink, 2005; Lanza e Nistri, 2005; Henderson e Powell, 2007; Pyron *et al*., 2013, 2014).

Boa constrictor apresenta considerável variação nos padrões de coloração (Henderson e Hedges, 1995), os quais têm sido historicamente utilizados

no reconhecimento de várias subespécies. O fenômeno de policromatismo, somado à grande sobreposição em dados merísticos e morfométricos tornam o reconhecimento dessas subespécies problemático. A Tabela 1, retirada e traduzida de Bonny (2007), mostra o histórico taxonômico do gênero, com várias descrições, redescrições e sinonimizações.

Os caracteres morfométricos mais frequentemente utilizados para descrição das subespécies em *Boa constrictor* são obtidos a partir da contagem do número de escamas dorsais, ventrais, subcaudais, oculares, supralabiais, infralabiais e relativos ao número e tamanho das manchas dorsais (Daudin, 1803; Cope, 1877; Forcart, 1951; Cochran, 1946; Lazell, 1964).

Dado que cada autor utilizou diferentes critérios para o reconhecimento dos diferentes táxons, as subespécies previamente propostas apresentam diversos graus de aceitação pela comunidade científica (Peters, 1970; Langhammer, 1985; Price e Russo, 1991; McDiarmid *et al.,* 1999; Wallach *et al.*, 2014), de modo que alguns autores não reconhecem os táxons propostos na categoria subespecífica (Card *et al*, 2016; Wilson e Meyer, 1985), enquanto Price e Russo (1991) não consideram o gênero monotípico, argumentando que ao menos as subespécies insulares representam espécies distintas.

Kluge (1991) realizou uma análise cladística (com base em máxima parcimônia) baseada em 79 caracteres morfológicos, na qual recuperou as espécies dos gêneros de boíneos presentes em Madagascar (*Sanzinia madagascariensis, Acrantophis madagascariensis* e *A. dumerili*) como grupo irmão de *Boa constrictor*, sugerindo que tais gêneros deveriam ser alocados em *Boa.* O clado formado por *Boa, Sanzinia* e *Acrantophis* seria, então, aparentado a *Corallus*, *Epicrates* e *Eunectes* (Boinae do novo mundo).

Mais de uma década depois, no estudo monográfico mais completo disponível para o gênero, desenvolvido por Bonny (2007), foram reconhecidas 10 subespécies de *B. constrictor*. Seis subespécies estão agregadas sob a denominação de grupo Imperator: *Boa constrictor imperator* Daudin, 1803; *Boa constrictor sigma* Smith, 1943; *Boa constrictor sabogae* Barbour, 1906; *Boa constrictor longicauda* Price & Russo, 1991; *Boa constrictor eques* Eydoux & Souleyet, 1841 e *Boa constrictor ortonii* Cope, 1878. Um segundo grupo, denominado Constrictor, reúne as subespécies *Boa constrictor constrictor* Linnaeus, 1758; *Boa constrictor amarali* Stull, 1932 e *Boa constrictor melanogaster*

Langhammer, 1983. Além destas, o autor reconhece a subespécie *Boa constrictor occidentalis* Philippi, 1873 e considera *Boa nebulosa* e *Boa orophias* como espécies plenas. Contudo, este estudo não apresenta uma metodologia clara e mesmo replicável, fazendo com que os resultados obtidos pelo autor e sua proposta taxonômica sejam contestados pelos autores subsequentes (*e.g.*, Wallach *et al*., 2014).

Santoyo-Brito (2007) estudou a morfologia externa de 91 exemplares de três subespécies descritas para o território mexicano: *B. c. imperator* Daudin, 1803; *B. c. mexicana* Jan, 1863; e *B. c. sigma* Smith,1943; baseado apenas em amostras mexicanas. O autor realizou a recontagem de dois caracteres morfológicos (número das escamas ventrais e dorsais no meio do corpo), que foram utilizados para descrever estas subespécies em trabalhos anteriores. Além disso, foram realizadas contagem de mais nove caracteres merísticos e das manchas posterolaterais presentes na cabeça, manchas presentes no dorso e lateral do corpo, presença ou ausências de manchas no focinho e região dorsal do olho. O autor agrupou estes exemplares em seis diferentes zonas (com base nos locais de procedência): Norte, Golfo, península de Yucatán, Pacífico, Ilhas Maria e Central, porém verificou que os caracteres morfológicos analisados foram similares em todos os exemplares e não permitiram segregar as referidas populações com base em combinações únicas de caracteres, concluindo não haver diferenças significativas entre as subespécies *B. c. sigma*, *B. c. mexicana* e *B. c. imperator*.

Uetz (2016), por compilação dos dados da literatura, reconheceu duas espécies : *Boa imperator* e *Boa constrictor*, está última com seis subespécies: *Boa c. amarali* Stull, 1932; *Boa c. constrictor* Linnaeus, 1758; *Boa c. nebulosa* Lazzel, 1964; *Boa c. occidentalis* Philippi, 1873; *Boa c. orophias* Linnaeus, 1758 e *Boa c. ortonii* Cope, 1877.

Uma vez que nenhum estudo de revisão taxonômica (com ampla amostragem e cuja metodologia possa ser replicável) foi realizado até o momento em *Boa*, este trabalho adotou a abordagem mais tradicional e considerou o gênero como monotípico, considerando as seguintes subespécies: *B. c. amarali* Stull, 1932; *B. c. constrictor* Linnaeus, 1758; *B. c. eques* Eydoux e Souleyet, 1842; *B. c. imperator* Daudin, 1803; *B. c. longicauda* Price e Russo, 1991; *B. c. melanogaster* Langhammer, 1983; *B. c. nebulosa* Lazell, 1964; *B. c. occidentalis* Philippi, 1873; *B. c. orophias* Linnaeus, 1758; *B. c. ortonii* Cope, 1878; *B. c. sabogae* Barbour, 1906 e

B. c. sigma Smith, 1943. No Brasil, até o momento, foram descritas as subespécies *B. c. constrictor* com ocorrência na Floresta Amazônia, Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica, e *B. c. amarali* no Cerrado (Peters *et al*., 1986; Henderson e Powell, 2007; Costa e Bérnils, 2015).

3.3 Sistemática molecular do gênero *Boa*

A visão conceitual do que se considera uma espécie mudou ao longo do tempo, bem como as metodologias empregadas para reconhecer os grupos taxonômicos. A emergência das técnicas moleculares, permitiu a publicação de uma série de trabalhos empregando metodologias embasadas em dados de sequências de DNA, com o objetivo de revisitar as propostas taxonômicas e esta abordagem também tem ocorrido no gênero Boa.

Heise *et al.* (1995) realizaram o primeiro estudo utilizando marcadores moleculares para *Boa constrictor.* Os autores investigaram as relações dentro da ordem Squamata, composta pelas serpentes fossoriais (Scolecophidia), boídeos (Henophidia) e demais serpentes (Caenophidia), tuataras e lagartos, usando sequências dos genes mitocondriais para as subunidades 16S e 12S de RNA ribossomal. Henophidia (e Boidea) não foi recuperado como um grupo monofilético, pois *Boa* foi recuperado fora deste agrupamento, como o grupo irmão de Caenophidia.

Posteriormente, vários autores realizaram análises utilizando marcadores moleculares, a fim de testar a hipótese proposta por Kluge (1991) de que *Sanzinia* e *Acrantophis* pertenciam ao gênero *Boa*. Vences *et al*. (2001) desenvolveram análises empregando sequências de genes para as subunidades 16S e 12S do RNA ribossomal; Burbrink (2005) utilizou dados morfológicos associados a sequências do gene para o city *b* e Noonan e Chippindale (2006a) fizeram uso de cinco genes nucleares: c-*mos* (gene para o fator de maturação do oócito), NFT3 (neurotrofina 3), BNDF (fator precursor neurotrófico derivado do cérebro), RAG1 (gene ativador da recombinação 1) e ODC (ornitina descarboxilase). Esses estudos refutaram a hipótese de Kluge (1991) de que os representantes de Madagascar pertencessem ao gênero *Boa* e recuperaram *Boa* como grupo irmão dos demais gêneros de boíneos do novo mundo (*Corallus, Epicrates* e *Eunectes*).

Lynch e Wagner (2010), Pyron *et al*. (2013, 2014) e Reynolds *et al*. (2013) realizaram análises empregando um número maior de marcadores moleculares e de representantes dos boídeos, as quais também refutaram a hipótese proposta por Kluge (1991) e corroboraram a hipótese de Vences *et al*. (2001), Burbrink (2005) e Noonan e Chippindale (2006), na qual *Boa* é grupo irmão dos demais gêneros de boíneos Neotropicais.

3.4 Relações internas em *Boa constrictor*

O *status* monotípico de *Boa* manteve-se estável ao longo do século XX e início do século XXI, mesmo com a inclusão de dados moleculares e outros terminais para os boídeos. Entretanto, este panorama foi modificado quando as relações internas começaram a ser investigadas.

Para as intrarelações em *Boa*, o primeiro estudo publicado foi realizado por Hynková *et al.* (2009), no qual foram utilizadas sequências do gene mitocondrial citocromo *b* (1114 pares de bases - pb) de 115 amostras de populações de *Boa constrictor,* compreendendo seis subespécies: *B. c. constrictor, B. c. imperator, B. c. longicauda, B. c. sabogae, B. c. amarali* e *B. c. occidentalis*, inclusive alguns exemplares que, hipoteticamente, seriam “híbridos” resultantes do cruzamento de diferentes subespécies (*B. c. constrictor* X *B. c*. *imperator*). As análises recuperaram dois clados distintos (em 67 haplótipos): um na América Central e outro na América do Sul (Figura 1), com uma divergência genética estimada de 5 a 7% entre os dois grupos. De acordo com as análises, também haveria trocas genéticas em áreas limítrofes onde representantes dos dois clados teriam contato entre as populações mais ao norte da América do Sul, no Peru (subespécies *B. c. longicauda* e *B. c. ortonii*), Equador (subespécie *B. c. melanogaster*), Colômbia e Venezuela.

Hynková *et al.* (2009) sugeriram que *B. c. imperator* fosse elevada à categoria de espécie plena, mas não formalizaram essa mudança. Os autores reuniram sob a denominação de *B. c. imperator* (*sensu lato*) todas as populações do clado da América Central, incluindo *B. c. longicauda* e *B. c. sabogae.* Também destacaram *B. c. occidentalis* como o haplótipo mais distinto dentro do clado da América do Sul, sendo grupo irmão das outras subespécies neste clado, mas enfatizaram que esta ainda deve ser considerada como subespécie. E, ainda de

acordo com os autores não houve suporte molecular para distinguir as amostras de *B. c. amarali* dentro do clado Sul-Americano.

Reynolds *et al*. (2013) realizaram um amplo estudo utilizando serpentes das famílias Boidae e Pythonidae, compilando um conjunto de dados que abrangeu 127 táxons e 11 lócus, totalizando até 7561 pb por táxon. Os autores recuperaram *B. c. occidentalis* como grupo irmão de *B. c. amarali* + *B. c. constrictor,* e *B. c. imperator* irmão de *Boa imperator sabogae* (assim referida no trabalho). Os autores afirmaram encontrar elevados suportes (85 em *bootstrap* e 89 inferência Baeysiana) para o reconhecimento de *B. imperator*, como proposto por Hynková *et al*. (2009), e recomendaram a elevação de *B. imperator* para a categoria específica, embora tenham admitido a necessidade de um estudo filogenético mais amplo em toda a distribuição de *B. constrictor sensu lato*.

Suárez-Atilano *et al*. (2014) empregaram sequências de citocromo *b* (1063 pb), do íntron nuclear da ornitina descarboxilase (610 pb) e 10 lócus de microssatélites (desenhados pelos próprios autores) para inferir a estrutura filogeográfica, tempos de divergência e demografia histórica de 149 indivíduos de *B. c. imperator* da América Central e México. As análises recuperaram a dicotomia entre as amostras da América Central/México (Norte) e da América do Sul (Sul) e *B. c. occidentalis* como grupo irmão das demais subespécies do clado Sul, corroborando os resultados de Hynková *et al*. (2009).

Adicionalmente, Suárez-Atilano *et al*. (2014) encontraram a presença de duas linhagens reciprocamente monofiléticas em *B. c. imperator*, associadas às principais barreiras geográficas encontradas na América Central e México, às quais denominaram, respectivamente, de PAC (*Mexican Pacific Coast*) e GYCA (*Gulf of Mexico–Yucatan Peninsula–Central America*), além de cinco agrupamentos genéticos diferenciados geograficamente (Figura 2). Segundo os autores, estas duas linhagens de *B. c. imperator* possuem 4% de divergência genética entre si e estão de acordo com os critérios genéticos estabelecidos por Moritz (1994) para o reconhecimento de unidades evolutivamente significativas (ESUs) e que, por isso, consideram PAC e GYCA como ESUs. Os autores ressaltam ainda que, embora *B. c. imperator* seja reconhecida tradicionalmente em todo o México e América Central como uma subespécie, os resultados obtidos (duas grandes linhagens, uma região de contato secundário) fornecem evidências de que podem ser consideradas como

duas espécies distintas, sob o conceito de linhagem geral de espécie proposto por De Queiroz (2007).

Card *et al*. (2016), ampliando amostragem e o número de marcadores moleculares, analisaram as relações filogenéticas e estruturação genética em *Boa* com ampla amostragem de populações do México, América Central e algumas amostras da América do Sul. Foram empregadas sequências mitocondriais para o citocromo *b* (1059 pb) e 1686 SNPs (*Single Nucleotide Polymorphisms*) para um total de 305 indivíduos. Os autores utilizaram uma combinação de métodos de inferência filogenética, análises populacionais e de delimitação de espécies. As diferentes análises suportaram a existência de três clados principais: Norte, Centro e Sul do Continente Americano (Figura 3) e corroboraram os dados descritos por Hynková *et al*. (2009), Reynolds *et al*. (2013) e Suárez-Atilano *et al*. (2014), sugerindo a elevação de *B. c. imperator* à espécie plena e recuperando *B. c. occidentalis* como o grupo irmão de todas as outras amostras do clado Sul (indivíduos do Peru, Brasil, Guiana e Suriname). Além disso, os autores propuseram o reconhecimento de *Boa sigma* como espécie distinta de *B. imperator*, onde a primeira corresponderia ao clado da América do Norte dentro do clado norte composto por *B. imperator* (Card *et al*., 2016).

Embora muitos trabalhos tenham sido publicados para investigar a filogenia e estrutura populacional em *Boa constrictor* (Hynková *et al*., 2009; Reynolds *et al*.; 2013; Suárez-Atilano *et al*., 2014; Card *et al*., 2016), a maioria tem foco nas populações/indivíduos da América Central e México, com poucos indivíduos da porção sul do continente.

Assim, a compilação das informações acerca da grande variabilidade fenotípica (sobretudo com respeito aos padrões de coloração), identificações dúbias, ampla distribuição e propostas filogenéticas baseadas em caracteres moleculares que se complementam e indicam a existência de linhagens distintas dentro de *Boa*, faz deste grupo de serpentes excelente modelo de investigações filogenéticas.

3.5 Registro fóssil

A família Boidae possui registro fossilífero que data do Cretáceo superior, com descrições para todos os continentes, exceto Antártida (Rage, 2001; 2013). A maioria dos fósseis para Boidae, assim como para as serpentes em geral,

são representados por vértebras pré-cloacais isoladas ou associadas (Hsiou e Albino, 2009; Albino, 2012; Scanferla e Agnolín, 2015; Head, 2015).

O fóssil de boídeo mais antigo descrito até o momento para a fauna Neotropical é de *Titanoboa cerrejonensis*, da Formação Cerrejon (Colômbia), com idade estimada entre 60 – 58 Ma (Head *et al*., 2009). Embora Head e colaboradores (2009) não tenham fornecido uma hipótese de relacionamento para *Titanoboa* dentro de Boinae, devido às similaridades morfológicas de elementos craniais (base do forâmem paracotilar e margem anterior do zigósfeno convexa), esta espécie foi considerada como estando na base da radição de Boinae (Head *et al*., 2013).

A hipótese biogeográfica vigente para Boinae propõe que a origem de *Boa* ocorreu provavelmente na parte sul do continente americano (Burbrink, 2005; Noonan e Chippindale, 2006 a, b). De fato, a maioria das descrições fósseis de *Boa* provêm da América do Sul (Albino, 1993; Albino e Carlini, 2008). O fóssil mais antigo de *Boa* descrito até o momento é da região de Gran Barranca (Argentina), descrito por Albino (1993), do início Eoceno (sem especificação da idade), identificado como *Boa* sp.

Para a América Central, há somente um registro, descrito por Head *et al*. (2012), para a Formação Las Cascadas (Panamá), do início do Mioceno, com idade estimada entre 19.3 – 9.8 Ma.

Para a América do Norte, há uma descrição feita para o condado de Gilchrist (Flórida), cuja idade do fóssil também data do início do Mioceno, em torno de 18.5 Ma. Este fóssil foi inicialmente descrito por Vanzolini (1952) como *Neurodromicus stanolseni* e *Neurodromicus barbouri*, sendo em seguida revisados por Auffenberg (1963) e nomeados como *Pseudoepicrates stanolseni*. Posteriormente, Kluge (1988) em uma reanálise, considerou indistinguíveis as vértebras de *Pseudoepicrates stanolseni* e *Boa constrictor*, e a tratou como sinônimo júnior de *B. constrictor*, e Albino (2011) sinonimizou *Pseudoepicrates stanolseni* a *Boa constrictor.*

Uma outra descrição de fóssil para *Boa* foi feita por Miller (1980), considerada na época como gênero *Constrictor*, para Las Tunas, Baja Califórnia, datando do Plioceno tardio (2.5 – 3.5 Ma).

A descrição fóssil mais recente para *B. constrictor* foi realizada por Onary-Alves *et al*. (2016), para o estado de Monary, El Breal de Orocual

(Venezuela), do Plio-Pleistoceno (5.3 – 0.01 Ma) e representa o registro mais ao norte da América do Sul que se tem, como descrição inequívoca de *B. constrictor*.

3.6 Sobre conceitos de espécie

No processo de delimitação de espécies, inevitavelmente incorre-se na questão relativa a definição de espécie. Embora este tópico do estudo não esteja focado em contemplar e/ou avaliar os conceitos de espécies já propostos na literatura, faz-se necessária uma abordagem sucinta do tema de modo a pontuar qual o conceito de espécie será empregado no decorrer do presente estudo (uma revisão mais detalhada pode ser encontrada em Mayden, 1997, 1999; De Queiroz, 1998; Hausdorf, 2011).

Espécies são as unidades fundamentais de referência em todos os campos da biologia e, apesar disso, ainda não existe consenso acerca do que exatamente é uma espécie. Atualmente, existem mais de 22 conceitos de espécies (Mayden, 1997; Mallet, 2007). Embora um conceito possa predominar durante um certo período, nenhuma definição é universal dentro da biologia, e porque estes conceitos são formulados a partir das diferentes características biológicas dos organismos, fruto de processos históricos intrínsecos (De Queiroz, 1998).

Um conceito de espécie deve assinalar os critérios sob os quais um grupo de organismos pode ser considerado uma espécie e, geralmente, os conceitos referem-se a diferentes estágios do processo evolutivo. Assim, um grupo de organismos que pode ser considerado como uma espécie sob um conceito pode não o ser sob outro. É importante destacar também que os conceitos já propostos muitas vezes sobrepõem-se, não sendo necessariamente mutuamente excludentes (De Queiroz, 1998; 2005 a, b; 2007).

De acordo com Coyne e Orr (2004), de maneira geral, os conceitos podem ser baseados em: cruzamento, coesão genética e/ou fenotípica, coesão evolutiva e história evolutiva. Por conseguinte, a adoção de um ou outro conceito depende, inicialmente, do problema a ser abordado (Coyne e Orr, 2004).

Alguns pesquisadores propuseram, também, uma abordagem que reunisse os pontos em comum destes conceitos, unificando-os em um conceito geral.

Mayden (1997) alega que existe um relacionamento hierárquico entre os diferentes conceitos de espécie, e que o “conceito evolutivo” de espécie pode ser tomado como um conceito primário, ao qual todos os demais estariam subordinados. De acordo com Simpson (1961), o conceito evolutivo de espécie é definido como “uma linhagem (uma sequência de ancestrais-descendentes dentro de uma população) evoluindo separadamente das outras, que possui sua própria tendência evolutiva e papel histórico”. Sendo assim, Mayden (1997) considera que os demais conceitos de espécie são secundários em relação a este e que são ferramentas e/ou critérios operacionais que permitem reconhecer as espécies.

Por sua vez, De Queiroz (1998) argumenta que todos os conceitos de espécie, explícita ou implicitamente, descrevem as espécies como segmentos de linhagens de metapopulações que evoluem separadamente, onde, por linhagem, entende-se uma linha direta de ancestral-descendente, propondo o Conceito de Linhagem Geral de Espécie.

Neste trabalho, adotaremos este conceito.

3.7 Delimitação de espécies

Uma vez que as espécies são as unidades fundamentais de referência em todos os campos da Biologia, um dos objetivos centrais da Biologia Evolutiva é determinar quantas espécies existem, como elas evoluíram e elaborar conceitos e métodos que permitam a sua identificação e delimitação.

É importante distinguir entre dois processos que, embora relacionados, possuem objetivos diferentes: a delimitação de espécies e a identificação de espécies. A delimitação de espécies é o processo de reconhecimento de unidades biológicas, baseado em critérios operacionais (De Queiroz, 2007). A identificação de espécies é o processo de nomear as entidades taxonômicas.

Sob a perspectiva de metapopulações, aliados ao progresso teórico em análises filogenéticas e populacionais, novos métodos foram desenvolvidos para a delimitação de espécies (Sites e Marshall, 2003; Camargo e Sites, 2013). Embora vários tipos de fontes de dados possam ser utilizados para delimitar as espécies, como por exemplo, caracteres morfológicos, ecológicos, comportamentais, citogenéticos etc, os dados moleculares são cada vez mais empregados, pela grande quantidade de caracteres que fornecem. Além disso, os dados genéticos têm

potencial para fornecer evidência de divergência em um estágio inicial de diversificação de uma linhagem (Knowles e Carstens, 2007), desempenhando um papel cada vez mais importante na definição das espécies (Sites e Marshall, 2004).

A utilização de dados moleculares na metodologia de delimitação de espécies tem conduzido, de maneira geral, a novas propostas na caracterização de linhagens. Linhagens crípticas, normalmente não identificadas sem o auxílio de dados moleculares, podem ser reconhecidas; linhagens cujos caracteres fenotípicos não são suficientemente divergentes podem ser reconhecidas; linhagens formalmente reconhecidas são corroboradas ou revalidadas (Leavitt *et al*., 2015).

Existem diversos algoritmos, metodologias e programas descritos para delimitação de espécies: baseados em distância (Puillandre *et al*., 2012; Brown *et al*., 2012); em máxima parcimônia (Templeton *et al*., 1992; Hart e Sunday, 2007); máxima verossimilhança (Pons *et al*., 2006; Monaghan *et al*., 2009; Carstens e Dewey, 2010; Ence e Carstens, 2011); e estatística Bayesiana (Yang e Ranala, 2010).

As abordagens podem ser realizadas com base em um ou múltiplos lócus e alguns métodos podem empregar ambos. Os métodos unilócus são eficientes em proporcionar abordagens preliminares em grande escala, como, por exemplo, avaliações de diversidade de espécies. As limitações incorrem, particularmente, em linhagens de divergência recente onde existe retenção de polimorfismo ancestral ou *lineage sorting*, o que pode resultar em topologias que não refletem a história evolutiva do grupo (Taylor *et al*., 2000; Knowles e Carstens, 2007; Heled e Drummond, 2010). Em contraste, as análises multilócus podem fornecer hipóteses robustas de fronteiras entre as espécies com um grau elevado de confiança, uma vez que combinam marcadores com diferentes taxas evolutivas e que sofreram diferentes pressões seletivas (Yang e Rannala, 2010; Zhang *et al*., 2011; Satler *et al*., 2013).

Geralmente, uma filogenia contendo múltiplos táxons é construída e as espécies são delimitadas por critérios topológicos, como monofilia, comprimentos dos ramos e valores de suporte (Wiens, 2007). Outro critério comumente usado é a concordância entre dados de fontes independentes (como por exemplo, morfologia e moléculas) ou quando os indivíduos pertencem ao mesmo clado em filogenias baseadas em marcadores moleculares diferentes (Pons *et al*., 2006; O'Meara, 2010; Ence e Carstens, 2011).

Dentre os métodos de delimitação de espécies, aqueles baseados na teoria da coalescência são muito utilizados. A teoria da coalescência possui como estratégia empregar modelos matemáticos a uma amostra de *n* indivíduos de uma geração e traçar sua genealogia, rastreando todos os alelos de um gene compartilhados pelos membros desta população até atingir uma cópia ancestral, que representaria o ponto de união ou coalescência (Tavaré *et al*.,1997).

Um destes métodos é o *Poisson Tree Process* (PTP). Esta abordagem utiliza como modelo evolutivo o *Evolutionary Placement Algorithm* (EPA), que utiliza uma sequência de referência para procurar por outras sequências similares e inferir parentesco (Berger *et al*., 2011). Geralmente é utilizada em filogenias unilócus, podendo também ser utilizada em multilócus (Cottontail *et al*., 2014). Neste modelo, a delimitação de espécies é feita tomando por base uma árvore filogenética enraizada, não ultramétrica, onde os eventos de cladogênese são medidos em termos de número de substituições e que os mesmos são refletidos nos tamanhos dos ramos da topologia. A ultrametricidade das árvores de entrada não é necessária porque as taxas de especiação são calculadas diretamente a partir do número de substituições. Por este mesmo motivo, PTP é um método robusto e rápido. Assume-se que cada substituição possui uma probabilidade mínima de gerar uma especiação e que cada substituição é independente da outra, seguindo uma distribuição binominal. Para cada ramo da árvore de referência é retirado um conjunto de sequências que são rearranjadas e cuja probabilidade é calculada, sendo descartadas as sequências que possuem probabilidade < 0.5 (Zhang *et al*., 2013).

Outro método é o modelo GMYC (*Generalized Mixed Yule Coalescent*), que foi introduzido por Pons *et al*. (2006) e utiliza um modelo simples de evolução, para um único lócus, assumindo que as diferenças evolutivas entre espécies e populações resultam em diferentes taxas de ramificação em uma árvore de gene. Esta metodologia combina o modelo coalescente com o modelo Yule de eventos de especiação intraespecíficos (o modelo de especiação de Yule assume uma condição de intercâmbio onde, a qualquer tempo, uma espécie existente pode originar uma nova espécie). Assim, para uma dada topologia, um terminal é escolhido aleatoriamente e testado como ancestral de dois novos terminais (Steel e MacKenzie, 2001).

Para o modelo GMYC os autores assumem que o mesmo considera as entidades como espécies sob o conceito proposto por De Queiroz (1998). Para PTP, na descrição original do método, os autores basearam-se no conceito filogenético de espécie (*Phylogenetic Species Concept* - PSC) para desenvolver o modelo de especiação sob o qual o método PTP trabalha (Zhang *et al*., 2013). Como neste trabalho assumiremos o conceito de De Queiroz (1998) de metapolulações, que conforme Mayden (1997) “englobaria” também o conceito filogenético, ambos os métodos podem ser empregados nesta abordagem.

As metodologias de delimitação de espécie vêm sendo aplicadas na resolução de incertezas taxonômicas, especialmente para táxons com linhagens crípticas ou que possuem muitas subespécies descritas, nos mais diversos grupos de organismos, como aranhas (Satler, 2013), lêmures (Groeneveld *et al*., 2009), crocodilianos (Shirley *et al*., 2014), lagartos (Leaché e Fujita, 2010), entre outros. Na Subordem das Serpentes, a delimitação de espécies utilizando dados moleculares em abordagens coalescentes já foi realizada em *Sistrurus* (Kubatko *et al*., 2011), *Hydrophiinae* (Ukuwela *et al*., 2013), *Lampropeltis* (Ruane *et al*., 2014) e *Crotalus* (Bryson *et al*., 2014).

As serpentes do complexo *Boa constrictor* representam um modelo de organismos no qual novas abordagens de delimitação de espécies poderão auxiliar na elucidação dos problemas taxonômicos, pois possui ampla distribuição na região Neotropical (Henderson e Powel, 2007), muitas subespécies (Bonny, 2007; Uetz e Hallerman, 2013) e indicação de diversidade críptica (Hynková *et al*., 2009; Reynolds *et al*.; 2013; Suárez-Atilano *et al*., 2014; Card *et al*., 2016).

Tabela 1 - Resumo das descrições, redescrições e sinonimizações para Boa constrictor. Retirado de Bonny (2007).

NO	AUTOR	DESCRIÇÃO
1564	Laudonniere	Primeiro registro de *Boa*
1734	Sebas	Registros/desenhos de *Boa,* em "*Lo cumpletissimi Rerum Naturalium Thesauri*"
1758	Linnaeus	Publicação da 10ª edição de "*Systema Naturae*". Muitas espécies reunidas dentro do gênero *Boa* (ex.: *Boa canina, Boa cenchria, Boa constrictor, Boa murina*)
1768	Laurenti	Publicação de "*Reptilium*", com descrição de várias serpentes sob o gênero *Constrictor*: *C. formossimus, C. rexserpentum, C. auspex, C. diviniloquus, C. orophia* (= sinônimos de *Boa constrictor* Linnaeus, 1758)
1801	Schneide	*Boa constrictor*
1803	Daudin	*Boa imperator*
1841	Eydoux e Souleyet	*Boa eques*
1843	Fitzinger	Atribuição de *Boa constrictor* como espécie tipo do gênero *Boa,*
1844	Dumeril e Bibron	*Boa diviniloqua*
1863	Jan	*Boa diviniloquax* var. *mexicana*
1873	Philipi	*Boa occidentalis*
1878	Cope	*Boa ortonii*
1882	Duméril e Bocourt	*Boa mexicana*
1883	Garman	*Boa constrictor* var. *isthmica*
1901	Stejneger	Atribuição (após revisão da obra de Laurenti) de *Boa canina* como espécie tipo do gênero *Boa* e revalidação do gênero *Constrictor*, inclusão das espécies descritas até o momento dentro do gênero *Boa*
1901 a 1950		Reconhecimento do gênero *Constrictor* por vários herpetologistas
1910	Ihering	*Constrictor constrictor imperator, Constrictor constrictor occidentalis*
1924	Barbour e Amaral	*Constrictor constrictor constrictor*
1929	Amaral	*Constrictor constrictor orophias*
1929	Barbour e Loveridge	*Epicrates sabogae Barbour, 1906 (= Constrictor constrictor sabogae)*
1932	Stull	*Constrictor constrictor amarali (subesp. nov)*
1935	Stull	Checklist da Familia Boidae , com as seguintes espécies e subespécies do gênero *Constrictor: C. constrictor constrictor , C. c. amarali , C. c. imperator*, *C. c.r mexicanus , C. c. occidentalis* , *C. c. sabogae*, *C. c. orophias*
1945	Smith	*Constrictor constrictor sigma* (subesp. nov)
1943	Schmidt e Walker	*Constrictor constrictor ortonii*
1951	Forcart	Revalidaçãodo gênero *Boa* (após revisão de Fitzinger, 1843), de acordo com o código internacional de nomenclatura. De acordo com Forcart (1951), as espécies e subespécies do gênero passaram a ser: *Boa constrictor constrictor* Linnaeus, 1758; *Boa constrictor amarali* Stull, 1932; *Boa constrictor imperator* Daudin, 1803; *Boa constrictor occidentalis* Philippi, 1873; *Boa constrictor sabogae* Barbour, 1929; *Boa orophias* Linnaeus, 1758. Mesmo assim, o nome *Constrictor* para o gênero ainda foi mantido por muito tempo em algumas descrições.
1964	Lazell	*Constrictor constrictor nebulosus* (subesp. nov); *Constrictor constrictor orophias.*
1969	Stimson	Publicação de " *Liste der rezenten Amphibien und Reptilien*", onde *Boa* é monotípico, com as seguintes subespécies: *Boa constrictor constrictor* Linnaeus, 1758; *Boa constrictor amarali* Stull, 1932; *Boa constrictor imperator* Daudin, 1803; *Boa constrictor nebulosa* Lazell, 1964; *Boa constrictor occidentalis* Philippi, 1873; *Boa constrictor ortonii Cope, 1878;* *Boa constrictor orophias* Linnaeus, 1758; *Boa constrictor sabogae* Barbour, 1906.
1983	Langhammer	*Boa constrictor melanogaster* (subesp. nov)
1991	Price e Russo	*Boa constrictor longicauda* (subesp. nov)
1991	Kluge	Propõe a sinonimização das espécies de boídeos de Madagascar em *Boa*: *Acrantophis madagascariensis = Boa madagascariensis*; *Acrantophis dumerili = Boa dumerili e Sanzinia madagascariensis = Boa manditra.*

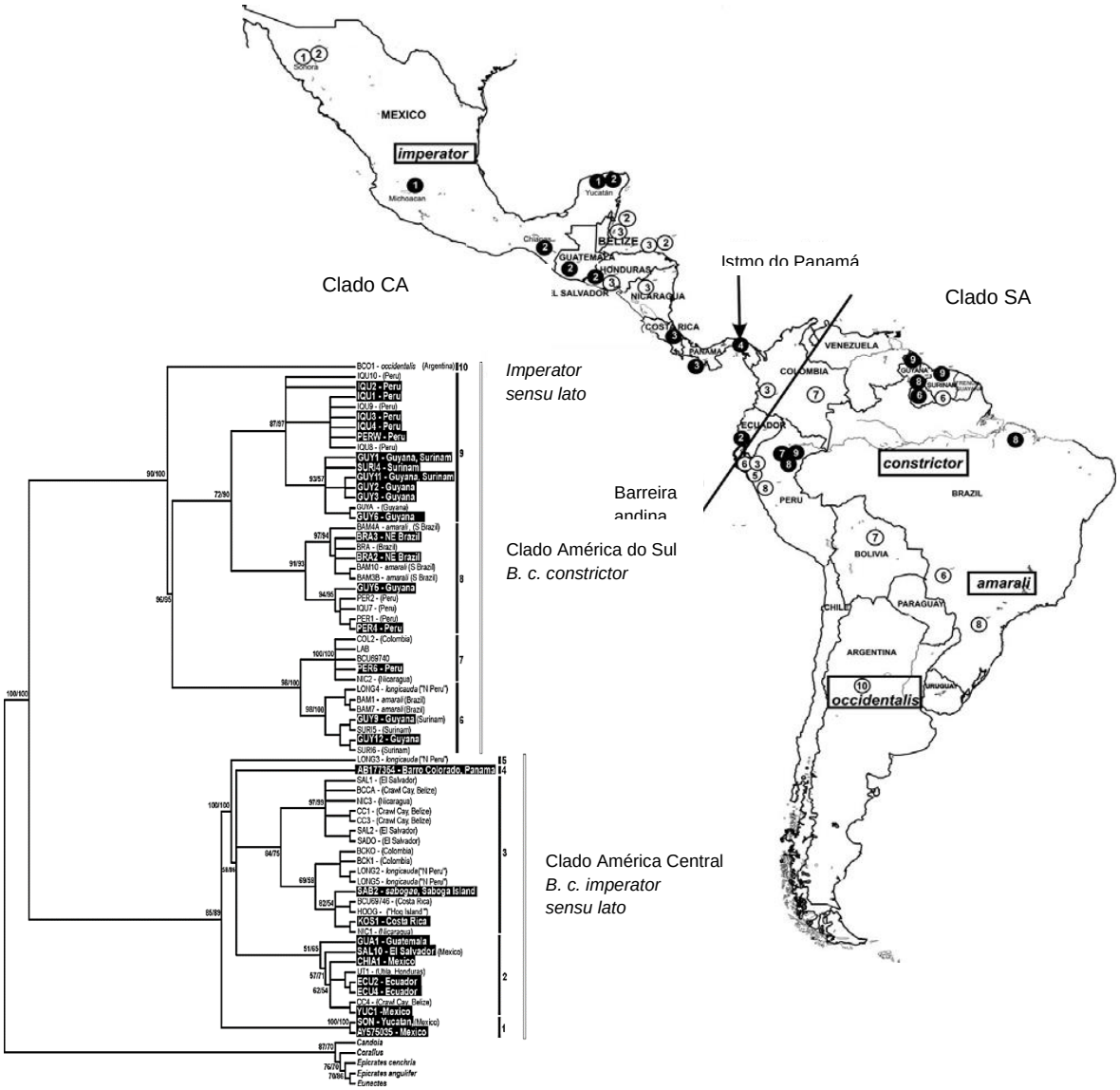

Figura 1 - Topologia obtida a partir de Máxima Parcimônia com base no gene Cytb, mostrando dois grupos recuperados, um clado na América do Sul e outro na América Central. À direita, mapa mostrando a distribuição dos haplótipos. Os números dentro dos círculos brancos e pretos referem-se aos grupos de haplótipos e correspondem aos números ao longo da barra vertical na árvore à esquerda. Figura retirada e modificada de Hynková *et al*. (2009).

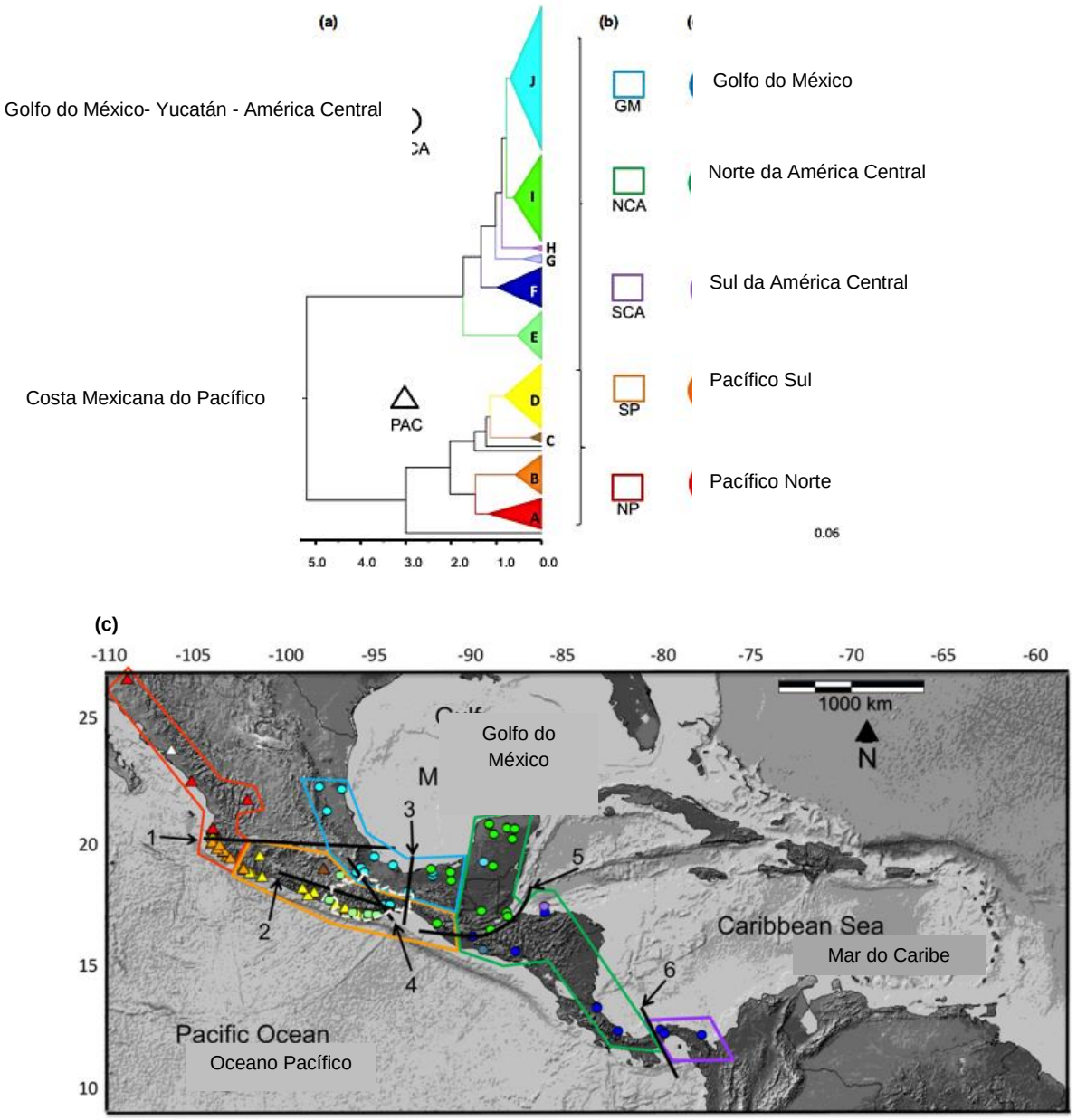

Figura 2 - a) Filogenia com datação molecular mostrando dois clados principais e 10 haplogrupos recuperados dentro de *B. c. imperator* procedentes do México e América Central: Costa Mexicana do Pacífico, PAC (grupos A-DGolfo do México- Península de Yucatán da América Central, GYCA (grupos E-J). A escala de tempo é mostrada na parte inferior (em milhões de anos - Ma). b) Delimitação espacial de cinco agrupamentos genéticos, representados por quadrados coloridos, nomeados com relação à localização geográfica. c) Mapa mostrando a localização geográfica das amostras agrupadas nas duas principais linhagens recuperadas na filogenia PAC, representada por triângulos e GYCA, representada por círculos.As linhas coloridas delimitam os cinco agrupamentos genéticos descritos em (b). As linhas sólidas pretas representam as principais barreiras geográficas consideradas no trabalho: (1) Cinturão Vulcânico Trans-Mexicano; (2) Serra Madre do Sul; (3) Istmo de Tehuantepec; (4) Serra Norte de Oaxaca; (5) Sistema de falhas Motagua-Polochic-Jocot; (6) sistema de Chagres Rio e Canal do Panamá. Retirado e modificado de Suárez-Atilano *et al.*, (2014).

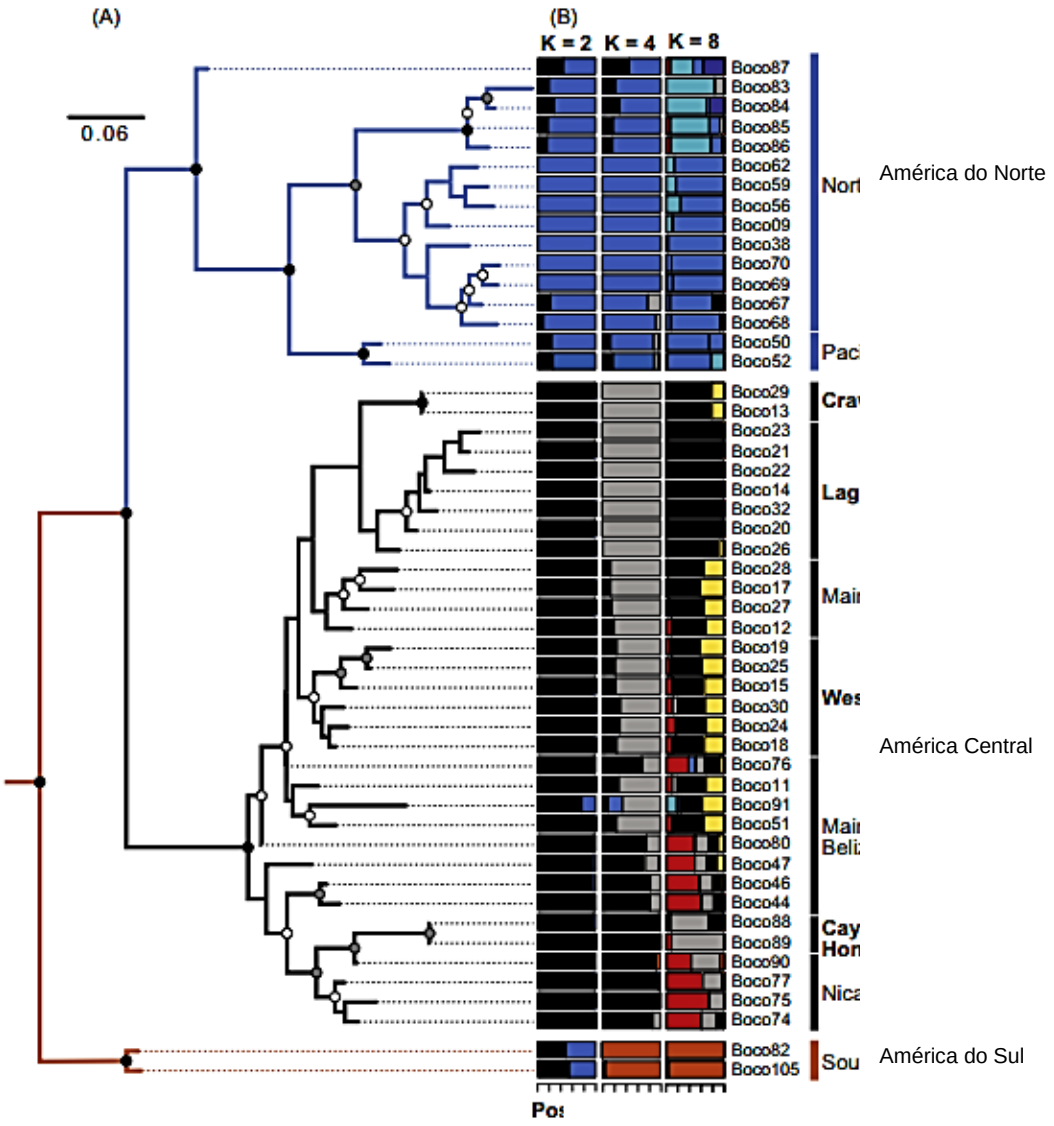

Figura 3 - Relações filogenéticas de *Boa*, inferidos com base em SNPs. Cladograma inferido utilizando o modelo de nascimento-morte no RAxML. Os ramos foram coloridos de acordo com a distribuição geográfica dos clados: América do Norte (azul), América Central (preto), América do Sul (laranja). Os nós estão coloridos de acordo com o suporte (probabilidade posterior): preto = > 95%, cinza = entre 75% e 95%, branco = entre 50% e 75%, e sem símbolos nos nós= < 50%. Retirado e modificado de Card *et al*. (2016).

4 CONCLUSÕES

As principais conclusões deste trabalho são:

- De acordo com as análises filogenéticas, o gênero *Boa* é recuperado como monofilético, com nove linhagens;
- De acordo com as Análises de Delimitação de Espécies, as amostras analisadas de *Boa* não pertencem a uma única espécie putativa, sugerindo a existência de no mínimo quatro EPs;
- Os táxons/subespécies historicamente reconhecidos como subespécies *B. c. amarali, B. c. constrictor, B. c. imperator, B. c. longicauda, B. c. melanogaster, B. c. ortonii* e *B. c. sabogae*, não foram reconhecidos como linhagens únicas, tanto nas análises filogenéticas quanto nas análises de delimitação de espécies;
- Os táxons historicamente reconhecidos como subespécies *B. c. nebulosa, B. c. orophias e B. c. occidentalis,* foram reconhecidos como linhagens distintas, tanto nas análises filogenéticas quanto nas análises de delimitação de espécies;
- Somando-se os dados obtidos na filogenia e ADE, ao menos cinco linhagens distintas podem ser reconhecidas: *B. constrictor (sensu stricto*), *Boa occidentalis* e *Boa imperator; Boa nebulosa* e *Boa orophias*;

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALBINO, Adriana M. First snake record from the Sarmiento Formation at La Gran Hondonada (Chubut Province, Argentina). **Ameghiniana**, v. 49, n. 2, p. 230-235, 2012.

ALBINO, Adriana M. Morfología vertebral de Boa constrictor (Serpentes: Boidae) y la validez del género mioceno Pseudoepicrates Auffenberg, 1923. **Ameghiniana**, v. 48, n. 1, p. 53-62, 2011.

ALBINO, Adriana M.; CARLINI, Alfredo A. First Record of Boa constrictor (Serpentes, Boidae) in the Quaternary of South America. **Journal of Herpetology**, v. 42, n. 1, p. 82-88, 2008.

ALBINO, Adriana Maria. Snakes from the Paleocene and Eocene of Patagonia (Argentina): paleoecology and coevolution with mammals. **Historical Biology**, v. 7, n. 1, p. 51-69, 1993.

ANTONELLI, Alexandre et al. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 24, p. 9749-9754, 2009.

ARÈVALO, Elisabeth; DAVIS, Scott K.; SITES, Jack W. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the Sceloporus grammicus complex (Phrynosomatidae) in central Mexico. **Systematic Biology**, v. 43, n. 3, p. 387-418, 1994.

AUFFENBERG, Walter. **The fossil snakes of Florida**. Tulane University, 1963.

BALLARD, J. William O.; RAND, David M. The population biology of mitochondrial DNA and its phylogenetic implications. Annual Review of Ecology, **Evolution, and Systematics,** p. 621-642, 2005.

BALLARD, J. William O.; WHITLOCK, Michael C. The incomplete natural history of mitochondria. **Molecular ecology**, v. 13, n. 4, p. 729-744, 2004.

BATALHA-FILHO, Henrique; CABANNE, Gustavo Sebastián; MIYAKI, Cristina Yumi. Phylogeography of an Atlantic forest passerine reveals demographic stability through the last glacial maximum. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 65, n. 3, p. 892-902, 2012.

BEGOTTI, R. A.; MARCOS-FILHO, A. Fatal attack on an adult Chestnut-fronted Macaw Ara severus by a Boa constrictor in the Brazilian Amazon. **Cotinga**, v. 34, p. 106-107, 2012.

BENNETT, Keith D. Continuing the debate on the role of Quaternary environmental change for macroevolution. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1442, p. 295-303, 2004.

BERGER, Simon A.; KROMPASS, Denis; STAMATAKIS, Alexandros. Performance, accuracy, and web server for evolutionary placement of short sequence reads under maximum likelihood. **Systematic biology**, p. syr010, 2011.

BIRKY JR, C. William. The inheritance of genes in mitochondria and chloroplasts: laws, mechanisms, and models. **Annual review of genetics**, v. 35, n. 1, p. 125-148, 2001.

BOBACK, Scott M. A morphometric comparison of island and mainland boas (Boa constrictor) in Belize. **Copeia**, v. 2006, n. 2, p. 261-267, 2006.

BOBACK, Scott M. Natural history and conservation of island boas (Boa constrictor) in Belize. **Copeia,** v. 2005, n. 4, p. 879-884, 2005.

BONNY, Klaus. Gattung Boa. Kirschner & Seufer, 2007.

BRAUN, Janet K. et al. Phylogenetic and biogeographic relationships of mouse opossums Thylamys (Didelphimorphia, Didelphidae) in southern South America. **Journal of Mammalogy**, v. 86, n. 1, p. 147-159, 2005.

BREMER, Birgitta et al. More characters or more taxa for a robust phylogeny—case study from the coffee family (Rubiaceae). **Systematic Biology**, v. 48, n. 3, p. 413-435, 1999.

BROWN, Samuel DJ et al. Spider: an R package for the analysis of species identity and evolution, with particular reference to DNA barcoding. **Molecular Ecology Resources**, v. 12, n. 3, p. 562-565, 2012.

BROWN, Samuel DJ et al. Spider: an R package for the analysis of species identity and evolution, with particular reference to DNA barcoding. **Molecular Ecology Resources**, v. 12, n. 3, p. 562-565, 2012.

BROWN, Wesley M.; GEORGE, Matthew; WILSON, Allan C. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 76, n. 4, p. 1967-1971, 1979.

BRYSON JR, Robert W. et al. Elucidation of cryptic diversity in a widespread Nearctic treefrog reveals episodes of mitochondrial gene capture as frogs diversified across a dynamic landscape. **Evolution**, v. 64, n. 8, p. 2315-2330, 2010.

BRYSON, R. W. et al. Multilocus species delimitation in the Crotalus triseriatus species group (Serpentes: Viperidae: Crotalinae), with the description of two new species. **Zootaxa,** v. 3826, n. 3, p. 475-496, 2014.

BRYSON, Robert W. et al. Evolutionary drivers of phylogeographical diversity in the highlands of Mexico: a case study of the Crotalus triseriatus species group of montane rattlesnakes. **Journal of Biogeography**, v. 38, n. 4, p. 697-710, 2011.

BURBRINK, Frank T. Inferring the phylogenetic position of Boa constrictor among the Boinae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 34, n. 1, p. 167-180, 2005.

BURBRINK, Frank T.; LAWSON, Robin; SLOWINSKI, Joseph B. Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American rat snake (Elaphe obsoleta): a critique of the subspecies concept. **Evolution**, v. 54, n. 6, p. 2107-2118, 2000.

BUSH, Mark B. Amazonian speciation: a necessarily complex model. **Journal of Biogeography**, p. 5-17, 1994.

CAMARGO, Arley; JACK JR. SITES. **Species delimitation: a decade after the renaissance**. INTECH Open Access Publisher, 2013.

CARD, Daren C. et al. Phylogeographic and population genetic analyses reveal multiple species of Boa and independent origins of insular dwarfism. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 102, p. 104-116, 2016.

CARNAVAL, Ana Carolina et al. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. **Science**, v. 323, n. 5915, p. 785-789, 2009.

CARSTENS, Bryan C.; DEWEY, Tanya A. Species delimitation using a combined coalescent and information-theoretic approach: an example from North American Myotis bats. **Systematic Biology**, p. syq024, 2010.

CASTOE, Todd A. et al. Comparative phylogeography of pitvipers suggests a consensus of ancient Middle American highland biogeography. **Journal of Biogeography**, v. 36, n. 1, p. 88-103, 2009.

CEDIEL, Fabio; SHAW, Robert P.; CCERES, Carlos. **Tectonic assembly of the northern Andean Block**. 2003.

CHIARAVIGLIO, Margarita et al. Intrapopulation variation in life history traits of Boa constrictor occidentalis in Argentina. **Amphibia-Reptilia**, v. 24, n. 1, p. 65-74, 2003.

CISNEROS-HEREDIA, Diego F.; LEÓN-REYES, Andrés; SEGER, Sylvia. Boa constrictor predation on a titi monkey, Callicebus discolor. **Neotropical Primates**, v. 13, n. 3, p. 11-12, 2005.

COCHRAN, Doris M. Notes on the herpetology of the Pearl Islands, Panama. **Smithsonian Miscellaneous Collections** v. 106, n.4 p. 1-8. 1946.

COPE, E. D. Synopsis of the cold blooded vertebrata, procured by Prof. James Orton during his exploration of Peru in 1876-77. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 17, n. 100, p. 33-49, 1877.

COSTA, H. C. ; BERNILS, R. S. . Répteis brasileiros: Lista de espécies. **Herpetologia Brasileira**, v. 4, p. 75-93, 2015.

COTTONTAIL, Veronika M. et al. High local diversity of Trypanosoma in a common bat species, and implications for the biogeography and taxonomy of the T. cruzi clade. **PloS one**, v. 9, n. 9, p. e108603, 2014.

DAUDIN, François Marie; SONNINI, Charles Sigisbert. **Histoire naturelle, generale et particulière, des reptiles**. de l'imprimerie de F. Dufart, 1803.

DÁVALOS, Liliana M. et al. Understanding phylogenetic incongruence: lessons from phyllostomid bats. **Biological Reviews**, v. 87, n. 4, p. 991-1024, 2012.

DAZA, Juan M.; CASTOE, Todd A.; PARKINSON, Christopher L. Using regional comparative phylogeographic data from snake lineages to infer historical processes in Middle America. **Ecography**, v. 33, n. 2, p. 343-354, 2010.

De QUEIROZ, K. Different species problems and their resolution. ***BioEssays***, *27*(12), 1263-1269.2005b.

DE QUEIROZ, K. **The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations. Endless forms: species and speciation**, p. 57-75, 1998.

DE QUEIROZ, Kevin. Ernst Mayr and the modern concept of species. **Proceedings of the National Academy of Science**s, v. 102, n. suppl 1, p. 6600-6607, 2005a.

DE QUEIROZ, Kevin. Species concepts and species delimitation. **Systematic biology**, v. 56, n. 6, p. 879-886, 2007.

DEGNAN, James H.; ROSENBERG, Noah A. Discordance of species trees with their most likely gene trees. **PLoS Genet**, v. 2, n. 5, p. e68, 2006.

DEVITT, Thomas J. Phylogeography of the Western Lyresnake (Trimorphodon biscutatus): testing aridland biogeographical hypotheses across the Nearctic–Neotropical transition. **Molecular Ecology**, v. 15, n. 14, p. 4387-4407, 2006.

DRUMMOND, A.J., SUCHARD, M.A., XIE, D., Rambaut, A. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7 **Molecular Biology And Evolution n.** 29 p. 1969-1973. 2012.

ENCE, Daniel D.; CARSTENS, Bryan C. SpedeSTEM: a rapid and accurate method for species delimitation. **Molecular Ecology Resources**, v. 11, n. 3, p. 473-480, 2011.

FARRIS, David W. et al. Fracturing of the Panamanian Isthmus during initial collision with South America. **Geology**, v. 39, n. 11, p. 1007-1010, 2011.

FERRARI, Luca et al. The dynamic history of the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Mexico subduction zone. **Tectonophysics**, v. 522, p. 122-149, 2012.

FERRARI, Stephen F. et al. Fatal Attack of a Boa constrictoron a Bearded Saki (Chiropotes satanas utahicki). **Folia Primatologica**, v. 75, n. 2, p. 111-113, 2004.

FELENSTEIN, Joseph. **Inferring phylogenies**. Sunderland: Sinauer Associates, 2004.

FORCART, Lothar. Nomenclature remarks on some generic names of the snake family Boidae. **Herpetologica**, v. 7, n. 4, p. 197-199, 1951.

FOUQUET, Antoine et al. The trans-riverine genetic structure of 28 Amazonian frog species is dependent on life history. **Journal of Tropical Ecology**, v. 31, n. 04, p. 361-373, 2015.

FRAZÃO, Annelise; DA SILVA, Hélio Ricardo; DE MORAES RUSSO, Claudia Augusta. The Gondwana Breakup and the History of the Atlantic and Indian Oceans Unveils Two New Clades for Early Neobatrachian Diversification. **PloS one**, v. 10, n. 11, p. e0143926, 2015.

GARZIONE, Carmala N. et al. Rise of the Andes. **science**, v. 320, n. 5881, p. 1304-1307, 2008.

GATESY, John; DESALLE, Rob; WAHLBERG, Niklas. How many genes should a systematist sample? Conflicting insights from a phylogenomic matrix characterized by replicated incongruence. Systematic Biology, v. 56, n. 2, p. 355-363, 2007.

GOLOBOFF, Pablo A.; FARRIS, James S.; NIXON, Kevin C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, n. 5, p. 774-786, 2008.

GREEN, S.E.W. **Evolutionary biology and conservation of Hog Island Boa constrictor**. PhD Thesis, University of Kent, Canterbury, UK. 2011.

GREGORY-WODZICKI, Kathryn M. Uplift history of the Central and Northern Andes: a review. **Geological Society of America Bulletin**, v. 112, n. 7, p. 1091-1105, 2000.

GROENEVELD, Linn F. et al. Species delimitation in lemurs: multiple genetic loci reveal low levels of species diversity in the genus Cheirogaleus. **BMC Evolutionary Biology**, v. 9, n. 1, p. 1, 2009.

HAFFER, J.; PRANCE, G. T. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. **Amazoniana**, v. 16, n. 3, p. 579-607, 2001.

HAFFER, Jürgen. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. **Biodiversity and Conservation**, v. 6, p. 451-476, 1997.

HAFFER, Jürgen. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 4, p. 917-947, 2008.

HALL, Jason PW; HARVEY, Donald J. The phylogeography of Amazonia revisited: new evidence from riodinid butterflies. **Evolution**, v. 56, n. 7, p. 1489-1497, 2002.

HART, Michael W.; SUNDAY, Jennifer. Things fall apart: biological species form unconnected parsimony networks. **Biology Letters**, v. 3, n. 5, p. 509-512, 2007.

HAUG, Gerald H.; TIEDEMANN, Ralf. Effect of the formation of the Isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation. Nature, v. 393, n. 6686, p. 673-676, 1998.

HAUSDORF, Bernhard. Progress toward a general species concept. **Evolution,** v. 65, n. 4, p. 923-931, 2011.

HEAD, J.J., BLOCH, J.I., et al. Cranial osteology, body size, systematics, and ecology of the giant Paleocene snake Titanoboa cerrejonensis. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 33(suppl.):140-141. 2013.

HEAD, Jason J. et al. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. **Nature,** v. 457, n. 7230, p. 715-717, 2009.

HEAD, Jason J. Fossil calibration dates for molecular phylogenetic analysis of snakes 1: Serpentes, Alethinophidia, Boidae, Pythonidae. **Palaeontologia Electronica**, v. 18, n. 1, p. 1-17, 2015.

HEAD, Jason J. et al. Fossil evidence for earliest Neogene American faunal interchange: Boa (Serpentes, Boinae) from the early Miocene of Panama. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 32, n. 6, p. 1328-1334, 2012. HEDGES, S. Blair. PALEOGEOGRAPHY OF THE ANTILLES AND ORIGIN OF WEST INDIAN TERRESTRIAL VERTEBRATES 1. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 93, n. 2, p. 231-244, 2006.

HEDGES, S. Blair. Vicariance and dispersal in Caribbean biogeography. **Herpetologica,** p. 466-473, 1996.

HEDGES, S. Blair; HASS, Carla A.; MAXSON, Linda R. Caribbean biogeography: molecular evidence for dispersal in West Indian terrestrial vertebrates. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 89, n. 5, p. 1909-1913, 1992.

HEDGES, S. Blair; DUDLEY, Joel; KUMAR, Sudhir. TimeTree: a public knowledge-base of divergence times among organisms. **Bioinformatics**, v. 22, n. 23, p. 2971-2972, 2006.

HEISE, Philip J. et al. Higher-level snake phylogeny inferred from mitochondrial DNA sequences of 12S rRNA and 16S rRNA genes. **Molecular Biology and Evolution**, v. 12, n. 2, p. 259-265, 1995.

HELED, Joseph; DRUMMOND, Alexei J. Bayesian inference of species trees from multilocus data. **Molecular biology and evolution**, v. 27, n. 3, p. 570-580, 2010.

HENDERSON, Robert W et al. Ecological correlates and patterns in the distribution of Neotropical boines (Serpentes: Boidae): a preliminary assessment. **Herpetological Natural History**, v. 3, p. 1, 1995.

HENDERSON, Robert W.; POWELL, Robert (Ed.). **Biology of the Boas and Pythons**. Eagle Mountain Publishing, Utah, USA, 2007.

HSIOU, Annie S.; ALBINO, Adriana M. Presence of the genus Eunectes (Serpentes, Boidae) in the Neogene of southwestern Amazonia, Brazil. **Journal of Herpetology,** v. 43, n. 4, p. 612-619, 2009.

HYNKOVÁ, Ivana; STAROSTOVÁ, Zuzana; FRYNTA, Daniel. Mitochondrial DNA variation reveals recent evolutionary history of main Boa constrictor clades. **Zoological science**, v. 26, n. 9, p. 623-631, 2009.

IZQUIERDO-CARRASCO, Fernando; SMITH, Stephen A.; STAMATAKIS, Alexandros. Algorithms, data structures, and numerics for likelihood-based phylogenetic inference of huge trees. **BMC bioinformatics**, v. 12, n. 1, p. 1, 2011.

KATOH, Kazutaka; STANDLEY, Daron M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. **Molecular biology and evolution**, v. 30, n. 4, p. 772-780, 2013.

KLUGE, Arnold G. **Boine snake phylogeny and research cycles**. Museum of Zoology, the University of Michigan, 1991.

KLUGE, Arnold G. Relationships of the Cenozoic boine snakes Paraepicrates and Pseudoepicrates. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 8, n. 2, p. 229-230, 1988.

KNOWLES, L. Lacey; CARSTENS, Bryan C. Delimiting species without monophyletic gene trees. **Systematic biology**, v. 56, n. 6, p. 887-895, 2007.

KUBATKO, Laura S.; GIBBS, H. Lisle; BLOOMQUIST, Erik W. Inferring species-level phylogenies and taxonomic distinctiveness using multilocus data in Sistrurus rattlesnakes. **Systematic Biology**, p. syr011, 2011.

KUMAR, Sudhir, STECHER, Glen, Koichiro Tamura, Koichiro. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. Molecular Biology Evolution. v. 33 n. 7 p.1870–1874. 2016.

LANGHAMMER, James K. **A new subspecies of boa constrictor, boa constrictor melanogaster, from Ecuador (serpentes: boidae)**. 1985.

LANZA, Benedetto; NISTRI, Annamaria. Somali Boidae (genus Eryx Daudin 1803) and Pythonidae (genus Python Daudin 1803)(Reptilia Serpentes). **Tropical Zoology,** v. 18, n. 1, p. 67-136, 2005.

LAZELL, James D. The Lesser Antillean Representative of Bothrops and Constrictor. The Museum, 1964.

LEACHÉ, Adam D.; FUJITA, Matthew K. Bayesian species delimitation in West African forest geckos (Hemidactylus fasciatus). **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 277, n. 1697, p. 3071-3077, 2010.

LEAVITT, Steven D.; MOREAU, Corrie S.; LUMBSCH, H. Thorsten. The dynamic discipline of species delimitation: progress toward effectively recognizing species boundaries in natural populations. In: Recent Advances in Lichenology. Springer India, 2015. p. 11-44.

LINDER, H. Peter; HARDY, Christopher R.; RUTSCHMANN, Frank. Taxon sampling effects in molecular clock dating: an example from the African Restionaceae. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 35, n. 3, p. 569-582, 2005.

LUNDBERG, John G. et al. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. 1998.

LYNCH, V.J., WAGNER, G.P. Did egg-laying boas break Dollo's law? Phylogenetic evidence for reversal to oviparity in sand boas (Eryx: Boidae). **Evolution** v. 64 p. 207–16. 2010.

MACHADO, Taís; SILVA, Vinícius X.; SILVA, Maria José de J. Phylogenetic relationships within Bothrops neuwiedi group (Serpentes, Squamata): Geographically highly-structured lineages, evidence of introgressive hybridization and Neogene/Quaternary diversification. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 71, p. 1-14, 2014.

MALLET, James. Subspecies, semispecies, superspecies. **Encyclopaedia of biodiversity**, v. 5, p. 1-5, 2007.

MARTINS, F. M. et al. Mitochondrial DNA phylogeography reveals marked population structure in the common vampire bat, Desmodus rotundus (Phyllostomidae). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 45, n. 4, p. 372-378, 2007.

MAYDEN, Richard L. **A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem**. 1997.

MAYDEN, Richard L. Consilience and a hierarchy of species concepts: advances toward closure on the species puzzle. **Journal of Nematology**, v. 31, n. 2, p. 95, 1999.

MCDIARMID, Roy W. et al. Snake species of the world: a taxonomic and geographic reference. Washington, DC: Herpetologists' League, 1999.

MELO SANTOS, André M. et al. Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. **Journal of Biogeography**, v. 34, n. 3, p. 437-446, 2007.

MILLER, Matthew J. et al. Out of Amazonia again and again: episodic crossing of the Andes promotes diversification in a lowland forest flycatcher. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 275, n. 1639, p. 1133-1142, 2008.

MILLER, Wade E. The Late Pliocene Las Tunas local fauna from southernmost Baja California, Mexico. **Journal of Paleontology**, p. 762-805, 1980.

MONAGHAN, Michael T. et al. Accelerated species inventory on Madagascar using coalescent-based models of species delineation. **Systematic biology**, p. syp027, 2009.

MORITZ, Craig. Defining ‘Evolutionarily Significant Units’ for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**. v.9 n.10 p. 373-5. 1994.

MORRONE, Juan J. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. **Zootaxa**, v. 3782, n. 1, p. 1-110, 2014a.

MORRONE, Juan J. Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. **Cladistics**, v. 30, n. 2, p. 202-214, 2014.

MULCAHY, Daniel G. Phylogeography and species boundaries of the western North American Nightsnake (Hypsiglena torquata): revisiting the subspecies concept. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 46, n. 3, p. 1095-1115, 2008.

NOONAN, Brice P.; CHIPPINDALE, Paul T. Dispersal and vicariance: the complex evolutionary history of boid snakes. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 40, n. 2, p. 347-358, 2006a.

NOONAN, Brice P.; CHIPPINDALE, Paul T. Vicariant origin of Malagasy reptiles supports Late Cretaceous Antarctic land bridge. **The American Naturalist**, v. 168, n. 6, p. 730-741, 2006b.

O'DEA, Aaron et al. Formation of the Isthmus of Panama. **Science Advances**, v. 2, n. 8, p. e1600883, 2016.

O'MEARA, B. C. New Heuristic Methods for Joint Species Delimitation and Species Tree Inference. **Systematic Biology**.v. 59 p. 59-73. 2010.

ONARY-ALVES, Silvio Y.; HSIOU, Annie S.; RINCÓN, Ascanio D. The northernmost South American fossil record of Boa constrictor (Boidae, Boinae) from the Plio–Pleistocene of El Breal de Orocual (Venezuela). **Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology**, p. 1-8, 2016.

PADIAL, Jose M.; GRANT, Taran; FROST, Darrel R. Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. **Zootaxa,** v. 3825, n. 1, p. 1-132, 2014.

PATTON, James L.; DA SILVA, Maria Nazareth F.; MALCOLM, Jay R. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, p. 1-306, 2000.

PELLEGRINO, Katia et al. Phylogeography and species limits in the Gymnodactylus darwinii complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 85, n. 1, p. 13-26, 2005.

PENZ, Carla et al. Butterfly dispersal across Amazonia and its implication for biogeography. **Ecography**, v. 38, n. 4, p. 410-418, 2015.

PETERS, James A. et al. **Catalogue of the neotropical Squamata**. Smithsonian Inst Pr, 1986.

PETERS, James A.; OREJAS-MIRANDA, B. **Catalogue of the neotropical squamata: Part I. Snakes**. US. Nat. Mus. Bull, v. 297, 1970.

PHILIPPE, Hervé et al. Resolving difficult phylogenetic questions: why more sequences are not enough. **PLoS Biol,** v. 9, n. 3, p. e1000602, 2011.

PICK, K. S. et al. Improved phylogenomic taxon sampling noticeably affects nonbilaterian relationships. **Molecular biology and evolution**, v. 27, n. 9, p. 1983-1987, 2010.

PIZZATTO do Prado, Ligia. Ecomorfologia e estrategias reprodutivas nos Boidae (Serpentes), com enfase nas especies neotropicais. 2006.

PIZZATTO, Lígia; MARQUES, Otavio AV; FACURE, Kátia. Food habits of Brazilian boid snakes: overview and new data, with special reference to Corallus hortulanus. **Amphibia-Reptilia**, v. 30, n. 4, p. 533-544, 2009.

PONS, Joan et al. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. **Systematic biology,** v. 55, n. 4, p. 595-609, 2006.

PRICE, R. M.; RUSSO, P. Revisionary comments on the genus Boa with the description of a new subspecies of Boa constrictor from Peru. **The Snake**, v. 23, n. 1, p. 29-35, 1991.

PUILLANDRE, Nicolas et al. Large-scale species delimitation method for hyperdiverse groups. Molecular ecology, v. 21, n. 11, p. 2671-2691, 2012.

PUORTO, Giuseppe et al. Combining mitochondrial DNA sequences and morphological data to infer species boundaries: phylogeography of lanceheaded pitvipers in the Brazilian Atlantic forest, and the status of Bothrops pradoi (Squamata: Serpentes: Viperidae). **Journal of Evolutionary Biology**, v. 14, n. 4, p. 527-538, 2001.

PYRON, R. Alexander; BURBRINK, Frank T.; WIENS, John J. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. BMC evolutionary biology, v. 13, n. 1, p. 1, 2013.

PYRON, R. Alexander; REYNOLDS, R. Graham; BURBRINK, Frank T. A taxonomic revision of boas (Serpentes: Boidae). Zootaxa, v. 3846, n. 2, p. 249-260, 2014.

QUICK, John S. et al. Recent occurrence and dietary habits of Boa constrictor on Aruba, Dutch West Indies. Journal of Herpetology, v. 39, n. 2, p. 304-307, 2005.

QUIJADA-MASCAREÑAS, ADRIAN J. et al. Phylogeographic patterns of trans-Amazonian vicariants and Amazonian biogeography: the Neotropical rattlesnake (Crotalus durissus complex) as an example. **Journal of Biogeography**, v. 34, n. 8, p. 1296-1312, 2007.

RAGE, Jean-Claude. Fossil snakes from the Palaeocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part II. Boidae. **Palaeovertebrata**, v. 30, n. 3-4, p. 111-150, 2001.

RAGE, Jean-Claude. Mesozoic and Cenozoic squamates of Europe. **Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments**, v. 93, n. 4, p. 517-534, 2013.

REED, Robert N.; RODDA, Gordon H. Giant constrictors: biological and management profiles and an establishment risk assessment for nine large species of pythons, anacondas, and the boa constrictor. US Geological Survey, 2009.

REYNOLDS, R. Graham et al. Molecular phylogeny and historical biogeography of West Indian boid snakes (Chilabothrus). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 68, n. 3, p. 461-470, 2013.

REYNOLDS, R. Graham; NIEMILLER, Matthew L.; REVELL, Liam J. Toward a Tree-of-Life for the boas and pythons: Multilocus species-level phylogeny with unprecedented taxon sampling. **Molecular Phylogenetics and Evolution,** v. 71, p. 201-213, 2014.

ROCHA-SANTOS, Gilson da; BARBIER, Eder; BORDIGNON, Marcelo Oscar. Sweet trap: Boa constrictor (Serpentes: Boidae) preying on passerines on Cecropia pachystachya (Urticales: Cecropiaceae) in fruiting period. **Biota Neotropica**, v. 14, n. 2, p. 1-4, 2014.

ROKAS, Antonis et al. Genome-scale approaches to resolving incongruence in molecular phylogenies. Nature, v. 425, n. 6960, p. 798-804, 2003.

ROKAS, Antonis; CARROLL, Sean B. More genes or more taxa? The relative contribution of gene number and taxon number to phylogenetic accuracy. **Molecular biology and evolution**, v. 22, n. 5, p. 1337-1344, 2005.

RUANE, Sara et al. Coalescent species delimitation in milksnakes (genus Lampropeltis) and impacts on phylogenetic comparative analyses. **Systematic Biology**, p. syt099, 2013.

RULL, Valentí. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 10, p. 508-513, 2011.

SANTOYO-BRITO, Enrique. Análisis taxonómico de las subespecies de Boa constrictor descritas para territorio mexicano. **Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana**, v. 15, n. 2, p. 45-47, 2007.

SATLER, Jordan D.; CARSTENS, Bryan C.; HEDIN, Marshal. Multilocus species delimitation in a complex of morphologically conserved trapdoor spiders (Mygalomorphae, Antrodiaetidae, Aliatypus). **Systematic Biology**, v. 62, n. 6, p. 805-823, 2013.

SAVAGE, Jay M. **The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas**. University of Chicago press, 2002.

SCANFERLA, Agustin; AGNOLÍN, Federico L. NUEVOS APORTES AL CONOCIMIENTO DE LA HERPETOFAUNA DE LA FORMACIÓN CERRO AZUL (MIOCENO SUPERIOR), PROVINCIA DE LA PAMPA, ARGENTINA. **Papéis Avulsos de Zoologia** (São Paulo), v. 55, n. 23, p. 323-333, 2015.

SELVATTI, Alexandre Pedro; GONZAGA, Luiz Pedreira; DE MORAES RUSSO, Claudia Augusta. A Paleogene origin for crown passerines and the diversification of the Oscines in the New World. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 88, p. 1-15, 2015.

SHIRLEY, Matthew H. et al. Rigorous approaches to species delimitation have significant implications for African crocodilian systematics and conservation. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1776, p. 20132483, 2014.

SIMPSON, George Gaylord. **Principles of animal taxonomy**. Columbia University Press, 1961.

SITES, Jack W.; MARSHALL, Jonathon C. Delimiting species: a Renaissance issue in systematic biology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 9, p. 462-470, 2003.

SITES, Jack W.; MARSHALL, Jonathon C. Operational criteria for delimiting species. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, p. 199-227, 2004.

SLOWINSKI, Joseph B., PAGE, Roderic D. M. How should species phylogenies be inferred from sequence data. Systematic Biolology.v. 48 p. 814–825.1999 .

Soltis, P. S., Soltis, D. E. (2003). Applying the bootstrap in phylogeny reconstruction. *Statistical Science*, *18*(2), 256-267.

SOM, Anup. Causes, consequences and solutions of phylogenetic incongruence. **Briefings in bioinformatics**, p. bbu015, 2014.

SORRELL, G. G. et al. Boa constrictor (Boa constrictor): foraging behavior. **Herpetological Review**, v. 42, n. 2, p. 281-281, 2011.

STAMATAKIS, Alexandros. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. **Bioinformatics,** v. 30, n. 9, p. 1312-1313, 2014.

STEEL, Mike; MCKENZIE, Andy. Properties of phylogenetic trees generated by Yule-type speciation models. **Mathematical biosciences**, v. 170, n. 1, p. 91-112, 2001.

STULL, O.G. Five new subspecies of the family Boidae. **Occasional Papers of the Boston Society of Natural History v.** 8 p. 25–29. 1932.

SUÁREZ-ATILANO, Marco; BURBRINK, Frank; VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ, Ella. Phylogeographical structure within Boa constrictor imperator across the lowlands and mountains of Central America and Mexico. **Journal of Biogeography**, v. 41, n. 12, p. 2371-2384, 2014.

TAVARÉ, Simon et al. Inferring coalescence times from DNA sequence data. **Genetics,** v. 145, n. 2, p. 505-518, 1997.

TAYLOR, John W. et al. Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. **Fungal genetics and biology**, v. 31, n. 1, p. 21-32, 2000.

TEIXEIRA, Danilo Simonini et al. Fatal attack on black-tufted-ear marmosets (Callithrix penicillata) by a Boa constrictor: a simultaneous assault on two juvenile monkeys. **Primates,** v. 57, n. 1, p. 123-127, 2016.

TEMPLETON, Alan R.; CRANDALL, Keith A.; SING, Charles F. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. **Genetics,** v. 132, n. 2, p. 619-633, 1992.

UETZ, P., FREEED, P., HOSEK, J. The Reptile Database, http://www.reptile-database.org, accessed 20/08/2016.

UETZ, P.; HALLERMANN, J. How many species. **THE REPTILE database. Disponível em:< http://www. reptile-database. org/db-info/SpeciesStat. html>. Acesso em 20/08/2016**, v. 10, 2013.

UKUWELA, Kanishka DB et al. Molecular evidence that the deadliest sea snake Enhydrina schistosa (Elapidae: Hydrophiinae) consists of two convergent species. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 66, n. 1, p. 262-269, 2013.

VALDEZ, Lourdes; D'ELÍA, Guillermo. Differentiation in the Atlantic Forest: phylogeography of Akodon montensis (Rodentia, Sigmodontinae) and the Carnaval-Moritz model of Pleistocene refugia. **Journal of Mammalogy**, v. 94, n. 4, p. 911-922, 2013.

VANZOLINI, P. E. Fossil snakes and lizards from the lower Miocene of Florida. **Journal of Paleontology**, p. 452-457, 1952.

VENCES, Miguel et al. Phylogeny of South American and Malagasy boine snakes: molecular evidence for the validity of Sanzinia and Acrantophis and biogeographic implications. **Copeia,** v. 2001, n. 4, p. 1151-1154, 2001.

VENCES, MIGUEL; GLAW, FRANK. Phylogeography, systematics and conservation status of boid snakes from Madagascar (Sanzinia and Acrantophis). **SALAMANDRA-BONN**-, v. 39, n. 3/4, p. 181-206, 2003.

VIEIRA, Marcus V. et al. Land use vs. fragment size and isolation as determinants of small mammal composition and richness in Atlantic Forest remnants. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1191-1200, 2009.

WAGNER, D. **Boas- A complete pet ower´s manual.** New York: Barron´s Educational Series, 2006. p.53-89.

WALLACE, Alfred R. On the monkeys of the Amazon. **Journal of Natural History**, v. 14, n. 84, p. 451-454, 1854.

WALLACH, Van; WILLIAMS, Kenneth L.; BOUNDY, Jeff. Snakes of the world: a catalogue of living and extinct species. **CRC Press**, 2014.

WALSH, P. Sean; METZGER, David A.; HIGUCHI, Russell. Chelex 100 as a medium for simple extraction of DNA for PCR-based typing from forensic material. **Biotechniques,** v. 10, n. 4, p. 506-513, 1991.

WENDEL, Jonathan F.; DOYLE, Jeff J. **Phylogenetic incongruence: window into genome history and molecular evolution**. In: Molecular systematics of plants II. Springer US, p. 265-296. 1998.

WERNECK, Fernanda P. **Diversification and Conservation in the South American Dry Biomes: Distribution Modeling and Multilocus Lizard Phylogeography**. BRIGHAM YOUNG UNIVERSITY, 2012.

WIENS, John J. Species delimitation: new approaches for discovering diversity. **Systematic Biology**, v. 56, n. 6, p. 875-878, 2007.

WILSON, LARRY D., MEYER, John R. **The snakes of Honduras**. 2a. Edición. Milwaukee Public Museum. 150pp. 1985.

WRIGHT, Melissa Jane. **Morphological clinal variation and assessment of subspecific taxonomy in Boa constrictor.** TRUMAN STATE UNIVERSITY, 2012.

WÜSTER, Wolfgang et al. Snakes across the Strait: trans-Torresian phylogeographic relationships in three genera of Australasian snakes (Serpentes: Elapidae: Acanthophis, Oxyuranus, and Pseudechis). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 34, n. 1, p. 1-14, 2005.

YANG, Ziheng; RANNALA, Bruce. Bayesian species delimitation using multilocus sequence data. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, n. 20, p. 9264-9269, 2010.

YODER, Anne D.; YANG, Ziheng. Divergence dates for Malagasy lemurs estimated from multiple gene loci: geological and evolutionary context. **Molecular Ecology**, v. 13, n. 4, p. 757-773, 2004.

ZACHOS, James et al. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. **Science**, v. 292, n. 5517, p. 686-693, 2001.

ZHANG, Chi et al. Evaluation of a Bayesian coalescent method of species delimitation. **Systematic Biology**, p. syr071, 2011.

ZHANG, Jiajie et al. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. **Bioinformatics**, v. 29, n. 22, p. 2869-2876, 2013.