

Pedro Murilo Sales Nunes

Filogenia da tribo Hydropsini baseada
em caracteres morfológicos
(Serpentes: Xenodontinae)

São Paulo

2006

Pedro Murilo Sales Nunes

Filogenia da tribo Hydropsini baseada
em caracteres morfológicos
(Serpentes: Xenodontinae)

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biociências da Universidade de
São Paulo para a obtenção de título
de Mestre em Ciências, na área de
Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Hussam Zaher

São Paulo

2006

Nunes, Pedro Murilo Sales
Filogenia da tribo Hydropsini
baseada em caracteres morfológicos
(Serpentes: Xenodontinae).
130 pp.

Dissertação (Mestrado) - Instituto
de Biociências da Universidade de São
Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Hydropsini 2. Filogenia 3.
Morfologia I. Universidade de São
Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr. Hussam El Dine Zaher
Orientador

Aos meus pais
por todo o apoio e confiança.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao programa de pós-graduação do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da USP e ao Museu de Zoologia da USP por todo o apoio logístico durante esse trabalho.

Ao meu orientador, Dr. Hussam Zaher, agradeço muito por toda a ajuda e incentivo desde a iniciação científica. Suas sugestões e comentários foram fundamentais e o livre acesso à sua biblioteca pessoal e aos espécimes sob seus cuidados foram facilidades valiosíssimas durante todo o trabalho.

Agradeço também aos curadores das coleções que cederam material biológico, possibilitando a análise de praticamente todos os táxons que compõem a tribo Hydropsini. São eles: Dr. Francisco Luís Franco (Instituto Butantan), Dra. Ana Lucia C. Prudente (Museu Paraense Emílio Goeldi).

À Hebert Ferrarezzi pelo empréstimo de material pessoal, pela ajuda com os hemipênis e crânios na coleção do Butantan e com as referências bibliográficas. Além, é claro, das sempre produtivas e divertidas conversas, pessoalmente ou via Internet.

À Carolina de Castro-Mello (Carol) agradeço por toda a ajuda com o material do MZUSP, pelo auxílio com as referências, além dos ensinamentos e companhia no período em que trabalhei na coleção sob sua coordenação.

Ao Dr. Mário César Cardoso de Pinna por possibilitar o uso do equipamento de raios-X sob seus cuidados e ao Eduardo Baena (Duzão) pela ajuda com as radiografias.

Ao Marcelo Duarte, Paula H. Valdujo, Dr. Frank Burbrink e Dr. Márcio Martins pelas excelentes fotos dos espécimes vivos que ilustram este trabalho.

Aproveito para agradecer também Valdir Germano, Rodrigo Scartozzoni, Dr. Otávio Marques e toda a equipe do Instituto Butantan por sempre me receberem muito bem e me auxiliarem com tudo que precisei de lá durante meu trabalho.

À Luciana Moreira Lobo pela amizade e pelos desenhos dessa dissertação. Certamente eu não seria capaz de fazer nada semelhante.

Ao Cristiano Moreira pelas dicas e auxílio com o TNT.

Ao Dr. Miguel Trefaut Rodrigues pelas conversas e sugestões sempre muito enriquecedoras.

Àqueles que, em diversos momentos, me deram o grande prazer da companhia nos laboratórios de Herpetologia, primeiramente no IBUSP e depois no MZUSP: Rodrigo Pelegrin, Eleonora Aguiar, Mauricio Forlani, Pedro Bernardo, Marcelo Esteves, Marianna Baumann, Paulo Nascimento, Paola Sánchez, Gabriela Sanches, Jane Zambom, William Matiazzi, Patrícia Narvaes, Renata Moretti, Noraly Liou, Dante Pavan, Cassimiro e Vanessa Verdade.

Gostaria de agradecer de forma especial às pessoas que me acompanham desde meus primeiros momentos na herpetologia e com as quais aprendi e continuo aprendendo muito: Ricardo Arturo Guerra-Fuentes (Gringo), Alberto Barbosa Carvalho (Beto), Rute Clemente Carvalho, Julia Klaczko e Giovanna Gondim Montingelli, que além de tudo, foi a primeira pessoa a me receber no laboratório e

me ajudar com os primeiros passos na herpetologia. À Tatiana Camolez também devo agradecer pelo grande auxílio e pelas dicas com as vértebras durante este trabalho.

À Roberta Masiero dedico um parágrafo especial por estarmos “no mesmo barco” desde o começo da iniciação científica. Devido a isso viemos compartilhando todas as dificuldades, desafios e conquistas que envolveram nossa jornada na herpetologia até aqui. É uma grande companheira, que foi fundamental em muitos momentos desse projeto.

Ao Felipe Franco Curcio (o Felipão) agradeço por todo o auxílio e pelas conversas, que foram mais do que úteis para o meu mestrado. Não é a toa que seu nome é citação obrigatória nos agradecimentos da maior parte das teses e dissertações do Departamento de Zoologia nos últimos anos. Além de um colega que admiro muito, é um grande amigo para qualquer situação.

Aos amigos biólogos que me acompanham há muito tempo e que até hoje me rendem momentos excelentes, em especial: Adriano Alonso, Bia Kohlbach, Cristina Sato, Fábio Pinheiro, Fernanda Hussein, George Mattox, Riviane Garcez e Rodrigo César Marques.

Aos amigos de muitos anos (desde a infância) que, apesar de não serem biólogos, sempre compreenderam o meu trabalho e as minhas recentes ausências em muitos eventos. Dentre eles: Binho, Rogério, Tecu, Ivan, Mou, Mauro, Sujeira, Godú, Rillo, Diogão, Douglas, Thiago, Tomás, Gaby, Liginha e Soninha.

À Carla Brohem por toda a paciência e carinho investidos em mim nesse último ano do meu mestrado. A Carlinha é muito importante para mim em um contexto geral, e não só no que envolve este trabalho. Sem ela teria sido tudo muito mais difícil.

Aos meus pais, Edewal René Ferreira Nunes e Regina Célia Sales Nunes, por terem depositado confiança total e irrestrita em mim e em meu trabalho desde sempre. Além, é claro, de toda a ajuda logística e financeira que, sem dúvida nenhuma, foram mais que fundamentais para todo o desenvolvimento desta dissertação. Às minhas duas irmãs, Ligia e Julia, pela convivência que, apesar de muitas vezes pouco harmoniosa, já rendeu e ainda rende momentos importantes na minha vida.

Ao CNPq pela bolsa concedida.

A todos aqueles que foram citados acima e a todos os outros que eventualmente eu tenha esquecido, **MUITO OBRIGADO.**

ÍNDICE

Dedicatória.....	iv
Agradecimentos	v
1– <u>INTRODUÇÃO</u>	1
1.1 A subfamília Xenodontinae e o posicionamento supragenérico dos gêneros <i>Helicops</i> , <i>Hydrops</i> e <i>Pseudoeryx</i>	2
1.2 A tribo Hydropsini	6
1.3 Principais problemas taxonômicos e sistemáticos envolvendo os gêneros de hydropsínios	8
1.4 Reprodução em Hydropsini	11
2 – <u>OBJETIVOS</u>	15
3 – <u>MATERIAL E MÉTODOS</u>	16
3.1 Material Biológico.....	16
3.2 Preparação	16
3.2.1 <i>Hemipênis</i>	16
3.2.2 <i>Osteologia</i>	17
3.3 Nomenclatura Anatômica	18
3.4 Escolha dos grupos externos	18
3.5 Análise Filogenética	19
4 – <u>RESULTADOS E DISCUSSÃO</u>	21
4.1 ANÁLISE DOS CARACTERES MORFOLÓGICOS	21
4.2 ANÁLISE FILOGENÉTICA	42
4.2.1 <i>Ponderação Sucessiva</i>	62
4.2.2 <i>Ponderação Sucessiva Reversa</i>	65
4.3 SÉRIES DE TRANSFORMAÇÃO EM HYDROPSINI	66
4.3.1 <i>Evolução do número de fileiras de escamas dorsais na tribo Hydropsini</i>	66
4.3.2 <i>Evolução do modo reprodutivo na tribo Hydropsini</i>	68
4.4 CONSIDERAÇÕES HISTÓRICAS – COMPARAÇÕES COM OUTRAS PROPOSTAS	70
4.4.1 <i>Relações entre os gêneros hydropsíneos</i>	70
4.4.2 <i>Seção “polylepis” do gênero Helicops</i>	71
5 – <u>CONCLUSÕES</u>	74
6 – <u>RESUMO</u>	76
7 – <u>ABSTRACT</u>	77
8 – <u>FIGURAS</u>	78
9 – <u>ANEXO I</u> – MATRIZ DE CARACTERES	107

10 – <u>ANEXO II</u> – LISTA DE ESPÉCIMES	109
11 – <u>ANEXO III</u> – LISTA DE ABREVIATURAS	112
12 – <u>ANEXO IV</u> – DESCRIÇÕES DOS HEMIPÊNIS	114
13 – <u>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</u>	122

1. Introdução

1. INTRODUÇÃO

Os colubrídeos representam a maior e mais diversificada família de serpentes, com mais de 300 gêneros e 1800 espécies atuais distribuídas por todos os continentes com exceção da Antártida, representando cerca de 63% das serpentes conhecidas (Pough *et al*, 2004). A família é diagnosticada apenas por características plesiomórficas, como a presença de dentição áglifa ou opistóglifa e da glândula de Duvernoy geralmente livre da musculatura e posicionada lateralmente com relação ao ligamento quadrado-maxilar (Dowling & Savage, 1960; Underwood, 1967; Dowling & Duellman, 1978; McDowell, 1987). A ausência de caracteres derivados exclusivos aponta para um possível parafiletismo dos colubrídeos em relação às demais famílias de Colubroidea (Atractaspididae, Viperidae e Elapidae) (Cadle, 1987; McDowell, 1987; Dowling *et al*, 1996; Kraus & Brown, 1998). A definição da família e do monofiletismo dos seus subconjuntos representa um dos maiores desafios da sistemática de serpentes (McDowell, 1987).

Os colubrídeos estão distribuídos em doze subfamílias (Zaher, 1999; Uetz, 1995), algumas delas reconhecidamente monofiléticas. Os colubrídeos do Novo Mundo formam a importante irradiação dos “xenodontíneos”, para a qual não há ainda uma hipótese filogenética bem sustentada (veja Zaher, 1999 e Vidal *et al.*, 2000). Segundo Cadle (1984a,b, 1988), estes podem ser divididos em três subgrupos biogeográficos, imunologicamente distintos: os xenodontíneos norte-americanos, os centro-americanos e os sul-americanos. Após os trabalhos pioneiros de Cadle, os xenodontíneos centro e sul-americanos passaram a ser oficialmente reconhecidos como as subfamílias Dipsadinae e Xenodontinae (Cadle 1984a,b,c; Dessauer *et al.*, 1987; Cadle e Greene, 1994, Zaher, 1999, Vidal *et al*, 2000). Os xenodontíneos sul-americanos representam o clado mais diverso na região, com aproximadamente 65 gêneros e mais de 300 espécies (Pough *et al*, 2004). O posicionamento filogenético dos gêneros norte-americanos *Diadophis*, *Contia*, *Carphophis*, *Farancia* e *Heterodon* representa ainda um tema controverso. Os dados morfológicos tendem a apontar para uma afinidade exclusiva com o clado sul-americano de xenodontíneos (Zaher, 1999), enquanto que os resultados moleculares sugerem que estes formam uma irradiação monofilética

distinta dos clados sul- e centro-americanos (Cadle 1984c; Vidal *et al*, 2000). Entretanto, em ambas as hipóteses, a subfamília Xenodontinae *sensu lato* (representantes sul-americanos + dipsadíneos + norte americanos) é considerada um clado monofilético.

Segue abaixo um breve histórico da subfamília Xenodontinae, com destaque para algumas ocasiões onde a Tribo Hydropsini, objeto deste trabalho, é mencionada dentro do contexto da criação, definição e rearranjos da subfamília. Em seguida, a tribo Hydropsini é abordada em três tópicos: No primeiro, é fornecido um histórico taxonômico e sistemático detalhado para a tribo como um todo, abrangendo as propostas de relacionamento entre os gêneros que integram a tribo atualmente; no tópico seguinte, são descritas as principais mudanças taxonômicas dentro dos gêneros hydropsínios e as hipóteses de relacionamento que já foram sugeridas por outros autores; finalmente, são oferecidos alguns comentários acerca da estratégia reprodutiva e do modo de vida aquático nos gêneros da tribo em questão.

1.1 A subfamília Xenodontinae e o posicionamento supragenérico dos gêneros *Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx*.

Os gêneros *Helicops* e *Hydrops* foram descritos por Wagler (1830), que os alocou dentro da sua “família” de serpentes denominada “Thecoglossi”, um agrupamento natural que reúne todas as serpentes conhecidas na época. O gênero *Pseudoeryx*, foi criado por Fitzinger (1826) para alocar sete espécies (*P. doliatus*, *P. pyrrhorammus*, *P. daudinii* (= *Coluber plicatilis*), *P. subulatus*, *P. schistossus*, *P. aeneus* *P. strigiventris*). Em 1842, Gray ignorou o táxon proposto por Fitzinger (1826) e alocou *Coluber plicatilis*, juntamente com *Homalopsis leopardina* em um novo gênero: *Dimades*. Esse equívoco de Gray (1842) foi corrigido por Roze (1957a), que revalidou o gênero *Pseudoeryx*, alocando nele somente *P. plicatilis*.

A primeira referência aos Xenodontinae foi feita por Bonaparte (1845 *apud* Zaher, 1990), que reconheceu o táxon do grupo-família Xenodontina. Posteriormente, Jan (1863 *apud* Zaher, 1990) reuniu dentro de Xenodontinae três gêneros de serpentes sul-americanos da então família Coronellidae (*Xenodon*, *Lejosophis* e *Tomodon*). Duméril (1853; veja também Duméril, Bibron & Duméril,

1854) não reconheceu os agrupamentos taxonômicos propostos por Bonaparte, optando em alocar os gêneros *Hydrops* e *Helicops* nas “famílias” dos “Leptognathiens” e dos “Diacratériens” respectivamente, por apresentarem padrões diferentes de dentição no maxilar. Por sua vez, Boulenger (1893) incluiu os dois gêneros na subfamília Colubrinae da serie Aglypha. No mesmo ano, Cope (1893; veja também Cope, 1900) refinou o conhecimento taxonômico dos colubrídeos neotropicais ao reconhecer as duas subfamílias, Xenodontinae e Scytalinae, caracterizando-as pela ausência de sulco nos dentes posteriores do maxilar na primeira (condição aglifodonte) e pela presença desta estrutura na segunda (condição glifodonte). Entretanto este autor optou por alocar os três gêneros *Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx* na subfamília Dromicinae da sua família Colubridae.

Dunn (1928) se esforçou em elaborar uma classificação moderna dos colubrídeos sul-americanos com base em caracteres hemipenianos, vertebrais e cranianos, agrupando em um único táxon as espécies de Xenodontinae e Scytalinae de Cope (1893). Esse táxon foi caracterizado pela presença de um sulco espermático bifurcado no hemipênis. No entanto, a condição do sulco espermático utilizada para caracterização do grupo pode ser considerada plesiomórfica, uma vez que está presente em quase todas as linhagens de Colubroidea, além das superfamílias Acrochordoidea e Tropidophioidea (Zaher, 1999). Dunn (1928) atribuiu ao grupo o nome Ophiinae, uma vez que considerou, erroneamente, o gênero *Xenodon* como um sinônimo júnior de *Ophis*. Nessa classificação, o autor posicionou os três gêneros hydropsínios dentro de Ophiinae, agrupando *Helicops* e *Pseudoeryx* (*Dimades*, naquela ocasião) dentre as espécies que apresentam o hemipênis bilobado e com franjas (“*Plicate and double*”), enquanto *Hydrops* foi caracterizado pelo hemipênis bilobado e com espinhos (“*Spiny and double*”).

Underwood (1967) mudou radicalmente a classificação dos colubrídeos (*sensu lato*) proposta por Dunn (1928), utilizando-se de um amplo espectro de informações, principalmente de anatomia interna. Nessa classificação, parte dos integrantes da antiga subfamília Ophiinae foram alocados na subfamília Xenodontinae e em outras três subfamílias dentro da família Dipsadidae. Neste

trabalho, Underwood (1967) não considerou os gêneros *hydropsínios* como integrantes dessa família, alocando os três gêneros na família *Natricidae*.

Dowling & Duellman (1978) organizaram os colubrídeos em quatro subfamílias, baseando-se principalmente em caracteres hemipenianos. Eles definiram a subfamília *Xenodontinae* como sendo um grupo formado por 93 gêneros de serpentes neotropicais, caracterizando-a através de algumas características osteológicas e hemipenianas, mas ressaltando a presença de exceções entre as diversas espécies do grupo. Os gêneros de xenodontíneos foram agrupados em cinco tribos, das quais três representavam grupos naturais segundo os próprios autores. O nome da tribo *Hydropsini* aparece pela primeira vez, sendo composta por seis gêneros (*Enulius*, *Helicops*, *Hydrops*, *Pseudotomodon*, *Sympholis* e *Tomodon*), agrupados por compartilharem a ausência de cálices nos hemipênis (Dowling & Duellman, 1978). Esse agrupamento foi reconhecido como artificial pelos próprios autores, em uma nota de rodapé onde alertam quanto ao posicionamento de *Sympholis*. Este último corresponde na realidade a um gênero de serpentes pertencente à subfamília *Colubrinae* (Zaher, 1999; Uetz, 1995).

Jenner (1981) foi a primeira a propor a separação dos xenodontíneos definidos por Dunn em dois grupos, um centro-americano e o outro sul-americano, em sua tese de doutorado. Como base para seu trabalho, Jenner utilizou os agrupamentos tribais propostos por Dowling & Duellman (1978), com algumas modificações, entre essas a alteração da composição e do nome da tribo *Hydropsini* de Dowling & Duellman (1978) (ver abaixo).

Cadle (1984a,b), empregando dados comparados de fixação de microcomplementos de albumina, também definiu a existência dos dois grupos centro e sul-americanos de xenodontíneos, mas com composições significativamente distintas das propostas por Jenner (1981). Cadle (1984c) ressaltou o fato de que os componentes de ambos os grupos tendem a apresentar dois tipos distintos de hemipênis. Dowling *et al* (1983) já haviam reconhecido a existência desses dois grupos como subfamílias distintas: *Dipsadinae* (os “xenodontíneos centro-americanos”) e *Xenodontinae* (os “xenodontíneos sul-americanos”), com composições distintas das que seriam propostas por Cadle no ano seguinte. Entretanto, decidiram na ocasião por não se

aprofundarem na questão dos xenodontíneos *sensu lato*, uma vez que os trabalhos de Cadle (1984a,b,c) já estavam em andamento.

McDowell (1987) também definiu os xenodontíneos pela presença de um conjunto de características hemipenianas e uma característica vertebral. No entanto, apesar do autor delimitar a distribuição da subfamília para o Novo Mundo, as serpentes que se enquadram dentro dessas características não correspondem aos agrupamentos propostos anteriormente por Dowling et al (1983) ou Cadle (1984a,b,c).

Zaher (1999), em um trabalho que analisou os hemipênis de espécies integrantes de praticamente todos os gêneros de “xenodontíneos”, propôs o grupo sul-americano definido por Cadle (1984a) somado aos cinco gêneros norte-americanos (*Diadophis*, *Carphophis*, *Contia*, *Heterodon* e *Farancia*) como um clado monofilético definido por duas sinapomorfias hemipenianas: a presença de duas regiões distintamente ornamentadas nos lobos e de grandes espinhos laterais no corpo do hemipênis. Nesse trabalho, Zaher (1999) também utilizou caracteres hemipenianos para caracterizar grupos supragenéricos de xenodontíneos, alguns deles com composições já propostas anteriormente (p. ex. Pseudoboini; Bailey, 1967; Cadle, 1984c; Jenner & Dowling, 1985; Zaher & Caramaschi, 1992; Zaher 1994) e outros inéditos.

Apesar de não ter encontrado caracteres hemipenianos exclusivos da tribo Hydropsini, Zaher (1999) sugeriu que esta representaria um clado formado pelos gêneros *Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx* caracterizado pela presença de uma sinapomorfia presente na musculatura adutora da mandíbula e através da análise dos hemipênis de dez espécies dos três gêneros citados. Esta nova composição é bastante distinta da proposta anteriormente por Dowling & Duellman (1978).

Muitas das hipóteses levantadas por Cadle (1984a,b,c) e Zaher (1999) foram reforçadas por Vidal *et al* (2000), com base em análises de seqüências dos genes mitocondriais 12S e 16S, corroborando a idéia de um grupo sul-americano natural (Cadle, 1984a,c) e a composição da maioria dos agrupamentos supragenéricos propostos por Zaher (1999), com exceção da tribo Elapomorhini (*sensu* Ferrarezzi, 1993, 1994) (*Apostolepis*, *Elapomorphus* e *Phalotris*) que não teve nenhum representante incluído na análise de Vidal *et al* (2000).

1.2 A tribo Hydropsini

O nome Hydropsini foi utilizado pela primeira vez por Dowling & Duellman (1978), para um agrupamento artificial de seis gêneros de serpentes. Jenner (1981), em uma tese de doutorado que abordou as relações zoogeográficas dos xenodontíneos sul-americanos, modificou a composição da tribo Hydropsini antes proposta por Dowling & Duellman (1978). De acordo com a autora, devido a algumas espécies do gênero *Helicops* apresentarem cálices nos lobos do hemipênis, esse táxon deveria ser alocado na tribo Alsophiini. Além disso, o gênero *Hydrops* também apresentaria alguns poucos cálices em um hemipênis não capitado, devendo então ser alocado na tribo Philodryini (*sensu* Jenner, 1981), o que ocasionou também a mudança do nome da tribo definida anteriormente por Dowling & Duellman (1978) para Diaphorolepini.

Zaher (1999) sugeriu que o nome Hydropsini fosse empregado apenas para nomear o clado formado pelos xenodontíneos sul-americanos *Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx*, de hábitos aquáticos. Segundo este autor, os três gêneros compartilham a presença de um músculo adutor da mandíbula *externus superficialis* bastante desenvolvido em seu ponto de origem, um caráter presente somente em alguns “tachymeníneos” (*sensu* Bailey, 1967) e em *Tretanorhinus* e *Hydromorphus*, dois dipsadíneos distantes filogeneticamente dos hydropsínios (Zaher, 1999). A ocorrência de uma traquéia estendida através da superfície ventral do pulmão direito, até seu limite posterior, também foi citada por Zaher (1999) como uma característica comum aos três gêneros. Entretanto, o próprio autor pondera que esse caráter está presente em alguns outros gêneros de Xenodontinae, dessa forma, podendo representar uma plesiomorfia, que sustentaria um táxon mais inclusivo dentro da subfamília (Zaher, 1999).

Apesar de Zaher (1999) ter relacionado apenas recentemente o nome Hydropsini aos três gêneros que atualmente compõem a tribo, Roze (1957a, b) já havia discutido a hipótese desses táxons estarem relacionados em um clado. Em um trabalho onde corrige o status taxonômico de *Hydrops lehmanni* (sinônimo de *Pseudoeryx plicatilis*), Roze (1957a) sugeriu um relacionamento próximo dos gêneros hydropsínios devido ao fato de compartilharem uma escama internasal única e narinas localizadas em uma posição dorsal, o que ele considerou ser uma adaptação desses animais ao hábito aquático. No mesmo ano, Roze (1957b)

publicou uma revisão do gênero *Hydrops*, na qual apresentou um diagrama filogenético onde *Helicops* e *Hydrops* formam um clado, irmão do gênero *Pseudoeryx*. Segundo este autor, *Helicops* e *Hydrops* compartilham a presença de um diastema e duas presas posteriores nas maxilas e de uma redução no número de fileiras de escamas na região posterior do corpo, características que estão ausentes no gênero *Pseudoeryx*. Além dessas características, Roze (1957b) também supôs que o padrão de coloração em bandas transversais dos dois gêneros irmãos representaria uma derivação do padrão de linhas longitudinais observado em *Pseudoeryx*. A presença de quilhas e o maior número de fileiras de escamas dorsais em *Helicops* seriam, segundo este autor, características evolutivas mais recentes que o levaram a considerar *Helicops* como sendo o gênero mais derivado entre os três hydropsíneos (Roze, 1957b).

Rossmann (1973) analisou e descreveu o hemipênis de integrantes dos três gêneros da tribo Hydropsini. O autor corrigiu as informações que reportavam a inexistência de cálices nos lobos dos hemipênis de *Hydrops* e *Pseudoeryx* (Cope, 1895; Neill, 1964), mas não reportou, equivocadamente, a calcificação presente nos hemipênis de duas espécies de *Helicops* (*H. angulatus* e *H. carinicaudus*) [ver Zaher (1999) e RESULTADOS e DISCUSSÃO adiante]. Nesse mesmo trabalho, utilizando apenas informações sobre a morfologia hemipeniana, Rossmann rejeitou a hipótese de um relacionamento próximo entre *Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx*. Apesar de ressaltar o caráter preliminar do seu trabalho, Rossmann (1973) atribuiu a presença de uma escama internasal única nos três gêneros, proposta por Roze (1957a, b) como uma evidência de ancestralidade comum, a uma adaptação convergente para o hábito aquático. A interpretação feita por Rossmann (1973) é justificável, uma vez que *Hydrops* e *Pseudoeryx* têm uma morfologia hemipeniana bastante diferente da presente nos demais xenodontíneos sul-americanos, inclusive do gênero *Helicops*, sendo, de fato, os dois únicos gêneros da subfamília que não apresentam as características hemipenianas derivadas exclusivas que diagnosticam os Xenodontinae *sensu stricto* (Zaher, 1999). Neste sentido, a ausência dessas estruturas é atribuída a sua perda secundária (Zaher, 1999).

Uma hipótese distinta de relacionamento filogenético entre os gêneros de hydropsíneos foi sugerida por Vidal *et al* (2000) que, através de seqüências de

DNA mitocondrial, posicionam *Helicops angulatus* como espécie irmã de um clado formado por *Pseudoeryx plicatilis* e *Hydrops triangularis*: (*Helicops angulatus* (*Hydrops triangularis*, *Pseudoeryx plicatilis*)). Esta hipótese está de acordo com o que Zaher (1999) sugere para a tribo, tendo em vista a morfologia do hemipênis. O autor atribui a perda secundária das características diagnósticas da subfamília Xenodontinae como uma sinapomorfia compartilhada pelos gêneros *Hydrops* e *Pseudoeryx*.

Apesar de nunca haver sido sugerido oficialmente, a hipótese de uma afinidade entre o xenodontíneo aquático *Sordellina punctata* (Marques, 1998), de relações incertas (Zaher, 1999), com os hydropsínios já foi considerado informalmente por diversos herpetólogos. De fato, esta espécie possui um padrão corporal e uma folidose semelhantes aos gêneros de hydropsínios (Procter, 1923), o que pode indicar um relacionamento filogenético próximo. Por outro lado, esta semelhança pode ter se originado através de uma convergência adaptativa ao meio de vida aquático (Marques, 1998, Marques *et al*, 2001). Em decorrência destas observações, decidiu-se incluir *S. punctata* na presente análise com o intuito de testar o seu posicionamento em relação aos hydropsínios.

1.3 Principais problemas taxonômicos e sistemáticos envolvendo os gêneros de hydropsínios

Atualmente, a tribo Hydropsini tem uma distribuição restrita à América do Sul (Rossman & Scott, 1968; Peters & Orejas-Miranda, 1970; Jenner, 1981; Uetz, 1995 – ver **Figuras 6 a 8**), sendo composta por 19 espécies distribuídas nos três gêneros: *Helicops* (15 espécies), *Hydrops* (três espécies) e *Pseudoeryx* (monotípico) (Uetz, 1995).

Roze (1957a, b), no trabalho em que revisa o gênero *Hydrops*, sugeriu que as populações de *H. martii* e *H. triangularis* fossem separadas em duas e seis subespécies, respectivamente. Recentemente, Albuquerque (2000) fez nova revisão da primeira espécie, concluindo que a subespécie *H. martii callostictus* não representaria um táxon válido. Este autor também alertou para a necessidade de revisão das seis subespécies reconhecidas de *Hydrops triangularis* (Roze, 1957b). Confirmando em parte as suspeitas de Albuquerque (2000), Scrocchi *et al*

(2005) elevaram recentemente *Hydrops triangularis bolivianus* para o nível específico e descreveram a nova espécie *Hydrops caesurus*.

Já em relação ao gênero *Pseudoeryx*, Roze (1957a) considerou a possibilidade de *P. mimeticus* COPE, 1886 representar um táxon válido. Entretanto, ressaltou a necessidade de uma revisão detalhada do material disponível para o gênero, o que ainda não foi realizado. Dessa forma, *Pseudoeryx* permanece um gênero monoespecífico, com duas subespécies reconhecidas (Uetz, 1995).

Para o gênero *Helicops*, a situação taxonômica de algumas espécies já foi bastante discutida por diversos autores enquanto que outras ainda permanecem pouco estudadas.

Ao menos duas espécies descritas para o gênero ainda apresentam dúvidas quanto à sua validade. Uma destas espécies, *Helicops hogei* Lancini, foi descrita com base em uma única fêmea do Rio Autana, na Venezuela (Lancini, 1964) e com apenas um segundo espécime conhecido para o Rio Cuybini, também na Venezuela. Após examinar as fotos do holótipo de *H. hogei* e analisar a descrição do segundo exemplar coletado (Pérez Bravo, 1976/77), Rossman (2002a) afirmou estar convencido de que esta espécie representaria na realidade um sinônimo júnior de *Helicops scalaris* Jan, 1865. Entretanto, o autor advertiu que as localidades dos exemplares de *H. hogei* estão relativamente distantes da distribuição de *H. scalaris*, espécie aparentemente restrita às drenagens do Lago Maracaibo, ao noroeste da Venezuela e adjacências colombianas (Rossman, 2002a), o que poderia representar um erro de registro para um ou para ambos os exemplares. Devido ao exposto e ao registro feito por Amaral (1935) da ocorrência da espécie na Bacia do Orinoco, sem nenhuma justificativa ou espécime relacionado, Rossman (2002a) preferiu deixar a questão em aberto, aguardando dados futuros para uma possível resolução do problema.

Outro entrave taxonômico semelhante ocorre com *Helicops yacu*, espécie descrita com base em quatro fêmeas, sendo três adultas e uma jovem, todas coletadas na região de Iquitos no Peru (Rossman & Dixon, 1975). Os autores relacionaram a espécie com *H. polylepis* e *H. pastazae* ("seção *polylepis*" de Rossman; 1976 – ver adiante), diferindo da última por apresentar mais fileiras de escamas dorsais no meio do corpo, menos ventrais, olhos e manchas dorsais

com tamanho comparativamente menor. Quatro anos mais tarde, após a aquisição de dois novos espécimes de *H. yacu*, Rossman & Abe (1979) notaram que, apesar da maior parte dos caracteres diagnósticos desses espécimes corresponder à descrição de *H. yacu*, muitas outras características eram compartilhadas com *H. pastazae*. Devido a isso e à re-análise dos outros espécimes conhecidos para a espécie, os autores concluíram que *H. yacu* representaria um sinônimo júnior de *H. pastazae*, mas preferiram aguardar uma maior amostra desses táxons para que qualquer alteração na taxonomia seja proposta (Rossman & Abe, 1979).

Helicops carinicaudus constitui outro exemplo de uma espécie com histórico taxonômico complexo, apesar de ser um dos táxons mais estudados dentro do gênero. Lema (1958) sugeriu a existência de duas subespécies de *H. carinicaudus*, baseando-se nas variações de coloração de ventre definidas por Boulenger (1893 *apud* Lema, 1958). Na definição proposta por Lema (1958), a forma típica *Helicops carinicaudus carinicaudus* ocorre na porção mais setentrional da distribuição da espécie, nos Estados do Rio de Janeiro e São Paulo, enquanto que *Helicops c. infrataeniatus* corresponderia à população distribuída no extremo sul do continente, nos Estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina bem como no Uruguai e na Argentina. A distinção entre as formas se baseia no fato da primeira apresentar uma fileira lateral de pontos negros distintos em cada lado dos escudos ventrais enquanto que a segunda ostenta estrias negras contínuas nesta mesma posição (Lema, 1958; Peters & Orejas-Miranda, 1970). Alguns anos depois, o próprio autor (Lema, 1961) considerou a possibilidade de ambas as formas constituírem espécies independentes, mas decidiu manter a nomenclatura anterior inalterada. Cerca de três décadas depois, com base em dados merísticos, de foliose e de proporções, Deiques & Cechin (1990) foram capazes de separar as subespécies propostas por Lema (1958) em duas espécies válidas: *Helicops infrataeniatus* e *Helicops carinicaudus*, idéia reforçada poucos anos depois por Yuki (1993), em sua dissertação de mestrado, onde revisou as duas espécies e incluiu uma análise das morfologias craniana e hemipeniana.

Lema *et al.* (1984), em um trabalho sobre a fauna de répteis do norte do Rio Grande do Sul, incluiu *Helicops pictiventris* na sinonímia de *Helicops c.*

infrataeniatus por considerar que o número mais baixo de fileiras de escamas dorsais no meio do corpo da primeira espécie (duas fileiras menos que as 19 de *H. infrataeniatus*) se enquadrava dentro da variação intra-específica observada no segundo táxon.

Entre as poucas hipóteses filogenéticas disponíveis envolvendo as espécies da tribo Hydropsini, a sugerida por Neill (1964) se destaca por considerar *Pseudoeryx plicatilis* como sendo mais proximamente relacionado ao gênero norte americano *Farancia*. Essa hipótese foi baseada em semelhanças externas, de hábito e de dentição, provavelmente fruto de convergência adaptativa ao hábito aquático, como foi demonstrado posteriormente por Cundall & Rossman (1984a) através de comparações osteológicas e por Vidal *et al* (2000) através de dados moleculares.

Rossman (1976) foi o único a propor uma hipótese filogenética entre espécies do gênero *Helicops*. O autor revisou as serpentes do “complexo *pastazae*”, no qual identificou e descreveu um novo táxon para o gênero (*H. petersi*), e sugeriu o agrupamento de três outras espécies em um grupo denominado “seção *polylepis*” (*H. pastazae*, *H. petersi*, *H. polylepis* e *H. yacu*).

Outras hipóteses de relacionamento entre espécies do gênero *Helicops* foram brevemente comentadas em outros trabalhos de cunho taxonômico (Rossman, 1976; Rossman & Dixon, 1975), mas nunca houve uma tentativa de relacionamento das espécies pertencentes aos três gêneros da tribo através de um método explícito de análise filogenética. O presente trabalho corresponde à primeira análise cladística explícita da tribo Hydropsini.

1.4 Reprodução em Hydropsini

A viviparidade parece ter surgido diversas vezes nas serpentes, estando presente em várias linhagens, como nas famílias Aniliidae, Typhlopidae, Pythonidae, Acrochordidae, Hydrophiidae, Viperidae e em alguns grupos de colubrídeos. Entretanto, dentro da irradiação dos xenodontíneos, esse modo de reprodução é bastante incomum, havendo registros de viviparidade para algumas espécies de hydropsínios. Diversos autores relacionam a viviparidade nos esquamados à uma distribuição em altitudes e latitudes elevadas e, por

conseqüência, à vida sob climas frios (ver Neill, 1964; Greer, 1966; Tinkle & Gibbons, 1977). Entretanto, Neill (1964) também correlaciona outras variáveis a essa modalidade, dentre elas, o hábito aquático de muitas espécies de serpentes que apresentam esse modo de reprodução, como é o caso dos hydrofídeos, acrocordídeos, homalopsíneos, natricíneos, alguns boídeos (*Eunectes*, p. ex.), além dos próprios hydropsínios. Outros autores, como Fitch (1970); Shine (1995) e Duellman (1978), também entendem existir uma relação entre o meio aquático e a viviparidade nas serpentes. Dentre os motivos que podem ter ocasionado essa relação podem estar o fato do excesso de umidade ser, de uma forma geral, prejudicial para os ovos (Neill, 1964), além de permitir que as fêmeas não precisassem mais deixar a água para a desova (Duellman, 1978).

Dentre os hydropsínios, existem espécies com registro de oviparidade e viviparidade, além da possibilidade de algumas espécies apresentarem os dois modos de reprodução. A maior parte das espécies do gênero *Helicops* apresenta apenas registros de viviparidade (Fitch, 1970; Cunha & Nascimento, 1981; Barros *et al*, 2001; Marques *et al*, 2001). Entretanto, a oviparidade já foi registrada para ao menos quatro espécies do gênero (ver DISCUSSÃO). *Hydrops* é o único gênero da tribo que apresenta apenas registros de oviparidade para as três espécies conhecidas (Dixon & Soini, 1977; Abuys, 1984; Albuquerque & Camargo, 2004; Scrocchi *et al*, 2005 e Nelson Albuquerque com. pessoal). Quanto a *Pseudoeryx plicatilis*, muito pouco se conhece da sua reprodução, existindo apenas um trabalho que classifica essa espécie como capaz de se reproduzir das duas maneiras (Cunha & Nascimento, 1981) e uma citação classificando a espécie como ovípara (Starace, 1998).

Helicops angulatus é uma das espécies do gênero com registro de oviposição (Mole, 1924; Rossman, 1973, 1984; Duellman, 1978; Cunha & Nascimento, 1981; Ford & Ford, 2002) e também foi o primeiro hydropsínio a ser confirmado como tendo ambos os modos reprodutivos. Essa possibilidade foi considerada primeiramente por Rossman (1973), que acompanhou o desenvolvimento de dois ovos de *H. angulatus* em cativeiro. O autor percebeu que esses ovos foram liberados pela fêmea após um tempo de incubação mais curto que o esperado (16 e 17 dias) e com os embriões já bastante desenvolvidos. Cerca de dez anos depois, o próprio Rossman (1984) confirmou a

existência dos dois modos reprodutivos na espécie, ao receber uma fêmea adulta que foi fixada prenha, sem vestígios de casca de ovo ou de vitelo associados à ninhada.

Helicops gomesi é a única espécie do gênero que apresenta apenas registros de oviparidade (Amaral, 1921). Entretanto, esse registro foi inexplicavelmente contradito pelo próprio autor (Amaral, 1927) em uma nota em que afirma que todas as espécies do gênero seriam “ovovíparas”. Devido a essa contradição e ao fato de *H. gomesi* não ser uma espécie comum e, portanto, não existirem outras informações sobre sua biologia, não podemos descartar a possibilidade da viviparidade estar presente na espécie e apenas ainda não ter sido registrada.

Caso se confirme a reversão completa da condição ovípara em *H. gomesi*, ou em alguma outra espécie de hydropsíneo, isso pode ser considerado mais uma evidência contrária à idéia de que essa reversão seria um evento evolutivo pouco provável (Neill, 1964; Fitch, 1970), ao contrário do inverso, que é freqüente em várias linhagens de Squamata (Tinkle & Gibbons, 1977). Uma outra possível exceção a essa hipótese ocorre nos crotalíneos do Novo Mundo, onde *Lachesis muta* é o único representante ovíparo e, de maneira contrastante às idéias dos autores acima, possui diversas características que a posicionam como um táxon derivado dentro da irradiação da subfamília Crotalinae (Tinkle & Gibbons, 1977).

Essa possibilidade de bimodalidade já havia sido proposta, de maneira bastante confusa por Cunha & Nascimento (1981), em um de seus trabalhos da série sobre as serpentes da Amazônia. Nesse trabalho, os autores descreveram as condições dos ovos em fêmeas prenhas de diversas espécies, dando ênfase para algumas que apresentam a condição vivípara. Dentre essas espécies, os autores incluíram cinco hydropsíneos, sendo quatro representantes do gênero *Helicops*, além de *Pseudoeryx plicatilis mimeticus*. Os autores registraram a presença de ovos tanto com casca coriácea, característicos de espécies ovíparas, quanto de embriões livres dessa casca em fêmeas de *Helicops angulatus* e *H. hagmanni*. Além disso, afirmam ter encontrado em uma única fêmea de *Pseudoeryx plicatilis*, tanto ovos viáveis (i.e., com embriões) sem casca coriácea quanto ovos inviáveis (i.e., sem embriões) com casca coriácea. Por esta razão, os autores concluíram que tanto *P. plicatilis* quanto as duas espécies de *Helicops*

estudadas por eles apresentaram ambos os modos de reprodução, sendo que em *Pseudoeryx* o registro foi feito em um mesmo indivíduo. Entretanto, o baixo número de espécimes de *P. plicatilis* analisado e a presença de embriões viáveis em apenas um tipo de ovo, levantam dúvidas quanto à condição típica para a espécie. Sendo assim, no momento em que a evolução do modo reprodutivo para a tribo Hydropsini for abordada durante esse trabalho (ver DISCUSSÃO), as duas possibilidades serão discutidas para a reprodução de *P. plicatilis*.

2. Objetivos

2. Objetivos

O objetivo deste trabalho é levantar caracteres filogeneticamente informativos, utilizando-se de diversos complexos morfológicos, para elaboração de uma hipótese filogenética que permita:

- Testar o monofiletismo da tribo Hydropsini e dos gêneros de xenodontíneos sul-americanos *Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx*;
- Estabelecer as relações filogenéticas entre as espécies pertencentes aos três gêneros citados;
- Posicionar os gêneros acima citados dentro da irradiação dos xenodontíneos, identificando assim o táxon irmão da tribo Hydropsini.
- Discutir a evolução da viviparidade na tribo Hydropsini.

3. Material e Métodos

3. Material e Métodos

3.1. Material Biológico

Durante a realização deste trabalho foram analisados representantes de 16 das 19 espécies atualmente reconhecidas para os três gêneros que compõem a tribo Hydropsini. *Helicops tapajonicus* e *H. yacu* não puderam ser incluídas na análise por serem raras em coleções, enquanto *Hydrops caesurus* Scrocchi *et al.* 2005, foi descrita quando esse trabalho já estava em sua fase final de elaboração, o que inviabilizou a obtenção de exemplares dessa espécie.

Além das espécies integrantes da tribo Hydropsini, também foram incluídas na análise espécies de outros clados da subfamília Xenodontinae para fins de comparação com o grupo externo. Todos os espécimes analisados no presente trabalho foram obtidos em caráter de empréstimo junto às seguintes coleções zoológicas do Brasil e do exterior (acrônimos das instituições em parêntesis): American Museum of Natural History (**AMNH**); Centro de Pesquisas do Cacau (**CEPLAC**); Coleção Paralela do Instituto Butantan (**CP**); Instituto Butantan (**IB**); Kansas University (**KU**); Museo de Biología de La Universidad del Zulia (**MBLUZ**); Museu de História Natural Capão da Imbuia (**MHNCI**); Museu Nacional do Rio de Janeiro (**MNRJ**); Museu Paraense Emilio Goeldi (**MPEG**); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (**MZUSP**); Muséum National d'Histoire Naturelle (**MNHN**). As abreviações **HF**, **MRT** e **UC** correspondem a numeração de campo de Hebert Ferrarezzi, Miguel Trefaut Rodrigues e Ulisses Caramaschi, respectivamente, e ainda não estão incorporados a nenhuma coleção científica. No **Apêndice I** encontra-se a listagem dos espécimes analisados.

3.2 Preparação

3.2.1 – Hemipênis

Durante a preparação dos hemipênis, os órgãos de alguns exemplares machos foram extraídos, evertidos e preparados conforme a técnica proposta por Pesantes (1994), derivada da metodologia originalmente descrita por Manzani e Abe (1988). Os hemipênis foram preenchidos com vaselina colorida

para permitir a melhor visualização das estruturas de ornamentação (Zaher, 1999). Em seguida, alguns órgãos passaram por banho de 24 horas em solução alcoólica com corante Vermelho de Alizarina para realçar ainda mais as estruturas calcificadas. Esse corante tem afinidade por esse tipo de estrutura e é freqüentemente utilizado em preparações de esqueleto por diafanização e coloração, sendo usado também para a coloração de hemipênis de outros squamata com deposição calcárea nos espinhos, como é o caso de lagartos da família Gymnophthalmidae (Uzzel, 1969; Uzzel & Barry, 1971; Savage, 1997). Entretanto, por razões ainda desconhecidas, alguns hemipênis não demonstraram afinidade ao corante, enquanto outros, em muitos casos da mesma espécie, apresentaram grande afinidade (**Figuras 15 e 24**).

Os hemipênis de cada uma das espécies do grupo interno (tribo Hydropsini), além de *Sordellina punctata*, foram descritos (**ver Apêndice III**) e fotografados (**Figuras 9 a 24**), nas faces sulcada e assulcada, com câmera digital Canon D10, equipada com lente macro de 100mm.

3.2.2 - Osteologia

Os espécimes tiveram seus esqueletos preparados seguindo duas técnicas de preparação, dependendo do tamanho dos espécimes. A primeira delas foi utilizada principalmente nos animais menores, é a técnica de diafanização e coloração proposta por Taylor & Van Dyke (1985) e Song & Parenti (1995), adaptada pelo protocolo de Springer & Johnson (2000), que propõe a substituição do hidróxido de potássio por álcool na fase de coloração do esqueleto dérmico com o corante Vermelho de Alizarina. A outra técnica, aplicada nos espécimes maiores, consiste na remoção da musculatura dos exemplares com o auxílio de larvas de besouros *Dermestes* sp., seguindo a técnica descrita por Tiemeier (1940).

Imagens radiográficas, feitas através de equipamento de raio X acoplado a uma câmera digital, foram empregadas em duas espécies de *Helicops* para as quais partes do esqueleto estavam indisponíveis devido à raridade em coleções. Por tratar-se de um parátipo, o único exemplar disponível de *Helicops petersi* não pôde ser preparado. Por esta razão, apenas caracteres da morfologia externa e imagens radiográficas dos esqueletos craniano e pós-craniano do exemplar (MZUSP 6424 – **Figura 60**) foram incluídos na análise. Devido à escassez desse

material em coleções brasileiras e à dificuldade em obter empréstimos em coleções estrangeiras, o acesso aos caracteres de osteologia de *Helicops danieli* foram feitos através radiografias de dois exemplares conservados em álcool (MZUSP 2144 e 2145) e um crânio diafanizado (AMNH 97460).

3.3 – Nomenclatura anatômica

A terminologia adotada para cada uma das estruturas analisadas segue a utilizada em trabalho prévios por diversos autores. Para os hemipênis, a terminologia segue Dowling & Savage (1960), Savage (1997) e Zaher (1999). Para as estruturas osteológicas a nomenclatura empregada segue Frazzeta (1959; 1966; 1999); Dundee & Auffenberg (1963); Underwood (1967); Marx & Rabb (1972); Groombridge (1979); Cundall (1981); Rieppel (1976; 1977; 1978); Rage (1984); Cundall & Rossman (1984a,b; 1993); LaDuke (1991) Rieppel & Zaher (2001).

Os nomes abreviados dessa nomenclatura, utilizados nas **Figuras 25 a 59** estão relacionadas no **Apêndice II**.

3.4 – Escolha dos grupos externos

Uma vez que ainda não existe uma definição nas relações filogenéticas entre os agrupamentos supragenéricos da subfamília Xenodontinae e, portanto, o grupo irmão da tribo Hydropsini é desconhecido, foram utilizados como grupos externos espécies representantes das demais tribos reconhecidas da irradiação sul-americana dos xenodontíneos.

Nos casos em que o agrupamento supragenérico (tribo) dispunha de uma hipótese filogenética, foram escolhidos como representantes destas os seus táxons mais basais. Quando ambos os táxons apresentavam o mesmo estado de caráter, este foi retido como a otimização mais parcimoniosa para o ancestral do grupo em questão. No caso dos táxons representantes apresentarem estados distintos, o grupo foi codificado como polimórfico para o caráter. Entretanto, para algumas dessas espécies basais, não foi possível reunir material biológico que suprisse todos os complexos morfológicos de interesse. Nestas ocasiões, o

caráter foi codificado através das observações disponíveis em outras espécies da tribo. Essa situação ocorreu para os táxons: Alsophiini e Philodryadini.

Os táxons empregados como grupos externos e suas respectivas espécies representantes, assim como as referências utilizadas para a escolha dos terminais mais basais, são: **Alsophiini** (Zaher, 1999; Vidal *et al.*, 2000): *Antillophis parvifrons* e *Uromacer oxyrhynchus*; **Philodryadini** (Zaher, 1999; Vidal *et al.*, 2000): *Philodryas nattereri*, *P. olfersii*, *P. patagoniensis*; **Pseudoboini** (Zaher, 1994, 1999): *Boiruna maculata* e *B. sertaneja*; **Elapomorphini** (Ferrarezzi 1993, 1994; Zaher, 1999): *Elapomorphus quinquelineatus* e *Phalotris mertensi*, **Xenodontini** (Dowling & Duellman, 1978; Zaher, 1999 e Moura-Leite, 2001,) *Erythrolamprus aesculapii*, *Liophis miliaris* e *Liophis reginae*.

Além desses táxons, *Farancia abacura*, *Hydrodynastes gigas* e *Sordellina punctata*, foram incluídas na análise por serem espécies de hábito aquático e com posicionamento incerto dentre os xenodontíneos sul-americanos. A sua inclusão permitiu testar o surgimento do hábito aquático na subfamília Xenodontinae. Além disso, a hipótese elaborada por Neill (1964) que relaciona o gênero *Farancia* com *Pseudoeryx plicatilis* também pôde ser testada.

Como ponto de enraizamento das árvores foi escolhido um xenodontíneo da irradiação norte-americana (*Diadophis punctatus*), consensualmente externa aos demais táxons incluídos na análise (Cadle 1984c; Zaher, 1999; Vidal *et al.*, 2000).

A relação detalhada dos espécimes analisados, bem como os números de tombo e as coleções de origem desse material encontram-se no **Apêndice I**.

3.5 – Análise filogenética

A metodologia utilizada para determinar as relações filogenéticas entre os grupos analisados foi a Cladística (Hennig, 1966; Nelson & Platnick, 1981; Wiley, 1981; Rieppel, 1988) e os dados foram analisados seguindo o princípio da parcimônia (Kluge & Farris, 1969; Farris, 1970). A polarização dos estados dos caracteres foi feita através da comparação com diversos grupos externos, analisados simultaneamente com os táxons do grupo interno, de modo a permitir o teste das hipóteses de polaridade dos caracteres em um contexto globalmente

parcimonioso, bem como o monofiletismo do grupo interno (Watrouts & Wheeler, 1981; Farris, 1982; Maddison *et al.*, 1984 e Nixon & Carpenter, 1993).

O mesmo peso foi atribuído a todos os caracteres e nenhum dos caracteres multiestado foi considerado como aditivo. Nos casos em que um determinado caráter não era conhecido ou era inaplicável para um determinado táxon, o estado foi codificado com uma interrogação (Maddison, 1993; Barriol & Tassy, 1993).

Os caracteres levantados foram codificados em uma matriz utilizando os programas Nexus Data Editor 0.5.0 (Page, 2001) e MacClade 3.03 (Maddison & Maddison, 1992). A matriz foi analisada utilizando o programa TNT (Goloboff *et al.*, 2003), através de busca exaustiva (“Implicit enumeration”) e, para fins de comparação, também foi utilizado o programa PAUP* 4.0 para Macintosh, utilizando a opção “branch and bound”. As séries de transformação dos caracteres foram descritas tendo-se em vista as duas possibilidades de otimização dos caracteres: ACCTAN (“accelerated transformation optimization”, que dá preferência às convergências) e DELTRAN (“delayed transformation optimization”, que dá preferência às reversões). As árvores que apresentaram ramos com comprimento zero em alguma das possibilidades de otimização, tiveram esses ramos colapsados através da opção “Min. length=0” no TNT ou da opção “Condense collapse=MinBrlen” no PAUP* 4.0 (ver Coddington & Scharff, 1994; Wilkinson, 1995). Também foram realizados procedimentos de ponderação sucessiva (Farris, 1969; Carpenter, 1988) e de ponderação sucessiva reversa (Trueman, 1998).

4. Resultados e Discussão

4. Resultados e Discussão

4.1 Análise dos caracteres morfológicos

Hemipênis

Caracteres da morfologia hemipeniana vêm sendo muito utilizados em trabalhos envolvendo sistemática de serpentes desde o final do século 19, a partir dos trabalhos pioneiros de Cope (1893; 1894; 1895; 1900). A terminologia utilizada por Cope para se referir às estruturas do hemipênis eram bastante inconstantes e permaneceram assim até meados do século 20, quando Dowling & Savage (1960) propuseram uma terminologia mais consistente.

Muitas das tentativas de classificação supragenérica dentro da família Colubridae envolveram a análise de características hemipenianas (p. ex. Dunn, 1928; Bogert, 1940; Dowling & Duellman, 1978; Zaher, 1999). Boa parte dessas obras já foi citada neste trabalho durante a Introdução devido à grande importância na definição de vários grupos de colubrídeos, dentre eles a subfamília Xenodontinae (Dunn, 1928; Dowling & Duellman, 1978; Jenner, 1981; Jenner & Dowling, 1985; Cadle, 1984a,b,c; Myers & Cadle, 1994; Zaher, 1999).

Neste trabalho, o padrão geral do hemipênis do gênero *Helicops* foi descrito utilizando-se como base espécimes das 12 espécies com hemipênis disponíveis para análise (**Figuras 9-24**). Além disso, foram realizadas descrições dos hemipênis de cada uma das espécies de *Helicops*, *Pseudoeryx plicatilis*, das duas espécies de *Hydrops* e *Sordellina punctata*. Estas descrições foram agrupadas no **Apêndice III**.

1-) Espaço entre os lobos do hemipênis (“lobular crotch”). Sem ornamentação [0]; Fileira de pequenos espinhos ou papilas passando da face sulcada a assulcada [1]. (**Figura 11**)

O estado [1] para esse caráter ocorre nas duas espécies do gênero *Hydrops*, em todos os *Helicops*, com exceção de *Helicops trivittatus* e *Helicops hagmanni* que podem apresentar uma fileira de espinhos mais alongada na face assulcada do órgão, mas que não chega a invadir o espaço entre os lobos, sendo

então incluídas no estado [0], juntamente com os demais xenodontíneos analisados. O único outro xenodontíneo externo à tribo Hydropsini que apresenta o estado [1] é o alsofíneo *Uromacer oxyrhynchus*.

2-) Ornamentação na face assulcada do corpo do hemipênis. Espinhos de tamanho semelhante cobrindo toda a face assulcada [0]; Área sem espinhos ou com espínulos no centro da face assulcada, margeada lateralmente por grupos de espinhos desenvolvidos [1]. **(Figuras 9 e 14)**

Uma área livre de espinhos ou com espinhos muito reduzidos no centro da face assulcada do hemipênis, margeada por espinhos desenvolvidos nas laterais do órgão é considerada uma sinapomorfia da subfamília Xenodontinae (Zaher, 1999) e foi codificada no presente trabalho como o estado [1], ocorrendo na maior parte dos xenodontíneos analisados. O estado [0] está presente no gênero *Hydrops* e em *Pseudoeryx plicatilis*, *Sordellina punctata* e em cinco espécies de *Helicops* (*H. hagmanni*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus* e *H. trivittatus*). Para *Elapomorphus quinquelineatus* e *Boiruna sertaneja* esse caráter foi considerado como inaplicável uma vez que o hemipênis dessas espécies é bastante modificado e não apresentam espinhos em nenhuma parte do corpo do órgão.

3-) Tamanho relativo dos lobos. Grande [0]; Reduzido [1]. **(Figura 14)**

O estado [1] foi observado em três espécies de *Helicops* (*H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus*), em *Sordellina punctata* e no elapomorfíneo *Phalotris mertensi*. Todas as demais espécies analisadas apresentam os lobos desenvolvidos.

4-) Sulco espermático. Centrífugo na região mais proximal dos lobos terminando de forma centrolineal [0]; Centrífugo na região mais proximal dos lobos, passando a uma direção centripeta, com a extremidade final centrífuga novamente, formando um “S”. **(Figura 9)**

O sulco espermático em forma de “S” ocorre em todas as espécies de *Helicops* analisadas. Zaher (1999) analisou sete espécies de *Helicops* e havia considerado a possibilidade dessa característica constituir uma sinapomorfia para o gênero, o que foi confirmado nesse trabalho para outras cinco espécies de

Helicops, não sendo verificada em nenhuma outra espécie de xenodontíneo analisada.

5-) Ornamentação dos lobos. Cálices, papilas ou pequenos espinhos dispersos pelos lobos [0]; Fileiras diagonais de espinhos e papilas em torno dos lobos [1]; Cálices grandes na face assulcada dos lobos [2]. **(Figura 9)**

Todas as espécies do gênero *Helicops* e *Pseudoeryx plicatilis* apresentam o estado [1], ou seja, franjas de espinhos ou de papilas bastante conspícuas em praticamente toda a extensão dos lobos do hemipênis, só não ocorrendo no ápice dos lobos onde pode ocorrer em algumas espécies de *Helicops* uma área pouco ornamentada com alguns vestígios de cálices e revestindo todo o lobo em *P. plicatilis*. O estado [1] também pode ser verificado em *Elapomorphus quinquelineatus*, mas não no outro elapomorfíneo analisado (*Phalotris mertensi*), que apresenta cálices grandes na face assulcada dos lobos (estado [2]) assim como *Farancia abacura*, *Hydrodynastes gigas* e as espécies das tribos Pseudoboini, Philodryadini e Alsophiini analisadas. Os demais táxons analisados (*Diadophis punctatus*, *Sordellina punctata*, o gênero *Hydrops* e a tribo Xenodontini) apresentam o estado [0] para esse caráter.

Folidose

Os dados referentes a folidose de Squamata são comumente utilizados como caracteres diagnósticos para a diferenciação e definição de espécies mas, de uma forma geral, são difíceis de serem empregados em análises filogenéticas por representarem caracteres contínuos, no caso de contagens, e coloração que é bastante suscetível à variação intra-específica. Devido a isso, esse tipo de caráter normalmente exige uma amostragem grande de indivíduos para a utilização de classes de contagem ou padrões de coloração como caráter, a fim de englobar variações intra-específicas dentro dos estados dos caracteres, o que inviabilizaria a inclusão desse tipo de dado dentro do prazo adequado. Os caracteres de folidose utilizados na presente análise foram codificados levando-se em conta caracteres discretos e não envolvendo coloração, evitando-se assim os problemas mencionados aqui.

6-) Escama internasal. Pareada [0]; Única, com formato elíptico [1]; Única com formato triangular [2]; única com formato trapezoidal [3] **(Figuras 25, 26 e 27)**

A presença de uma única escama internasal foi considerada como uma sinapomorfia para a tribo Hydropsini por Roze (1957a), e de fato, é uma característica compartilhada entre todas as espécies dos gêneros *Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx*. Essa característica, parece estar relacionada ao hábito aquático desses animais, já que a perda ou fusão dessas escamas também é verificada em algumas outras serpentes reconhecidamente não relacionadas aos hydropsíneos (p. ex. hydrofídeos e homalopsíneos) que apresentam o mesmo hábito, o que sugere que a redução ou a perda das placas internasais seja uma adaptação convergente em algumas linhagens de serpentes. O estado [0] é encontrado em todos os demais xenodontíneos analisados, com exceção do espécime de *Farancia abacura* (ver abaixo) analisado e um dos espécimes de *Elapomorphus quinquelineatus*. A ausência dessa escama em *E. quinquelineatus* era esperada, já que de acordo com Ferrarezzi (1993), dentre os elapomorfíneos, todas as espécies do gênero *Apostolepis* perdem as escamas internasais, enquanto em *Elapomorphus quinquelineatus* a presença dessas escamas pode variar entre indivíduos da espécie.

Dentre as espécies que apresentam a escama internasal única, é possível distinguir três formatos para essa escama: *Pseudoeryx plicatilis* e as duas espécies analisadas do gênero *Hydrops* e apresentam essa escama em formato aproximado de elipse, correspondendo ao estado [1]. Todas as espécies de *Helicops* apresentam a condição correspondente ao estado [2], ou seja, uma escama internasal triangular. Já o único espécime de *Farancia abacura* com a foliose analisada, não apresenta nenhuma escama internasal. Porém, de acordo com Neill (1964) os indivíduos dessa espécie podem apresentar essa escama única ou pareada, devendo o espécime em questão tratar-se de um indivíduo anômalo. Analisando fotografias de indivíduos de *F. abacura* enviadas pelo Dr. Frank Burbrink, pude verificar que, quando única, a escama internasal de *F. abacura* apresenta formato trapezoidal, correspondendo ao estado [3].

7-) Escama loreal. Ausente [0]; Presente [1]. **(Figuras 25 e 26)**

O estado [1] para este caráter está presente na maior parte dos colubrídeos. Dentre os xenodontíneos, o estado [0] restringe-se ao gênero *Hydrops*, *Pseudoeryx plicatilis*, à tribo Elapomorphini (obs. pessoal, Ferrarezzi, 1993), algumas espécies da tribo Pseudoboini, como *Phimophis chui* e *P.*

scriptorcibatus (obs pessoal; Rodrigues, 1993) que não foram incluídas nessa análise e em *Xenoxybelis argenteus*, onde esse caráter apresenta variação entre os dois estados.

8-) Escama nasal. Inteira [0]; Semidividida [1]; Totalmente dividida [2]. **(Figuras 25 e 26)**

A escama nasal é a escama aonde se localizam as narinas das serpentes. Dentre os xenodontíneos de uma forma geral essa escama é dividida em nasal anterior e nasal posterior, que corresponde ao estado [2] deste caráter. Entretanto, outros dois padrões também podem ocorrer. A escama nasal inteira, que para esse caráter corresponde ao estado [0], ocorre apenas nos representantes da tribo Elapomorphini (obs. Pessoal, Ferrarezzi, 1993) e no gênero *Uromacer*. A forma semidividida parece estar relacionada com alguma adaptação ao hábito aquático ou semi-aquático, uma vez que é característica da tribo Hydropsini, do gênero *Farancia* (Neill, 1964; Ferrarezzi, 1993 e obs. pessoal) e de *Sordellina punctata*, táxons relacionados em maior ou menor grau com esses tipos de hábitos.

9-) Contato entre as escamas geniais posteriores. Contato presente, sem escamas intergeniais [0]; Geniais posteriores separadas por escamas intergeniais [1]. **(Figuras 28 e 29)**

Rossman (1976) utiliza a separação das duas escamas geniais posteriores por escamas intergeniais em *Helicops pastazae* e *H. yacu* (possível sinônimo de *H. scalaris* – veja INTRODUÇÃO e Rossman & Abe, 1979) como um caráter diagnóstico para separá-las de *Helicops polylepis*, que apresenta as duas escamas em contato. As escamas geniais posteriores também estão separadas nos exemplares de *Helicops scalaris* e *H. trivittatus* analisados, e corresponde ao estado [1] deste caráter. Os demais táxons analisados apresentam a condição correspondente ao estado [0] do caráter, ou seja, as duas escamas geniais posteriores em contato entre si, sem a presença de escamas intergeniais.

10-) Presença e intensidade de carenas nas escamas dorsais. Ausentes [0]; Carenas presentes, baixas e pouco salientes [1]; Carenas presentes, altas e salientes [2]. **(Figura 30)**

Escamas dorsais carenadas ocorrem em diversos táxons de colubríneos e viperídeos, mas não são freqüentes na subfamília Xenodontinae, estando presentes apenas, além do gênero *Helicops*, em algumas *Philodryas*, *Tropidodryas* e no gênero norte-americano *Heterodon*. Dentre as espécies analisadas, as carenas estão presentes apenas nas espécies de *Helicops*, sendo todas as outras espécies relacionadas ao estado [0] deste caráter. Dentre as espécies de *Helicops* existem dois padrões de intensidade de carenação: o estado [2] corresponde à condição encontrada em *Helicops angulatus* e *H. gomesi*, que apresentam as escamas com a ornamentação bastante marcada, carenas salientes e bastante proeminentes por toda a extensão do corpo. As demais espécies do gênero que apresentam as escamas dorsais com carenas mais tênues por todo o corpo, em alguns casos pouco perceptíveis a olho nu, principalmente na região mais próxima à cabeça, correspondendo ao estado [1].

11-) Uniformidade das ornamentações das escamas dorsais ao longo do corpo. Escamas dorsais com o mesmo tipo e mesma intensidade de carenações ao longo do corpo [0]; Escamas sem carenação ou fracamente carenadas no primeiro terço do corpo, acentuando-se na direção caudal [1].

Dentre as espécies do gênero *Helicops*, pode-se perceber claramente dois padrões de ornamentação das escamas dorsais ao longo do corpo dos indivíduos. O estado [1] inclui espécies com carenação bastante tênue ou inexistente na região mais próxima da cabeça, acentuando essa carenação em direção à cauda. Apresentam essa característica *Helicops carinicaudus*, *H. hagmanni*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus*, *H. trivittatus*.

O estado [0] inclui espécies que apresentam carenação uniforme desde as escamas dorsais mais anteriores até as caudais. Foram incluídas nesse estado de caráter todas as demais espécies do gênero *Helicops*, inclusive as espécies consideradas com carenas altas e salientes (*Helicops angulatus* e *H. gomesi*; caráter 10)

As demais espécies utilizadas na presente análise não apresentam carenas nas escamas dorsais, portanto para essas espécies este caráter foi considerado como inaplicável.

12-) Distribuição das carenas. Carenas ocorrendo apenas nas escamas mais dorsais do corpo [0]; Carenas ocorrendo desde a primeira fileira de escamas dorsais do corpo [1]. **(Figura 30)**

Dentre as espécies de *Helicops*, as carenas podem ocorrer em todas as fileiras de escamas dorsais do corpo ou se iniciarem depois da primeira fileira de escamas, ou seja, na segunda, terceira ou quarta fileira de escamas. *Helicops angulatus*, *H. gomesi*, *H. pastazae*, *H. petersi*, *H. polylepis* e *H. scalaris* apresentam todas as fileiras de escamas dorsais com carenas, correspondendo ao estado [1]. Já as demais espécies do gênero, nunca apresentam quilhas na primeira fileira de escamas. Aparentemente, a fileira na qual as carenas começam não é constante dentro de todas as espécies. Dessa forma, não foi feita distinção para qual das fileiras de escamas que as carenas se iniciam, permanecendo todas essas espécies relacionadas ao estado [0] deste caráter. Para as espécies dos demais gêneros analisados esse caráter foi codificado como inaplicável.

13-) Subcaudais. Lisas, sem ornamentação [0]; Com quilha lateral [1]. **(Figura 31)**

A condição correspondente ao estado [1] deste caráter é peculiar de três espécies do gênero *Helicops*, sendo pouco freqüente dentre os colubrídeos. *Helicops angulatus*, *H. gomesi* e *H. scalaris* apresentam uma quilha na região mais lateral das escamas subcaudais. Os dois espécimes analisados de *H. scalaris* apresentam quilhas mais tênues, enquanto as outras duas espécies possuem essas quilhas mais fortemente marcadas. Nos demais táxons analisados não foi identificado nenhuma ornamentação nas escamas subcaudais.

Posição dos órgãos sensoriais no crânio

Os olhos e narinas da maior parte das serpentes de hábito aquático estão deslocados em uma posição mais dorsal do que nas serpentes que apresentam outros hábitos (Haines, 1966; Greene, 1997). Essa adaptação permite que esses animais se desloquem na coluna d'água ou permaneçam com todo o corpo submerso enquanto olhos e narinas são mantidos acima do nível da água (Greene, 1997).

14-) Posição dos olhos e narinas no crânio. Em posição lateral ou dorso-lateral [0]; Claramente deslocados em posição dorsal no crânio [1]. **(Figuras 25 e 26)**

Todos os integrantes da tribo Hydropsini apresentam o estado [1] deste caráter, isso é, olhos e narinas posicionados dorsalmente no crânio. Dentre os táxons que apresentam o estado [1], as espécies do gênero *Helicops* são as que possuem essa condição mais evidente para as órbitas, enquanto *Pseudoeryx* e *Hydrops* apresentam as narinas mais próximas uma da outra e mais dorsais do que nas espécies de *Helicops*. As demais espécies analisadas, inclusive as aquáticas ou semi-aquáticas *Hydrodynastes gigas*, *Farancia abacura* e *Sordellina punctata*, apresentam o estado [0], que corresponde a narinas e os olhos em posição mais dorso-lateral no crânio.

Osteologia

Dentre os diversos trabalhos que abordam a osteologia craniana de colubrídeos, existem poucos que oferecem um panorama amplo acerca da morfologia craniana da família, como é o caso de Bourgeois (1968) no trabalho que analisa e descreve grande parte dos gêneros da África Central. Underwood & Kochva (1993) também reúnem informações valiosas sobre a osteologia craniana dos colubrídeos de uma forma geral em um trabalho onde abordam as afinidades do atractaspídeo fossorial *Atractaspis*.

A osteologia craniana de espécies da subfamília Xenodontinae não é abordada em trabalhos revisivos mais amplos, sendo a contribuição de Maglio (1970), que fornece um panorama detalhado da osteologia craniana dos xenodontíneos das Antilhas, a única obra mais abrangente abordando este grupo. Entretanto, existem alguns outros artigos que fornecem informações a respeito da osteologia craniana de espécies isoladas pertencentes à subfamília. Dentre eles podemos citar: Anthony & Serra, 1949; Wellman, 1963; Weaver, 1965; Fabian-Beurmann, 1975; Silva & Lema, 1983; Cundall & Rossman, 1984a; Habit *et al*, 1992 e Albuquerque, 2002.

Quanto à osteologia pós-craniana que envolve gêneros colubrídeos, a literatura é ainda mais escassa. Os poucos trabalhos que abordam este tema são relacionados à paleontologia como é o caso da obra Auffenberg (1963). Neste

trabalho, o autor relaciona, descreve e ilustra o material de serpentes fósseis, incluindo diversas vértebras e algum material craniano de gêneros colubrídeos, depositados na coleção da University of Florida. LaDuke (1991) também compara e ilustra material paleontológico de serpentes, composto principalmente de vértebras, de um outro sítio fóssilífero norte-americano (Rancho La Brea, Califórnia).

Crânio

Complexo vômero-nasal:

15-) Posição do processo anterior do vômer em relação aos processos vomerianos do pré-maxilar. Lateral [0]; Frontal [1]. **(Figura 32)**

Em vista ventral, os processos anteriores dos vômeres posicionam-se basicamente de duas maneiras em relação aos processos vomerianos do pré-maxilar dentre os táxons analisados. Independentemente do contato entre essas duas estruturas (Caráter 16), os processos anteriores dos vômeres podem se posicionar frontalmente às extremidades dos processos vomerianos do pré-maxilar, correspondendo ao estado [1] deste caráter, ou lateralmente à elas, estado [0]. Dentre os táxons analisados, o estado [0] ocorre em *Helicops angulatus*, *H. danieli*, *H. pastazae*, *H. polylepis*, *H. scalaris*, *Hydrops martii*, *Hydrops triangularis*, *Sordellina punctata*, no alsofíneo *Antillophis parvifrons* e nos dois representantes da tribo Xenodontini *Erythrolamprus aesculapii* e *Liophis reginae*. O estado [1] está presente nas demais espécies analisadas.

16-) Processos vomerianos do pré-maxilar. Reduzidos [0]; Alongados [1]. **(Figura 32)**

Dentre os espécimes analisados, os processos vomerianos do pré-maxilar podem ser reduzidos e devido a isso não fazem contato processos anteriores dos vômeres. Em *Helicops carinicaudus*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus*, *H. trivittatus* e no elapomorfíneo *Phalotris mertensi* ocorre o estado [0] deste caráter, isso é o contato entre essas estruturas não ocorre. O estado [1] corresponde a condição onde os processos vomerianos do pré-maxilar são mais alongados e o contato entre os dois ossos ocorre, que está presente nos demais táxons analisados.

17-) Processo anterior do septomaxilar. Simples [0]; Dividido em dois processos [1]; Com um recesso na margem lateral [2]. **(Figura 33)**

O processo anterior do septomaxilar apóia-se na face dorsal dos processos vomerianos do pré-maxilar e, em alguns casos, pode fazer contato com a face lateral do processo nasal deste osso. Em todas as espécies de *Helicops* analisadas – com exceção de *H. hagmanni* – esse processo anterior é subdividido e existe um pequeno processo lateral que passa sobre os processos transversos do pré-maxilar e pode chegar a ultrapassar o limite anterior do processo nasal do pré-maxilar (p. ex. *Helicops trivittatus*). Essa condição corresponde ao estado [1] deste caráter. O estado [2] refere-se a um pequeno recesso na margem lateral do processo anterior do septomaxilar, encontrada nas duas espécies do gênero *Hydrops* analisadas e no alsofíneo *Antillophis parvifrons*. O estado [0] deste caráter está relacionado à ausência das duas estruturas já descritas e está presente nos espécimes de todos os demais gêneros analisados, além de *Helicops hagmanni*.

18-) Extremidade do processo ascendente do pré-maxilar. Afilada [0]; Reta [1]; Arredondada [2]; bifurcada [3]. **(Figuras 34 e 35)**

Dentre os táxons analisados existem basicamente três formas gerais para a extremidade do processo ascendente do pré-maxilar. Dessa forma, este caráter foi dividido em três estados não ordenados. O estado [0] reúne os táxons que apresentam a extremidade desse processo afilada, ou seja, a maior parte das espécies analisadas, com exceção de *Sordellina punctata* – que apresenta essa extremidade arredondada, correspondendo ao estado [2] – e das duas espécies de *Hydrops* e no elapomorfo *Phalotris mertensi* que apresentam a extremidade deste processo reta correspondendo ao estado [1] deste caráter. O outro elapomorfo, *Elapomorphus quinquelineatus*, foi a única espécie analisada que apresentou o estado [3] para este caráter, apresentando a extremidade do processo ascendente bifurcada.

19-) Margem posterior da lâmina vertical do vômer. Reta [0]; Curvatura avançando em sentido anterior no vômer [1]. **(Figura 36)**

A margem posterior da lâmina vertical dos vômeres nos táxons analisados apresenta dois padrões distintos. *Helicops carinicaudus*, *H. infrataeniatus*, *H.*

leopardinus, *H. modestus*, *Sordellina punctata*, *Farancia abacura*, *Diadophis punctatus*, as duas espécies da tribo Alsophiini e dois dos representantes da tribo Xenodontini (*Liophis miliaris* e *L. reginae*) possuem a condição onde o processo posterior dorsal do vômer é reduzido e a margem posterior da lâmina vertical é praticamente reta, representada pelo estado [0] desse caráter. Já o estado [1] é encontrado nos demais táxons analisados, que apresentam o processo dorsal posterior desenvolvido e projetado caudalmente, provocando uma curvatura na margem da lâmina vertical. A intensidade dessa curvatura varia dentre as espécies que apresentam a condição representada pelo estado [1], passando de uma leve depressão na margem posterior, como em *H. scalaris*, *H. polylepis* e *H. pastazae*, até a uma forte curvatura em forma de meia lua observada, por exemplo, em *Helicops angulatus*. Nos espécimes analisados de *Helicops gomesi* esse caráter varia entre os dois estados descritos acima, sendo codificado como polimórfico para os dois estados.

Complexo palato-maxilar:

20-) Margem póstero-lateral do pterigóide Arredondada [0]; Reta [1].
(Figuras 37 e 38)

A margem póstero-lateral do pterigóide, que se inicia logo posteriormente aos últimos dentes pterigóides, pode apresentar basicamente dois formatos dentre os táxons examinados. A forma mais reta, em uma diagonal sem nenhuma curvatura caracteriza o estado [1] deste caráter e está presente em todos os representantes da tribo Hydropsini – com exceção de *Helicops hagmanni* – além de *Sordellina punctata*, *Farancia abacura*, *Hydrodynastes gigas*, e em dois dos três representantes da tribo Xenodontini (*Erythrolamprus aesculapii* e *Liophis reginae*). Já o estado [0] é caracterizado por uma margem levemente abaulada, convexa, e está presente em *Helicops hagmanni* e em todos os demais táxons aqui utilizados.

21-) Fossa póstero-dorsal do pterigóide. Única, sem divisão [0]; Crista dorsal separando a fossa póstero-dorsal do pterigóide de um sulco na região látero-dorsal [1]. **(Figuras 37-39)**

A presença da crista dorsal na região mais lateral do pterigóide é a condição mais amplamente distribuída dentre os táxons analisados. A ausência

dessa crista é representada pelo estado [0] e ocorre em todos os exemplares analisados de *Helicops hagmanni*, *H. pastazae*, *H. trivittatus*, no gênero *Hydrops*, *Pseudoeryx plicatilis* e nos dois representantes da tribo Elapomorhini. A presença dessa crista variou dentre os espécimes de *Helicops angulatus* e *H. polylepis* analisados sendo esse caráter codificado como polimórfico para esses táxons.

22-) Comprimento do ramo vomeriano do palatino. Curto, tão longo ou pouco mais longo que largo [0]; longo, ao menos duas vezes mais longo do que largo [1]. **(Figuras 37 e 38)**

Em *Helicops hagmanni*, *H. pastazae*, *H. polylepis*, *H. scalaris* e *H. trivittatus* o ramo vomeriano do palatino é alongado, deslocando os processos maxilar e coanal do palatino para a região medial desse osso ou levemente deslocados para a região posterior. Nas demais espécies analisadas, esse ramo é curto e os processos maxilar e coanal do palatino encontram-se posicionados na região anterior do osso.

23-) Dentes maxilares. Do mesmo tamanho, aproximadamente com o mesmo espaçamento entre eles [0]; Diastema separando os últimos dentes maxilares, sensivelmente maiores, dos demais [1]. **(Figura 40)**

O estado [1] deste caráter é a condição mais freqüente dentre as espécies da subfamília Xenodontinae, tanto entre as espécies com dentição do tipo opistóglifa quanto entre as espécies áglifas **(Caráter 25)**. Dentre as espécies aqui analisadas o estado [0] deste caráter, que representa a ausência desse diastema, só foi encontrado em *Pseudoeryx plicatilis* e *Farancia abacura*, estando presente, em tamanho variável, separando os últimos dentes maxilares dos demais dentes em todos os outros táxons analisados.

24-) Últimos dentes maxilares. Não sulcados (condição áglifa) [0]; sulcados (condição opistóglifa) [1]. **(Figura 40)**

Dentro da subfamília Xenodontinae, seus integrantes podem apresentar os últimos dentes maxilares modificados em presas, com sulcos para a inoculação de veneno, o que caracteriza a condição opistóglifa e o estado [1] deste caráter ou, podem apresentar todos os dentes maxilares sem sulco algum, caracterizando a condição áglifa e o estado [0] deste caráter. A condição áglifa está presente em

Sordellina punctata, *Farancia abacura*, nos dois representantes alsofíneos, *Hydrodynastes gigas*, *Diadophis punctatus*, na maior parte dos Xenodontini (com exceção de *Erythrolamprus*) e em todos os hydropsínios. Espécimes de *Erythrolamprus aesculapii* podem apresentar os dois estados deste caráter, sendo esse terminal codificado como variável entre os dois estados. O estado [1] está relacionado a todos os demais xenodontíneos aqui analisados, que apresentam a condição opistóglifa.

Pré-frontais

25-) Lâmina lateral do pré-frontal. Projetada anteriormente de maneira uniforme [0]; Sofre uma constrição logo abaixo da articulação com os frontais [1]. **(Figura 41)**

A lâmina lateral do pré-frontal de grande parte dos táxons analisados apresenta uma constrição logo abaixo da articulação com os frontais, seguida de uma projeção anterior dessa lâmina, o que representa o estado [1] deste caráter. O estado [0] deste caráter é caracterizado pela ausência dessa condição e ocorre em *Sordellina punctata*, *Farancia abacura*, nos dois elapomorfíneos analisados e em todos os Hydropsini, com exceção de *Helicops gomesi*, que compartilha com os demais táxons analisados o estado [1] para este caráter.

26-) Processo ventromedial anterior do pré-frontal. Ausência [0]; Presença [1]. **(Figura 42)**

O processo ventromedial anterior do pré-frontal está presente e direcionado pósterodorsalmente na maior parte dos táxons analisados, sendo essa condição representada pelo estado [1] deste caráter. Dentre os *Helicops* analisados, as únicas exceções, que apresentam o estado [0] são *H. danieli*, *H. hagmanni* e *H. trivittatus*. Dentre as demais espécies do gênero, que compartilham o estado [1], o processo ventromedial varia em tamanho, passando de uma lâmina bem desenvolvida, em *H. angulatus* e *H. gomesi*, até uma pequena saliência, em *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. modestus*. Já o estado [0] representa a ausência do processo ventromedial e ocorre apenas nas duas espécies de *Hydrops* analisadas, *Pseudoeryx plicatilis*, *Elapomorphus quinquelineatus*, além das quatro espécies de *Helicops* já mencionadas acima.

Todas as demais espécies analisadas estão relacionadas ao estado [1] deste caráter.

27-) Margem da lâmina póstero-medial do pré-frontal. Reta sem a distinção de um processo ventromedial posterior [0]; Região ventral afilada, com um processo ventromedial posterior destacado [1]. **(Figura 42)**

A margem da lâmina póstero-medial do pré-frontal apresenta dois padrões conspícuos dentre os táxons analisados. O estado [1] deste caráter é encontrado na maior parte dos *Helicops*, *Pseudoeryx plicatilis* e *Uromacer oxyrhynchus*, que apresentam essa margem afilada na região ventral e direcionada medialmente, com isso ocorrendo a formação de um processo ventromedial posterior. *Helicops pastazae*, *H. polylepis* e um dos espécimes analisados de *H. scalaris*, juntamente com as duas espécies de *Hydrops* e todos os demais táxons utilizados como grupos externos apresentam toda essa margem reta e uniforme, com ângulos retos nas extremidades, representando o estado [0] deste caráter.

28-) Forame na face externa da lâmina lateral do pré-frontal. Ausente [0]; Presente [1]. **(Figura 41)**

A presença de um forame na lâmina lateral dos pré-frontais, é uma característica de todas as espécies de *Helicops* analisadas e *Uromacer oxyrhynchus*, correspondendo ao estado [1] deste caráter. Alguns exemplares de *Helicops angulatus*, *H. carinicaudus* e *H. leopardinus* apresentam o forame bastante evidente, outros espécimes apresentam apenas uma leve depressão na face externa da lâmina. Todas as demais espécies analisadas não apresentam o forame, correspondendo ao estado [0].

Dentes e Mandíbula

29-) Superfície dos dentes. Lisa, sem ranhuras ou estriações [0]; Fortemente estriada em todas as faces [1]. **(Figura 43)**

Vaeth *et al* (1985), em um trabalho em que analisou dentes de 400 espécies de serpentes utilizando microscopia eletrônica de varredura, registraram a presença de numerosas ranhuras e estrias na superfície dentária de diversas espécies de serpentes, que apresentaram como característica comum a dieta baseada em peixes ou em animais de corpo mole (minhocas e moluscos). Dentre as espécies analisadas, os autores incluíram oito representantes de *Helicops*, e

registraram essas estrias em quatro delas (*H. hagmanni*, *H. trivittatus*, em alguns espécimes de *H. carinicaudus* e em um único indivíduo de *H. leopardinus*) e não encontraram vestígios dessas estruturas nas outras quatro espécies analisadas para o gênero (*H. angulatus*, *H. modestus*, *H. petersi* e *H. polylepis*).

Entretanto, analisando em estéreomicroscópio os dentes das espécies envolvidas no presente trabalho, foi possível observar estrias longitudinais em todas as faces dentárias apenas nos espécimes de *Helicops hagmanni* e *H. trivittatus*, sendo as duas únicas espécies analisadas com a condição 29[1]. Todas as demais espécies apresentam a superfície dos dentes lisa, correspondendo ao estado [0] para este caráter.

30-) Tamanho do angular. Longo, ultrapassando a extremidade posterior do processo dentífero do dentário [0]; Curto, não atingindo a extremidade posterior do processo dentífero do dentário [1]. **(Figura 44 e 45)**

O estado [0] deste caráter está presente na maior parte dos xenodontíneos analisados, nos quais o angular é um osso relativamente longo, e faz contato anterior com o esplenial na região que corresponde à, aproximadamente, metade da extensão do dentário e se prolonga posteriormente, sobre o osso composto, ultrapassando o limite posterior do processo dentífero do dentário. Entretanto, *Helicops hagmanni* e *H. trivittatus* apresentam o angular bastante reduzido em relação ao observado nos demais táxons, nunca atingindo a extremidade posterior do processo dentífero do dentário. A condição descrita para essas duas espécies de *Helicops* representa o estado [1] deste caráter.

31-) Posicionamento da articulação entre esplenial e angular na mandíbula. Vento-medial, visível em vista ventral da mandíbula [0]; Medial, não é visível na mandíbula em vista ventral [1]. **(Figuras 44 a 46)**

Na maior parte das serpentes a articulação entre o esplenial e o angular corresponde ao encontrado nos espécimes relacionados ao estado [0] desse caráter, ou seja, se posiciona vento-medialmente na mandíbula, sendo facilmente visualizada em vista ventral. Entretanto, todos os espécimes de *Helicops hagmanni* e *H. trivittatus* aqui analisados apresentam essa articulação bastante deslocada dorsalmente. Nessas duas espécies, o esplenial insere-se praticamente inteiro dentro do canal de Meckel e o angular sofre uma redução

bastante visível (ver **Caráter 30**), fazendo com que a articulação entre esses ossos assumam uma posição medial na mandíbula, que não permite a visualização do contato dessas duas estruturas na mandíbula em vista ventral, correspondendo ao estado [1] desse caráter.

32-) Crista pósterio-inferior na face lateral do osso composto, anteriormente à articulação deste com o quadrado. Ausente [0]; Moderada [1]; Bastante desenvolvida [2]. **(Figuras 47 e 48)**

Algumas espécies de *hydropsínios* apresentam uma crista látero-ventral na porção posterior do osso composto aparentemente correspondendo à margem ventral desse osso, que sofre uma torção em algumas espécies da tribo. Essa crista ocorre com intensidades distintas dentre os *hydropsínios*: *Helicops pastazae* e *H. polylepis* são as únicas duas espécies de *hydropsínios* nas quais a crista não está presente e correspondem ao estado [0], assim como em todas as espécies analisadas para o grupo externo. Em *Helicops hagmanni* e *H. trivittatus* essa crista é bastante desenvolvida, formando quase que uma projeção lateral. Já nas demais espécies de *Helicops* e nos gêneros *Hydrops* e *Pseudoeryx* essa crista é mais tênue, recebendo o estado [1].

33-) Formato dos dentes. Moderadamente curvados [0] Fortemente curvados [1]. **(Figuras 44 e 45)**

Os dentes de todos os táxons analisados apresentam uma curvatura em sentido posterior. Entretanto, *Helicops hagmanni*, *H. scalaris* e *H. trivittatus* apresentam essa curvatura sensivelmente mais acentuada posteriormente do que nas demais espécies analisadas. Aparentemente, nessas três espécies os dentes são mais longos e mais delgados na extremidade distal, sofrendo uma forte curvatura a partir da metade dos dentes, correspondendo ao estado [1] deste caráter. Savitzky (1983) já havia chamado a atenção para dentes mais numerosos, recurvados e alongados como uma possível adaptação à piscivoria em diversas serpentes.

34-) Processo pósterio-medial do dentário e o processo anterior do osso composto. Em contato [0]; Separados por um espaço ventral na mandíbula [1]. **(Figuras 46 e 47)**

O dentário e o osso composto das espécies analisadas articulam-se através do posicionamento do processo anterior do osso composto entre os processos dentífero e ventral do dentário, sendo que esse último está em contato com as faces ventral e dorsal do osso composto em toda a área de articulação. Entretanto, *Helicops hagmanni* e *H. trivittatus* apresentam um intervalo entre a face interna do processo anterior do osso composto e o processo ventral do dentário, o que está representado para esse caráter como o estado [1], sendo que a ausência desse intervalo, representada pelo estado [0], a condição presente em todos os demais táxons analisados.

Basicrânio

35-) Face ventral do parabasisfenóide. Relativamente lisa, sem ondulações ou cristas [0]; Crista central proeminente na região mediana [1]. **(Figura 49 e 50)**

Uma crista projetando-se ventralmente na região mediana da face ventral do parabasisfenóide está presente em algumas espécies da tribo Hydropsini (*Helicops carinicaudus*, *H. danieli*, *H. hagmanni*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus*, *Hydrops martii* e *Pseudoeryx plicatilis*) e em *Philodryas patagoniensis* que representam o estado [1] para esse caráter. Nas demais espécies analisadas essa crista está ausente.

Supratemporal

36-) Comprimento relativo do supratemporal. Alongado, alcançando a segunda vértebra cervical [0]; Curto, no máximo ultrapassando levemente o côndilo occipital [1]. **(Figuras 51 e 52)**

O estado [1] deste caráter corresponde ao comprimento do supratemporal na maior parte dos táxons analisados. Nesses casos, a extremidade posterior atinge o limite posterior do côndilo occipital, em alguns casos ultrapassando levemente. Por outro lado, *Helicops hagmanni*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. trivittatus* e alguns espécimes de *H. modestus* analisados apresentam o supratemporal mais alongado, chegando a alcançar a segunda vértebra cervical, o que corresponde ao estado [0] deste caráter. Como foi verificado polimorfismo intra-específico dentre os espécimes de *H. modestus*, para esse táxon esse caráter foi codificado como variável.

37-) Posição do supratemporal no crânio. Apoiado no proótico e exoccipital, com a extremidade anterior em contato com o parietal, passando por cima do supraoccipital [0]; Apoiado no proótico e exoccipital, passando lateralmente ao supraoccipital e sem contato com o parietal [1]. **(Figuras 51 e 52)**

A posição e os pontos de contato do supratemporal na caixa craniana dos espécimes analisados varia entre dois padrões. Uma das condições observada corresponde ao estado [0] deste caráter e ocorre na maior parte das espécies analisadas. Nessas espécies, o supratemporal se apóia sobre o proótico e exoccipital, em geral apresenta a extremidade anterior levemente em contato com o parietal e curva-se medialmente passando sobre as lâminas dorsais dos exoccipitais. Dentre esses táxons algumas espécies também apresentam um contato da margem dorsal do supratemporal com o supraoccipital. Já *Diadophis punctatus*, os elapomorfíneos analisados e as duas espécies de *Hydrops* apresentam a condição que corresponde ao estado [1] deste caráter, isso é, o supratemporal posicionado mais lateralmente, também apoiado no proótico e exoccipital, mas nunca com contato anterior com o parietal e nem contato dorsal com o supraoccipital. Nesses táxons, a extremidade distal do supratemporal não passa sobre as lâminas dorsais dos exoccipitais, mas sim lateralmente a elas.

38-) Borda ventral do supratemporal. Expandida ventralmente em sua região central [0]; Não expandida, com as bordas ventral e dorsal alinhadas e com aproximadamente a mesma largura que as extremidades [1]. **(Figura 54)**

Pseudoeryx plicatilis, *Sordellina punctata*, *Diadophis punctatus*, o gênero *Hydrops* e os dois elapomorfíneos analisados apresentam a condição codificada como [0] deste caráter, que corresponde a um supratemporal e que se projeta ventralmente na região mediana, formando uma área mais ampla do que as extremidades do osso. Nos demais táxons analisados, codificados como [1], o supratemporal é relativamente uniforme na margem ventral.

Parietal/ Supraoccipital

39-) Cristas dorso-laterais do parietal. Confluem em uma única crista [0]; Terminam paralelas [1]. **(Figuras 51 a 53)**

As cristas dorso-laterais do parietal estão presentes em todos os espécimes analisados, originam-se atrás dos pós-orbitais e seguem

posteriormente direcionando-se a uma posição mais medial no crânio. Dentre os táxons analisados foram observados dois padrões distintos na região onde essas cristas terminam. Na maior parte dos hydropsínios analisados e em alguns táxons do grupo externo as duas cristas seguem paralelas e se fusionam na região posterior do parietal, formando uma crista única. Já em *Helicops angulatus*, *H. gomesi*, *H. pastazae*, *Sordellina punctata*, *Farancia abacura*, *Hydrodynastes gigas*, *Liophis reginae*, *Diadophis punctatus* e nos philodryadínios essas cristas não confluem e terminam paralelas, bastante próximas uma da outra.

40-) Crista médio-dorsal no supraoccipital. Ausente [0]; Presente em todo o osso [1]; Presente, apenas na porção posterior do osso [2]. **(Figuras 51 a 53)**

A maior parte das espécies analisadas, tanto dentre os hydropsínios quanto nos integrantes do grupo externo, apresentam uma crista na região médio-dorsal do supraoccipital. Essa crista pode ocupar toda a lâmina dorsal do supraoccipital – estado que foi codificado como [1] e que ocorre em *Helicops carinicaudus*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus*, *Pseudoeryx plicatilis*, no gênero *Hydrops* e nas espécies analisadas das tribos Philodryadini e Pseudoboini – ou ocorrer apenas na porção posterior do osso, condição codificada como [2]. Dentre as espécies em que as cristas dorso-laterais do parietal confluem em uma crista única (caráter 48[0]), essa estrutura está alinhada, geralmente contínua, em uma crista única, com a crista do supraoccipital. Dentre as espécies analisadas, as únicas que não apresentam crista alguma na face dorsal do supraoccipital e foram codificadas como [0] são *Helicops hagmanni*, *H. trivittatus*, *Uromacer oxyrhynchus*, *Phalotris mertensi* e *Diadophis punctatus*.

Quadrado

41-) Margem látero-posterior do quadrado Delgada [0]; Espessa [1]. **(Figura 55)**

Três das espécies de hydropsínios analisadas apresentam a margem mais posterior do quadrado menos espessas do que as demais espécies analisadas, correspondendo ao estado [0] deste caráter. Dessas três espécies, a condição mais extrema é a de *H. hagmanni* que apresenta todo o quadrado bastante delgado, enquanto *H. angulatus* apresenta a condição menos evidente apenas

com a margem delgada. Todos os demais táxons analisados apresentam a margem posterior do quadrado mais espessa, correspondendo ao estado [1].

42-) Formato do quadrado. De tamanho uniforme ou pouco mais amplo na região mais dorsal [0]; Sensivelmente mais amplo dorsalmente, sofrendo forte afilamento em direção à mandíbula [1]. **(Figura 55)**

O formato do quadrado dentre os xenodontíneos corresponde, em sua grande maioria, ao observado no estado [1] deste caráter, isso é, apresenta a extremidade dorsal, na região de contato com o supratemporal bastante ampla, tornando-se mais delgado em direção ao cótilo de articulação com a mandíbula, onde volta a expandir-se levemente. Entretanto, *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. trivittatus* apresentam o quadrado, praticamente uniforme, sem uma área distintamente mais ampla na região de contato com o supratemporal, condição essa que foi codificada como [0] para esse caráter.

Vértebras

43-) Hipapófises. Presentes apenas nas vértebras anteriores [0]; Bem desenvolvida em todas as vértebras do corpo, inclusive as posteriores [1]. **(Figuras 56 e 57)**

Hipapófises presentes nas vértebras posteriores do corpo não é uma condição freqüente dentre os xenodontíneos, sendo mais comum dentre os viperídeos e em *Acrochordus*, por exemplo. Dunn (1928, tabela IV), curiosamente relaciona *Helicops*, dentre outros táxons, como apresentando essa condição. Entretanto, diferente do que Dunn (1928) parecia sugerir, essa característica não está presente em todo o gênero, mas sim em apenas duas das espécies aqui analisadas: *H. hagmanni* e *H. angulatus*. Em *H. hagmanni* as hipapófises são bastante desenvolvidas, projetando-se fortemente para trás, enquanto em *H. angulatus* trata-se de uma quilha um pouco mais destacada do observado nas demais espécies. Todos os demais táxons analisados não possuem as hipapófises desenvolvidas, sendo relacionados ao estado [0] deste caráter.

44-) Extremidade anterior do espinho neural. Aguda, sem bifurcação [0]; Bifurcada e rebaixada, posicionando-se sob a extremidade posterior da espinha neural da vértebra anterior [1]. **(Figuras 57 e 58)**

Helicops infrataeniatus, *H. leopardinus* e *H. modestus* apresentam a extremidade anterior da espinha neural das vértebras a partir do meio do corpo rebaixadas, em leve desnível em relação ao restante da espinha. Essas extremidades também apresentam uma bifurcação em forma de “V”, onde a extremidade posterior da vértebra seguinte se encaixa. Essa condição é bastante peculiar dentre as serpentes, sendo única condição semelhante a essa encontrada em algumas espécies dos dipsadíneos *Synopsis* e *Ninia* (Bogert, 1964).

45-) Pleurapófises das vértebras caudais anteriores e do meio da cauda. Uniformes [0]; com um recesso na margem posterior [1]. (Figura 59)

As duas espécies analisadas do gênero *Hydrops*, *Pseudoeryx plicatilis* e cinco das espécies analisadas de *Helicops* (*H. hagmanni*, *H. pastazae*, *H. polylepis*, *H. scalaris*, *H. trivittatus*) apresentam a condição representada pelo estado [1] deste caráter, ou seja, as pleurapófises anteriores e médias das vértebras caudais com um recorte na margem posterior. Nenhuma outra espécie do grupo interno ou externo apresentou essa condição, sendo essa ausência representada pelo estado [0].

46-) Largura das pleurapófises. Estreitas [0]; Alargadas, ultrapassando a extremidade posterior das hemapófises das vértebras anteriores [1]. (Figura 59)

Na maioria das espécies analisadas para o gênero *Helicops*, as pleurapófises das vértebras caudais são bastante alargadas, em alguns casos, como em *H. hagmanni*, chegam a tocar as pleurapófises das vértebras adjacentes formando uma parede contínua em toda a lateral da cauda. Quatro das espécies de *Helicops* analisadas (*H. carinicaudus*, *H. danieli*, *H. petersi* e *H. scalaris*), as duas espécies de *Hydrops*, *Pseudoeryx plicatilis* e as demais espécies do grupo externo apresentam essas pleurapófises delgadas, correspondendo ao estado [0] para esse caráter.

47-) Formato da extremidade distal das hemapófises das vértebras caudais anteriores. Afilada [0] Espatulada [1]. (Figura 59)

O estado [0] deste caráter está presente em *Helicops angulatus* e *H. hagmanni*, nos quais as hemapófises das vértebras caudais são inclinadas posteriormente e as extremidades distais são afiladas, com uma ponta aguda.

Nas demais espécies da tribo Hydropsini e nos táxons do grupo externo, as extremidades distais das hemapófises são espatuladas e retas, correspondendo ao estado [1] do caráter.

4.2 Análise filogenética

A matriz de 25 táxons terminais e 47 caracteres foi submetida à análise conforme descrito no tópico “Material e Métodos”, e resultou em oito árvores igualmente parcimoniosas com 116 passos, que foram resumidas em uma árvore de consenso estrito ilustrada na **Figura 61**, com índice de consistência (IC)= 0,462 e índice de retenção (IR)= 0,748.

A topologia obtida a partir da análise da matriz completa, corrobora o monofiletismo da tribo Hydropsini com uma boa resolução e sustenta a definição de 11 componentes monofiléticos. Entretanto, os valores bastante reduzidos do índice de consistência bem como dos suportes de Bremer e Bootstrap em praticamente todos os clados encontrados (**Figura 61**) chamam a atenção para a possibilidade de algum dos táxons do grupo externo estar causando ruído na análise. Analisando o grupo das oito árvores igualmente parcimoniosas, percebe-se que os terminais Philodryadini+Pseudoboini, Alsophiini, *Farancia abacura* e *Hydrodynastes gigas* apresentam seis topologias possíveis entre eles. Foram realizadas análises após a retirada de cada um desses terminais potencialmente problemáticos, que resultaram em duas árvores obtidas com apenas uma topologia possível envolvendo o grupo formado pelos três táxons restantes. Entretanto, a retirada de *F. abacura* da matriz foi a modificação que resultou no aumento mais expressivo dos índices de consistência e retenção da árvore, bem como dos suportes de Bremer e Bootstrap (**figura 62**). Isso ocorreu devido a esta espécie apresentar características morfológicas convergentes com os gêneros hydropsínios, que inclusive já levaram Neill (1964) a relacioná-la com *Pseudoeryx*. Dessa forma, uma vez que a primeira análise dos caracteres afasta a possibilidade de posicionamento de *F. abacura* dentro do grupo interno, decidiu-se pela retirada deste terminal da matriz e a realização de uma segunda análise com um ruído menor.

A análise da matriz com 24 táxons (excluindo *Farancia abacura*) e os mesmos 48 caracteres resultou em duas árvores de 112 passos, resumidas em uma árvore de consenso estrito (**figura 62**) com índice de consistência (IC)= 0,482 e índice de retenção (IR)= 0,768.

A seguir, serão detalhados os clados sustentados dentro da árvore de consenso obtida. Será dado enfoque na descrição das séries de transformação dos caracteres que atuam como sinapomorfias dos clados monofiléticos que envolvem o grupo interno (tribo Hydropsini), o clado que inclui seu grupo-irmão (i.e. a tribo Elapomorphini) e o clado que inclui *Sordellina punctata* + Elapomorphini + Hydropsini. As transformações dos caracteres nos componentes externos a esses terminais não serão discutidas.

Dentro da discussão de cada um dos componentes obtidos na análise, serão descritas as transformações dos caracteres que atuam como sinapomorfias destes clados. Nos casos em que os caracteres se comportam como sinapomorfia de mais de um componente, simultaneamente ou em otimizações distintas, esses serão abordados mais de uma vez, dentro da discussão de todos os componentes sustentados por ele, com mais ênfase para as mudanças existentes dentro do clado em questão. A discussão a seguir e a numeração utilizada para os componentes se referem à árvore ilustrada na **figura 63**. Para uma melhor compreensão do texto a seguir, a **Tabela 1** oferece uma lista dos clados encontrados na análise e seu conteúdo taxonômico.

Tabela 1: Relação dos clados encontrados na árvore ilustrada na **Figura 63** e os táxons incluídos em cada um desses componentes.

Nº do clado	Táxons incluídos
1	<i>Sordellina punctata</i> + Elapomorphini + Hydropsini
2	Elapomorphini + Hydropsini
3	Hydropsini
4	<i>Pseudoeryx plicatilis</i> + <i>Helicops</i>
5	<i>Hydrops</i>
6	<i>Helicops</i>
7	<i>Helicops hagmanni</i> + <i>H. trivittatus</i>
8	<i>H. angulatus</i> + <i>Helicops carinicaudus</i> + <i>H. danieli</i> + <i>H. gomesi</i> + <i>H. infrataeniatus</i> + <i>H. leopardinus</i> + <i>H. modestus</i> + <i>H. pastazae</i> + <i>H. petersi</i> + <i>H. polylepis</i> + <i>H. scalaris</i>
9	<i>Helicops carinicaudus</i> + <i>H. infrataeniatus</i> + <i>H. leopardinus</i> , <i>H. modestus</i>
10	<i>H. angulatus</i> + <i>H. danieli</i> + <i>H. gomesi</i> + <i>H. pastazae</i> + <i>H. petersi</i> + <i>H. polylepis</i> + <i>H. scalaris</i>
11	<i>H. infrataeniatus</i> + <i>H. leopardinus</i> + <i>H. modestus</i>
12	<i>H. angulatus</i> + <i>H. gomesi</i> + <i>H. pastazae</i> + <i>H. petersi</i> + <i>H. polylepis</i> + <i>H. scalaris</i>
13	<i>H. angulatus</i> + <i>H. gomesi</i>
14	<i>H. pastazae</i> + <i>H. petersi</i> + <i>H. polylepis</i> + <i>H. scalaris</i>

Clado 1

Este componente é formado por *Sordellina punctata* somado a um clado que reúne as tribos Elapomorphini e Hydropsini. Apesar de ser um clado muito pouco sustentado (Suporte de Bremer= 2; Bootstrap= 20%), esse posicionamento de *S. punctata* afasta a possibilidade de relacionamento entre esta espécie e a tribo Hydropsini. Isso parece indicar que a semelhança externa entre esses táxons esteja relacionada à convergência adaptativa ao meio aquático.

O clado 1 é sustentado nesta análise por até cinco caracteres, sendo que apenas um deles não apresenta homoplasias na forma de paralelismos ou reversões. Três desses caracteres são dependentes da otimização para que se comportem como sinapomorfia deste clado e dois o suportam em uma única reconstrução possível.

Caráter 8 (IC= 1,00 IR= 1,00): A presença de escamas nasais semidividas (condição 8[1]) se comporta como uma característica deste clado. A tribo Elapomorphini é o único terminal dentro deste componente que apresenta

uma condição distinta, apresentando a condição 8[0] (escama nasal inteira) como uma autapomorfia da tribo.

Caráter 18 (IC= 0,667; IR= 0,500): Este caráter pode se comportar como sinapomorfia para o clado 1 em duas possibilidades de otimização distintas. Em uma delas, a extremidade superior do processo ascendente do pré-maxilar com o formato reto (condição 18[1]) atua como sinapomorfia deste clado, revertendo à condição 18[0] (extremidade superior do processo ascendente do pré-maxilar aguda) nos integrantes do clado 4. Nessa reconstrução, a condição 18[2] (extremidade superior do processo ascendente do pré-maxilar arredondada) é uma autapomorfia de *Sordellina punctata*. Na outra possibilidade, a condição primitiva do clado 1 é a 18[2], que muda para o estado [1] no nó do clado 2 e reverte para a mesma condição presente nos táxons externos no clado 4. Existem ainda outras reconstruções para este caráter, que sustentam outros componentes da análise e serão discutidas adiante.

Caráter 20 (IC= 0,250; IR= 0,400): A condição 20[1] (margem pósterolateral do pterigóide reta) se apresenta como uma sinapomorfias do clado 1 em uma das reconstruções para este caráter. Nessa possibilidade de otimização, o estado [1] surge no nó deste componente e sofre duas reversões: na tribo Elapomorphini e em *Helicops hagmanni*. O estado [1] também está presente em *Hydrodynastes gigas*.

Caráter 25 (IC= 0,500; IR= 0,833): Este caráter apresenta apenas uma possibilidade de otimização, na qual a lâmina lateral do pré-frontal projetada em sentido anterior de maneira uniforme (condição 25[0]) é uma característica do clado 1, revertida para o estado [1] (lâmina lateral do pré-frontal projetada anteriormente, com uma constrição logo abaixo da articulação com os frontais) em *Helicops gomesi*.

Caráter 32 (IC= 0,400; IR= 0,700): A condição 32[1] (crista pósteroinferior moderada na face lateral do osso composto) é uma sinapomorfia que sustenta o clado 1, com uma mudança para a condição 32[2] (crista pósteroinferior desenvolvida na face lateral do osso composto) no clado 7. Esse caráter também pode sofrer duas a três reversões à condição 32[0] (ausência da crista pósteroinferior na face lateral do osso composto), dependendo da otimização. Uma dessas reversões ocorre na tribo Elapomorphini, enquanto a outra pode

representar uma única reversão no clado 14, com o reaparecimento do estado [1] em *Helicops scalaris*; ou podem ocorrer reversões independentes em *H. pastazae* e *H. polylepis*. Devido à ausência de informações para esse caráter, *H. petersi* apresenta otimização ambígua.

Clado 2 (Elapomorphini + Hydropsini)

Este componente é sustentado por até seis caracteres, sendo que três destes não apresentam ambigüidade na sustentação do clado e todos eles apresentam alguma forma de homoplasia. O suporte de Bremer deste clado é de 2 e o Bootstrap é de 11%.

O relacionamento direto entre as tribos Elapomorphini e Hydropsini nunca foi estabelecido formalmente. Entretanto, Ferrarezzi (1993) em sua dissertação de mestrado que abordou a sistemática filogenética do primeiro grupo, enumera diversas semelhanças entre o gênero *Hydrops* e os elapomorfíneos. Além disso, os resultados encontrados por Ferrarezzi (1993) levam a uma topologia na qual esse gênero de hydropsínio aparece como grupo-irmão de um componente Elapomorphini + Atractaspididae + Elapidae, sendo então o gênero *Hydrops* o táxon de xenodontíneo *sensu stricto* mais próximo aos elapomorfíneos dentre os utilizados pelo autor.

Caráter 7 (IC=0,500; IR= 0,667): A condição 7[0] (ausência da escama loreal) é adquirida na raiz desse componente e é revertida ao estado [1] (presença da escama loreal) no gênero *Helicops* (clado 6).

Caráter 18 (IC= 0,667; IR= 0,500): Das possibilidades de otimização existentes para esse caráter, apenas uma se comporta como sinapomorfia para o clado 2. A extremidade dorsal do processo ascendente do pré-maxilar reta (estado [1]) é a condição plesiomórfica para este clado e é revertida no clado 4 ao estado [0] (extremidade dorsal do processo ascendente do pré-maxilar aguda), mesma condição encontrada na maior parte do grupo externo.

Caráter 19 (IC=0,333; IR= 0,714): A condição 19[1] (margem posterior da lâmina vertical do vômer com recorte avançando anteriormente) surge como uma sinapomorfia deste clado e sofre uma reversão no clado 9 para o estado encontrado na raiz deste clado (19[0] – margem posterior da lâmina vertical do vômer reta).

Caráter 21 (IC= 0,333; IR= 0,714): Uma fossa póstero-dorsal do pterigóide única, sem crista dorsal (estado [0]), é mais uma das sinapomorfias para este clado e é revertida ao estado [1] (presença da crista dorsal dividindo a fossa póstero-dorsal), no nó do clado 8 e a condição 21[0] é readquirida no nó do clado 14. *Helicops angulatus* e *H. polylepis* apresentam polimorfismo para este caráter, com otimizações ambíguas.

Caráter 26 (IC= 0,333; IR= 0,600): Este caráter apresenta diversas possibilidades de otimização e, em duas delas, se comporta como sinapomorfia para o clado 2. Em ambas, a condição 26[0] (ausência do processo ventromedial anterior do pré-frontal) sustenta o clado 2 e é revertida à condição 26[1] (presença do processo ventromedial anterior do pré-frontal) em *Phalotris mertensi*, o que confere à tribo Elapomorphini condição ambígua para este caráter. Entretanto, as duas possibilidades de otimização diferem quanto à transformação dos estados dentro do clado 8. A condição 26[0] pode sofrer duas reversões independentes ao estado [1] nos cladogramas 9 e 12; ou então, reverter ao estado [1] no nó do clado 8, com uma nova reversão ao estado [0] em *Helicops danieli*. As demais possibilidades de otimização sustentam outros cladogramas e serão discutidas no momento apropriado.

Caráter 39 (IC= 0,200; IR= 0,429): O caráter 39 também é uma sinapomorfia para este clado que apresenta duas possibilidades de otimização diferentes: em uma dessas, a passagem do estado [1] (cristas dorso-laterais do supraoccipital terminando paralelas) para o estado [0] (cristas dorso-laterais do supraoccipital confluindo em uma crista única) pode ser considerada como uma sinapomorfia do clado 2, se revertendo uma vez no clado 13 e outra em *Helicops pastazae* independentemente. Na outra possibilidade, a condição 39[0] se reverte no clado 12 e retorna novamente a condição [0] em *H. scalaris*. Devido ao polimorfismo deste caráter nos espécimes de *Helicops polylepis*, a otimização é ambígua para este terminal.

Monofiletismo de Hydropsini (Clado 3).

O agrupamento dos gêneros *Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx* em um clado monofilético nesta análise (Suporte de Bremer= 3; Bootstrap= 50%), corrobora as propostas de Roze (1957a,b), Zaher (1999) e Vidal *et al* (2000), entretanto com

uma topologia distinta das apresentadas por esses autores (ver adiante em “Considerações Históricas”).

Dos oito caracteres representando sinapomorfias da tribo Hydropsini na presente análise, dois não apresentam reversões nem paralelismos e quatro são dependentes de otimização para se comportarem dessa maneira.

Caráter 6 (IC= 1,00; IR= 1,00): A presença de uma escama internasal única representa uma sinapomorfia da tribo Hydropsini. De acordo com a hipótese encontrada, o formato elíptico dessa escama (condição 6[1]) é a condição plesiomórfica dentro da tribo, passando à condição 6[2] (escama internasal única de formato triangular) no gênero *Helicops* (clado 6).

Caráter 14 (IC= 1,00; IR= 1,00): Olhos e narinas claramente deslocados para a posição dorsal do crânio (estado [1]) é uma sinapomorfia exclusiva da tribo Hydropsini.

Caráter 20 (IC=0,250; IR= 0,400): Em uma das duas possibilidades de otimização do caráter 20, a margem póstero-lateral do pterigóide reta (condição 20[1]) pode ser interpretada como uma sinapomorfia da Tribo Hydropsini, com uma reversão ao estado [0] (margem póstero-lateral do pterigóide arredondada) em *Helicops hagmanni*. Paralelismos da condição 20[1] ocorrem em *Hydrodynastes gigas* e *Sordellina punctata*.

Caráter 26 (IC= 0,333; IR= 0,600): A ausência do processo ventromedial anterior do pré-frontal (condição 26[0]) é uma simplesiomorfia define a tribo Hydropsini (clado 3) em duas das otimizações possíveis para este caráter. Essas duas possibilidades de otimização se referem apenas ao comportamento do caráter dentro da tribo, não afetando o suporte do seu monofiletismo. Essas duas reconstruções possíveis já foram discutidas na descrição da série de transformação deste mesmo caráter para o Clado 2 (ver acima).

Caráter 32 (IC= 0,400; IR=0,700): Uma crista póstero-inferior na face lateral do osso composto moderadamente desenvolvida aparece como plesiomorfia sustentando o clado 3, que se modifica para a condição 32[2] (crista póstero-inferior na face lateral do osso composto bastante desenvolvida) no clado 7. A condição 32[0] é revertida no clado 14 com nova reversão em *Helicops scalaris*,

ou de forma independente em *H. polylepis* e *H. pastazae*, dependendo da otimização.

Caráter 35 (IC= 0,200; IR= 0,500): A presença de uma crista na face ventral do parabasisfenóide (condição 35[1]) é uma sinapomorfia da tribo Hydropsini em uma das duas otimizações possíveis para este caráter. Essa condição é revertida ao estado [0] três vezes independentes: em *Hydrops triangularis*, *Helicops trivittatus* e no clado 12.

Caráter 40 (IC= 0,400; IR= 0,700): O estado [1] deste caráter (crista médio-dorsal no supraoccipital presente em todo o osso) é uma plesiomorfia que sustenta o clado 3 e sofre duas mudanças dentro deste clado: a passagem para o estado [0] (crista médio-dorsal no supraoccipital ausente) no clado 7 e a reversão à condição primitiva (estado [2] – crista médio-dorsal do supraoccipital presente apenas na metade posterior do osso) no clado 10.

Caráter 45 (IC= 0,333; IR 0,714): A condição 46[1] (recesso na margem posterior das pleurapófises das vértebras caudais) é uma sinapomorfia do clado 3 que é revertida ao estado [0] no clado 8, surgindo novamente na condição 45[1] no clado 14.

Clado 4 (*Pseudoeryx* + *Helicops*)

Cinco sinapomorfias sustentam este clado formado pelos gêneros *Pseudoeryx* e *Helicops* (Suporte de Bremer= 3, Bootstrap= 22%) todas elas apresentam homoplasias com algum outro componente da árvore; três desses caracteres são dependentes da otimização para atuarem como sinapomorfias não ambíguas do clado.

Caráter 5 (IC= 0,667; IR= 0,889): A presença de fileiras diagonais de espinhos ou papilas em torno dos lobos do hemipênis (condição 5[1]) é uma sinapomorfia deste clado, estando a única homoplasia para esse estado presente no elapomorfíneo *Elapomorphus quinquelineatus*.

Caráter 18 (IC= 0,667; IR= 0,500): A condição 18[0] (extremidade do processo ascendente do pré-maxilar aguda) se comporta como uma sinapomorfia do clado 8 em uma das reconstruções deste caráter, devido à reversão da condição encontrada em parte dos grupos externos, após o clado 2 assumir a condição 18[1] (extremidade do processo ascendente do pré-maxilar reta).

Caráter 27 (IC= 0,500; IR= 0, 889): A condição 27[1] (Região ventral da margem da lâmina póstero-medial do pré-frontal afilada) surge como sinapomorfia do clado 4, revertendo ao estado [0] no clado 14, onde a transformação para *Helicops scalaris* e *H. petersi* apresenta otimização ambígua devido ao polimorfismo deste caráter para o primeiro terminal e à condição desconhecida deste caráter para o segundo.

Caráter 35 (IC= 0,200; IR= 0,500): A condição 35[1] (presença de uma crista na face ventral do parabasisfenóide) pode aparecer como sinapomorfia para o clado 4 ou para tribo Hydropsini, dependendo da otimização. Na possibilidade em que o estado [1] sustenta o clado 4, o estado [0] é revertido em *Helicops trivittatus* e no clado 12. A condição 35[1] também é compartilhada de forma homoplástica em *Hydrops martii*. A série de transformação deste caráter que sustenta a tribo Hydropsini (clado 3), já foi discutida anteriormente.

Caráter 37 (IC= 0,500; IR= 0,750): A condição 38[0] (supratemporal apoiado no proótico e exoccipital, com a extremidade anterior em contato com o parietal, passando sobre o supraoccipital) comporta-se como sinapomorfia do clado 4 e ocorre também, de forma independente, uma única vez no grupo externo em um componente de cinco terminais.

O gênero *Hydrops* (Clado 5)

O gênero *Hydrops* é representado como um clado monofilético (Suporte de Bremer= 2; Bootstrap= 74%), sustentado por quatro sinapomorfias, entretanto todas essas apresentam ao menos uma ocorrência de homoplasia no grupo externo ou interno. Desses quatro caracteres, um depende da otimização para comportar-se como sinapomorfia do clado.

Caráter 1 (IC= 0,500; IR= 0,900): A condição 1[1] (presença de uma fileira simples de espinhos entre os lobos do hemipênis) também está presente, de forma homoplástica, sustentando o clado 8 e no alsofíneo *Uromacer oxyrynchus*.

Caráter 15 (IC= 0,250; IR= 0,571): A condição 15[0] (extremidade anterior do vômer posicionada lateralmente aos processos vomerianos do pré-maxilar) é uma sinapomorfia do gênero *Hydrops* com uma homoplasia no clado 10 e uma reversão à condição 15[1] (extremidade anterior do vômer posicionada frontalmente aos processos vomerianos do pré-maxilar) em *Helicops gomesi*.

Caráter 17 (IC= 0,667; IR= 0,909): A condição 17[2] (recesso na margem lateral do processo anterior do septomaxilar) sustenta o gênero *Hydrops* sem nenhuma reversão ou paralelismo na tribo Hydropsini. A única homoplasia para essa condição ocorre no grupo externo, no alsofíneo *Antillophis parvifrons*.

Caráter 18 (IC= 0,667; IR= 0,500): A condição 18[1] (extremidade dorsal do processo ascendente do pré-maxilar reta) pode ser interpretada como sinapomorfia do gênero *Hydrops*, com uma ocorrência independente nas duas espécies de elapomorfíneos (clado 2), em algumas otimizações. Nas demais interpretações, esse caráter age como sinapomorfia clados mais inclusivos (ver anteriormente).

O gênero *Helicops* (Clado 6)

As 13 espécies de *Helicops* (clado 6) formam um clado sustentado por oito sinapomorfias (Suporte de Bremer= 4; Bootstrap= 60%), sendo que três delas não apresentam homoplasia em nenhum outro terminal. Seis possuem apenas uma possibilidade de otimização, enquanto os outros dois possuem mais de uma possibilidade, sustentando outros componentes nas otimizações alternativas.

Caráter 4 (IC= 1,00; IR= 1,00): A presença de um sulco espermático em forma de “S” (condição 4[1]) é uma característica exclusiva do gênero *Helicops* (clado 6), sem nenhuma homoplasia.

Caráter 6 (IC= 1,00; IR= 1,00): O formato triangular da escama internasal (condição 6[1]) é uma característica exclusiva do gênero *Helicops*, sem homoplasia em nenhum terminal analisado no grupo interno ou externo.

Caráter 7 (IC= 0,500; IR= 0,667): a condição 7[1] (presença da escama loreal) é uma reversão da condição encontrada nos terminais do grupo externo que muda para a condição 7[0] (ausência da escama loreal) no clado 2 e retorna à condição 7[1] como sinapomorfia de *Helicops*.

Caráter 10 (IC= 1,00; IR= 1,00): a presença de carenas baixas nas escamas dorsais (condição 10[1]) é uma sinapomorfia do gênero *Helicops* que não apresenta homoplasia em nenhum outro táxon. Entretanto, dentro do gênero existe uma mudança para a condição 10[2], onde as carenas ficam mais altas e salientes no clado 13.

Caráter 17 (IC= 0,667; IR= 0,909): Caráter com duas possibilidades de otimização, sendo que apenas uma delas o posiciona como sinapomorfia do clado 6. Nessa possibilidade, a condição 17[1] (processo anterior do septomaxilar dividido em dois) é adquirida na raiz do clado 6, sofrendo uma reversão à condição 18[0] (processo anterior do septomaxilar simples) em *H. hagmanni*. A outra possibilidade de otimização sustenta um clado menos inclusivo (clado 8) dentro do gênero e será discutida mais adiante.

Caráter 28 (IC= 1,00; IR= 1,00): A condição 28[1] (presença de um forame na lâmina lateral do pré-frontal) é sinapomorfia do gênero *Helicops*, com um paralelismo no alsofíneo *Uromacer oxyrhynchus*.

Caráter 38 (IC= 0,500; IR= 0,800): O supratemporal relativamente reto, sem expansão ventral na região central (condição 38[1]) é sinapomorfia do clado 6, que apresenta um único paralelismo no clado formado pelos demais táxons xenodontíneos externos ao clado 1.

Caráter 46 (IC= 0,200; IR= 0,500): Em uma das possibilidades de otimização deste caráter, a condição 46[1] se comporta como uma sinapomorfia do gênero *Helicops*, com reversões independentes em *Helicops carinicaudus*, *H. danieli*, *H. petersi* e *H. scalaris*. As demais possibilidades de otimização deste caráter sustentam clados menos inclusivos, que serão discutidos mais adiante.

Clado 7

O clado 7 agrupa as espécies *Helicops hagmanni* e *H. trivittatus* e é sustentado por 12 sinapomorfias, sendo que apenas uma delas apresenta ambigüidade de otimização em relação ao monofiletismo deste componente. Seis dos caracteres são exclusivos para as duas espécies, sem reversões ou paralelismos. O clado sete representa portanto o grupo mais robusto da análise. Esse alto nível de suporte morfológico deve-se em grande parte às modificações que envolvem a mandíbula das duas espécies, que é responsável por seis dos sinapomorfias que sustentam o clado. Ao menos alguns desses caracteres mandibulares parecem estar relacionados a uma rotação sofrida por toda a mandíbula. As evidências dessa rotação são mais claras em *H. hagmanni*, onde o forame mentoniano no dentário e a abertura do nervo infralabial no osso composto assumem posições ventral e lateral, distintas das localizações dessas estruturas nas demais espécies da tribo, onde são laterais e dorsais,

respectivamente. Dessa forma, existe a possibilidade desses caracteres serem fruto de um único evento evolutivo que proporcionou essa modificação na mandíbula, sendo então correlacionados entre si. Uma vez que uma hipótese filogenética deve possuir caracteres com a menor probabilidade de dependência possível (Kluge, 1989), essa correlação entre esses caracteres não é desejada, e poderia estar reforçando de forma inadequada o suporte do clado.

Entretanto, esse possível relacionamento entre os caracteres não parece estar influenciando diretamente a topologia obtida nesta análise, nem tampouco o suporte de Bremer do clado, uma vez que ao resumir as seis características potencialmente dependentes em apenas um caráter, a topologia e esse suporte se mantêm inalterados (Bremer= 4). Já o Bootstrap do clado sofre uma pequena redução de 97% para 92% quando os caracteres são resumidos em apenas um.

Caráter 22(IC= 0,500; IR= 0,750): a condição 22[1] (ramo vomeriano do palatino longo) se comporta como sinapomorfia do clado 7, e também está presente independentemente no clado 14

Caráter 29 (IC= 1,00; IR= 1,00)= Dentes maxilares e mandibulares com a superfície fortemente estriada em todas as faces (estado [1]) é condição autapomórfica do clado 7, sem reversões ou paralelismos.

Caráter 30 (IC= 1,00; IR= 1,00): A redução do angular, com sua extremidade posterior bem anterior à borda posterior do dentário também se comporta como uma autapomorfia para este clado, sem homoplasias.

Caráter 31 (IC= 1,00; IR= 1,00): A condição 31[1] (articulação entre angular e esplênica posicionada medialmente, não visível na mandíbula em vista ventral) é outra condição sinapomórfica exclusiva para o clado 7.

Caráter 32 (IC= 0,400; IR= 0,700): A condição 32[2] (crista póstero-inferior bastante desenvolvida na face lateral do osso composto) deste caráter age como autapomorfia sem nenhuma homoplasia para o clado 7 em todas as possibilidades de otimização do caráter.

Caráter 33 (IC= 0,500; IR= 0,500): A condição 33[1] (dentes mandibulares fortemente curvados posteriormente) surge de forma homoplástica apenas uma vez externamente ao clado 7, em *Helicops scalaris*.

Caráter 34 (IC= 1,00; IR= 1,00): A condição 34[1] (processo anterior do osso composto separado do dentário) é outra autapomorfia e sem nenhuma homoplasia para o clado 7.

Caráter 36 (IC= 0,333; IR= 0,500): O estado [0] deste caráter representa o supratemporal alongado, alcançando a segunda vértebra cervical e ocorre, além do clado 7, homoplasticamente no clado 11.

Caráter 40 (IC= 0,400; IR= 0,700): A ausência de uma crista médio-dorsal no supraoccipital (condição 40[0]) é outra sinapomorfia para este clado, que é compartilhada também com os seguintes grupos externos: o elapomorfíneo *Phalotris mertensi*, o alsófieneo *Uromacer oxyrhynchus* e *Diadophis punctatus*.

Caráter 41 (IC= 0,500; IR= 0,500): A condição 41[0] (margem látero-posterior do quadrado delgada) também está presente, de forma homoplástica, em *Helicops angulatus*.

Caráter 42 (IC= 0,333; IR= 0,333): O quadrado de tamanho uniforme ou pouco mais amplo dorsalmente (condição 42[0]), da mesma forma que o caráter anterior, ocorre de forma homoplástica em *Helicops angulatus* e no grupo externo, em *Hydrodynastes gigas*.

Caráter 46 (IC= 0,200; IR= 0,500): A condição 46[1] (pleurapófises das vértebras caudais alargadas, ultrapassando a margem caudal das hemapófises das vértebras adjacentes anteriores) surge como sinapomorfia do clado 7 em duas otimizações das três possíveis. Em uma delas, o estado [1] aparece homoplasticamente mais quatro vezes: no clado 11, no clado 13, em *Helicops pastazae* e *H. polylepis*; na outra possibilidade a condição 46[1] surge de forma independente duas vezes: no clado 11 e no clado 12, sendo que nesse último ocorre uma politomia onde a condição 46[0] (pleurapófises das vértebras caudais estreitas) é readquirida em *Helicops petersi* e *H. scalaris*. Em uma terceira otimização a condição 46[1] se comporta como sinapomorfia de um clado mais inclusivo (clado 6), já discutido anteriormente.

Clado 8

O clado que agrupa 11 espécies de *Helicops* (Suporte de Bremer= 2; Bootstrap= 14%), é sustentado por seis sinapomorfias, sendo três delas não

ambíguas e todas com pelo menos uma homoplasia, na forma de paralelismos ou reversões.

Caráter 1 (IC= 0,500; IR= 0,900): A presença de uma fileira de espinhos entre os lobos do hemipênis (condição 1[1]) é uma característica do clado 8 que é compartilhada, de forma independente, com o gênero *Hydrops* (clado 5) e com o alsofíneo *Uromacer oxyrhynchus*.

Caráter 2 (IC= 0,333; IR= 0,800): A condição 2[1] (área sem espinhos ou com espínulas na face assulcada, margeada por grupos de espinhos bem desenvolvidos) só representa uma sinapomorfia do clado 8 em uma das reconstruções possíveis relacionada a este agrupamento. Nessa possibilidade, o estado [1] está presente no clado 8, onde sofre uma reversão à condição [0] no nó do clado 11 e, de forma homoplástica no componente que reúne os demais táxons de xenodontíneos externos ao clado 1.

Caráter 17 (IC= 0,667; IR= 0,909): Existem duas possibilidades de otimização para este caráter. Em uma delas, a condição 17[1] (processo anterior do septomaxilar dividido em dois) representa uma sinapomorfia do gênero *Helicops*, como já descrito anteriormente. Na outra possibilidade, o estado [1] surge como uma sinapomorfia do clado 8 e homoplásticamente em *Helicops trivittatus*.

Caráter 21 (IC= 0,333; IR= 0,714): A condição 21[1] (presença de uma crista separando a fossa póstero-dorsal do pterigóide do sulco na região póstero-dorsal) aparece como sinapomorfia do clado 8, e reverte ao estado [0] no clado 14. *Helicops angulatus* e *H. polylepis* são polimórficos e a condição de *H. petersi* é desconhecida para este caráter, o que proporciona ambigüidade para esses terminais.

Caráter 26 (IC= 0,333; IR= 0,600): O estado [1] deste caráter (presença do processo ventromedial anterior do pré-frontal) pode, dependendo da possibilidade de otimização escolhida, representar sinapomorfias independentes de dois clados menos inclusivos (clados 9 e 12) que serão discutidos a seguir ou, uma sinapomorfia para o clado 8, com uma reversão à condição 26[0] caráter (ausência do processo ventromedial anterior do pré-frontal) em *Helicops danieli*.

Caráter 45 (IC= 0,333; IR= 0,714): Caráter com apenas uma possibilidade de otimização onde o estado [0] (pleurapófises das vértebras caudais anteriores uniformes, sem recesso na margem posterior) representa uma sinapomorfia para o clado 8 com uma reversão ao estado [1] no clado 14.

Clado 9

Este clado, formado por quatro espécies de *Helicops*: (*Helicops carinicaudus* (*H. infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. modestus*)) é sustentado por três sinapomorfias (Suporte de Bremer= 1; Bootstrap= 35%), todas apresentando alguma forma de homoplasia e uma delas com otimização ambígua.

Caráter 17 (IC= 0,333; IR= 0,600): A condição 17[0] (ausência de contato entre o processo anterior do vômer e o processo vomeriano do pré-maxilar), além de definir o clado 9, está presente de forma homoplástica em *Helicops trivittatus*, nas duas espécies do gênero pseudoboínio *Boiruna* e no elapomorfíneo *Phalotris mertensi*.

Caráter 19 (IC= 0,333; IR= 0,714): O estado [0] (margem posterior da lâmina vertical do vômer reta) é condição primitiva dentre os clados analisados, mudando para a condição 19[1] (margem posterior da lâmina vertical do vômer com recorte avançando em sentido anterior) no clado 2 e a reversão ao estado [0] (margem posterior da lâmina vertical do vômer reta) é sinapomorfia do clado 9.

Caráter 26 (IC= 0,333; IR= 0,600): Dentre as possibilidades de reconstrução para este caráter, em uma a condição 26[1] (presença do processo ventromedial anterior do pré-frontal) representa uma sinapomorfia para o clado 9, enquanto na outra representa uma sinapomorfia do clado 8, conforme já discutido. Na primeira reconstrução, o estado [1], que é a condição presente na maior parte do grupo externo muda para a condição [0] no nó do clado 2 e sofre duas reversões à condição 26[1] (ausência do processo ventromedial anterior do pré-frontal) dentro deste grupo, que atuam como sinapomorfias: no clado 12 e no clado 9.

Clado 10

Clado formado por sete espécies de *Helicops*: (*H. danieli* ((*H. angulatus*, *H. gomesi*) (*H. pastazae*, *H. petersi*, *H. polylepis*, *H. scalaris*))) (Suporte de Bremer= 2; Bootstrap= 16%). Todas essas espécies, com exceção de *H. gomesi* que se

distribuí na região sudeste, estão distribuídas na região mais setentrional da área ocupada pelo gênero.

Quatro sinapomorfias são responsáveis pela sustentação deste componente, sendo que apenas uma não apresenta homoplasias e três não apresentam ambigüidade de otimização para o suporte deste clado.

Caráter 2 (IC= 0,333; IR= 0,800): Este caráter apresenta duas possibilidades de otimização e em apenas uma a condição 2[1] (área sem espinhos ou com espínulas na face assulcada, margeada por grupos de espinhos bem desenvolvidos) representa uma sinapomorfia para o clado 10. Nessa possibilidade, o estado [1] está presente, além do clado 10, em *Helicops carinicaudus* e no clado externo que agrupa cinco terminais. Na outra possibilidade, a condição 2[1] sustenta o clado 8, para o qual as séries de transformação das sinapomorfias já foram descritas acima.

Caráter 11 (IC= 1,00; IR= 1,00): A presença de escamas ornamentadas na mesma intensidade ao longo do corpo (condição 11[0]) é uma sinapomorfia exclusiva e sem reversões para o clado 10.

Caráter 15 (IC= 0,250; IR= 0,571): As extremidades anteriores dos vômeres terminando lateralmente aos processos vomerianos do pré-maxilar (condição 15[0]) é uma sinapomorfia do clado 10, com uma reversão ao estado [1] (extremidades anteriores dos vômeres frontais aos processos vomerianos do pré-maxilar) em *Helicops gomesi* e paralelismos no gênero *Hydrops*, *Sordellina punctata* e em algumas espécies das tribos Xenodontini e Alsophiini.

Caráter 40 (IC= 0,400; IR= 0,700): A condição 40[2] deste caráter (crista médio dorsal do supraoccipital presente apenas na metade posterior do osso) está presente em boa parte do grupo externo até a raiz da tribo Hydropsini, onde muda para o estado [1] (crista médio dorsal do supraoccipital presente em toda a extensão do osso), que é revertido no clado 10 novamente à condição 40[2] como uma sinapomorfia deste clado.

Clado 11

O clado 11 é formado por três espécies de *Helicops* que apresentam uma morfologia hemipeniana bastante característica, com uma forte redução dos lobos e similaridade no tamanho dos espinhos do corpo. *Helicops infrataeniatus*, *H.*

leopardinus e *H. modestus*, apresentam uma morfologia muito semelhante concordando em praticamente todos os caracteres analisados.

Provavelmente, *Helicops tapajonicus* também faça parte deste componente, uma vez que de acordo com o trabalho em que essa espécie é descrita (Frota, 2005 – pág. 64, fig. 4), este táxon apresenta as mesmas características que definem os hemipênis deste clado.

Essas três espécies estão reunidas em um clado não resolvido em nenhuma das oito árvores mais parcimoniosas, sustentado por cinco sinapomorfias (Suporte de Bremer= 2; Bootstrap= 87%). Dessas, três não dependem da otimização para se comportarem como tal e uma representa uma autapomorfia do grupo, não apresentando paralelismos ou reversões em nenhum outro terminal da análise.

Caráter 2 (IC= 0,333; IR= 0,800): Em uma das otimizações possíveis para este caráter, o estado [0] (espinhos de tamanho semelhante cobrindo toda a face sulcada do hemipênis) é a condição primitiva para esse caráter desde a raiz da árvore e passa à condição 2[1] (área sem espinhos ou com espínulas na face assulcada, margeada por grupos de espinhos bem desenvolvidos) no nó do clado 8; dentro deste clado, a condição 2[0] é revertida como uma sinapomorfia do clado 11. A outra possibilidade de otimização sustenta o clado 10, conforme já descrito anteriormente.

Caráter 3 (IC= 0,500; IR= 0,667): A redução dos lobos do hemipênis (estado [1]) é uma sinapomorfia deste clado compartilhada de forma paralela com *Sordellina punctata* e o elapomorfíneo *Phalotris mertensi*.

Caráter 36 (IC= 0,333; IR= 0,500): A condição 36[0] (supratemporal alongado, alcançando a segunda vértebra cervical) está presente como sinapomorfia do clado 11 e aparece de forma independente clado 7 e, no grupo externo, em *Hydrodynastes gigas* e no alsofíneo *Uromacer oxyrhynchus*. Cabe lembrar que para este caráter os espécimes de *Helicops modestus* apresentam polimorfismo, o que proporciona incerteza na otimização do ramo que leva a este terminal.

Caráter 44 (IC= 1,00; IR= 1,00): A condição 44[1] (extremidade anterior da espinha neural de todas as vértebras do corpo bifurcada e rebaixada) aparece

como uma sinapomorfia exclusiva para o clado 11, sem reversão ou paralelismo em nenhum dos táxons analisados.

Caráter 46 (IC= 0,200; IR= 0,500): A condição 46[1] é uma sinapomorfia do clado 11, que também aparece homoplasticamente no clado 7 e em terminais do clado 12. Entretanto, nesse último clado a otimização do caráter é ambígua, podendo ser interpretada como uma aquisição única do clado 12, com reversões em *Helicops petersi* e *H. scalaris*; ou como três aquisições independentes: uma no clado 13 e outras duas em *Helicops pastazae* e *H. polylepis*.

Clado 12

Clado formado por seis espécies de *Helicops* agrupadas nos clados 13 e 14. Esse componente é sustentado por cinco sinapomorfias, sendo uma delas exclusiva para o grupo, sem paralelismos ou reversões. Três desses caracteres apresentam ambigüidade na otimização para o nó que sustenta este clado. O suporte de Bremer é de 2 e o Bootstrap= 18%.

Caráter 12 (IC= 1,00; IR= 1,00): A presença de carenas em todas as escamas dorsais, desde a primeira fileira (estado [1]) é uma autapomorfia deste clado, sem paralelismos ou reversões.

Caráter 26 (IC= 0,333; IR= 0,600): A condição 26[1] (presença do processo ventromedial anterior do pré-frontal) pode se comportar como uma sinapomorfia para o clado 12 e clado 9 independentemente. Existe uma outra possibilidade de otimização para este caráter, já discutida anteriormente, na qual a condição 26[1] sustenta o clado 8.

Caráter 35 (IC= 0,200; IR= 0,500): A ausência de uma crista na face ventral do parabasisfenóide (estado [0]) é condição sinapomórfica deste clado em duas formas de otimização: quando o estado [1] deste caráter é otimizado como sinapomorfia da tribo Hydropsini (clado 3), a reversão da condição 35[1] ocorre no nó do clado 12 e em *Helicops trivittatus* e *Hydrops triangularis* e em alguns táxons do grupo externo independentemente. Entretanto, quando o estado [1] é otimizado de forma a se comportar como uma sinapomorfia do clado 4, as reconstruções internas a esse componente são iguais, mas externamente *Hydrops triangularis* compartilha a condição 35[0] com os demais terminais do

grupo externo e não como uma autapomorfia, como na outra possibilidade (veja descrições dos caracteres para os clados 3 e 4).

Caráter 39 (IC= 0,200; IR= 0,429): Cristas dorso-laterais do parietal terminando paralelas, sem a formação de uma crista única (condição 39[1]) se comporta como uma sinapomorfia do clado 12, com uma reversão para o estado [0] em *Helicops scalaris*. Em uma outra possibilidade de otimização, a condição 39[1] pode ser interpretada como sinapomorfia para o clado 13, situação que será descrita a seguir.

Caráter 46 (IC= 0,200; IR= 0,500): A condição 46[1] (pleurapófises alargadas, ultrapassando a margem posterior das hemapófises das vértebras anteriores) pode apresentar três otimizações distintas já discutidas anteriormente. Entretanto, em uma dessas possibilidades, o estado [1] se comporta como uma sinapomorfia para o clado 12, com reversões em *Helicops petersi* e *H. scalaris*. Nessa reconstrução a condição 12[1] também ocorre de forma independente nos clados 7 e 11.

Clado 13

Helicops angulatus e *H. gomesi* são agrupadas no clado 13, o que confirma o relacionamento entre essas duas espécies, que é sugerido desde a descrição da segunda espécie (Amaral, 1921). O clado é sustentado por quatro sinapomorfias (Bremer= 2; Bootstrap= 63%): uma delas exclusiva das duas espécies, sem homoplasias e duas delas apresentando ambigüidade na otimização em relação a esse clado.

Caráter 10 (IC= 1,00; IR= 1,00): Escamas dorsais com carenas altas e salientes (condição 10[2]) representam uma sinapomorfia exclusiva do clado 13, sem reversões ou paralelismos.

Caráter 13 (IC= 0,500; IR= 0,500): A presença de quilhas laterais nas escamas subcaudais (condição 13[1]) é uma característica que sustenta o clado 13 e ocorre de forma homoplástica em *Helicops scalaris*.

Caráter 39 (IC= 0,200; IR= 0,429): Existem duas possibilidades de otimização para a condição 39[1] (cristas dorso-laterais do parietal terminando paralelas, sem a formação de uma crista única), uma delas discutida no tópico anterior (clado 12). Na possibilidade em que o estado [1] se comporta como uma

sinapomorfia para o clado 13, essa condição também está presente de forma homoplástica em *H. pastazae*, *Sordellina punctata*, *Hydrodynastes gigas* e na tribo Philodryadini.

Caráter 46 (IC= 0,200; IR= 0,500): Na possibilidade de otimização em que o estado [1] deste caráter se comporta como uma sinapomorfia deste componente, essa condição também surge de forma independente nos cladogramas 7 e 11, além de *Helicops pastazae* e *H. polylepis*. Nas outras possibilidades de otimização, a condição 46[1] se comporta como sinapomorfia de cladogramas mais inclusivos (cladogramas 6 e 12), já discutidos anteriormente.

Clado 14

A seção “*polylepis*” do gênero *Helicops*, definida por Rossman (1976), somando-se à *H. scalaris*, está representada pelo clado 14, em uma politomia na árvore de consenso (*Helicops pastazae*, *H. petersi*, *H. polylepis*, *H. scalaris*). Entretanto, dentre as oito árvores mais parcimoniosas encontradas, existem duas resoluções possíveis para este clado que estão ilustradas na **figura 64**.

Esse componente é sustentado por seis sinapomorfias (Bremer= 1; Bootstrap= 20%), sendo uma delas com otimização ambígua em relação à sustentação deste clado. Nenhum desses seis caracteres sustentam exclusivamente o clado 13, todos apresentando paralelismos ou reversões em algum nível.

Caráter 9 (IC= 0,333; IR=0,333): Escamas geniais posteriores separadas por escamas intergeniais (estado [1]) é uma sinapomorfia do clado 14, que apresenta uma reversão em *H. polylepis* e é compartilhada, de forma homoplástica, por *Helicops hagmanni*.

Caráter 21 (IC= 0,333; IR= 0,714): A condição 21[0] (ausência da crista dorsal separando a fossa póstero-dorsal do pterigóide) é adquirida no clado 1, mudando para a condição 21[1] no nó do clado 8. A reversão da condição 21[0] surge como uma sinapomorfia do clado 14, que também está presente homoplásticamente no alsofíneo *Uromacer oxyrhynchus*. *Helicops petersi* e *H. polylepis* apresentam otimização ambígua para este caráter devido à falta de dados e ao polimorfismo deste caráter, respectivamente.

Caráter 22 (IC= 0,500; 0,750): A condição 22[1] (ramo vomeriano do palatino longo) é uma sinapomorfia do clado 14, com paralelismo no clado 7. *Helicops petersi* apresenta condição incerta para este caráter.

Caráter 27 (IC= 0,500; IR= 0,889): A condição 27[1] (região ventral da lâmina póstero-medial do pré-frontal afilada, com um processo ventromedial posterior destacado) surge como uma sinapomorfia do clado 4. A reversão da condição 27[0] (região ventral da lâmina póstero-medial do pré-frontal reta, sem a distinção de um processo ventromedial posterior) surge como uma sinapomorfia do clado 14 e é também a condição encontrada nos táxons do grupo externo. A condição de *H. petersi* para este caráter não pôde ser verificada, enquanto *Helicops scalaris* apresenta polimorfismo entre os dois estados, o que proporciona ambigüidade na otimização deste caráter nos ramos que levam a esses táxons.

Caráter 32 (IC= 0,400; IR= 0,700): A reversão da condição encontrada na raiz do cladograma no clado 14 (estado [0] – ausência da crista póstero-ventral na face lateral do osso composto) é sinapomorfia deste componente, sofrendo uma reversão à condição 32[1] (crista póstero-ventral moderada na face lateral do osso composto) em *Helicops scalaris*. A condição deste caráter para *H. petersi* não pôde ser verificada, o que provoca ambigüidade na otimização deste terminal. Na outra possibilidade de otimização, a condição 14[0] ocorre independentemente em *H. pastazae* e *H. polylepis*, representando sinapomorfias da tribo Hydropsini (clado 3) ou do clado 1, dependendo da reconstrução, conforme já foi detalhado nos tópicos referentes a esses cladogramas.

Caráter 45 (IC= 0,333; IR= 0,714): O estado [1] (pleurapófises das vértebras caudais alargadas) é adquirido no nó da tribo Hydropsini (clado 3), passando à condição 46[0] (pleurapófises das vértebras caudais estreitas) no clado 8. O caráter reverte para o estado [1] comporta como sinapomorfia do clado 14. A condição deste caráter para *Helicops petersi* é desconhecida.

4.2.1 Ponderação sucessiva

O procedimento de ponderação sucessiva consiste em reforçar a influência de caracteres que são hierarquicamente correlacionados com uma determinada topologia (i.e. com índices de consistência e retenção altos) e diminuir ou eliminar os efeitos dos caracteres que apresentam distribuição aleatória (caracteres

homoplásticos) (Farris, 1969). Em geral, essa estratégia é utilizada para auxiliar na resolução das árvores obtidas ou para a escolha entre múltiplas árvores igualmente parcimoniosas.

Para tanto, os caracteres utilizados durante esse processo recebem pesos diferentes, proporcionais ao ajuste desses caracteres na topologia obtida, isso é, os caracteres que apresentarem menos homoplasia são mais consistentes com a árvore obtida e, portanto, devem receber pesos maiores do que os caracteres mais homoplásticos. Os pesos para cada um dos caracteres são estimados utilizando-se os valores dos seus índices consistência reescalado, que corresponde ao produto entre os índices de consistência e retenção do caráter. A utilização deste índice na ponderação dos caracteres permite que seja atribuído um peso menor aos caracteres que além de se comportarem de forma homoplástica, são pouco informativos para a resolução da árvore, isso é, comportam-se de forma aleatória dentro da topologia (Farris, 1989). Após a redefinição dos pesos de cada caráter, a matriz deve ser reanalisada sucessivamente até que os números de passos encontrados para as árvores mais parcimoniosas se estabilizem (Farris, 1969; Carpenter, 1988).

A utilização da ponderação sucessiva para a escolha entre múltiplas árvores igualmente parcimoniosas é um procedimento controverso, defendido por alguns autores (Farris, 1983; Carpenter, 1988) e rejeitado por outros, que argumentam que a escolha entre árvores de mesmo número de passos é um processo necessariamente arbitrário (Swofford & Olsen, 1990; Maddison & Maddison, 1992). Entretanto, Carpenter (1994) defende que a ponderação sucessiva permite uma escolha judiciosa, levando em conta o melhor ajuste de um conjunto de caracteres a uma determinada topologia. Baseado nisso, Carpenter (1994) considera a ponderação sucessiva como sendo um procedimento baseado exclusivamente em premissas cladísticas, que pode ser caracterizado como uma extensão do princípio da parcimônia e, dessa forma, é plenamente utilizável na escolha dentre múltiplas árvores de mesmo número de passos.

Ao utilizar esse procedimento no presente trabalho, a árvore e o número de passos estabilizados foram obtidos logo na análise após a primeira pesagem dos caracteres. Essa análise, resultou em apenas uma árvore com 413 passos e com

a mesma topologia encontrada em uma das duas árvores obtidas da matriz com os caracteres não ponderados. A topologia dessa árvore corresponde à mesma ilustrada na análise dos caracteres não ponderados, mas apresentando o clado 14 com a resolução ilustrada na **figura 64(a)** (*Helicops petersi*, *H. scalaris* (*H. pastazae*; *H. polylepis*)).

Dessa forma, seguindo as idéias defendidas por Carpenter (1994), o resultado da ponderação sucessiva, aponta para a escolha da árvore representada na **figura 65** como a mais adequada para o conjunto de caracteres utilizados nessa análise e, portanto, a otimização dos caracteres que atuam como sinapomorfia do clado formado por *Helicops pastazae* + *H. polylepis* serão descritos a seguir:

Helicops pastazae* + *H. polylepis

Este componente é sustentado por até quatro sinapomorfias, sendo duas delas não ambíguas e todas com alguma forma de homoplasia.

Caráter 27 (IC= 0,500; IR= 0,889): A condição 27[0] (margem da lâmina pósteromedial do pré-frontal reta) é revertida neste componente após mudar para a condição 27[1] (margem da lâmina pósteromedial do pré-frontal curvada) no clado 4.

Caráter 32 (IC= 1,00; IR= 1,00): O estado [0] (crista pósteroinferior na face lateral do osso composto ausente) é revertido neste clado após mudar para a condição 32[1] (crista pósteroinferior na face lateral do osso composto presente) no clado 1 ou clado 3, dependendo da otimização.

Caráter 39 (IC= 0,200; IR= 0,333): Na possibilidade de otimização em que este caráter se comporta como sinapomorfia deste componente, a condição 39[1] (cristas dorso-laterais do parietal terminando fusionadas em uma única crista) é revertida neste clado e paralelamente no clado 13, após adquirir a condição 39[0] (cristas dorso-laterais do parietal terminando paralelas) no nó do clado 2.

Caráter 46 (IC= 0,250; IR= 0,625): A condição plesiomórfica deste caráter é a 46[1] (pleurapófises das vértebras caudais estreitas), que muda para a condição 46[0] (pleurapófises das vértebras caudais alargadas) neste componente, além dos cladogramas 7, 11 e 13.

4.2.2 Ponderação Sucessiva Reversa

A ponderação sucessiva reversa (*reverse successive weighting*) foi idealizada por Trueman (1998) como um procedimento análogo à ponderação sucessiva discutida acima. Trueman (1998) justificou que, de forma inversa ao procedimento de ponderação sucessiva, onde o objetivo é diminuir o ruído causado pelos caracteres homoplásticos na análise, existem casos onde um sinal filogenético secundário pode estar mascarado pelos caracteres com maior ajuste na árvore (i.e. índice de consistência= 1,00). Como uma forma de identificar a existência desse problema na matriz, Trueman (1998) propôs uma estratégia onde esses caracteres não ambíguos da análise são silenciados na matriz (excluídos ou recebem peso zero) e que seja realizada uma nova análise. Esse procedimento deve ser repetido sucessivamente até que não existam mais caracteres sem homoplasias nas árvores obtidas.

A aplicação dessa estratégia no presente trabalho teve como objetivo verificar a existência de um sinal filogenético secundário que estivesse indicando a existência de um relacionamento distinto do obtido na análise sem ponderação e na análise de ponderação sucessiva. Esse sinal secundário poderia levar a algumas das hipóteses propostas de outros autores, rejeitadas pelas análises dos caracteres até aqui. Dentre essas hipóteses, podemos citar um eventual posicionamento de *Farancia abacura* como grupo irmão de *Pseudoeryx plicatilis* (Neill, 1969) e diferentes relações de parentesco entre os gêneros de hydropsínios (Roze, 1957b; Vidal *et al*, 2000) e entre as espécies de *Helicops*.

Após a análise da matriz completa (incluindo *Farancia abacura*), foram identificados 12 caracteres que não apresentavam homoplasia dentro da árvore ilustrada na **figura 61**. Esses caracteres foram retirados e a análise dos 33 caracteres restantes resultou em 23 árvores igualmente parcimoniosas, com 101 passos cada. Devido à ausência de caracteres com índice de consistência= 1,00 a ponderação dos caracteres foi encerrada.

O consenso estrito dessas 23 árvores resultou em uma grande politomia na base do clado que inclui os xenodontíneos sul-americanos (**figura 66**), com a formação de apenas cinco clados, todos eles já obtidos na análise da matriz completa (**figura 61**). Devido a isso, podemos concluir que o sinal secundário presente na matriz sustenta apenas esses cinco clados, também presentes nas

árvores onde os caracteres com maior ajuste estavam presentes. Dessa forma, as hipóteses citadas anteriormente, também não estão sustentadas por nenhum sinal secundário consistente que inclua estes caracteres referidos em trabalhos anteriores.

4.3 Séries de transformação em Hydropsini

4.3.1 Evolução do número de fileiras de escamas dorsais na tribo Hydropsini

O número de fileiras de escamas na região mediana do corpo foi considerado inicialmente como mais um caráter desta análise. Entretanto, a grande variação dessas contagens nos táxons do grupo externo e em algumas espécies do gênero *Helicops* causou uma diminuição sensível no suporte de Bremer de quase todos os ramos. Dentre os táxons analisados, existem espécies que possuem desde 15 até 29 fileiras de escamas no meio do corpo e algumas espécies do gênero *Helicops* apresentam grande variação intra-específica para essa característica, como é o caso de *H. hagmanni* que varia de 23 a 29 fileiras de escamas. Somando a isso a incerteza quanto à homologia dos eventos evolutivos que ocasionaram essas variações de contagens, que poderia gerar um número maior de homoplasias na árvore, principalmente entre os táxons do grupo externo, causando assim ainda mais ruído, optei pela retirada deste caráter da matriz.

Entretanto, depois de concluída a análise descrita aqui, percebi que a topologia obtida, ao menos para o grupo interno, concordava em vários aspectos com a distribuição das contagens dessas fileiras de escamas. Assim, esse caráter que será descrito a seguir, foi mapeado sobre a árvore obtida após a ponderação sucessiva dos caracteres, com o intuito de ilustrar sua distribuição dentro da topologia encontrada e verificar a existência de um padrão para a evolução dessa característica na tribo hydropsini (Figura 67).

43- Número de fileiras de escamas dorsais no meio do corpo. 15 fileiras (0); 17 fileiras (1); 19 fileiras (2); 21 fileiras (3); 23 fileiras (4); 25 fileiras (5); 27 fileiras (6); 29 fileiras (7).

Para este caráter foram considerados oito estados, como aditivos (ver justificativa abaixo), em ordem crescente, contendo as contagens de escamas dos terminais analisados. As contagens para cada uma das espécies e eventuais variações, foram levantadas através da literatura e confirmadas em espécimes de coleções. O estado (0) está presente em *Hydrops triangularis*, *Pseudoeryx plicatilis*, em parte da tribo Xenodontini (*Erythrolamprus aesculapii*), na tribo Elapomorphini e em *Diadophis punctatus*. Já *Hydrops martii*, alguns espécimes de *Helicops infrataeniatus*, *Sordellina punctata* e parte da tribo Xenodontini (gênero *Liophis*) apresentam o estado (1), enquanto o estado (2) representa a contagem mais freqüente dentre as espécies analisadas, ocorrendo em sete espécies de *Helicops* (*H. angulatus*, *H. carinicaudus*, *H. danieli*, *H. gomesi*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. modestus*), *Farancia abacura*, na tribo Alsophiini, em dois dos philodryadínios analisados (*Philodryas patagoniensis* e *P. olfersii*), na tribo Pseudoboini e em *Hydrodynastes gigas*. O estado (3) está presente em *Helicops scalaris*, *H. trivittatus* e no outro philodryadínio (*Philodryas nattereri*). As demais espécies de *Helicops* apresentam polimorfismo nas contagens das escamas dorsais e, nesses casos, esse caráter foi codificado como variável dentro desses estados: *Helicops petersi* apresenta contagens que variam entre os estados (3) e (4) (Rossman, 1976); *Helicops pastazae* e *H. polylepis* variam entre os estados (4) e (5) (Rossman, 1976); e *Helicops hagmanni* varia entre os estados (4) e (7) (Rossman, 1975).

Como as árvores obtidas nas primeiras análises já indicam que os táxons mais apicais da tribo Hydropsini possuem o número mais elevado de fileiras de escamas, e com a intenção de reduzir o grande número de reconstruções possíveis para este caráter, simplificando assim a descrição de sua série de transformação, os oito estados referentes às contagens das fileiras de escamas foram ordenados em número crescente de fileiras de escamas. Para tornar mais objetiva a descrição desta série de transformação, a otimização para esse caráter será detalhada apenas para os táxons de interesse principal desse trabalho, isso é, as espécies que integram a tribo Hydropsini (o clado 4, representado na **Figura 63**).

Série de transformação (Figura 67):

A condição plesiomórfica para a tribo Hydropsini é ambígua, podendo ser representada pela condição com 15 fileiras de escamas ou por 17 fileiras de escamas no meio do corpo, dependendo da otimização. Essa ambigüidade se mantém, com exceção dos ramos que levam aos terminais (*Hydrops triangularis* e *Pseudoeryx plicatilis* com 15 fileiras e *Hydrops martii*, com 17 fileiras), até o nó do clado 6 (gênero *Helicops*). Para o clado 6, que representa o gênero *Helicops*, a condição primitiva é a de 19 fileiras de escamas dorsais na região média do corpo. Entretanto, na base deste clado ocorre uma dicotomia que separa um grande grupo que mantém a condição de 19 escamas como uma simplesiomorfia (clado 8), de um clado com duas espécies que ultrapassa 21 fileiras de escamas no meio do corpo (clado 7). Dentro do clado 7, *Helicops trivittatus* apresenta sempre 21 fileiras de escamas, enquanto *H. hagmanni* apresenta acréscimos de fileiras, variando de 23 a 29. Já no clado 8, a condição plesiomórfica (19 fileiras) se mantém até o nó do clado 14, com exceção de *Helicops infrataeniatus* que também pode apresentar 17 fileiras.. No clado 14, que corresponde à seção *polylepis* (Rossman, 1976) somada à *H. scalaris* a condição plesiomórfica é a ocorrência de 21 fileiras de escamas, que está presente em *H. scalaris* e, geralmente, em *H. petersi*, que também pode apresentar 23 fileiras. Já a condição variável entre 23 e 25 fileiras de escamas é característica do clado formado por *Helicops pastazae* e *H. polylepis*. Para esse último componente (clado 14), Rossman (1976) havia considerado o número de fileiras de escamas dorsais um cline morfológico envolvendo as espécies da seção *polylepis*, o que é congruente com a topologia obtida, com a inclusão de *H. scalaris*.

O que se pode notar é que, apesar deste caráter não ter sido incluído na matriz durante a análise, ele apresenta grande congruência com a filogenia obtida para a tribo Hydropsini, demonstrando uma tendência no aumento do número de fileiras de escamas ao longo da evolução das espécies da tribo.

4.3.2 Evolução do modo reprodutivo na tribo Hydropsini

Conforme já foi abordado na INTRODUÇÃO, as espécies da tribo Hydropsini apresentam tanto registros de reprodução vivípara quanto ovípara, ou até mesmo os dois modos de reprodução na mesma espécie. Entretanto, as informações a respeito do modo reprodutivo das espécies de hydropsínios disponíveis na literatura são esparsas e algumas vezes incompletas.

Dentre os registros que tratam dos modos reprodutivos das espécies da tribo, o único gênero com apenas registros de oviparidade é *Hydrops*, enquanto que para as espécies do gênero *Helicops* a viviparidade representa o modo mais freqüente dentre os registros encontrados, apesar de existirem citações de oviparidade em três espécies (*Helicops angulatus*, *H. gomesi* e *H. hagmanni*). A condição reprodutiva de *Pseudoeryx plicatilis* é incerta, uma vez que existem registros de oviparidade (Starace, 1998) e um registro da ocorrência de ambos os modos reprodutivos em um mesmo indivíduo (Cunha & Nascimento, 1981).

As informações a respeito do modo reprodutivo das espécies de hydropsínios foram levantadas e resumidas na **tabela 2** e, em seguida, otimizadas sobre a árvore obtida neste trabalho, utilizando para isso duas possibilidades de codificação para esses modos reprodutivos, como detalhado a seguir:

Uma vez que a condição ovípara está presente em todas as espécies de xenodontíneos, com exceção dos hydropsínios, conclui-se que esta representa a condição primitiva para a subfamília e, portanto, a condição ancestral para a tribo Hydropsini, o que é reforçado pelo fato do gênero *Hydrops*, clado mais basal da tribo de acordo com o presente trabalho, também apresentar este tipo de estratégia reprodutiva.

Em uma primeira tentativa de ilustrar a evolução do modo reprodutivo nos hydropsínios, foram considerados como estados de caráter três condições de reprodução: 1) exclusivamente vivípara, 2) exclusivamente ovípara, 3) os dois modos reprodutivos simultâneos. Ao mapear na árvore, o caráter assume mais de uma possibilidade de otimização em boa parte dos ramos da tribo Hydropsini (**Figura 68a**). Isso ocorre, em grande parte, devido à ausência de informações reprodutivas para três espécies de *Helicops* (*H. danieli*, *H. petersi* e *H. pastazae*) e ao fato de que ao assumir as duas condições reprodutivas simultâneas como um estado de caráter, as possibilidades de transformação entre os três estados aumentam muito.

Entretanto, ao considerarmos a aquisição da condição vivípara, como o estado apomórfico deste caráter e a existência dos dois modos reprodutivos simultâneos como um polimorfismo de algumas espécies que possuem a condição derivada, as possibilidades de otimização se restringem a apenas uma,

sem ambigüidade, para o modo reprodutivo na tribo, que está ilustrada na **figura 68b**. Neste cenário evolutivo, considerando a presença das duas modalidades simultâneas em *Pseudoeryx plicatilis* (Cunha & Nascimento, 1981), a ocorrência da viviparidade aparece como uma novidade evolutiva do clado formado pelos gêneros *Pseudoeryx* e *Helicops*, o que seria mais uma evidência sustentando este componente da análise. Mas, por outro lado, devido ao caráter confuso dos registros referentes ao modo reprodutivo de *Pseudoeryx* (ver INTRODUÇÃO para maiores detalhes) e tendo em vista que a oviparidade dessa espécie já foi registrada isoladamente (Starace, 1998), é prudente considerar a possibilidade da origem da viviparidade ter ocorrido apenas no ancestral exclusivo do gênero *Helicops* ao invés do ancestral comum aos dois gêneros em questão.

Assumindo a hipótese evolutiva ilustrada na **Figura 68b** como representando a serie de transformação do modo reprodutivo no hydropsínios, pode-se concluir que as três espécies de *Helicops* para as quais não possuímos informações sobre sua biologia reprodutiva devem ser vivíparas. O modo reprodutivo vivíparo dos hydropsínios sofreria apenas uma reversão para a condição ovípara, em *Helicops gomesi*, a única espécie do gênero que apresenta registro inequívoco de oviparidade exclusiva (Amaral, 1921).

4.4 Considerações históricas – Comparações com outras propostas

Uma vez que as relações filogenéticas interespecíficas e inter-genéricas da tribo nunca foram adequadamente abordadas até a presente data, não existe nenhuma hipótese suficientemente abrangente que possa ser comparada diretamente com os resultados da presente análise. Entretanto, tentaremos comentar a seguir as hipóteses disponíveis para grupos de espécies à luz da filogenia proposta neste trabalho.

4.4.1 Relações entre os gêneros de hydropsínios

Na presente análise, o gênero *Hydrops* (clado 5) é o componente mais basal dentro da tribo Hydropsini (clado 3), enquanto os gêneros *Helicops* e *Pseudoeryx* aparecem como grupos irmãos em um outro componente monofiléticos (clado 4). Esta topologia não corrobora a proposta feita por Roze (1957b), que sugeriu *Pseudoeryx plicatilis* como sendo a espécie mais basal do

clado, grupo irmão de um clado formado pelos gêneros *Hydrops* e *Helicops*. Nesse trabalho, Roze (1957b) não realiza uma análise filogenética, chegando a essas conclusões através do mapeamento de algumas características isoladas de folidose, dentição e coloração. Uma das características empregadas por Roze – o diastema maxilar – foi incluída na presente matriz de caracteres na qual, após análise de congruência, otimizou de maneira distinta à sugerida por este autor. A ausência do diastema nos dentes maxilares de *Pseudoeryx plicatilis* (caráter 23[0]), interpretada por Roze como sendo uma evidência da condição primitiva da espécie em relação aos demais hydropsínios, aparece como uma autapomorfia da espécie, compartilhada de forma homoplástica apenas com *Farancia abacura*. Por outro lado, a presença do diastema surge como sendo uma condição primitiva da irradiação dos xenodontíneos.

Uma outra hipótese de relacionamento entre os gêneros de hydropsínios está presente no trabalho de Vidal *et al.* (2000), onde é apresentada uma hipótese filogenética para a subfamília Xenodontinae baseada em dados de DNA ribossomal. Neste trabalho, a topologia encontrada por Vidal *et al.* (2000) para espécies representantes dos três gêneros da tribo é diferente tanto da encontrada nesta análise quanto da apresentada por Roze (1957b), posicionando um clado composto por *Hydrops triangularis* e *Pseudoeryx plicatilis* como grupo irmão de *Helicops angulatus*.

4.4.2 Seção “*polylepis*” do gênero *Helicops*

Rossman (1976) sugeriu que as espécies *Helicops pastazae*, *H. petersi*, *H. polylepis* e *H. yacu* formariam um grupo monofilético, que ele apelidou de seção *polylepis*. Este grupo inclui três espécies restritas à região noroeste da América do Sul, uma delas com distribuição bastante ampla (*H. polylepis*), por grande parte da bacia amazônica (Rossman, 1976). Na presente análise, este agrupamento é também encontrado, somando-se a quinta espécie *Helicops scalaris* às quatro anteriormente sugeridas por Rossman em uma politomia não resolvida (**Figura 63** – clado 14). Entretanto, conforme já discutido anteriormente, a **Figura 65** parece representar a topologia mais adequada para o universo de caracteres empregados na presente análise.

Rossman (1976) não haver incluído *H. scalaris* na seção *polylepis* já representava por si só um fato intrigante antes mesmo desta análise ter sido concluída. Isto porque, a seção *polylepis* é definida pelo autor com base em características de contagem e coloração de escamas que também abrangem *H. scalaris* (dorso manchado, escamas carenadas e número relativamente grande de escamas dorsais, ventrais e subcaudais). Além disso, a distribuição de *H. scalaris* (Lago Maracaibo e proximidades, na Venezuela) é totalmente congruente à das demais espécies do grupo, existindo inclusive registros de uma população de *H. pastazae* simpátrica à distribuição de *H. scalaris* (Rossman, 1976, 2002).

Tabela 2: Resumo das informações encontradas na literatura sobre os modos reprodutivos das espécies da tribo Hydropsini

Espécie	Registro de oviparidade	Registro de viviparidade	Ambos os modos
<i>Helicops angulatus</i>	Mole (1924); Rossman (1973); Cunha & Nascimento (1981); Martins & Oliveira (1998); Starace (1998); Ford & Ford (2002)	Cunha & Nascimento (1981); Rossman (1984)	Marques <i>et al</i> , 2005
<i>Helicops carinicaudus</i>	-	Marques <i>et al</i> (2001)	-
<i>Helicops danieli</i>	-	-	-
<i>Helicops gomesi</i>	Amaral (1921)	-	-
<i>Helicops hagmanni</i>	Cunha & Nascimento (1981)	Cunha & Nascimento (1981)	-
<i>Helicops infrataeniatus</i>	-	Cei, 1993	-
<i>Helicops leopardinus</i>	-	Starace (1998); Gasc & Rodrigues (1980); Marques <i>et al</i> , 2005	-
<i>Helicops modestus</i>	-	Marques <i>et al</i> , 2001	-
<i>Helicops pastazae</i>	-	-	-
<i>Helicops petersi</i>	-	-	-
<i>Helicops polylepis</i>	-	Cunha & Nascimento (1981); Marques <i>et al</i> , 2005	-
<i>Helicops scalaris</i>	-	Barros <i>et al</i> (2001)	-
<i>Helicops tapajonicus</i>	-	-	-
<i>Helicops trivittatus</i>	-	Cunha & Nascimento (1981)	-
<i>Hydrops caesurus</i>	Scrocchi <i>et al</i> (2005)	-	-
<i>Hydrops martii</i>	Albuquerque & Camargo (2004); Albuquerque (com. pessoal)	-	-
<i>Hydrops triangularis</i>	Dixon & Soini (1977); Abuys (1984); Albuquerque & Camargo (2004); Albuquerque (com. pessoal); Starace (1998)	-	-
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	Starace (1998)	-	Cunha & Nascimento (1981); Marques <i>et al</i> , 2005

5. Conclusões

5. Conclusões

- O monofiletismo da tribo Hydropsini é confirmado, sustentado por até oito caracteres morfológicos, o que confirma as hipóteses de Roze (1957a, b), Zaher (1999) e Vidal *et al* (2000).

- Os gêneros *Helicops* e *Hydrops* se apresentaram monofiléticos, sustentados por oito e quatro sinapomorfias, respectivamente.

- A relação entre os três gêneros hydropsínios na topologia obtida posiciona as duas espécies de *Hydrops* como grupo-irmão de um componente formado pelas espécies do gênero *Helicops* e *Pseudoeryx plicatilis*, discordando das hipóteses anteriores de Roze (1957b) e Vidal *et al* (2000).

- *Farancia abacura* não é um táxon diretamente relacionado a *Pseudoeryx plicatilis* ou a qualquer outro hydropsínio, como proposto por Neill (1964). Esse resultado confirma a proposta de Cundall & Rossman (1984a).

- As características de folidose e aparência externa que assemelham *Sordellina punctata* com os gêneros hydropsínios (Procter, 1923), provavelmente se devem a convergências adaptativas ao meio aquático, uma vez que essa espécie não apresenta relação filogenética direta com os hydropsínios.

- O agrupamento de *Helicops pastazae*, *H. petersi*, *H. polylepis* e *H. scalaris* em um componente monofilético, acrescenta a última espécie à seção *polylepis* proposta por Rossman (1976).

- A retirada de *Farancia abacura* dos terminais do grupo externo causou um aumento do suporte de Bremer e dos índices de retenção e consistência da análise, o que fez com que fosse feita a opção por uma nova análise sem esse táxon.

- A análise da matriz após a exclusão de *Farancia abacura* reduziu o número de árvores igualmente parcimoniosas de oito para duas, que diferem apenas na resolução do clado 14 (**Figura 64**).

- Durante os procedimentos de ponderação sucessiva, foi encontrada apenas uma árvore e um número de passos estável logo após a primeira a ponderação dos caracteres. Essa árvore obtida coincide com a topologia

encontrada para uma das duas árvores mais parcimoniosas antes da pesagem dos caracteres. Dessa forma, de acordo com as idéias de Carpenter (1988), essa árvore é a que mais se adequa ao comportamento dos caracteres em relação às topologias obtidas.

- O grupo formado por *Helicops hagmanni* e *H. trivittatus* apresenta o maior suporte de Bremer da análise e é sustentado, dentre outros caracteres, por diversas características relacionadas a uma torção da mandíbula e modificações no quadrado, o que pode significar a existência de dependência entre esses caracteres, gerando um suporte inadequadamente elevado.

- O mapeamento do número de fileiras de escamas dorsais no meio do corpo na árvore escolhida após a ponderação sucessiva dos caracteres, demonstrou grande congruência entre a topologia obtida e esse caráter, que não foi analisado juntamente com os demais. Através da **Figura 67** é possível verificar uma tendência de aumento desse número de fileiras de escamas em direção aos terminais mais derivados da Tribo, com a caracterização de alguns clados por esse número de fileiras.

- O mapeamento na árvore dos dados de reprodução retirados da literatura, indica duas possibilidades para o surgimento do modo de reprodução vivíparo na tribo Hydropsini. No caso de *Pseudoeryx plicatilis* apresentar simultaneamente os modos ovíparo e vivíparo, como proposto por Cunha & Nascimento (1981), essa origem se dá em um ancestral do clado 4 (*Pseudoeryx plicatilis* + *Helicops*); já no caso de *P. plicatilis* apresentar reprodução ovípara, como registrado por Starace (1998), a condição da viviparidade surge no ancestral comum das espécies pertencentes ao gênero *Helicops* (clado 6).

6. Resumo

6. Resumo

A tribo Hydropsini constitui um grupo formado pelos gêneros de xenodontíneos *Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx*, que se distribuem exclusivamente pelo continente sul-americano. O presente trabalho se propôs a fornecer uma hipótese filogenética, baseada em 47 caracteres morfológicos envolvendo morfologia hemipeniana, osteologia e folidose para 16 das 18 espécies atualmente reconhecidas na tribo. Para essa análise, foram utilizados os princípios da cladística, e os terminais do grupo internos foram analisados simultaneamente com outros nove táxons da subfamília Xenodontinae como grupos externos funcionais. Foram encontradas duas árvores igualmente parcimoniosas com 112 passos, índice de consistência de 0,482 e índice de retenção de 0,768. A análise de ponderação sucessiva dos caracteres indicou uma das duas árvores mais parcimoniosas já na primeira pesagem. Essa árvore foi utilizada para a discussão das relações do grupo interno.

A tribo Elapomorphini representa o grupo-irmão de Hydropsini. O monofiletismo da tribo e dos três gêneros que a compõe foi confirmado e o relacionamento de *Farancia abacura* e *Sordellina punctata* com as espécies de hydropsínios foi rejeitado. A tribo Hydropsini foi organizada em 13 grupos monofiléticos, sendo 11 deles totalmente resolvidos. Diferentemente das propostas anteriores, o gênero *Hydrops* é indicado como grupo irmão de um clado que reúne *Pseudoeryx plicatilis* e as espécies do gênero *Helicops*. A árvore de consenso estrito encontrada, com seus 13 componentes monofiléticos está representada dessa forma: (*Hydrops martii*; *Hydrops triangularis*) (*Pseudoeryx plicatilis* ((*Helicops hagmanni*; *Helicops trivittatus*) (((*Helicops carinicaudus* (*Helicops infrataeniatus*; *Helicops leopardinus*; *Helicops modestus*)) (*Helicops danieli* ((*Helicops angulatus*; *Helicops gomesi*) (*Helicops petersi*; *Helicops scalaris* (*Helicops pastazae*; *Helicops polylepis*)))))))). Informações sobre os modos reprodutivos dos hydropsínios foram otimizadas na topologia encontrada para assim avaliar a origem e evolução da viviparidade neste grupo.

7. Abstract

7. Abstract

The tribe Hydropsini represents a group of three exclusively South American xenodontine genera: *Helicops*, *Hydrops* and *Pseudoeryx*. The aim of the present work is to provide a phylogenetic hypothesis for the tribe Hydropsini, based on Cladistic principles. The data matrix includes 47 morphological characters derived from hemipenial morphology, osteology and scutellation, coded for 16 of the 18 currently recognized species belonging to the tribe. Beside the 16 ingroup terminals, the data matrix also includes nine taxa of the subfamily Xenodontinae that were used as functional outgroups and analyzed simultaneously. Two equally parsimonious trees were found, with a length of 112, consistency index of 0,482, and retention index of 0,768. The successive weighting analysis pointed to one of the two most parsimonious trees found during the first round of analysis. This tree is used to discuss the interrelationships of the ingroup terminals.

The tribe Elapomorphini appears as the sister-group of the Hydropsini. The monophyly of the tribe and of the three Hydropsini genera were confirmed, and a closer relationship of the taxa *Farancia abacura* and *Sordellina punctata* with the Hydropsini was rejected. The tribe Hydropsini is organized in 13 monophyletic subgroups, from which 11 are unambiguous. Contrary to previously published hypotheses of relationships, the genus *Hydrops* appears as the sister-group of the clade formed by *Pseudoeryx plicatilis* and the species of the genus *Helicops*. The consensus tree for the hydropsini with the 13 monophyletic components are as follows: ((*Hydrops martii*; *Hydrops triangularis*) (*Pseudoeryx plicatilis* ((*Helicops hagmanni*; *Helicops trivittatus*) (((*Helicops carinicaudus* (*Helicops infrataeniatus*; *Helicops leopardinus*; *Helicops modestus*)) (*Helicops danieli* ((*Helicops angulatus*; *Helicops gomesi*) (*Helicops petersi*; *Helicops scalaris* (*Helicops pastazae*; *Helicops polylepis*)))))))). Informations about the reproductive mode of the hydropsines were optimized in the phylogenetic tree recovered in the present study, in order to evaluate the origin and evolution of viviparity in the tribe.

8. Figuras



Foto: Marcelo Duarte

Figura 1: *Helicops trivittatus*



Foto: Paula H. Valdujo

Figura 2: *Helicops polylepis*



Foto: Marcelo Duarte

Figura 3: *Helicops angulatus*



Foto: Ivan Sazima

Figura 4: *Pseudoeryx plicatilis*



Foto: Marcelo Duarte

Figura 5: *Hydrops triangularis*



Figura 6: Distribuição do gênero *Helicops* (modificado de Jenner, 1981)



Figura 7: Distribuição do gênero *Hydrops* (modificado de Jenner, 1981)



Figura 8: Distribuição de *Pseudoeryx plicatilis* (modificado de Jenner, 1981)

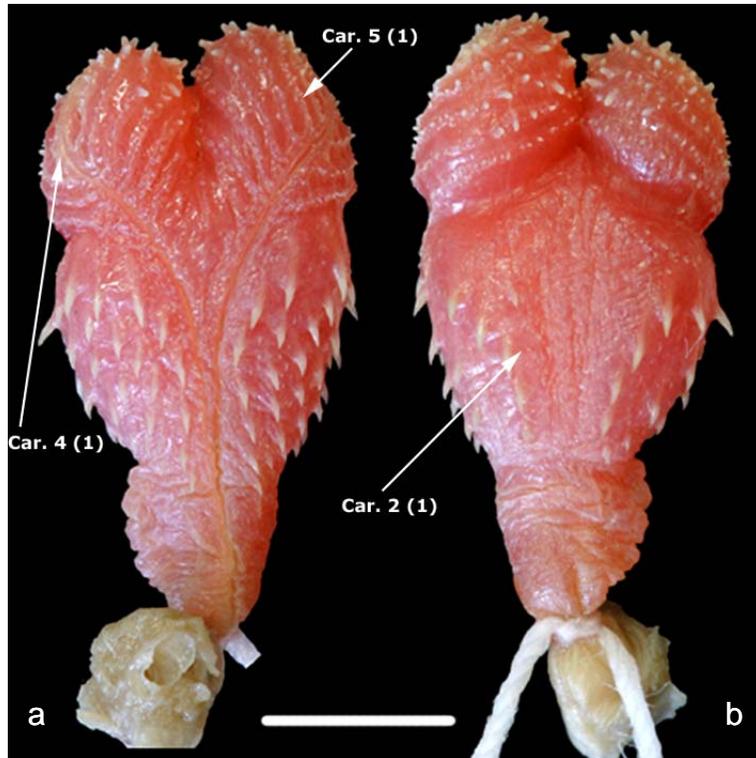


Figura 9: Hemipênis de *Helicops angulatus* (MZUSP 10382) ilustrando os caracteres 2, 4 e 5. **a:** face sulcada **b:** face assulcada Escala = 5 mm

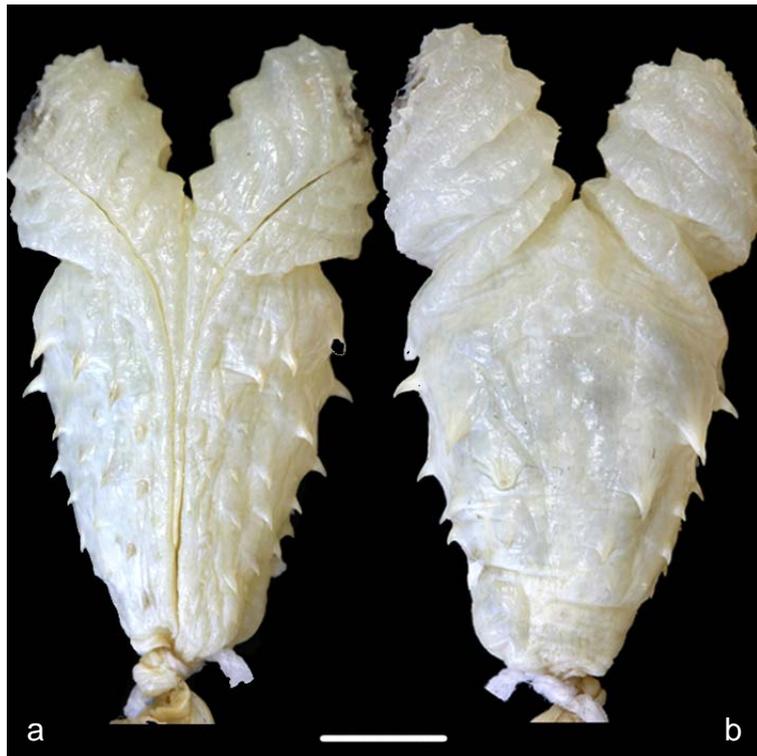


Figura 10: Hemipênis de *Helicops carinicaudus* (MNRJ 4299). **a:** face sulcada **b:** face assulcada Escala = 5 mm

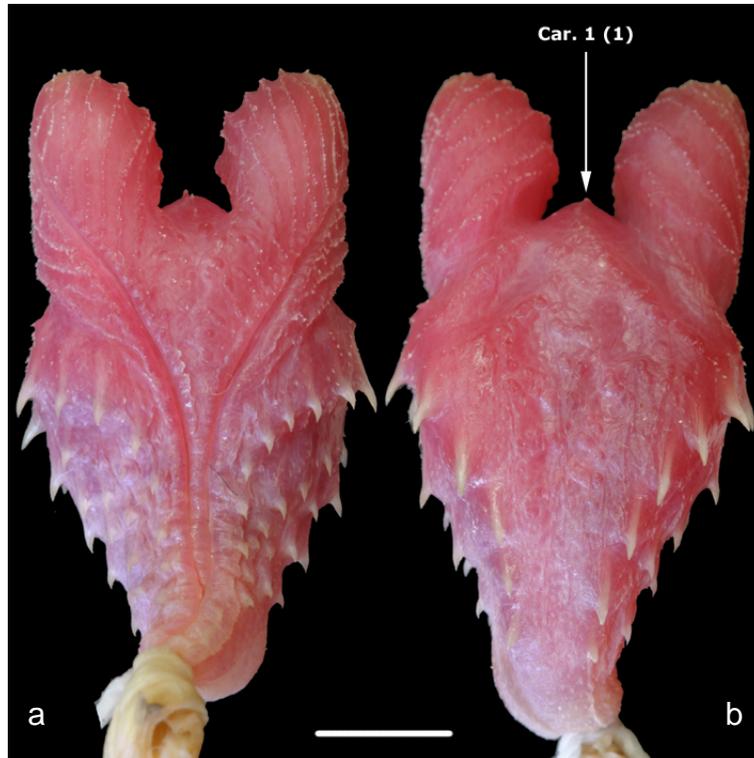


Figura 11: Hemipênis de *Helicops danieli* (AMNH 97461), ilustrando o caráter 1. **a:** face sulcada **b:** face assulcada. Escala = 5 mm

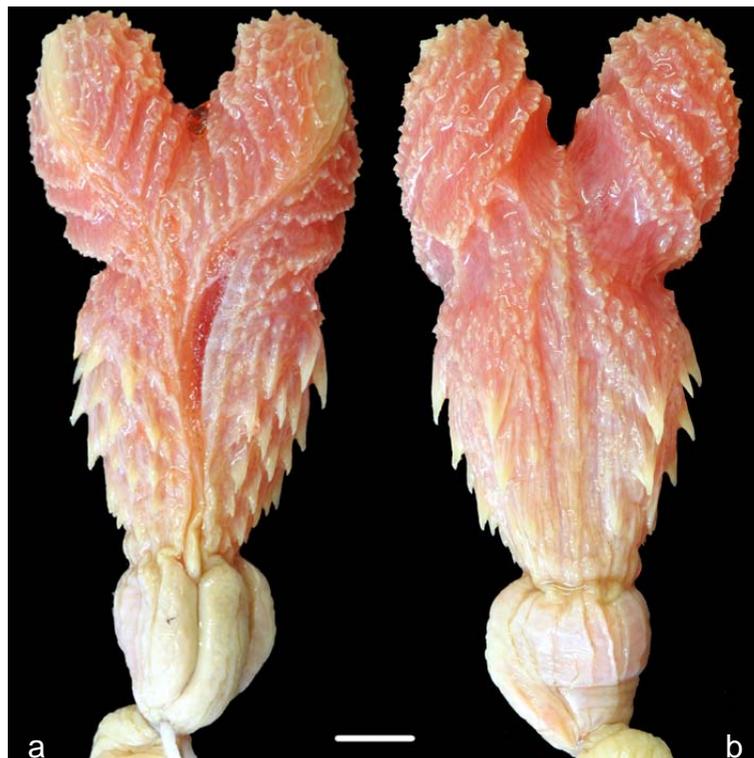


Figura 12: Hemipênis de *Helicops gomesi* (IB 8930) **a:** face sulcada **b:** face assulcada. Escala = 5 mm



Figura 13: Hemipênis de *Helicops hagmanni* (MPEG 12371). **a:** face sulcada **b:** face assulcada
Escala = 5 mm

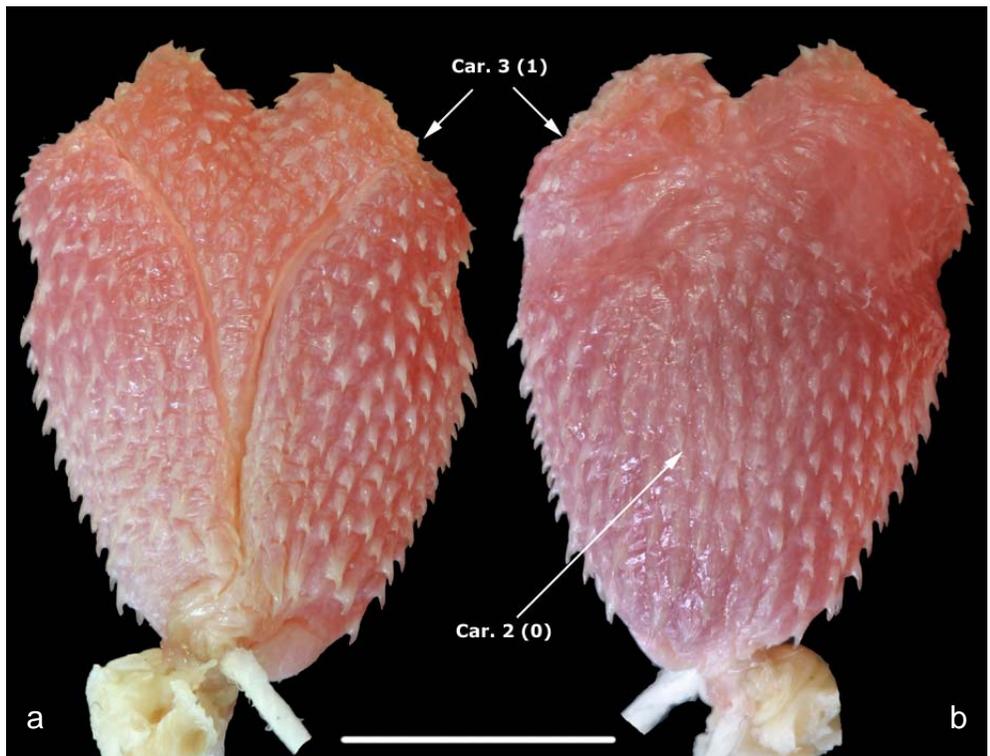


Figura 14: Hemipênis de *Helicops infrataeniatus* (MZUSP 10782), ilustrando os caracteres 2 e 3. **a:** face sulcada **b:** face assulcada Escala = 5 mm

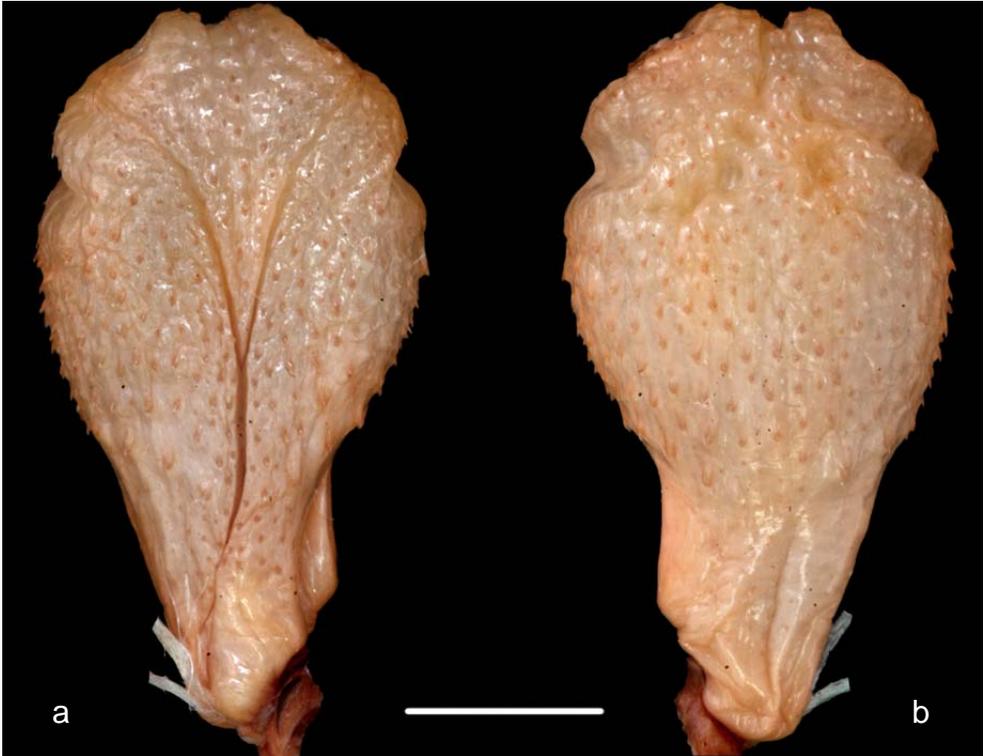


Figura 15: Hemipênis de *Helicops leopardinus* (MNRJ 4777). **a:** face sulcada **b:** face assulcada.
Escala = 5 mm



Figura 16: Hemipênis de *Helicops modestus* (AMNH 5741). **a:** face sulcada **b:** face assulcada
Escala = 2 mm



Figura 17: Hemipênis de *Helicops pastazae* (AMNH 57342). **a:** face sulcada **b:** face assulcada. Escala = 2 mm

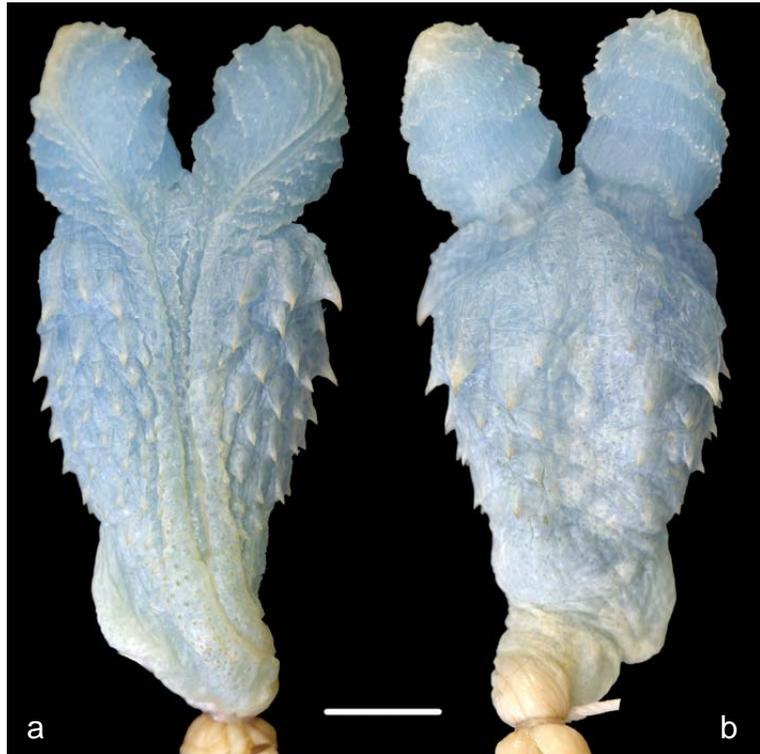


Figura 18: Hemipênis de *Helicops polylepis* (MPEG 16715). **a:** face sulcada **b:** face assulcada. Escala = 5 mm



Figura 19: Hemipênis de *Helicops scalaris* (MBLUZ 285). **a:** face sulcada **b:** face assulcada
Escala = 5 mm

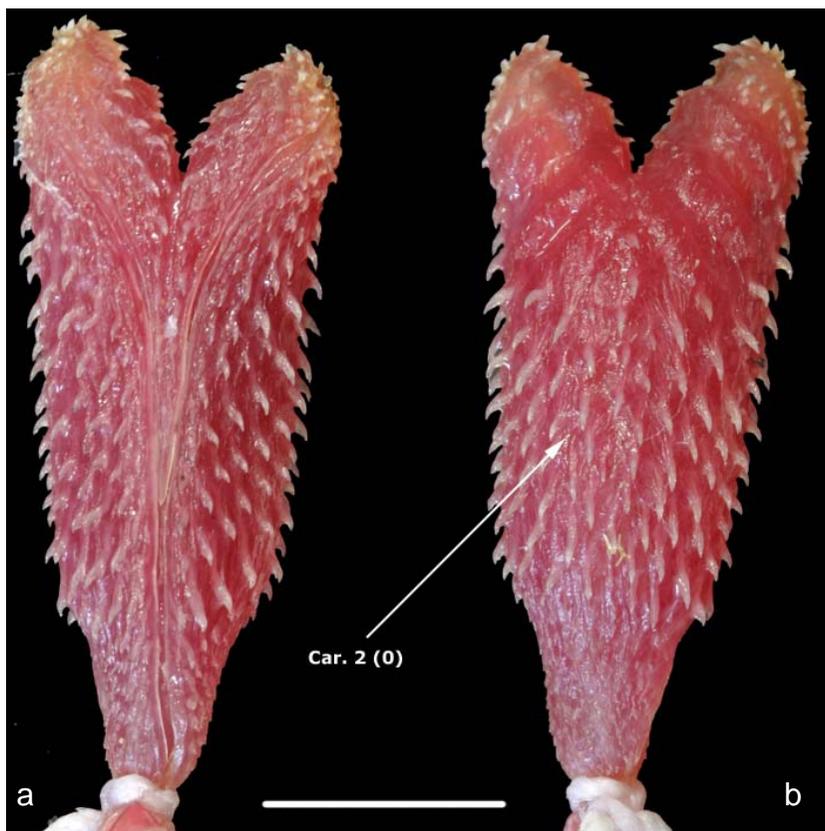


Figura 20: Hemipênis de *Helicops trivittatus* (MZUSP 12841), ilustrando o caráter 2. **a:** face sulcada **b:** face assulcada. Escala = 5 mm



Figura 21: Hemipênis de *Hydrops martii* (MZUSP 6979). **a:** face sulcada **b:** face assulcada
Escala = 5 mm



Figura 22: Hemipênis de *Hydrops triangularis* (MRT s/nº). **a:** face sulcada **b:** face assulcada.
Escala = 5 mm

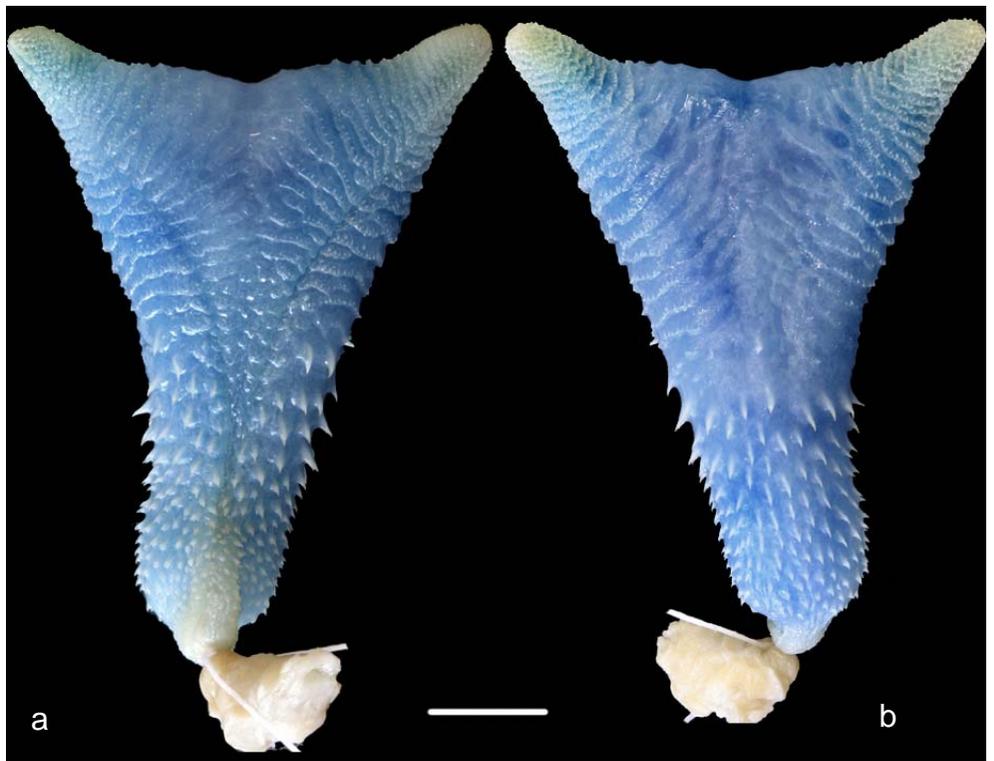


Figura 23: Hemipênis de *Pseudoeryx plicatilis* (MPEG 20196). **a:** face sulcada **b:** face assulcada.
Escala = 1 cm



Figura 24: Hemipênis de *Sordellina punctata* (IB 55703). **a:** face sulcada **b:** face assulcada
Escala = 2 mm

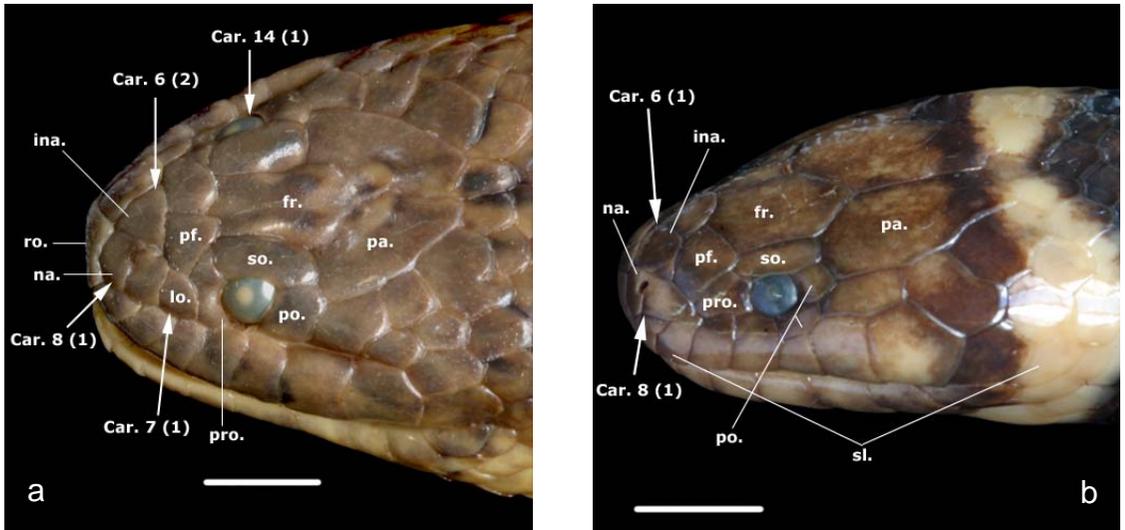


Figura 25: Vista látero-dorsal da cabeça de **a:** *Helicops gomesi* (IB 8261), ilustrando os caracteres 6, 7, 8 e 14 **b:** *Hydrops triangularis* (MZUSP 4220), ilustrando os caracteres 6 e 8. Escalas = 5 mm

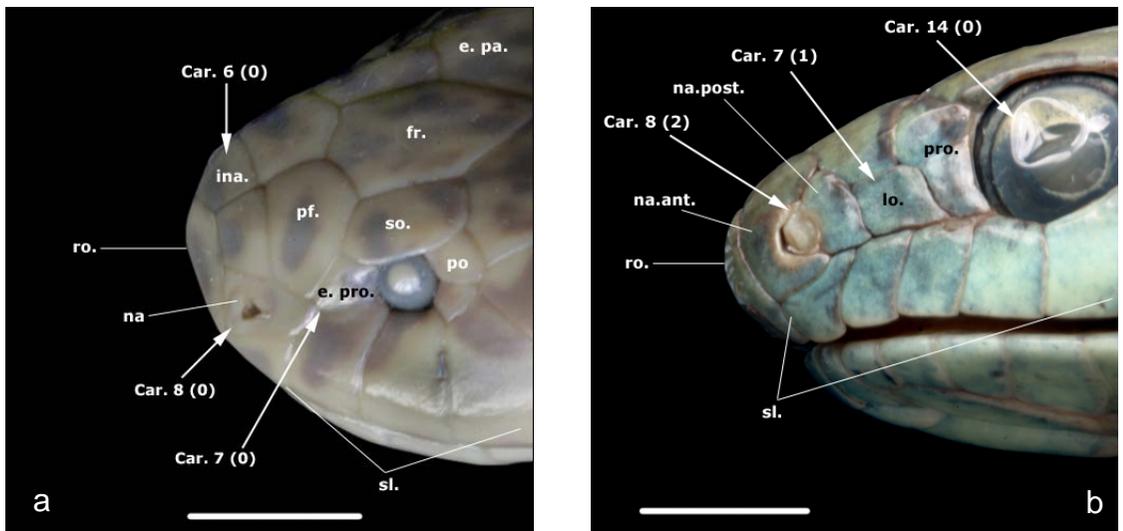


Figura 26: Vista látero-dorsal da cabeça de **a:** *Elapomorphus quinquelineatus* (MZUSP 90), ilustrando os caracteres 6, 7 e 8 **b:** *Philodryas olfersi* (MZUSP 6569), ilustrando os caracteres 7, 8 e 14. Escalas = 5 mm

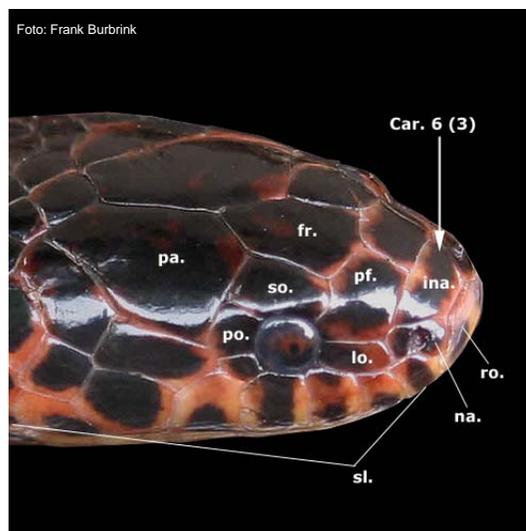


Figura 27: Vista látero-dorsal da cabeça de *Farancia abacura*, ilustrando o caráter 6.

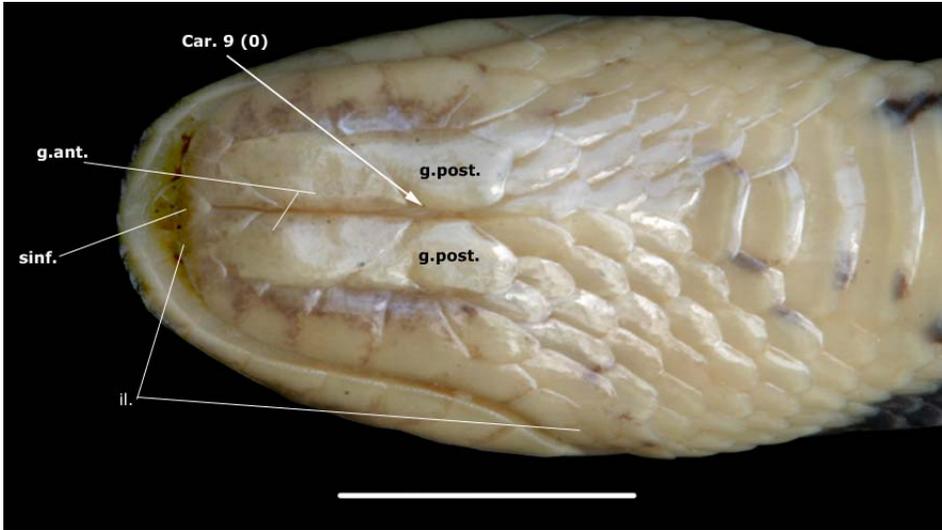


Figura 28: Vista ventral da cabeça de *Helicops angulatus* (MZUSP 4263), ilustrando o caráter 9. Escala = 5 mm

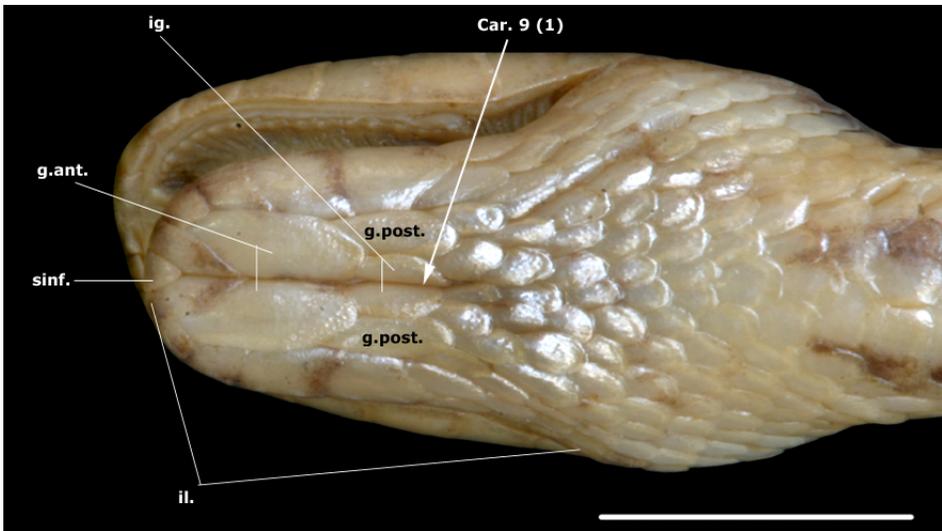


Figura 29: Vista ventral da cabeça de *Helicops pastazae* (MZUSP 6111), ilustrando caráter 9. Escala = 5 mm

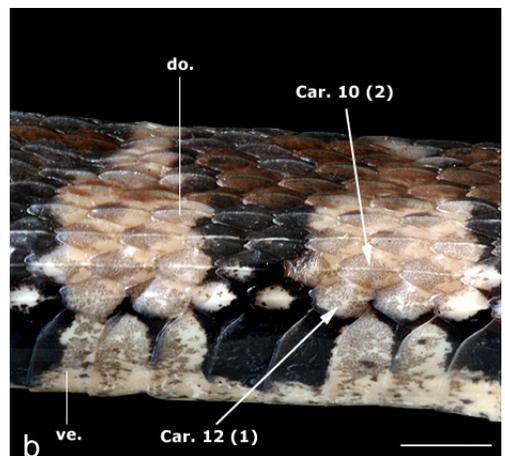
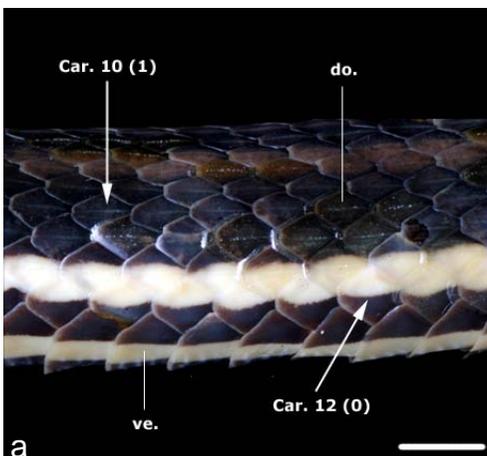


Figura 30: Vista lateral da região média do corpo de **a:** *Helicops infrataeniatus* (IB 657) e **b:** *Helicops angulatus* (IB 53894), ilustrando os caracteres 10, 12. Escalas = 5 mm

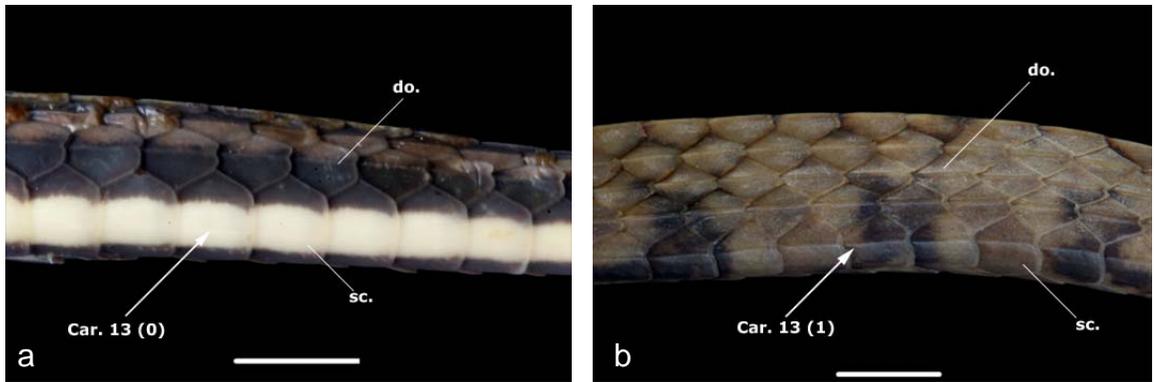


Figura 31: Vista lateral da cauda de **a:** *Helicops infrataeniatus* (IB 657) e **b:** *Helicops angulatus* (MZUSP 4263), ilustrando o caráter 13. Escalas = 5 mm

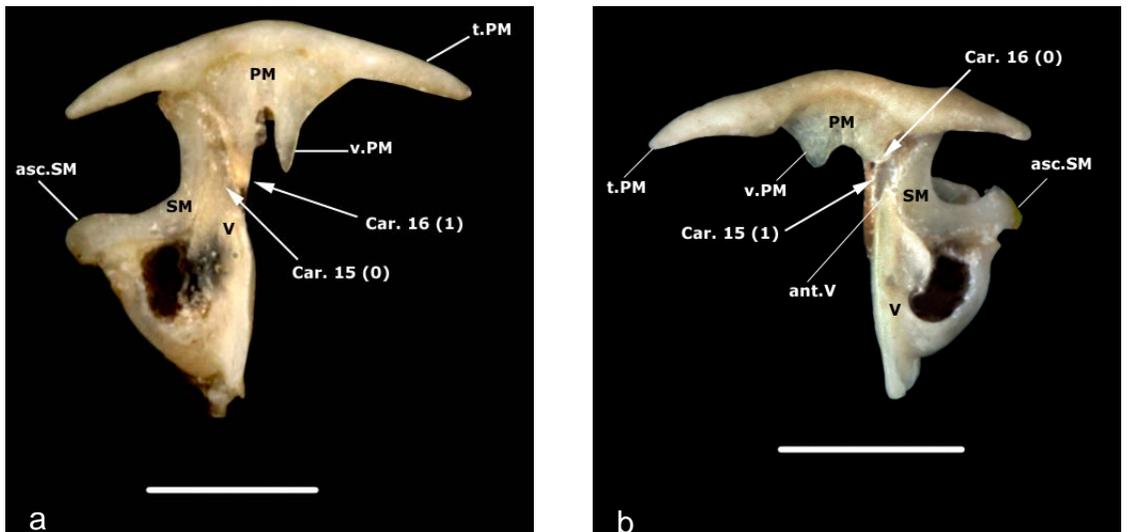


Figura 32: Vista ventral da região do complexo nasal de **a:** *Helicops angulatus* (MZUSP 14234) e **b:** *Helicops infrataeniatus* (MZUSP 10620), ilustrando os caracteres 15 e 16. Escalas = 2 mm

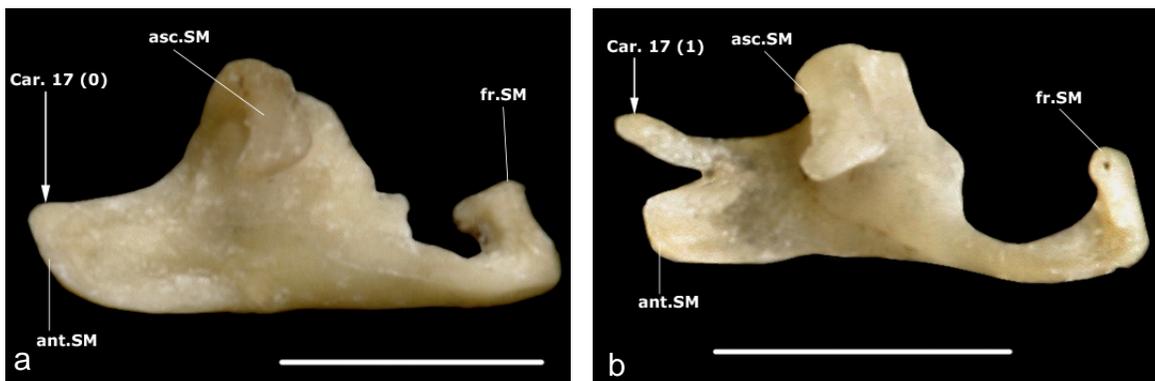


Figura 33: Vista ventral da região do complexo nasal de **a:** *Helicops hagmanni* (MZUSP 5092); **b:** *Helicops infrataeniatus* (MZUSP 10620) e **c:** *Hydrops martii* (IB 56498), ilustrando o caráter 17. Escalas = 2 mm

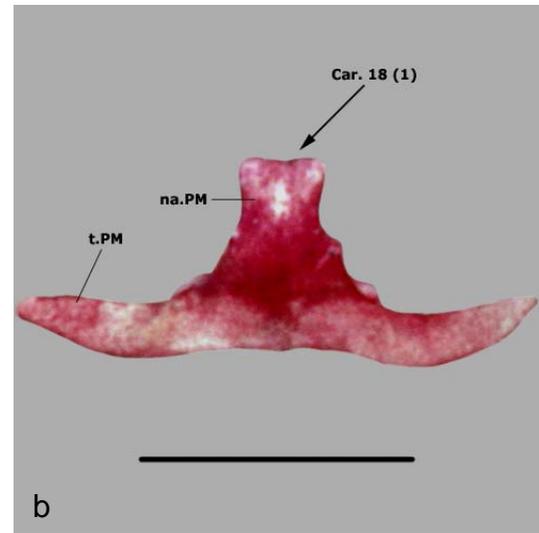
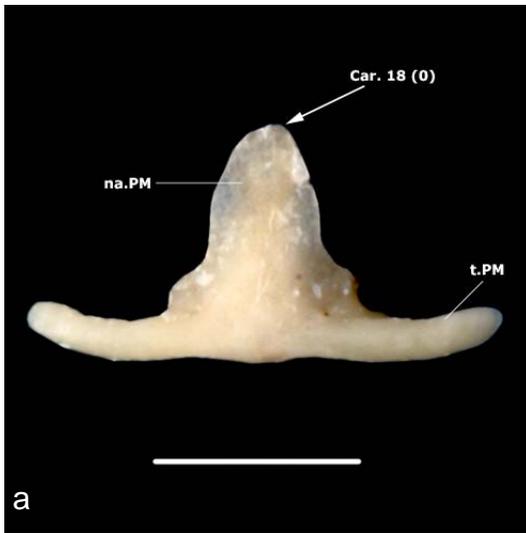


Figura 34: Vista anterior do pré-maxilar de **a:** *Helicops leopardinus* (MZUSP 2899) e **b:** *Hydrops martii* (IB 56498), ilustrando o caráter 18. Escalas = 2 mm

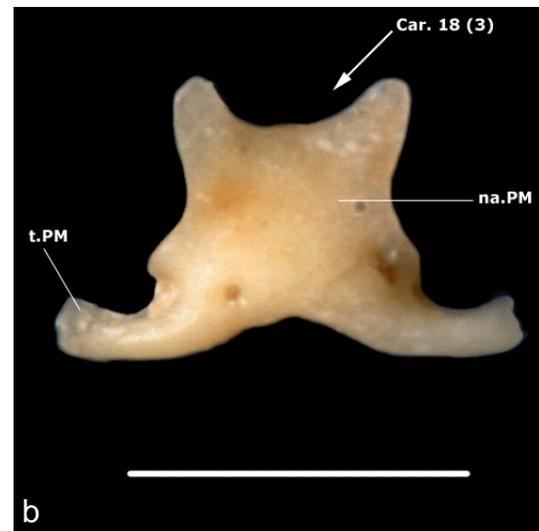
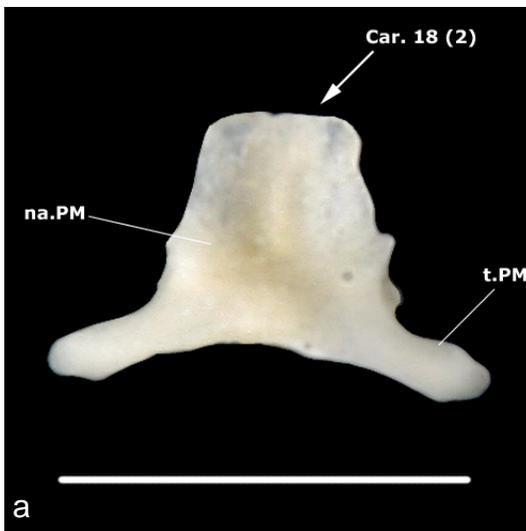


Figura 35: Vista ventral do pré-maxilar de **a:** *Sordellina punctata* (MHNCI 1110) e **b:** *Elapomorphus quinquelineatus* (IB 54516), ilustrando o caráter 18. Escalas = 2 mm

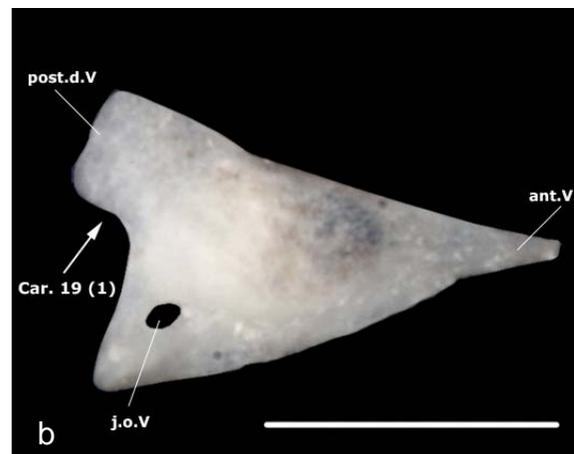
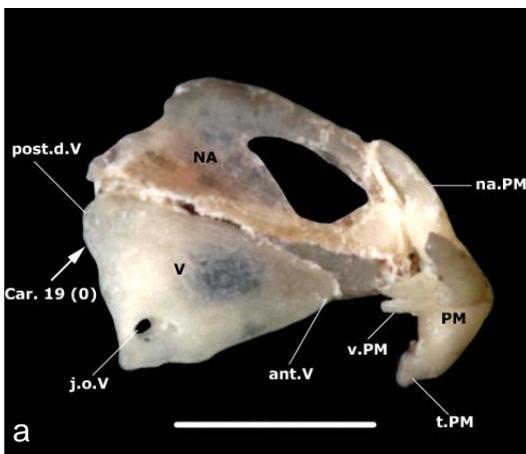


Figura 36: Vista medial da região do complexo nasal de **a:** *Helicops infrataeniatus* (MZUSP 10620) e do vômer esquerdo de **b:** *Helicops angulatus* (MZUSP 14234), ilustrando o caráter 19. Escalas = 2 mm

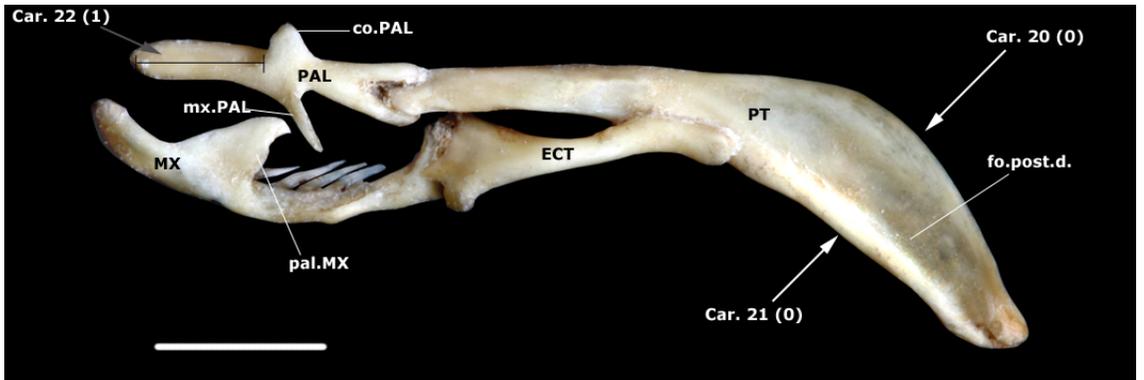


Figura 37: Vista dorsal complexo palato-maxilar de *Helicops hagmanni* (MZUSP 5092), ilustrando os caracteres 20, 21 e 22. Escala = 5 mm

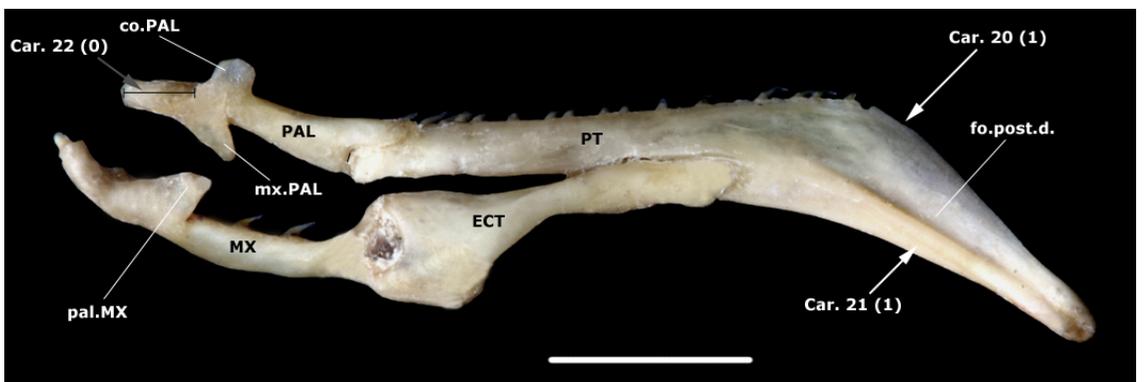


Figura 38: Vista dorsal complexo palato-maxilar de *Helicops leopardinus* (MZUSP 2899), ilustrando os caracteres 20, 21 e 22. Escala = 5 mm

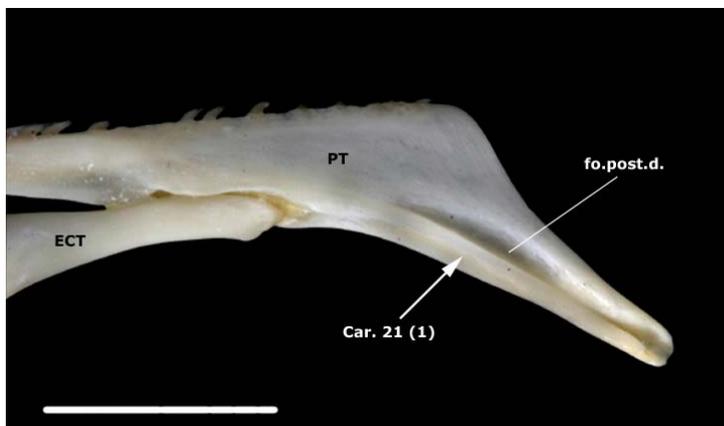


Figura 39: Detalhe, em vista dorsal, da extremidade posterior do pterigóide de *Helicops carinicaudus* (IB 11119), ilustrando o caráter 21. Escala = 5 mm

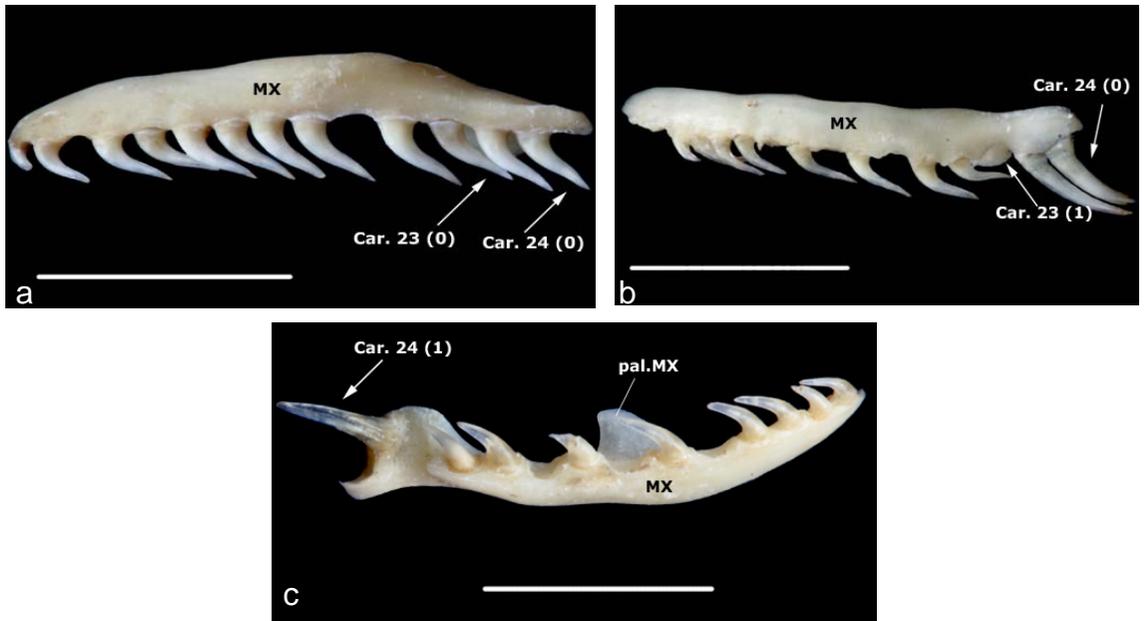


Figura 40: Vista lateral do maxilar de **a:** *Pseudoeryx plicatilis* (MZUSP 14234), **b:** *Helicops angulatus* (MZUSP 14234) e vista ventral do maxilar de **c:** *Boiruna maculata* (IB 31061), ilustrando os caracteres 23 e 24. Escala = 5 mm

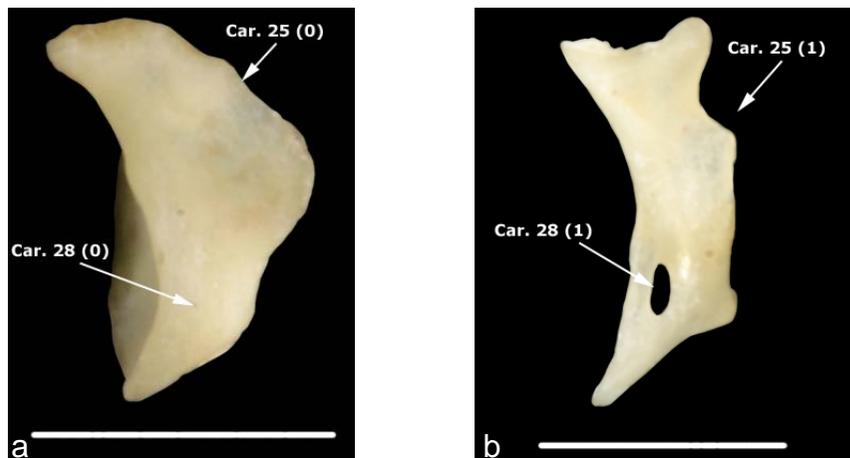


Figura 41: Vista lateral do pré-frontal de **a:** *Pseudoeryx plicatilis* (MZUSP 14234) e **b:** *Helicops gomesi* (IB 8933), ilustrando os caracteres 25 e 28. Escala = 2 mm

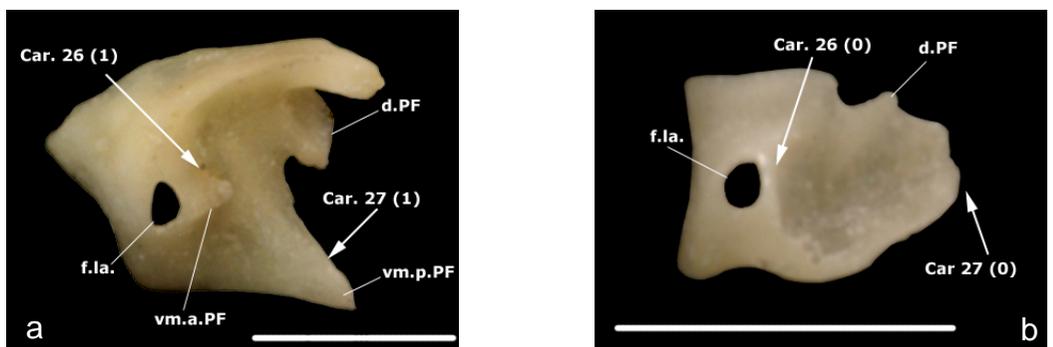


Figura 42: Vista antero-medial do pré-frontal de **a:** *Helicops angulatus* (IB 17573) e **b:** *Hydrops triangularis* (IB 13760), ilustrando os caracteres 26 e 27. Escala = 2 mm

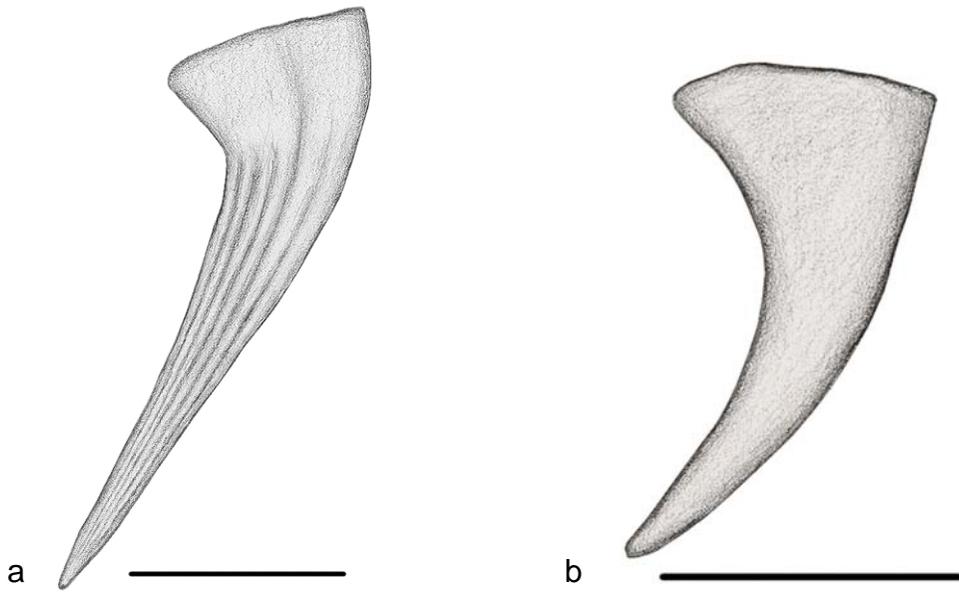


Figura 43: Vista lateral dos dentes mandibulares de **a:** *Helicops hagmanni* (MZUSP 14234) e **b:** *Helicops leopardinus* (MZUSP 2899), ilustrando o caráter **29**. Escala = 1 mm

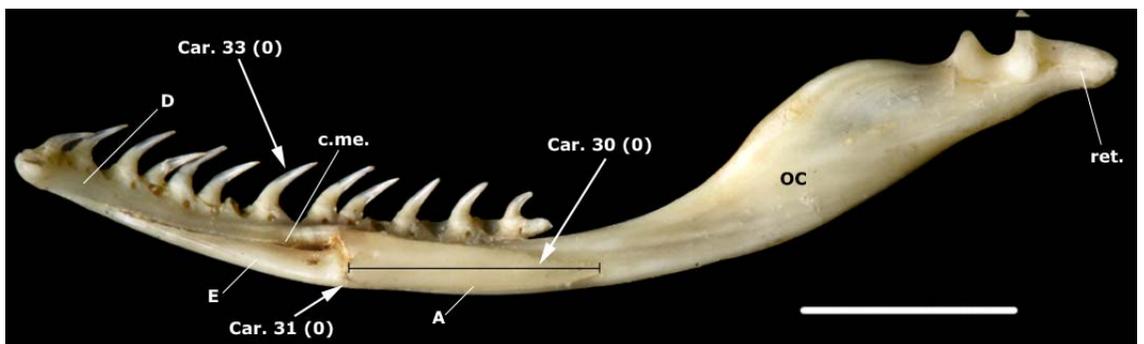


Figura 44: Vista medial da mandíbula de *Helicops angulatus* (IB 14234), ilustrando os caracteres **30, 31 e 33**. Escala = 5 mm



Figura 45: Vista medial da mandíbula de *Helicops hagmanni* (MZUSP 5092), ilustrando os caracteres **30, 31 e 33**. Escala = 5 mm

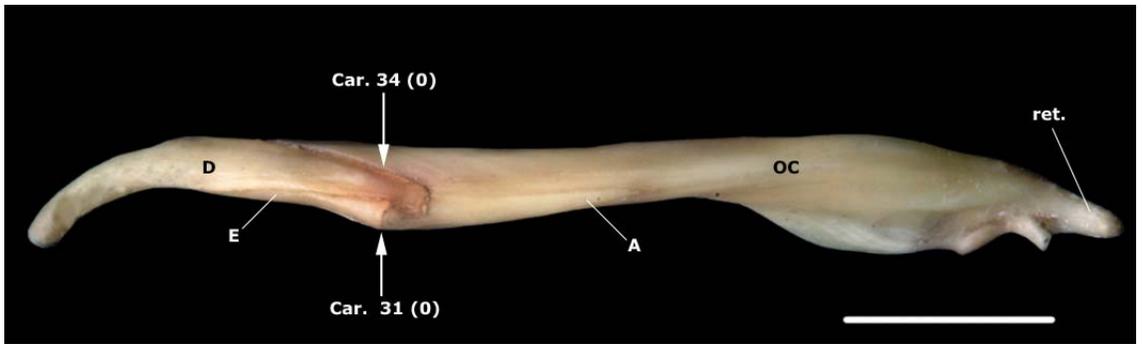


Figura 46: Vista medial da mandíbula de *Helicops infrataeniatus* (MZUSP 10620), ilustrando os caracteres 31 e 34. Escala = 5 mm



Figura 47: Vista medial da mandíbula de *Helicops hagmanni* (MZUSP 5092), ilustrando os caracteres 32 e 34. Escala = 5 mm

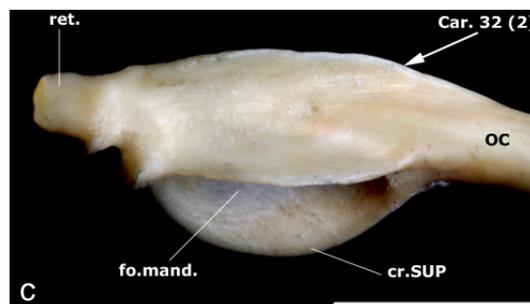
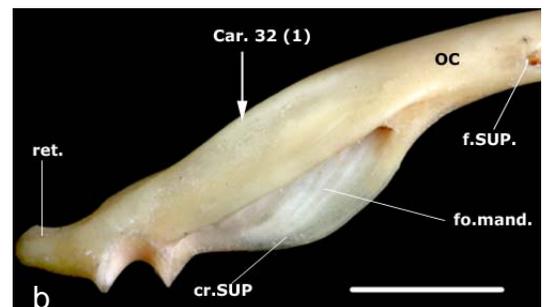
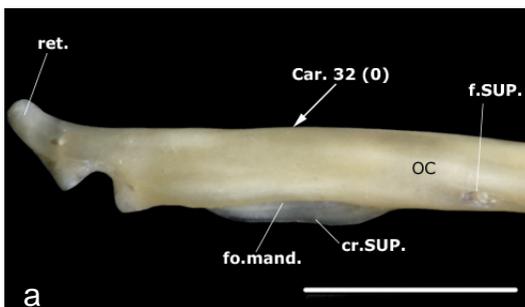


Figura 48: Vista lateral da região posterior da mandíbula de **a:** *Helicops polylepis* (IB 52074) **b:** *Helicops infrataeniatus* (MZUSP 10620) e **c:** *Helicops hagmanni* (MZUSP 5092), ilustrando o caráter 32. Escala = 5 mm

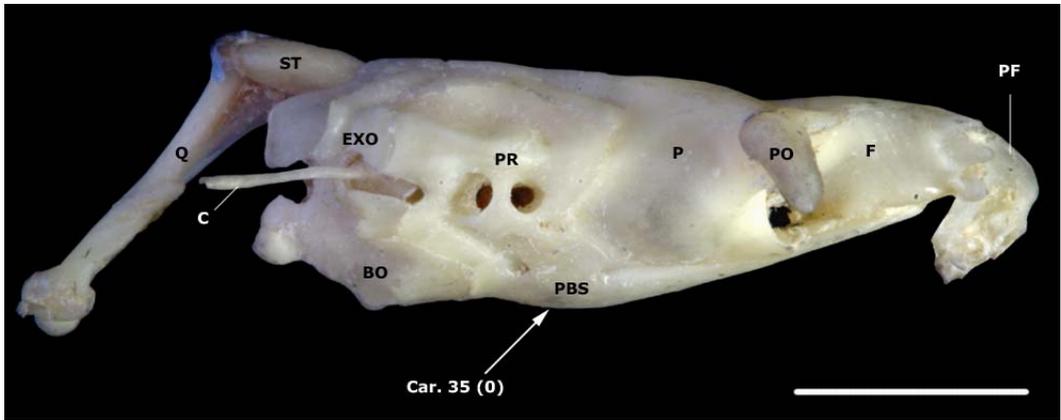


Figura 49: Vista lateral do crânio de *Helicops angulatus* (MZUSP 14234), ilustrando o caráter 35. Escala = 5 mm

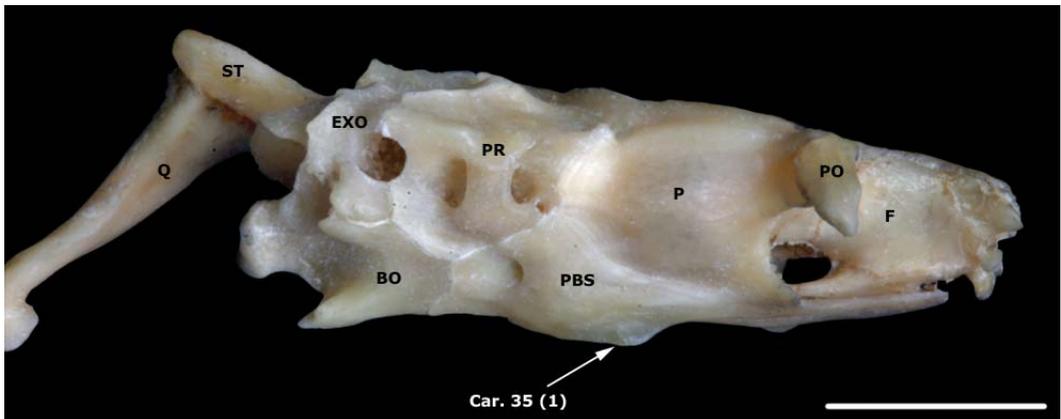


Figura 50: Vista lateral do crânio de *Helicops leopardinus* (MZUSP 2899), ilustrando o caráter 35. Escala = 5 mm

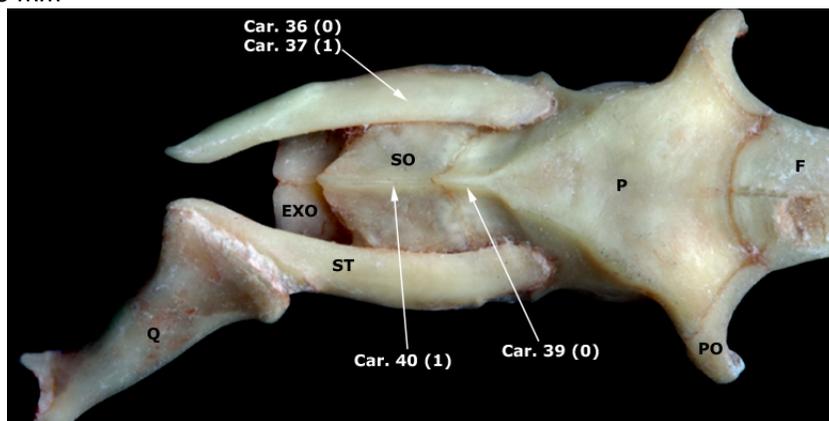


Figura 51: Vista dorsal do crânio de *Helicops infrataeniatus* (MZUSP 10620), ilustrando os caracteres 36, 37, 39 e 40. Escala = 5 mm

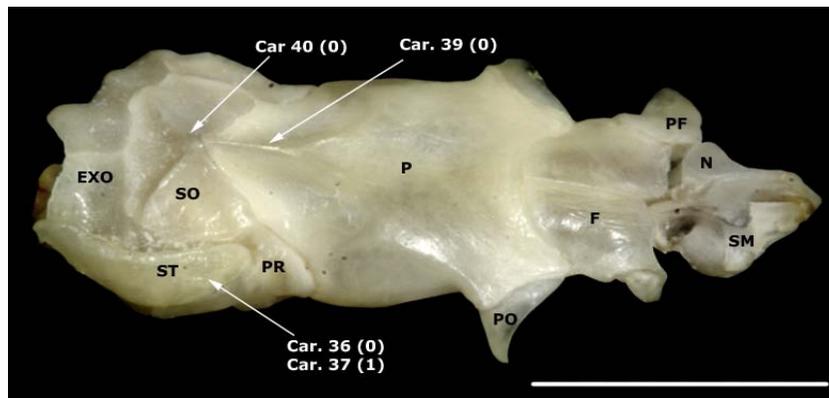


Figura 52: Vista dorsal do crânio de *Hydrops triangularis* (IB 13760), ilustrando os caracteres 36, 37, 39 e 40. Escala = 5 mm

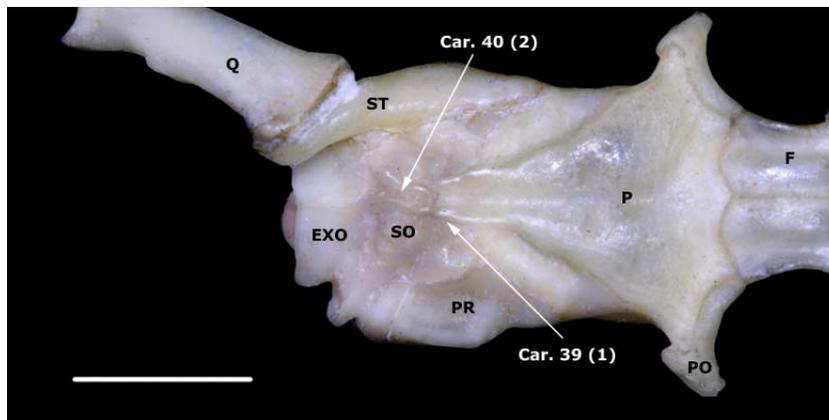


Figura 53: Vista dorsal do crânio de *Helicops angulatus* (IB 14234), ilustrando os caracteres 39 e 40. Escala = 5 mm

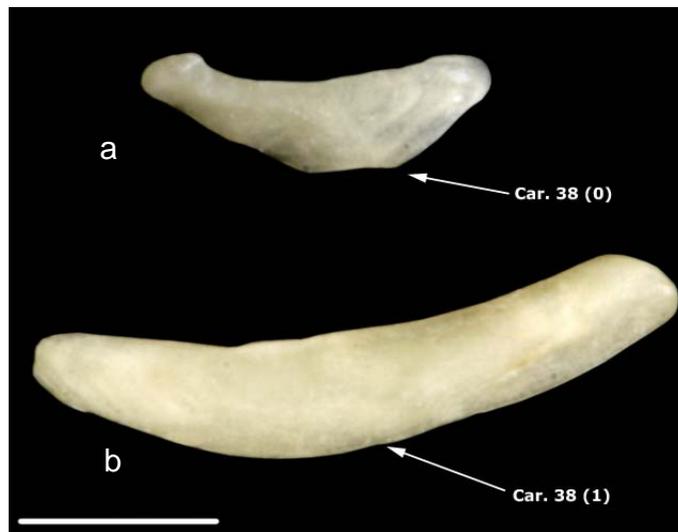


Figura 54: Vista lateral do supratemporal de **a:** *Hydrops triangularis* (IB 13760) **b:** *Helicops gomesi* (IB 8930), ilustrando o caráter 38. Escala = 2 mm

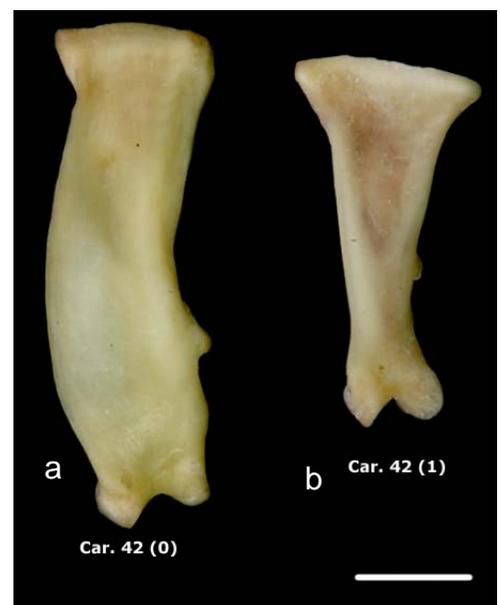
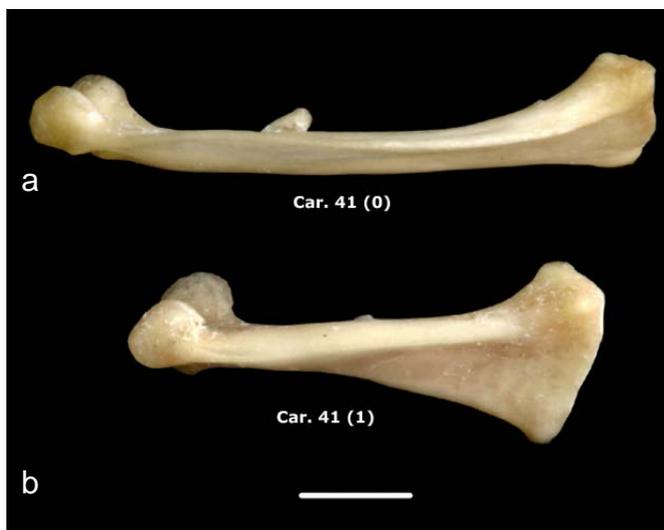


Figura 55: Vista anterior (esq.) e lateral (dir.) do quadrado de **a:** *Helicops hagmanni* (MZUSP 5092) **b:** *Helicops infrataeniatus* (MZUSP 10620), ilustrando os caracteres 41 e 42. Escala = 2 mm

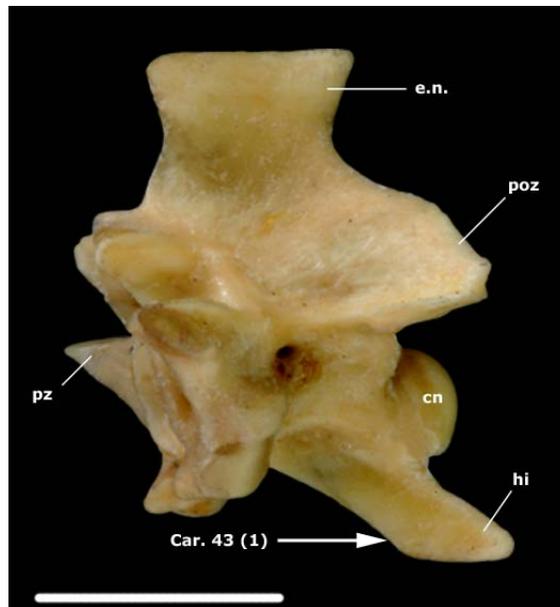


Figura 56: Vista lateral de vértebra do meio do corpo *Helicops hagmanni* (MZUSP 5092) ilustrando o caráter 43. Escala = 5 mm

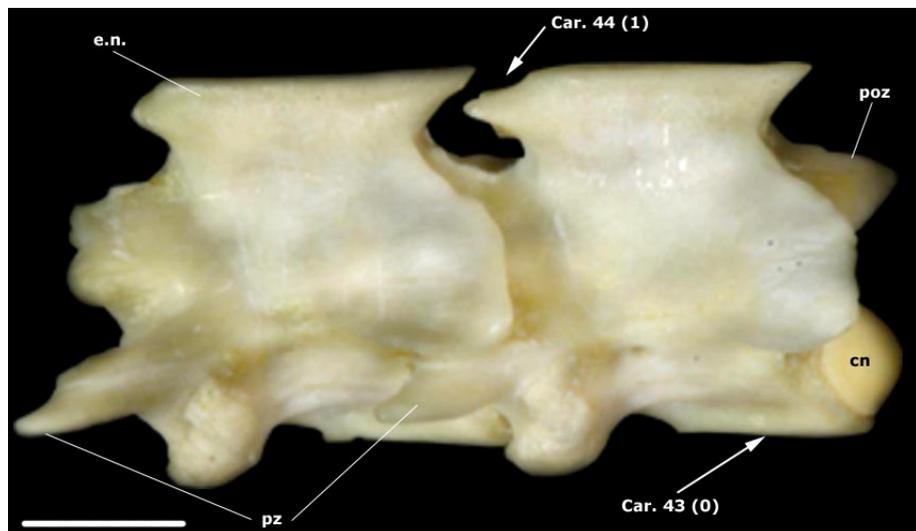


Figura 57: Vista lateral de vértebras do meio do corpo *Helicops infrataeniatus* (IB 11391) ilustrando os caracteres 43 e 44. Escala = 2 mm

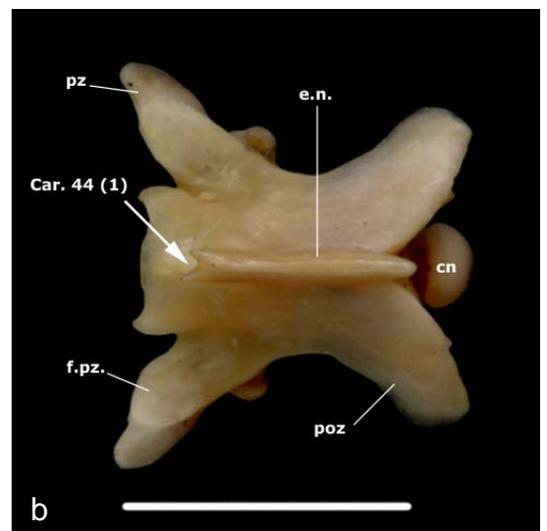
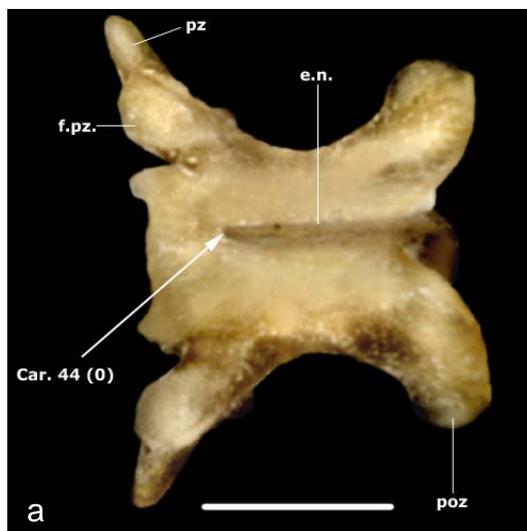


Figura 58: Vista dorsal de vértebras do meio do corpo **a:** *Helicops carinicaudus* (IB 23142) **b:** *Helicops infrataeniatus* (IB 11391) ilustrando o caráter 44. Escala = 2 mm

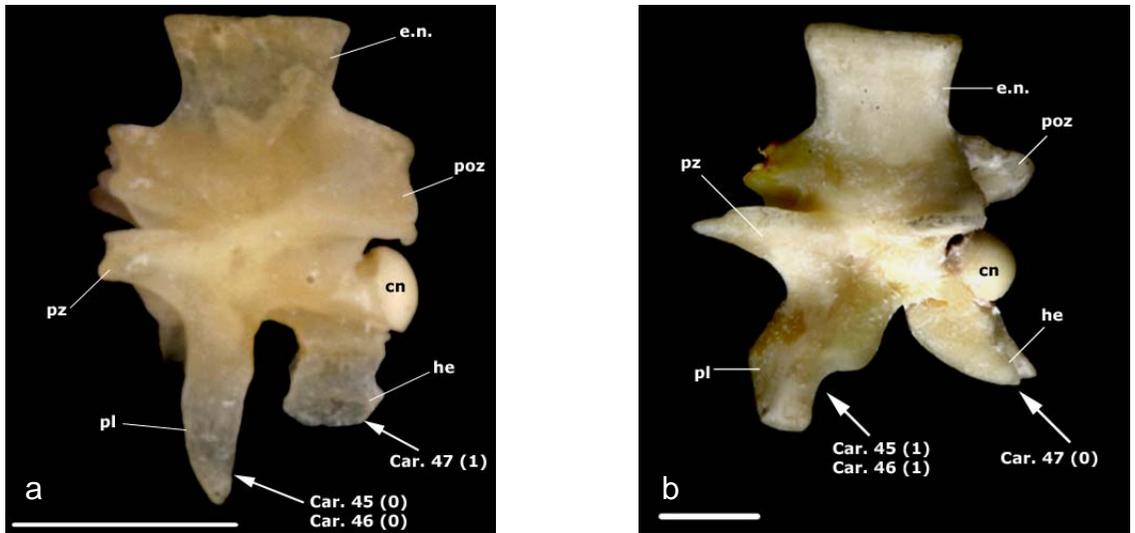


Figura 59: Vista lateral de vértebras caudais a: *Helicops carinicaudus* (IB 23142) b: *Helicops hagmanni* (MZUSP 5092) ilustrando os caracteres 45, 46 e 47. Escala = 2 mm

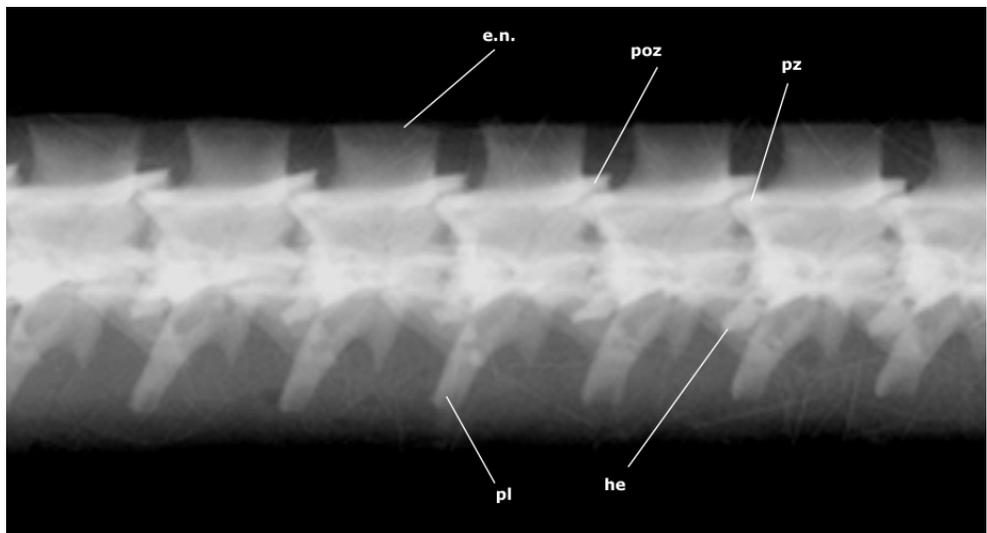


Figura 60: Radiografia em vista lateral de vértebras caudais de *Helicops petersi* (MZUSP 6424 - parátipo)

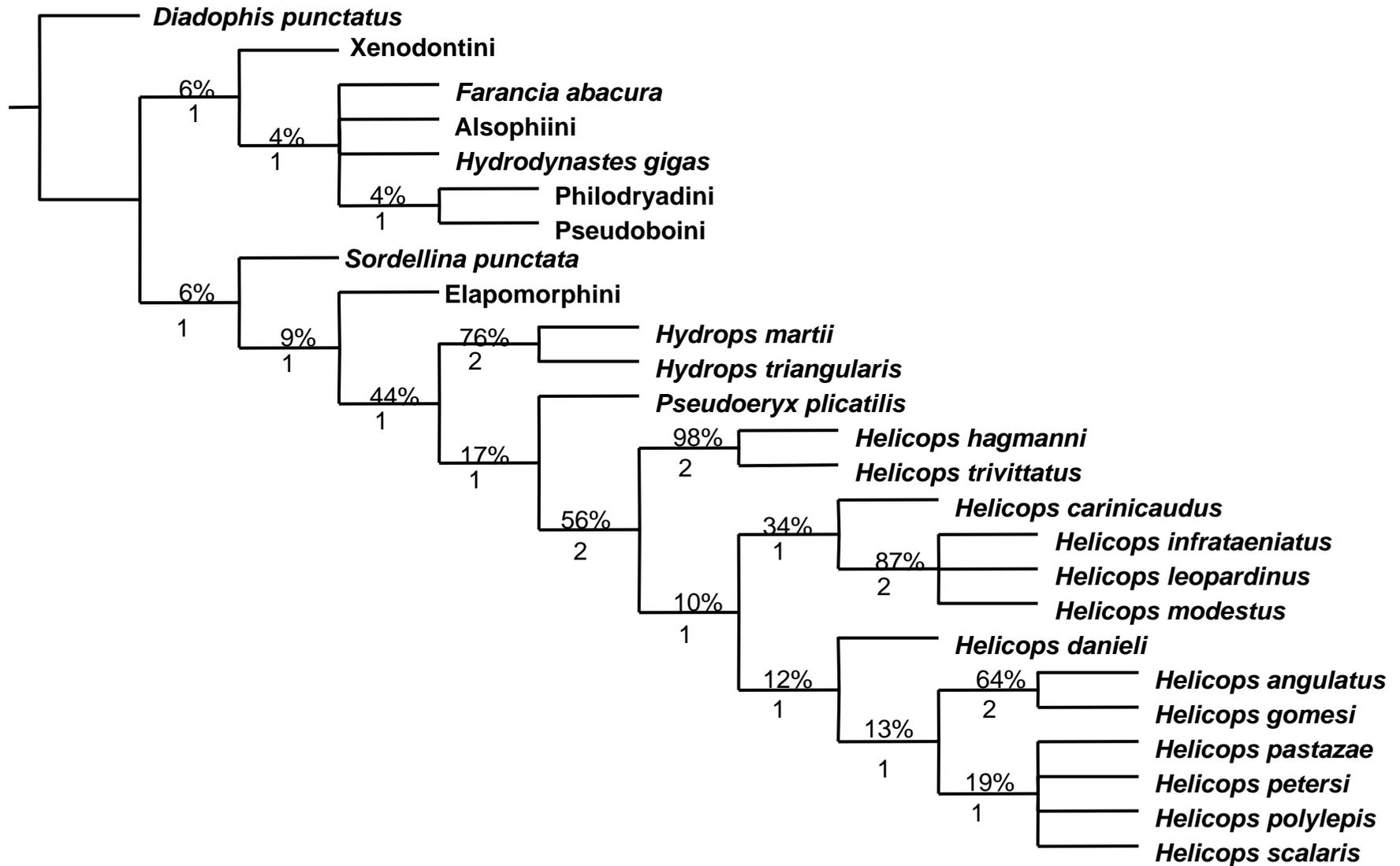


Figura 61: Consenso estrito de oito árvores igualmente parcimoniosas (116 passos), resultantes da análise filogenética de 47 caracteres morfológicos IC= 0,462 e IR= 0,748. Os valores dos suportes de Bootstrap e Bremer estão acima e abaixo de cada ramo, respectivamente.

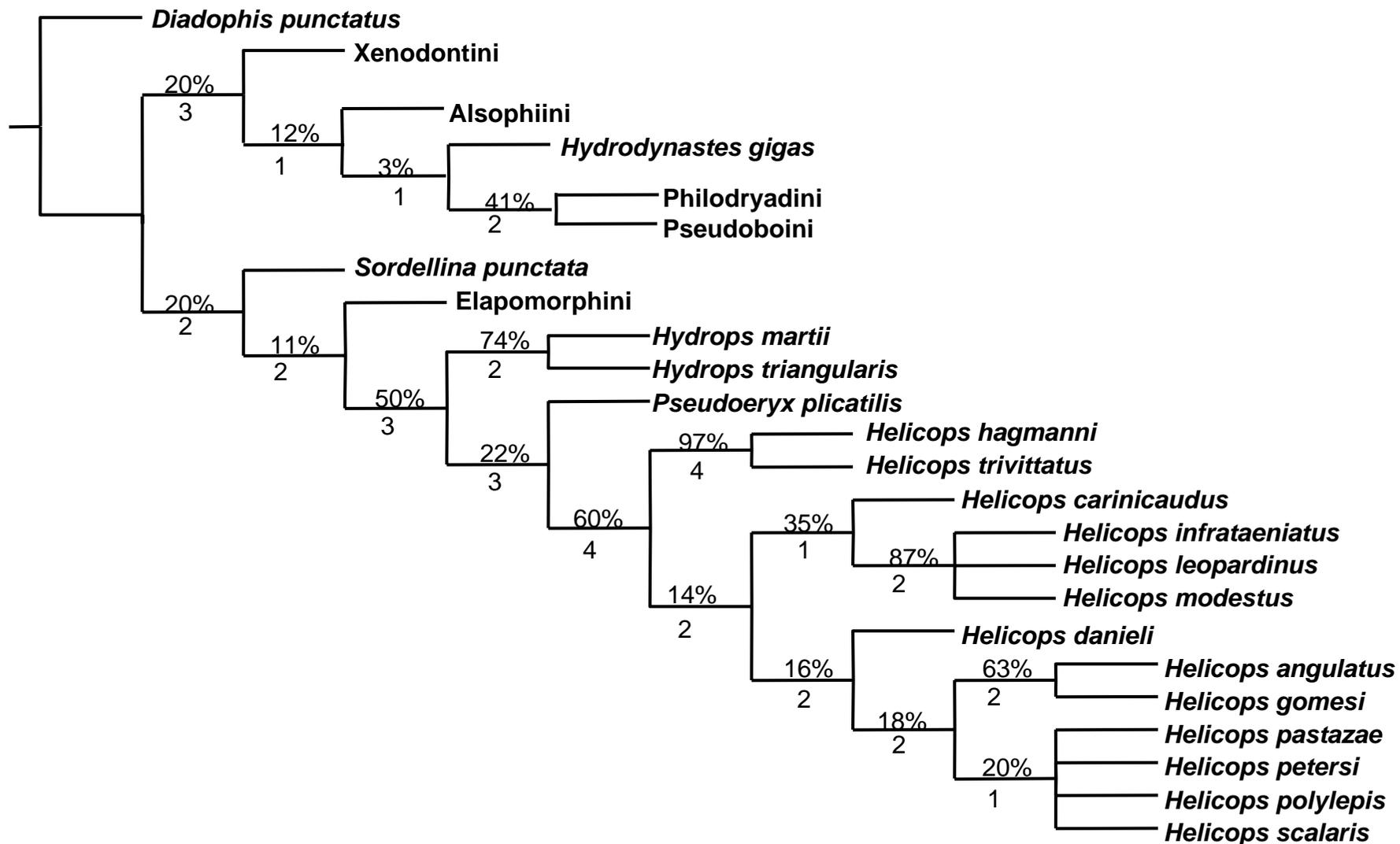


Figura 62: Consenso estrito de duas árvores igualmente parcimoniosas (112 passos), resultantes da análise filogenética de 47 caracteres morfológicos, após a retirada de *Farancia abacura* da análise. IC= 0,482 e IR= 0,768. Os valores dos suportes de Bootstrap e Bremer estão acima e abaixo de cada ramo, respectivamente.

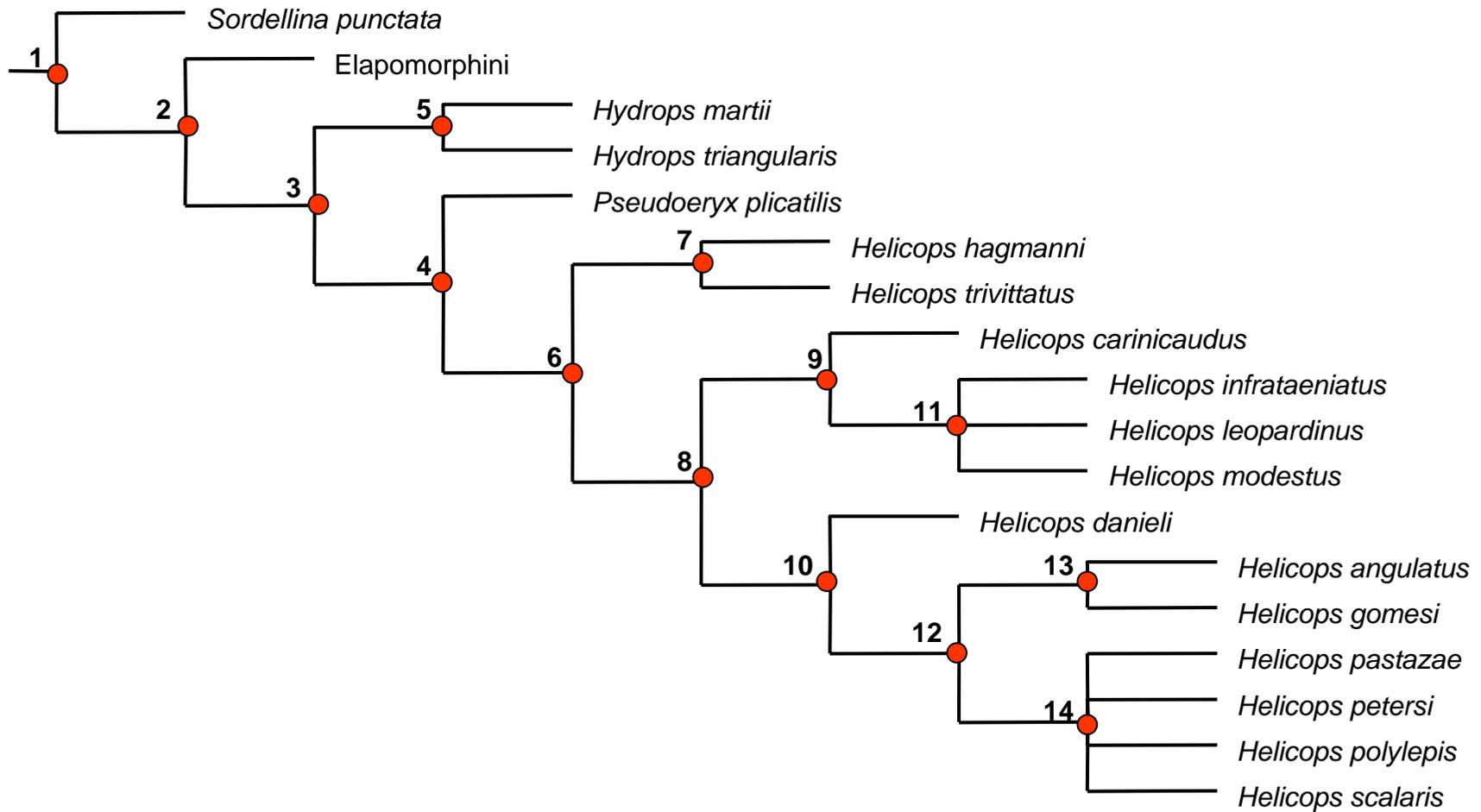


Figura 63: Representação da topologia envolvendo os grupos de interesse da análise, com a numeração dos componentes utilizada durante os Resultados e Discussão.

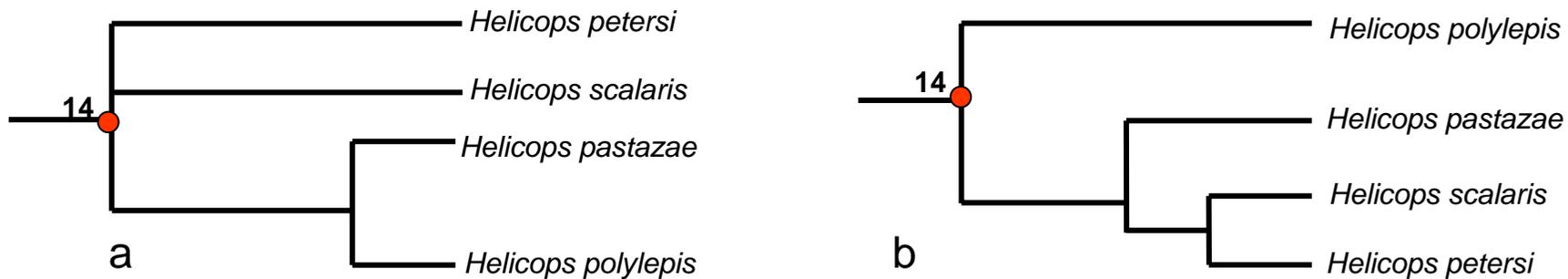


Figura 64: Resoluções alternativas para o clado 14, obtidas da análise da matriz após a retirada de *Farancia abacura*.

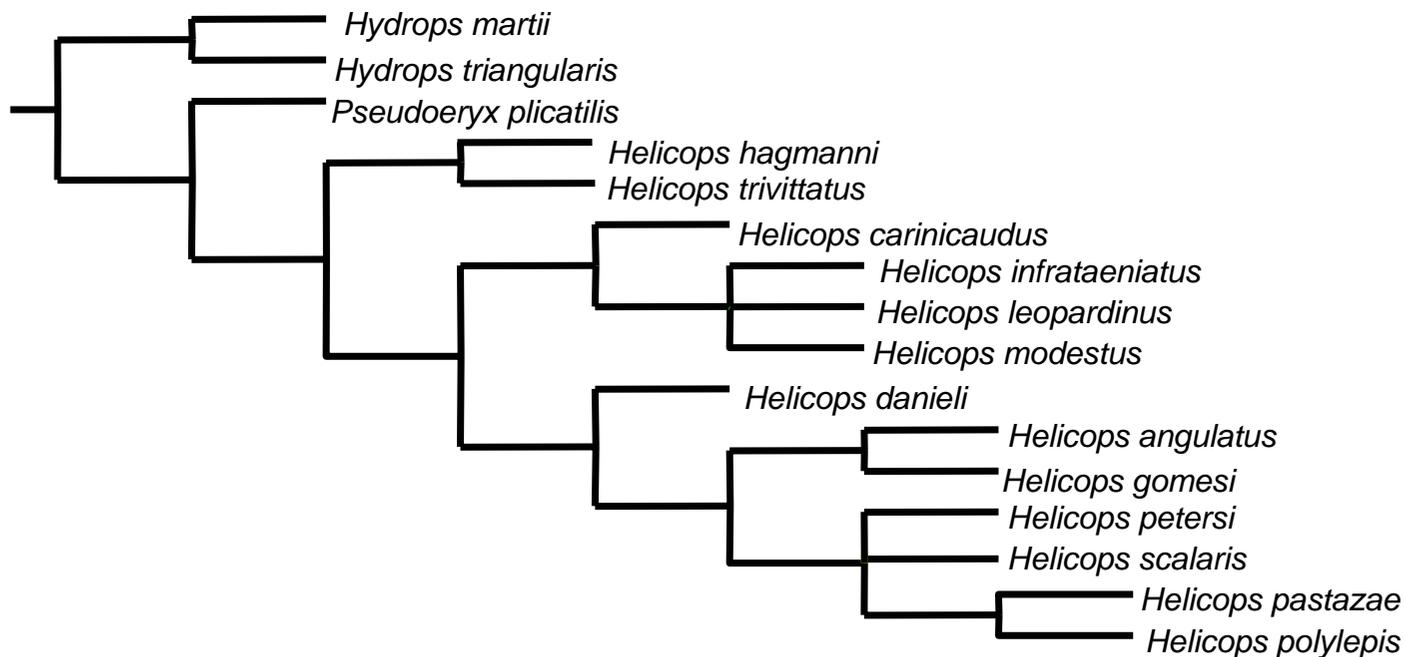


Figura 65: Árvore encontrada após a realização da ponderação sucessiva dos caracteres (413 passos).

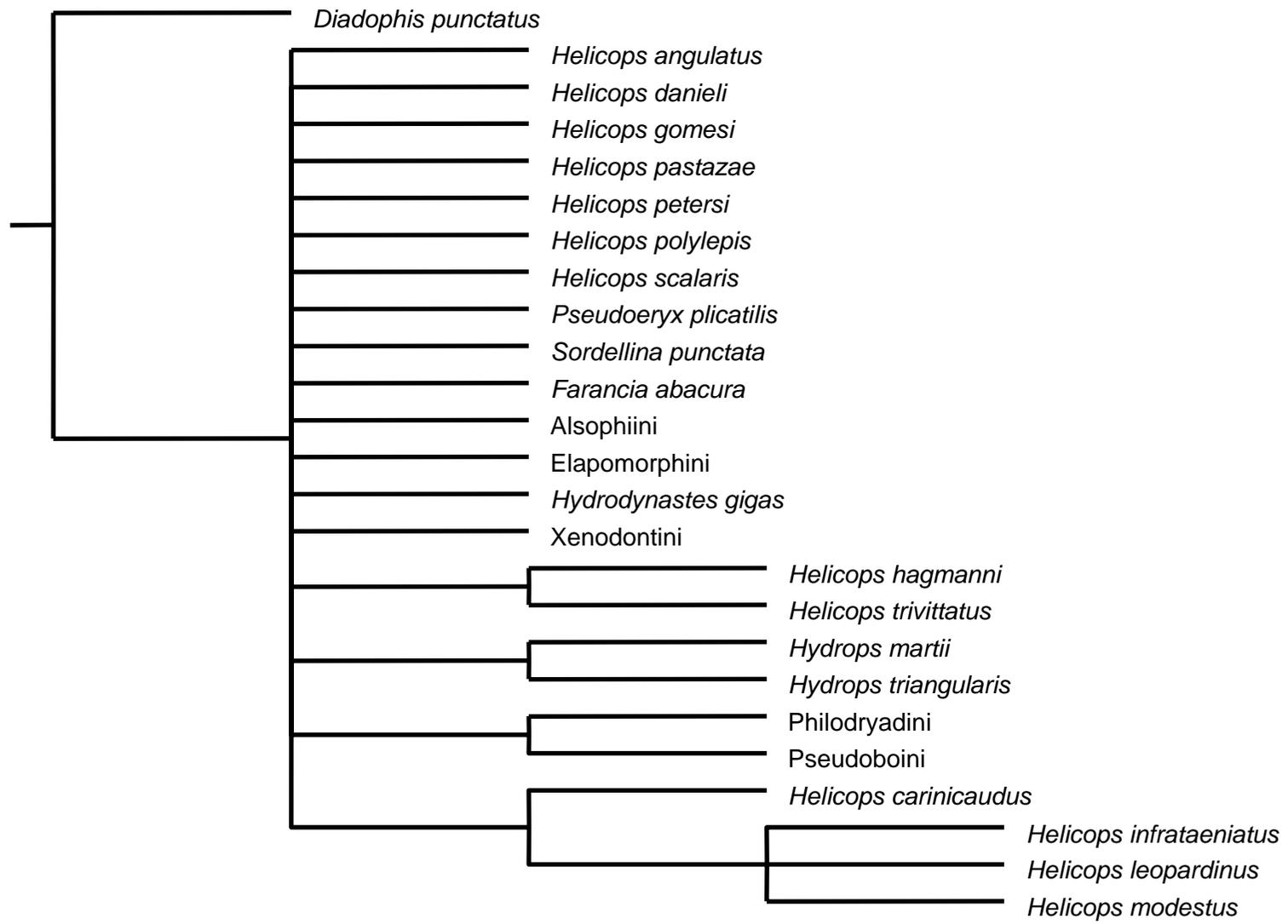


Figura 66: Árvore encontrada após a realização da ponderação sucessiva reversa dos caracteres da matriz completa

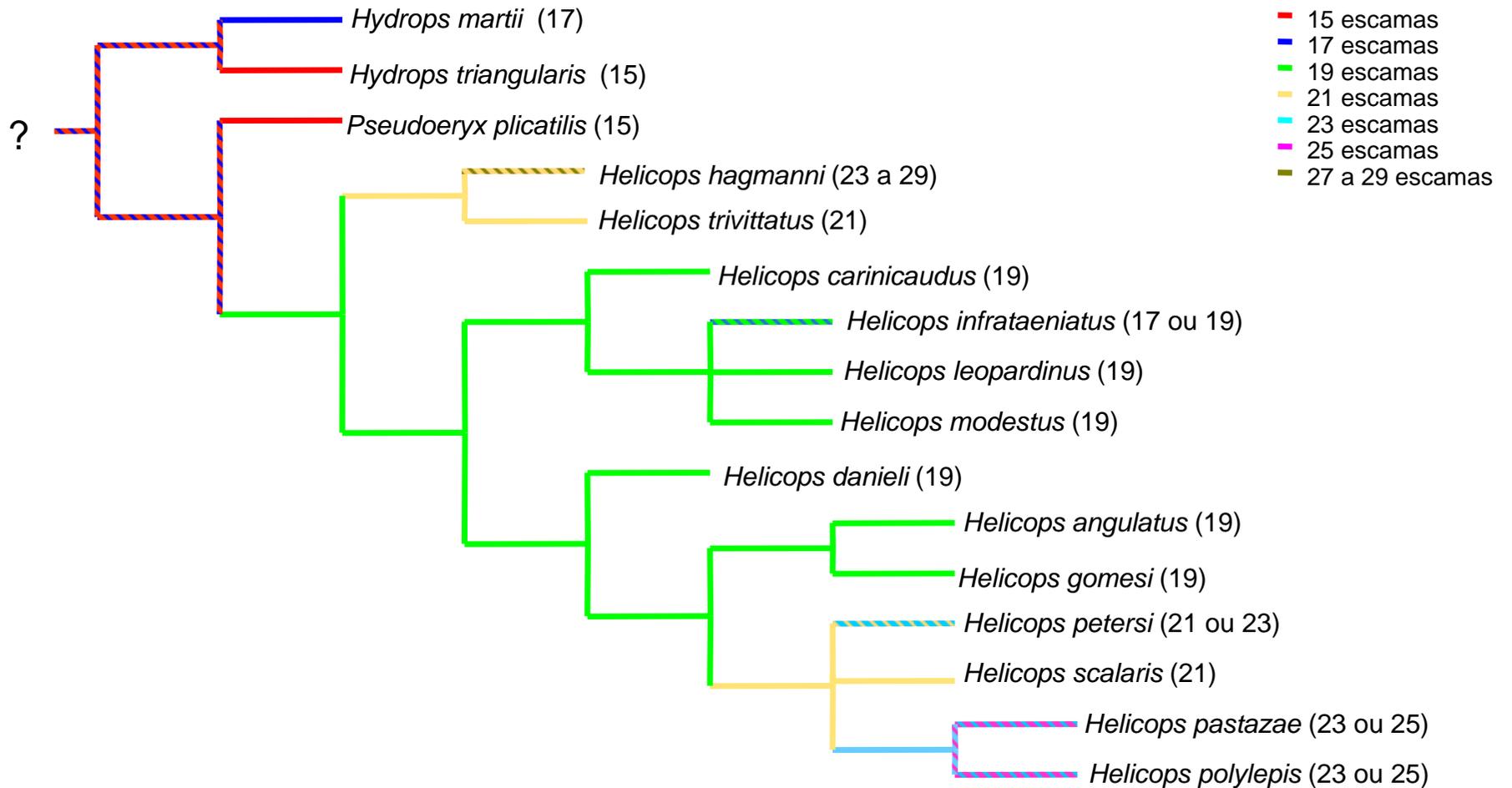


Figura 67: Diagrama ilustrando a evolução do número de escamas dorsais no meio do corpo dentro da tribo Hydropsini. Os números entre parêntesis indicam a variação do número de fileiras de escamas em cada um dos táxons.

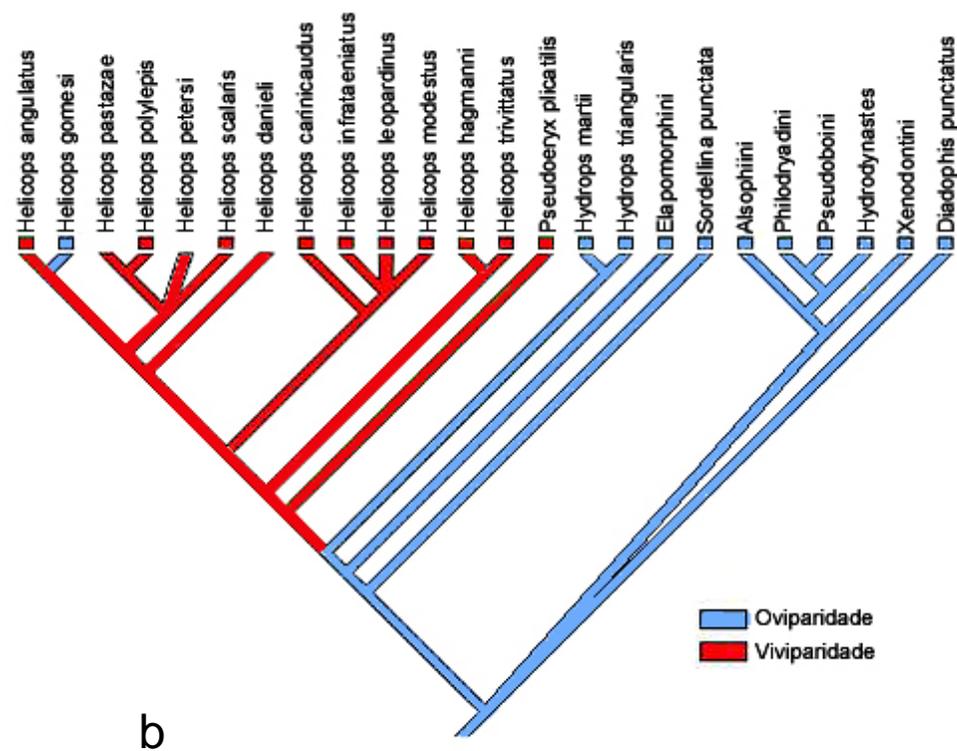
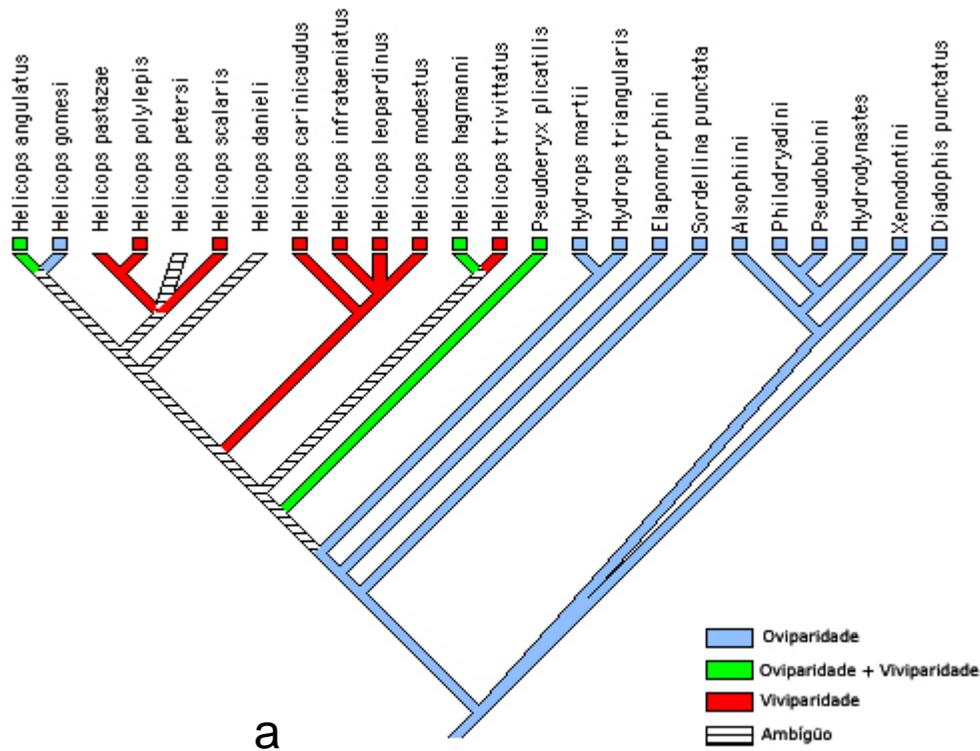


Figura 68: Diagrama ilustrando a evolução dos modos reprodutivos na tribo Hydropsini. a-) Com a “bimodalidade” como um terceiro estado; b-) Considerando apenas a viviparidade como o estado apomórfico.

Baseado nas informações retiradas da literatura, resumidas na tabela 2.

9. Anexo I

Matriz de caracteres

9. Anexo I – Matriz de Caracteres

Matriz de 25 táxons terminais e 47 caracteres (continua)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Helicops angulatus</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	0	2	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0/1	0
<i>Helicops carinicaudus</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0
<i>Helicops danieli</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	0	1	0	0	0	1	0	?	1	0	1	1	1	0
<i>Helicops gomesi</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	0	2	0	1	1	1	1	1	1	0	0/1	1	1	0
<i>Helicops hagmanni</i>	0	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1
<i>Helicops infrataeniatus</i>	1	0	1	1	1	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0
<i>Helicops leopardinus</i>	1	0	1	1	1	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0
<i>Helicops modestus</i>	1	0	1	1	1	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0
<i>Helicops pastazae</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1
<i>Helicops petersi</i>	?	?	?	?	?	2	1	1	1	1	0	1	0	1	?	?	1	0	?	?	?	?
<i>Helicops polylepis</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0/1	1
<i>Helicops scalaris</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
<i>Helicops trivittatus</i>	0	0	0	1	1	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1
<i>Hydrops martii</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	?	?	0	1	0	1	2	1	1	1	0	0
<i>Hydrops triangularis</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	?	?	0	1	0	1	2	1	1	1	0	0
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	?	?	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0
<i>Sordellina punctata</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	?	?	0	0	0	?	0	2	0	1	1	0
<i>Farancia abacura</i>	0	1	0	0	2	0/3	1	1	0	0	?	?	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
Alsophiini	0/1	1	0	0	2	0	1	0/2	0	0	?	?	0	0	0/1	1	0/2	0	0	0	0/1	0
Philodryadini	0	1	0	0	2	0	1	2	0	0	?	?	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0
Pseudoboini	0	1	0	0	2	0	1	2	0	0	?	?	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
Elapomorphi	0	0	0/1	0	2	0	0	0	0	0	?	?	0	0	1	0/1	0	1	1	0	0	0
<i>Hydrodynastes gigas</i>	0	1	0	0	2	0	1	2	0	0	?	?	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0
<i>Diadophis punctatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	?	?	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0
Xenodontini	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	?	?	0	0	0/1	1	0	0	0/1	0/1	1	0

(continuação)

	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
<i>Helicops anquilatus</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0	1	0	0	1	1
<i>Helicops carinicaudus</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Helicops danieli</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0
<i>Helicops gomesi</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	2	1	1	0	0	0	1	0
<i>Helicops haqmani</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Helicops infrataeniatus</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>Helicops leopardinus</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>Helicops modestus</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0/1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>Helicops pastazae</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	1	0	0	1	1	0
<i>Helicops petersi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	?	0	0
<i>Helicops polylepis</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0/1	2	1	1	0	0	1	1	0
<i>Helicops scalaris</i>	1	0	0	1	0/1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	2	1	1	0	0	1	0	0
<i>Helicops trivittatus</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Hydrops martii</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
<i>Hydrops triangularis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
<i>Sordellina punctata</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2	1	1	0	0	0	0	0
<i>Farancia abacura</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	0
Alsophiini	1	0	1	1	0/1	0/1	0	0	0	0	0	0	0	0/1	0	1	0	0/2	1	1	0	0	0	0	0
Philodryadini	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0/1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
Pseudoboini	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0
Elapomorphini	1	1	0	0/1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0/2	1	1	0	0	0	0	0
<i>Hydrodynastes gigas</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>Diadophis punctatus</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
Xenodontini	1	0/1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0/1	2	1	1	0	0	0	0	0

10. Anexo II

Lista de espécimes

10. Anexo II – Lista de Espécimes

Os espécimes listados abaixo referem-se ao material utilizado para a busca de caracteres de anatomia interna. Para os caracteres externos foram utilizados diversos espécimes das coleções do Museu de Zoologia da USP (MZUSP) e Instituto Butantan (IB).

Legenda para as estruturas analisadas para cada um dos espécimes:

- * hemipênis;
- # crânio;
- + vértebras.

Família Colubridae

Subfamília Xendontinae

Tribo Hydropsini:

- *Helicops angulatus*

HF 100[#], HF 173^{*#}, IB 1761[#], IB 12852[#], IB 12874[#], IB 14784[#], IB 15162[#], IB 17573[#], KU 109836^{*}, KU 121885[#], MNRJ 4778[#], MZUSP 10380^{*}, MZUSP 10382^{*}, MZUSP 14234^{#+}

- *Helicops carinicaudus*

IB 804[#], IB 7094⁺, IB 23142^{#+}, IB 11119[#], MNRJ 4299^{*#}, MZUSP 7462^{*}, MZUSP 10840^{#+}

- *Helicops danieli*

AMNH 97460[#], AMNH 97461^{*}

- *Helicops gomesi*

IB 362[#], IB 455[#], IB 800[#], IB 1641, IB 5664[#], IB 5730[#], IB 7094[#], IB 8931[#], IB 8933[#], IB 10015[#], IB 10398[#], IB 11361[#], IB 12222[#], IB 12223[#], IB 18477[#], MZUSP 1394^{#+}

- *Helicops hagmanni*

IB 2196[#], IB, 14957^{#+}, MZUSP 5092^{#+}

- *Helicops infrataeniatus*

IB 11391^{#+}, IB 15972[#], MHNCI 9965[#], MHNCI 8476[#], MZUSP 6471^{*}, MZUSP 10620^{#+}, MZUSP 10782^{*}

- *Helicops leopardinus*

IB 1057[#], IB 2187[#], IB 3090⁺, IB 3222[#], IB 5994^{#+}, IB 9529[#], MNRJ 2469[#], MNRJ 3999[#], MNRJ 4777^{*#}, MZUSP 2899^{#+}, MZUSP 3258^{*}, MZUSP 9491^{*}

- *Helicops modestus*

AMNH 5741^{*}, AMNH 5735[#], IB 746[#], IB 1167[#], IB 2777[#], IB 4519[#], IB 7279[#], IB 7502[#], IB 7523[#], IB 7528[#], IB 7901[#], IB 7555[#], IB 7579[#], IB 9752[#], IB 9823[#], IB 9966[#], IB 15596[#], IB 16531[#], IB 16556, IB 16628[#], IB 16775[#], IB 16817[#], IB 16825[#], IB 17077[#], MNHN 1993.5809[#], MZUSP 3278^{*}, MZUSP 3291^{*}, MZUSP 13145^{#+}

- *Helicops pastazae*

AMNH 57342^{*}, AMNH 49143[#], MZUSP 14108^{*#+}

- *Helicops polylepis*

AMNH 49143[#], AMNH 101856^{*}, IB 15102⁺, IB 52074^{#+}, MZUSP 11962^{#+}, UC 118^{*}

- *Helicops scalaris*
MBLUZ 012^{#**}, MBLUZ 285^{#**}
- *Helicops trivittatus*
IB s/n^o, MZUSP 12841^{#+}, MZUSP 13425^{#+}
- *Hydrops martii*
AMNH 55880[#], IB 14828[#], IB s/n^{o#}, IB 56498[#], MNHN 5349B*, MRT s/n^o
- *Hydrops triangularis*
AMNH 73090[#], MNHN 1978.2500*, IB 3139[#], IB 13760[#], IB 51496^{#+},
- *Pseudoeryx plicatilis*
IB 3186[#], IB 17650*, IB 25396[#], IB 51924*, MNHN 1989.3290*, MPEG 20196^{*##+}, MZUSP 4812^{**+}

Tribo Alsophiini

- *Antillophis parvifrons*
KU 74042*, KU 268072*, MZUSP 5212[#], MZUSP 5265^{+##}
- *Uromacer oxyrhynchus*
MNHN 1680B*, MZUSP 5216^{+##}

Tribo Elapomorphini

- *Elapomorphus quinquelineatus* IB 29433^{+##},
- *Phalotris mertensi* MNHN 1993.1621*, MZUSP 14456^{+##}

Tribo "Philodryadini"

- *Philodryas nattereri*
IB 48404*, MZUSP 11091*, MZUSP 13039^{#+}
- *Philodryas olfersii*
CEPLAC 645[#], IB 35866*, IB 59468*, MZUSP 13036⁺, MZUSP 13099⁺,
MZUSP 13114⁺, MZUSP 13890⁺, MZUSP 14013^{+##}
- *Philodryas patagoniensis*
MZUSP 14018^{*##+}, MZUSP 14147*, MZUSP 14423^{#+}

Tribo Pseudoboini

- *Boiruna maculata*
IB 1642*, IB 31061[#], IB 52449[#], IB 53290[#], IB 55415*
- *Boiruna sertaneja*
MNRJ 2386*, MZUSP 6633⁺, MZUSP 7031^{#+}, MZUSP 7033^{#+}

Tribo Xenodontini

- *Erythrolamprus aesculapii*
IB 53187[#], IB 69416*, MHNCI 1614[#], MHNCI 7722[#], MNHN 1990.4326[#],
MZUSP 10080⁺, MZUSP 10314*, MZUSP 11218*, MZUSP 13219*
- *Liophis miliaris*
CP 2862[#], MZUSP 13977*, MNRJ 4499[#], MZUSP 9445*, MZUSP 12735*,
MZUSP 13054⁺, MZUSP 13977⁺, MZUSP 13996⁺, MZUSP 14011⁺, MZUSP 14137⁺
- *Liophis reginae*
HF 324*, MHNCI 634[#], MZUSP 13054[#], MZUSP 13323⁺, MZUSP 13996^{+##}

Subfamília Xenodontinae

Incertae sedis

- *Diadophis punctatus*

KU 157926*, MNHN 1897.170*, MZUSP 5557^{#+}, MZUSP 5562^{#+}

- *Sordellina punctata*

IB 55703^{*#}, IB 67695^{*#}, IB s/n^o e MHNCI 1110[#]

- *Farancia abacura*

IB s/n^o, MNHN 03.325*, MNHN 8672B*, MZUSP 2993^{#+}

- *Hydrodynastes gigas*

IB 41973[#], MNHN 1993.1618*, MZUSP 5692^{#+}, MZUSP 10622*

11. Anexo III

Lista de abreviaturas

11. Anexo III – Lista de Abreviaturas

Lista das abreviaturas empregadas para as estruturas ósseas e de foliose citadas neste trabalho.

A – angular

ant.SM – processo anterior do septomaxilar

ant.V – processo anterior do vômer

asc.PM – processo ascendente do pré-maxilar

asc.SM – processo ascendente do septomaxilar

BO – basisfenóide

C – columela

c.me. – canal de Meckel

cn – côndilo

co.PAL – processo coanal do palatino

cr.SUP – crista suprangular

D – dentário

d.PF – processo dorsal do pré-frontal

do. – escamas dorsais

E – esplênica

ECT – ectopterigóide

EXO - exoccipital

F – frontal

f.la. – forame lacrimal

f.me. – forame mentoniano

f.pz. – faceta pré-zigapofisal

f.SUP forame suprangular

fo.mand. – fossa mandibular

fo.post.d. – fossa póstero dorsal do pterigóide

fr. – escama frontal

fr.SM – processo frontal do septomaxilar

g.ant. – escamas geniais anteriores

g.post. – escamas geniais posteriores

he – hemapófise

ig. – escamas intergeniais

il. – escamas infralabiais

ina. – escama internasal

j.o.V – janela oval do vômer

lo. – escama loreal

MX – maxilar

mx.PAL – processo maxilar do palatino

N – nasal

n. – espinho neural

na. – escama nasal

na.ant. – escama nasal anterior

na.post. – escama nasal posterior

OC – osso composto

P – parietal

pa. – escama parietal

PAL – palatino

pal.MX – processo palatino do pré-maxilar
PBS – parabasisfenóide
PF – pré-frontal
pf. – escama pré-frontal
pl – pleurapófise
PM – pré-maxilar
PO – pós-orbital
po. – escama pós-ocular
post.d.V – processo posterior dorsal do vômer
poz – pós - zigapófise
PR – prótico
pro. – escama pré-ocular
PT – pterigóide
pz – pré-zigapófise
Q – quadrado
ret. – processo retroarticular
ro. – escama rostral
sc. – escamas subcaudais
sinf. – escama sinfusal
sl. – escama supra-labial
SM – septomaxilar
so. – escama supra-ocular
ST – supratemporal
t.PM – processo transverso do pré-maxilar
V - vômer
v.PM – processo vomeriano do pré-maxilar
ve. – escamas ventrais
vm.a.PF – processo ventromedial anterior do pré-frontal
vm.p.PF – processo ventromedial posterior do pré-frontal

12. Anexo IV

Descrições dos
hemipênis

12. Anexo IV – Descrições dos hemipênis

Segue abaixo a descrição geral do hemipênis do gênero *Helicops* e das particularidades de cada uma das espécies analisadas desse gênero, além do gênero *Hydrops*, *Pseudoeryx plicatilis* e *Sordellina punctata*. As descrições das duas espécies de *Hydrops* estão resumidas em uma só devido à grande semelhança entre os órgãos das duas espécies.

Zaher (1999) considerou que as fileiras de papilas, orientadas em posição diagonal ou horizontal, que ocorrem circundando os lobos de todas as espécies analisadas para esse gênero seria uma derivação da condição caliculada encontrada em outros gêneros da subfamília Xenodontinae. Essa conclusão deve-se à posição das fileiras e ao fato dos hemipênis de muitas das espécies analisadas apresentarem vestígios de cálices membranosos no ápice dos lobos, próximo à região onde o sulco espermático termina, em uma região nua, ou com muito poucos espinhos e papilas. Dessa forma, nesse trabalho, assim como em Zaher (1999), a terminologia que será utilizada para se referir às estruturas relacionadas às essas fileiras de papilas será a mesma utilizada para a caliculação e capitulação dos lobos.

Gênero *Helicops*

Os hemipênis das espécies analisadas são bilobados, semicapitados ou levemente bicapitados, todos apresentando um sulco capitular bastante evidente na face assulcada do órgão. Os ramos do sulco espermático divergem um do outro de forma centrolineal até atingirem a região da base dos lobos, a partir de onde mudam abruptamente de sentido tomando uma direção bastante centrífuga. Próximo ao ápice dos lobos a direção dos ramos muda novamente, agora para uma posição quase vertical. Essas mudanças de direção, fazem com que o sulco espermático apresente o formato de um “S” acima da base dos lobos, condição que já havia sido observada por Zaher (1999) em sete espécies do gênero. Na ocasião, Zaher sugeriu que esse formato em “S” dos ramos do sulco espermático poderia ser uma sinapomorfia para o gênero. Todas as espécies apresentam uma pequena bolsa na base do corpo do órgão. Zaher (1999) verificou a existência dessa bolsa basal em cinco das sete espécies que analisou e não pôde verificar a presença da bolsa em outras duas, uma vez que os hemipênis desses espécimes apresentavam a bases danificadas.

Todas as espécies analisadas, com exceção de *H. trivittatus* e de um espécime de *H. polylepis*, apresentam uma fileira longitudinal de espinhos na região entre os lobos, no ápice do corpo do órgão, que foram consideradas por Zaher (1999) como derivações de cálices do corpo. Foram observados cinco caracteres hemipenianos com potencial sinal filogenético, que passam a ser descritos a seguir.

***Helicops angulatus* (Figura 9)**

Material analisado: MZUSP 10380 e 10382; HF 173 (não catalogado); KU 109836

Lobos bastante pronunciados, bicapitado e semicaliculado. Na região mais distal dos lobos ocorrem papilas bem desenvolvidas, maiores que as que ornamentam o restante do lobo. Ocorrem cálices bastante tênues apenas no ápice dos lobos, onde termina o sulco espermático. A fileira de espinhos longitudinal entre os lobos está presente.

A face assulcada do corpo apresenta uma área sem espinhos desenvolvidos, com apenas pequenos espinhos dispersos por ela. Essa área é bem definida, margeada por agrupamentos laterais de espinhos bem desenvolvidos em ambos os lados.

A divisão do sulco espermático ocorre na região proximal do órgão, que apresenta a bolsa basal e alguns pequenos espinhos na base do órgão.

***Helicops carinicaudus* (Figura 10)**

Material analisado: MNRJ 2868 e 4299

Apresenta os lobos bastante pronunciados, é bicaliculado e bicapitado. Os dois espécimes analisados apresentam a fileira longitudinal de espinhos entre os lobos. É bastante evidente uma área pouco ornamentada com vestígios de cálices membranosos no ápice dos lobos.

A face assulcada do corpo apresenta uma área nua com espinhos muito pouco desenvolvidos, margeada por agrupamentos laterais de espinhos grandes.

A divisão do sulco espermático é na região proximal do órgão. A base apresenta a bolsa basal e espinhos pequenos e em pouca quantidade.

***Helicops danieli* (Figura 11)**

Material analisado: AMNH 97461

Lobos bem pronunciados, levemente bicapitado e bicaliculado. Os lobos do hemipênis apresentam uma área no ápice, próxima ao final do sulco espermático, com alguns cálices membranosos. O restante do lobo apresenta fileiras de pequenas papilas bem delimitadas em espiral, circundando todo o lobo. A fileira longitudinal de espinhos entre os lobos parece ser a continuação dos espinhos do corpo.

Na face assulcada do corpo, apresenta uma área ampla sem espinhos desenvolvidos, margeada por agrupamentos de espinhos grandes nas laterais.

A divisão do sulco espermático ocorre na região mais proximal do corpo do órgão e, na base ocorre a bolsa basal e alguns pequenos espinhos agrupados.

***Helicops gomesi* (Figura 12)**

Material analisado: IB 11984 e 8930

Hemipênis com lobos bastante desenvolvidos, semicapitado e bicaliculado. Ocorrem cálices bem visíveis em uma região delimitada do ápice do lobo, na região onde o sulco espermático termina.

Espinhas bem desenvolvidas ocorrem nas laterais do corpo, desaparecendo na área central da face assulcada, onde ocorrem apenas alguns espinhos bastante reduzidos (de difícil visualização a olho nu). Duas fileiras diagonais de espinhos na região mais distal do corpo partem dos agrupamentos de espinhos das laterais e convergem na fileira longitudinal de espinhos entre os lobos do órgão.

A base apresenta uma bolsa basal e a divisão do sulco espermático ocorre na região proximal do órgão.

***Helicops hagmanni* (Figura 13)**

Material analisado: MZUSP 8001; IB 52990; MPEG 12371

Hemipênis com lobos bem desenvolvidos, semicapitado e semicaliculado. Na região mais distal dos lobos, na região onde termina o sulco espermático, é possível observar uma área com a formação de cálices membranosos bastante evidentes. Restritos às laterais do corpo existem agrupamentos de poucos espinhos bem desenvolvidos. Na face assulcada é possível reconhecer uma área com alguns espinhos esparsos, de tamanho mediano, mas não constituindo uma

área bem delimitada sem espinhos desenvolvidos, como foi observado em outras espécies do gênero.

A fileira longitudinal de espinhos entre os lobos do órgão é muito reduzida ocorrendo somente na região mais próxima à face assulcada do espaço entre lobos.

A base do órgão apresenta a bolsa basal e alguns pequenos espinhos. A divisão do sulco espermático ocorre na região proximal.

***Helicops infrataeniatus* (Figura 14)**

Material analisado: MZUSP 6471 e 10782; IB 56057

Os lobos são bastante reduzidos e o órgão é semicapitado e semicaliculado. As fileiras de espinhos nos lobos são pequenas e não são muito evidentes. Os ápices dos lobos apresentam a extremidade plana com apenas alguns vestígios de cálices, diferindo da maior parte das espécies do gênero que apresentam os ápices arredondados. O corpo do hemipênis apresenta espinhos em toda a extensão, inclusive na área assulcada e entre os ramos do sulco espermático. Apresenta a fileira longitudinal de espinhos entre os lobos e a bolsa basal. A divisão do sulco espermático ocorre aproximadamente no meio do corpo.

***Helicops leopardinus* (Figura 15)**

Material analisado: MZUSP 3258 e 9491; MNRJ 4777

A descrição dos hemipênis dos espécimes de *H. leopardinus* correspondem exatamente a mesma descrição dos órgão de *H. infrataeniatus* (ver acima).

***Helicops modestus* (Figura 16)**

Material analisado: MZUSP 3278 e 3291; IB 747, 752 e 56130; AMNH 5741.

A descrição dos hemipênis dos espécimes de *H. leopardinus* correspondem exatamente a mesma descrição dos órgão de *H. modestus* (ver acima).

***Helicops pastazae* (Figura 17)**

Material analisado: MZUSP 14108; AMNH 57342.

Lobos bastante pronunciados, semicapitado e semicaliculado. Apresenta a fileira longitudinal de espinhos entre os dois lobos (parece ser o prolongamento da fileira de espinhos central, na face assulcada – semelhante à *H. trivittatus*).

Ocorrem cálices nos ápices dos lobos, na região onde termina o sulco espermático.

Não apresenta área sem espinhos desenvolvidos na face assulcada. Os espinhos são distribuídos por todo o corpo do órgão de forma relativamente uniforme. Apresenta a bolsa basal e a divisão do sulco espermático é proximal.

***Helicops polylepis* (Figura 18)**

Material analisado: MZUSP 11962; MPEG 16715 e 18523; AMNH 101856; UC 118 (não catalogado).

Lobos bastante pronunciados ornamentados com fileiras diagonais de papilas bem definidas, levemente bicapitado e levemente bicaliculado. Alguns exemplares apresentam a extremidade dos lobos mais plana do que outros.

A fileira longitudinal de espinhos entre os lobos foi verificada em quatro dos cinco espécimes analisados (com exceção do MZUSP 11962) de forma bastante reduzida. Só foram observados cálices nos ápices dos lobos, próximo à região onde o sulco espermático termina.

Apresenta uma área sem espinhos grandes, em alguns espécimes com alguns pequenos espinhos, margeada por um agrupamento de espinhos bem desenvolvidos em cada lateral do corpo do órgão.

A divisão do sulco espermático é na região proximal do corpo e apresenta a bolsa basal.

***Helicops scalaris* (Figura 19)**

Material analisado: MBLUZ 012 e 285

Hemipênis com lobos bem desenvolvidos, semicapitado e semicapitulado. Nos lobos do órgão ocorrem algumas papilas grandes, bastante proeminentes em algumas regiões. Na região mais distal dos lobos (onde termina o sulco espermático) é possível notar áreas sem papilas, onde ocorrem alguns cálices membranosos.

Nas laterais do corpo ocorrem agrupamentos de espinhos bem desenvolvidos que alcançam a face sulcada até os ramos do sulco espermático. Na face assulcada ocorre uma área sem espinhos grandes margeada pelos agrupamentos de espinhos desenvolvidos laterais. Entre os lobos do órgão é possível observar a fileira longitudinal de espinhos bastante reduzidos. Na base

do órgão, ocorre uma bolsa basal bastante desenvolvida e a divisão do sulco espermático ocorre na região proximal do órgão.

***Helicops trivittatus* (Figura 20)**

Material analisado: MZUSP 12841 e MPEG 8869

Lobos pronunciados com espirais de espinhos bastante evidentes, semicapitado e semicaliculado. Não é possível identificar cálices, nem a região menos ornamentada no ápice e nem em nenhuma outra região dos hemipênis analisados.

O corpo do hemipênis é repleto de espinhos, bem concentrados, principalmente na face assulcada. O corpo do hemipênis apresenta espinhos de tamanho semelhante em toda a sua extensão. Não ocorre a fileira longitudinal de espinhos entre os lobos do hemipênis, mas na face assulcada, uma fileira central de espinhos avança mais do que as outras, em direção ao espaço entre os lobos, o que pode ser um vestígio dessa fileira de espinhos observada em outras espécies do gênero.

A divisão do sulco espermático ocorre na região mais proximal do corpo do órgão e existe uma bolsa basal.

***Hydrops* (2 espécies) (Figuras 21 e 22)**

Material analisado: *H. martii*: MZUSP 6979; MNHN 5349. *H. triangularis*: MRT s/nº (não catalogado); MNHN 1978.2500; IB 51496

A morfologia do hemipênis de ambas as espécies do gênero é muito semelhante. O órgão é levemente bilobado e semicapitado. Apresenta alguns poucos cálices, pouco desenvolvidos, restritos a região mais apical dos lobos, próximos da extremidade do sulco espermático.

Todos os espinhos do corpo do órgão apresentam o mesmo tamanho e forma, não ocorrendo espinhos desenvolvidos nas laterais do órgão, contrariando o padrão típico dos xenodontíneos (Zaher, 1999). Existem alguns espinhos dispersos na face sulcada e na base da face assulcada do corpo, restando na região mais distal apenas uma fileira vertical de espinhos em direção do espaço entre os lobos.

O sulco espermático origina-se na lateral do órgão, direcionando-se para o centro da face sulcada logo no primeiro terço da extensão do órgão. A divisão do sulco espermático ocorre aproximadamente na região mediana do corpo do

hemipênis. Após a divisão os ramos do sulco espermático tomam um sentido levemente centrífugo, passam pela região mais interna dos lobos terminando no ápice.

Albuquerque (2002) comparou os hemipênis das duas espécies do gênero e sugeriu, como um caráter diagnóstico específico, a localização da divisão do sulco espermático. Segundo ele em *H. martii* a divisão do sulco ocorreria em uma posição acima do meio do corpo em *H. triangularis* na região mediana. Nos espécimes analisados no presente trabalho essa variação não pôde ser identificada. Entretanto, nos exemplares de *Hydrops martii* analisados observa-se uma ou duas cristas diagonais partindo dos lobos em direção ao corpo do hemipênis que não são observadas nos espécimes de *H. triangularis*, sendo esta a única característica que me permitiu diagnosticar as duas espécies através da morfologia do hemipênis.

Pseudoeryx (monotípico)

***Pseudoeryx plicatilis* (Figura 23)**

Material analisado: MZUSP 4812; MPEG 20196; IB 51924; MNHN 1989.3290

O padrão hemipeniano encontrado em *P. plicatilis* diverge bastante do encontrado nos demais xenodontíneos. O órgão é bilobado, mas não apresenta capitulação. Os lobos afinam-se abruptamente apresentando a extremidade distal bastante reduzida aonde é possível observar alguns pequenos cálices formados. A partir daí, em direção ao corpo, esses cálices derivam-se em fileiras com papilas que são bem concentradas na região mais distal e vão se dispersando no sentido mais proximal do lobo. Em direção à região central do corpo as papilas desaparecem, restando apenas as elevações das fileiras. Espinhos bem desenvolvidos só são observados a partir da metade do corpo do hemipênis, na região mais proximal do órgão. Na face assulcada, desse agrupamento de espinhos, a fileira localizada na região mais central do corpo se projeta em sentido distal, em direção ao espaço entre lobos, podendo estar relacionada com a fileira de espinhos longitudinais encontradas no gênero *Hydrops* e na grande maioria das espécies de *Helicops*. Os espinhos do corpo do órgão apresentam tamanho semelhante entre si, não apresentando, dessa forma, espinhos laterais mais desenvolvidos que os demais espinhos do corpo. A divisão do sulco

espermático ocorre na porção mais proximal do órgão, e o sulco segue uma direção centrolineal, percorrendo os lobos pela região lateral mais externa dos lobos.

Sordellina (monotípico)

Sordellina punctata (Figura 24)

Material analisado: IB 55703

O hemipênis de *Sordellina* é fracamente bilobado, com apenas as extremidades dos lobos livres. Esses dois pequenos lobos encontram-se no ápice de um capítulo levemente constricto, ornamentado com fileiras de papilas na face sulcada, inclusive no espaço entre os ramos do sulco espermático, nas laterais e no ápice dos lobos vestigiais. Algumas dessas papilas parecem estar interconectadas por tecido, o que pode significar algum vestígio de cálices (Zaher, 1999). Na face assulcada do capítulo não ocorrem papilas dispersas como nas demais regiões, mas sim três cristas verticais ornamentadas com papilas ao longo delas. Apesar do órgão não apresentar o sulco capitular muito evidente, pode-se considerá-lo semicapitulado já que apresenta duas pequenas constrições laterais delimitando o capítulo (Zaher, 1999). Devido ao tamanho muito reduzido, o espaço entre lobos é bastante estreito e não apresenta ornamentação alguma.

O sulco espermático divide-se aproximadamente no início do terço apical do órgão, logo abaixo do capítulo, direcionando-se de forma centrolineal. Os ramos do sulco espermático terminam um pouco abaixo das extremidades dos lobos.

A porção mais central do órgão, que representa pouco mais de um terço da extensão total, é repleta de espinhos em todo seu entorno. Logo abaixo dessa região, o terço mais proximal do órgão sofre uma constrição bastante evidente, o que pode ter causado o deslocamento da origem do sulco espermático para a lateral do órgão (Zaher, 1999), quase atingindo a face assulcada. Essa região apresenta apenas alguns espinhos bastante reduzidos.

13. Referências Bibliográficas

13. Referências Bibliográficas

- Abuys, A., 1984. The snakes of Surinam, Part IX: Subfamily Xenodontinae (Genera *Hydrops*, *Imantodes* and *Leimadophis*). **Literatura Serpentium**, **4(2)**: 63-73.
- Albuquerque, N. R., 2000. The status of *Hydrops martii* (Wagler, 1824) (Serpentes: Colubridae). **Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi, Série Zoologia**, **16(2)**: 153-162
- Albuquerque, N. R., 2002. Osteologia craniana, morfologia do hemipênis e o posicionamento sistemático do gênero *Hydrops* Wagler, 1830 (Serpentes: Colubridae). **Comun. Mus. Ciênc. Tecnol. PUCRS, Sér. Zool.** **15(1)**: 41-54.
- Albuquerque, N. R. & M. Camargo, 2004. Hábitos alimentares e comentários sobre a predação e reprodução das espécies do gênero *Hydrops* Wagler, 1830 (Serpentes: Colubridae). **Comun. Mus. Ciênc. Tecnol. PUCRS, Série Zoologia**, **17(1)**: 21-32.
- Amaral, A., 1921. Contribuição para o conhecimento dos ofídios do Brasil. Parte I. Quatro novas espécies de serpentes brasileiras. **Anexos Mem. Inst. Butantan Sec. Ofiologia**, **1(1)**: 1-88.
- Amaral, A., 1927. Contribuição à biologia dos ophidios brasileiros (Reprodução) – 2ª Nota Prévia. **Col. Trab. Inst. Butantan**, **2**: 185-187.
- Amaral, A., 1935. Estudos sobre ophidios neotrópicos. 29. Novas notas sobre espécies da Colombia. **Memórias do Inst. Butantan**, **9**: 207-216.
- Anthony, J. & R. G. Serra, 1949. Sur une particularité remarquable de l'appareil de la morsure chez un serpent aglyphe de l'amerique tropicale, *Xenodon merremi*. **Rev. Brasil. Biol.**, **9**: 153-160.
- Bailey, J. R., 1967. The synthetic approach to colubrid classification. **Herpetologica**, **23(2)**: 155-161
- Barriel, V. & P. Tassy, 1993. Characters, observations and steps: comment on Lipscomb's "parsimony, homology and the analysis of multistate characters". **Cladistics**, **9**: 223-232.
- Barros, T.; J. C. López & M. Alvarado, 2001. *Helicops scalaris* (Guata). Reproduction. **Herpetological Review**, **32(1)**: 47.
- Bogert, C. M., 1940. Herpetological results of the Vernay Angola expedition. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.**, **77**: 1-107.
- Bogert, C. M., 1964. Snakes of the genera *Diaphorolepis* and *Synophis* and the colubrid subfamily Xenoderminae (Reptilia, Colubridae). **Senck. Biol.**, **45**: 509-531.
- Bonaparte, C. L., 1845. Specchio generale dei Sistemi Erpetologico ed Amphibiologico. In: **Atti della sesta riunione degli scienziati Italiani, tenuta in Milano nel Settembre del MDCCCXLIV**. Milano, Luigi di Giacomo Pirola: 376-378.
- Boulenger, G. A., 1893. **Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History)**. London, 1: 276-277.
- Cadle, J.E., 1984a. Molecular Systematics of Neotropical Xenodontine snakes: I South American xenodontines. **Herpetologica**, **40**: 8-20
- Cadle, J.E., 1984b. Molecular Systematics of Neotropical Xenodontine snakes: II Central American xenodontines. **Herpetologica**, **40**: 21-30

- Cadle, J.E., 1984c. Molecular Systematics of neotropical Xenodontine snakes: III Overview of Xenodontine phylogeny and the history of the New World snakes. **Copeia**, **40**: 641-652.
- Cadle, J.E., 1987. The geographic distribution of snakes. In: R.A. Seigel, J.T. Collins e S.S. Noak (Eds.), **Snakes: Ecology and evolutionary biology**. MacMillan Publishing Company. New York.
- Cadle, J. E. & H. W. Greene, 1994. Phylogenetic patterns, biogeography and the ecological structure of neotropical snake assemblages. In: R.E. Ricklefs & D. Schluter (Eds.), **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. University of Chicago Press: 281-293.
- Carpenter, J. M., 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. **Cladistics**, **4**: 291-296.
- Carpenter, J. M., 1994. Successive weighting, reliability and evidence. **Cladistics**, **10**: 215-220.
- Cei, J. M., 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina – Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. **Monografie XIV Museo Regionale Di Scienze Naturali. Torino**
- Coddington, J. & N. Scharff, 1994. Problems with zero-length branches. **Cladistics**, **10**: 415-423.
- Cope, E.D., 1893. Prodromus of a new system of the non-venomous snakes. **Amer. Nat.**, **27**: 477-483.
- Cope, E. D., 1894. The classification of snakes. **Amer. Nat.**, **28**: 831-844.
- Cope, E.D., 1895. Classification of Ophidia. **Trans. Amer. Philos. Soc.**, **18**: 186-219.
- Cope, E. D., 1900. The crocodylians, lizards and snakes of North America. **U.S. Natl. Mus. Rep.**, 1900: 153-1270 + 36 pranchas.
- Cundall, D., 1981. Cranial osteology of the colubrid snake genus *Opheodrys*. **Copeia**, **1981**: 353-371
- Cundall, D. & D. A. Rossman, 1984a. Quantitative comparisons of skull form in the Colubrid snake genera *Farancia* and *Pseudoeryx*. **Herpetologica**, **40**: 388-405.
- Cundall, D. & D. A. Rossman, 1984b. Cephalic anatomy of the rare Indonesian snake *Anomochilus weberi*. **Zoological Journal of the Linnean Society**, **109**: 235-273.
- Cunha, O. R. & F. P. Nascimento, 1981. Ofídios da Amazônia – XIII – Observações sobre a viviparidade em ofídios do Pará e Maranhão (Ophidia: Aniliidae, Boidae, Colubridae e Viperidae). **Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi, Nova Série: Zoologia**, **109**: 1-20.
- Deiques, C. H. & S. Z. Cechin, 1990. O status de *Helicops carinicaudus* (Wied, 1825) (Serpentes: Colubridae). **Acta biol. Leopoldensia**, **12(2)**: 313-326.
- Dessauer, H. C.; J. E. Cadle & R. Lawson, 1987. Patterns of snake evolution suggested by their proteins. **Fieldiana Zool. New Ser.**, **34**: 1-34.
- Dixon, J. R. & P. Soini, 1977. The reptiles of the upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru. II. Crocodiles, turtles and snakes. **Milwaukee Publ. Mus. Contr. Biol. Geol.**, **12**: 1-91.
- Dowling, H. G. & J. M. Savage, 1960. A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. **Zoologica**, **45**: 17-28.

- Dowling, H. G. & W. E. Duellman, 1978. **Systematic Herpetology: A Synopsis of Families and Higher Categories**. Herpetological Information Search System Publication, NY.
- Dowling, H. G., R. Highton, G.C. Maha & L.R. Maxon, 1983. Biochemical evaluation of colubrid snakes phylogeny. **J. Zool (Lond.)**, **201**: 309-329.
- Dowling, H. G.; C. A. Hass; S. B. Hedges; R. Highton, 1996. Snake relationships revealed by slow-evolving proteins: a preliminary survey. **J. Zool. (Lond.)**, **240**: 1-28
- Duellman, W. E., 1978. The Biology of an Equatorial Herpetofauna in Amazonian Ecuador. **Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Misc. Publ.**, **65**: 1-352.
- Duméril, A. M. C, 1853. Prodrome de la classification des reptiles ophiidiens. **Mémoires de l'Académie de Sciences de Paris**, **23**: 399-536.
- Duméril, A. M.C; G. Bibron & A. Duméril, 1854. **Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des reptiles. Volume 7**. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris.
- Dundee, H. A. & W. Auffenberg, 1963. The fossil snakes of Florida. **Tulane Studies in Zoology**, **10(3)**: 131-216
- Dunn, E. R., 1928. A tentative key and arrangement of the American genera of Colubridae. **Bull. Antiven. Inst. Am.**, **2(1)**: 18-24.
- Fabian-Beurmann, M. E., 1975. Sobre a osteologia craniana de *Leimadophis almadensis* (Wagler, 1824) e *Leimadophis poecilogyrus* (Wied, 1825). Serpentes – Colubridae. **Iheringia, Sér. Zool.**, **46**: 3-10.
- Farris, J. S., 1969. A successive approximations approach to character weighting. **Syst. Zool.**, **18(4)**: 374-385.
- Farris, J. S., 1970. Methods for computing Wagner trees. **Syst. Zool.**, **19** 83-92
- Farris, J. S., 1982. Outgroups and parsimony. **Syst. Zool.**, **31**: 328-334.
- Farris, J. S., 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. In: N. I. Platnick & V. A. Funk (eds.) **Advances in Cladistics 2**. Columbia Univ. Press, New York, pp. 7-36.
- Farris, J. S., 1989. The retention index and the rescaled consistency index. **Cladistics**, **5**: 417-419.
- Ferrarezzi, H., 1993. **Sistemática filogenética de *Elapomorphus*, *Phalotris* e *Apostolepis* (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae)**. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Ferrarezzi, H., 1994. Uma Sinopse dos Gêneros e Classificação das Serpentes (Squamata): II Família Colubridae. In: **Herpetologia no Brasil**: 81-91.
- Fitch, H. S., 1970. Reproductive Cycles in Lizards and Snakes. **Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.**, **52**: 1-247.
- Fitzinger, L., 1826. **Neue Klassifikation der Reptilien nach ihren natürlichen Verwandtschaften**. Viena, p. 55.
- Ford, N. B. & D. F. Ford, 2002. Notes on the Ecology of the South American Water Snake *Helicops angulatus* (Squamata: Colubridae) in Nariva Swamp, Trinidad. **Caribbean Journal of Science**, **38 (1-2)**: 129-132.
- Frazzetta, T. H., 1959. Studies on the morphology and function of the skull in the Boidae (Serpentes). Part I. Cranial differences between *Python sebae* and *Epicrates cenchrus*. **Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard**, **119 (8)**: 453-472.

- Frazzetta, T. H., 1966. Studies on the morphology and function of the skull in the Boidae (Serpentes). Part II. Morphology and function of the jaw apparatus in *Python sebae* and *Python molurus*. **J. Morph.**, **118**: 217-296.
- Frazzetta, T. H., 1999. Adaptations and significance of the cranial feeding apparatus of the Sunbeam snake (*Xenopeltis unicolor*): Part I. Anatomy of the skull. **J. Morph.**, **239**: 27-43.
- Frota, J. G., 2005. Nova espécie de *Helicops* WAGLER, 1830 (Serpentes, Colubridae) do rio Tapajós, Amazônia, Brasil. **Phyllomedusa**, **4(1)**: 61-68.
- Gasc, J.P. & M. T. Rodrigues, 1980. Liste préliminaire des Serpents de la Guyane française. **Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4^a ser., 2**: 559-598.
- Goloboff, P.; J. Farris & K. Nixon, 2003. **T.N.T – Tree analysis using new technology**. Programa e documentação disponível com os autores ou em www.zmuc.dk/public/phylogeny.
- Gray, J. E., 1842. **Zoological Miscellany**, Pt. 4, pp. 65-67
- Greene H. W., 1997. **Snakes – The evolution of mystery in nature**. Berkley and Los Angeles. University of California Press, Ltd.
- Greer, A. E., 1966. Viviparity and oviparity in the snake genera *Conopsis*, *Toluca*, *Gyalopion*, and *Ficimia*, with comments on *Tomodon* and *Helicops*. **Copeia**, **1966(2)**: 371-373.
- Greer, A. E., 1997. **The Biology and Evolution of Australian Snakes**. Surrey Beatty & Sons Pty Limited. Chipping Norton.
- Groombridge, B., 1979. On the vomer in Acrochordidae (Reptilia: Serpentes), and its cladistic significance. **J. Zool., London**, **189**: 559-567
- Habit, E.; J. C. Ortiz & P. Victoriano, 1992. Osteologia craniana de *Philodryas chamissonis* (Weigmann, 1834) (Colubridae, Serpentes). **Bol. Soc. Biol. Concepcion, Chile**, **63**: 83-92.
- Haines, T. P., 1967 Variations of the colubrid skulls, their correlations and their value in taxonomy. *In*: Rossman, 1967. **Symposium on colubrid systematics**. **Herpetologica** **23(2)**: 142-145.
- Heatwole, H., 1999. **Sea Snakes**. Krieger Publishing Company. Malabar.
- Hennig, W., 1966. **Phylogenetic Systematics**. University of Illinois, Urbana.
- Jan, G., 1863. **Elenco sistematico degli Ofidi descritti e disegnati per l'iconografia generale**. Milano, Lombardi: i-vi + 9-143.
- Jenner, J. V., 1981. **A zoogeographic study and the taxonomy of the xenodontine colubrid snakes**. Ph. D. Dissertation, New York University.
- Jenner, J. V. & H. G. Dowling, 1985. Taxonomy of American xenodontine snakes: The tribe Pseudoboini. **Herpetologica**, **41**: 161-172
- Kluge, A. G., 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). **Syst. Biol.**, **38(1)**: 7-25.
- Kluge, A. G. & J. S. Farris, 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. **Syst. Zool.**, **18**: 1-32.
- Kraus, F. & W. M. Brown, 1998. Phylogenetic relationships of colubroid snakes based on mitochondrial DNA sequences. **Zoological Journal of Linnean Society**, **122**: 455-487.

- LaDuke, T. C., 1991. The fossil snakes of Pit 91, Rancho La Brea, California. **Contributions in Science, Nat. Hist. Museum Los Angeles, 424**: 1-28.
- Lancini, A. R., 1964. Contribucion al conocimiento de la distribucion en Venezuela de *Helicops scalaris* y descripcion de *Helicops hogei* (Serpentes: Colubridae) nueva especie de serpiente semiacuatica para la ciencia. **Publ. Ocas. Mus. Cienc. Naturales, 7**: 1-3.
- Lema, T. de, 1958. Nota prévia sobre a espécie de colubrídeo aquático *Helicops carinicauda* (WIED, 1825) do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia – Zool., 10**:19-21.
- Lema, T. de, 1961. Presença de *Helicops carinicauda carinicauda* (WIED) no Estado do Rio Grande do Sul. **Iheringia – Zool., 17**:7-9.
- Lema, T. de; M. I. Vieira & M. L. Araújo, 1984. Fauna reptiliana do norte da Grande Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia, 2(4)**: 203-227.
- Manzani, P.R. & A.S. Abe., 1988. Sobre dois novos métodos de preparo do hemipênis de serpentes. **Memórias do Instituto Butantan, 50(1)**: 15-20.
- Maddison, W. P., 1993. Missing data versus missing characters in phylogenetic analysis. **Syst. Biol., 42**: 576-581.
- Maddison, W. P. & D. R. Maddison, 1992. **MacClade version 3.03**. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland.
- Maddison, W. P.; M. J. Donoghue & D. R. Maddison, 1984. Outgroup analysis and parsimony. **Syst. Zool., 33** : 83-103.
- Marques, O. A. V., 1998. **Composição faunística, história natural e ecologia de serpentes da Mata Atlântica, na região da Estação Ecológica Juréia-Itatins, São Paulo, SP**. Tese de Doutorado. Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências - Universidade de São Paulo.
- Marques, O. A.V.; A. Eterovic & I. Sazima, 2001. **Serpentes da Mata Atlântica – Guia Ilustrado**. Ed. Holos. Ribeirão Preto. 184 p.
- Marques, O. A. V.; A. Eterovic; C. Strüssmann; I. Sazima, 2005. **Serpentes do Pantanal – Guia Ilustrado**. Ed. Holos. Ribeirão Preto. 179 p.
- Martins, M. & M. E. Oliveira, 1998. Natural History of Snakes in Forests of the Manaus Region, Central Amazônia, Brazil. **Herpetological Natural History, 6(2)**: 78-150.
- Marx, H. & G. B. Rabb, 1972. Phyletic analysis of fifty characters of advanced snakes. **Fieldiana, Zool., 63**: 1-321.
- McDowell, S.B., 1987. Systematics pp. 3-50. In: R.A. Seigel, J.T. Collins e S.S. Noak (Eds.), **Snakes: Ecology and evolutionary biology**. MacMillan Publishing Company. New York.
- Mole, R. R., 1924. The Trinidad snakes. **Proc. Zool. Soc. London, 1924(1)**: 235-278
- Moura-Leite, J. C., 2001. **Sistemática e Análise Filogenética das serpentes da Tribo Xenodontini Bonaparte, 1845**. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 146p.

- Myers, C. W. & J. E. Cadle, 1994. A new genus for South American snakes related to *Rhadinaea obtusa* (Colubridae) and resurrection of *Taeniophallus* Cope for the "Rhadinaea" *brevirostris* group. **Am. Mus. Novitates** **3102**: 33pp.
- Neill, W. T., 1964. Taxonomy, natural history and zoogeography of the rainbow snake, *Farancia erythrogramma* (Palisot de Beauvois). **Am. Midl. Nat.**, **71**: 257-295.
- Nelson, G. & N. Platnick, , 1981. **Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance**. Columbia University Press, New York.
- Nixon, C. K. & J. M. Carpenter, 1993. On Outgroups. **Cladistics**, **9**: 413-426
- Page, R. D. M., 2001. **Nexus Data Editor version 0.5.0**.
<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/NDE/nde.html>
- Pérez Bravo, G., 1976/77. Segundo hallazgo de *Helicops hoguei* LANCINI, 1964 (Serpentes: Colubridae). **Mem. Inst. Butantan**, **40/41**: 313-315.
- Pesantes, O.S., 1994. A Method for Preparing the Hemipenis of Preserved Snakes. **Journal of Herpetology**, **28(1)**: 93-95.
- Peters, J. A. & B. Orejas-Miranda, 1970. **Catalogue of the Neotropical Squamata. Pt. I: Snakes**. Wasihngton: Smithson. Inst. Press.
- Pough, F. H., R. M. Andrew, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky & K. D. Wells, 2004. **Herpetology. 3rd Edition** Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Procter, J. B., 1923. On a new Genus and Species of Colubrine Snake from S.E. Brazil. **Ann. Mag. Nat. Hist. London**, **11(9)**: 227-230.
- Rage, J.C., 1984. **Encyclopedia of paleoherpetology. Part 11: Serpentes**. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart – New York.
- Rieppel, O., 1976. The homology of the laterosphenoid bone in snakes. **Herpetologica** **32**: 426-429.
- Rieppel, O., 1977. Studies on the skull of the Henophidia (Reptilia: Serpentes). **J. Zool.**, **181**: 145-173.
- Rieppel, O., 1978. The evolution of the naso-frontal joint in snakes and its bearing on snake origins. **Sonderdruck aus Z. f. zool. Systematik und Evolutionforschung**, **16**: 14-27.
- Rieppel, O., 1988. **Fundamentals of comparative biology**. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Rieppel, O. & H. Zaher, 2001. The development of the skull in *Acrochordus granulatus* (Schneider) (Reptilia: Serpentes), with special consideration of the otico-occipital complex. **J. Morph.**, **249**: 252-266.
- Rodrigues, M. T., 1993. Herpetofauna of palaeoquaternary sand dunes of the middle São Francisco River: Brazil. VI. Two new species of *Phimophis* (Serpentes: Colubridae) with notes on the origin of psammophilic adaptations. **Papéis Avulsos de Zoologia**, **38(11)**: 187-198
- Rossmann, D. A., "1973" [1974]. Miscelaneous notes on the South American water snake genus *Helicops*. **HISS (Herpetol. Inf. Search Syst) News.**, **1**:189-191.
- Rossmann, D. A., 1975. Redescription of the South American colubrid snake *Helicops hagmanni* Roux. **Herpetologica**, **31(4)**: 414-418.

- Rossman, D. A., 1976. Revision of the South American Colubrid Snakes of the *Helicops pastazae* complex. **Occ. Pap. Mus. Zool. La. St. Univ.**, **50**: 1-15
- Rossman, D. A., 1984. *Helicops angulatus* (South American Water Snake). Reproduction. **Herpetological Review**, **15(2)**: 50.
- Rossman, D. A., 2002a. Variation in the Xenodontid water snake *Helicops scalaris* Jan, and the status of *H. hoguei* Lancini. **Occ. Pap. Mus. Nat. Sci. Louisiana**, **78**: 1-18.
- Rossman, D. A., 2002b. Morphological variation in the endemic Colombian water snake, *Helicops danieli* Amaral, 1937 (Serpentes: Xenodontinae). **Rev. Acad. Colomb. Cienc.**, **101(26)**: 589-594.
- Rossman, D. A. & A. S. Abe, 1979. Comments on the taxonomic status of *Helicops yacu* (Serpentes: Colubridae). **Proc. Louisiana Acad. Sciences**, **42**: 7-9.
- Rossman, D. A. & J. R. Dixon, 1975. A new colubrid snake of the genus *Helicops* from Peru. **Herpetologica**, **31(4)**: 412-414.
- Rossman, D. A. & N. J. Scott, 1968. Identify of *Helicops wettsteini* Amaral (Serpentes: Colubridae). **Herpetologica**, **24**:262-263.
- Roze, J. A., 1957a. Notas sobre *Hydrops lehmanni* DUNN, 1944, y los géneros neotropicales: *Pseudoeryx*, *Hydrops* y *Helicops* (Colubridae). **Acta Biol. Venez.**, **2**:17-26
- Roze, J. A., 1957b. Resumen de una revision del genero *Hydrops* (WAGLER), 1830 (Serpentes: Colubridae). **Acta Biol. Venez.**, **2**: 51-95
- Savage, J.M., 1997. On terminology for the description of the hemipenis of squamate reptiles. **Herpetological Journal**, **7**:23-25.
- Savitzki, A. H., 1983. Coadapted character complexes among snakes: Fossoriality, Piscivory and Durophagy. **Amer. Zool.**, **23**: 397-409
- SBH, 2005. Lista de espécies de répteis do Brasil. **Sociedade Brasileira de Herpetologia (SBH)**. Disponível em:
<http://www2.sbherpetologia.org.br/checklist/repteis.htm>
- Scrocchi, G. J.; V. L. Ferreira; A. R. Giraud; R. W. Ávila & M. Motte, 2005. A new species of *Hydrops* (Serpentes: Colubridae: Hydropsini) from Argentina, Brazil and Paraguay. **Herpetologica**, **61(4)**: 468-477.
- Shine, R., 1995. **Australian Snakes: a Natural History**. Cornell Univesity Press. New York.
- Silva, F. & Lema, T. de, 1983. Osteologia craniana de *Oxyrhopus rhombifer* Duméril, Bibron & Duméril, 1854 (Serpentes, Colubridae). **Comun. Mus. Ciênc. Tecnol. PUCRS**, **28**: 149-175.
- Song, J. & L. R. Parenti, 1995. Cleaning and staining whole fish specimens for simultaneous demonstration for bone, cartilage and nerves. **Copeia**, **1995(1)**: 114-118.
- Springer, V. G. & G. D Johnson, 2000. Use and advantages of ethanol solution of Alizarin Red S dye for staining bone in fishes. **Copeia**, **2000(1)**: 300-301
- Starace, F., 1998. **Guide des serpents et amphisbènes de Guyane française**. Ibis Rouge Editions. Guadeloupe – Guiane.

- Swofford, D. I. & G. J. Olsen; 1990. Phylogeny Reconstruction. *In*: D. M. Hillis & C. Moritz (eds). **Molecular Systematics**. Sinauer Associates, Sunderland, pp. 411-501.
- Taylor, R. & C. C. Van Dyke, 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium**, **9**: 107-119.
- Tiemeier, O. W., 1940. The dermestid method of cleaning skeletons. **Bull. Univ. Kansas**, **41**: 377-382.
- Tinkle, D. W. & J. W. Gibbons, 1977. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. **Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan**, **154**: 55 pp.
- Trueman, J. W. H., 1998. Reverse successive weighting. **Syst. Biol.**, **47(4)**: 733-737.
- Uetz, P., 1995. Family Colubridae. *In*: **EMBL Reptile Database**. <http://www.embl-heidelberg.de/~uetz/families/colubridae.html> Último acesso: 05/2006
- Underwood, G., 1967. **A Contribution to the classification of snakes**. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- Uzzel, T., 1969. The status of the genera *Ecleopos*, *Arthroseps* and *Aspidolaemus* (Sauria, Teiidae). **Postilla**, **135**: 1-23.
- Uzzel, T. & J. C. Barry, 1971. *Leposoma percarinatum*, a unisexual species related to *L. guaianense*; and *Leposoma ioanna*, a new species from Pacific Coastal Colombia (Sauria, Teiidae). **Postilla**, **154**: 1-39.
- Vanzolini, P. E., 1986. Addenda and Corrigenda. Pp. 1-26. *In*: Peters, J. A. & B. Orejas-Miranda, 1970. **Catalogue of the Neotropical Squamata. Pt. I: Snakes**. **Washington**: Smithsonian Inst. Press.
- Vaeth, R. H.; D. A. Rossman; W. Shoop, 1985. Observations of tooth surface morphology in snakes. **Journal of Herpetology**, **19(1)**: 20-26.
- Vidal, N. & S. B. Hedges, 2002. Higher level relationships of caenophidian snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. **C. R. Biologies**, **325**: 987-995
- Vidal, N.; S. G. Kindl; A. Wong & B. Hedges, 2000. Phylogenetic relationships of xenodontine Snakes from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **14**:389-402
- Watrous, L. E. & Q. D. Wheeler, 1981. The outgroup comparison method of character analysis. **Syst. Zool.**, **3**: 1-11.
- Weaver, W. G. Jr., 1965. The cranial anatomy of the hog-nosed snakes (*Heterodon*). **Bull. Florida State Mus.**, **9**: 275-304.
- Wellman, J., 1963. A revision of snakes of the genus *Conopsis* (family Colubridae, from Middle America). **Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.**, **15**: 251-295.
- Wiley, E. O., 1981. **Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics**. Wiley Interscience, New York.
- Wilkinson, M. 1995. Arbitrary resolutions, missing entries, and the problem of zero-length branches in parsimony analysis. **Systematic Biology**, **44**:109-111.
- Yuki, R. N., 1993. **Estudo revisivo de *Helicops carinicaudus* (Wied-Neuwied, 1825) e de *H. infrataeniatus* Jan, 1865 com descrição de crânio e hemipênis (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae, Alsophiini)**. Dissertação de mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul – PUCRS.

- Zaher, H., 1990. **La musculature adductrice de la mandibule de quelques Xenodontinae et ses implications phylogénétiques**. Dissertação de Mestrado, Université Paris VII.
- Zaher, H., 1994. **Phylogénie des Pseudoboïni et évolution des Xenodontinae sud-américains (Serpentes: Colubridae)**. Tese de doutorado, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.
- Zaher, H., 1999. Hemipenial Morphology of the South American Xenodontine Snakes, with a Proposal for a Monophyletic Xenodontinae and a Reappraisal of Colubroid Hemipenis. **Bulletin of American Museum of Natural History**, **240**: 1-168.
- Zaher, H. & U. Caramaschi, 1992. Sur le statut taxinomique d'*Oxyrhopus trigeminus* et *O. guibei* (Serpentes, Xenodontinae). **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, **14**: 805-827.