Juan Camilo Arredondo

**Revisão taxonômica do complexo *Philodryas olfersii*
(Lichtenstein 1823) (Serpentes: Dipsadidae)**

**Taxonomic revision of *Philodryas olfersii* (Lichtenstein 1823)
(Serpentes: Dipsadidae) complex**

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

Orientador: Prof. Dr. Hussam Zaher

São Paulo

2011

Arredondo, Juan C.

“Revisão taxonômica do complexo *Philodryas olfersii* (Lichtenstein 1823) (Serpentes: Dipsadidae)”.

2XX páginas.

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

1. Morfometria 2. *Philodryas olfersii herbeus* 3. *Philodryas olfersii latirostris* 4. Taxonomia 5. Variação Morfológica

I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr.

Orientador

Agradecimentos

Primeiro gostaria de agradecer ao meu orientador, Prof. Dr. Hussam Zaher, por ter depositado toda essa confiança em mim e no meu trabalho, por ter me ajudado e apoiado durante todo este processo e por demonstrar que além de meu professor é um grande amigo. Da mesma forma agradeço à Dra. Erika Hingst-Zaher pela colaboração durante o final do meu mestrado e por sempre ter disposição para me ajudar.

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e ao governo do Brasil pelo bolsa e pela oportunidade, fazendo que eu me sentisse como um brasileiro.

Agradeço ao programa de pós-graduação do departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, aos coordenadores Prof. Dr. T. Marques e Prof. Dr. M. Carvalho e aos secretários Erika Harumi Takamoto e Helder Rossi pela disposição e colaboração com assuntos burocráticos da USP e pela grande ajuda na solução dos problemas que um colombiano pode gerar.

Agradeço imensamente ao Museu de Zoologia da USP pelo apoio logístico e institucional prestado durante o meu trabalho. Agradeço também aos funcionários públicos e seguranças do museu pela ajuda e parceria durante todo este tempo.

Gostaria de agradecer à técnica de coleções de herpetologia do MZUSP, Carolina Castro-Mello, pela ajuda incondicional na procura, empréstimo e disponibilização dos espécimes da coleção do MZUSP.

Agradeço ao curador da coleção herpetologica Alphonse R. Hoge do Instituto Butantan (IBSP), o Dr. Francisco L. Franco, pelo empréstimo de uma grande quantidade de espécimes, fazendo com que a minha amostragem geográfica fosse realmente significativa. Também gostaria de agradecer enormemente ao técnico de coleções do IBSP, Valdir Germano, pela ajuda na seleção dos espécimes e a grande disposição em colaborar com tudo.

Agradeço ao Prof. Dr. Taran Grant, curador da coleção de herpetologia do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, pelo empréstimo de material e pela facilitação de um espaço no seu laboratório para a revisão de espécimes. De igual forma agradeço à técnica da coleção de herpetologia da PUCRS, Dra. Glaucia Pontes, pela sua ajuda na seleção dos exemplares e no processo do empréstimo de material.

Agradeço à curadora da coleção de herpetologia do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Dra. Ana Lúcia da Costa Prudente, pela colaboração e disposição na minha visita ao MPEG e pelo empréstimo de material muito valioso. Agradeço muito à Ariane Araujo por ter me recebido na sua casa em Belém, e ao Darlan Feitosa por toda a ajuda na coleção do MPEG e passeios pela cidade.

Gostaria muito de agradecer ao Prof. Dr. Sandro L. Bonatto, coordenador do Centro de Biologia Genômica e Molecular do Instituto de Biociências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, pela oportunidade de trabalhar no seu laboratório e por todo o conhecimento passado para mim durante a minha permanência no Genoma. Também agradeço enormemente à técnica de laboratório do Genoma, Cladinara R. Sarturi, pela grande ajuda e a paciência no meu processo de aprendizagem dos protocolos do laboratório. Agradeço ao Instituto de Biociências da PUCRS pela ajuda institucional durante a minha passagem pelo Genoma. Também agradeço ao Felipe e à Roberta pela motivação e pelo convite para trabalhar no Genoma, ao Andre pelas cervejas na cidade baixa de Porto Alegre e à Anelise pelas jantãs multiculturais.

Agradeço aos meus amigos e colegas do MZUSP, Alberto Carvalho, Aline Staskowian Benetti, Allysson Portes Pinheiro, Ana P. Dornellas Carolina Castro-Mello, Erika H. Zaher, Fabio Machado, Fausto Barbo, Felipe Grazziotin, Flávio Lima, Giovanna G. Montingelli, Grazielle Giacomo, Hana Suzuki, Leandro Sanches, Leonardo Oliveira, Marcos Afif Obeid, Matheus G. Pires, Paola Sánchez, Paulo Nascimento, Pedro Bernardo, Pedro Hollanda, Ricardo Guerra, Roberta Graboski, Rodrigo Cesar Marques, Rosely Rodrigues, Vivian Trevine, William Matiazzi e William Santana, pela ajuda, conselhos, orientação, broncas, papos furados, brigas, cervejas, festas, jantãs e momentos tristes e felizes.

A Hana Suzuki, Giovanna G. Montingelli, Leonardo Oliveira, Mauricio Forlani, Pedro Hollanda e Ricardo Guerra, *les agradezco muchisimo* pela ajuda com o português e pelos comentários construtivos nas versões prévias do manuscrito.

Agradeço ao Fabio Machado e à Dra. Erika Hingst-Zaher pela grande disposição na hora de me ajudar com as análises estatísticas e por me apresentar ao R.

Sou muito grato à Dione Seripierri, Marta Zamana e Teresa Nunes pela grande ajuda que me brindaram na biblioteca e com a busca de literatura. Elas fazem com que o MZUSP seja diferente; um local muito mais agradável.

Agradeço muito a Paola Maria Sánchez por toda a ajuda que me deu na minha chegada ao Brasil e ao MZUSP.

Sou muito agradecido a Ambrosina, Isabel e Carol, que me receberam com muito carinho e me ajudaram muito no processo de integração no MZ.

Agradeço enormemente aos meus grandes amigos do Sul, Taran, Dani, Santiago, Paola, Marco e Lina. É bom saber que pessoas como vocês estão por perto, mesmo estando muito longe. Muito obrigado mesmo. Agradeço a Lucy pelo carinho, os aranhados, os pelos, e a terapia contra o estresse.

Sou grato por ter chegado a conhecer pessoas tão magníficas como Pedrinho (meu irmão), Lipe, Beta, Gringo, Carol, Mau, Leo, Hana e Hussam, isso vale mais que muitas outras coisas alcançadas durante este tempo.

Agradeço a Pedro Hollanda por ter me deixado fazer parte da sua família, se converter em meu irmão brasileiro e por ter me aguentado tanto tempo. Isso somente é feito pela família.

Agradeço aos meus sogros, Jaime e Judith, pelo suporte, paciência e carinho durante estes últimos anos.

Aos meus pais e mães, Jaime, Toño, Marina, Marta, Claudia e Tulia, agradeço por toda a ajuda, compreensão, apoio e o amor que me brindaram durante a minha vida fora de casa. Vocês são parte fundamental do motor que movimenta a minha vida.

A Isabel agradeço por todo, pelo seu amor, seu exemplo, sua paciência e principalmente pelo seu coração. *Gracias mi amor.*

Resumo

Philodryas olfersii é a espécie que apresenta a mais ampla distribuição dentro do gênero na América do Sul, ocorrendo desde Colômbia, Venezuela e as Guianas até o Uruguai e o norte de Argentina. Nos últimos 35 anos, esta espécie tem sido considerada como politípica, estando constituída por um complexo formado por três subespécies, *Philodryas olfersii olfersii*, *Philodryas olfersii herbeus* e *Philodryas olfersii latirostris*.

A realização deste estudo teve como objetivo avaliar se as subespécies de *P. olfersii* são diferenciáveis morfologicamente e as implicações taxonômicas que estas diferenças têm sobre o complexo. A revisão taxonômica do complexo foi realizada com uma amostra de 676 exemplares, provenientes de 341 localidades selecionadas ao longo de toda a distribuição conhecida para *P. olfersii*. Estes indivíduos foram agrupados empregando-se dois critérios; o primeiro foi baseado na distribuição geográfica proposta na literatura para as três subespécies e o segundo foi com base na análise da variação dos padrões de coloração. A variação entre os agrupamentos de cada critério foi analisada mediante comparações da anatomia craniana e hemipeniana, análises de padrões de coloração e análises estatísticos univariados e multivariados de matizes de variáveis morfométricas e merísticas.

Com base nos resultados da variação morfológica, a classificação em três subespécies não é sustentada, já que a variação entre os indivíduos do complexo é consistente com dois agrupamentos que podem ser definidos pelo seu padrão de coloração. O primeiro destes agrupamentos é caracterizado pela presença de uma listra marrom na região vertebral do dorso e é exibido pelas populações do sudeste da distribuição do complexo; e o segundo agrupamento apresenta o dorso completamente verde e está presente nas populações do oeste e norte da distribuição do complexo. A classificação ao nível hierárquico de subespécie não é mantida e os agrupamentos reconhecidos são elevados ao nível específico, empregando os nomes disponíveis que não apresentam conflitos.

Desta forma, as populações do sudeste da distribuição dos indivíduos do complexo são designadas como *Philodryas olfersii* (Lichtenstein 1823) e se caracterizam pela presença de uma listra marrom na região vertebral do dorso. As populações do oeste e o norte da distribuição são designadas como *Philodryas latirostris* Cope 1862 e são reconhecidas por apresentar o dorso completamente verde.

Abstract

Philodryas olfersii is the most widely distributed species within the genus in South America, occurring from Colombia, Venezuela and Guyana's to Uruguay and north of Argentina. In the last 35 years this species have been considered as polytypic, being composed of a complex consisting of three subspecies, *Philodryas olfersii olfersii*, *Philodryas olfersii herbeus* and *Philodryas olfersii latirostris*.

This study aimed to assess whether the subspecies of *P. olfersii* are morphologically distinguished and the taxonomic implications that these differences have on the complex. A taxonomic revision of the complex was performed with a sample of 676 specimens, selected from 341 localities throughout the known distribution of *P. olfersii*. These individuals were grouped using two criteria: the first was based on the geographical distribution proposed in the literature for the three subspecies and the second was based on the analysis of the variation of color patterns. The variation between groups of each criteria was analyzed by comparisons of cranial and hemipenial anatomy, color patterns analysis and univariate and multivariate statistical analysis of morphometric and meristic matrixes.

Based on the results of morphological variation, the classification into three subspecies is not supported, since the variation between individuals of the complex is consistent with two groups that can be defined by their color pattern. The first of these groups is characterized by the presence of a brown stripe on the vertebral region of the dorsum which is displayed by the populations of southeast distribution of the complex, and the second group presents the dorsum completely green and is present in populations of west and north of the complex distribution. The hierarchical classification of subspecies level is not maintained and the recognized groups are raised to specific level, using the available names that do not have conflicts.

Thus, the populations of Southeast distribution of individuals in the complex are designated as *Philodryas olfersii* (Lichtenstein 1823) and are characterized by the presence of a brown stripe on the vertebral region of the dorsum. The populations of western and northern distribution are designated as *Philodryas latirostris* Cope 1862 and are distinguished by have the dorsum completely green.

ÍNDICE

AGRADECIMENTOS	iii
RESUMO	vi
ABSTRACT	vii
1. INTRODUÇÃO	1
1.1. Formulação da hipótese de estudo	9
1.2. Justificativa	9
2. OBJETIVOS	10
3. MATERIAL E MÉTODOS	11
3.1. Sobre os conceitos de espécie e subespécie	11
3.2. Material analisado	14
3.3. Obtenção dos dados morfológicos	15
3.4. Tratamento dos dados	15
3.5. Critérios para o agrupamento de indivíduos	22
3.6. Análise dos dados	24
3.6.1. Análises estatísticas	24
3.6.2. Análises de anatomia comparada	28
3.7. Mapas	30
3.8. Fotografias	30
4. RESULTADOS	31
4.1. Agrupamento dos indivíduos	31
4.2. Análises estatísticas	35
4.2.1. Dimorfismo sexual	35
4.2.2. Diferenciação das subespécies	40
4.2.3. Diferenciação dos padrões de coloração	80
4.3. Análises de anatomia comparada	104
4.3.1. Anatomia craniana	104

4.3.1.1. Descrição da osteologia craniana de <i>Philodryas</i>	
<i>olfersii</i>	104
4.3.1.2. Comparação da osteologia craniana de <i>Philodryas</i>	
<i>olfersii</i>	118
4.3.1.3. Diferenciação entre as subespécies e entre os padrões	
de coloração	119
4.3.2. Anatomia hemipeniana	136
4.3.2.1. Descrição da morfologia hemipeniana de <i>Philodryas</i>	
<i>olfersii</i>	134
4.3.2.2. Comparação da morfologia hemipeniana de <i>Philodryas</i>	
<i>olfersii</i>	136
4.3.2.3. Diferenciação entre as subespécies	138
4.3.2.4. Diferenciação entre os padrões de coloração	139
5. DISCUSSÃO	142
5.1. Dimorfismo sexual	142
5.2. Variação morfológica	145
5.3. Classificação e taxonomia	152
6. CONCLUSÕES	162
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	164
8. APÊNDICES	179
9. LISTA DE TABELAS	192
10. FIGURAS	200

1. Introdução

A família de serpentes neotropicais Dipsadidae Bonaparte 1838, uma das mais diversas do planeta, é um grupo monofilético composto por três subfamílias, Carphophiinae, Dipsadinae e Xenodontinae (Zaher et al. 2009). Carphophiinae apresenta pouca diversidade (aprox. 10 spp) e restringe-se América do Norte (Tipton 2005). Dipsadinae corresponde ao grupo mais diverso dentro da família (aprox. 350 spp), com a maioria das espécies ocorrendo principalmente na América Central e ao norte da América do Sul (Cadle 1984b). A subfamília Xenodontinae, com cerca de 330 espécies descritas, apresenta por sua vez uma distribuição que abrange América Neotropical (Tipton 2005, Vidal et al. 2010, Zaher et al. 2009).

Os xenodontíneos exibem uma grande diversidade ecológica, com espécies de hábitos terrestres, arbóreos, fossoriais e aquáticos, que ocorrem em quase todos os habitats disponíveis na América tropical (Cadle 1985, Cadle e Greene 1994). Do mesmo modo, os integrantes desta subfamília exibem uma grande diversidade morfológica, com ampla variedade de formas, tamanhos e padrões de coloração (Zug et al. 2001). Decorrente de toda esta diversidade, a subfamília Xenodontinae ostenta um amplo histórico de hipóteses filogenéticas e esquemas classificatórios (Cadle 1984 a, b, Jennere e Dowling 1985, Machado 1993, Maglio 1970, Zaher 1999, Zaher et al. 2009).

Na atualidade, para a subfamília Xenodontinae não é conhecida qualquer sinapomorfia morfológica que a sustente, porém todos os estudos sobre as relações sistemáticas de grandes grupos de serpentes que empregaram dados moleculares e imunológicos

reconheceram os xenodontíneos como um grupo válido (Cadle 1984a, b, c, Kraus e Brown 1998, Pinou et al. 2004, Vidal et al. 2000, Vidal et al. 2010, Zaher et al. 2009).

Como proposto por Zaher e colaboradores (2009), a subfamília Xenodontinae é constituída por 14 tribos, sendo sete tradicionalmente reconhecidas (Alsophiini, Elapomorphini, Hydropsini, Philodryadini, Pseudoboini, Thachymenini e Xenodontini) e as demais novas para o grupo (Caaeteboiini, Conophiini, Echinantherini, Hydrodynastini, Psomophiini, Saphenophiini e Tropidodryadini). Recentes investigações, que obtiveram resultados similares sobre as relações internas de Xenodontinae (Vidal et al. 2010), não reconheceram os grupos nem os nomes das tribos novas que Zaher e colaboradores (2009) propuseram, arguindo a necessidade de uma maior amostragem.

Zaher e colaboradores (2009) definiram a tribo Philodryadini para conter os gêneros *Ditaxodon* Hoge 1958 e *Philodryas* Wagler 1830, e estabeleceram como sinapomorfia putativa para diagnosticá-la o corpo do hemipênis maior que os lobos, com a face não-sulcada coberta quase totalmente por duas fileiras de cálices alargados. Nesta proposta, os autores alocaram os gêneros *Pseudablades* Boulenger 1896 e *Xenoxybelis* Machado 1993 na sinonímia do gênero *Philodryas* (Zaher et al. 2009). A proximidade entre estes gêneros já tinha sido proposta por Zaher (1999), ao empregar evidências provenientes da morfologia hemipeniana destes grupos.

Em estudos sistemáticos mais recentes que empregaram evidência molecular, a tribo Philodryadini também foi reconhecida (Pyron et al. 2011, Vidal et al. 2010), mas a opção taxonômica desses autores apresentou algumas discrepâncias com relação à da proposta de Zaher e colaboradores (2009). Os resultados de Vidal e colaboradores (2010) sustentam o clado Philodryadini dentro de Xenodontinae, com o gênero *Philodryas* sendo parafilético em relação a *Xenoxybelis*. Entretanto, os autores não reconheceram a sinonímia de *Xenoxybelis* com *Philodryas*, e recomendaram que os nomes destes gêneros fossem

mantidos até que um estudo com uma amostragem abrangente de táxons e caracteres o corroborasse (Vidal et al. 2010).

Mais recentemente, Pyron e colaboradores (2011) apresentaram uma proposta filogenética para as serpentes derivadas onde a família Dipsadidae e a subfamília Xenodontinae não foram reconhecidas. Neste trabalho, Philodryadini apresentou-se como um grupo parafilético dentro da subfamília Dipsadinae, com os gêneros *Pseudablables* e *Xenoxylis* aninhados ao interior de um gênero *Philodryas* polifilético, já que a espécie *Philodryas viridissima* foi encontrada posicionada em um grupo diferente (Pyron et al. 2011).

Atualmente, o gênero *Philodryas* é constituído por aproximadamente 20 espécies, e os seus integrantes podem ser encontrados em todos os países de América do Sul (Zaher et al. 2008). As espécies deste gênero são membros comuns da fauna de serpentes da América tropical, sendo reconhecidas por seus corpos compridos e delgados, escamas cefálicas com padrão colubrídeo, pupila redonda, redução do número das escamas dorsais e denticção opistóglifa (Thomas 1976, Vanzolini 1980). Dentro da ofidiofauna da América tropical, o gênero *Philodryas* pode ser considerado como um táxon com um alto número de problemas taxonômicos, tanto a nível intra- como inter-genérico, mostrando uma grande instabilidade taxonômica desde sua descrição (ver Zaher et al. 2008).

Historicamente, a maior parte dos trabalhos que abordaram problemas taxonômicos ou sistemáticos relacionados ao gênero *Philodryas* é limitada a revisões de pequenas amostras ou poucas espécies. A primeira tentativa de classificação foi a de Boulenger (1896: págs. 127-136), que catalogou os exemplares armazenados no Museu Britânico de História Natural (BMNH), mas não tirou conclusões taxonômicas ou sistemáticas a respeito do grupo. Orejas-Miranda (1961) concentrou-se nas serpentes do gênero presentes no Uruguai, fazendo uma lista comentada das espécies daquele país. Por outro lado, Dowling

(1969) fez uma revisão dos hemipênis de algumas espécies pertencentes ao gênero, mas seu propósito estava direcionado à correção dos trabalhos de E. D. Cope sobre a descrição da anatomia hemipeniana.

Thomas (1976), na sua tese de doutorado, foi o primeiro e o único a realizar uma revisão extensa da taxonomia e sistemática de *Philodryas*, incluindo a maioria das espécies e fazendo uma revisão abrangente de exemplares e de tipos de diferentes coleções no mundo. Este trabalho nunca foi publicado formalmente, e as suas conclusões para várias espécies do gênero não são aceitas na atualidade.

Diversos trabalhos diretamente relacionados com o gênero *Philodryas* foram publicados posteriormente à tese de Thomas, alguns com o propósito de resolver problemas na taxonomia de determinadas espécies (D'Agostini 1998, Barrio et al. 1977, Thomas 1977, Thomas e Dixon 1977, Thomas e Di-Bernardo 2001, Thomas e Fernandes 1996, Thomas e Johnson 1984, Zaher et al. 2008), outros focados na descrição de certas estruturas morfológicas e de espécies novas (D'Agostini et al. 2000, Bonino 1987, Donnelly e Myers 1991, Habit et al. 1992), e só um com o intuito específico de propor uma hipótese de relacionamento filogenético entre as espécies do gênero (Lobo e Scrocchi 1994).

A proposta filogenética de Lobo e Scrocchi (1994) incluiu 11 espécies do gênero *Philodryas* e uma do gênero *Tropidodryas* como grupo externo, e foi construída mediante uma análise cladística empregando o critério da parcimônia. Os resultados deste trabalho não foram muito conclusivos, devido principalmente à falta de uma maior amostragem de caracteres e espécies, tanto de *Philodryas* como de grupos externos.

Zaher (1999), em uma análise da morfologia hemipeniana dos xenodontíneos sul-americanos, estabeleceu que o gênero *Philodryas* é um táxon parafilético, formado por dois grupos, o grupo *olfersii* (*Philodryas coronata*, *P. olfersii*, *P. viridissima* e *Xenoxobelis argenteus*) e o grupo *chamissonis* (*Philodryas aestiva*, *P. borellii*, *P. chamissonis*, *P.*

livida, *P. patagoniensis*, e *P. psammophidea*). O grupo *olfersii* foi considerado monofilético e foi definido por duas características hemipenianas: 1) cálices corporais (cálices alargados) presentes sobre quase toda a superfície não-sulcada dos hemipênis, estendendo-se desde a ponta dos lóbulos à base do órgão, e 2) hemipênis em forma de coração, com o capitulum de cada lóbulo confinado à superfície sulcada do órgão (Zaher 1999).

A confusão taxonômica e sistemática encontrada no gênero *Philodryas* está fundamentada na similaridade morfológica que seus integrantes apresentam com muitos gêneros das Américas Central e do Sul (*i. e. Alsophis*, *Conophis*, *Pseudablakes*, *Rhadinaea*, *Saphenophis*, *Thamnodynastes*, *Tomodon* e *Tropidodryas* [Cadle 1984a]). Um grande número de táxons tem sido descritos sob o nome *Philodryas*, aproximadamente 600, sendo vários de espécies de fora da América (Thomas 1976, Thomas e Di-Bernardo 2001). Este valor inclui um número muito significativo de sinônimos, muitos dos quais foram já alocadas em outros gêneros, e muitos outros ainda continuam como complexos taxonômicos (Thomas e Dixon 1977, Zaher 1999). A espécie *Philodryas olfersii* (Lichtenstein 1823) é um excelente exemplo para demonstrar esse fato, contendo ao redor de 20 sinônimos nomenclaturais (Thomas 1976, Zaher et al. 2008).

Em 1823 o diretor do museu e professor da Universidade Real de Berlim, Dr. Heinrich Lichtenstein, descreveu como novo e assignou o nome de *Coluber olfersii* a um exemplar proveniente do Brasil. Nesta descrição, feita em um parágrafo contendo duas linhas em latim, foi contemplado o padrão de coloração do corpo, o formato das escamas e o número de escamas ventrais e subcaudais do espécime (Lichtenstein 1823: págs. 104-105). Nenhum detalhe sobre a localidade-tipo específica, número de exemplares, ou qualquer outra característica da espécie, foi apresentada nessa publicação (Lichtenstein 1823). Na

sua tese de doutorado, Thomas (1976) apresentou em detalhe o histórico taxonômico desta espécie.

Philodryas olfersii (Lichtenstein 1823), é a espécie que exhibe a maior distribuição dentro do gênero, ocorrendo em quase toda a região cisandina de América do sul, em todos os países com exceção de Equador e Chile (Ceí 1986, Thomas 1976, Thomas e Dixon 1975). Esta espécie é um integrante comum da herpetofauna de terras baixas, encontrando-se em uma grande variedade de ecossistemas e apresentando hábitos terrestres e semi-arborícolas (Hartmann e Marques 2005, Marques et al. 2001, Péres-Santos e Moreno 1988).

Em razão da sua ampla distribuição, os exemplares de *P. olfersii* ocorrem ao longo de uma grande variedade de fisionomias vegetais e gradientes altitudinais. Ao extremo noroeste da sua distribuição, esta espécie é encontrada nas áreas abertas da planície de alagamento da bacia do rio Orinoco, no leste da Colômbia e sudoeste da Venezuela (Péres-Santos e Moreno 1988, Roze 1966). Ao norte de sua distribuição, *P. olfersii* é registrada nas florestas amazônicas e nos tepuis do escudo Guianense, e nas planícies das calhas norte e sul da bacia do rio Amazonas (Ávila-Pires 2005, Roze 1966, Starace 1998). Na região central de América do Sul, esta espécie é encontrada na diagonal das áreas de vegetação aberta, incluindo a Caatinga, o Cerrado e o norte do Chaco (Colli et al. 2002, Norman 1994, Rodrigues 2003, Vanzolini 1980). No extremo sudeste da sua distribuição, *P. olfersii* é encontrada em toda a extensão das florestas do bioma atlântico (Hartmann 2005, Marques et al. 2001). Biogeograficamente, *P. olfersii* ocorre em uma área de distribuição que abrange uma grande diversidade de biomas no América do Sul, porém hoje em dia não é conhecida qualquer relação entre a diversidade morfológica, molecular, ou ecológica da espécie com as características bióticas e abióticas destas regiões.

Com base no trabalho de Thomas (1976), a espécie *Philodryas olfersii* foi definida como politípica, conformando um complexo taxonômico constituído por três subespécies: *Philodryas olfersii olfersii* (Lichtenstein 1823) que é encontrada no sudeste da distribuição da espécie, *Philodryas olfersii latirostris* (Cope 1862) que é registrada no sudoeste e *Philodryas olfersii herbeus* (Wied 1825) que ocorre ao norte. Os resultados que Thomas (1976) obteve da revisão taxonômica deste complexo mostraram que esta espécie exibe uma grande variação morfológica no padrão de coloração, folidose, tamanho corporal e denticção.

A diagnose que Thomas (1976) utilizou para separar estas subespécies foi baseada apenas no padrão de coloração, pois todas as variáveis de folidose, tamanho corporal e denticção apresentaram uma ampla sobreposição entre as três subespécies. A caracterização que este autor apresentou para a subespécie *P. o. olfersii* corresponde aos exemplares com o corpo de cor verde com o dorso da cabeça e uma faixa vertebral de cor bronze e uma faixa pós-ocular preta; para *P. o. latirostris*, o corpo de cor verde e uma faixa pós-ocular preta, e para *P. o. herbeus*, o corpo de cor verde e a faixa pós-ocular preta usualmente ausente (Thomas 1976: pág. 150). Empregando o critério de coloração, o autor elaborou um mapa com as distribuições geográficas das três subespécies (Figura 1), afirmando que os limites destas áreas abrangiam unidades relativamente discretas (Thomas 1976: pág. 152).

Com exceção da tese de Thomas (1976), os estudos que efetuaram qualquer análise ou descrição da variação de *Philodryas olfersii* para algum atributo de folidose ou morfometria só incluíram pequenas amostras de indivíduos (em algumas ocasiões nenhum), ou só amostraram poucas localidades ao longo da sua distribuição (Carreira et al. 2005, Cei 1993, Giraudo 2001, Hartmann e Marques 2005, Péres-Santos e Moreno 1988, Roze 1966, Starace 1998, Vanzolini 1980).

Historicamente, a diversidade de muitos grupos de serpentes, principalmente aqueles que exibem amplos padrões de distribuição, tem sido subestimada devido aos problemas de classificação das revisões taxonômicas feitas até a metade do século passado. Até o momento, a proposta de classificação das subespécies de *P. olfersii* sugerida por Thomas (1976), não foi formalmente publicada, nem foi tampouco testada em um contexto taxonômico e filogenético mais moderno, com métodos de análise de variação mais eficientes e capazes de reconhecer padrões crípticos.

Um aspecto muito relevante neste grupo de serpentes é a sua importância em saúde pública, já que *Philodryas* possui denticção opistóglifa e glândulas que podem produzir veneno potencialmente perigoso para o homem (Campbell e Lamar 2004, Nickerson e Henderson 1976). No aspecto toxicológico, muitas pesquisas têm sido feitas, mas dentro de um contexto taxonômico complexo, já que estes trabalhos envolveram exemplares que pertenciam provavelmente a várias espécies crípticas, sem que tenha havido uma preocupação especial com possíveis incongruências taxonômicas (Acosta et al. 2003, Assakura et al. 1992, da Rocha et al. 2006, da Rocha e Furtado 2007). Este problema cria questões ligadas à variação no veneno e aos possíveis tratamentos diferenciais que poderiam otimizar a resposta frente ao acidente ofídico com estas espécies. Os acidentes ofídicos no Brasil causados por serpentes colubrídeas constituem cerca de 20 a 40 % do total, para o qual uma determinação precisa das espécies envolvidas asseguraria um tratamento adequado (Carvalho e Nogueira 1998, Rosenfeld 1971, Salomão et al. 2003). Uma revisão taxonômica do complexo *Philodryas olfersii* poderia garantir o aperfeiçoamento de protocolos no tratamento do acidente ofídico, como já vem sendo feito com outras serpentes (Bolaños 1984).

De acordo com os antecedentes apresentados acima, uma hipótese referente ao status taxonômico dos indivíduos no complexo *Philodryas olfersii* foi postulada no

desenvolvimento deste estudo. Embora a classificação em três subespécies de Thomas (1976) não tenha sido apresentada em uma publicação formal, o emprego dos trinômios por ele propostos tem sido amplamente seguido até o momento por diversos autores (Carreira et al. 2005, Cei 1986, Giraudo 2001, Kacoliris et al. 2006, Lancini e Kornacker 1989).

1.1. Formulação da Hipótese de Estudo

Mediante o emprego de variáveis morfológicas (quantitativas e qualitativas) e análises de estatística, univariada e multivariada, este estudo pretende testar a seguinte hipótese:

As subespécies propostas pelo Thomas (1976) são morfologicamente diferenciáveis, e por conseguinte representam unidades evolutivas diferentes.

1.2. Justificativa

A postulação da hipótese de estudo teve como propósito avaliar se a proposta de subdivisão em três subespécies de *Philodryas olfersii*, feita pelo Thomas (1976), tem sustentação nos padrões de variação morfológica que os indivíduos do complexo apresentam e, portanto, validade taxonômica. Adicionalmente, através da formulação desta hipótese, pretende-se definir se os indivíduos do complexo *P. olfersii* apresentam diferenças morfológicas que sustentam uma separação em linhagens morfologicamente diferentes.

2. Objetivos

Com o intuito de testar a hipótese proposta, este estudo teve como objetivo geral descrever e quantificar a variação morfológica presente entre indivíduos do complexo *Philodryas olfersii* empregando-se análises de anatomia comparada, morfometria tradicional e estatísticas descritiva, univariada e multivariada.

Os objetivos específicos foram:

1. Descrever e quantificar a variação morfológica existente nas três subespécies propostas por Thomas (1976) para o complexo *Philodryas olfersii*.
2. Descrever e quantificar a variação morfológica presente entre os padrões de coloração que os indivíduos do complexo *Philodryas olfersii* exibem.
3. Definir os limites morfológicos e geográficos dos possíveis padrões de variação morfológica presentes entre as três subespécies ou entre os padrões de coloração do complexo *Philodryas olfersii*.
4. Descrever os táxons reconhecidos pelas análises morfológicas para os indivíduos do complexo *Philodryas olfersii*.

3. Material e Métodos

3.1. Sobre os Conceitos de Espécie e Subespécie

Espécie

A definição de uma espécie constitui tarefa fundamental nos estudos de taxonomia e sistemática. No entanto, tal definição exige decisões importantes de natureza conceitual e operacional. O problema conceitual começa com a sua definição *per se*, já que a definição de espécie pode ser muito diferente entre as escolas de pensamento em biologia comparada (ecológica, evolutiva, fenética, filogenética, genotípica, etc.). Por outro lado, os problemas operacionais estão relacionados com a dificuldade de estabelecer uma serie de critérios claros e objetivos para o reconhecimento de uma espécie. Desta forma, um conceito de espécie ideal (isto é, operacional) deve apresentar uma base conceitual sólida, em harmonia com os preceitos estabelecidos pelas escolas de pensamento tradicionais e que viabilize o uso de critérios objetivos para o reconhecimento específico.

O conceito unificado de espécie, proposto por de Queiroz (2007), reúne as características mencionadas acima e é, portanto, o empregado como marco teórico no desenvolvimento deste estudo. A proposta feita por de Queiroz (2007) contempla a propriedade comum a todos os conceitos de espécie contemporâneos e elimina os conflitos entre estes. A propriedade comum a estes conceitos, e a única estritamente necessária para a definição de um conceito unificador, estabelece que as espécies são linhagens compostas

por metapopulações que evoluem separadamente (de Queiroz 2007). A eliminação dos conflitos entre os conceitos de espécie contemporâneos se dá através da exclusão das outras propriedades necessárias específicas para cada um destes conceitos, passando a representar propriedades de contingência (secundárias), já que as espécies podem ou não adquiri-las ao longo da sua existência (de Queiroz 2007). As propriedades de contingência do conceito unificado de espécie representam os componentes que tornam o este conceito operativo e aplicável em um contexto empírico. Ainda que sejam eliminadas, as propriedades de contingência são de grande importância em relação ao componente operacional do conceito unificado de espécie, sendo que cada uma destas compõe um critério operacional para a separação e reconhecimento entre espécies (de Queiroz 2007).

Assim, para este estudo, as linhagens de metapopulações que evoluem separadamente são os agrupamentos definidos como subespécies por Thomas (1976) e os determinados pelos padrões de coloração (ver a seção de Critérios para o agrupamento de indivíduos mais adiante no texto).

Em função das análises e do tipo de variáveis empregadas neste estudo, o critério operacional para a separação e reconhecimento de linhagens é a presença de uma combinação de características morfológicas que as distingam.

Subespécie

Historicamente, o termo subespécie foi inicialmente empregado para designar variedades geográficas de uma espécie, reconhecendo variações na morfologia (sutis em alguns casos) em um grupo de indivíduos e assignando estes a um trinômio (Gill 1982, Myer 1982). Para muitos grupos de animais, esta prática tornou-se comum. Alguns taxonomistas usam a subjetividade na designação de trinômios em espécies, muitas vezes com ampla

distribuição, deixando de contemplar os padrões geográficos de simpatria ou alopatria ou reconhecer a falta de amostragem que inviabiliza o reconhecimento das variações intra-populacionais (ver Papavero 1994 para exemplos). Isto provocou uma considerável inflação nomenclatural de trinômios em muitos grupos de animais (aves e insetos principalmente), levando em alguns casos a situações de confusão taxonômica envolvendo mais de uma espécie (Gill 1982).

Decorrente da inflação de trinômios e da utilização indiscriminada destes na taxonomia e sistemática, o conceito de subespécie passou a ser definido como um táxon no bojo de uma espécie politípica, e não como uma simples população local que apresenta uma variante morfológica (Myer 1982). Desta forma, com a formulação e o desenvolvimento de métodos sistemáticos, o nível hierárquico de subespécie converteu-se em um alvo frequente de discussões teóricas sobre a sua aplicação na biologia comparada (Frost e Hillis 1990, Myer 1982, Wilson e Brown 1953). Para alguns autores, o nível hierárquico de subespécie poderia ser conservado, já que representa uma importante fonte de informação na documentação de padrões de variação geográfica (O'Neill 1982, Phillips 1982). Não obstante, no contexto sistemático, o nível hierárquico de subespécie é infundado, já que as espécies são consideradas como unidades fundamentais que não têm hierarquia interna e que devem estar igualadas para cumprir e se encaixar no marco teórico da sistemática filogenética (de Queiroz 1998, 2007, Frost e Kluge 1998). Assim, o termo de subespécie só poderia apresentar utilidade em um contexto populacional que enfatize as variações ecológicas e/ou comportamentais e não como marco taxonômico e/ou sistemático entre populações (Barrowclough 1982, Myer 1982).

A descrição trinomial quase desapareceu da literatura taxonômica de serpentes, sendo que as variações geográficas populacionais são agora discutidas em contextos diferentes aos da taxonomia e sistemática (Manier 2004). Em razão da obtenção de conjuntos de

caracteres novos, amostragens mais completas e análises mais robustas, a tendência na atualidade é a eliminação dos trinômios (ver Frost e Hillis, 1990 para exemplos). Em consequência disto, muitas subespécies de serpentes não são mais hoje reconhecidas, já que foram sinonimizadas à espécie nominal ou foram elevadas ao status específico (e.g. D'Agostini 1998, Passos e Fernandes 2009, Skinner 2009).

Assim, nos resultados e na discussão deste estudo, o termo subespécies não representa uma hierarquia taxonômica ao interior de *Philodryas olfersii* e só é empregado em relação aos agrupamentos de indivíduos para testar a hipótese de estudo.

3.2. Material Analisado

Exemplares do complexo da espécie *Philodryas olfersii*, adultos e não danificados na sua morfologia externa e interna, foram selecionados para as análises morfológicas. Com o intuito de abranger toda a distribuição dos indivíduos do complexo, a seleção de exemplares do maior número de localidades onde a espécie é registrada foi feita nas coleções de referência mais representativas do Brasil e da Colômbia. Quatro coleções foram revisadas no Brasil: Instituto Butantan (**IBSP**), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (**MZUSP**), Museu de Ciência e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (**MCP**) e Museu Paraense Emilio Goeldi (**MPEG**). Duas coleções foram estudadas na Colômbia: Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colômbia (**ICN**) e Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (**IAvH**).

Material osteológico e hemipênis foram pedidos em empréstimo à coleção do Museu Nacional de Historia Natural de Paris (**MNHN**) e à coleção da Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (**CEPLAC**). Nos apêndices 1-3 encontram-se listados os

exemplares revisados na realização deste trabalho. As siglas empregadas ao longo do texto encontram-se no apêndice 5.

3.3. Obtenção dos Dados Morfológicos

A informação adquirida para cada exemplar revisado correspondeu a uma combinação de variáveis quantitativas e qualitativas da morfologia externa (padrão de coloração) e qualitativas da morfologia interna (anatomia craniana e hemipeniana). Os dados quantitativos incluíram 15 variáveis merísticas (folidose e dentição) e 20 variáveis morfométricas. As variáveis merísticas e morfométricas são listadas e descritas nas Tabelas 1 e 2 respectivamente, e as variáveis morfométricas são representadas nas Figuras 2, 3 e 4. A descrição das variáveis do padrão de coloração é apresentada na Tabela 3. Das informações adquiridas para todos os exemplares do complexo *P. olfersii* revisados neste trabalho, o conjunto de dados qualitativos da morfologia interna não foi avaliado estatisticamente.

3.4. Tratamento dos Dados

Tratamento das variáveis merísticas

A nomenclatura das escamas e as contagens das variáveis da folidose (**DOR**, **SBC**, **SLB**, **SLBO**, **ILB**, **ILBC**, **SRT**, **PO**, **GE**, **FA** e **EA**) foram tomadas seguindo-se as notações propostas por Campbell e Lamar (2004), Savage (2002) e Thomas (1976) para escamação. No caso da contagem das escamas ventrais (**VE**), a terminologia de Dowling (1951) foi empregada. As contagens dos dentes maxilares e dentários (**DMax**, **DPr** e **DDent**) foram realizadas mediante a separação do tecido localizado na região lateral dos ossos maxilar e dentário.

Tabela 1. Descrição das variáveis merísticas (folidose e dentição).

Nome	Descrição
DOR	Número de fileiras de escamas dorsais ao comprimento de uma cabeça depois do pescoço, na metade do corpo e ao comprimento de uma cabeça antes da cloaca.
VE	Número de escamas do ventre (ventrais), com o começo na região gular.
SBC	Número de escamas do ventre da cauda (subcaudais), começando na escama imediatamente posterior à escama cloacal e incluindo o espinho terminal.
SLB	Número de escamas supralabiais.
SLBO	Número de escamas supralabiais que entram em contato com a órbita.
ILB	Número de escamas infralabiais.
ILBC	Número escamas infralabiais que entram em contato com o primeiro par de escamas geneiais.
PO	Número de escamas pós-oculares.
SRT	Número de escamas na segunda fileira de temporais.
GE	Número de pares de escamas geneiais.
FA	Número de fossetas apicais por cada escama dorsal.
EA	Número de escudos anais.
DMax	Número de dentes maxilares pré-diastemais.
DPr	Número de dentes maxilares pós-diastemais.
DDent	Número de dentes do dentário

Posto que a obtenção das variáveis da dentição requer um processo invasivo, uma sub-amostra de indivíduos do complexo *Philodryas olfersii* foi processada para a obtenção destas variáveis (Apêndice 1). De igual forma, e tendo em consideração que os indivíduos do complexo *P. olfersii* apresentam simetria bilateral, só foram tomados os dados para as variáveis de dentição do lado direito de cada exemplar. No caso das variáveis da folidose, as informações para **SLB**, **SLBO**, **ILB**, **ILBC**, **SRT** e **PO** foram registradas nos dois lados da cabeça de cada indivíduo, e posteriormente foi feita a média entre os valores obtidos.

Devido à ausência e/ou danificação de certas regiões corporais dos indivíduos revisados, alguns dos valores para determinadas variáveis (principalmente **SBC**) foram impossíveis de registrar. A falta destes registros foi resolvida mediante a estimativa dos valores faltantes, empregando-se o método de máxima verossimilhança de expectativa e

maximização ou algoritmo EM (Dempster et al. 1977). Ao utilizar como base os dados registrados para cada exemplar, o algoritmo EM estima os dados faltantes usando uma análise de otimização iterativa, assinalando os valores de acordo com as tendências ou padrões que os dados registrados apresentam (Louis 1982, Strauss et al. 2003).

Tratamento das variáveis morfométricas

Os dados morfométricos (com exceção de **CRC** e **CC**) foram tomadas com um paquímetro digital, marca Mitutoyo ABSOLUTE Digimatic Series 500 (± 0.01 mm), ligado a um computador pelo cabo de interface Mitutoyo 9591 XX, e com a assistência de uma lupa de dissecação Leica MZ6. As variáveis morfométricas em maior escala (**CRC** e **CC**) foram registradas mediante a superposição de um barbante sobre o corpo do exemplar e posterior medição do comprimento do barbante com uma fita métrica (± 1 mm), seguindo a proposta de Rivas e colaboradores (2008).

As variáveis morfométricas foram transformadas com a função de logaritmo natural ($\ln$). Esta transformação foi empregada com o propósito de diminuir a variação de escala e a heterocedasticidade dos dados e de fazer as médias das variáveis independentes das suas variâncias (Sokal e Rohlf 1995).

Algumas das variáveis morfométricas não foram registradas para certos indivíduos pela ausência e/ou danificação de certas regiões corporais. A falta destes registros foi resolvida com o mesmo procedimento empregado com as variáveis quantitativas discretas, o método de máxima verossimilhança de expectativa e maximização ou algoritmo EM (Dempster et al. 1977).

Tabela 2. Descrição das variáveis morfométricas.

Nome	Descrição
CRC	Comprimento entre a borda anterior da escama rostral e a borda posterior da escama cloacal.
CC	Comprimento entre a borda posterior da escama cloacal e a borda posterior da última escama da cauda.
CCB	Comprimento entre a borda anterior da escama rostral e a borda posterior da articulação da mandíbula.
CFPa	Comprimento entre a borda anterior do focinho e a borda posterior das parietais.
CFR	Comprimento entre a borda posterior da escama rostral e a borda anterior da escama frontal.
LNa	Largura do focinho na altura das aberturas nasais.
LOc	Largura do focinho na borda anterior da órbita.
LcSu	Largura da cabeça na borda posterior da última supralabial.
DO	Diâmetro do olho na região mais larga.
ComF	Comprimento da escama frontal.
FrAt	Largura anterior da escama frontal.
FrPt	Largura posterior da escama frontal.
ComS	Comprimento da escama supraocular.
ComP	Comprimento da sutura entre as escamas parietais.
LaPa	Largura das parietais na borda anterior das duas escamas parietais juntas.
CoFo	Distância entre a borda anterior da órbita e a borda anterior da escama rostral.
CONa	Distância entre a borda anterior da órbita e a borda posterior da narina.
CFSu	Distância entre a borda anterior da escama rostral e a borda posterior da última escama supralabial.
COSu	Distância entre a borda posterior da órbita e a borda posterior da última escama supralabial.
ComPd	Distância entre a borda anterior da sutura entre as escamas parietais e a borda mais posterior das escamas parietais.

Com o propósito de interpretar a variação morfométrica em função do componente de tamanho separadamente do componente da forma, duas matrizes com as variáveis morfométricas foram construídas. A primeira matriz, com o componente do tamanho implícito nela, correspondeu às variáveis morfométricas simplesmente log-transformadas, e foi designada como a matriz morfométrica não-escalada (*NS*). A outra matriz, sem o

componente do tamanho (*size-free*), foi construída ao aplicar nos dados morfométricos a modificação da equação de crescimento alométrico proposta por Lleonart e colaboradores (2000), e foi designada como a matriz morfométrica escalada (**SC**). Esta metodologia foi usada com o intuito de eliminar o efeito do tamanho dos indivíduos nos resultados das análises estatísticas multivariadas, permitindo a análise e a interpretação da variação somente no componente da forma (ver Bartels et al. 2011, Clavijo-B. et al. 2010, Díaz de Astarloa et al. 2011, Skinner 2009). A eliminação do tamanho em cada uma das variáveis morfométricas foi realizada através da equação 13 de Lleonart e colaboradores (2000: pág. 88):

$$y_i^* = y_i(x_o/x_i)^b$$

aonde y_i^* é o valor do indivíduo i para a variável y escalada; y_i é o valor do indivíduo i para a variável y medida; x_o é o valor do tamanho corporal padrão ao qual todas as medições foram escaladas; x_i é o valor da variável usada como padrão de tamanho corporal do indivíduo i , e b é a constante da taxa de crescimento. A variável padrão de tamanho corporal (x) escolhida neste estudo foi o **CFPa**, já que representa uma medição do comprimento da cabeça (ver Figura 2) sem a influência da posição da mandíbula, tradicionalmente usada como borda posterior da medida do comprimento da cabeça. Desta forma, o valor do tamanho corporal padrão ao qual todas as medições foram escaladas (x_o) foi definido como a média aritmética da variável **CFPa**.

O valor da constante b foi estimado mediante o uso da equação:

$$b = \frac{n \sum_i^n y_i x_i - \sum_i^n y_i \sum_i^n x_i}{n \sum_i^n (x_i^2) - (\sum_i^n x_i)^2}$$

onde n é o tamanho da amostra, y_i o valor do indivíduo i da variável a ser escalada, e x_i o valor do indivíduo i da variável usada como padrão de tamanho corporal (**CFPa**). A

equação empregada para o cálculo da constante da taxa de crescimento (***b***) corresponde ao cálculo da pendente no modelo de regressão simples. Lleonart e colaboradores (2000: pág. 91) transformam a equação do modelo de crescimento alométrico, ($Y = aX^b$), numa equação de regressão linear simples ao aplicar a função de logaritmo natural ($\ln Y = \ln a + b \ln X$), pelo que a obtenção da constante ***b*** é aplicável usando os métodos de regressão linear simples.

Tabela 3. Descrição das variáveis do padrão de coloração.

Nome	Descrição
D	Padrão de coloração dorsal.
PV	Padrão de coloração ventral.
FPO	Faixa preta da região lateral da cabeça (ausência/presença, e extensão da faixa quando presente).

Tratamento das variáveis do padrão de coloração

A obtenção das variáveis qualitativas da morfologia externa realizou-se mediante o exame das cores e a quantificação dos padrões de coloração de cada exemplar.

Como os processos de fixação e armazenamento das coleções em líquido não garantem a conservação dos padrões de coloração dos indivíduos (Muñoz-Saba e Simmons 2005), só uma amostra dos exemplares analisados neste trabalho esteve em condições para avaliação dos padrões de coloração (Apêndice 1).

Tratamento das variáveis qualitativas da morfologia interna.

Osteologia Craniana.

O levantamento da informação da osteologia craniana foi realizado mediante a revisão de 23 crânios diafanizados e corados para osso e cartilagem e 3 crânios secos (Apêndice

2), provenientes de localidades situadas ao longo da distribuição dos indivíduos do complexo *Philodryas olfersii*. A preparação dos crânios corados e diafanizados foi realizada com a aplicação dos procedimentos descritos no protocolo de Maisano (2008).

Anatomia Hemipeniana

Uma amostra de 56 hemipênis extraídos de 52 machos adultos do complexo *Philodryas olfersii* foi selecionada para as análises de anatomia hemipeniana (Apêndice 3). A avaliação da variação na simetria bilateral dos hemipênis foi realizada mediante a revisão dos dois órgãos de um mesmo indivíduo. A escolha dos exemplares analisados foi baseada na sua distribuição geográfica, abrangendo a maior área possível da distribuição geográfica conhecida para a espécie. A preparação dos hemipênis foi feita empregando uma modificação dos protocolos propostos por Myers e Cadle (2003) e Zaher e Prudente (2003). Estas modificações incluem o preenchimento dos hemipênis com vaselina corada com azul e a posterior submersão por 24 horas dos hemipênis numa solução de álcool (70%) saturada com Vermelho de Alizarina. A primeira modificação foi efetuada para proporcionar um maior contraste das estruturas na superfície do hemipênis, e a segunda modificação foi realizada com o propósito de corar as estruturas calcificadas do hemipênis. A coloração das estruturas calcificadas do hemipênis com Vermelho de Alizarina já havia sido empregada em vários estudos de biologia comparada de lagartos (Dixon e Lamar 1981, Uzzel 1966) e serpentes (Nunes 2008), servindo como ferramenta para o reconhecimento e definição de micro e macroestruturas que, ao olho nu, não conseguiriam ser identificadas.

3.5. Critérios para o Agrupamento de Indivíduos

Dois critérios de agrupamento foram definidos para organizar os indivíduos do complexo *Philodryas olfersii* em grupos comparáveis. Estes grupos de indivíduos foram empregados com o propósito de realizar as comparações necessárias para testar a hipótese de que as subespécies de *P. olfersii* propostas por Thomas (1976) são distinguíveis morfológicamente.

Critério de Subespécies.

Este critério está baseado na delimitação geográfica das áreas de ocorrência propostas pelo Thomas (1976) para cada uma das subespécies de *P. olfersii*. O critério foi definido já que Thomas (1976) indicou limites geográficos claros entre as subespécies propostas para *P. olfersii*, assumindo que a variação morfológica entre os indivíduos destas áreas era discreta. A demarcação das áreas de distribuição das subespécies, seguiu como modelo, o mapa apresentado por Thomas (1976: pág. 155) para a espécie *P. olfersii*. Os indivíduos foram designados dentro dos grupos das subespécies de acordo com a sua localidade geográfica. Deste modo, os exemplares das localidades de que se sobrepuseram com a área de distribuição de uma das três subespécies foram agrupados sob o nome desta. Assim, três grupos de indivíduos foram formados inicialmente, um para *Philodryas olfersii olfersii*, outro para *P. olfersii herbeus* e outro para *P. olfersii latirostris*.

Cabe salientar que Thomas (1976: págs. 159-160) menciona um grupo de indivíduos com características intermediárias no padrão de coloração entre as subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus*. Embora o autor não faça referência a isto, estes indivíduos são de localidades de uma área que se encontra ao interior da distribuição definida para a subespécie *P. o. herbeus* e próxima ao limite norte da distribuição da subespécie *P. o.*

olfersii. Esta área representa uma área de simpatria entre as duas subespécies e se localiza entre o centro do estado de Minas Gerais (Pirapora) e os estados litorâneos de Rio de Janeiro (São João da Barra) e Espírito Santo (São Mateus). No entanto, o autor não delimitou essa área no mapa da distribuição das subespécies, e os indivíduos destas localidades foram plotados no interior da área definida para *P. o. herbeus* (Figura 1). Do mesmo modo, na seção do material examinado da subespécie *P. o. olfersii* (Thomas 1976: pág. 310), o autor citou vários espécimes (13 no total) procedentes da mesma área de simpatria, localizada ao interior da região de distribuição de *P. o. herbeus*.

Tomando em conta as evidências e as incongruências que Thomas (1976) apresentou sobre a região de simpatria entre *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus*, os exemplares revisados neste trabalho com localidades no interior desta área foram reunidos em outro grupo, aqui denominado como ***olf-her***. Tendo feito isso, e visando avaliar os exemplares do grupo ***olf-her*** nas análises de estatística multivariada, estes foram agrupados junto com os indivíduos designados como *P. o. olfersii* ou com os de *P. o. herbeus*. Na Tabela 4 são apresentados os agrupamentos das subespécies com o grupo ***olf-her*** usadas nas análises de estatística multivariada para testar a hipótese de estudo. O arranjo das subespécies que incluiu *P. o. olfersii* mais o ***olf-her*** foi chamado de agrupamento do sudeste (**SD**) e o arranjo contendo *P. o. herbeus* mais ***olf-her*** foi chamado de agrupamento do nordeste (**ND**).

Tabela 4. Agrupamentos definidos para as comparações entre os grupos da hipótese de estudo.

Agrupamentos	Grupos comparados nas análises de variação morfológica		
	<i>P. o. olfersii</i>	<i>P. o. herbeus</i>	<i>P. o. latirostris</i>
SD	<i>P. o. olfersii</i> + <i>olf-her</i>	<i>P. o. herbeus</i>	<i>P. o. latirostris</i>
ND	<i>P. o. olfersii</i>	<i>P. o. herbeus</i> + <i>olf-her</i>	<i>P. o. latirostris</i>

Critério de Padrões de Coloração

O segundo critério aplicado para agrupar os exemplares e testar a hipótese de estudo foi o padrão de coloração dos indivíduos do complexo *Philodryas olfersii*. Este critério foi escolhido por que a diagnose das subespécies que Thomas (1976) propôs foi baseada nos padrões de coloração dos indivíduos. Para este estudo, os padrões de coloração foram definidos empregando-se as combinações e tendências encontradas no conjunto de variáveis de coloração corporal (Tabela 3). Desta forma, foi avaliada a variação morfológica quantitativa e qualitativa entre os agrupamentos construídos sob este critério.

3.6. Análise dos Dados

Pela natureza dos dados e das variáveis utilizadas neste trabalho, diferentes tipos de análises foram empregados para avaliar a variação morfológica e testar a hipótese proposta. Para as variáveis quantitativas (morfométricas e merísticas) foram utilizadas análises estatísticas. As variáveis qualitativas da morfologia externa (padrões de coloração) foram empregadas como critério adicional de agrupamento dos indivíduos como um argumento complementar para testar a hipótese de estudo proposta neste trabalho. Os dados obtidos da morfologia interna (craniana e hemipeniana) foram avaliados mediante análises de anatomia comparada.

3.6.1. Análises Estatísticas

Dimorfismo Sexual

Para evitar possíveis mascaramentos dos padrões de variação morfológica por diferenças atribuídas ao sexo dos indivíduos (dimorfismo sexual), a prova univariada do teste T (Student's T-test) foi realizada entre os machos e as fêmeas para cada uma das

variáveis morfométricas. No caso das variáveis merísticas, o teste não-paramétrico de Wilcoxon foi empregado para avaliar o dimorfismo sexual de cada variável. A presença de dimorfismo sexual no interior de cada um dos grupos estabelecidos pelos critérios de agrupamento (Subespécies e Padrão de Coloração) e a diferença entre estes grupos foi avaliada mediante o uso da análise de variância de duas vias (*two-way* ANOVA). Esta análise foi efetuada para cada uma das variáveis quantitativas empregando-se como fatores (variáveis independentes) o sexo e os critérios de agrupamento.

Comparação entre grupos

Uma vez que os indivíduos foram organizados de acordo com os dois critérios de agrupamento, as diferenças entre as variáveis quantitativas dos grupos foram avaliadas através de uma série de análises estatísticas descritivas, univariadas e multivariadas. A seguir são descritas detalhadamente e passo por passo as análises estatísticas utilizadas nas comparações entre os grupos.

1. Estatísticas descritivas (amplitude, média e desvio padrão) de cada uma das variáveis quantitativas de cada grupo.
2. Gráficos de estatística descritiva (Histogramas e Diagramas de Caixa) para cada variável (morfométricas e merísticas) e entre os grupos definidos por cada critério.
3. Teste de normalidade empregando-se tanto o teste de Kolmogorov-Smirnov (K-S) como o de Shapiro-Wilk (S-W) para cada variável, em cada grupo.
4. Análise de variância (ANOVA) entre os grupos quando as variáveis são normais (i. e. aquelas que apresentaram uma distribuição normal nos testes de K-S e S-W) e teste de Kruskal-Wallis entre os grupos quando as variáveis não são normais.

5. Ajuste de Bonferroni para cada ANOVA ou teste de Kruskal-Wallis realizado entre as variáveis dos agrupamentos de subespécies.
6. Análise de componentes principais (PCA) para as variáveis morfométricas e análise de coordenadas principais (PCoA) para as variáveis merísticas. Nos gráficos destas análises, os grupos foram delimitados por um polígono do primeiro componente principal (CP1)/coordenada principal (CoP1) versus o segundo componente principal (CP2)/coordenada principal (CoP2). Por conta da natureza dos dados, o PCA das variáveis morfométricas foi realizado usando a matriz de variância-covariância. Já para as variáveis merísticas, o PCoA foi realizado empregando-se a matriz de distância ou de dissimilaridade construída a partir o índice de Gower.
7. Análise de funções discriminantes (DFA) entre os grupos definidos para cada critério. Adicionalmente, as porcentagens de reclassificação (PRC) foram calculadas para cada grupo.
8. Análise multivariada de variância (MANOVA) entre os grupos empregando-se as variáveis morfométricas e análise de variância multivariada com permutações (pMANOVA) entre os grupos empregando-se as variáveis merísticas.

Os histogramas e os diagramas de caixa (*box plots*) foram construídos com o propósito de obter uma visão preliminar da variação morfológica para cada variável e entre os grupos definidos por cada critério. Para avaliar o padrão de distribuição de cada variável nos grupos definidos foram empregados os testes de normalidade de Kolmogorov-Smirnov e de Shapiro-Wilk. A ANOVA e o teste de Kruskal-Wallis foram utilizados com o propósito de detectar diferenças significativas entre os grupos, para cada variável. O Ajuste de Bonferroni foi empregado para detectar entre quais das três subespécies existe diferença significativa, para cada variável.

O PCA e o PCoA foram empregados para avaliar a distribuição dos exemplares no espaço multivariado sem uma hipótese de agrupamento prévia. Por definição, tanto o PCA como o PCoA não são elaborados com a postulação prévia de uma hipótese de agrupamento, portanto nos gráficos de CP1/CoP1 vs CP2/CoP2 deste estudo, os grupos foram apresentados como delimitações espaciais (polígonos) dos indivíduos agrupados pelos critérios.

A DFA foi efetuada para avaliar a distribuição dos exemplares no espaço multivariado com uma hipótese a priori de agrupamento. Para esta análise, as hipóteses empregadas foram os dois critérios de agrupamento de indivíduos usados neste estudo. Na Tabela de reclassificação da DFA, cada indivíduo é classificado de acordo com as suas informações (variáveis) no interior de um dos grupos definidos. Com isto, as PRC foram calculadas para avaliar como a DFA classificou os indivíduos nos diferentes grupos. Para testar a hipótese de estudo baseando-se no critério das subespécies, foram feitas duas DFA empregando-se como hipóteses a priori os dois agrupamentos **SD** e **ND** (ver Tabela 4).

A MANOVA e a pMANOVA foram usadas para elucidar a possível presença de diferenças entre os agrupamentos de cada critério. Para detectar diferenças entre os grupos com a MANOVA, foram empregados quatro estatísticas diferentes, *Wilks-Lambda*, *Hotelling-Lawley*, *Pillai* e *Roy*. Para determinar diferenças entre os grupos com a pMANOVA foram empregadas 1000 permutações sobre a mesma matriz de distância de dissimilaridade empregada no PCoA.

A construção e edição das matrizes dos dados morfológicos foi realizada no programa Excel do pacote Office 2007 Professional Plus. As análises estatísticas foram efetuadas no programa R, versão 2.13. Na realização dos gráficos de estatística descritiva (Histogramas e Diagramas de Caixa) e dos gráficos de estatística multivariada (PCA, PCoA e DFA) foi utilizado o pacote “*graphics*” para o programa R (R Development Core Team 2011).

Scripts para a realização dos gráficos foram tomados e modificados de Maindonald e Braun (2008). Para o teste de normalidade de Kolmogorov-Smirnov foi utilizado o pacote “*nortest*” para o programa R (Gross sem data). Para os testes de Shapiro-Wilk, T-Student, Wilcoxon, ANOVA, Kruskal-Wallis, PCA, PCoA e MANOVA foi utilizado o pacote “*stats*” para o programa R (R Development Core Team 2011). Para *two-way* ANOVA foi empregado o pacote “*car*” para o programa R (Fox e Sanford 2011). Para a DFA foi utilizado o pacote “*MASS*” do programa R (Venables e Ripley 2002) Para a pMANOVA e para a construção da matriz de dissimilaridade das variáveis merísticas foi empregado o pacote “*vegan*” para o programa R (Oksanen et al. 2011). A estimativa de dados faltantes com o algoritmo EM foi realizado utilizando o pacote “*norm*” para o programa R (Novo 2010).

3.6.2. Análises de Anatomia Comparada.

Osteologia Craniana

Com o propósito de obter a base para a comparação entre as estruturas ósseas cranianas dos exemplares do complexo *P. olfersii*, a descrição da anatomia craniana detalhada de um indivíduo foi efetuada como primeiro passo. Assim, o crânio do exemplar *Philodryas olfersii* MCP 17480 (♂, Anita Garibaldi, SC, Brasil), foi corado, diafanizado, completamente limpo e desarticulado seletivamente. Neste processo, os ossos do lado direito do crânio, pertencentes aos complexos nasal, circum-orbital, suspensório, mandibular e do arco palato-maxilar, foram completamente desarticulados. Para este exemplar, todos os ossos desarticulados foram descritos detalhadamente, junto com as suas relações topográficas com os demais ossos do crânio. Os crânios corados e diafanizados dos outros indivíduos preparados para osteologia foram limpos e desarticulados seletivamente. Esta última desarticulação só envolveu a separação dos complexos nasal,

circum-orbital, suspensório e mandibular e do arco palato-maxilar. A anatomia craniana destes exemplares foi descrita detalhadamente e comparada com as descrições obtidas do indivíduo acima mencionado, registrando as diferenças. Apenas a descrição da anatomia craniana do indivíduo modelo (MCP 17480) é apresentada na seção dos resultados.

As comparações da anatomia craniana foram realizadas entre os indivíduos agrupados pelos critérios de subespécies e de padrão de coloração. A variação morfológica no interior de cada grupo, tanto segundo o critério das subespécies como o dos padrões de coloração, foi sumarizada e empregada para a comparação entre os grupos.

A nomenclatura das estruturas e dos complexos de ossos do crânio seguiu Cundall (1981), Cundall e Irish (2008), Underwood (1967), Rieppel (1977, 1978), Habit e colaboradores (1992) e Lobo e Scrocchi (1994). As abreviações empregadas nas descrições da anatomia craniana encontram-se no Apêndice 4.

Anatomia hemipeniana

Como passo inicial no processo de comparação da morfologia externa dos hemipênis do complexo *Philodryas olfersii*, os hemipênis dos indivíduos IBSP 63455 e MZUSP 5957 foram descritos detalhadamente. Estas descrições foram empregadas como modelos para a comparação com os hemipênis dos demais exemplares analisados. A nomenclatura proposta por Zaher (1999) para a anatomia e ornamentação do hemipênis foi empregada nas descrições. As comparações foram realizadas entre os indivíduos agrupados tanto pelo critério de subespécies como pelo padrão de coloração.

3.7. Mapas

O georreferenciamento das localidades dos indivíduos revisados foi realizado empregando-se os *gazeteers* do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE 2011). Como base para a construção dos mapas, as camadas (*.shp) dos mapas políticos e de relevo altitudinal da base digital do Jardim Botânico de Nova York (*Americas Base Map*, Bettler et al. 2004) foram utilizadas. A elaboração dos mapas para esta dissertação foi realizada no programa ArcGis, versão 9.3.

3.8. Fotografias

O crânio e os elementos ósseos desarticulados do exemplar MCP 17480 e os hemipênis de três indivíduos (IBSP 63455, MZUSP 5957 e MZUSP 7219) foram fotografados mediante um processo de captura e automontagem de imagens. Este procedimento foi realizado empregando-se a câmara de vídeo Leica DFC 425 acoplada à lupa de automontagem Leica M205-A com objetiva planapocromática de 1x. O processo de aquisição e automontagem das imagens foi efetuado no programa Leica Application Suite Montage (LAS) com a seguinte configuração: formato dos arquivos *Tiff*, método de montagem misturado (*Blended*), método de otimização preciso (*Accuracy*) e alinhamento ativado.

Todas as imagens produzidas e as Figuras realizadas para este trabalho foram limpas e editadas no programa de edição de imagens Photoshop, do pacote Adobe Suite versão CS5.

4. Resultados

Um total de 676 indivíduos do complexo da espécie *Philodryas olfersii* provenientes de 341 localidades geográficas foram revisados para este estudo. A Figura 6 apresenta a distribuição geográfica dos exemplares do complexo analisados. As localidades de ocorrência dos exemplares empregados para a obtenção das variáveis osteológicas e de hemipênis são apresentadas na Figura 7. Na Tabela 5 são apresentadas as quantidades de indivíduos revisados para cada tipo de variável morfológica utilizada para testar a hipótese de estudo.

Tabela 5. Número de indivíduos (machos e fêmeas) revisados para cada tipo de variável morfológica.

Tipo de Variável	<u>Fêmeas</u>	<u>Machos</u>
Morfométrica	272 ind.	188 ind.
Merística	385 ind.	291 ind.
Osteologia	15 ind.	8 ind.
Hemipênis	--	52 ind.
Coloração	333 ind.	238 ind.

4.1. Agrupamento dos Indivíduos

Agrupamento segundo as subespécies de Thomas (1976).

A distribuição geográfica dos exemplares analisados para testar a hipótese de estudo empregando-se as variáveis merísticas e morfométricas é apresentada nas Figuras 8 e 9

respectivamente. Na Tabela 6 são apresentados os tamanhos amostrais de cada grupo (*subespécies*) empregados nas análises de variação morfológica.

Tabela 6. Número de indivíduos (machos e fêmeas) revisados por subespécie para cada tipo de variável morfológica.

Variáveis	Grupos (Subespécies)			
	<i>P. o. olfersii</i>	<i>P. o. herbeus</i>	<i>P. o. latirostris</i>	<i>olf-her</i>
Morfométricas	105 ♀	117 ♀	35 ♀	15 ♀
	79 ♂	80 ♂	22 ♂	7 ♂
Merísticas	110 ♀	201 ♀	54 ♀	20 ♀
	88 ♂	149 ♂	40 ♂	14 ♂
Osteológicas	4 ♀	8 ♀	2 ♀	1 ♀
	2 ♂	6 ♂		
Hemipênis	24	19	7	2

Variação das características de coloração entre as subespécies e agrupamento segundo os padrões de coloração.

Na Tabela 7 são apresentados os tamanhos amostrais dos agrupamentos de subespécies empregados na análise de variação das variáveis de coloração. Algumas das características de coloração se mostraram muito variáveis nos agrupamentos de subespécies, sendo que varias destas características exibiram ampla sobreposição entre as subespécies. A variável **PV** não exibiu variação entre os indivíduos analisados. Para a variável de coloração **D** se apresentaram dois estados de variação: 1) dorso do corpo e da cabeça completamente verdes (Figuras 10 e 11) e, 2) dorso da cabeça marrom e dorso do corpo verde com uma faixa marrom na região vertebral envolvendo de 1 a 3 fileiras de escamas dorsais e que se entende desde o pescoço até a ponta da cauda (Figuras 5, 12 e 13). Para *P. o. olfersii*, 2 de 167 indivíduos (1%) do seu agrupamento exibiram o primeiro estado da variável de coloração **D**, para *P. o. herbeus* 276 de 294 (93%), para *P. o. latirostris* 59 de 83 (71%) e

para *olf-her* 2 de 27 (7%). Para esta variável não foram registradas diferenças entre machos e fêmeas. A variável de coloração **FPO** exibiu três estados de variação: 1) ausência da faixa preta lateral da cabeça, 2) ausência da faixa preta pré-orbital e faixa preta pós-orbital envolvendo de 3 a 4 escamas temporais (Figura 11B) e, 3) faixa preta pré-orbital envolvendo três escamas (nasal, loreal e pré-orbital) e faixa preta pós-orbital envolvendo de 3 a 8 escamas temporais (Figuras 4, 11, 12 e 13). Para esta variável, 217 dos 294 exemplares (73%) do agrupamento de *P. o. herbeus* apresentaram o primeiro estado, 5 dos 83 (6%) de *P. o. latirostris* e 1 dos 27 (3%) de *olf-her*. O primeiro estado da variável **FPO** não foi exibido por nenhum dos indivíduos do agrupamento da subespécie *P. o. olfersii*. O segundo estado da variável **FPO** foi apresentado por 12 dos 167 indivíduos (7%) do agrupamento de *P. o. olfersii*, 11 dos 294 (3%) de *P. o. herbeus*, 10 dos 83 (12%) de *P. o. latirostris* e por 4 dos 27 (14%) de *olf-her*. O terceiro estado desta variável foi exibido por 155 dos 167 indivíduos (93%) do agrupamento de *P. o. olfersii*, 66 dos 294 (22%) de *P. o. herbeus*, 68 dos 83 (83%) de *P. o. latirostris* e por 22 dos 27 (81%) de *olf-her*. Os três estados da variável **FPO** não registraram diferenças entre machos e fêmeas.

Tabela 7. Número de indivíduos (machos e fêmeas) revisados para a avaliação das variáveis de coloração para cada agrupamento de subespécie.

<i>P. o. olfersii</i>	<i>P. o. herbeus</i>	<i>P. o. latirostris</i>	<i>olf-her</i>
95 ♀ / 72 ♂	177 ♀ / 117 ♂	47 ♀ / 36 ♂	14 ♀ / 13 ♂

A avaliação do conjunto de variáveis de coloração corporal permitiu reconhecer e definir dois padrões de coloração para os indivíduos pertencentes ao complexo *Philodryas olfersii*. O primeiro padrão definido (**PD1**) correspondeu aos indivíduos com o dorso do corpo e da cabeça de cor verde; uma faixa longitudinal de cor preta na região lateral da cabeça (em 60% da amostra está ausente), de largura e comprimento variáveis, que pode se

estender da escama pós-nasal até as escamas posteriores às escamas temporais; e o ventre de cor verde claro (Figuras 10, 11A e 11B). O segundo padrão reconhecido (**PD2**) correspondeu aos exemplares que apresentaram a região dorsal do corpo de cor verde; a região dorsal da cabeça e o começo do pescoço de cor marrom; uma faixa longitudinal de cor marrom de largura variável (1-3 fileiras de escamas dorsais), que se estende do pescoço até quase a ponta da cauda, passando por toda a região vertebral do corpo; uma faixa longitudinal de cor preta sempre presente na região lateral da cabeça, de largura e comprimento variáveis, que pode se estender da escama pós-nasal até as escamas posteriores às escamas temporais; e o ventre de cor verde claro (Figuras 2, 3, 4, 5 e 12 e 13). A distribuição geográfica dos indivíduos agrupados pelo seu padrão de coloração e empregados para testar a hipótese de estudo é apresentada na Figura 14. Na Tabela 8 são apresentados os tamanhos amostrais dos grupos construídos utilizando-se o critério do padrão de coloração, para cada tipo de variável morfológica.

Tabela 8. Número de indivíduos (machos e fêmeas) revisados por cada padrão de coloração para cada tipo de variável morfológica. **PD1**: primeiro padrão de coloração; **PD2**: segundo padrão de coloração.

Variáveis	Padrões de Coloração	
	PD1	PD2
Morfométricas	50 ♀ / 56 ♂	114 ♀ / 31 ♂
Merísticas	198 ♀ / 141 ♂	135 ♀ / 97 ♂
Osteológicas	8 ♀ / 6 ♂	7 ♀ / 2 ♂
Hemipênis	25	27

4.2. Análises Estatísticas

A matriz de variáveis merísticas utilizada para as análises estatísticas foi construída utilizando-se as variáveis **VE**, **SBC**, **SLB**, **SLBO**, **ILB**, **ILBC** e **STR**, já que as demais variáveis merísticas (**DOR**, **GE**, **FA**, **EA**, **DPr** e **PO**) não apresentaram qualquer variação entre os grupos de indivíduos do complexo *Philodryas olfersii* avaliados.

A avaliação da variação morfológica utilizando as variáveis de dentição **DMax** e **DDent** foi realizada de forma separada da matriz construída para o restante dos dados merísticos. Isso se fez necessário devido ao fato de que os grupos de indivíduos avaliados para estas duas variáveis apresentaram um tamanho amostral menor comparado às demais variáveis merísticas. Assim, as variáveis de dentição não foram empregadas nas análises multivariadas, e só foram avaliadas com provas estatísticas univariadas.

4.2.1. Dimorfismo Sexual

As análises estatísticas empregadas para avaliar o dimorfismo sexual entre os indivíduos do complexo *P. olfersii*, apresentaram diferenças significativas para a grande maioria das variáveis utilizadas. Diferenças significativas entre machos e fêmeas foram obtidas nas análises com as variáveis morfométricas avaliadas. Os valores de significância para as comparações entre os machos e as fêmeas, empregando-se o teste T para as variáveis morfométricas, são apresentados na Tabela 9.

No caso das variáveis merísticas, os resultados do teste de Wilcoxon para as comparações entre os machos e as fêmeas indicaram diferenças significativas para quatro das nove variáveis avaliadas (Tabela 9).

Tabela 9. Resultados (*p-values*) do teste T para o dimorfismo sexual empregando as variáveis morfométricas das matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*), e do teste de Wilcoxon para as variáveis merísticas. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*).

Variáveis Morfométricas									
CRC (<i>NS</i>)	**	LNa (<i>NS</i>)	**	FrAt (<i>NS</i>)	**	CoFo (<i>NS</i>)	**		
CC (<i>NS</i>)	**	LOc (<i>NS</i>)	**	FrPt (<i>NS</i>)	**	CONa (<i>NS</i>)	**		
CCB (<i>NS</i>)	**	LcSu (<i>NS</i>)	**	ComS (<i>NS</i>)	**	CFSu (<i>NS</i>)	**		
CFPa (<i>NS</i>)	**	DO (<i>NS</i>)	**	ComP (<i>NS</i>)	**	COSu (<i>NS</i>)	**		
CFR (<i>NS</i>)	**	ComF (<i>NS</i>)	**	LaPa (<i>NS</i>)	**	ComPd (<i>NS</i>)	**		
CRC (<i>SC</i>)	**	LNa (<i>SC</i>)	**	FrAt (<i>SC</i>)	**	CoFo (<i>SC</i>)	**		
CC (<i>SC</i>)	**	LOc (<i>SC</i>)	**	FrPt (<i>SC</i>)	**	CONa (<i>SC</i>)	**		
CCB (<i>SC</i>)	**	LcSu (<i>SC</i>)	**	ComS (<i>SC</i>)	**	CFSu (<i>SC</i>)	**		
CFPa (<i>SC</i>)	**	DO (<i>SC</i>)	**	ComP (<i>SC</i>)	**	COSu (<i>SC</i>)	**		
CFR (<i>SC</i>)	**	ComF (<i>SC</i>)	**	LaPa (<i>SC</i>)	**	ComPd (<i>SC</i>)	**		
Variáveis Merísticas									
VE	**	SBC	**	SLB	<u>ss</u>	SLBO	<u>ss</u>	ILB	<u>ss</u>
ILBC	<u>ss</u>	SRT	<u>ss</u>	DMax	*	DDent	*		

Para a maioria das variáveis morfométricas, a *two-way* ANOVA apresentou diferenças significativas entre os machos e as fêmeas de cada subespécie, e não apresentou interação entre os dois fatores, sexo e subespécie. Na Tabela 10 são apresentados os resultados da *two-way* ANOVA realizada com as variáveis morfométricas para as três subespécies de *P. olfersii*.

Tabela 10. Resultados (*p-values*) da *two-way* ANOVA empregando as matrizes morfométricas não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) e utilizando as variáveis independentes do sexo e o critério de agrupamento segundo as subespécies (Subspp). Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

Variável	Matriz <i>NS</i>			Matriz <i>SC</i>		
	Subspp	Sexo	Interação	Subspp	Sexo	Interação
CRC	**	**	<u>ss</u>	**	**	<u>ss</u>
CC	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
CCB	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
CFPa	**	**	<u>ss</u>	**	**	<u>ss</u>
CFR	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
LNa	**	**	<u>ss</u>	**	**	<u>ss</u>
LOc	**	**	*	**	**	*
LcSu	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
DO	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
ComF	**	**	<u>ss</u>	*	**	<u>ss</u>
FrAt	**	**	*	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
FrPt	**	**	*	*	**	<u>ss</u>
ComS	**	**	<u>ss</u>	**	**	<u>ss</u>
Comp	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	*
LaPa	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
CoFo	**	**	<u>ss</u>	**	**	<u>ss</u>
CONa	**	**	<u>ss</u>	**	**	<u>ss</u>
CFSu	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
COSu	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
CompD	**	**	<u>ss</u>	**	**	<u>ss</u>

Para os padrões de coloração, a *two-way* ANOVA apresentou diferenças significativas entre machos e fêmeas em cada padrão para a maioria das variáveis morfométricas. Adicionalmente, a análise não apresentou diferenças significativas no dimorfismo sexual entre os padrões. A Tabela 11 apresenta os resultados da *two-way* ANOVA para os padrões de coloração realizada com as variáveis morfométricas.

Tabela 11. Resultados (*p-values*) da *two-way* ANOVA para as matrizes morfométricas não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) utilizando as variáveis independentes do sexo e o critério de agrupamento segundo os padrões de coloração (P.Col.). Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

Variável	Matriz <i>NS</i>			Matriz <i>SC</i>		
	P.Col.	Sexo	Interação	P.Col.	Sexo	Interação
CRC	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
CC	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
CCB	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
CFPa	**	**	<u>ss</u>	**	**	<u>ss</u>
CFR	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
LNa	**	**	<u>ss</u>	**	**	<u>ss</u>
LOc	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
LcSu	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
DO	**	**	*	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
ComF	**	**	**	<u>ss</u>	**	*
FrAt	**	**	**	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
FrPt	**	**	**	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
ComS	**	**	*	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
ComP	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
LaPa	**	**	*	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
CoFo	*	**	<u>ss</u>	**	**	<u>ss</u>
CONa	**	**	<u>ss</u>	**	**	<u>ss</u>
CFSu	**	**	<u>ss</u>	*	**	<u>ss</u>
COSu	**	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>
ComPd	**	**	<u>ss</u>	**	**	<u>ss</u>

A *two-way* ANOVA realizada para as subespécies apresentou diferenças significativas entre os machos e as fêmeas em cada grupo de subespécies, para quatro das nove variáveis merísticas. Por outro lado, esta análise não apresentou diferenças significativas no dimorfismo sexual entre as subespécies para oito das nove variáveis merísticas. Para os agrupamentos segundo os padrões de coloração, o teste apresentou diferenças significativas entre os sexos em cada grupo de padrão de coloração, para três das nove

variáveis merísticas. Esta mesma análise não apresentou diferenças significativas no dimorfismo sexual entre os padrões de coloração em oito das nove variáveis merísticas.

Na Tabela 12 apresentam-se os resultados das *two-way* ANOVA realizadas com as variáveis merísticas para as subespécies e para os padrões de coloração.

Tabela 12. Resultados (*p-values*) das *two-way* ANOVA realizadas empregando as variáveis merísticas e utilizando as variáveis independentes do sexo e os critérios de agrupamento segundo as subespécies (Subspp) e segundo os padrões de coloração (P.Col.). Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

Variável	Subespécies			Padrões de Coloração		
	Subspp	Sexo	Interação	P.Col.	Sexo	Interação
VE	**	**	<u>ss</u>	**	**	<u>ss</u>
SBC	**	**	<u>ss</u>	**	**	<u>ss</u>
SLB	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SLBO	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ILB	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ILBC	**	<u>ss</u>	*	*	*	<u>ss</u>
SRT	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>	**
DMax	**	*	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>
DDent	**	*	<u>ss</u>	**	<u>ss</u>	<u>ss</u>

Tendo-se em conta que todos os resultados das análises de dimorfismo sexual apresentaram diferenças significativas para a maioria das variáveis quantitativas avaliadas, decidiu-se separar os indivíduos de acordo com o seu sexo para as análises estatísticas.

4.2.2. Diferenciação das subespécies

Análises de variação da matriz morfométrica de fêmeas

Estatística descritiva

A amplitude, a média e o desvio padrão são reportados na Tabela 13 para os dados não transformados das variáveis morfométricas de fêmeas para cada uma das subespécies. O agrupamento de fêmeas da subespécie *P. o. olfersii* apresentou valores médios superiores ao das outras duas subespécies para as variáveis morfométricas não transformadas, sendo seguido pelo agrupamento de *P. o. latirostris* e com *P. o. herbeus* com os menores valores médios. Nas Figuras 15, 16 e 17 são apresentadas as distribuições das frequências de dados (histogramas) das variáveis morfométricas log-transformadas da matriz **NS**, para os agrupamentos de *Philodryas olfersii olfersii*, *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris* respectivamente. Os histogramas das Figuras 15, 16 e 17 apresentam a maioria das variáveis morfométricas em cada grupo com uma distribuição similar à normal. No entanto, as variáveis morfométricas **LOc**, **ComS**, **LaPa**, **CoFo**, **CFSu** e **ComPd** do agrupamento da subespécie *P. o. latirostris* apresentaram uma distribuição similar à bimodal nos histogramas (Figura 19).

A Figura 18 contém os diagramas de caixa que mostram a comparação da distribuição de dados das variáveis morfométricas da matriz **NS** entre os três grupos (subespécies) avaliados. Nesta comparação gráfica foi claramente reconhecido um padrão em que a magnitude dos valores das medianas das variáveis morfométricas segue a seguinte ordem *P. o. herbeus* < *P. o. latirostris* < *P. o. olfersii*. Tanto nos diagramas de caixa, como nos histogramas, fica evidente que as variáveis morfométricas apresentaram uma amplitude de variação considerável em cada grupo (ver Tabela 13), sendo na sua maioria menores na subespécie *P. o. herbeus*.

Na Tabela 14 são apresentados os resultados dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov e Shapiro-Wilk, realizadas com as variáveis morfométricas de fêmeas das três subespécies. As variáveis morfométricas nos três grupos apresentaram uma distribuição normal corroborada pelos dois teste de normalidade empregados.

Tabela 14. Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de fêmeas, das três subespécies. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

Variável	<i>P. olfersii olfersii</i>		<i>P. olfersii herbeus</i>		<i>P. olfersii latirostris</i>	
	K-S	S-W	K-S	S-W	K-S	S-W
CRC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CCB	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CFPa	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CFR	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
LNa	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
LOc	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
LcSu	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
DO	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ComF	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
FrAt	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
FrPt	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ComS	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ComP	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
LaPa	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CoFo	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CONa	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CFSu	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
COSu	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ComPd	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>

Análise de Variância

Os resultados da ANOVA utilizada para a comparação entre as variáveis morfométricas da matriz *NS* das três subespécies são apresentados na Tabela 15. A ANOVA mostrou a existência de diferenças significativas em 19 das 20 variáveis morfométricas entre as fêmeas das três subespécies.

Tabela 15. Resultados (*p-values*) da ANOVA entre as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de fêmeas, de *P. o. olfersii*, *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris*. $\alpha = 0,05$. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

CRC	**	LNa	**	FrAt	**	CoFo	<u>ss</u>
CC	**	LOc	**	FrPt	**	CONa	*
CCB	**	LcSu	*	ComS	**	CFSu	**
CFPa	**	DO	**	ComP	**	COSu	*
CFR	**	ComF	**	LaPa	**	ComPd	*

Ajuste de Bonferroni

Os resultados das comparações múltiplas realizadas entre os agrupamentos das três subespécies, com a matriz de variáveis morfométricas não escalada (*NS*) de fêmeas, são apresentadas na Tabela 16. Das 20 variáveis morfométricas analisadas, 2 variáveis (**LNa** e **LOc**) relacionadas com a largura da região do focinho dos indivíduos apresentaram diferenças significativas entre os agrupamentos das subespécies *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris*. Entre os agrupamentos das subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus* todas as variáveis morfométricas apresentaram diferenças significativas. Na comparação entre os agrupamentos das subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris*, 5 das 20 variáveis morfométricas avaliadas, todas relacionadas à região anterior da cabeça, exibiram diferenças significativas.

Tabela 16. Resultados do ajuste de Bonferroni para a comparação entre as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de fêmeas das três subespécies. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*).

<i>Philodryas olfersii herbeus</i>		<i>Philodryas olfersii herbeus</i>		<i>Philodryas olfersii latirostris</i>	
CRC	<u>ss</u>	CRC	**	CRC	<u>ss</u>
CC	<u>ss</u>	CC	**	CC	<u>ss</u>
CCB	<u>ss</u>	CCB	**	CCB	<u>ss</u>
CFPa	<u>ss</u>	CFPa	**	CFPa	<u>ss</u>
CFR	<u>ss</u>	CFR	**	CFR	*
LNa	*	LNa	**	LNa	<u>ss</u>
LOc	*	LOc	**	LOc	*
LcSu	<u>ss</u>	LcSu	**	LcSu	<u>ss</u>
DO	<u>ss</u>	DO	**	DO	*
ComF	<u>ss</u>	ComF	**	ComF	*
FrAt	<u>ss</u>	FrAt	**	FrAt	<u>ss</u>
FrPt	<u>ss</u>	FrPt	**	FrPt	*
ComS	<u>ss</u>	ComS	**	ComS	<u>ss</u>
ComP	<u>ss</u>	ComP	**	ComP	<u>ss</u>
LaPa	<u>ss</u>	LaPa	**	LaPa	<u>ss</u>
CoFo	<u>ss</u>	CoFo	**	CoFo	<u>ss</u>
CONa	<u>ss</u>	CONa	**	CONa	<u>ss</u>
CFSu	<u>ss</u>	CFSu	**	CFSu	<u>ss</u>
COSu	<u>ss</u>	COSu	**	COSu	<u>ss</u>
ComPd	<u>ss</u>	ComPd	**	ComPd	<u>ss</u>

Análise de Componentes Principais

Para o escalamento das variáveis morfométricas e a posterior construção da matriz **SC** de fêmeas, o valor do tamanho corporal padrão (média da variável **CFPa**) empregado foi de 19,38 mm.

Os *Eigenvalues* de cada uma das variáveis morfométricas para os dois primeiros componentes principais dos PCA efetuados com as matrizes **NS** e **SC** de fêmeas, são apresentados na Tabela 17. Para a matriz **NS**, o CP1 apresentou uma alta contribuição das duas maiores variáveis do comprimento corporal (**CRC** e **CC**), indicando que este componente representa o “tamanho” dos indivíduos. Para o CP2, as duas variáveis que mais contribuíram (**FrAt** e **ComP**) estão relacionadas às duas maiores escamas cefálicas dorsais, a frontal e a parietal. Estas informações indicam que o CP2 está relacionado com o formato da região dorsal da cabeça.

A Figura 19 apresenta a distribuição no espaço multivariado, de fêmeas das três subespécies nos gráficos do CP1 versus CP2 do PCA, realizado com a matriz **NS** das variáveis morfométricas. As porcentagens de variância de CP1 e CP2 foram de 86,8% e 2,4%, respectivamente, indicando que a distribuição dos indivíduos no espaço multivariado da Figura 19 é vastamente influenciada pelo CP1. Para esta análise, os dois primeiros CP representaram 89.2 % da variância total entre os indivíduos no espaço multivariado. Na Figura 19A, que exibe a delimitação das três subespécies e inclui o grupo da região de simpatria olf-her, apresentou-se uma ampla superposição dos polígonos das subespécies. Para os casos dos agrupamentos sudeste (SD) e nordeste (ND) (ver Tabela 4), apresentou-se uma ampla superposição entre os polígonos dos grupos, sem mudanças drásticas no rearranjo dos indivíduos entre os dois agrupamentos (Figuras 19B e 19C).

Para a matriz **SC**, o CP1 apresentou uma alta contribuição das variáveis **CFPa** e **FrPt** (Tabela 17) e para o CP2, as variáveis com maior contribuição foram **FrPt** e **CC**. De acordo

com a transformação que as variáveis morfométricas receberam para a matriz SC, os primeiros CP são responsáveis pelo maior aporte da variância na forma dos indivíduos. Tendo isto em conta, e havendo reconhecido as variáveis que mais contribuíram nos dois primeiros CP, a grande variância da forma encontrou-se na região dorsal da cabeça de fêmeas.

O gráfico do CP1 versus CP2 do PCA de fêmeas, realizado com a matriz SC, é apresentado na Figura 20. A porcentagem de variância do CP1 foi de 19,5%, enquanto que para o CP2 foi de 16,9%. Para a matriz SC, os dois primeiros CP constituíram 36,4% da variância entre as fêmeas. Os resultados do PCA com a matriz SC concordaram com o resultado encontrado para a matriz NS, em que os grupos de subespécies e o grupo da região de simpatria olf-her apresentaram uma ampla superposição no espaço multivariado (Figura 20A). De igual forma, a sobreposição de indivíduos no espaço multivariado também foi considerável para os grupos dos arranjos SD e ND (Figuras 20B e 20C).

Tabela 17. Eigenvectors das variáveis morfométricas para os dois primeiros componentes principais (CP1 e CP2), de PCA realizados com as matrizes não escalada (NS) e escalada (SC) de fêmeas. * = variáveis com a maior contribuição em cada CP.

Matriz NS						Matriz SC					
	CP1	CP2		CP1	CP2		CP1	CP2		CP1	CP2
CRC	-0,31*	0,031	FrAt	-0,221	-0,49*	CRC	0.003	-0.297	FrAt	0.0057	-0.40
CC	-0,28*	-0,002	FrPt	-0,176	-0,70	CC	0.004	-0.40*	FrPt	0.0058*	-0.47*
CCB	-0,219	0,091	ComS	-0,195	0,12	CCB	0.001	-0.092	ComS	0.0009	-0.05
CFPa	-0,204	0,054	ComP	-0,188	0,25*	CFPa	0.999*	0.011	ComP	-0.001	0.20
CFR	-0,230	0,095	LaPa	-0,204	-0,07	CFR	0.001	-0.044	LaPa	0.0025	-0.17
LNa	-0,240	-0,026	CoFo	-0,227	0,129	LNa	0.002	-0.193	CoFo	0.0012	-0.07
LOc	-0,230	-0,092	CONa	-0,220	0,075	LOc	0.002	-0.234	CONa	0.0015	-0.08
LcSu	-0,236	0,013	CFSu	-0,222	0,105	LcSu	0.003	-0.321	CFSu	0.0009	-0.09
DO	-0,176	0,038	COSu	-0,227	0,164	DO	0.001	-0.054	COSu	0.0008	-0.06
ComF	-0,191	-0,146	ComPd	-0,214	0,237	ComF	0.002	-0.183	ComPd	0.0001	0.02

Análise de Funções Discriminantes

DFA da matriz não escalada (NS) de fêmeas

A DFA realizada para a comparação entre os grupos do arranjo **SD** de fêmeas, empregando as variáveis morfométricas, produziu duas funções discriminantes. A primeira função discriminante (FD1) foi responsável por 94% da variância entre os grupos, enquanto que a segunda função discriminante (FD2) constituiu 6% da variância. Já para a DFA efetuada com os grupos do arranjo **ND**, a FD1 e a FD2 representaram 92,7% e 7,3%, respectivamente.

Os coeficientes das duas funções discriminantes para as variáveis morfométricas dos dois arranjos de grupos de subespécies (**SD** e **ND**) são apresentados na Tabela 18. Para o arranjo **SD**, as variáveis morfométricas que mais contribuíram para a FD1 foram **LOc** e **CoFo**, enquanto que para a FD2, foram **CFPa** e **ComF**. Na Figura 21A, que apresenta a distribuição dos indivíduos no espaço multivariado empregando como hipótese a priori o arranjo **SD**, a subespécie *P. o. herbeus* e o agrupamento de *P. o. olfersii* + *olf-her* encontraram-se levemente separadas no eixo da FD1. No caso do eixo da FD2, todos os grupos de indivíduos encontraram-se sobrepostos e só alguns exemplares dos grupos de *P. o. olfersii* + *olf-her* e de *P. o. herbeus* não se sobrepuseram com a subespécie de *P. o. latirostris*. Para os grupos do arranjo **ND**, a FD1 apresentou maior aporte das variáveis morfométricas **LOc** e **CoFo**, enquanto que para a FD2, foram **CFPa** e **ComP**. A distribuição dos indivíduos no espaço multivariado da DFA realizada com o arranjo **ND** (Figura 21B) foi muito similar àquela apresentada pelo arranjo **SD**, sem mudanças marcantes de indivíduos do grupo *olf-her* entre as subespécies.

Tabela 18. Coeficientes das variáveis morfométricas, para as duas funções discriminantes, de DFA realizadas com a matriz não escalada (*NS*) de fêmeas, para os grupos dos arranjos sudestes (**SD**) e nordeste (**ND**). * = variáveis com o maior peso em cada FD.

Arranjo de grupos SD						Arranjo de grupos ND					
	FD1	FD2		FD1	FD2		FD1	FD2		FD1	FD2
CRC	0,39	-6,35	FrAt	-1,04	0,09	CRC	-0,40	-6,26	FrAt	0,08	-0,04
CC	-0,86	-0,94	FrPt	-2,33	1,18	CC	-0,32	-1,00	FrPt	-0,20	0,93
CCB	2,54	3,84	ComS	-2,86	-6,45	CCB	1,49	3,95	ComS	2,64	-7,18
CFPa	10,42	-16,08*	ComP	3,31	11,15	CFPa	10,91	-16,38*	ComP	1,85	11,32*
CFR	1,25	9,48	LaPa	-2,53	3,38	CFR	1,91	9,39	LaPa	-5,00	3,78
LNa	7,52	-7,90	CoFo	-14,86*	-9,38	LNa	5,96	-7,85	CoFo	-14,08*	-9,23
LOc	15,39*	-2,49	CONa	-2,10	-1,79	LOc	14,49*	-2,65	CONa	-2,80	-1,66
LcSu	-3,22	3,96	CFSu	-0,51	5,64	LcSu	-1,05	3,73	CFSu	-8,31	6,74
DO	0,89	5,21	COSu	-1,37	0,91	DO	2,09	5,04	COSu	4,07	0,19
ComF	3,62029	10,91*	ComPd	-7,23	0,31	ComF	1,25	11,20	ComPd	-8,30	0,60

As matrizes de reclassificação das DFA realizadas sobre os arranjos **SD** e **ND** são apresentadas na Tabela 19. Para o arranjo **SD**, tanto o grupo *P. o. olfersii* + ***olf-her*** como *P. o. herbeus* apresentaram porcentagens de reclassificação (PRC) corretas acima de 85%, enquanto que para *P. o. latirostris* não superou 6%. Adicionalmente, o restante dos indivíduos do grupo de *P. o. latirostris* foram reclassificados não corretamente em porcentagens similares entre os outros dois grupos.

No arranjo **ND**, as PRC corretas do grupo *P. o. olfersii* e as do grupo *P. o. herbeus* + ***olf-her*** foram superiores a 80%. Uma porcentagem considerável de indivíduos (40%) do grupo *P. o. latirostris* reclassificou-se de forma não correta como pertencente ao grupo *P. o. olfersii*, e uma porcentagem ainda maior (54%) reclassificou-se não corretamente como membros do *P. o. herbeus* + ***olf-her***. A PRC correta do grupo *P. o. latirostris* não superou 6% (Tabela 19).

Tabela 19. Matrizes de reclassificação de DFA realizadas com as variáveis morfométricas da matriz não escalda (*NS*) de fêmeas, para os grupos de subespécies dos arranjos sudeste (*SD*) e nordeste (*ND*). Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC.

Matriz de reclassificação para o arranjo <i>SD</i>				Total
	<i>P. o. olfersii + olf-her</i>	<i>P. o. herbeus</i>	<i>P. o. latirostris</i>	
<i>P. o. olfersii + olf-her</i>	102 (85,0%)	17 (14,17%)	1 (0,83%)	120
<i>P. o. herbeus</i>	15 (12,82%)	100 (85,47%)	2 (1,71%)	117
<i>P. o. latirostris</i>	17 (48,57%)	16 (45,71%)	2 (5,71%)	35

Matriz de reclassificação para o arranjo <i>ND</i>				Total
	<i>P. o. olfersii</i>	<i>P. o. herbeus + olf-her</i>	<i>P. o. latirostris</i>	
<i>P. o. olfersii</i>	84 (80,0%)	19 (18,10%)	2 (1,90%)	105
<i>P. o. herbeus + olf-her</i>	16 (12,12%)	114 (86,36%)	2 (1,52%)	132
<i>P. o. latirostris</i>	14 (40,0%)	19 (54,29%)	2 (5,71%)	35

DFA da matriz escalada (SC) de fêmeas

A FD1 da DFA realizada entre os grupos do arranjo *SD* de fêmeas representou 94% da variância entre os grupos, e a FD2 foi responsável por 6% da variância. Para o arranjo *ND*, a FD1 e a FD2 representaram 92,7% e 7,3%, respectivamente. Estes valores foram iguais aos obtidos na DFA da matriz *NS* para ambos os arranjos (*SD* e *ND*).

Os coeficientes das duas FD para as variáveis morfométricas dos dois arranjos (*SD* e *ND*) são apresentados na Tabela 20. Na análise do arranjo *SD*, as variáveis que mais contribuíram para a FD1 foram **LOc** e **CoFo**, e para a FD2 foram **ComF** e **Comp**. A distribuição dos indivíduos no espaço multivariado da DFA do arranjo *SD*, apresentada na Figura 22A, exhibe o grupo *P. o. herbeus* e o agrupamento de *P. o. olfersii + olf-her* ligeiramente separados no eixo da FD1. No caso do eixo da FD2, todos os grupos de indivíduos encontraram-se sobrepostos e só alguns exemplares dos grupos de *P. o. olfersii + olf-her* e de *P. o. herbeus*, com os valores superiores no eixo da FD2, não se sobrepuseram ao grupo *P. o. latirostris*.

Tabela 20. Coeficientes das variáveis morfométricas, para as duas funções discriminantes, de DFA realizadas a com a matriz escalada (**SC**) de fêmeas, para os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). * = variáveis com o maior peso em cada FD.

Arranjo de grupos SD						Arranjo de grupos ND					
	FD1	FD2		FD1	FD2		FD1	FD2		FD1	FD2
CRC	0.39	-6.35	FrAt	-1.04	0.09	CRC	-0.40	-6.26	FrAt	0.08	-0.04
CC	-0.86	-0.94	FrPt	-2.33	1.18	CC	-0.32	-1.00	FrPt	-0.20	0.93
CCB	2.54	3.84	ComS	-2.86	-6.45	CCB	1.49	3.95	ComS	2.64	-7.18
CFPa	6.90	-0.93	ComP	3.31	11.15*	CFPa	5.99	-0.94	ComP	1.85	11.32*
CFR	1.25	9.48	LaPa	-2.53	3.38	CFR	1.91	9.39	LaPa	-5.00	3.78
LNa	7.52	-7.90	CoFo	-14.86*	-9.38	LNa	5.96	-7.85	CoFo	-14.0*	-9.23
LOc	15.39*	-2.49	CONa	-2.10	-1.79	LOc	14.49*	-2.65	CONa	-2.80	-1.66
LcSu	-3.22	3.96	CFSu	-0.51	5.64	LcSu	-1.05	3.73	CFSu	-8.31	6.74
DO	0.89	5.21	COSu	-1.37	0.91	DO	2.09	5.04	COSu	4.07	0.19
ComF	3.62	10.91*	ComPd	-7.23	0.31	ComF	1.25	11.20*	ComPd	0.08	-0.04

Similar ao encontrado no arranjo **SD**, a análise do arranjo **ND** apresentou um maior aporte das variáveis morfométricas **LOc** e **CoFo** para a FD1, e **ComF** e **ComP** para a FD2. A distribuição dos indivíduos no espaço multivariado da DFA realizada com o arranjo **ND** (Figura 22B) apresentou um padrão semelhante ao encontrado no arranjo **SD**, sem rearranjos marcantes dos indivíduos do grupo *olf-her* entre as subespécies.

É importante ressaltar que os gráficos das DFA dos arranjos **SD** e **ND** foram iguais nas duas matrizes (**NS** e **SC**) de variáveis morfométricas (Figuras 21 e 22). Adicionalmente, os valores (PRC) das matrizes de reclassificação das DFA realizadas sobre os arranjos **SD** e **ND** com a matriz **SC** são iguais aos encontrados para a matriz **NS**.

Análise de Variância Multivariada

Os resultados das MANOVA realizadas com as variáveis morfométricas das matrizes **NS** e **SC** de fêmeas empregando-se os grupos dos arranjos **SD** e **ND**, são apresentados na Tabela 21. As quatro estatísticas usadas nas MANOVA apresentaram diferenças

estatisticamente significativas entre os grupos das subespécies dos arranjos **SD** e **ND**, nas duas matrizes morfométricas (**NS** e **SC**).

Tabela 21. Resultados das MANOVA realizadas com as variáveis morfométricas das matrizes não escalada (**NS**) e escalada (**SC**) de fêmeas empregando os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). *g.l.*: graus de liberdade, *num.*: numerador, *den.*: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ns**).

		<i>Estatística</i>	<i>Grupo</i>	<i>g.l.</i>	<i>F aprox.</i>	<i>g.l. (num.) / (den.)</i>	<i>P_r (>F)</i>
Matriz Morfométrica NS	Arranjo SD	Hotelling-Lawley	1,0152	2	6,3195	40/498	**
		Roy	0,9539	2	11,972	20/251	**
		Pillai	0,5459	2	4,712	40/502	**
		Wilks	0,4822	2	5,5001	40/500	**
	Arranjo ND	Hotelling-Lawley	0,82957	2	5,1641	40/498	**
		Roy	0,76858	2	9,6457	20/251	**
		Pillai	0,49206	2	4,0952	40/502	**
		Wilks	0,53292	2	4,6229	40/500	**
Matriz Morfométrica SC	Arranjo SD	Hotelling-Lawley	1.0149	2	6.3174	40/498	**
		Roy	0.95394	2	11.972	20/251	**
		Pillai	0.54563	2	4.7083	40/502	**
		Wilks	0.4824	2	5.4972	40/500	**
	Arranjo ND	Hotelling-Lawley	0.82758	2	0.82758	40/498	**
		Roy	0.76695	2	9.6253	20/251	**
		Pillai	0.49122	2	4.0859	40/502	**
		Wilks	0.5336	2	4.6121	40/500	**

Análises de variação da matriz morfométrica de machos

Estatística descritiva

As medidas de tendência central (amplitude, média e desvio padrão) das variáveis morfométricas não transformadas de machos são apresentados para cada uma das três subespécies na Tabela 13. Os machos da subespécie *P. o. olfersii* apresentaram os maiores valores médios para todas as variáveis morfométricas entre as três subespécies. Em relação as outras duas subespécies, *P. o. latirostris* apresentou valores médios superiores aos de *P. o. herbeus* para 17 das 20 variáveis morfométricas não transformadas.

A maioria das variáveis morfométricas dos grupos de machos das três subespécies apresentou distribuições de dados similares à normal (Figuras 23, 24 e 25). No entanto, as variáveis **CCB**, **CFPa**, **CFR**, **LOc**, **LcSu**, **DO**, **FrAt**, **FrPt** e **LaPa** da subespécie *P. o. olfersii* apresentaram uma distribuição de dados similar à bimodal (Figura 23). A distribuição dos dados em diagramas de caixa para cada variável é apresentada na Figura 26. As medianas das variáveis morfométricas de machos da subespécie *P. o. herbeus* mostraram-se similares àquelas da subespécie *P. o. latirostris*. Adicionalmente, *P. o. olfersii* apresentou valores médios (medianas) para todas as variáveis morfométricas superiores aos das outras duas subespécies (Figura 26).

As variáveis morfométricas de machos das três subespécies apresentaram uma distribuição normal, corroborada pelas duas provas de normalidade (K-S e S-W) empregadas (Tabela 22).

Tabela 22. Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de machos. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

Variável	<i>P. o. olfersii</i>		<i>P. o. herbeus</i>		<i>P. o. latirostris</i>	
	K-S	S-W	K-S	S-W	K-S	S-W
CRC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	*	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CCB	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CFPa	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CFR	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	*
LNa	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
LOc	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	*
LcSu	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
DO	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ComF	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
FrAt	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
FrPt	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ComS	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ComP	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	*	<u>ss</u>
LaPa	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CoFo	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CONa	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CFSu	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
COSu	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ComPd	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>

Análise de Variância

Para 18 das 20 variáveis morfométricas de machos, a ANOVA indicou a existência de diferenças significativas entre as três subespécies (Tabela 23).

Tabela 23. Resultados (*p-values*) da ANOVA entre as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de machos de *P. o. olfersii*, *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris*. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

CRC	**	LNa	**	FrAt	*	CoFo	<u>ss</u>
CC	**	LOc	**	FrPt	**	CONa	<u>ss</u>
CCB	**	LcSu	**	ComS	**	CFSu	**
CFPa	**	DO	**	ComP	**	COSu	**
CFR	**	ComF	**	LaPa	**	ComPd	**

Ajuste de Bonferroni

Os resultados das comparações multiples realizadas entre os agrupamentos das três subespécies, com a matriz de variáveis morfométricas não escalada (*NS*) de machos, são apresentadas na Tabela 24. Entre os agrupamentos das subespécies *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris* não foram registradas diferenças significativas para nenhuma das variáveis morfométricas analisadas. Para 18 das 20 variáveis morfométricas analisadas se encontraram diferenças significativas entre os agrupamentos das subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus*. Para 5 das 20 variáveis morfométricas avaliadas na comparação entre os agrupamentos das subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris* foram registradas diferenças significativas.

Análise de Componentes Principais

Para o escalamento das variáveis morfométricas e a posterior construção da matriz **SC** de machos, o valor do tamanho corporal padrão (média da variável **CFPa**) empregado foi de 17,00 mm.

Tabela 24. Resultados do ajuste de Bonferroni para a comparação entre as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) dos machos das três subespécies. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*SS*).

<i>Philodryas olfersii herbeus</i>		<i>Philodryas olfersii olfersii</i>		<i>Philodryas olfersii latirostris</i>	
CRC	<u>SS</u>	CRC	**	CRC	<u>SS</u>
CC	<u>SS</u>	CC	**	CC	<u>SS</u>
CCB	<u>SS</u>	CCB	**	CCB	<u>SS</u>
CFPa	<u>SS</u>	CFPa	**	CFPa	<u>SS</u>
CFR	<u>SS</u>	CFR	**	CFR	<u>SS</u>
LNa	<u>SS</u>	LNa	**	LNa	*
LOc	<u>SS</u>	LOc	**	LOc	**
LcSu	<u>SS</u>	LcSu	*	LcSu	<u>SS</u>
DO	<u>SS</u>	DO	**	DO	<u>SS</u>
ComF	<u>SS</u>	ComF	**	ComF	*
FrAt	<u>SS</u>	FrAt	*	FrAt	<u>SS</u>
FrPt	<u>SS</u>	FrPt	*	FrPt	**
ComS	<u>SS</u>	ComS	**	ComS	<u>SS</u>
ComP	<u>SS</u>	ComP	**	ComP	<u>SS</u>
LaPa	<u>SS</u>	LaPa	**	LaPa	**
CoFo	<u>SS</u>	CoFo	<u>SS</u>	CoFo	1,0
CONa	<u>SS</u>	CONa	<u>SS</u>	CONa	<u>SS</u>
CFSu	<u>SS</u>	CFSu	**	CFSu	<u>SS</u>
COSu	<u>SS</u>	COSu	**	COSu	<u>SS</u>
ComPd	<u>SS</u>	ComPd	**	ComPd	<u>SS</u>

No PCA realizado com as variáveis morfométricas da matriz **NS** de machos, o CP1 apresentou a maior contribuição das variáveis **CRC** e **CC**, enquanto que para o CP2 as variáveis que mais contribuíram foram **FrAt** e **FrPt** (Tabela 25). O CP1 representou em grande parte o tamanho dos indivíduos, enquanto que o CP2 foi mais influenciado pela forma do dorso da cabeça. A proporção de variância do CP1 foi de 78,1% e do CP2, de 4,3%, portanto os dois primeiros CP sumarizaram 82,4% da variância total. A distribuição no espaço multivariado nos gráficos do CP1 versus CP2 de machos das três subespécies e o grupo *olf-her*, apresentou uma ampla sobreposição, sem distinção clara entre os grupos de indivíduos (Figura 27A). De forma similar, os agrupamentos dos arranjos **SD** e **ND** apresentaram-se muito superpostos nos gráficos do PCA (Figuras 27B e 27C).

O CP1 do PCA feito sobre a matriz **SC** de machos foi mais influenciado pelas variáveis morfométricas **CFPa** e **CC**, enquanto que o CP2 foi influenciado pelas variáveis **FrAt** e **FrPt** (Tabela 25). Desta forma, a maior proporção da variância na matriz **SC** de machos encontrou-se distribuída nas regiões anterior e posterior do corpo e no dorso da cabeça. A porcentagem de variância apresentada pelo CP1 foi de 16,8%, enquanto que o CP2 apresentou 15,3%. Assim, os dois primeiros CP representaram 33,1% da variância entre os machos. As distribuições de grupos de machos no espaço multivariado do PCA, realizado com a matriz **SC** (Figuras 28A, 28B e 28C), concordaram com o encontrado para a matriz **NS**, já que todos os grupos apresentaram uma ampla sobreposição. Os dois rearranjos de grupos de subespécies (**SD** e **ND**) não apresentaram muita diferenciação (Figuras 28B e 28C), indicando que os machos da região de simpatria não influenciaram na distribuição dos grupos.

Tabela 25. Eigenvectors das variáveis morfométricas, para os dois primeiros componentes principais (CP1 e CP2), de PCA realizados com as matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) de machos. * = variáveis com a maior contribuição em cada CP.

Matriz <i>NS</i>						Matriz <i>SC</i>					
	CP1	CP2		CP1	CP2		CP1	CP2		CP1	CP2
CRC	0.268*	-0.24	FrAt	0.20	0.55*	CRC	0.30	-0.2901	FrAt	0.30	0.51*
CC	0.264*	-0.26	FrPt	0.18	0.64*	CC	0.39*	-0.3251	FrPt	0.29	0.59*
CCB	0.213	-0.02	ComS	0.20	-0.09	CCB	0.12	-0.0381	ComS	0.13	-0.11
CFPa	0.200	0.009	ComP	0.20	-0.20	CFPa	0.48*	-0.1808	ComP	-0.09	-0.19
CFR	0.237	-0.05	LaPa	0.21	0.08	CFR	0.11	-0.0674	LaPa	0.26	0.04
LNa	0.260	0.06	CoFo	0.22	-0.008	LNa	0.13	0.0515	CoFo	0.06	-0.008
LOc	0.246	0.09	CONa	0.24	0.01	LOc	0.18	0.0797	CONa	0.15	-0.0004
LcSu	0.241	-0.10	CFSu	0.21	-0.04	LcSu	0.23	-0.1263	CFSu	0.11	-0.05
DO	0.180	0.003	COSu	0.21	-0.07	DO	0.07	-0.0015	COSu	0.18	-0.09
ComF	0.187	0.123	ComPd	0.23	-0.21	ComF	0.13	0.1055	ComPd	0.04	-0.21

Análise de Funções Discriminantes

DFA da matriz não escalada (NS) de machos

Para os grupos do arranjo **SD**, a FD1 representou 77,2% da variância entre os grupos, enquanto que a FD2 representou 22,8% da variância. Para o arranjo **ND**, a FD1 e a FD2 representaram 75% e 25%, respectivamente.

A FD1 do arranjo **SD** foi influenciada principalmente pelas variáveis **CCB** e **LNa**, enquanto que a FD2, por **CFSu** e **CRC** (Tabela 26). A distribuição dos indivíduos no espaço multivariado empregando como hipótese a priori o arranjo **SD**, apresentou os grupos da subespécie *P. o. herbeus* e do agrupamento de *P. o. olfersii* + **olf-her** sutilmente separados no eixo da FD1. Já no eixo da FD2, todos os grupos de indivíduos encontraram-se sobrepostos, com alguns poucos exemplares do grupo *P. o. latirostris* separados dos outros dois grupos. Ainda no eixo da FD2, uma quantidade considerável de exemplares dos grupos de *P. o. olfersii* + **olf-her** e de *P. o. herbeus* não se sobrepuseram com a subespécie de *P. o. latirostris* (Figura 29A). Na DFA dos grupos do arranjo **ND**, a FD1 foi mais

influenciada pelas variáveis **LOc** e **CoFo**, e a FD2 pelas variáveis **CFSu** e **CRC** (Tabela 25). Os grupos do arranjo **ND** apresentaram o mesmo padrão de separação no espaço multivariado ao encontrado para o arranjo **SD** (Figura 29B), sem mudanças marcantes dos indivíduos do grupo *olf-her* entre as subespécies.

Tabela 26. Coeficientes das variáveis morfométricas para as duas funções discriminantes, de DFA realizadas a com a matriz não escalada (**NS**) de machos, para os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). * = variáveis com o maior peso em cada FD.

Arranjo de grupos SD						Arranjo de grupos ND					
	FD1	FD2		FD1	FD2		FD1	FD2		FD1	FD2
CRC	-0,83	-14,07*	FrAt	3,15	4,08	CRC	1,36	-14,28*	FrAt	3,25	4,18
CC	-0,11	-1,02	FrPt	-2,85	-1,12	CC	-0,73	-0,83	FrPt	-2,46	-1,42
CCB	6,20*	-12,23	ComS	-1,84	3,17	CCB	8,52*	-11,98	ComS	-1,48	2,83
CFPa	0,72	-7,53	ComP	2,06	-8,94	CFPa	0,98	-7,30	ComP	6,81	-9,76
CFR	1,54	3,45	LaPa	1,68	-6,31	CFR	0,70	3,69	LaPa	-0,08	-5,51
LNa	8,40*	-6,56	CoFo	1,49	9,85	LNa	7,62	-5,48	CoFo	0,43	9,94
LOc	12,28	2,67	CONa	-16,71	-5,99	LOc	9,23*	4,36	CONa	-17,45	-6,92
LcSu	-2,32	4,50	CFSu	-3,36	1,35	LcSu	-2,84	4,31	CFSu	-2,76	0,88
DO	1,77	3,48	COSu	5,09	22,17*	DO	-0,08	4,00	COSu	3,09	22,40*
ComF	3,15	4,08	ComPd	-6,05	2,99	ComF	3,25	4,18	ComPd	-4,96	2,13

As matrizes de reclassificação dos agrupamentos dos arranjos **SD** e **ND** são apresentadas na Tabela 27. A matriz de reclassificação obtida para o arranjo **SD** apresentou PRC corretas superiores a 82% para cada um dos grupos *P. o. olfersii* + *olf-her* e *P. o. herbeus*, enquanto que para o grupo *P. o. latirostris* a PRC correta quase alcançou 32%. A PRC incorreta de *P. o. latirostris* em *P. o. herbeus* foi considerável (45%), indicando uma maior semelhança dos indivíduos com os do segundo grupo.

No arranjo **ND**, a PRC correta para os grupos *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus* + *olf-her* encontrou-se ao redor de 80%, enquanto que para *P. o. latirostris* não superou 32%.

Para o arranjo **ND**, o padrão de reclassificação dos indivíduos da subespécie *P. o. latirostris* apresentou-se igual ao encontrado para os agrupamentos do arranjo **SD** (Tabela 27).

Tabela 27. Matrizes de reclassificação de DFA realizadas com as variáveis morfométricas da matriz não escalada (**NS**) de machos, para os grupos de subespécies dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC.

Matriz de reclassificação para o arranjo SD				Total
	<i>P. o. olfersii</i> + <i>olf-her</i>	<i>P. o. herbeus</i>	<i>P. o. latirostris</i>	
<i>P. o. olfersii</i> + <i>olf-her</i>	71 (82,56%)	11 (12,79%)	4 (4,65%)	86
<i>P. o. herbeus</i>	10 (12,50%)	66 (82,5%)	4 (5%)	80
<i>P. o. latirostris</i>	5 (22,73%)	10 (45,45%)	7 (31,82%)	22

Matriz de reclassificação para o arranjo ND				Total
	<i>P. o. olfersii</i>	<i>P. o. herbeus</i> + <i>olf-her</i>	<i>P. o. latirostris</i>	
<i>P. o. olfersii</i>	59 (74,68%)	19 (24,05%)	1 (1,27%)	79
<i>P. o. herbeus</i> + <i>olf-her</i>	11 (12,64%)	71 (81,61%)	5 (5,75%)	87
<i>P. o. latirostris</i>	5 (22,73%)	10 (54,29%)	7 (31,82%)	22

DFA da matriz escalada (SC) de machos

No arranjo **SD**, a FD1 constituiu 77,5% da variância entre os grupos, enquanto que a FD2 representou 22,4% da variância. No caso do arranjo **ND**, a FD1 e a FD2 constituíram 75,3% e 24,6%, respectivamente. Em contraste com as fêmeas, os resultados diferiram entre as DFA realizadas entre os arranjos das matrizes **NS** e **SC** de machos.

Os coeficientes da FD1 do arranjo **SD** que apresentaram o maior aporte foram das variáveis **LOc** e **CoFo**, enquanto que para a FD2 foram **CRC** e **CFSu**. Já na análise do arranjo **ND**, as variáveis que mais contribuíram para a FD1 foram **LOc** e **CoFo**, e para a

FD2 foram **CRC** e **CFSu** (Tabela 28). Na DFA do arranjo **SD**, a distribuição no espaço multivariado dos indivíduos do grupo *P. o. olfersii* + **olf-her** apresentou uma ampla superposição com os outros dois grupos, com exceção do grupo de *P. o. herbeus* que exibiu uma leve separação no eixo da FD1 (Figura 30A). Já no eixo da FD2, alguns indivíduos dos grupos *P. o. olfersii* + **olf-her** e *P. o. herbeus* apresentaram-se separados do grupo *P. o. latirostris*.

Os resultados da DFA realizada com os agrupamentos do arranjo ND como hipótese a priori apresentaram um padrão de variação entre os grupos muito similar àquele encontrado para o arranjo SD (Tabela 28 e Figura 30B).

Tabela 28. Coeficientes das variáveis morfométricas para as duas funções discriminantes, de DFA realizadas com a matriz escalada (**SC**) de machos, para os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). * = variáveis com o maior peso em cada FD.

Arranjo de grupos <i>SD</i>						Arranjo de grupos <i>ND</i>					
	FD1	FD2		FD1	FD2		FD1	FD2		FD1	FD2
CRC	-0,85	-14*	FrAt	-2,81	-1,54	CRC	1,30	-14,2*	FrAt	-2,42	-1,80
CC	-0,16	-0,76	FrPt	-2,02	3,89	CC	-0,74	-0,59	FrPt	-1,45	3,48
CCB	6,18	-12,2	ComS	1,89	-7,72	CCB	8,50	-12,1	ComS	6,67	-8,69
CFPa	6,20	-1,29	ComP	1,14	-5,16	CFPa	5,59	-0,66	ComP	0,18	-4,66
CFR	1,38	3,68	LaPa	1,60	9,04	CFR	0,82	3,82	LaPa	0,54	9,19
LNa	8,18	-5,26	CoFo	-16,63*	-6,67	LNa	7,54	-4,37	CoFo	-17,41*	-7,42
LOc	12,16*	2,86	CONa	-3,52	1,71	LOc	9,33*	4,40	CONa	-2,67	1,18
LcSu	-2,29	4,16	CFSu	3,81	25,48*	LcSu	-2,79	4,03	CFSu	3,73	25,04*
DO	1,90	2,64	COSu	-5,68	2,33	DO	-0,002	3,22	COSu	-5,18	1,73
ComF	2,7955	4,69	ComPd	-4,98	8,52	ComF	3,49	4,55	ComPd	-3,79	7,60

As matrizes de PRC obtidas para os agrupamentos dos arranjos **SD** e **ND** da matriz **SC** apresentaram um padrão geral muito similar ao encontrado para a matriz **NS** (Tabela 29).

Tabela 29. Matrizes de reclassificação de DFA realizadas com as variáveis morfométricas da matriz escalada (**SC**) de machos, para os grupos das subespécies dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC.

Matriz de reclassificação para o arranjo SD				Total
	<i>P. o. olfersii + olf-her</i>	<i>P. o. herbeus</i>	<i>P. o. latirostris</i>	
<i>P. o. olfersii + olf-her</i>	71 (82,56%)	13 (15,12%)	2 (2,33%)	86
<i>P. o. herbeus</i>	10 (12,50%)	65 (81,25%)	5 (6,25%)	80
<i>P. o. latirostris</i>	5 (22,73%)	10 (45,45%)	7 (31,82%)	22

Matriz de reclassificação para o arranjo ND				
	<i>P. o. olfersii</i>	<i>P. o. herbeus + olf-her</i>	<i>P. o. latirostris</i>	
<i>P. o. olfersii</i>	59 (74,68%)	18 (22,78%)	2 (2,53%)	79
<i>P. o. herbeus + olf-her</i>	11 (12,64%)	71 (81,61%)	5 (5,75%)	87
<i>P. o. latirostris</i>	5 (22,73%)	10 (54,29%)	7 (31,82%)	22

Análise de Variância Multivariada

As estatísticas de MANOVAS realizadas com os agrupamentos dos arranjos **SD** e **ND** das duas matrizes de machos (**NS** e **SC**) apresentaram diferenças significativas entre os grupos (Tabela 30).

Tabela 30. Resultados de MANOVA realizadas com as variáveis morfométricas das matrizes não escalada (**NS**) e escalada (**SC**) de machos, empregando os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). *g.l.*: graus de liberdade, *num.*: numerador, *den.*: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**).

		<i>Estatística</i>	<i>Grupo</i>	<i>g.l.</i>	<i>F aprox.</i>	<i>g.l. (num.) / (den.)</i>	<i>P_r (>F)</i>
Matriz Morfométrica NS	Arranjo SD	Hotelling-Lawley	0.99026	2	4.0848	40/330	**
		Roy	0.76467	2	6.385	20/167	**
		Pillai	0.61739	2	3.7286	40/334	**
		Wilks	0.46237	2	3.9063	40/332	**
	Arranjo ND	Hotelling-Lawley	0.95116	2	3.9235	40/330	**
		Roy	0.71307	2	5.9541	20/167	**
		Pillai	0.60856	2	3.6519	40/334	**
		Wilks	0.47149	2	3.7876	40/332	**
Matriz Morfométrica SC	Arranjo SD	Hotelling-Lawley	0.98733	2	4.0727	40/330	**
		Roy	0.76581	2	6.3945	20/167	**
		Pillai	0.61504	2	3.7081	40/334	**
		Wilks	0.46361	2	3.8899	40/332	**
	Arranjo ND	Hotelling-Lawley	0.94525	2	3.8992	40/330	**
		Roy	0.7125	2	5.9494	20/167	**
		Pillai	0.60487	2	3.6202	40/334	**
		Wilks	0.47369	2	3.7596	40/332	**

Análises de variação da matriz merística de fêmeas

Estatística descritiva

Na Tabela 31 são apresentados os valores da amplitude, a média e o desvio padrão das variáveis merísticas para fêmeas e machos de cada subespécies. Em relação às variáveis merísticas apresentou-se uma ampla sobreposição entre os valores das contagens de escamas e de dentes das três subespécies. Na contagem de **VE**, caráter amplamente empregado na taxonomia de serpentes, o grupo de *P. o. latirostris* apresentou um valor médio sutilmente superior ao de *P. o. olfersii*. Igualmente, para a outra contagem de importância taxonômica, as **SBC**, os agrupamentos de *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris* apresentaram valores médios similares entre si e maiores ao de *P. o. herbeus* (Tabela 31).

Os histogramas das variáveis merísticas **VE** e **SBC** de fêmeas das três subespécies apresentaram padrões de distribuição similar à normal. No entanto, as demais variáveis merísticas nas três subespécies apresentaram padrões de distribuição distantes da distribuição normal (Figuras 31, 32 e 33).

As medianas das variáveis merísticas entre as três subespécies mostraram-se muito diferentes (Figura 34). Para a variável **VE**, os maiores valores da mediana foram obtidos para a subespécie *P. o. latirostris*, e no caso da variável **SBC** a *P. o. olfersii* apresentou os maiores valores. Para estas duas variáveis, o grupo de *P. o. herbeus* exibiu os menores valores das medianas, além de um alto número de indivíduos marginais (*outliers*).

Os resultados dos testes de Kolmogorov-Smirnov e Shapiro-Wilk apresentaram todas as variáveis das três subespécies como normais (Tabela 32).

Tabela 31. Amplitude (AP), média ($\bar{X}$) e desvio padrão (DP) das variáveis merísticas para machos e fêmeas das três subespécies. Valores em mm.
 $N_{Fêmeas} = 385$, $N_{Machos} = 291$. * Variáveis com número menor de exemplares, $N_{Fêmeas} = 266$, $N_{Machos} = 201$.

Variável	<i>Philodryas olfersii olfersii</i>						<i>Philodryas olfersii herbeus</i>						<i>Philodryas olfersii latirostris</i>					
	Fêmeas			Machos			Fêmeas			Machos			Fêmeas			Machos		
	AP	$\bar{X}$	DP	AP	$\bar{X}$	DP	AP	$\bar{X}$	DP	AP	$\bar{X}$	DP	AP	$\bar{X}$	DP	AP	$\bar{X}$	DP
VE	184-206	197,58	3,75	182-202	190,75	3,62	168-216	193,34	7,29	170-202	186,41	5,73	188-210	198,14	5,00	186-201	191,52	3,78
SBC	92-122	109,2	5,71	98-128	116,51	5,73	83-128	106,77	5,93	97-127	113,35	5,13	100-119	108,35	4,26	104-128	116,12	4,84
SLB	7,0-8,5	7,94	0,30	7,0-8,5	7,926	0,25	6,5-9,0	7,92	0,34	7-9	7,94	0,24	6,5-8,5	7,94	0,33	7,5-8,5	7,98	0,21
SLBO	4,0-5,5	4,95	0,26	4,0-5,5	4,94	0,21	3,5-6,0	4,90	0,31	4-6	4,93	0,24	4,0-5,5	4,94	0,25	4,5-5,5	4,98	0,17
ILB	8,5-12,0	10,36	0,69	8,5-11,5	10,46	0,63	8,5-11,5	10,22	0,60	8,5-12,5	10,22	0,67	9,0-11,5	10,48	0,72	10-12	10,53	0,53
ILBC	3,0-5,5	4,43	0,49	4,0-5,5	4,61	0,44	3,5-5,0	4,34	0,41	4,0-5,5	4,39	0,45	4,0-5,5	4,61	0,44	4-5	4,47	0,46
SRT	1-3	1,55	0,49	1-2	1,60	0,41	1-3	1,78	0,46	1-4	1,81	0,49	1-3	1,71	0,51	1-2	1,53	0,41
DMax*	9-11	9,81	0,50	9-12	9,93	0,61	9-13	10,09	0,53	9-12	10,19	0,58	9-11	10,02	0,29	9-11	10,09	0,42
DDent*	12-16	14,46	0,75	13-17	14,60	0,85	12-19	14,87	1,08	14-18	15,05	0,92	13-16	14,62	0,59	14-17	15,04	0,84

Tabela 32. Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis merísticas de fêmeas. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

Variável	<i>P. o. olfersii</i>		<i>P. o. herbeus</i>		<i>P. o. latirostris</i>	
	K-S	S-W	K-S	S-W	K-S	S-W
VE	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SBC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SLB	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SLBO	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ILB	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	*	<u>ss</u>
ILBC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SRT	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
DMax	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
DDent	<u>ss</u>	<u>ss</u>	*	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>

Análise de Variância

As fêmeas das três subespécies apresentaram diferenças significativas na ANOVA para sete das nove variáveis merísticas avaliadas (Tabela 33). As variáveis merísticas que não apresentaram diferenças entre as subespécies foram as contagens das escamas supralabiais, um dos caracteres amplamente empregados na taxonomia do grupo.

Tabela 33. Resultados (*p-values*) da ANOVA entre as variáveis merísticas de fêmeas de *P. o. olfersii*, *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris*. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

VE	**	SLBO	<u>ss</u>	SRT	**
SBC	**	ILB	*	DMax	**
SLB	<u>ss</u>	ILBC	**	DDent	**

Ajuste de Bonferroni

Os resultados das comparações multiples realizadas entre os agrupamentos das três subespécies, com a matriz de variáveis merísticas de fêmeas, são apresentadas na Tabela

34. Na comparação entre os agrupamentos das subespécies *P. o. latirostris* e *P. o. herbeus* 4 variáveis merísticas apresentaram diferenças significativas. No caso da comparação realizada entre os agrupamentos das subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus* 5 variáveis merísticas registradas diferenças significativas. Entre os agrupamentos das subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris* não foram registradas diferenças significativas na comparação entre as variáveis merísticas.

Análise de Coordenadas Principais

A primeira coordenada principal (CoP1) explicou uma porcentagem de variância de 55,5%, enquanto que a CoP2 explicou 22,7%. A distribuição de fêmeas das três subespécies no espaço multivariado não apresentou distinção entre os grupos, mostrando uma ampla sobreposição entre si (Figura 35). O grupo ***olf-her*** mostrou-se muito similar às duas subespécies que se encontram em contato (Figura 35A). Os dois arranjos das subespécies (**SD** e **ND**) não apresentaram qualquer diferença na distribuição dos indivíduos em relação ao grupo ***olf-her*** (Figuras 35B e 35C).

Análise de Funções Discriminantes

A FD1 da DFA, realizada com as variáveis merísticas e empregando como hipótese a priori o arranjo **SD** de fêmeas, representou 85,2% da variância, enquanto a FD2 constituiu 14,7%. As variáveis merísticas que mais contribuíram para a FD1 foram **SLBO** e **SRT**, entretanto para a FD2 foram **ILBC** e **SRT** (Tabela 35). Para o arranjo **ND** das subespécies, a FD1 explicou 86,8% da variância entre os grupos, e a FD2 foi responsável por 13,1%. Nesta análise, a FD1 foi mais influenciada pelas variáveis merísticas **SLB** e **SLBO**, e a FD2 pelas variáveis **ILBC** e **SRT** (Tabela 35).

Tabela 34. Resultados do ajuste de Bonferroni para a comparação entre as variáveis merísticas de fêmeas das três subespécies. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

<i>Philodryas olfersii herbeus</i>			<i>Philodryas olfersii herbeus</i>			<i>Philodryas olfersii olfersii</i>			<i>Philodryas olfersii latirostris</i>		
VE	**		VE	**		VE			VE	<u>ss</u>	
SBC	<u>ss</u>		SBC	**		SBC			SBC	<u>ss</u>	
SLB	1,0		SLB	<u>ss</u>		SLB			SLB	<u>ss</u>	
SLBO	1,0		SLBO	<u>ss</u>		SLBO			SLBO	<u>ss</u>	
ILB	*		ILB	<u>ss</u>		ILB			ILB	<u>ss</u>	
ILBC	**		ILBC	<u>ss</u>		ILBC			ILBC	<u>ss</u>	
SRT	<u>ss</u>		SRT	**		SRT			SRT	<u>ss</u>	
DMax	<u>ss</u>		DMax	**		DMax			DMax	<u>ss</u>	
DDent	<u>ss</u>		DDent	**		DDent			DDent	<u>ss</u>	

Na Figura 36, que apresenta as DFA realizadas com os arranjos **SD** e **ND**, não ficou clara qualquer distinção entre os grupos, os quais apresentaram uma ampla superposição no espaço multivariado. Só alguns exemplares da subespécie *P. o. herbeus* encontraram-se separado, ao longo do eixo da FD1, das outras duas subespécies. Os gráficos da FD1 versus FD2 dos arranjos **SD** e **ND** apresentaram uma leve diferenciação na distribuição dos indivíduos, mas exibiram o mesmo padrão geral de superposição entre as subespécies (Figuras 36A e 36B).

Tabela 35. Coeficientes das variáveis merísticas para as funções discriminantes, de DFA realizadas com as fêmeas para os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). * = variáveis com o maior peso em cada FD.

Variável	Arranjo de grupos SD		Arranjo de grupos ND	
	FD1	FD2	FD1	FD2
VE	0.1340	-0.0412	0.1230	-0.0391
SBC	0.0044	0.0190	0.0354	0.0618
SLB	-0.8625	0.4169	-1.5528 *	-0.5069
SLBO	1.3742 *	0.2708	1.7525 *	1.0358
ILB	-0.0464	0.1345	0.3196	0.6046
ILBC	0.6001	-2.0442 *	0.6782	-2.2433 *
SRT	-1.2051 *	-1.3469 *	-0.8205	-1.3516 *

Para os agrupamentos do arranjo **SD**, a PRC correta da subespécie *P. o. herbeus* alcançou um porcentagem de 82%, *P. o. olfersii* de 50% e *P. o. latirostris* de 13%. As PRC incorretas dos agrupamentos do arranjo **SD** foram consideravelmente altas para os agrupamentos das subespécies de *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris*, já que cerca da metade dos indivíduos destes grupos foram classificados como *P. o. herbeus* (Tabela 36). No arranjo **ND**, a PRC correta que *P. o. herbeus* atingiu foi de 87%, de *P. o. olfersii* 37% e de

P. o. latirostris 13%. A reclassificação dos grupos *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris* no grupo *P. o. herbeus* foi considerável, sendo que mais da metade dos indivíduos dos dois primeiros grupos reclassificaram-se no grupo de *P. o. herbeus* (Tabela 36).

Tabela 36. Matrizes de reclassificação de DFA realizadas com as variáveis merísticas de fêmeas, para os agrupamentos de subespécies dos arranjos sudeste (SD) e nordeste (ND). Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC.

Matriz de reclassificação para o arranjo SD				Total
	<i>P. o. olfersii + olf-her</i>	<i>P. o. herbeus</i>	<i>P. o. latirostris</i>	
<i>P. o. olfersii + olf-her</i>	65 (50,0%)	59 (45,38%)	6 (4,62%)	130
<i>P. o. herbeus</i>	31 (15,42%)	165 (82,09%)	5 (2,49%)	201
<i>P. o. latirostris</i>	19 (35,19%)	28 (51,85%)	7 (12,96%)	54

Matriz de reclassificação para o arranjo ND				
	<i>P. o. olfersii</i>	<i>P. o. herbeus + olf-her</i>	<i>P. o. latirostris</i>	
<i>P. o. olfersii</i>	41 (37,27%)	62 (56,36%)	7 (6,36%)	110
<i>P. o. herbeus + olf-her</i>	25 (11,31%)	192 (86,88%)	4 (1,81%)	221
<i>P. o. latirostris</i>	15 (27,78%)	32 (59,26%)	7 (12,96%)	54

Análise de Variância Multivariada

As quatro estatísticas empregadas na MANOVA, realizada com as variáveis merísticas de fêmeas para o arranjo SD, apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre as subespécies (Tabela 37). Para o caso do arranjo ND dos agrupamentos de fêmeas, a MANOVA exibiu diferenças significativas entre as três subespécies (Tabela 37).

Tabela 37. Resultados de MANOVA realizadas com as variáveis merísticas de fêmeas, empregando os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). *g.l.*: graus de liberdade, *num.*: numerador, *den.*: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

	<i>Estatístico</i>	<i>Grupo</i>	<i>g.l.</i>	<i>F aprox.</i>	<i>g.l. (num.) / (den.)</i>	<i>P_r (>F)</i>
Arranjo SD	Hotelling-Lawley	0.32235	2	8.6343	14/750	**
	Roy	0.27471	2	14.795	7/377	**
	Pillai	0.26098	2	8.0824	14/754	**
	Wilks	0.74882	2	8.3584	14/752	**
arranjo ND	Hotelling-Lawley	0.27447	2	7.3519	14/750	**
	Roy	0.23846	2	12.843	7/377	**
	Pillai	0.22731	2	6.9059	14/754	**
	Wilks	0.77939	2	7.1291	14/752	**

Análises de variação da matriz merística de machos

Estatística descritivas

Uma ampla sobreposição das contagens de escamas e de dentes foi encontrada para os machos das três subespécies (Tabela 31). Nas contagens de **VE**, a subespécie *P. o. latirostris* apresentou o valor da média similar ao de *P. o. olfersii* e levemente superior ao de *P. o. herbeus*. Na contagem de **SBC**, os grupos de *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris* exibiram valores médios muito similares e superiores ao de *P. o. herbeus*. Para as variáveis da dentição, os valores médios encontrados para a subespécie *P. o. herbeus* foram sutilmente maiores aos registrados para as demais subespécies (Tabela 31).

A variável merística **SBC** foi a única que exibiu uma distribuição normal nos histogramas das três subespécies. A contagem de **VE** exibiu-se normal nos histogramas das subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus*, e a variável **ILB** apresentou um padrão de distribuição normal só para a subespécie *P. o. herbeus*. As demais variáveis merísticas não apresentaram uma distribuição normal para nenhuma das três subespécies (Figura 37, 38 e 39).

As comparações das medianas das variáveis merísticas entre machos das três subespécies revelaram-se muito diferentes, com três variáveis (**SLB**, **SLBO** e **ILBC**) apresentando padrões contrastantes. Para as variáveis **VE**, **SBC** e **ILB** as medianas das subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris* foram similares e superiores à mediana de *P. o. herbeus*. De igual forma, a mediana da variável **SRT** mostrou-se similar entre *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris*, mas menor do que a de *P. o. herbeus* (Figura 40).

Os resultados das provas de Kolmogorov-Smirnov e Shapiro-Wilk exibiram as variáveis merísticas das três subespécies como normais, comprovado por uma ou ambas as provas aplicadas (K-S ou S-W) (Tabela 38).

Tabela 38. Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis merísticas de machos. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

Variável	<i>P. o. olfersii</i>		<i>P. o. herbeus</i>		<i>P. o. latirostris</i>	
	K-S	S-W	K-S	S-W	K-S	S-W
VE	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	*	<u>ss</u>
SBC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SLB	<u>ss</u>	<u>ss</u>	*	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SLBO	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ILB	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ILBC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SRT	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
DMax	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
DDent	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>

Análise de Variância

Os resultados das ANOVA realizadas entre as variáveis merísticas de machos das três subespécies são exibidos na Tabela 39. A ANOVA apresentou diferenças estatisticamente significativas entre as três subespécies para sete das nove variáveis avaliadas. Assim como encontrado para as fêmeas, as variáveis que não apresentaram diferenças nos machos estão relacionadas com as contagens de escamas supralabiais (Tabela 39).

Tabela 39. Resultados (*p-values*) da ANOVA entre as variáveis merísticas de machos de *P. o. olfersii*, *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris*. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

VE	**	SLBO	<u>ss</u>	SRT	**
SBC	**	ILB	**	DMax	*
SLB	<u>ss</u>	ILBC	**	DDent	**

Ajuste de Bonferroni

Os resultados das comparações múltiplas realizadas entre os agrupamentos das três subespécies, com a matriz de variáveis merísticas de machos, são apresentadas na Tabela 40. Das 7 variáveis merísticas que exibiram diferenças na ANOVA entre machos, 4 apresentaram diferenças significativas entre os agrupamentos das subespécies *P. o. latirostris* e *P. o. herbeus*. No caso da comparação realizada entre os agrupamentos das subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus* as 7 variáveis merísticas registraram diferenças significativas. Entre os agrupamentos das subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris* não foram registradas diferenças significativas na comparação entre as variáveis merísticas.

Análise de Coordenadas Principais

No PCoA elaborado com as variáveis merísticas de machos, a CoP1 explicou a porcentagem de variância de 73,8%, enquanto que a CoP2 explicou 10,2%. Os machos das três subespécies apresentaram um padrão de distribuição no espaço multivariado amplamente sobreposto, só com alguns exemplares de *P. o. herbeus* separados ao longo do eixo do CoP2 (Figura 41). Os indivíduos do grupo ***olf-her*** mostraram-se muito similares aos membros das outras três subespécies (Figura 41A). Para os arranjos **SD** e **ND**, a reorganização dos grupos não foi afetada pela presença dos exemplares da região de simpatria. Adicionalmente, o padrão de distribuição de machos não apresentou diferenças entre os dois arranjos (Figuras 41B e 41C).

Tabela 40. Resultados do ajuste de Bonferroni para a comparação entre as variáveis merísticas de machos das três subespécies. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

<i>Philodryas ofersii latirostris</i>			<i>Philodryas ofersii herbeus</i>			<i>Philodryas ofersii ofersii</i>			<i>Philodryas ofersii latirostris</i>		
<i>Philodryas ofersii latirostris</i>	VE	**	<i>Philodryas ofersii herbeus</i>	VE	**	<i>Philodryas ofersii ofersii</i>	VE	**	<i>Philodryas ofersii latirostris</i>	VE	<u>ss</u>
	SBC	**		SBC	**		SBC	**		SBC	<u>ss</u>
	SLB	<u>ss</u>		SLB	<u>ss</u>		SLB	<u>ss</u>		SLB	<u>ss</u>
	SLBO	<u>ss</u>		SLBO	<u>ss</u>		SLBO	<u>ss</u>		SLBO	<u>ss</u>
	ILB	*		ILB	*		ILB	*		ILB	<u>ss</u>
	ILBC	<u>ss</u>		ILBC	<u>ss</u>		ILBC	**		ILBC	<u>ss</u>
	SRT	**		SRT	**		SRT	**		SRT	<u>ss</u>
	DMax	<u>ss</u>		DMax	<u>ss</u>		DMax	*		DMax	<u>ss</u>
	DDent	<u>ss</u>		DDent	<u>ss</u>		DDent	**		DDent	<u>ss</u>

Análise de Funções Discriminantes

Em DFA realizada com as variáveis merísticas de machos empregando-se o arranjo **SD** como hipótese de agrupamento, a FD1 explicou uma porcentagem de 88,6% da variância e a FD2, de 11,4%. As duas variáveis merísticas que mais contribuíram para a FD1 foram **SLBO** e **SLB**, e para a FD2 foram **SLB** e **ILBC** (Tabela 41). Para a análise feita com o arranjo **ND** como hipótese de agrupamento, a FD1 apresentou 90,3% da variância, enquanto que a FD2 representou 9,6%. Para esta análise, o maior aporte para a FD1 foi gerado pelas variáveis merísticas **SLB** e **SRT**, e para a FD2, pelas variáveis **SLB** e **ILBC** (Tabela 41).

Tabela 41. Coeficientes das variáveis merísticas para as duas funções discriminantes, de DFA realizadas com os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**) de machos. * = variáveis com o maior peso em cada FD.

Variável	Arranjo de grupos SD		Arranjo de grupos ND	
	FD1	FD2	FD1	FD2
VE	0,1406	-0,0286	0,1513	-0,0149
SBC	0,0602	0,0344	0,0489	0,0226
SLB	-1,6896 *	-2,7470 *	-1,9107 *	-3,1548 *
SLBO	1,7929 *	1,9736	1,6038	1,8443
ILB	0,0272	-1,6849	0,2674	-1,4580
ILBC	0,6349	2,6786 *	0,5389	2,6791 *
SRT	-1,0485	0,3239	-0,9193 *	0,4839

O gráfico da distribuição de machos das três subespécies do arranjo **SD**, no espaço multivariado da DFA, apresentou uma leve separação ao longo do eixo da FD1 entre os agrupamentos *P. o. olfersii* + *olf-her* e *P. o. herbeus* (Figura 42A). O agrupamento da subespécie *P. o. latirostris* apresentou ampla superposição com demais agrupamentos. No caso da DFA efetuada com os agrupamentos do arranjo **ND**, o padrão da distribuição de

indivíduos no espaço multivariado foi muito similar ao encontrado para o arranjo **SD** (Figura 42B). Os gráficos de distribuição dos dois agrupamentos de subespécies (*P. o. olfersii* e *P. o. herbeus*) com o grupo da região de simpatria não apresentaram diferenças marcantes entre si (Figuras 42A e 42B).

O agrupamento que obteve a maior PRC correta na DFA realizada com o arranjo **SD** foi *P. o. herbeus*, seguido por *P. o. olfersii* e por último *P. o. latirostris* (Tabela 42). Os agrupamentos *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris* apresentaram altas PRC incorretas ao serem reclassificadas como *P. o. herbeus*. O mesmo aconteceu com a reclassificação dos indivíduos da subespécie *P. o. latirostris* na subespécie *P. o. olfersii*, com a PRC incorreta atingindo 45% (Tabela 42).

Na reclassificação dos agrupamentos do arranjo **ND**, *P. o. herbeus* alcançou a maior PRC correta, seguida por *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris*, com o valor mais baixo (Tabela 42). O padrão das PRC incorretas dos agrupamentos do arranjo **ND** foi muito similar ao encontrado para os agrupamentos do arranjo **SD** (Tabela 42).

Tabela 42. Matrizes de reclassificação de DFA realizadas com as variáveis merísticas de machos, para os agrupamentos de subespécies dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC.

Matriz de reclassificação para o arranjo SD				Total
	<i>P. o. olfersii + olf-her</i>	<i>P. o. herbeus</i>	<i>P. o. latirostris</i>	
<i>P. o. olfersii + olf-her</i>	58 (58,0%)	42 (41,18%)	2 (1,96%)	102
<i>P. o. herbeus</i>	25 (16,78%)	119 (79,87%)	5 (3,36%)	149
<i>P. o. latirostris</i>	18 (45,0%)	20 (50,0%)	2 (5,0%)	40

Matriz de reclassificação para o arranjo ND				
	<i>P. o. olfersii</i>	<i>P. o. herbeus + olf-her</i>	<i>P. o. latirostris</i>	
<i>P. o. olfersii</i>	45 (51,14%)	41 (46,59%)	2 (2,27%)	88
<i>P. o. herbeus + olf-her</i>	21 (12,88%)	136 (83,44%)	6 (3,68%)	163
<i>P. o. latirostris</i>	16 (40,0%)	22 (55,0%)	2 (5,0%)	40

Análise de Variância Multivariada

Os resultados de MANOVA efetuadas com as matrizes de variáveis merísticas de machos, dos dois arranjos de subespécies (**SD** e **ND**) são apresentados na Tabela 43. As quatro estatísticas empregadas na MANOVA do arranjo **SD** apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre os agrupamentos. O mesmo resultado foi obtido na MANOVA realizada com o arranjo de subespécies **ND** (Tabela 43).

Tabela 43. Resultados das MANOVA realizadas com as variáveis merísticas de machos, empregando os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). *g.l.*: graus de liberdade, *num.*: numerador, *den.*: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

MANOVA para o arranjo SD					
<i>Estatístico</i>	<i>Grupo</i>	<i>g.l.</i>	<i>F aprox.</i>	<i>g.l. (num.) / (den.)</i>	<i>P_r (>F)</i>
Hotelling-Lawley	0,40276	2	8,0839	14/562	**
Roy	0,35685	2	14,427	7/283	**
Pillai	0,30689	2	7,328	14/566	**
Wilks	0,70465	2	7,7057	14/564	**
MANOVA para o arranjo ND					
Hotelling-Lawley	0,4325	2	8,6808	14/562	**
Roy	0,39077	2	15,798	7/283	**
Pillai	0,32103	2	7,7301	14/566	**
Wilks	0,69023	2	8,2046	14/564	**

Resumo de análises de diferenciação das subespécies

A Tabela 44 exibe os resultados obtidos nas análises estatísticas realizadas com as variáveis morfométricas, discriminados para machos e fêmeas, para comparação entre as três subespécies. De igual forma, a Tabela 45 apresenta os resultados das análises estatísticas realizadas com as variáveis merísticas, separando machos e fêmeas, entre as três subespécies.

Tabela 44. Resumo de análises estatísticas efetuadas com as variáveis morfométricas entre os agrupamentos de fêmeas e machos das três subespécies.

Análise	Fêmeas	Machos
ANOVA	Diferenças significativas entre as subespécies em 19 das 20 variáveis (Tabela 15)	Diferenças significativas entre as subespécies em 18 das 20 variáveis (Tabela 23)
Bonferroni	Diferença significativa entre <i>P. o. herbeus</i> e <i>P. o. latirostris</i> em 2 das 20 variáveis (Tabela 16) Diferença significativa entre <i>P. o. olfersii</i> e <i>P. o. herbeus</i> em todas as variáveis (Tabela 16) Diferença significativa entre <i>P. o. latirostris</i> e <i>P. o. olfersii</i> em 5 das 20 variáveis (Tabela 16)	Sem diferença significativa entre <i>P. o. herbeus</i> e <i>P. o. latirostris</i> (Tabela 24) Diferença significativa entre <i>P. o. olfersii</i> e <i>P. o. herbeus</i> em 18 das 20 variáveis (Tabela 24) Diferença significativa entre <i>P. o. latirostris</i> e <i>P. o. olfersii</i> em 5 das 20 variáveis (Tabela 24)
PCA	Padrão de distribuição no espaço multivariado das três subespécies sobreposto, nos dois arranjos (SD e ND) e nas duas matrizes (NS e SC) (Figuras 19 e 20)	Padrão de distribuição no espaço multivariado das três subespécies sobreposto, nos dois arranjos (SD e ND) e nas duas matrizes (NS e SC) (Figuras 27 e 28)
DFA	Padrão de distribuição no espaço multivariado apresentando as subespécies <i>P. o. olfersii</i> e <i>P. o. herbeus</i> levemente separadas entre si, nos dois arranjos (SD e ND) e nas duas matrizes (NS e SC) (Figuras 21 e 22) PRC correta alta para <i>P. o. olfersii</i> e <i>P. o. herbeus</i> e PRC correta baixa para <i>P. o. latirostris</i>, nos dois arranjos (SD e ND) e nas duas matrizes (NS e SC) (Tabela 19)	Padrão de distribuição no espaço multivariado apresentando as subespécies <i>P. o. olfersii</i> e <i>P. o. herbeus</i> levemente separadas entre si, nos dois arranjos (SD e ND) e nas duas matrizes (NS e SC) (Figuras 29 e 30) PRC correta alta para <i>P. o. olfersii</i> e <i>P. o. herbeus</i>, e PRC correta baixa para <i>P. o. latirostris</i>, nos dois arranjos (SD e ND) e nas duas matrizes (NS e SC) (Tabelas 27 e 29)
MANOVA	Diferenças significativas entre as subespécies, nos dois arranjos (SD e ND) e nas duas matrizes (NS e SC) (Tabela 21)	Diferenças significativas entre as subespécies, nos dois arranjos (SD e ND) e nas duas matrizes (NS e SC) (Tabela 30)

Tabela 45. Resumo de análises estatísticas efetuadas com as variáveis merísticas entre os agrupamentos de fêmeas e machos das três subespécies.

Análise	Fêmeas	Machos
ANOVA	Diferenças significativas entre as subespécies em 7 das 9 variáveis (Tabela 33)	Diferenças significativas entre as subespécies em 7 das 9 variáveis (Tabela 39)
Bonferroni	Diferença significativa entre <i>P. o. herbeus</i> e <i>P. o. latirostris</i> em 3 das 9 variáveis (Tabela 34)	Diferença significativa entre <i>P. o. herbeus</i> e <i>P. o. latirostris</i> em 4 das 9 variáveis (Tabela 40)
	Diferença significativa entre <i>P. o. olfersii</i> e <i>P. o. herbeus</i> em 5 das 9 variáveis (Tabela 34)	Diferença significativa entre <i>P. o. olfersii</i> e <i>P. o. herbeus</i> em 7 das 9 variáveis (Tabela 40)
	Sem diferença significativa entre <i>P. o. olfersii</i> e <i>P. o. latirostris</i> (Tabela 34)	Sem diferença significativa entre <i>P. o. olfersii</i> e <i>P. o. latirostris</i> (Tabela 40)
PCoA	Padrão de distribuição no espaço multivariado das três subespécies sobreposto, nos dois arranjos (SD e ND) (Figura 35)	Padrão de distribuição no espaço multivariado das três subespécies sobreposto, com alguns exemplares de <i>P. o. herbeus</i> separados das outras subespécies, nos dois arranjos (SD e ND) (Figura 41)
DFA	Padrão de distribuição no espaço multivariado das três subespécies sobreposto, com alguns exemplares de <i>P. o. herbeus</i> separados das outras subespécies, nos dois arranjos (SD e ND) (Figura 36)	Padrão de distribuição no espaço multivariado apresentando as subespécies <i>P. o. olfersii</i> e <i>P. o. herbeus</i> levemente separadas entre si, nos dois arranjos (SD e ND) (Figura 42)
	PRC correta alta para <i>P. o. herbeus</i> e PRC correta baixa para <i>P. o. olfersii</i> e <i>P. o. latirostris</i> , nos dois arranjos (SD e ND) (Tabela 36)	PRC correta alta para <i>P. o. herbeus</i> e PRC correta baixa para <i>P. o. olfersii</i> e <i>P. o. latirostris</i> , nos dois arranjos (SD e ND) (Tabela 42)
MANOVA	Diferenças significativas entre as subespécies, nos dois arranjos (SD e ND) (Tabela 37)	Diferenças significativas entre as subespécies, nos dois arranjos (SD e ND) (Tabela 43)

4.2.3. Diferenciação dos padrões de coloração

Análises de variação da matriz morfométrica de fêmeas

Estatísticas descritivas

A amplitude, a média e o desvio padrão são reportados na Tabela 46 para as variáveis morfométricas não transformadas de fêmeas, de cada padrão de coloração. O agrupamento de fêmeas pertencentes ao primeiro padrão de coloração (**PD1**) apresentou valores médios inferiores ao segundo padrão de coloração (**PD2**) em todas as variáveis morfométricas não transformadas (Tabela 46).

Nas Figuras 43 e 44 são apresentadas as distribuições de frequência de dados das variáveis morfométricas log-transformadas da matriz **NS**, para os agrupamentos dos dois padrões de coloração. Para o **PD1**, a maioria das variáveis morfométricas apresentaram obliquidade negativa, ou seja mostraram padrões de distribuição de dados com tendência a valores maiores (à direita do histograma). Para o **PD2**, todas as variáveis merísticas mostraram padrões similares à distribuição normal (Figura 44).

As medianas das variáveis morfométricas apresentaram-se maiores para o agrupamento do **PD2** (Figura 45). A amplitude das variáveis morfométricas dos agrupamentos de padrões de coloração não foi grande, sendo que os valores entre os percentis 50 e 75 ficaram próximos ao valor da mediana (Figura 45).

De acordo com os resultados dos testes de normalidade K-S e S-W, as variáveis morfométricas de fêmeas apresentaram uma distribuição normal (Tabela 47).

Tabela 46. Amplitude (AP), média ($\bar{X}$) e desvio padrão (DP) das variáveis morfométricas não transformadas de machos e fêmeas dos padrões de coloração. Valores em mm. $N_{Fêmeas} = 272$, $N_{Machos} = 188$.

Variável	PD1				PD2				
	Fêmeas		Machos		Fêmeas		Machos		
	AP	$\bar{X}$	DP	AP	$\bar{X}$	DP	AP	$\bar{X}$	DP
CRC	458-972	760,847	129,165	412-739	603,464	64,649	560-1117	850,798	113,591
CC	171-358	277,798	46,044	165-309	248,328	28,083	199,66-385	306,839	40,547
CCB	18,8-31,6	26,867	3,179	17,15-26,42	22,616	1,862	21,84-38,83	29,154	2,980
CFPa	13,62-22,70	18,858	2,057	12,27-19,19	16,618	1,367	15,85-25,59	20,478	1,893
CFR	3,21-6,09	5,128	0,646	3,07-5,35	4,363	0,452	4,07-6,92	5,595	0,662
LNa	3,64-6,35	5,221	0,680	3,20-5,52	4,580	0,491	4,44-7,35	5,854	0,635
LOc	5,80-10,15	8,325	0,971	5,04-8,72	7,332	0,723	6,69-11,71	9,164	0,947
LcSu	9,16-18,45	13,957	2,049	8,66-15,66	11,591	1,381	10,71-19,70	15,236	2,007
DO	3,46-5,29	4,472	0,433	3,03-5,02	4,164	0,380	3,84-6,15	4,880	0,439
ComF	5,42-8,53	7,167	0,730	4,77-8,01	6,571	0,556	6,14-9,84	7,875	0,777
FrAt	3,05-5,65	4,518	0,556	2,90-5,03	3,965	0,462	3,40-7,38	4,965	0,614
FrPt	2,24-4,06	3,143	0,390	1,9-3,5	2,764	0,322	2,55-4,35	3,436	0,364
ComS	4,66-7,40	6,277	0,637	4,44-6,68	5,750	0,485	5,29-8,14	6,809	0,661
Comp	4,11-7,51	6,042	0,720	4,09-6,40	5,235	0,469	4,95-8,08	6,393	0,637
LaPa	5,92-9,89	8,124	0,904	5,82-8,69	7,352	0,681	6,62-10,97	8,870	0,972
CoFo	5,74-10,39	8,246	1,008	4,41-8,54	7,239	0,795	6,10-11,34	8,652	0,998
CONa	3,45-5,92	4,788	0,592	3,00-5,04	4,181	0,453	3,55-6,66	5,055	0,589
CFSu	15,39-26,35	22,204	2,639	14,40-22,28	19,00	1,662	18,09-29,89	24,023	2,442
COSu	6,85-13,13	10,427	1,412	6,88-10,64	8,693	0,785	7,79-14,48	11,216	1,269
ComPd	4,78-8,90	7,168	0,942	5,00-7,61	6,320	0,571	5,86-9,43	7,576	0,835
						</			

Tabela 47. Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de fêmeas, dos dois padrões de coloração. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

PD1						PD2					
	K-S	S-W		K-S	S-W		K-S	S-W		K-S	S-W
CRC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	FrAt	<u>ss</u>	<u>ss</u>	CRC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	FrAt	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	FrPt	<u>ss</u>	<u>ss</u>	CC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	FrPt	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CCB	<u>ss</u>	<u>ss</u>	ComS	<u>ss</u>	<u>ss</u>	CCB	<u>ss</u>	<u>ss</u>	ComS	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CFPa	<u>ss</u>	<u>ss</u>	ComP	<u>ss</u>	<u>ss</u>	CFPa	<u>ss</u>	<u>ss</u>	ComP	<u>ss</u>	<u>ss</u>
CFR	<u>ss</u>	<u>ss</u>	LaPa	<u>ss</u>	<u>ss</u>	CFR	<u>ss</u>	<u>ss</u>	LaPa	<u>ss</u>	<u>ss</u>
LNa	<u>ss</u>	<u>ss</u>	CoFo	<u>ss</u>	<u>ss</u>	LNa	<u>ss</u>	<u>ss</u>	CoFo	<u>ss</u>	<u>ss</u>
LOc	<u>ss</u>	<u>ss</u>	CONa	<u>ss</u>	<u>ss</u>	LOc	<u>ss</u>	<u>ss</u>	CONa	<u>ss</u>	<u>ss</u>
LcSu	<u>ss</u>	*	CFSu	<u>ss</u>	<u>ss</u>	LcSu	<u>ss</u>	<u>ss</u>	CFSu	<u>ss</u>	<u>ss</u>
DO	<u>ss</u>	<u>ss</u>	COSu	<u>ss</u>	<u>ss</u>	DO	<u>ss</u>	<u>ss</u>	COSu	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ComF	<u>ss</u>	<u>ss</u>	ComPd	<u>ss</u>	<u>ss</u>	ComF	<u>ss</u>	<u>ss</u>	ComPd	<u>ss</u>	<u>ss</u>

Análise de Variância

Considerando que foram reconhecidos dois agrupamentos para os padrões de coloração, a comparação entre as variáveis morfométricas dos grupos foi realizada com o teste T. Os resultados do teste T utilizado para a comparação entre as variáveis morfométricas, da matriz *NS* dos padrões de coloração, são apresentados na Tabela 48. Diferenças significativas entre os agrupamentos de fêmeas de **PD1** e **PD2** foram reportadas para cada variável morfométrica (Tabela 48).

Tabela 48. Resultados (*p-values*) do teste T entre as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de fêmeas, dos padrões de coloração **PD1** e **PD2**. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*).

CRC	**	LNa	**	FrAt	**	CoFo	*
CC	**	LOc	**	FrPt	**	CONa	*
CCB	**	LcSu	**	ComS	**	CFSu	**
CFPa	**	DO	**	Comp	**	COSu	**
CFR	**	ComF	**	LaPa	**	Compd	*

Análise de Componentes Principais

O CP1 do PCA efetuado com as variáveis morfométricas da matriz *NS* de fêmeas apresentou uma alta contribuição das variáveis **CRC** e **CC**, correspondendo às duas variáveis do tamanho dos indivíduos (Tabela 49). O CP2 apresentou uma alta contribuição das variáveis morfométricas **FrAt** e **Comp**, o que representa uma contribuição importante de duas das maiores escamas do dorso da cabeça (Tabela 49). As porcentagens de variância que os dois primeiros CP explicaram foram de 83,7% e 2,7%, respectivamente. Os agrupamentos dos padrões de coloração de fêmeas apresentaram uma ampla superposição no espaço multivariado do PCA, com alguns indivíduos separados ao longo do eixo do CP1 (Figura 46).

No PCA da matriz *SC*, o CP1 apresentou uma alta contribuição das variáveis **CC** e **CFPa**, enquanto que para o CP2, as variáveis que mais contribuíram foram **CFPa** e **LcSu** (Tabela 49). De esta forma, os primeiros CP da análise da matriz *SC* correspondem à forma da cabeça (ver Figuras 3 e 4). A porcentagem de variância do CP1 foi 17,5%, enquanto que para o CP2 foi 16,6%, portanto entre os dois explicaram 34,1% da variância total. Igualmente à matriz *NS*, os agrupamentos dos padrões de coloração se sobrepuseram amplamente no espaço multivariado do PCA. Do mesmo modo, alguns indivíduos dos dois padrões apresentaram-se separados, mas ao longo do eixo do CP2 (Figura 47).

Tabela 49. Eigenvectors das variáveis morfométricas para os dois primeiros componentes principais (CP1 e CP2), de PCA realizados com as matrizes não escalda (*NS*) e escalada (*SC*) de fêmeas. * = variáveis com a maior contribuição em cada CP.

Matriz <i>NS</i>						Matriz <i>SC</i>					
	CP1	CP2		CP1	CP2		CP1	CP2		CP1	CP2
CRC	-0,303*	0,031	FrAt	-0,215	0,416*	CRC	0,345	-0,083	FrAt	0,263	-0,097
CC	-0,284*	0,131	FrPt	-0,183	0,638	CC	0,450*	-0,131	FrPt	0,309	-0,237
CCB	-0,220	-0,054	ComS	-0,190	-0,079	CCB	0,130	-0,043	ComS	0,072	-0,0007
CFPa	-0,206	-0,067	ComP	-0,182	-0,317*	CFPa	-0,435*	-0,874*	ComP	-0,175	0,145
CFR	-0,231	-0,212	LaPa	-0,212	0,101	CFR	-0,008	0,006	LaPa	0,122	-0,124
LNa	-0,234	0,023	CoFo	-0,223	-0,216	LNa	0,176	-0,045	CoFo	0,080	0,001
LOc	-0,225	0,044	CONa	-0,221	-0,168	LOc	0,175	-0,060	CONa	0,052	-0,026
LcSu	-0,257	0,100	CFSu	-0,223	-0,087	LcSu	0,354	-0,293*	CFSu	0,125	-0,035
DO	-0,173	-0,064	COSu	-0,227	-0,109	DO	0,033	0,007	COSu	0,135	-0,014
ComF	-0,196	0,183	ComPd	-0,215	-0,291	ComF	0,152	-0,106	ComPd	-0,009	0,040

Análise de Funções Discriminantes

O número de funções discriminantes (FD) que são produzidas pela DFA é $k-1$, onde k é o número de agrupamentos definidos a priori para a comparação. Baseado nisso, as DFA realizadas com as diferentes matrizes de variáveis quantitativas, morfométricas e merísticas, para os agrupamentos dos padrões de coloração produziram apenas uma FD em cada análise. Assim, a apresentação da distribuição dos indivíduos no eixo da FD foi representada com um histograma.

Na DFA realizada com a matriz *NS* de fêmeas, a FD1 foi influenciada pelas variáveis morfométricas **CFPa** e **CoFo**. O histograma da distribuição dos indivíduos no eixo da FD1 mostrou superposição entre os padrões de coloração no centro do eixo, com cada padrão ocupando os extremos do histograma. Adicionalmente, o segundo padrão de coloração (**PD2**) apresentou os maiores valores e em frequência maior (Figura 48). Para a DFA da matriz *SC*, a FD1 apresentou o maior aporte das variáveis morfométricas **LOc** e **CoFo** (Tabela 50). O histograma obtido para a matriz *SC* apresentou o resultado da distribuição

dos indivíduos similar àquele da matriz *NS* (Figura 49). Em ambas DFA realizadas com as matrizes *NS* e *SC*, os dois padrões de coloração apresentaram distribuições similares a normal (Figuras 48 e 49)

Tabela 50. Coeficientes das variáveis morfométricas para a primeira função discriminante, de DFA realizadas com as matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*), de fêmeas. * = variáveis com o maior peso na FD1 de cada matriz.

FD1							
Matriz <i>NS</i>				Matriz <i>SC</i>			
CRC	2,102	FrAt	0,797	CRC	2,129	FrAt	0,821
CC	-2,161	FrPt	-0,765	CC	-2,174	FrPt	-0,773
CCB	-3,382	ComS	0,992	CCB	-3,351	ComS	1,01
CFPa	21,533 *	ComP	-2,094	CFPa	7,039	ComP	-2,150
CFR	-0,445	LaPa	-1,979	CFR	-0,408	LaPa	-2,006
LNa	6,743	CoFo	-13,826 *	LNa	6,710	CoFo	-13,894 *
LOc	9,200	CONa	-6,560	LOc	9,116 *	CONa	-6,529
LcSu	-0,904	CFSu	4,037	LcSu	-0,888	CFSu	4,14
DO	3,531	COSu	-1,923	DO	3,490	COSu	-2,001
ComF	-1,007	ComPd	-6,717	ComF	-1,001	ComPd	-6,688

Na DFA realizada com a matriz *NS* de variáveis morfométricas, a PRC correta do agrupamento **PD1** alcançou 66 % e a do **PD2**, 92%. Uma porcentagem considerável de indivíduos (33%) do agrupamento **PD1** reclassificou-se de forma não correta como pertencente ao agrupamento **PD2**, enquanto que uma pequena porcentagem (7%) do **PD2** reclassificou-se não corretamente como membros do **PD1** (Tabela 51). Para a matriz das variáveis morfométricas escaladas (*SC*), os resultados obtidos na DFA foram similares aos encontrados com a matriz *NS* (Tabela 51).

Tabela 51. Matrizes de reclassificação de DFA realizada com as variáveis morfométricas das matrizes não escalda (*NS*) e escalada (*SC*) de fêmeas, para os grupos do padrão de coloração. Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC.

Matriz <i>NS</i>		PD1	PD2	Total
	PD1	33 (66,0%)	17 (34,0%)	50
	PD2	8 (7,02%)	106 (92,98%)	114
Matriz <i>SC</i>		PD1	PD2	Total
	PD1	33 (66,0%)	17 (34,0%)	50
	PD2	9 (7,89%)	105 (92,11%)	114

Análise de Variância Multivariada

Os resultados de MANOVA realizadas para detectar diferenças entre os padrões de coloração, empregando-se as variáveis morfométricas das matrizes *NS* e *SC* de fêmeas, são apresentados na Tabela 52. As quatro estatísticas usadas na MANOVA apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre os grupos dos padrões de coloração, para as duas matrizes morfométricas, *NS* e *SC*.

Tabela 52. Resultados de MANOVA realizadas com as variáveis morfométricas, de matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) de fêmeas, empregando-se os agrupamentos padrões de coloração. *g.l.*: graus de liberdade, *num.*: numerador, *den.*: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*).

	<i>Estatística</i>	<i>Grupo</i>	<i>g.l.</i>	<i>F aprox.</i>	<i>g.l. (num.) / (den.)</i>	<i>P_r (>F)</i>
Matriz <i>NS</i>	Hotelling-Lawley	0.752	1	5.383	20/143	**
	Roy	0.752	1	5.383	20/143	**
	Pillai	0.429	1	5.383	20/143	**
	Wilks	0.570	1	5.383	20/143	**
Matriz <i>SC</i>	Hotelling-Lawley	0.753	1	5.3895	20/143	**
	Roy	0.753	1	5.3895	20/143	**
	Pillai	0.429	1	5.3895	20/143	**
	Wilks	0.570	1	5.3895	20/143	**

Análises de variação da matriz morfométrica de machos

Estatística Descritiva

A amplitude, média e desvio padrão das variáveis morfométricas não transformadas de machos, de cada padrão de coloração são apresentados na Tabela 46. Do mesmo modo que para as fêmeas, o agrupamento de machos do **PD1** apresentou valores médios inferiores que os do **PD2** para todas as variáveis morfométricas. Para algumas variáveis (medidas das escamas do dorso da cabeça) as diferenças entre os grupos de padrões de coloração foram sutis, enquanto que para outras variáveis (medidas do corpo –CRC, CC, CCB e CFPa–) as diferenças foram marcantes (Tabela 46).

No agrupamento de machos do **PD1**, igualmente ao encontrado para as fêmeas, a maioria das variáveis morfométricas, com exceção de **FrPt**, apresentaram obliquidade negativa, com tendência a valores maiores (Figura 43). Para o agrupamento do **PD2**, a maioria das variáveis morfométricas, excetuando **CFR** e **ComPd**, apresentaram padrões de distribuição de dados similar à normal (Figura 44).

Na comparação da distribuição de dados nos diagramas de caixa, para todas as variáveis morfométricas, o agrupamento de machos do **PD2** apresentou medianas maiores que as do **PD1** (Figura 45).

As variáveis morfométricas de machos de ambos os padrões de coloração apresentaram uma distribuição normal, constatada pelos resultados das duas provas de normalidade K-S e S-W (Tabela 53).

Tabela 53. Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de machos. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*).

PD1						PD2					
	K-S	S-W		K-S	S-W		K-S	S-W		K-S	S-W
CRC	<i>ss</i>	<i>ss</i>	FrAt	<i>ss</i>	<i>ss</i>	CRC	<i>ss</i>	<i>ss</i>	FrAt	<i>ss</i>	<i>ss</i>
CC	<i>ss</i>	<i>ss</i>	FrPt	<i>ss</i>	<i>ss</i>	CC	<i>ss</i>	<i>ss</i>	FrPt	<i>ss</i>	<i>ss</i>
CCB	<i>ss</i>	<i>ss</i>	ComS	<i>ss</i>	<i>ss</i>	CCB	<i>ss</i>	<i>ss</i>	ComS	<i>ss</i>	<i>ss</i>
CFPa	<i>ss</i>	<i>ss</i>	ComP	<i>ss</i>	<i>ss</i>	CFPa	<i>ss</i>	<i>ss</i>	ComP	<i>ss</i>	<i>ss</i>
CFR	<i>ss</i>	<i>ss</i>	LaPa	<i>ss</i>	<i>ss</i>	CFR	<i>ss</i>	<i>ss</i>	LaPa	<i>ss</i>	<i>ss</i>
LNa	<i>ss</i>	<i>ss</i>	CoFo	*	<i>ss</i>	LNa	<i>ss</i>	<i>ss</i>	CoFo	<i>ss</i>	<i>ss</i>
LOc	<i>ss</i>	<i>ss</i>	CONa	<i>ss</i>	<i>ss</i>	LOc	<i>ss</i>	<i>ss</i>	CONa	<i>ss</i>	<i>ss</i>
LcSu	<i>ss</i>	<i>ss</i>	CFSu	<i>ss</i>	<i>ss</i>	LcSu	<i>ss</i>	<i>ss</i>	CFSu	<i>ss</i>	<i>ss</i>
DO	<i>ss</i>	<i>ss</i>	COSu	<i>ss</i>	<i>ss</i>	DO	<i>ss</i>	<i>ss</i>	COSu	*	<i>ss</i>
ComF	*	<i>ss</i>	ComPd	<i>ss</i>	<i>ss</i>	ComF	<i>ss</i>	<i>ss</i>	ComPd	<i>ss</i>	<i>ss</i>

Os resultados do teste T para a comparação entre machos dos dois padrões de coloração são apresentados na Tabela 54. Nesta prova, das 20 variáveis morfométricas consideradas, 19 não apresentaram diferenças significativas entre os dois padrões de coloração.

Tabela 54. Resultados (*p-values*) do teste T entre as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de machos, dos padrões de coloração, **PD1** e **PD2**. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*).

CRC	<i>ss</i>	LNa	<i>ss</i>	FrAt	<i>ss</i>	CoFo	*
CC	<i>ss</i>	LOc	<i>ss</i>	FrPt	<i>ss</i>	CONa	<i>ss</i>
CCB	<i>ss</i>	LcSu	<i>ss</i>	ComS	<i>ss</i>	CFSu	<i>ss</i>
CFPa	<i>ss</i>	DO	<i>ss</i>	ComP	<i>ss</i>	COSu	<i>ss</i>
CFR	<i>ss</i>	ComF	<i>ss</i>	LaPa	<i>ss</i>	ComPd	<i>ss</i>

Análise de Componentes Principais

No PCA realizado com a matriz **NS** de machos, as duas variáveis morfométricas que mais contribuíram no CP1 foram a medida do comprimento do corpo (**CRC**) e comprimento do focinho (**CoFo**), enquanto que no CP2 foram as medidas de largura da escama frontal (**FrAt** e **FrPt**) (Tabela 55). Os componentes que mais contribuíram no CP1 constituíram parcialmente o tamanho dos indivíduos, enquanto que para o CP2 representaram a largura da porção mediana da cabeça. A proporção de variância do CP1 foi de 75.9% e do CP2, de 6,3%, sumarizando entre estes dois 82,2% da variância total. No espaço multivariado do gráfico do CP1 versus CP2, os machos apresentaram uma ampla sobreposição, sendo que poucos indivíduos encontraram-se fora da nuvem formada pelos exemplares dos dois grupos (Figura 53). O CP1 do PCA realizado com a matriz **SC** de machos apresentou uma maior contribuição das variáveis morfométricas **FrAt** e **FrPt**, enquanto que o CP2 foi influenciado pelas variáveis **CRC** e **CC** (Tabela 55). As porcentagens de variância exibidas pelos dois primeiros CP foram de 20,7% e 17,7%, respectivamente, totalizando 38,4% da variância entre os machos. Os agrupamentos de machos dos padrões de coloração apresentaram uma extensa sobreposição no espaço multivariado, portanto não é reconhecível a separação entre os grupos no gráfico do CP1 versus CP2 do PCA realizado com a matriz **SC** (Figura 54).

Tabela 55. Eigenvectors das variáveis morfométricas, para os dois primeiros componentes principais (CP1 e CP2), de PCA realizados com as matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) de machos. * = variáveis com a maior contribuição em cada CP.

Matriz <i>NS</i>						Matriz <i>SC</i>					
	CP1	CP2		CP1	CP2		CP1	CP2		CP1	CP2
CRC	0,262*	-0,325	FrAt	0,204	0,504*	CRC	0,283	-0,504*	FrAt	-0,494*	-0,201
CC	0,250	-0,313	FrPt	0,211	0,636*	CC	0,271	-0,595*	FrPt	-0,657*	-0,220
CCB	0,208	-0,053	ComS	0,189	-0,090	CCB	0,037	-0,135	ComS	0,085	-0,137
CFPa	0,210	0,000	ComP	0,179	-0,205	CFPa	-0,167	-0,112	ComP	0,219	0,112
CFR	0,250	-0,056	LaPa	0,205	0,066	CFR	0,023	-0,021	LaPa	-0,074	-0,241
LNa	0,256	0,045	CoFo	0,260*	0,023	LNa	-0,062	-0,084	CoFo	-0,067	-0,132
LOc	0,248	0,082	CONa	0,240	0,023	LOc	-0,097	-0,069	CONa	-0,038	-0,189
LcSu	0,252	-0,096	CFSu	0,220	-0,036	LcSu	0,063	-0,129	CFSu	0,015	-0,134
DO	0,192	-0,002	COSu	0,207	-0,053	DO	-0,017	-0,135	COSu	0,033	-0,213
ComF	0,188	0,153	ComPd	0,211	-0,173	ComF	-0,161	-0,110	ComPd	0,172	-0,086

Análise de Funções Discriminantes

A FD1 da DFA realizada com a matriz *NS* de machos foi influenciada principalmente pelas variáveis morfométricas **CFPa** e **LOc**, sendo assim o comprimento da cabeça e a largura na porção mediana da cabeça os principais atributos envolvidos na separação entre os padrões de coloração de machos (Tabela 56). A distribuição dos indivíduos no histograma da FD1 apresentou os grupos de padrões de coloração sobrepostos no centro do eixo, com cada padrão se encontrando em um dos extremos laterais do histograma (Figura 55). O agrupamento do **PD1** exibiu uma distribuição similar ao normal, enquanto que o **PD2** apresentou uma distribuição com obliquidade negativa. Na DFA realizada com a matriz *SC* de machos, a FD1 apresentou a maior contribuição das variáveis morfométricas **LOc** e **CoFo** (Tabela 56). Similar ao registrado para a matriz *NS*, o histograma da DFA realizada com a matriz *SC* apresentou a distribuição de machos no eixo da FD1 com uma ampla superposição entre os padrões de coloração (Figura 56).

Tabela 56. Coeficientes das variáveis morfométricas para a primeira função discriminante, de DFA realizadas com as matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) de machos. * = variáveis com o maior peso na FD1 de cada matriz.

FD1							
Matriz <i>NS</i>				Matriz <i>SC</i>			
CRC	5,474	FrAt	-2,387	CRC	5,457	FrAt	-2,367
CC	2,482	FrPt	-2,796	CC	2,529	FrPt	-2,761
CCB	6,492	ComS	-0,528	CCB	6,066	ComS	-0,459
CFPa	19,462 *	ComP	1,571	CFPa	5,989	ComP	1,563
CFR	0,044	LaPa	-6,686	CFR	0,089	LaPa	-6,681
LNa	3,678	CoFo	-14,530	LNa	3,602	CoFo	-14,651 *
LOc	19,126 *	CONa	-0,088	LOc	19,141 *	CONa	-0,148
LcSu	-2,491	CFSu	-3,031	LcSu	-2,574	CFSu	-1,620
DO	-1,801	COSu	-8,819	DO	-1,944	COSu	-9,294
ComF	-2,239	ComPd	-11,851	ComF	-2,341	ComPd	-11,872

As matrizes de reclassificação de DFA realizadas com as matrizes *NS* e *SC* são apresentadas na Tabela 57. A matriz de reclassificação obtida da DFA realizada com a matriz *NS* exibiu a PRC correta no agrupamento do **PD1** maior do que a do **PD2**, respectivamente 87,5% e 64,52%. A PRC incorreta do **PD1** foi baixa, enquanto que a do **PD2** foi considerável (35,48%). Na DFA feita com a matriz *SC*, os resultados foram idênticos aos registrados para a matriz *NS* (Tabela 57).

Tabela 57. Matrizes de reclassificação de DFA realizadas com as variáveis morfométricas das matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) de machos, para os agrupamentos do **PD1** e **PD2**. Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC.

Matriz NS		PD1	PD2	Total
	PD1	49 (87,5%)	7 (12,5%)	56
	PD2	11 (35,48%)	20 (64,52%)	31
Matriz SC		PD1	PD2	Total
	PD1	49 (87,5%)	7 (12,5%)	56
	PD2	11 (35,48%)	20 (64,52%)	31

Análise de Variância Multivariada

Os resultados de MANOVA realizadas com os agrupamentos das matrizes de variáveis morfométricas não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) são apresentados na Tabela 58. Para a MANOVA realizada com as variáveis morfométricas da matriz *NS* não foram reportadas diferenças significativas entre os padrões de coloração. Resultados similares foram encontrados na MANOVA da matriz *SC* (Tabela 58).

Tabela 58. Resultados de MANOVA realizadas com as variáveis morfométricas, das matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) de machos, empregando-se os agrupamentos padrões de coloração. g.l.: graus de liberdade, num.: numerador, den.: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

	<i>Estatística</i>	<i>Grupo</i>	<i>g.l.</i>	<i>F aprox.</i>	<i>g.l. (num.) / (den.)</i>	<i>P_r (>F)</i>
Matriz NS	Hotelling-Lawley	0.51479	1	1.6988	20/66	<u>ss</u>
	Roy	0.51479	1	1.6988	20/66	<u>ss</u>
	Pillai	0.33984	1	1.6988	20/66	<u>ss</u>
	Wilks	0.66016	1	1.6988	20/66	<u>ss</u>
Matriz SC	Hotelling-Lawley	0.51421	1	1.6969	20/66	<u>ss</u>
	Roy	0.51421	1	1.6969	20/66	<u>ss</u>
	Pillai	0.33959	1	1.6969	20/66	<u>ss</u>
	Wilks	0.66041	1	1.6969	20/66	<u>ss</u>

Análises de Variação da Matriz Merística de fêmeas

Estatística Descritiva

A amplitude, a média e o desvio padrão das variáveis merísticas para fêmeas, dos padrões de coloração são apresentados na Tabela 59. Embora tenha se apresentado uma ampla sobreposição entre os valores das contagens de escamas e de dentes entre os padrões de coloração, as contagens de **VE** e **SBC** do agrupamento de fêmeas do **PD2** exibiram valores médios superiores ao **PD1**. Desta forma, as fêmeas do **PD1** tem o número de escamas ventrais e subcaudais menor do que as do **PD2**. O mesmo padrão foi encontrado nas variáveis **SLBO**, **ILB** e **ILBC**, mas o contrário foi registrado nas variáveis merísticas restantes (Tabela 59).

Os histogramas das variáveis merísticas **VE** e **SBC** de fêmeas dos dois padrões de coloração apresentaram distribuições similares à normal. Por outro lado, as demais variáveis merísticas dos padrões de coloração apresentaram padrões de distribuição diferentes da normal (Figuras 57 e 58).

Os valores das contagens das escamas ventrais (**VE**) e subcaudais (**SBC**) apresentaram uma maior amplitude no **PD1** do que no **PD2** (Tabela 59, Figura 59). As medianas destas variáveis mostraram-se superiores no agrupamento do **PD2** (Figura 59).

Os resultados das provas de Kolmogorov-Smirnov e Shapiro-Wilk apresentaram todas as variáveis merísticas dos dois padrões de coloração como normais (Tabela 60).

Tabela 59. Amplitude (AP), média ($\bar{X}$) e desvio padrão (DP) das variáveis merísticas para machos e fêmeas dos padrões de coloração. Valores em mm. $N_{Fêmeas} = 385$, $N_{Machos} = 291$. * Variáveis com número menor de exemplares, $N_{Fêmeas} = 266$, $N_{Machos} = 201$.

Variável	PD1				PD2				
	Fêmeas		Machos		Fêmeas		Machos		
	AP	$\bar{X}$	DP	AP	$\bar{X}$	DP	AP	$\bar{X}$	DP
VE	168-216	193,66	7,57	170-202	187,12	6,29	184-207	197,48	3,93
SBC	83-128	106,91	6,00	97-128	113,77	5,47	93-122	108,70	5,13
SLB	6,5-9,0	7,93	0,33	7-9	7,94	0,24	6,5-8,5	7,92	0,32
SLBO	3,5-6,0	4,91	0,30	4-6	4,94	0,23	4,0-5,5	4,93	0,26
ILB	9,0-11,5	10,30	0,59	8,5-12,5	10,31	0,68	8,5-11,5	10,31	0,71
ILBC	3,5-5,0	4,39	0,43	4,0-5,5	4,39	0,45	3,0-5,5	4,44	0,47
SRT	1-3	1,85	0,45	1-4	1,73	0,53	1-3	1,55	0,50
DMax*	9-13	10,12	0,54	9-12	10,20	0,58	9-11	9,84	0,46
DDent*	12-19	14,94	1,04	14-18	15,15	0,93	12-16	14,47	0,73

Tabela 60. Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis merísticas de fêmeas. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

Variável	PD1		PD2	
	K-S	S-W	K-S	S-W
VE	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SBC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SLB	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SLBO	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ILB	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ILBC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SRT	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
DMax	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
DDent	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>

Análise de Variância

As fêmeas dos dois padrões de coloração apresentaram diferenças significativas no teste T para seis das nove variáveis merísticas avaliadas (Tabela 61). As variáveis merísticas que não apresentaram diferenças entre as subespécies foram as relacionadas com a escamação labial, tanto supralabiais como infralabiais.

Tabela 61. Resultados (*p-values*) do teste T entre as variáveis merísticas de fêmeas, dos padrões de coloração PD1 e PD2. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

VE	**	SLBO	<u>ss</u>	SRT	**
SBC	**	ILB	<u>ss</u>	DMax	**
SLB	<u>ss</u>	ILBC	<u>ss</u>	DDent	**

Análise de Coordenadas Principais

A CoP1 do PCoA realizado com a matriz de variáveis merísticas explicou 25,1% da variância total, enquanto que a CoP2 explicou 15,2%. Desta forma, as duas primeiras CoP

explicaram 40,3% da variância total entre os dois padrões de coloração. Os agrupamentos de fêmeas dos dois padrões de coloração se encontraram amplamente sobrepostos no espaço multivariado do gráfico da CoP1 versus CoP2 (Figura 60).

Análise de Funções Discriminantes

Na DFA realizada para comparar os dois padrões de coloração, empregando-se as variáveis merísticas de fêmeas, as variáveis que mais contribuíram para a FD1 foram **SLBO** e **SRT** (Tabela 62). A distribuição dos indivíduos no histograma da FD1 mostrou os dois agrupamentos de padrões de coloração amplamente sobrepostos. Não obstante, o agrupamento de fêmeas do **PD2** encontrou-se no extremo direito da distribuição, mostrando-se como um grupo bem definido ao interior do agrupamento maior do **PD1** (Figura 61).

Tabela 62. Coeficientes das variáveis merísticas para a primeira função discriminante, da DFA realizada com o agrupamento de fêmeas para comparação dos padrões de coloração. * = variáveis com o maior peso na FD1.

FD1			
VE	0,1043	ILB	-0,0179
SBC	0,0226	ILBC	0,1022
SLB	-1,1069	SRT	-1,5878 *
SLBO	1,4187 *		

O agrupamento que obteve a maior PRC correta, na DFA realizada com a matriz de variáveis merísticas, foi o **PD1**, com aproximadamente 82%. Uma porcentagem consideravelmente baixa de indivíduos do **PD2** foram corretamente reclassificados, com a PRC correta não superando 48%. Este resultado indica que uma grande porcentagem de

indivíduos do agrupamento do **PD2** apresentam similaridade com o **PD1** (53%), em relação às variáveis merísticas (Tabela 63).

Tabela 63. Matriz de reclassificação da DFA realizada com a matriz de variáveis merísticas de fêmeas, para os grupos de padrões de coloração **PD1** e **PD2**. Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC.

	PD1	PD2	Total
PD1	161 (81,3%)	37 (18,7%)	198
PD2	71 (52,6%)	64 (47,4%)	135

Análise de Variância Multivariada

O resultado da MANOVA efetuada com a matriz de variáveis merísticas de fêmeas, para a comparação dos dois padrões de coloração, **PD1** e **PD2**, é apresentado na Tabela 64. A MANOVA da comparação entre os dois padrões de coloração de fêmeas apresentou diferenças significativas entre os agrupamentos.

Tabela 64. Resultados da MANOVA realizada com as variáveis merísticas de fêmeas, empregando-se os agrupamentos padrões de coloração. *g.l.*: graus de liberdade, *num.*: numerador, *den.*: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ns*).

<i>Estatística</i>	<i>Grupo</i>	<i>g.l.</i>	<i>F aprox.</i>	<i>g.l. (num.) / (den.)</i>	<i>P_r (>F)</i>
Hotelling-Lawley	0,22412	1	10,405	7/325	**
Roy	0,22412	1	10,405	7/325	**
Pillai	0,18308	1	10,405	7/325	**
Wilks	0,81692	1	10,405	7/325	**

Análises de Variação da Matriz Merística de Machos

Estatística Descritiva

As contagens de escamas e de dentes apresentaram uma ampla sobreposição machos dos dois agrupamentos de padrões de coloração (Tabela 59). Como para fêmeas, o agrupamento de machos do **PD2** apresentou valores médios superiores aos do **PD1**. Assim, os machos do **PD1** tem contagens de escamas ventrais e subcaudais menores do que aqueles do **PD2**. Caso oposto foi registrado para as variáveis merísticas **SRT**, **DMax** e **DDent**, em que machos do **PD1** apresentaram valores médios superiores aos do **PD2** (Tabela 59).

As variáveis merísticas **VE**, **SBC** e **ILB** foram as únicas que exibiram uma distribuição normal nos histogramas do agrupamento do **PD1** (Figura 62). Para o agrupamento do **PD2**, as variáveis **VE** e **SBC** apresentaram um padrão similar ao normal nos histogramas. Ainda no agrupamento **PD2**, o restante das variáveis merísticas não apresentou uma distribuição normal (Figura 63).

O agrupamento de machos do **PD2** apresentou medianas maiores nas variáveis merísticas **VE**, **SBC** e **ILB**, enquanto que para a variável **DDent** o **PD1** teve a mediana maior (Figura 64).

Os resultados das provas de Kolmogorov-Smirnov e Shapiro-Wilk realizadas nas variáveis merísticas dos dois padrões de coloração são apresentados na Tabela 65. As variáveis merísticas de machos agrupados nos dois padrões de coloração mostraram-se normais nas duas provas de normalidade realizadas (Tabela 65).

Tabela 65. Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis merísticas de machos. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

Variável	PD1		PD2	
	K-S	S-W	K-S	S-W
VE	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SBC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	*	<u>ss</u>
SLB	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SLBO	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ILB	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
ILBC	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
SRT	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
DMax	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>
DDent	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>	<u>ss</u>

Análise de Variância

Os resultados do teste T realizado entre as variáveis merísticas de machos dos dois padrões de coloração são exibidos na Tabela 66. O teste T apresentou diferenças estatisticamente significativas entre os dois padrões de coloração para cinco das nove variáveis avaliadas.

Tabela 66. Resultados (*p-values*) do teste T entre as variáveis merísticas de machos, dos padrões de coloração PD1 e PD2. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

VE	**	SLBO	<u>ss</u>	SRT	<u>ss</u>
SBC	**	ILB	<u>ss</u>	DMax	**
SLB	<u>ss</u>	ILBC	**	DDent	**

Análise de Coordenadas Principais

A CoP1 do PCoA realizado com as variáveis merísticas de machos explicou 23,8% da variância total, enquanto que a CoP2 explicou 9,3%. O padrão de distribuição no espaço multivariado de machos dos dois padrões de coloração apresentou-se amplamente sobreposto (Figura 65). Não obstante, alguns indivíduos do agrupamento **PD1** encontraram-se separados do agrupamento do **PD2** ao longo dos dois eixos das primeiras CoP.

Análise de Funções Discriminantes

As duas variáveis merísticas que mais contribuíram para a FD1 de machos dos padrões de coloração foram **ILB** e **ILBC** (Tabela 67). O histograma da distribuição de machos mostrou os dois padrões de coloração amplamente sobrepostos. De forma similar ao encontrado nos agrupamentos de fêmeas, o agrupamento do **PD2** de machos apresentou-se bem definido, ao extremo direito da distribuição no histograma (Figura 66).

Tabela 67. Coeficientes de variáveis merísticas para a primeira função discriminante, da DFA realizada com o agrupamento de machos para comparação dos padrões de coloração. * = variáveis com o maior peso na FD1.

FD1			
VE	0.139	ILB	-0.934 *
SBC	0.042	ILBC	2.127 *
SLB	0.231	SRT	-0.454
SLBO	-0.452		

Para os agrupamentos de padrões de coloração, a PRC correta do **PD1** alcançou 80%, enquanto que a do **PD2** não superou 51% (Tabela 68). A PRC incorreta do agrupamento

do **PD2** foi alta, com aproximadamente a metade dos indivíduos pertencente a este agrupamento sendo classificado como pertencente ao **PD1** (Tabela 68).

Tabela 68. Matriz de reclassificação da DFA realizada com a matriz de variáveis merísticas de machos, para os grupos de padrões de coloração **PD1** e **PD2**. Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC.

	PD1	PD2	Total
PD1	113 (80,1%)	28 (19,9%)	141
PD2	48 (49,5%)	49 (50,5%)	97

Análise de Variância Multivariada

As quatro estatísticas empregadas na MANOVA, realizada com as variáveis merísticas de machos, apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre os dois padrões de coloração (Tabela 69).

Tabela 69. Resultados da MANOVA realizada com as variáveis merísticas de machos, empregando-se os agrupamentos padrões de coloração. *g.l.*: graus de liberdade, *num.*: numerador, *den.*: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss).

<i>Estatística</i>	<i>Grupo</i>	<i>g.l.</i>	<i>F aprox.</i>	<i>g.l. (num.) / (den.)</i>	<i>Pr (>F)</i>
Hotelling-Lawley	0,21461	1	7,0515	7/230	**
Roy	0,21461	1	7,0515	7/230	**
Pillai	0,17669	1	7,0515	7/230	**
Wilks	0,82331	1	7,0515	7/230	**

Resumo de análises da Diferenciação dos Padrões de Coloração

A Tabela 70 apresenta o comparativo de machos e fêmeas dos resultados obtidos nas análises estatísticas, realizadas com as variáveis merísticas para comparação entre os padrões de coloração. Do mesmo modo, na Tabela 71 são apresentados os resultados das análises estatísticas de machos e fêmeas, realizadas com as variáveis merísticas para comparar entre os padrões de coloração.

Tabela 70. Resumo de análises estatísticas efetuadas com as variáveis morfométricas entre os agrupamentos de fêmeas e machos dos dois padrões de coloração.

Análise	Fêmeas	Machos
T-Student	Diferenças significativas entre os padrões de coloração (Tabela 48)	Diferenças significativas entre os padrões de coloração em 1 das 20 variáveis (Tabela 54)
PCA	Padrão de distribuição no espaço multivariado apresentando os padrões de coloração PD1 e PD2 levemente separadas entre si, nas duas matrizes (NS e SC) (Figuras 46 e 47)	Padrão de distribuição no espaço multivariado dos dois padrões de coloração sobreposto, nas duas matrizes (NS e SC) (Figuras 53 e 54)
DFA	Padrão de distribuição no histograma da FD1 apresentando os padrões de coloração PD1 e PD2 levemente separados entre si, nas duas matrizes (NS e SC) (Figuras 48 e 49)	Padrão de distribuição no histograma da FD1 apresentando os padrões de coloração PD1 e PD2 levemente separados entre si, nas duas matrizes (NS e SC) (Figuras 55 e 56)
	PRC correta alta para o PD1 e o PD2 , nas duas matrizes (NS e SC) (Tabela 51)	PRC correta alta para o PD1 e o PD2 , nas duas matrizes (NS e SC) (Tabela 57)
MANOVA	Diferenças significativas entre os padrões de coloração, nas duas matrizes (NS e SC) (Tabela 52)	Sem diferenças significativas entre os padrões de coloração, nas duas matrizes (NS e SC) (Tabela 58)

Tabela 71. Resumo de análises estatísticas efetuadas com as variáveis merísticas entre os agrupamentos de fêmeas e machos dos dois padrões de coloração.

Análise	Fêmeas	Machos
T-Student	Diferenças significativas entre os padrões de coloração em 5 das 9 variáveis (Tabela 61)	Diferenças significativas entre os padrões de coloração em 5 das 9 variáveis (Tabela 66)
PCoA	Padrão de distribuição no espaço multivariado dos dois padrões de coloração sobreposto (Figura 60)	Padrão de distribuição no espaço multivariado apresentando os padrões de coloração PD1 e PD2 levemente separadas entre si (Figura 65)
DFA	Padrão de distribuição no histograma da FD1 dos dois padrões de coloração sobreposto, com cada grupo definido (Figura 61)	Padrão de distribuição no histograma da FD1 dos dois padrões de coloração sobreposto, com cada grupo definido (Figura 66)
	PRC correta alta para o PD1 e PRC correta baixa para o PD2 (Tabela 63)	PRC correta alta para o PD1 e PRC correta baixa para o PD2 (Tabela 68)
MANOVA	Diferenças significativas entre os padrões de coloração (Tabela 64)	Diferenças significativas entre os padrões de coloração (Tabela 69)

4.3. Análises de Anatomia Comparada

4.3.1. Anatomia Craniana

As abreviações apresentadas na seção das descrições osteológicas encontram-se esquematizadas nas respectivas Figuras e descritas no apêndice 4. Os elementos ósseos foram agrupados em quatro complexos osteológicos, o nasal, o arco palato-maxilar, o suspensório e mandibular e o circumorbital. Destes complexos, o nasal é o mais anterior e compreende o osso da pré-maxila, os nasais, os septomaxilares e os vômeres. O complexo circumorbital está conformado pelos ossos que se localizam ao redor da órbita, os pré-frontais e os pós-orbitais. O complexo suspensório e mandibular está composto pelos ossos supratemporais, os quadrados, os compostos, os angulares, os espleniais e os dentários. Por último, o complexo do arco palato-maxilar corresponde aos ossos que conformam o teto da cavidade bucal, que correspondem às maxilas, os palatinos, os pterigóides e os ectopterigóides.

4.3.1.1. Descrição da Osteologia Craniana de *Philodryas olfersii*

A descrição detalhada dos complexos osteológicos cranianos e de seus componentes individuais no exemplar de *Philodryas olfersii* MCP 17480 (♂, Anita Garibaldi, SC, Brasil) é apresentada a seguir.

Complexo Nasal

Pré-maxila (Figura 71).

A pré-maxila se localiza na região anterior do complexo nasal e do crânio. Este osso encontra-se em uma posição anterior aos ossos septomaxilares e vômeres.

O processo ascendente da pré-maxila (AS) é proeminente, triangular, orientado verticalmente, com as bordas laterais achatadas e apresentando uma leve constrição na porção mediana (Figura 71A). A extremidade dorsal deste processo é levemente achatada. Neste processo a porção mediana da região ventral à crista nasal apresenta uma cavidade alargada, que estende-se até as bordas laterais do processo (Figura 71B).

A crista nasal (NP) é pouco saliente e está limitada à porção mediana da face posterior do processo ascendente (Figura 71C). As faces laterais da crista nasal entram em contato com o extremo rostral do processo anterior dos septomaxilares.

Os processos transversos da pré-maxila (TR) são proeminentes, encontram-se dirigidos látero-posteriormente e são levemente achatados dorso-ventralmente. Cada processo transversal tem forma de seta, com uma pequena constrição na região basal.

Os processos vomerianos da pré-maxila (VP) estão fusionados medialmente em grande parte da sua extensão, com os seus ápices separados (Figura 71D). Estes se estendem caudalmente e entram em contato direto, na região dorsolateral, com o processo anterior do vômer. Na região basal da face posterior, ventral aos processos vomerianos, encontram-se três forames que se abrem póstero-ventralmente. Destes três forames, os laterais apresentam um diâmetro de abertura maior ao forame médio (Figura 71B).

Nasal (Figuras 67, 68, 69 e 72).

O nasal corresponde ao teto do complexo nasal. É delimitado anteriormente pelo pré-maxilar, ventralmente pelos septomaxilares e posteriormente pelos frontais. A lâmina horizontal do nasal (HLN) se projeta em direção lateral a partir da porção mediana da face dorsal do nasal (Figura 72A). As bordas rostral e caudal desta lâmina são côncavas. Em vista dorsal, a extremidade caudal da lâmina horizontal é alargada, enquanto que a rostral é

afilada. A lâmina vertical do nasal (VLN) apresenta formato retangular e está comprimida dorsoventralmente (Figura 72B). A margem rostral desta lâmina apresenta uma forma levemente serrilhada. O processo frontal do nasal (PFn) origina-se a partir da porção mediana da lâmina vertical e se estende diagonalmente em direção ventro-posterior até alcançar a região de contato com o osso frontal. O processo frontal é levemente achatado e apresenta uma rotação que deixa a face ventral se dirigindo ventro-lateralmente. O extremo posterior desta projeção tem forma de ponta, e na face medial apresenta uma superfície levemente convexa que articula com a região ínfero-medial do frontal.

Septomaxilar (Figuras 67, 68, 69 e 73).

O osso septomaxilar localiza-se na região média do complexo nasal e localiza-se ventralmente ao osso nasal, posteriormente à pré-maxila, dorsalmente ao vômer e anteriormente ao frontal. O processo anterior do septomaxilar (Pat) estende-se até contatar a pré-maxila. O processo anterior tem forma triangular e sua extremidade rostral é simples e acuminada (Figura 73C). O processo dorsolateral do septomaxilar (PDL) apresenta duas pequenas projeções na região mediana da sua borda rostral (Figura 73A). Estas projeções formam uma concavidade com direção dorsal. Da região mediana da borda posterior do processo dorsolateral surge uma lâmina horizontal que cobre dorsalmente a cápsula do órgão vomeronasal, e que se estende até a região mediana da borda dorsal do septomaxilar. Na porção mediana da borda posterior desta lâmina encontra-se uma pequena concavidade que se abre em direção posterior. Esta concavidade proporciona o teto e canal de saída para os forames dos nervos vomeronasais (Figura 73B). Na face ventral, a margem posterior na região medial do processo dorsolateral apresenta duas projeções caudais, que junto com o osso vômer formam o forame vomeronasal. Desta forma, a borda anterior do forame

vomeronasal é delimitada pelo septomaxilar (Figura 70). O processo frontal do septomaxilar (PFs) é longo e comprimido lateralmente (Figura 73B). Em vista lateral, a metade anterior do processo frontal dirige-se posteriormente, enquanto que a metade posterior dirige-se ventro-posteriormente (Figura 73C). A extremidade caudal deste processo apresenta uma projeção lateral proeminente. A superfície caudal desta projeção articula com a região rostral do côndilo da articulação naso-frontal do osso frontal.

Vômer (Figuras 68, 69, 70 e 74).

Este osso forma o assoalho do complexo nasal, em uma posição ventral ao septomaxilar, posterior à pré-maxila e dorsal à maxila e ao palatino. O vômer apresenta uma lâmina de forma triangular no seu eixo vertical, a lâmina vertical do vômer (LVV). A partir do vértice anterior da lâmina vertical estende-se o processo anterior do vômer (PAV), que tem forma afilada (Figura 74B). Este processo entra em contato, pela sua face ventro-medial, com os processos vomerianos do pré-maxilar. A margem posterior da lâmina vertical do vômer é irregular, com pequenas depressões (Figura 74A). Em vista lateral, a lâmina vertical apresenta uma fenestra com forma oval na região ventro-posterior, a janela oval (JO). A lâmina que forma a cápsula vomeronasal (CV) surge na região mediana da face lateral da lâmina vertical do vômer, em uma posição anterior à janela oval, e se estende rostralmente. Na região dorso-posterior, a lâmina da cápsula vomeronasal apresenta uma serie de forames que servem de passo para as ramificações do nervo vomeronasal (FVV) (Figura 74C). Na região ventral, a lâmina da cápsula vomeronasal apresenta uma invaginação diagonal que corresponde a o forame vomeronasal (FVN) (Figura 74D).

Complexo Circumorbital

Pré-frontal (Figuras 67, 68 e 75).

O pré-frontal encontra-se na região anterior da órbita, entrando em contato medial com o osso frontal, e ventral com a maxila e o palatino. O pré-frontal se localiza na região látero-posterior do complexo nasal e na região dorsal do complexo do arco palato-maxilar.

Na face dorsal (Figura 75A), o processo frontal do pré-frontal (DLP) se apresenta como uma lâmina que se estende em direção ântero-medial, com forma triangular e está em amplo contato com o osso frontal (Figura 67). A lâmina lateral do pré-frontal (LPF) estende-se em direção anterior, tem forma triangular e o seu vértice rostral é arredondado (Figura 75C). A borda posterior da lâmina lateral é côncava, apresentando nos seus extremos dorsal e ventral um processo dorso-posterior (DPF) e um processo ventro-posterior (processo maxilar do pré-frontal -MPF-), respectivamente (Figura 75C). Estes processos não estão muito desenvolvidos e não se projetam muito. A face ventral do pré-frontal apresenta uma lâmina curvada que se dirige medialmente e forma o assoalho do forame lacrimal (FL). A abertura rostral do forame lacrimal do pré-frontal pode ser vista parcialmente na face ventral (Figura 75B). Na face posterior do pré-frontal, o osso apresenta uma lâmina que se estende medialmente, a lâmina orbital (OPF). A margem medial da lâmina orbital é irregular com uma pequena projeção direcionada medialmente. Na face posterior, a abertura do forame lacrimal é formada por uma depressão na região basal da lâmina orbital (Figura 75D). Na região ântero-dorsal do canal do forame lacrimal estende-se um processo em direção dorso-medial (Figura 75E). Este processo é denominado como o processo conchal (PCO) (Cundall e Irish 2008), e sua extremidade possui forma de espinho (Figuras 75E e 75F). O contato do pré-frontal com o frontal se dá pela margem medial do processo frontal do pré-frontal e pela porção mais dorsal da lâmina

orbital do pré-frontal. O pré-frontal se articula com o osso maxilar através da região ventro-lateral do processo maxilar do pré-frontal e com a face dorsal do processo maxilar do osso palatino pela região ventro-medial do assoalho do forame lacrimal (Figura 68).

Pós-orbital (Figuras 67, 68, 70 e 76).

Este osso faz parte do limite posterior da órbita e encontra-se em uma posição lateral ao osso parietal. O pós-orbital está encaixado entre o processo pós-orbital superior (PPS) e o processo pós-orbital inferior (PPI) do osso parietal (Figuras 67 e 70). A superfície posterior da metade dorsal do pós-orbital contata o processo pós-orbital superior do parietal. A região mediana da superfície medial do pós-orbital contata com o processo pós-orbital inferior do parietal. Em vista lateral, as margens anterior e posterior são lisas e apresentam uma angulação na porção mediana, o que faz que o osso tenha uma forma de boomerang (Figura 76). Dorsalmente, chega até o teto do parietal se encaixando numa pequena invaginação deste osso (Figuras 67 e 68). Pouco menos da metade do seu comprimento esta em contato direto com o parietal, e o restante fica livre fechando a órbita posteriormente.

Complexo do Suspensório e Mandibular

Supratemporal (Figuras 67, 68 e 77).

O supratemporal localiza-se na região dorso-posterior da face lateral do crânio, e é responsável pela conexão do complexo suspensório e mandibular com a caixa craniana.

Este osso está sobreposto ao parietal, proótico, supraoccipital e o exoccipital. Pela face medial, a região ântero-dorsal entra em contato leve com o parietal, a região ântero-medial

encosta-se sobre o proótico, a região dorso-medial entra em leve contato com o supraoccipital, a região pósteromedial deita-se sobre o exoccipital, e a região mais posterior fica livre e só entra em contato com o quadrado pósterolateralmente. A borda dorsal é reta e apresenta uma pequena projeção dorsal na região posterior desta margem (PDS). A margem ventral se estende levemente em direção ventral na região média, o que dá a forma de triângulo invertido em vista lateral (Figura 77A). Na face medial é levemente côncavo, e apresenta uma pequena depressão lateral na região posterior da face lateral aonde entra em contato com o quadrado (Figura 77B). O extremo caudal é afilado e se estende além da borda posterior do côndilo occipital.

Quadrado (Figura 78).

O quadrado está posicionado na região látero-posterior da caixa craniana, e liga a mandíbula ao crânio. Este osso entra em contato com o supratemporal pela região dorso-medial. Lateralmente tem forma de “T”, apresentando uma constrição logo após do extremo dorsal (Figura 78A). As regiões mediana e dorsal da borda rostral do quadrado projetam-se levemente em direção lateral. Estas projeções formam uma concavidade na região média da face lateral do quadrado. No meio desta concavidade se encontra um forame que se abre em direção lateral, o forame lateral do quadrado (FLQ) (Figuras 78B e 78F). Este forame apresenta forma oval e se localiza no plano vertical. A borda dorsal do quadrado é curvada dorsalmente e também se estende lateralmente, contribuindo à concavidade da região média da face lateral. Na face lateral do quadrado, as metades dorsal e ventral da margem posterior são levemente curvadas, o que dá uma forma de “W” deitado à margem posterior do quadrado. No extremo ventral do quadrado está a região que articula com o osso composto, o côndilo mandibular do quadrado (CQ) (Figuras 78A,

78C, 78D e 78E). O côndilo mandibular apresenta duas projeções, uma lateral e outra medial (Figuras 78C e 78E), que formam a superfície de articulação com o cótilo de articulação quadrato-mandibular. A articulação entre o quadrado e o osso composto é do tipo sinovial. (Figura 78C). Em vista medial do quadrado, da região média da margem caudal estende-se o uma projeção em direção ventro-medial, o processo estilóide (PEQ) (Figura 78D). O extremo distal do processo estilóide é achatado e tem forma oval (Figura 78E). A superfície achatada do processo estilóide se articula com o ápice distal da haste da columela.

Composto (Figuras 79 e 80).

O osso composto se localiza na região ventro-posterior do crânio, e é o elemento ósseo do crânio que mais se projeta posteriormente. O processo retroarticular do osso composto (RP) (Figuras 80A, 80B e 80C) se projeta desde a região ventral da articulação mandibular em direção póstero-medial, com o extremo distal afilado. Na porção mediana da face medial do processo retroarticular se abre forame em direção póstero-medial. Em vista lateral, a fossa da articulação mandibular do composto (FAM) apresenta as projeções anterior e posterior sobressaindo acima do nível dorsal do osso composto, sendo a projeção anterior muito mais elevada (Figura 80A). A abertura da fossa mandibular (MF) estende-se desde a região rostral da margem anterior da fossa da articulação mandibular até a região média da face dorsal (Figuras 80A e 80C). O forame mandibular posterior (FMP) (Cundal e Irish 2008 = forame posterior do surangular de Mesiero 2006) está na região interna anterior da fossa mandibular do composto, e é visível na face dorsal do osso composto (Figura 80B). O forame suprangular do composto (FS) se encontra na região média-dorsal da face lateral do osso, e abre-se em direção rostral. Na região ântero-ventral da face

medial, apresenta-se uma depressão na região de articulação com o angular (Figura 80C). Nessa mesma depressão, a margem rostral apresenta duas terminações agudas (PVC). Na região anterior da face lateral, o osso composto apresenta uma projeção aguda (PLC) que se encaixa entre os processos posteriores do dentário (Figura 80D).

Angular (Figura 79 e 81).

Este osso se posiciona na região média da face medial da mandíbula, contatando o osso composto lateralmente e os ossos angular e dentário anteriormente. O angular é um osso laminar e medialmente côncavo em grande parte do seu comprimento. O extremo caudal é agudo e articula-se com o osso composto pela sua face medial. A porção rostral apresenta três projeções (Figuras 81A e 81B), das quais a ventral (AV) é o cótilo da articulação intra-mandibular, que articula com o côndilo ventral do esplenial (Figura 79). A projeção mediana (AM) entra na depressão média do esplenial, e a projeção dorsal (AD) estende-se dorsalmente contatando a região dorso-medial do processo dorso-caudal do esplenial e a face medial da projeção mais ventral do processo pósteromedial do dentário.

Esplenial (Figura 79 e 82).

O esplenial se localiza na face medial da mandíbula e está relacionado lateralmente com o dentário, e posteriormente com o angular. Este osso exibe um formato cuneiforme, com a extremidade aguda direcionada ântero-dorsalmente. Na face medial apresenta uma crista média (CME), que se estende desde o extremo rostral até o extremo caudal (Figura 82A). Caudalmente apresenta dois côndilos, o côndilo dorsal (ED) e o ventral (EV) (Figura 82B). O côndilo dorsal contata a face medial da projeção dorsal do angular e a região ventral da projeção ventral do processo pósteromedial do dentário (Figura 79C). O côndilo ventral

articula com o angular formando a articulação intra-mandibular (Figura 79). Na região médio-posterior se abre um forâmen, o forame milohyoíde anterior (FHA). Este se localiza numa posição ventral ao forame mandibular anterior (FMA) e tem forma elipsoidal.

Dentário (Figura 79 e 83).

Este osso constitui o extremo anterior da mandíbula, e se relaciona com os ossos composto, esplenial e angular pelo seu extremo posterior. O dentário é um osso curvado no sentido medial na região anterior. Apresenta 16 dentes curvados em direção posterior (Figura 83A). Os primeiros dentes, antes da curvatura, são de tamanho crescente, mas a partir desta região os dentes posteriores vão diminuindo o seu tamanho (Figura 83B). Na região caudal, o dentário apresenta três processos, um dorsal (processo dentígero -PDD-), um pequeno dorso-medial (PMD) (com duas terminações caudais) e um ventro-lateral (PVD) (Figura 83C). A partir da região média da borda lateral do processo ventro-lateral estende-se em direção diagonal uma lâmina que chega até a borda ventral do processo dorso-medial, dividindo o interior do dentário em dois canais longitudinais, a lâmina do septo intramandibular (LSI) (Lee e Scanlon 2001).

Na região média da face lateral apresenta-se o forame mentoniano (FM), com forma elipsóide e com a sua abertura dirigida ântero-lateralmente (Figura 83B). O canal de Meckel não se evidencia na superfície da face medial do dentário, só aparecendo uma pequena abertura na região anterior ao forame mandibular anterior (Figuras 79C e 83C).

Complexo do Arco Palato-Maxilar

Maxilar (Figuras 67, 68, 70 e 84).

A maxila encontra-se na região anterior do complexo do arco palato-maxilar e está em uma posição ventral ao vômer e ao pré-frontal. Medialmente, a maxila se relaciona com os ossos ectopterigóide e palatino.

Na face dorsal, no eixo ântero-posterior, as regiões anterior e média da maxila são retas e comprimidas lateralmente, apresentando uma mudança no eixo em direção medial na região acima do último dente pré-diastemal. Esta mudança não é discreta e apresenta uma angulação clara no eixo ântero-posterior (Figura 84A). Acima da região dorsal anterior e média da maxila há uma lâmina achatada lateralmente, e que apresenta um processo medial proeminente, o processo palatino (PP) (Figura 84B). O processo palatino do maxilar tem forma quadrangular e apresenta uma leve curvatura ventro-medial (Figura 84C). A extremidade medial do processo palatino do maxilar entra em contato com a região ventro-lateral do processo maxilar do osso palatino. Na face dorsal da região anterior do processo palatino, a maxila apresenta uma depressão que corresponde à zona de contato com a região ventro-lateral do pré-frontal (processo maxilar do pré-frontal). Em vista lateral da maxila, a região que segue após o processo palatino apresenta uma curvatura em direção dorso-posterior, correspondente à borda inferior da órbita. Em vista medial, da região anterior aos dentes pós-diastemais se estende um pequeno processo em direção ântero-ventral, o processo ventral ectopterigóide da maxila (PEV) (Figura 84D). O processo ventral ectopterigóide da maxila se articula com a face lateral do processo ventral da região anterior do ectopterigóide. O extremo caudal da região dorsal da maxila, que cobre a fossa do segundo dente pós-diastemal, estende-se em direção dorso-posterior como uma leve projeção aguda (processo dorsal ectopterigóide da maxila -PED-), e sua face

medial entra em contato com a face lateral do processo dorsal anterior do ectopterigóide. A maxila apresenta 11 dentes pré-diastemais, os quais vão levemente aumentando de tamanho em direção posterior, e dois dentes (presas) pós-diastemais sulcados, marcadamente maiores que os dentes pré-diastemais. O sulco dos dentes pós-diastemais origina-se na região anterior da face lateral e corre levemente em direção rostral, entrando na face anterior da presa (Figura 84E). As fossas dos dentes pós-diastemais abrem-se em direção ventro-posterior, fazendo com que em vista lateral, as presas apresentem uma posição deitada.

Ectopterigóide (Figuras 68, 69 e 85).

O ectopterigóide está posicionado lateralmente na porção do complexo do arco palato-maxilar, e se articula através de sua região anterior com a maxila e pela sua região posterior com o osso pterigóide.

Este é um osso que está comprimido lateralmente, e se estende ântero-posteriormente. O ectopterigóide apresenta um processo posterior (processo pterigóide posterior do ectopterigóide –PPE–) e uma região anterior bifurcada em dois processos, o processo maxilar dorsal (PDE) e o processo maxilar ventral (PVE), ambos com uma leve inclinação em direção lateral (Figura 85A). A face lateral destes processos entra em contato com a face medial da maxila. O processo dorsal é o mais curto e apresenta uma leve curvatura em direção lateral no seu extremo dorsal, que se sobrepõe ao processo dorsal ectopterigóide da maxila, e fica livre e sem contato com algum outro osso. A margem dorsal do processo dorsal anterior encontra-se no eixo horizontal. O processo ventral da região anterior do ectopterigóide é mais comprido e agudo que o processo dorsal, e entra em contato com a face medial do processo ventral ectopterigóide da maxila. A porção média do

ectopterigóide se estende em direção ventro-posterior, e apresenta uma leve curvatura ventral que deixa o processo posterior em direção horizontal e com uma leve inclinação em direção medial. Na região anterior da face ventral, o ectopterigóide apresenta um canal (CVE) que tem direção ântero-posterior (Figura 85B). Este canal é a região mais anterior do ectopterigóide que entra em contato com o pterigóide, e está em amplo contato com o processo ectopterigóide do pterigóide. O processo posterior do ectopterigóide apresenta a superfície ventral achatada, pela qual entra em amplo contato com o canal dorsal posterior do pterigóide.

Pterigóide (Figuras 67, 68, 69, 70 e 86).

O pterigóide é o elemento ósseo situado posteriormente em relação ao complexo do arco palato-maxilar, e constitui a região látero-posterior do teto da boca. Este osso se relaciona anteriormente com o ectopterigóide e o palatino e posteriormente com o quadrado e o osso composto.

É um osso comprimido lateralmente no primeiro quarto do seu comprimento. A partir desta região, o pterigóide vai comprimindo-se diagonalmente até que na região caudal encontra-se achatado dorso-ventralmente (Figura 86A). O extremo anterior do pterigóide entra em contato com o osso palatino por meio de uma articulação sinovial, composta por dois processos anteriores (processos palatinos do pterigóide –PAP–) que se encaixam entre os dois processos posteriores do palatino. No final do primeiro quarto do seu comprimento, o pterigóide apresenta um processo lateral, o processo ectopterigóide (PEP). Este processo encaixa-se no canal ântero-ventral do ectopterigóide. Imediatamente depois do processo ectopterigóide, o pterigóide apresenta um canal dorsal anterior (CDA) que articula com o processo posterior do ectopterigóide. Na região posterior e no mesmo eixo do canal dorsal

anterior, abre-se outro canal (Canal dorsal posterior –CDP–) que estende-se quase até o extremo caudal do pterigóide. Na região pósteromedial, a face dorsal do pterigóide apresenta uma concavidade de quase a largura do osso, limitada lateralmente por uma crista reta (margem interna do canal posterior) que se estende até o extremo caudal do osso. Esta crista passa a formar a margem posterior da borda lateral do pterigóide, com a superfície do extremo posterior achatada. Na face ventral, a região média apresenta uma concavidade limitada medialmente pela borda que carrega os dentes, e lateralmente por uma crista alta e grossa (CVP) (Figura 86B). A borda medial encontra-se projetada ventralmente e apresenta 18 dentes pequenos que estão alinhados em direção ântero-posterior. Os dentes diminuem de tamanho posteriormente.

Palatino (Figuras 67, 68, 69, 70 e 87).

Este osso se localiza na região ântero-medial do complexo do arco palato-maxilar, e corresponde ao teto da boca na região anterior. O palatino apresenta uma relação dorsal com o osso pré-frontal, lateral com a maxila, posterior com o pterigóide e ântero-medial com o vômer.

O palatino está comprimido lateralmente no primeiro terço do seu comprimento. Na região média da face dorsal está o processo maxilar do palatino (MP) que se projeta ventro-lateralmente (Figura 87A). Este processo apresenta uma borda anterior curvada e uma borda posterior reta. Na mesma região, mas orientado medialmente encontra-se o processo coanal (CHP). Este processo apresenta uma forma curvada em vista frontal, pelo que a sua borda dorsal é mais alta do que aquela do processo maxilar. O extremo medial do processo coanal aponta em direção ventral. Tanto a borda anterior como a posterior do processo coanal são levemente côncavas, pelo que a base do processo coanal ocupa uma

grande extensão da face medial do palatino. Em vista lateral, a região anterior do palatino apresenta uma borda dorsal que incrementa posteriormente na sua altura, até alcançar a margem anterior do processo maxilar (Figura 87B). Na região média da face lateral da região anterior do palatino, encontra-se um forame grande que se abre em direção anterior. Na região anterior da face medial do palatino abre-se um pequeno forame em direção anterior (Figura 87C). O terço posterior do palatino é levemente achatado dorso-ventralmente, e apresenta dois processos no seu extremo caudal, os processos da articulação com o pterigoide (processos pterigóides do palatino –PPP–) (Figura 87D). Destes processos, o dorso-medial é o mais comprido, quase triplicando o comprimento do processo ventro-lateral. O palatino apresenta oito dentes alinhados em direção ântero-posterior, os quais diminuem de tamanho posteriormente.

4.3.1.2. Comparação da Osteologia Craniana de *Philodryas olfersii*

A comparação da anatomia craniana entre os exemplares do complexo *P. olfersii* é apresentada de acordo com a ordem seguida na descrição dos complexos e dos ossos do indivíduo usado como modelo (MCP 17480). Para os ossos pós-orbital, dentário, maxila, ectopterigóide e palatino não foi reportada nenhuma diferença anatômica e de posição entre os indivíduos do complexo *Philodryas olfersii* revisados.

4.3.1.3. Diferenciação entre as Subespécies e entre os Padrões de Coloração

Complexo Nasal

Pré-maxila

A posição e as relações da pré-maxila com os elementos do complexo nasal não variaram entre indivíduos revisados. Os indivíduos que apresentaram diferenças na estrutura da pré-maxila e as suas respectivas variações são apresentadas na Tabela 72.

Tabela 72. Exemplos que apresentam modificações na anatomia da Pré-maxila em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (**Subspp**) e o padrão de coloração (**PD**) correspondente. **AS**: Processo ascendente da pré-maxila, **VP**: Processos vomerianos da pré-maxila, **TR**: processos transversos da pré-maxila. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$.

Exemplar	Subspp	PD	Modificações na anatomia da Pré-maxila
MCP 17480 (Modelo)	<i>olfersii</i>	PD2	AS sem projeções laterais e com a terminação dorsal achatada VP separados no extremo posterior TR sem projeção dorso-posterior
IBSP 28420	<i>olfersii</i>	PD2	Pequeno processo que se projeta em direção lateral, e se origina na base da margem lateral do AS
MZUSP 9216	<i>herbeus</i>	PD1	VP fusionados medialmente em toda sua extensão
MZUSP 13296	<i>herbeus</i>	PD2	Pequeno processo que se projeta em direção dorso-posterior, e se origina na região média da borda posterior de cada TR
MZUSP 4957	<i>herbeus</i>	PD1	Terminação dorsal do AS com duas pontas afiladas
MZUSP 6853	<i>herbeus</i>	PD1	Pequeno processo que se projeta em direção dorso-posterior, e se origina na região média da borda posterior de cada TR

As diferenças registradas entre os exemplares dos agrupamentos das subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus* para a pré-maxila corresponderam a variações individuais ou em baixa frequência (Tabela 72) e não compartilhadas por vários indivíduos. Embora cada uma destas variações seja exclusiva a cada grupos (*P. o. olfersii* e *P. o. herbeus*), o restante dos exemplares compartilhou a anatomia básica descrita para o indivíduo MCP 17480.

O mesmo resultado foi encontrado na comparação entre os grupos do padrão de coloração, já que as diferenças entre estes foram pontuais e não compartilhadas pela maioria ou por uma porção de indivíduos de algum dos grupos.

Nasal

Este osso não apresentou variações na sua localização e nem nas suas relações no complexo nasal em todos os indivíduos revisados. As diferenças na anatomia do osso nasal exibidas pelos indivíduos revisados são apresentadas na Tabela 73.

Tabela 73. Exemplos que apresentam modificações na anatomia do nasal em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (**Subspp**) e o padrão de coloração (**PD**) correspondente. **PFn**: Processo frontal do nasal, **HLN**: Lâmina horizontal do nasal. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$.

Exemplar	Subspp	PD	Modificações na anatomia do Nasal
MCP 17480 (Modelo)	<i>olfersii</i>	PD2	PFn levemente achatado dorso-ventralmente HLN sem forame
MCP 17491	<i>olfersii</i>	PD2	PFn cilíndrico em toda sua extensão
MCP 4690	<i>olfersii</i>	PD2	PFn cilíndrico em toda sua extensão
MCP 13610	<i>olfersii</i>	PD2	PFn cilíndrico em toda sua extensão
IBSP 28420	<i>olfersii</i>	PD2	PFn comprimido lateralmente em toda sua extensão
MCP 13050	<i>herbeus</i>	PD1	PFn cilíndrico em toda sua extensão
MCP 13046	<i>herbeus</i>	PD1	PFn cilíndrico em toda sua extensão
MPEG 13477	<i>herbeus</i>	PD1	PFn cilíndrico em toda sua extensão
MPEG 14660	<i>herbeus</i>	PD1	Forame presente na região média posterior da HLN (no nasal direito, o forame não se fecha)
MZUSP 9216	<i>herbeus</i>	PD1	PFn comprimido lateralmente em toda sua extensão
MZUSP 4444	<i>latirostris</i>	PD2	PFn cilíndrico em toda sua extensão

As variações encontradas no osso nasal, especificamente no processo frontal (**PFn**) não foram exclusivas a algum dos grupos, portanto, não serão empregadas na distinção das subespécies ou dos padrões de coloração. A única modificação do osso nasal apresentada exclusivamente para um dos grupos (forame na HLN), foi exibida somente por um dos 26 indivíduos revisados (3%), e tampouco pôde ser empregada na separação dos grupos de subespécies ou do padrão de coloração.

Septomaxilar

O septomaxilar não apresentou variações em sua posição e nem em suas relações com os demais componentes do complexo nasal em nenhum dos exemplares revisados. Os exemplares com diferenças na estrutura do septomaxilar e suas respectivas variações são apresentados na Tabela 74.

O processo anterior do septomaxilar com duas terminações anteriores se apresentou em 3 dos 8 indivíduos (37%) do grupo de *P. o. olfersii*, em 12 dos 15 (80%) de *P. o. herbeus*, nos 2 (100%) de *P. o. latirostris* e no único de ***olf-her***. A frequência da variante do septomaxilar (Pat com duas terminações anteriores) foi relativamente baixa para a subespécie *P. o. olfersii* e alta para *P. o. herbeus*, indicando uma diferença entre estes dois agrupamentos com base nesta característica.

Nos padrões de coloração, esta variação foi encontrada em 12 dos 15 indivíduos (80%) do **PD1** e em 6 dos 11 (54%) do **PD2** (Tabela 74). As frequências da variante do septomaxilar nos dois padrões de coloração foi relativamente alta, pelo que não foi possível distinguir estes dois agrupamentos com base no septomaxilar.

Tabela 74. Exemplos que apresentam modificações na anatomia do Septomaxilar em relação indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (**Subspp**) e o padrão de coloração (**PD**) correspondente. **Pat**: Processo anterior do septomaxilar. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$.

Exemplar	Subspp	PD	Modificações na anatomia do Septomaxilar
MCP 17480 (Modelo)	<i>olfersii</i>	PD2	Pat com a extremidade anterior simples e acuminada
MCP 9505	<i>olfersii</i>	PD2	Pat com duas terminações anteriores curtas
MCP 13610	<i>olfersii</i>	PD2	Pat com duas terminações anteriores curtas
IBSP 28420	<i>olfersii</i>	PD2	Pat com duas terminações anteriores curtas
MCP 13050	<i>herbeus</i>	PD1	Pat com duas terminações anteriores curtas
MPEG 13477	<i>herbeus</i>	PD1	Pat com duas terminações anteriores curtas
MPEG 14660	<i>herbeus</i>	PD1	Pat com duas terminações anteriores prolongadas
MZUSP 9896	<i>herbeus</i>	PD1	Pat com duas terminações anteriores curtas
MZUSP 9216	<i>herbeus</i>	PD1	Pat com duas terminações anteriores curtas
MZUSP 5835	<i>herbeus</i>	PD1	Pat com duas terminações anteriores curtas
IBSP 20259	<i>herbeus</i>	PD1	Pat com duas terminações anteriores curtas
MZUSP 4919	<i>herbeus</i>	PD1	Pat com duas terminações anteriores curtas
MZUSP 13296	<i>herbeus</i>	PD2	Pat com duas terminações anteriores curtas
MZUSP 3426	<i>herbeus</i>	PD1	Pat com duas terminações anteriores curtas
MZUSP 8997	<i>herbeus</i>	PD1	Pat com duas terminações anteriores curtas
MZUSP 6853	<i>herbeus</i>	PD1	Pat com duas terminações anteriores curtas
MZUSP 4444	<i>latirostris</i>	PD2	Pat com duas terminações anteriores curtas
MZUSP 11927	<i>latirostris</i>	PD1	Pat com duas terminações anteriores curtas
MZUSP 18047	<i>olf-her</i>	PD2	Pat com duas terminações anteriores prolongadas

Vômer

A posição do vômer e as suas relações topográficas dentro do complexo nasal não variaram nos exemplares revisados. As diferenças na anatomia do vômer encontrados nos exemplares revisados são apresentadas na Tabela 75.

Tabela 75. Exemplos que apresentam modificações na anatomia do vômer em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (**Subspp**) e o padrão de coloração (**PD**) correspondente. **FVV**: Forames dos nervos vomeronasais. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$.

Exemplar	Subspp	PD	Modificações na anatomia do Vômer
MCP 17480 (Modelo)	<i>olfersii</i>	PD2	Sem processo na base dos FVV
MCP 9505	<i>olfersii</i>	PD2	Processo pequeno que se origina na base dos FVV e que se projeta em direção pósterodorsal
MPEG 14660	<i>herbeus</i>	PD1	Processo pequeno que se origina na base dos FVV e que se projeta em direção pósterodorsal
MZUSP 13296	<i>herbeus</i>	PD2	Processo pequeno que se origina na base dos FVV e que se projeta em direção pósterodorsal
MZUSP 3426	<i>herbeus</i>	PD1	Processo pequeno que se origina na base dos FVV e que se projeta em direção pósterodorsal
MZUSP 8997	<i>herbeus</i>	PD1	Processo pequeno que se origina na base dos FVV e que se projeta em direção pósterodorsal
MZUSP 4957	<i>herbeus</i>	PD1	Processo pequeno que se origina na base dos FVV e que se projeta em direção pósterodorsal

A característica que variou no vômer foi registrada nas subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus*. Este atributo foi encontrado em 1 dos 8 integrantes (12%) do agrupamento da subespécie *P. o. olfersii* e em 5 dos 15 indivíduos (33%) de *P. o. herbeus* (Tabela 75). A presença deste atributo não foi exclusiva para algum dos grupos das subespécies. Os indivíduos restantes dos grupos de subespécies apresentam a anatomia do vômer similar ao exemplar modelo, portanto nenhum grupo pode ser separado baseando-se na anatomia do vômer.

Nos padrões de coloração, 4 dos 15 indivíduos (26%) do **PD1** apresentaram a variação do vômer, enquanto que para o **PD2** esteve presente em 2 dos 11 dos seus integrantes

(18%). A variação exibida no osso vômere não foi exclusiva para um dos dois grupos do padrão de coloração, pelo que não poderão ser distinguidos usando este osso (Tabela 75).

Complexo Circumorbital

Pré-frontal

O osso pré-frontal não apresentou variações em sua posição e nem em suas relações com os demais componentes do complexo circumorbital em nenhum dos exemplares revisados. As variações na forma e estrutura do pré-frontal nos indivíduos revisados são apresentadas na Tabela 76.

A terminação do processo conchal (PCO) apresentou-se como uma característica polimórfica, sendo que foram registrados quatro tipos de variações nesta estrutura. A terminação do PCO em forma de pá foi encontrada em 3 dos 8 indivíduos (37%) do agrupamento de *P. o. olfersii*, em 12 dos 15 (80%) de *P. o. herbeus*, nos 2 (100%) de *P. o. latirostris* e no único de ***olf-her*** (Tabela 76).

A terminação do PCO redondeada foi registrada em 1 dos 6 indivíduos (16%) da subespécie *P. o. olfersii* e o PCO comprimido em toda sua extensão se encontrou em 1 dos 14 exemplares (7%) da subespécie *P. o. herbeus* (Tabela 76).

A seguinte variação reportada para o PCO, terminação em forma de “T”, foi reportada para somente 2 dos 15 indivíduos (13%) do agrupamento da subespécie *P. o. herbeus* (Tabela 76). Embora a terminação do processo conchal (PCO) em forma de pá se registrou em todos os agrupamentos de subespécies, sua porcentagem foi alta em *P. o. herbeus* e baixa em *P. o. olfersii*, indicando uma diferença entre estes dois grupos para este atributo. As outras variações apresentadas no PCO foram individuais e compartilhadas entre as subespécies e não se apresentaram em proporções altas.

Tabela 76. Exemplos que apresentam modificações na anatomia do Pré-frontal em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (**Subspp**) e o padrão de coloração (**PD**) correspondente. **PCO**: Processo conchal do pré-frontal. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$.

Exemplar	Subspp	PD	Modificações	Exemplar	Subspp	PD	Modificações
MCP 17480 (Modelo)	<i>olfersii</i>	PD2	PCO com terminação em forma de espinho	CEPLAC 645	<i>herbeus</i>	PD1	PCO com terminação em forma de pá
MCP 4690	<i>olfersii</i>	PD2	PCO com terminação em forma de pá	IBSP 20259	<i>herbeus</i>	PD1	PCO com terminação em forma de pá
MCP 13610	<i>olfersii</i>	PD2	PCO com terminação em forma de pá	MZUSP 4919	<i>herbeus</i>	PD1	PCO com terminação em forma de pá
IBSP 28420	<i>olfersii</i>	PD2	PCO com terminação redonda	MZUSP 13296	<i>herbeus</i>	PD2	PCO com terminação em forma de pá
MZUSP 13114	<i>olfersii</i>	PD2	PCO com terminação em forma de pá	MZUSP 3426	<i>herbeus</i>	PD1	PCO com terminação em forma de “T”
MCP 13050	<i>herbeus</i>	PD1	PCO com terminação em forma de “T”	MZUSP 8997	<i>herbeus</i>	PD1	PCO com terminação em forma de pá
MCP 13046	<i>herbeus</i>	PD1	PCO com terminação em forma de pá	MZUSP 4957	<i>herbeus</i>	PD1	PCO com terminação em forma de pá
MPEG 13477	<i>herbeus</i>	PD1	PCO com terminação em forma de pá	MZUSP 6853	<i>herbeus</i>	PD1	PCO com terminação em forma de pá
MPEG 14660	<i>herbeus</i>	PD1	PCO com terminação em forma de pá	MZUSP 4444	<i>latirost</i>	PD2	PCO com terminação em forma de pá
MZUSP 9896	<i>herbeus</i>	PD1	PCO com terminação em forma de pá	MZUSP 11927	<i>latirost</i>	PD1	PCO com terminação em forma de pá
MZUSP 9216	<i>herbeus</i>	PD1	PCO comprimido em toda sua extensão	MZUSP 18047	<i>olf-her</i>	PD2	PCO com terminação em forma de pá
MZUSP 5835	<i>herbeus</i>	PD1	PCO com terminação em forma de pá				

Das quatro variações reportadas para o PCO, os indivíduos do agrupamento de **PD1** apresentaram três e os do **PD2** duas. O PCO com terminação em forma de pá foi encontrado em 12 dos 15 indivíduos (80%) do **PD1** e em 6 dos 11 (54%) do **PD2**. O PCO com terminação em forma de “T” foi registrado em 2 dos 15 indivíduos (13%) do **PD1**. A terminação do PCO redondeada foi registrada em 1 dos 11 indivíduos (9%) do **PD2** e o PCO comprimido em toda sua extensão se encontrou em 1 dos 15 exemplares (6%) do **PD1** (Tabela 76). As variantes do PCO foram registradas para os dois grupos, não sendo informativas para a separação dos mesmos.

Complexos suspensório e mandibular

Supratemporal

Este osso apresentou uma série de variações em sua posição topográfica e, portanto, nas suas relações com os demais elementos ósseos associados. Na Tabela 77 são apresentadas as modificações da anatomia e topografia do supratemporal exibidas pelos indivíduos revisados.

A margem dorsal do supratemporal côncava foi registrada em 5 dos 8 indivíduos (62%) do agrupamento de *P. o. olfersii* e em todos os exemplares dos outros agrupamentos de subespécies. O processo dorsal do supratemporal (PDS) foi encontrado em 4 dos 8 indivíduos (50%) de *P. o. olfersii*, em 6 dos 15 (40%) de *P. o. herbeus*, nos 2 (100%) de *P. o. latirostris* e no único de **olf-her**. O osso supratemporal em contato com o osso parietal foi registrado em 7 dos 8 indivíduos (87%) de *P. o. olfersii*, em 12 dos 15 (80%) de *P. o. herbeus*, nos 2 (100%) de *P. o. latirostris* e no único de **olf-her** (Tabela 77). Todas as variações do supratemporal apresentaram-se em todos os agrupamentos de subespécies e

em proporções altas ou baixas, não sendo possível estabelecer diferenças entre as subespécies.

Tabela 77. Exemplares que apresentam modificações na anatomia do supratemporal em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (**Subspp**) e o padrão de coloração (**PD**) correspondente. **PDS**: Processo dorsal do supratemporal. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$.

Exemplar	Subspp	PD	Modificações na anatomia do Supratemporal
MCP 17480 (Modelo)	<i>olfersii</i>	PD2	1. Margem dorsal reta, 2. PDS presente, 3. Em contato direto com parietal
MCP 17491	<i>olfersii</i>	PD2	Margem dorsal côncava
MCP 4690	<i>olfersii</i>	PD2	1. Sem contato com parietal, 2. PDS ausente
MCP 13610	<i>olfersii</i>	PD2	Margem dorsal côncava
IBSP 28420	<i>olfersii</i>	PD2	1. Margem dorsal côncava, 2. PDS ausente
MZUSP 13890	<i>olfersii</i>	PD2	1. Margem dorsal côncava, 2. PDS ausente
MZUSP 13114	<i>olfersii</i>	PD2	1. Margem dorsal côncava, 2. PDS ausente
MCP 13050	<i>herbeus</i>	PD1	1. Margem dorsal côncava, 2. PDS ausente, 3. Sem contato com parietal
MCP13046	<i>herbeus</i>	PD1	1. Margem dorsal côncava, 2. PDS ausente
MPEG 13477	<i>herbeus</i>	PD1	1. Margem dorsal côncava, 2. PDS ausente, 3. Sem contato com parietal
MPEG 14660	<i>herbeus</i>	PD1	1. Margem dorsal côncava, 2. PDS ausente
MZUSP 9896	<i>herbeus</i>	PD1	Margem dorsal côncava
MZUSP 9216	<i>herbeus</i>	PD1	1. Margem dorsal côncava, 2. PDS ausente
MZUSP 5835	<i>herbeus</i>	PD1	1. Margem dorsal côncava, 2. Sem contato com parietal
CEPLAC 645	<i>herbeus</i>	PD1	1. Margem dorsal côncava, 2. PDS ausente
IBSP 20259	<i>herbeus</i>	PD1	Margem dorsal côncava
MZUSP 4919	<i>herbeus</i>	PD1	Margem dorsal côncava
MZUSP 13296	<i>herbeus</i>	PD2	Margem dorsal côncava
MZUSP 3426	<i>herbeus</i>	PD1	1. Margem dorsal côncava, 2. PDS ausente
MZUSP 8997	<i>herbeus</i>	PD1	Margem dorsal côncava
MZUSP 4957	<i>herbeus</i>	PD1	1. Margem dorsal côncava, 2. PDS ausente
MZUSP 6853	<i>herbeus</i>	PD1	1. Margem dorsal côncava, 2. PDS ausente
MZUSP 4444	<i>latirostris</i>	PD2	Margem dorsal côncava
MZUSP 11927	<i>latirostris</i>	PD1	Margem dorsal côncava
MZUSP 18047	<i>olf-her</i>	PD2	Margem dorsal côncava

A margem dorsal do supratemporal côncava foi encontrada nos 15 indivíduos (100%) do agrupamento do **PD1** e em 8 dos 11 indivíduos (72%) do **PD2**. O PDS foi registrado em 6 dos 15 indivíduos (40%) do **PD1** e em 7 dos 11 (63%) do **PD2**. O contato entre o

supratemporal e o parietal for reportado em 12 dos 15 (80%) indivíduos do **PD1** e em 10 dos 11 (90%) do **PD2** (Tabela 77). Embora as variações do supratemporal tenham sido observadas nos dois agrupamentos do padrão de coloração, as proporções do PDS foram relativamente baixas no **PD1** e altas no **PD2**, indicando uma diferença entre estes agrupamentos.

Quadrado

A posição do osso quadrado e as suas relações com os outros elementos ósseos dentro do complexo suspensório e mandibular não variaram nos exemplares revisados. As diferenças na anatomia do quadrado exibidas pelos exemplares revisados são apresentadas na Tabela 78.

O forame da região média da face lateral do quadrado foi reportado em 4 dos 8 indivíduos (50%) de *P. o. olfersii*, em 10 dos 15 (66%) de *P. o. herbeus* e em 1 dos 2 (50%) de *P. o. latirostris*. Dois exemplares dos agrupamentos das subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus* exibiram variação na simetria bilateral em relação à presença do forame lateral do quadrado, indicando um estado intermediário nestes indivíduos. A presença da fenestra lateral foi registrada em 1 dos 8 indivíduos (12%) da subespécie *P. o. olfersii*, em 5 dos 15 indivíduos (33%) da subespécie *P. o. herbeus* e em 1 dos 2 (50%) de *P. o. latirostris*. Para esta característica também foi registrada assimetria bilateral em um indivíduo do grupo *P. o. herbeus*.

O FLQ foi registrado em 10 dos 15 indivíduos (66%) do **PD1** e em 6 dos 11 (54%) do **PD2**. A variação na simetria bilateral em relação à presença FLQ se apresentou nos dois agrupamentos dos padrões de coloração. A fenestra lateral foi encontrada em 5 dos 15 indivíduos (33%) do **PD1** e em 2 dos 11 (18%) do **PD2**. Para esta característica foi

registrada assimetria bilateral **PD1** (Tabela 78). As variações reportadas na anatomia do osso quadrado foram compartilhadas pelos dois agrupamentos dos padrões de coloração, de forma que as variações exibidas neste osso não se mostram úteis na distinção dos agrupamentos.

Tabela 78. Exemplos que apresentam modificações na anatomia do quadrado em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (**Subspp**) e o padrão de coloração (**PD**) correspondente. **FLQ**: Forame lateral do quadrado. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$.

Exemplar	Subspp	PD	Modificações na anatomia do Quadrado
MCP 17480 (Modelo)	<i>olfersii</i>	PD2	FLQ presente
MCP 9505	<i>olfersii</i>	PD2	FLQ ausente
MCP 4690	<i>olfersii</i>	PD2	FLQ ausente
IBSP 28420	<i>olfersii</i>	PD2	FLQ ausente (no quadrado esquerdo está presente)
MZUSP 13890	<i>olfersii</i>	PD2	Fenestra lateral que atravessa o quadrado na posição do FLQ
MCP 13050	<i>herbeus</i>	PD1	Fenestra lateral que atravessa o quadrado na posição do FLQ
MPEG 13477	<i>herbeus</i>	PD1	Fenestra lateral que atravessa o quadrado na posição do FLQ
MPEG 14660	<i>herbeus</i>	PD1	Fenestra lateral que atravessa o quadrado na posição do FLQ
MZUSP 5835	<i>herbeus</i>	PD1	FLQ ausente (no quadrado esquerdo está presente)
IBSP 20259	<i>herbeus</i>	PD1	Fenestra lateral que atravessa o quadrado na posição do FLQ (ausente no quadrado)
MZUSP 13296	<i>herbeus</i>	PD2	Fenestra lateral que atravessa o quadrado na posição do FLQ
MZUSP 4957	<i>herbeus</i>	PD1	FLQ ausente (no quadrado direito está presente)
MZUSP 4444	<i>latirostris</i>	PD2	Fenestra lateral que atravessa o quadrado na posição do FLQ
MZUSP 18047	<i>olf-her</i>	PD2	FLQ ausente

Composto

O osso composto não apresentou diferenças na sua posição e nem nas suas relações com os demais ossos do complexo suspensório e mandibular. As variações na forma e estrutura do osso composto nos indivíduos revisados é apresentada na Tabela 79.

Tabela 79. Exemplares que apresentam modificações na anatomia do osso composto em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (**Subspp**) e o padrão de coloração (**PD**) correspondente. **PVC**: Projeções agudas (duas) da região ântero-ventral da face medial. **FMP**: Forame mandibular posterior. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$.

Exemplar	Subspp	PD	Modificações na anatomia do Osso Composto
MCP 17480 (Modelo)	<i>olfersii</i>	PD2	PVC presentes FMP visível em vista dorsal da fosso mandibular
MCP 4690	<i>olfersii</i>	PD2	PVC ausentes
MZUSP 9896	<i>herbeus</i>	PD1	FMP não visível em vista dorsal da fosso mandibular
MCP 13046	<i>herbeus</i>	PD1	FMP não visível em vista dorsal da fosso mandibular

As diferenças exibidas no osso composto são exclusivas aos grupos onde foram registradas (subespécies e padrão de coloração), contudo o restante dos exemplares de todos os grupos compartilham a anatomia básica descrita para o indivíduo MCP 17480 (Tabela 79).

Angular

A posição do osso angular e as suas relações com os elementos ósseos dentro do complexo suspensório e mandibular não variaram nos exemplares revisados. Na Tabela 80 são apresentadas as modificações da anatomia do angular exibidas pelos indivíduos revisados.

Da mesma forma que no osso composto, as variações descritas para o angular são exclusivas aos grupos onde foram registradas (subespécies e padrão de coloração) e o restante dos exemplares de todos os grupos compartilham a anatomia básica descrita para o indivíduo MCP 17480 (Tabela 80).

Tabela 80. Exemplares que apresentam modificações na anatomia do angular em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (**Subspp**) e o padrão de coloração (**PD**) correspondente. **AM**: projeção mediana da região rostral. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$.

Exemplar	Subspp	PD	Modificações na anatomia do Angular
MCP 17480 (Modelo)	<i>olfersii</i>	PD2	AM presente
MCP 4690	<i>olfersii</i>	PD2	Projeção média anterior do angular (AM) ausente
MZUSP 9896	<i>herbeus</i>	PD1	Forame pequeno na região média da face lateral

Esplénial

O esplénial não apresentou variações na sua posição, porém exibiu diferenças nas suas relações com os demais elementos do complexo suspensorio e mandibular nos indivíduos revisados. As variações na forma, estrutura e relações do esplénial nos indivíduos revisados são apresentadas na Tabela 81.

A condição do côndilo dorsal do esplénial (ED) entrando em contato com o osso dentário foi reportada em 2 dos 8 indivíduos (25%) de *P. o. olfersii* e em 5 dos 15 (33%) de *P. o. herbeus*. O do côndilo dorsal do esplénial (ED) foi reportado em 5 dos 8 indivíduos (63%) de *P. o. olfersii* e em 12 dos 15 (80%) de *P. o. herbeus* e no único de *olf-her*. A crista média do esplénial (CME) foi encontrada em 7 dos 8 indivíduos (87%) de *P. o. olfersii* e em 13 dos 15 (86%) de *P. o. herbeus* (Tabela 81). Os agrupamentos das três

subespécies não puderam ser distinguidas baseando-se na anatomia do esplenial, já que compartilham a maioria das diferenças registradas para este osso. A única particularidade anatômica exclusiva para um dos grupos foi a fusão do forame milohyóide anterior (FHA) com o forame mandibular anterior (FMA), presente em 3 dos 15 (20%) indivíduos do grupo de *P. o. herbeus*.

Tabela 81. Exemplares que apresentam modificações na anatomia do esplenial em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (**Subspp**) e o padrão de coloração (**PD**) correspondente. **ED**: Cêndilo dorsal do esplenial, **CME**: Crista média do esplenial, **FHA**: Forame milohyóide anterior, **FMA**: Forame mandibular anterior. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$.

Exemplar	Subspp	PD	Modificações na anatomia do Esplenial
MCP 17480 (Modelo)	<i>olfersii</i>	PD2	1. ED em contato direto com o dentário, 2. CME presente, 3. FHA não fusionado com o FMA
MCP 17491	<i>olfersii</i>	PD2	ED não contata o dentário
MCP 4690	<i>olfersii</i>	PD2	1. ED não contata o dentário, 2. CME ausente
MCP 13610	<i>olfersii</i>	PD2	ED ausente
IBSP 28420	<i>olfersii</i>	PD2	ED não contata o dentário
MZUSP 13890	<i>olfersii</i>	PD2	ED ausente
MZUSP 13114	<i>olfersii</i>	PD2	ED ausente
MCP 13046	<i>herbeus</i>	PD1	ED não contata o dentário
MPEG 13477	<i>herbeus</i>	PD1	1. ED ausente, 2. Fusão do FHA com o FMA
MPEG 14660	<i>herbeus</i>	PD1	Fusão do FHA com o FMA
MZUSP 5835	<i>herbeus</i>	PD1	ED não contata o dentário
MZUSP 4957	<i>herbeus</i>	PD1	ED ausente
MZUSP 13296	<i>herbeus</i>	PD2	ED não contata o dentário
MZUSP 3426	<i>herbeus</i>	PD1	CME ausente
MZUSP 8997	<i>herbeus</i>	PD1	ED não contata o dentário
IBSP 20259	<i>herbeus</i>	PD1	Fusão do FHA com o FMA
MZUSP 6853	<i>herbeus</i>	PD1	ED ausente
MZUSP 4444	<i>latirostris</i>	PD2	ED não contata o dentário
MZUSP 11927	<i>latirostris</i>	PD1	ED ausente
MZUSP 18047	<i>olf-her</i>	PD2	ED ausente

O ED em contato com o dentário foi reportado em 7 dos 15 indivíduos (46%) do **PD1** e em 2 dos 11 (18%) do **PD2**. O ED foi registrado em 10 dos 15 indivíduos (66%) do **PD1** e em 7 dos 11 (63%) do **PD2**. A CME foi encontrada em 14 dos 15 indivíduos (93%) do **PD1** e em 10 dos 11 indivíduos (90%) do **PD2**. A fusão do FHA com o FMA foi registrado somente em 3 dos 15 indivíduos (20%) do **PD1**. Os dois agrupamentos do padrão de coloração compartilham a presença de contato entre o côndilo dorsal do esplenial e o dentário e a crista média do esplenial (Tabela 81), sendo estas estruturas nada informativas para distinguir entre os grupos. A fusão do forame milohyóide anterior com o forame mandibular anterior apresenta-se como uma variação exclusiva para o grupo do **PD1**. Embora seja exclusiva para o grupo do **PD1**, esta característica morfológica apresenta-se em baixa frequência, não sendo muito útil na separação dos grupos do padrão de coloração.

Complexo do Arco Palato Maxilar

Pterigóide

O pterigóide não apresentou variações em sua localização e nem em suas relações com os demais ossos do complexo do arco palato-maxilar. A única variação encontrada no pterigóide (canal dorsal anterior [CDP] conectado o posterior [CDP]) foi exibida somente por um indivíduo (MCP 4690, *P. o. olfersii*, **PD2**), assim este osso não aportou para a separação dos grupos. Excetuando este exemplar, todos os integrantes dos grupos de subespécies e do padrão de coloração compartilham a anatomia descrita para o indivíduo MCP 17480.

4.3.2. Anatomia Hemipeniana

4.3.2.1. Descrição da morfologia hemipeniana de *Philodryas olfersii*

A descrição detalhada da morfologia externa dos dois hemipênis empregados como modelos para a comparação é apresentada a seguir.

IBSP 63455 (Panorama, SP, Brasil)

Hemipênis esquerdo (Figura 88)

Órgão bilobado, semi-calculado e não capitado, com o sulco espermático dividindo-se aproximadamente a um terço do comprimento total do hemipênis (Figura 88A). O sulco se estende distalmente de forma centrífuga, chegando quase até o ápice de cada lobo pela sua face lateral. O sulco espermático e as margens distais dos lobos promovem forma de coração na região capitular do hemipênis. A região basal da face sulcada do corpo do hemipênis encontra-se densamente coberta por espinhos, os quais aumentam gradualmente de tamanho em direção lateral e distal. Na mesma região, nota-se a presença de espinhos diminutos dispersos, sendo mais abundantes distalmente. Cada margem lateral do sulco espermático exibe uma fileira de pequenos espinhos alinhados, que estende-se até a base de cada um dos ramos do sulco.

Ainda na face sulcada, as áreas laterais e central da base da região intrasulcar do hemipênis estão cobertas com cálices espinulados, sendo os espinhos muito pequenos e localizando-se nos extremos das paredes dos cálices (Figura 88A). Estes cálices espinulados estendem-se lateralmente pelas margens externas da região calculada até uma área próxima ao ápice de cada lobo. As áreas central e interlobular da região calculada e as margens dos ramos do sulco espermático são cobertas por cálices papilados (Figura 88A).

Na face não-sulcada, a região basal do corpo do hemipênis encontra-se coberta por espinhos diminutos e por 4 espinhos maiores laterais (Figura 88B). Após esta região, ao longo da faixa medial da face não-sulcada, estão presentes duas fileiras de cálices espinulados grandes que estendem-se até o ápice dos lobos. Estes cálices aumentam de tamanho em direção aos ápices dos lobos. Estas duas fileiras são separadas por uma crista reta de papilas espinuladas, que estende-se até a região interlobular. (Figura 88B).

Ainda na face não-sulcada, da região lateral da base do corpo do hemipênis até quase o ápice dos lobos, estendem-se de duas a três fileiras de espinhos grandes, os quais vão diminuindo gradualmente de tamanho em direção distal (Figura 88B).

MZUSP 5957 (Presidente Juscelino, RN, Brasil)

Hemipênis direito (Figura 89)

Órgão bilobado, semi-calculado e não capitado, com o sulco espermático dividindo-se aproximadamente a um tercio do comprimento total do hemipênis (Figura 89A). O sulco se estende distalmente de forma centrífuga, chegando quase até o ápice de cada lobo pela sua face lateral. O sulco espermático e as margens distais dos lobos promovem forma de coração na região capitular do hemipênis. A região basal da face sulcada do corpo do hemipênis encontra-se densamente coberta por espinhos, os quais incrementam gradualmente de tamanho em direção lateral e distal. Na mesma região, nota-se a presença de espinhos diminutos dispersos, sendo mais abundantes distalmente. Cada margem lateral do sulco espermático exhibe uma fileira de pequenos espinhos alinhados, que estende-se até a base de cada um dos ramos do sulco.

Ainda na face sulcada, as áreas laterais e central da base da região intrasulcar do hemipênis estão cobertas com cálices espinulados, sendo os espinhos muito pequenos e

localizando-se nos extremos das papilas dos cálices (Figura 89A). Estes cálices espinulados estendem-se medialmente até alcançar a área central da região caliculada, e lateralmente pelas margens externas chegando à metade da região caliculada. A área interlobular da região caliculada e as margens dos ramos do sulco espermático são cobertas por cálices papilados (Figura 89A).

Na face não-sulcada, a região basal do corpo do hemipênis encontra-se coberta por espinhos diminutos e por 2 espinhos maiores laterais (Figura 89B). Após esta região, ao longo da faixa medial da face não-sulcada, estão presentes duas fileiras de cálices espinulados grandes que estendem-se até o ápice dos lobos. Estes cálices aumentam de tamanho em direção aos ápices dos lobos. Estas duas fileiras são separadas por uma fileira de cálices espinulados de tamanho mediano, que estende-se até a região interlobular. Do mesmo modo, estes cálices aumentam de tamanho em direção distal (Figura 89B).

Ainda na face não-sulcada, da região lateral da base do corpo do hemipênis até quase o ápice dos lobos, estendem-se de duas a três fileiras de espinhos grandes, os quais vão diminuindo gradualmente o tamanho em direção distal (Figura 89B).

4.3.2.2. Comparação da morfologia hemipeniana de *Philodryas olfersii*

A morfologia geral dos hemipênis dos exemplares analisados pertencentes ao complexo *Philodryas olfersii* apresentou-se muito conservada, porém algumas estruturas exibiram variação. A seguir é descrito o tipo de variação encontrada entre os indivíduos analisados.

Micro-ornamentação da região capitular da face sulcada

Nas serpentes xenodontíneas, os cálices da região capitular do hemipênis podem se apresentar em dois formatos, papilados ou espinulados (Zaher 1999: pág. 9). Em cada um

dos hemipênis de *Philodryas olfersii* analisados neste trabalho se encontram os dois formatos (Figura 90). A variação relacionada com estas estruturas, registrada entre os órgãos analisados, correspondeu às áreas que os cálices espinulados cobrem na região capitular da face sulcada de cada hemipênis.

Dois padrões de variação da área da cobertura dos cálices espinulados foram reconhecidos. Na Figura 91 são esquematizados os dois padrões de variação destas estruturas.

Padrão Completo: neste padrão, os cálices espinulados das áreas laterais da base da região capitular estendem-se pelas margens laterais da região caliculada até o ápice de cada lobo. Já na região intrasulcar, os cálices espinulados estendem-se distalmente por uma faixa medial, chegam à base da região intralobular e dirigem-se pelas margens distais da região interlobular até os ápices dos lobos. Desta forma os cálices espinulados laterais e os da região intralobular se encontram no ápice de cada lobo, criando uma margem externa completa de cálices espinulados para a região capitular (Figura 91A).

Padrão Incompleto: neste padrão, os cálices espinulados das áreas laterais da base da região capitular se estendem pelas margens laterais da região caliculada até uma área próxima ao ápice de cada lobo. Do mesmo modo, os cálices espinulados da região intrasulcar se estendem distalmente por uma faixa medial até uma área próxima à base da região intralobular. Assim, como o nome deste padrão indica, os cálices espinulados laterais e da região intralobular não se encontram distalmente, portanto a margem externa de cálices espinulados na região capitular é incompleta (Figura 91B).

4.3.2.3. Diferenciação entre as Subespécies

A Tabela 82 apresenta os padrões de variação na extensão dos cálices espinulados de cada hemipênis para cada um dos agrupamentos das subespécies. Os hemipênis dos indivíduos CEPLAC 1016, MCP 6719, MCP 8616, MCP 8617, MZUSP 9163, MZUSP 9166 e MZUSP 13099 (esquerdo e direito) não coraram no processo de tingimento com vermelho de alizarina, de este modo não foram utilizados na comparação dos grupos.

Os dois padrões da extensão dos cálices espinulados foram registrados ao interior de todos os agrupamentos de subespécies e em proporções similares (Tabela 82). Desta forma, a extensão dos cálices espinulados na região capitular não se constituiu como uma evidência para a separação dos grupos das subespécies de *Philodryas olfersii*.

Tabela 82. Hemipênis que apresentam variação na extensão da cobertura dos cálices espinulados para o agrupamento de subespécies. ^E: Esquerdo, ^D: Direito.

Subespécies	Tipo de Padrão			
	Padrão Completo		Padrão Incompleto	
<i>P. o. olfersii</i>	IBSP 70339		IBSP 63455	
		MCP 4690		MCP 6086
	IBSP 76459	MCP 5261	MCP 3160	MCP 7578
	MCP 17029	MZUSP 14148 ^D	MCP 3243	MZUSP 16522 ^E
	MCP 17480	MZUSP 14013	MCP 5262	MZUSP 16522 ^D
	MCP 2867	MNHN 1993.1620	MCP 5264	MZUSP14148 ^E
	MCP 2960		MCP 5977	
<i>P. o. herbeus</i>			IAvH 2066	
	IBSP 52080	MPEG 21743	IBSP 65752	MZUSP 3631
	MCP 13046	MZUSP 15334	IBSP 66000	MZUSP 5957
	MPEG 21743	MZUSP 7219	MPEG 13477	MZUSP 6865
			MPEG 22888	MZUSP 9162
			MZUSP 10721	MZUSP 9893
<i>P. o. latirostris</i>	MCP10888		MZUSP11904	
	MZUSP11906	MZUSP11926	MZUSP11921	MZUSP11924
<i>olf-her</i>		IBSP33493		MCP6192

4.3.2.4. Diferenciação entre os Padrões de Coloração

Os padrões de variação da extensão dos cálices espinulados de cada hemipênis em relação aos agrupamentos dos padrões de coloração são apresentados na Tabelas 83.

Tanto o primeiro como o segundo padrão de coloração apresentaram os dois padrões da extensão dos cálices espinulados (Tabelas 83). Do mesmo modo que para os agrupamentos de subespécies, a variação da extensão dos cálices espinulados não foi útil para a separação dos dois padrões de coloração.

Tabela 83. Hemipênis que apresentam variação na extensão da cobertura dos cálices espinulados para o agrupamento do padrão de coloração. ^E: Esquerdo, ^D: Direito.

Padrão de Coloração	Tipo de Padrão			
	Padrão Completo		Padrão Incompleto	
PD1			IAvH 2066	MZUSP 11921
	IBSP 52080	MPEG 21743	IBSP 65752	MZUSP 11924
	MCP 13046	MZUSP 11906	IBSP 66000	MZUSP 3631
	MNHN 1993.1620	MZUSP 15334	MCP 6192	MZUSP 5957
	MPEG 21743	MZUSP 7219	MPEG 13477	MZUSP 6865
			MPEG 22888	MZUSP 9162
			MZUSP 10721	MZUSP 9893
PD2	IBSP 33493		IBSP 63455	MCP 6086
	IBSP 70339	MCP 2960	MCP 3160	MCP 7578
	IBSP 76459	MCP 4690	MCP 3243	MZUSP 16522 ^E
	MCP 10888	MCP 5261	MCP 5262	MZUSP 16522 ^D
	MCP 17029	MZUSP 14148 ^D	MCP 5264	MZUSP 14148 ^E
	MCP 17480	MZUSP 11926	MCP 5977	MZUSP 11904
	MCP 2867	MZUSP 14013		

Resumo das Análises de Anatomia Comparada

Anatomia Craniana

A conformação e as relações entre os complexos osteológicos descritos (nasal, arco palato-maxilar, suspensório e mandibular e circumorbital) não exibiram variações entre os indivíduos da amostra de *Philodryas olfersii* analisada. Não obstante, dois ossos (Supratemporal e Esplénial) apresentaram diferenças nas suas relações topográficas com os elementos ao seu redor, não sendo ditas diferenças consistentes com os agrupamentos de subespécies ou de padrão de coloração.

Individualmente, a variação morfológica que os ossos analisados apresentaram foi importante, já que somente através dos padrões de variação que estes ossos exibiram foi possível estabelecer diferenças entre os agrupamentos de subespécies ou de padrões de coloração. Entre as subespécies, especificamente entre os agrupamentos de *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus*, foram registradas diferenças na anatomia de dois ossos, no septomaxilar (Tabela 74) e no pré-frontal (Tabela 76). Por outro lado, os agrupamentos dos padrões de coloração exibiram diferenças na anatomia somente em um osso, o supratemporal (Tabela 77). Embora houve alguma variação detectada, os demais componentes ósseos analisados não apresentaram evidências de variação concordante com os agrupamentos de subespécies ou do padrão de coloração.

Anatomia Hemipeniana

A morfologia geral dos hemipênis da amostra de *Philodryas olfersii* que foi analisada se mostrou muito conservativa, não apresentando variação nas características da macro-ornamentação nem em sua topografia, tanto da face sulcada como da não-sulcada. Contudo, a topografia de características de micro-ornamentação da região capitular da face

sulcada exibiu variação, mostrando padrões entre os hemipênis da amostra analisada. A característica que mostrou variação foi a distribuição de cálices espinulados na região caliculada da face sulcada, apresentando-se em dois estados, o padrão completo e o incompleto. Embora a extensa amplitude de variação da micro-ornamentação da região capitular do hemipênis, os dois padrões de variação não coincidiram com os agrupamentos de subespécies ou do padrão de coloração.

5. Discussão

5.1. Dimorfismo Sexual

Nas serpentes, o dimorfismo sexual tem sido amplamente reconhecido em várias espécies e para vários conjuntos de características morfológicas (Madsen e Shine 1993, Pauwels et al. 1998, Shine 1994, 2000, Wilson 1976). Na subfamília Xenodontinae, diferenças morfológicas entre machos e fêmeas já foram registradas para várias espécies, sendo a maior parte relacionada ao tamanho dos indivíduos (Bonnet e Shine 1998, Grant 1956, Martins e Oliveira 1998, Pontes e Di-Bernardo 1988). No gênero *Philodryas*, a presença de dimorfismo sexual em vários conjuntos de características morfológicas já foi reportada para as espécies *P. aestiva*, *P. agassizii*, *P. baroni*, *P. chammissonis*, *P. olfersii*, *P. patagoniensis* e *P. psammophidea* (D'Augustino 1998, Fowler e Salomão 1994, Giraudo 2001, Hartmann e Marques 2005, Lopez e Giraudo 2008, Marques et al. 2006, Ortiz e Troncoso 1985, Willians 1982).

No caso de *Philodryas olfersii* (*sensu lato*), os resultados publicados a partir de análises de dimorfismo sexual tem mostrado diferenças para alguns atributos morfológicos enquanto que para outros, não (Fowler e Salomão 1994, Giraudo 2001, Hartmann e Marques 2005, Leite et al. 2009). Giraudo (2001) encontrou diferenças no número de escamas ventrais e subcaudais entre machos e fêmeas de amostras da região sul das subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris* (sudeste do Brasil, Paraguai e norte de Argentina), sendo que nas duas subespécies as fêmeas apresentaram os maiores valores em ambas as contagens. Os resultados das análises de dimorfismo sexual encontrados neste

estudo (ver Tabelas 9 e 12) concordam com o padrão de dimorfismo reportado por Giraudo (2001), já que as fêmeas exibiram contagens de escamas ventrais e subcaudais superiores a dos machos para essas duas subespécies (ver Tabelas 31 e 59).

Também numa escala regional, Hartmann e Marques (2005) e Leite e colaboradores (2009) reportaram a presença de dimorfismo sexual em amostras de *Philodryas olfersii olfersii*, provenientes da região da encosta superior do planalto do estado do Rio Grande do Sul. De igual forma, os resultados reportados neste estudo para os padrões de dimorfismo sexual (ver Tabelas 9, 10 e 11) concordam com aqueles registrados por Hartmann e Marques (2005) e Leite e colaboradores (2009), sendo que as fêmeas desta subespécie apresentaram comprimentos corporais superiores à dos machos (ver Tabelas 13 e 46). Por outro lado, Fowler e Salomão (1995) analisaram a razão entre as variáveis de comprimento e peso de exemplares de uma amostra de *P. o. olfersii* restrita ao estado de São Paulo e seu estudo não reconheceu diferenças entre fêmeas e machos para esta subespécie.

A presença de diferenças morfológicas entre machos e fêmeas de serpentes pode ser atribuído a vários aspectos da biologia comportamental, reprodutiva, e evolutiva deste grupo (Shine 1989). Tradicionalmente, estas diferenças tem sido relacionadas com o fenômeno de seleção sexual, onde pressões evolutivas que atuam sobre os processos de reconhecimento e seleção do parceiro para o acasalamento moldam certos atributos morfológicos (Shine 1994). Entre estes processos, vários comportamentos, como combate entre machos e *display* sexual, tem sido reconhecidos como direcionadores e é a partir destes comportamentos que a seleção sexual atua e fixa diferenças morfológicas entre machos e fêmeas (Butler et al. 2007, Shine 1993). A teoria sugere que machos que exibem tais comportamentos apresentam modificações morfológicas, como maior tamanho corporal e desenvolvimento de estruturas associadas com a luta ou para reconhecimento

por parte das fêmeas (Bonnet e Shine 1998). Para as espécies do gênero *Philodryas* (e xenodontíneos em geral), não existem registros destes comportamentos, portanto os padrões de dimorfismo sexual reportados para as subespécies de *Philodryas olfersii* (Giraudo 2001, Hartmann e Marques 2005, Leite et al. 2009, resultados deste estudo) não podem ser atribuídos diretamente a um processo de seleção sexual atuando nas características morfológicas deste grupo de serpentes.

Por outro lado, divergências do nicho também podem propiciar o dimorfismo sexual das serpentes, evidenciado principalmente por diferenças morfológicas relacionadas com a dieta e uso de habitat em cada sexo (Houston e Shine 1993). Para *P. o. olfersii*, Hartmann e Marques (2005) não encontraram diferenças entre machos e fêmeas para o tipo de presas ingeridas e o habitat utilizado. Entretanto, Leite e colaboradores (2009) registraram diferenças entre machos e fêmeas quanto ao tamanho das presas ingeridas por *P. o. olfersii*, sendo que as fêmeas comiam as presas de maior tamanho. Os resultados reportados nestes dois estudos oferecem um panorama interessante sobre a biologia alimentícia das populações de *P. olfersii* analisadas, já que tanto machos e fêmeas alimentam-se indistintamente de uma ampla variedade de presas, mas são as fêmeas as que comem as de maior tamanho. Desta forma, pode-se considerar uma associação entre os requerimentos alimentícios que um indivíduo de maior tamanho precisa e os aportes nutricionais que as subespécies ovíparas do complexo *P. olfersii* investem na sua descendência. Adicionalmente, para as espécies *P. agassizii* e *P. patagoniensis*, filogeneticamente próximas ao complexo *P. olfersii* e que exibem o mesmo padrão de dimorfismo sexual (fêmeas maiores), foi reportada uma relação positiva entre o comprimento do corpo de fêmeas e o número de ovos por ninhada (Lopez e Giraudo 2008, Marques et al. 2006). Por conseguinte, o dimorfismo sexual que os indivíduos do complexo *P. olfersii* exibem no tamanho corporal pode ser explicado em função das necessidades fisiológicas e dos

requerimentos nutritivos que as fêmeas precisam para a sua própria nutrição e dos gametas que elas produzem.

5.2. Variação Morfológica

Subespécies

As comparações realizadas entre as três subespécies exibiram tendências de variação similares em machos e fêmeas (Tabelas 44 e 45). Portanto, a análise de resultados apresentada a seguir não é discriminada entre os sexos.

Thomas (1976: pág. 150) reportou como única característica diagnóstica entre *P. o. olfersii*, *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris* a diferença no padrão de coloração, dando ênfase na ampla sobreposição entre estas subespécies em outras variáveis analisadas. Apesar da ampla sobreposição entre as variáveis morfométricas e merísticas das três subespécies do presente estudo, as análises apresentaram evidências de diferenças entre os agrupamentos de *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus* e de similaridade deste último com o agrupamento de *P. o. latirostris*. Como esperado, as diferenças da função morfométrica do tamanho entre *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus*, produto de análises elaboradas com a matriz não escalada (**NS**), foram muito marcantes nas variáveis relacionadas ao comprimento do corpo dos indivíduos (**CRC**, **CC** e **CCB**), sendo os indivíduos de *P. o. olfersii* maiores que os de *P. o. herbeus*. Os registros de tamanho encontrados na literatura para *P. o. olfersii* (como definida por Thomas [1976]) são similares aos reportados no presente estudo, apresentando dimorfismo sexual no tamanho corporal, com fêmeas apresentando CRC de até 1100 mm e machos, de até 850 mm (Carreira et al. 2005, Giraudo 2001, Hartmann e Marques 2005, Thomas 1976). Resultado similar foi observado em *P. o. herbeus*, sendo que os registros do tamanho corporal na literatura são próximos aos encontrados no presente estudo. Para

P. o. herbeus a literatura registra CRC máximas de 1000 mm e 750 mm para fêmeas e machos respectivamente (Chippaux 1986, Péres-Santos e Moreno 1988, Roze 1966, Starace 1998, Vanzolini 1980). Ao contrário do registrado no presente estudo, na literatura não há registros do dimorfismo sexual no tamanho corporal para *P. o. herbeus* (*op. cit.*). Seguindo o mesmo padrão de diferenciação encontrado no tamanho, os agrupamentos de subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus* exibiram diferenças na função morfométrica da forma, produto das análises com as matizes escaladas (**SD**), relacionadas principalmente às escamas cefálicas. Da mesma forma, a similaridade morfométrica no tamanho corporal registrada entre os agrupamentos de *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris* foi também registrada no componente da forma.

Nas contagens de escamas, o agrupamento de indivíduos de *P. o. olfersii* apresentou a maioria das contagens de escamas e dentes diferentes em relação aos dados do agrupamento de *P. o. herbeus*. Além da revisão de Thomas (1976), não é conhecido qualquer estudo que se refira e exponha as diferenças morfológicas presentes entre *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus*. Na análise da variação de contagens de escamas e dentes, Thomas (1976) não reconheceu diferenças entre *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus*, possivelmente pela falta da aplicação de uma análise estatística que conseguisse detectar padrões de variação críptica (e. g. ANOVA, DFA, MANOVA). As contagens de escamas e dentes reportadas por Thomas (1976) para a subespécie *P. o. olfersii* são similares às encontradas no presente estudo, enquanto que a informação reportada na literatura mais recente sobre estes caracteres concorda parcialmente (Carreira et al. 2005, Giraudo 2001). Isto se deve provavelmente ao fato de que as amostragens destes estudos foram incompletas, incluindo indivíduos provenientes de regiões pontuais ou parciais da distribuição desta subespécie. O mesmo aconteceu com a subespécie *P. o. herbeus*, já que na literatura são reportados valores de contagens de escamas e dentes que correspondem a indivíduos amostrados em

regiões parciais da sua distribuição ou regiões limitadas politicamente (Chippaux 1986, Péres-Santos e Moreno 1988, Roze 1966, Starace 1998, Vanzolini 1980).

O agrupamento da subespécie *P. o. latirostris* exibiu um padrão de variação morfométrica muito parecido ao de *P. o. herbeus*, já que não foram registradas diferenças nas variáveis entre estas duas subespécies. Por outro lado, a subespécie *P. o. latirostris* apresentou diferenças morfométricas em relação a *P. o. olfersii*, sendo que *P. o. olfersii* exibiu maior tamanho que *P. o. latirostris* para algumas variáveis morfométricas da cabeça. Com uma amostra menor e limitada à região sul da distribuição da espécie, Giraudo (2001) reportou diferenças entre tamanho corporal de *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris*, concordando com os resultados do presente estudo. Cei (1993) também reportou diferenças entre o tamanho corporal de *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris* para amostras de indivíduos originários do centro e norte da Argentina. As diferenças morfométricas entre *P. o. olfersii* e *P. o. latirostris* apresentadas por Cei (1993) também concordam com os resultados do presente estudo, onde os indivíduos do agrupamento de *P. o. latirostris* exibiram o tamanho das escamas cefálicas diferentes ao do *P. o. olfersii*.

Thomas (1976) distinguiu *P. o. latirostris* das outras duas subespécies com base no seu padrão de coloração. A característica diagnóstica que este autor usou para reconhecer *P. o. latirostris* de *P. o. herbeus* foi a presença/ausência da faixa preta pós-orbital, estando ocasionalmente ausente na primeira e geralmente ausente na segunda (Thomas 1976: pág. 150). Adicionalmente, no parágrafo da diagnose da subespécie *P. o. herbeus*, Thomas (1976: pág. 162) mencionou que era virtualmente impossível distinguir esta subespécie de *P. o. latirostris* sem informação de localidade de procedência. A falta de consistência na distinção entre *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris* por parte de Thomas (1976), junto com as evidências encontradas no presente estudo, dão fundamento suficiente para não reconhecer a separação entre estas duas subespécies.

Na avaliação morfológica dos indivíduos da região de simpatria entre *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus* (Figura 1), o agrupamento de **olf-her**, não foi registrada qualquer diferença no comportamento dos agrupamentos destas duas subespécies. Desta forma, os indivíduos de **olf-her** não afetaram os resultados das diferenças morfológicas encontradas entre os agrupamentos de *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus*. Thomas (1976) comentou que os indivíduos da região de simpatria entre estas duas subespécies apresentavam diferenças na intensidade da faixa preta pós-orbital e da faixa marrom vertebral, entretanto não apresentou evidências de variação e de distribuição destes caracteres na amostra analisada por ele. Segundo a avaliação dos padrões de coloração do presente estudo, as características homólogas às que Thomas (1976) descreveu como intermediárias (variáveis **DL**, **EPO** e **EFPO**) entre *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus* apresentaram muita variação ao interior dos agrupamentos destas subespécies, não correspondendo precisamente a estados intermediários entre elas.

No que se refere à análise osteológica, várias estruturas cranianas de *Philodryas olfersii* exibiram uma amplitude de variação morfológica considerável. Dentre dos quais, registraram-se padrões de variação concordantes com os agrupamentos de subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus*, que sustentam a distinção entre estas subespécies. Para a análise filogenética do gênero *Philodryas*, Lobo e Scrocchi (1994) apresentaram a descrição de dez caracteres osteológicos, sendo que os três exemplares de *P. olfersii* revisados (todos da região de Salta) não apresentaram variação ou polimorfismo para estes caracteres. Entre os caracteres descritos para os indivíduos de *P. olfersii* na análise de Lobo e Scrocchi (1994), somente um correspondeu com uma das variações descritas nos elementos ósseos utilizados no presente estudo, o supratemporal com a margem dorsal côncava. Não obstante, esta variação não contribuiu na separação de qualquer dos agrupamentos de

subespécies, visto que os indivíduos empregados nas análises de Lobo e Scrocchi (1994) não podem ser categorizados dentro de uma subespécie.

Apesar da amplitude de variação considerável, a variação morfológica presente nos hemipênis não foi consistente com os agrupamentos de subespécies do complexo *Philodryas olfersii*. Desta forma não foi possível reconhecer os agrupamentos de subespécies mediante a avaliação deste órgão.

Padrão de Coloração

Seguindo o critério de separação que Thomas (1976) apresentou entre as subespécies *P. o. olfersii*, *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris*, os limites geográficos dos padrões de coloração (Figura 1) corresponderam parcialmente aos exibidos pelos agrupamentos constituídos no presente estudo para estas três subespécies (Figura 14). A sobreposição mais ampla entre o padrão de coloração definido por este autor e os resultados obtidos neste estudo corresponderam à distribuição da subespécie nominal, tendo em conta que vários exemplares foram registrados fora da área geográfica delimitada por Thomas (1976) para *P. o. olfersii* (Figura 14). Entretanto, as definições e delimitações geográficas que este autor estabeleceu para as outras duas subespécies não corresponderam ao encontrado no presente estudo. Os padrões de coloração das subespécies *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris*, como definidos por Thomas (1976), são muito parecidos e a característica que este autor postulou como diagnóstica entre estas duas subespécies foi registrada no presente estudo como amplamente variável. Desta forma, no presente estudo os limites geográficos das subespécies *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris* correspondem a um contínuo que envolveu as áreas definidas por Thomas (1976) para estas duas subespécies e que é consistente com a variação geográfica dos caracteres de coloração (Figura 14). Adicionalmente, os registros

da literatura que descreveram os padrões de coloração de amostras regionais de *P. olfersii* (Boulenger 1896, Carreira et al. 2005, Cei 1993, Chippaux 1986, Giraudo 2001, Péres-Santos e Moreno 1988, Roze 1966 [como *P. carbonelli*], Starace 1998, Vanzolini 1980) concordam, em grande medida, com os resultados alcançados no presente estudo.

As análises efetuadas com as variáveis morfométricas apresentaram diferenças entre fêmeas dos dois padrões de coloração, enquanto que para machos não foram registradas diferenças entre os dois padrões de coloração (Tabela 70). O tamanho das amostras de machos avaliadas entre os dois padrões de coloração foi menor comparado com o empregado nas fêmeas. Com já foi demonstrado na literatura, o tamanho amostral influencia os resultados de análises morfométricas (Cardini e Elton 2007), já que o poder para conseguir detectar as diferenças entre grupos é uma função do tamanho amostral em muitas das análises efetuadas tradicionalmente na morfometria (Elliot et al. 1995, Harris 1975). No entanto, os resultados obtidos para fêmeas foram significativos e considerando que as análises foram efetuadas com uma amostragem alta, a análise destes resultados pode se estender para os machos.

Apesar das variáveis morfométricas terem se mostrado amplamente sobrepostas entre os dois padrões de coloração (**PD1** e **PD2**), as análises apresentaram diferenças morfológicas entre eles. Em relação à variação morfométrica no componente do tamanho (mediante análises das matrizes *NS*), os indivíduos do agrupamento do **PD2** exibiram tamanhos corporais superiores aos do **PD1**, principalmente nas variáveis relacionadas a comprimentos do corpo (**CRC**) e da cauda (**CC**). As análises que avaliaram o componente morfométrico da forma também exibiram diferenças entre os agrupamentos dos padrões de coloração, de modo que o **PD1** tem a forma da cabeça diferente da do **PD1**. Registros na literatura de amostras de *Philodryas olfersii* que poderiam corresponder aos agrupamentos dos padrões de coloração (Carreira et al. 2005, Cei 1993, Chippaux 1986, Giraudo 2001,

Péres-Santos e Moreno 1988, Roze 1966, Starace 1998, Vanzolini 1980) apresentaram valores similares aos encontrados no presente estudo para as variáveis **CRC** e **CC**. O estudo de Giraudo (2001) pode ser considerado o único que efetuou uma comparação morfométrica entre duas amostras de *P. olfersii* correspondentes aos dois padrões de coloração descritos no presente estudo. Como mencionado anteriormente, Giraudo (2001) reportou diferenças morfométricas entre as suas amostras de *P. olfersii*, concordando com os resultados obtidos no presente estudo.

Igualmente aos agrupamentos das três subespécies, as comparações com as variáveis merísticas entre os dois padrões de coloração (**PD1** e **PD2**) exibiram tendências de variação similares para os dois sexos (Tabela 71); desta forma a análise dos resultados não discrimina entre machos e fêmeas.

Os indivíduos do agrupamento do **PD1** exibiram números de escamas ventrais e subcaudais levemente menores que os do **PD2**, enquanto que nas contagens de dentes maxilares e dentários, o padrão de diferenças foi o inverso. Diferenças na escamação reportadas na literatura entre amostras que poderiam corresponder aos padrões de coloração descritos no presente estudo foram registradas por Giraudo (2001). Assim, como mencionado anteriormente, este autor reportou que a amostra correspondente ao **PD1** exibe número de escamas ventrais e subcaudais menores do que a amostra equivalente ao **PD2**. As diferenças registradas entre contagens de escamas ventrais e subcaudais e de dentes maxilares e dentários dos dois padrões de coloração suportam a distinção entre estes agrupamentos.

Na anatomia craniana, foi registrado somente um osso (Supratemporal) com um padrão de variação concordante com os agrupamentos dos dois padrões de coloração. De acordo com a descrição do nono caráter filogenético (Forma do Tabular [Supratemporal]) da

análise filogenética efetuada por Lobo e Scrocchi (1994), o Supratemporal de *Philodryas olfersii*, em vista dorsal, é curvado na região média, correspondendo à variação descrita para este osso (margem dorsal côncava) no presente estudo. Não obstante, esta variante do Supratemporal não coincidiu com a distribuição dos caracteres nos dois padrões de coloração.

5.3. Classificação e Taxonomia

As diferenças morfológicas apresentadas entre as três subespécies de *Philodryas olfersii* são coincidentes com as exibidas pelos dois padrões de coloração. A similitude morfológica entre os agrupamentos das subespécies *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris* é concordante com a variação morfológica exibida pelo padrão de coloração **PD1**. Adicionalmente, a delimitação morfológica e geográfica do agrupamento da subespécie *P. o. olfersii* coincide com o padrão de variação do padrão de coloração **PD2**. Por conseguinte, os agrupamentos **PD1** e **PD2** refletem um padrão de variação morfológica consistente com a distribuição geográfica das características de coloração que envolve e sumariza a variação presente entre os trinômios propostos por Thomas (1976) para *Philodryas olfersii*.

De acordo com a definição adotada no presente estudo, as espécies são concebidas como linhagens que evoluem separadamente, considerando que evidências da separação destas linhagens constituem evidências da existência de espécies distintas (de Queiroz 2007). Desta forma, e mediante a aplicação do critério operacional estabelecido para definir uma linhagem, os agrupamentos de indivíduos **PD1** e **PD2** são distinguíveis por uma combinação considerável de características morfológicas (ver diagnose mais à frente) e devem ser considerados como espécies distintas. Por conseguinte, os agrupamentos **PD1**

e **PD2** precisam ser nomeados seguindo o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, aplicando os nomes disponíveis para o complexo *Philodryas olfersii*.

A descrição de *Coluber olfersii* por Lichtenstein (1823) foi realizada em um “catálogo de vendas” de material duplicado do Museu de Zoologia da Universidade Real de Berlim, não sendo conhecidos na atualidade registros da possível venda do exemplar empregado na descrição. Thomas (1976) revisou o material nas coleções de Berlim e estabeleceu que não se tinha conhecimento da existência do holótipo desta espécie. Além disso, recentes procuras sem sucesso tem sido realizadas na coleção do Museu de História Natural da Universidade Humboldt de Berlim (Christoph Kucharzewski, comunicação pessoal). Desta forma, sem a existência de um exemplar-tipo nas coleções da Alemanha, a possível associação do nome proposto por Lichtenstein (1823) com qualquer população só pode ser resgatada da literatura. Tendo feito isto, Thomas (1976) empregou as evidências apresentadas por Boulenger (1896: pág. 130) sobre a variação no padrão de coloração exibida por diferentes populações em América do Sul, relacionando o padrão de coloração de listra marrom no dorso com as populações da região sudeste de América do Sul. Adicionalmente, este autor ressaltou que Wagler (1830: pág. 185) colocou na sinonímia de *Coluber olfersii* a *Coluber pileatus* Wied 1825, sendo a última descrita empregando-se um exemplar procedente de Espírito Santo e que apresentava o padrão de coloração de listra marrom no dorso. Apesar de não possuir evidências provenientes da revisão direta de um exemplar-tipo, no presente estudo segue-se posição de Thomas (1976) quanto a associação do nome proposto por Lichtenstein (1823) com as populações do sudeste de América do Sul que apresentam o padrão de coloração de listra marrom no dorso.

Baseando-se nos artigos 8.1.1, 8.1.2 e 8.1.3 do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICNZ 1999), a postulação dos três trinômios de *Philodryas olfersii* realizada por Thomas (1976) não é válida, já que o meio onde foram apresentados não corresponde a

uma publicação que cumpre as condições estabelecidas no Código. Adicionalmente, Thomas (1976) empregou o nome *P. o. herbeus* Wied 1825 para as populações do norte da distribuição de *P. olfersii* sob a sua diagnose de coloração, sendo que o exemplar descrito por Wied (1825) não coincide com tal diagnose. Wied (1825: pág. 350) empregou um exemplar proveniente da “Capitania de Bahia” (atualmente a região litorânea que vai da foz do rio São Francisco à do rio Jaguariçá) para descrever *Coluber herbeus*, apresentando o padrão de coloração deste indivíduo como: “todas as regiões dorsais em um belo verde vivo cor de gramado, com uma região escura oliva-marrom correndo em direção posterior pelo meio do dorso [*Alle oberen Theile sind von einem schönen lebhaften Grasgrün, über die Mitte des Rückens hinab etwas dunkeler olivenbräunlich überlaufen*]”. Esta característica deixa clara a existência de uma semelhança entre o indivíduo descrito por Wied (1825) e a descrição que Thomas (1976: págs. 150) deu para o trinômio nominal de *P. olfersii*, e que no presente estudo refere-se às populações do sudeste de América do Sul, especificamente às compreendidas no agrupamento do **PD2**. Desta forma, como já apresentado por Boulenger (1886), o nome *Philodryas herbeus* não é aplicável a qualquer população do complexo sem violar o princípio de prioridade do Código (Artigo 23, ICZN 1999), sendo assim um sinônimo júnior de *P. olfersii*.

Philodryas latirostris Cope 1862 foi descrita como uma serpente “verde, clara embaixo, amarelada nas regiões mental e das labiais superiores. Uma banda preta estreita do olho ao longo das margens das supralabiais [*Green, paler beneath, yellowish on the mental and superior labial regions. A narrow black band from the eye along the borders of the upper labials*]” (Cope 1862: pág. 73). O espécime utilizado (USNM 5811) por Cope (1862) foi coletado no Paraguai, e coincide com a diagnose proposta por Thomas (1976) para *P. o. latirostris* e/ou *P. o. Herbeus*, tendo as características morfológicas e de coloração exibidas pelos indivíduos do agrupamento do **PD1**.

Tendo em conta o histórico nomenclatural de *Philodryas olfersii* apresentado acima, o nome proposto por Lichtenstein (1823) é aplicado ao agrupamento do **PD2** e o nome estabelecido por Cope 1862, ao agrupamento **PD1**.

***Philodryas olfersii* (Lichtenstein 1823)**

1823. *Coluber olfersii* Lichtenstein. Verzeichniss der Doubletten des zoologischen Museums der Königl. Universität zu Berlin nebst Beschreibung vieler bisher unbekannter Arten von Säugethieren, Vögeln, Amphibien und Fischen. Königl. Preuss. Akad. Wiss. T. Trautwein, Berlin. Págs. 104-105. Localidade Tipo: Brasil.
1825. *Coluber pileatus* Wied. Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien. v I. Págs. 344-349. Localidade Tipo: Rio Itabapuna.
1825. *Coluber herbeus* Wied. Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien. v I. Págs. 349-351. Localidade Tipo: Capitania Bahia.
1830. *Philodryas olfersii* Wagler. Natürliches System der Amphibien mit vorangehender Classification der Säugthiere und Vögel ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie. Pág. 185.
1837. *Herpetodryas olfersii* Schlegel (parte). Essai sur la Physioomie des Serpens. II. (parte). Págs. 183-184.
1854. *Dryophylax olfersii* Duméril e Bribon. Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles. Seconde partie. Tome VII. Págs. 1105, 1109-. 1111.
1863. *Dryophylax olfersii* Jan e Sordelli. Iconographie Générale des Ophidiens. Quarante Neuvième Livraison. Plancha iii.
1896. *Philodryas olfersii* Boulenger (parte). Catalogue of the Snakes in the British Museum. Volume III. Págs. 129-130.
1924. *Philodryas argentinus* Müller. Ueber eine neue opisthoglyphe schlange aus Argentinien Mitteilungen aus dem Zoologie Museum in Berlin. Págs. 103-104. Localidade Tipo: Província Salta, Argentina.
1930. *Chlorosoma olfersii* Amaral. Contribuição ao Conhecimento dos Ofidios do Brasil. IV. Lista Remisiva dos Ofidios do Brasil. Memórias do Instituto Butantan IV. 42, 105, 213.
1970. *Philodryas olfersii* Peters e Orejas-Miranda. Catalogue of the Neotropical Squamata: Part I. Snakes. Pág. 244.
1976. Thomas. A Revision of the South American Colubrid Snake genus *Philodryas* Wagler, 1830. Págs. 150-161.
2001. *Philodryas olfersii olfersii* Giraudo. Serpientes de la selva Paranaense e del Chaco húmedo. Lam. 20. Págs. 151-154

Holótipo—. Adulto jovem, coletado no Brasil, possivelmente armazenado na coleção do Museu de Zoologia de Berlim (ZMB). Thomas (1976) reportou que não se tem conhecimento da existência deste indivíduo. Buscas recentes do tipo no material do ZMB não tiveram sucesso (C. Kucharzewski comentário pessoal.).

Diagnose—. *Philodryas olfersii* se distingue de todos os outros membros do gênero pela seguinte combinação de caracteres: corpo de cor verde lima, com uma listra longitudinal marrom cobriço de largura de uma a três fileiras de escamas vertebrais, que se estende desde o pescoço até o final da cauda; região dorsal da cabeça e pescoço de cor marrom cobriço; listra de cor preta na região lateral da cabeça, que se pode estender desde a escama pós-nasal, passando pela órbita e as escamas temporais, até e as escamas das fileiras laterais do pescoço; comprimento rostro-cloaca (CRC) máximo de 1117 mm em fêmeas e 800 mm em machos; comprimento da cauda (CC) máximo de 385 mm em fêmeas e 346 mm em machos; escamas dorsais lisas, com uma fosseta apical por escama, em 19-19-15 fileiras; escamas ventrais lisas, 184-207 ($\bar{x}$ = 197,4) em fêmeas e 181-202 ($\bar{x}$ = 190,5) em machos; escamas subcaudais lisas, divididas, 93-122 ($\bar{x}$ = 108,7) em fêmeas e 98-127 ($\bar{x}$ = 116,2) em machos; dimorfismo sexual nas contagens de escamas ventrais e subcaudais e no tamanho corporal; processo dorsal do Supratemporal (PDS) geralmente presente; sulco espermático dividindo-se na região média do hemipênis; região capitular do hemipênis apresenta forma de coração; região capitular do hemipênis coberta por cálices papilados e espinulados.

Descrição—. Serpente de tamanho corporal médio, apresentando dimorfismo sexual marcante no tamanho corporal e nas contagens merísticas. Fêmeas não superando 1200 mm de CRC e machos, 800 mm. Comprimento da cabeça (CCB) 3-4% do CRC em fêmeas e 3,3-4,4% em machos. Comprimento da cauda (CC) 30-40% em fêmeas e 33-45% em machos. Escamas cefálicas seguindo o típico padrão colubroide, com uma escama pré-ocular, dois pós-oculares, uma loreal e nasal dividida. As escamas rostral, pré-oculares, pós-oculares superiores e temporais superiores podem ser vistas na face dorsal da cabeça.

Primeiro par de infralabiais entrando em contato medial. Dois pares de escamas geneiais alongadas. De 2 a 4 escamas pré-ventrais. Escamas dorsais lisas, com uma fosseta apical por escama, em 19-19-15 fileiras. Escamas ventrais lisas, sem angulação. Placa anal dividida. Escamas subcaudais divididas, sendo que a última é um espinho curto.

Na Tabelas 46 e 59 encontram-se a amplitude, média e desvio padrão das variáveis morfométricas e merísticas analisadas no presente estudo para esta espécie (ver agrupamento **PD2**).

Coloração—. Padrão de coloração desprovido de mudanças ontogenéticas. Região dorsal do corpo de cor verde lima; a região dorsal da cabeça e o começo do pescoço de cor marrom cobriço; uma faixa longitudinal de cor marrom de largura variável (1-3 fileiras de escamas dorsais), que se estende do pescoço até quase a ponta da cauda, passando por toda a região vertebral do corpo; uma faixa longitudinal de cor preta sempre presente na região lateral da cabeça, de largura e comprimento variáveis, que se pode estender da escama pós-nasal até as escamas posteriores às escamas temporais; e o ventre de cor verde claro (Figuras 12 e 13).

Anatomia Hemipeniana—. Ver descrição do hemipênis do exemplar IBSP 63455. Padrões de micro-ornamentação variáveis, exibindo os dois padrões de cobertura de cálices espinulados na região capitular, o padrão completo e o incompleto.

Distribuição—. *Philodryas olfersii* ocorre no sudeste de América do Sul, abrangendo Argentina, Brasil, Paraguai e Uruguai (Boulenger 1896, Carreira et al. 2005, Giraudo 2001, Thomas 1976) (Figura 92). No Brasil, esta espécie se distribui pelas regiões centro e sul, sendo que o seu limite norte vai desde o a região central do estado de Mato Grosso,

passando pelo norte de Goiás, Minas Gerais e o sudeste de Bahia, e descendo até o Rio Grande do Sul, passando por Mato Grosso do Sul, São Paulo, Espírito Santo, Rio de Janeiro, Paraná e Santa Catarina (Thomas 1976). No Paraguai, esta espécie ocorre desde a região central até o leste do país. *P. olfersii* ocorre ao longo de toda a extensão do Uruguai (Carreira et al. 2005, Orejas-Miranda 1961). Na Argentina, *P. olfersii* ocorre na região nordeste, nas Províncias de Missões, Corrientes e Entre Rios (Giraud 2001).

***Philodryas latirostris* Cope, 1862**

1862. *Philodryas latirostris* Cope. Catalogues of the Reptiles Obtained during the Explorations of the Parana, Paraguay, Vermejo and Uruguay Rivers, by Capt. Thos. J. Page, U. S. N.; And of Those Procured by Lieut. N. Michler, U. S. Top. Eng., Commander of the Expedition Conducting the Survey of the Atrato River. Pág. 73. Localidade Tipo: Paraguay
1837. *Herpetodryas olfersii* Schlegel. Essai sur la Physioomie des Serpens. II. (parte). Págs. 183-184.
1862. *Philodryas reinhardtii* Günther. On new specimens of Snakes in the collection of the British Museum. Págs. 127-128.
1896. *Philodryas olfersii* Boulenger. Catalogue of the Snakes in the British Museum. Volume III. (parte). Págs. 129-130.
1924. *Philodryas argentinus* Müller. Ueber eine neue opisthoglyphe schlange aus Argentinien Mitteilungen aus dem Zoologie Museum in Berlin. Págs. 103-104. Localidade Tipo: Província Salta, Argentina.
1956. *Philodryas carbonelli* Roze. Ofidios Coleccionados por la Expedición Franco-Venezolana al Alto Orinoco 1951 a 1952. Págs. 186-187. Localidade Tipo: Territorio Federal de Amazonas, Venezuela.
1966. *Philodryas carbonelli* Roze. La Taxonomia y Zoogeografía de los Ofidios de Venezuela. Págs. 200-201.
1970. *Philodryas olfersii* Peters e Orejas-Miranda. Catalogue of the Neotropical Squamata: Part I. Snakes. Pág. 244.
1975. *Philodryas olfersii* Thomas e Dixon. *Philodryas olfersii* (Lichtenstein) new to Colombia and Venezuela. Págs. 108-109.
1976. *Philodryas olfersii herbeus* Thomas. A Revision of the South American Colubrid Snake genus *Philodryas* Wagler, 1830. Págs. 161-167.
1976. *Philodryas olfersii latirostris* Thomas. A Revision of the South American Colubrid Snake genus *Philodryas* Wagler, 1830. Págs. 167-171.
1979. *Philodryas olfersii herbeus* Lancini e Kornacker. Die Schlangen von Venezuela. Págs. 211-212.
1980. *Philodryas olfersii* Vazolini. Repteis das Caatingas. Estampa XII. Págs. 45-47
1986. *Philodryas olfersii* Chippaux. Les Serpentes de la Guyane Française. Págs. 107-109.
1988. *Philodryas olfersii* Perez-Santos e Moreno. Ofidios de Colombia. Págs. 266-267.
1993. *Philodryas olfersii latirostris* Ceí. Reptiles del Noroeste, Nordeste y Este de la Argentina. Págs. 647-638.
1998. Starace, Guide des Serpents et Amphibiens de Guyane. Págs. 311-312.

Holótipo—. USNM 5811, fêmea adulta jovem, coletada pelo Capitão T. J. Page in Paraguai.

Diagnose—. Esta espécie se distingue das demais espécie do gênero *Philodryas* pela seguinte combinação de caracteres: dorso do corpo de cor homogênea verde lima; geralmente uma listra de cor preta na região lateral da cabeça, que pode se estender desde a escama pós-nasal, passando pela órbita e as escamas temporais, até as escamas das fileiras laterais do pescoço; CRC máximo de 972 mm em fêmeas e 739 mm em machos; CC máximo de 358 mm em fêmeas e 309 mm em machos; escamas dorsais lisas, com uma fosseta apical por escama, em 19-19-15 fileiras; escamas ventrais lisas, 168-216 ($\bar{x}$ = 193,6) em fêmeas e 170-202 ($\bar{x}$ = 187,1) em machos; escamas subcaudais lisas, divididas, 83-128 ($\bar{x}$ = 106,9) em fêmeas e 97-128 ($\bar{x}$ = 113,7) em machos; dimorfismo sexual nas contagens de escamas ventrais e subcaudais e no tamanho corporal; processo dorsal do Supratemporal (PDS) geralmente ausente; sulco espermático dividindo-se na região média do hemipênis; região capitular do hemipênis em forma de coração; região capitular do hemipênis coberta por cálices papilados e espinulados.

Descrição—. Espécie de tamanho médio, apresentando dimorfismo sexual marcante no tamanho corporal e nas contagens merísticas. Fêmeas não superando 980 mm de CRC e machos, 740 mm. CCB 3,3-4,6% do CRC em fêmeas e 2,9-4,2% em machos. CC 30-48% em fêmeas e 33-45% em machos. Padrão típico colubroide nas escamas cefálicas. Uma escama pré-ocular, dois pós-oculares, uma loreal e nasal dividida. Primeiro par de

infralabiais entrando em contato medial. Dois pares de escamas geneiais alongadas. Escamas dorsais lisas, com uma fosseta apical por escama, em 19-19-15 fileiras. Escamas ventrais lisas. Placa anal dividida. Escamas subcaudais divididas e a última é um espinho curto.

Na Tabelas 46 e 59 encontram-se a amplitude, média e desvio padrão das variáveis merísticas e morfométricas analisadas no presente estudo para *Philodryas latirostris* (ver agrupamento **PD1**).

Coloração—. Padrão de coloração desprovido de mudanças ontogenéticas. Região dorsal do corpo de cor verde lima. Faixa longitudinal de cor preta geralmente presente na região lateral da cabeça, de largura e comprimento variáveis, que pode se estender da escama pós-nasal até as escamas posteriores às escamas temporais. Ventre de cor verde claro (Figuras 10 e 11).

Anatomia Hemipeniana—. Ver descrição do hemipênis do exemplar MZUSP 5957. Padrões de micro-ornamentação variáveis, exibindo os dois padrões de cobertura de cálices espinulados na região capitular, o padrão completo e o incompleto.

Distribuição—. Esta espécie se distribui na região sudoeste, oeste, central e norte de América do Sul cisandina (Boulenger 1896, Giraudo 2001, Pérez-Santos e Moreno 1988, Thomas e Dixon 1975) (Figura 92). Na Argentina, esta espécie encontra-se na região noroeste, nas Províncias de Corrientes, Chaco, Santa Fé, Salta, Jujuy e Formosa (Ceí 1993, Giraudo 2001). No Paraguai, a espécie se encontra na regiões centro e oeste do país (Thomas 1976, Thomas e Dixon 1975). No Brasil, *Philodryas latirostris* ocorre na regiões centro-oeste, nordeste e norte, distribuindo-se a partir da região central dos estados do

Mato Grosso, Minas Gerais e Espírito Santo passando até os estados do nordeste de Tocantins, Bahia, Sergipe, Alagoas, Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará, Piauí, Maranhão, e nos estados do norte de Pará, Amapá, Amazonas, Rondônia, Roraima e Acre. (Cunha e Nascimento 1978, França et al. 2006, Thomas 1976, Vanzolini 1980). *Philodryas latirostris* ocorre na Bolívia e nas regiões leste e norte do Peru (Thomas 1976, Thomas e Dixon 1975). No norte de América do Sul, esta espécie se encontra na região sudeste da Colômbia, desde a margem sudeste dos Andes (Perez-Santos e Moreno 1988, Thomas e Dixon 1975), e se distribui pelas regiões central e sul da Venezuela, e por toda a extensão do escudo das Guianense (Chippaux 1986, Gorzula e Senaris 1998, Roze 1966, Starace 1998, Thomas e Dixon 1975).

6. Conclusões

- Como conhecida hoje, a espécie *Philodryas olfersii* apresenta uma extensa variação de atributos morfométricos, merísticos, osteológicos, hemipenianos e de coloração.
- A classificação em três subespécies proposta por Thomas (1976) para o complexo *Philodryas olfersii* não é válida, considerando que as delimitações dos trinômios propostos por este autor não coincidem com os padrões de variação morfológica que os indivíduos do complexo exibem.
- A partir da revisão e análise da variação morfológica de mais de 700 exemplares, provenientes de 341 localidades, são reconhecidas duas espécies distintas presentes no complexo: *Philodryas olfersii* e *Philodryas latirostris*.
- Apesar de ampla sobreposição das variáveis quantitativas, *Philodryas olfersii* e *Philodryas latirostris* são facilmente distinguíveis, principalmente pelo padrão de coloração.
- *Philodryas olfersii* é constituída pelos indivíduos com um padrão de coloração com uma listra marrom na região vertebral do dorso do corpo e que se distribuem no sudeste de América do Sul.
- O nome *Coluber [Philodryas] herbeus* Wied 1825 não é aplicável para qualquer população do norte da distribuição dos indivíduos do complexo, já que foi proposto utilizando um exemplar que apresenta características similares às populações do sudeste e portanto representa um sinônimo júnior de *Philodryas olfersii*.

- O nome *Philodryas latirostris* Cope 1862 é aplicável aos indivíduos do oeste, norte e nordeste da distribuição do complexo que exibem um padrão de coloração com o dorso do corpo de cor verde.

7. Referências Bibliográficas

- ACOSTA, O., L. L. DE VILA, M. E. PEICHOTO, S. MARUÑAK, R. RUÍZ, P. TEIBLER, C. GAY, e L. REY. 2003. Edematogenic and myotoxic activities of the duvernoy's gland secretion of *Philodryas olfersii* from the north-east region of Argentina. *Biocell* 27(3): 363-370.
- ASSAKURA, M. T., M. G. SALOMÃO, G. PUORTO, e F. R. MANDELBAUMI. 1992. Hemorrhagic, fibrinogenolytic and edema forming activities of the venom of the colubrid snake *Philodryas olfersii* (green snake). *Toxicon* 30(4): 427-438.
- ÁVILA-PIRES, T. C. S. 2005. Reptiles. In, Hollowell, T., e R. P. Reynolds, (Eds.), Checklist of the Terrestrial Vertebrates of the Guiana Shield. Bulletin of the Biological Society of Washington 13.
- BARRIO, A., R. F. LAURENT, e R. A. THOMAS. 1977. The status of *Philodryas subcarinatus* Boulenger (Reptilia, Serpentes, Colubridae). *Journal Herpetology* 11(2): 230-231.
- BARROWCLOUGH, G. F. 1982: Geographic Variation, Predictiveness, and Subspecies. *The Auk* 99(3): 601-603.
- BARTELS, P. J., NELSON, D. R. e EXLINE, R. P. 2011. Allometry and the removal of body size effects in the morphometric analysis of tardigrades. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 49(S1): 17-25.
- BETTLER, N., J. JANOVEC, B. BROSI e DALY D. C. 2004. A digital base map for studying the Neotropical flora. *Taxon* 53(2): 469-477.
- BOLAÑOS, R. 1984. Serpientes, venenos y ofidismo en Centroamérica. Editorial Universidad de Costa Rica, San Jose, Costa Rica. 136 p.

- BONINO, N. A. 1987. Aspectos morfológicos de *Philodryas psammophideus* (Serpentes: Colubridae) de La Prov. de Córdoba, Rep. Argentina. *Annales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 18: 123-130.
- BONNET X., R. SHINE, G. NAULLEAU, e M. VACHER-VALLAS. 1998. Sexual dimorphism in snakes: Different reproductive roles favour different body plans. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 265(1392): 179-183.
- BOULENGER, G. A. 1886. A synopsis of the reptiles and batrachians of the province Rio Grande do Sul, Brazil. *The Annals and Magazine of Natural History* (5)18: 423-445
- BOULENGER, G. A. 1896. *Catalogue of the Snakes in the British Museum (Natural History)*. Volume III. Trustees of the British Museum, London, xiv + 727 pp., 15 plates.
- BUTLER, M. A., S. A. SAWYER, e J. B. LOSOS. 2007. Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards. *Nature* 447:202-205.
- CADLE, J. E. 1984a. Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes: I. South American xenodontines. *Herpetologica* 40(1): 8-20.
- CADLE, J. E. 1984b. Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes: II. Central American xenodontines. *Ibid* 21-30.
- CADLE, J. E. 1984c. Molecular systematics of xenodontine colubrid snakes. III. Overview of xenodontine phylogeny and the history of New World snakes. *Copeia* 1984: 641-652.
- CADLE, J. E. 1985. The neotropical colubrid snake fauna: lineage components and biogeography. *Systematic Zoology* 34: 1-20.
- CADLE, J. E., e H. W. GREENE. 1994. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of neotropical snake assemblages. Pp. 281-293. In: R. E. RICKLETS, e D. SCHULTER (Eds.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Chicago, Univ. Chicago, USA.

- CAMPBELL, J. A. e W. W. LAMAR. 2004. The venomous Reptiles of the Western Hemisphere. Cornell University. Press. Ithaca. Vol I e Vol II. 503 p.
- CARDINI A., e S. ELTON. 2007. Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape. *Zoomorphology* 126: 121–134.
- CARREIRA, S., M. MENEGHEL, e F. ACHAVAL 2005. Reptiles de Uruguay. D.I.R.A.C., Facultad de Ciencias Ed., Montevideo, Uruguay. 637 p.
- CARVALHO, M. A., e F. NOGUEIRA. 1998. Serpentes da área urbana de Cuiabá, Mato Grosso: aspectos ecológicos e acidentes ofídicos associados. *Cadernos de Saúde Pública* 14: 753–763.
- CEI, J. M. 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. *Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Monografía IV*. Torino, Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino 527 p.
- CEI, J. M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. *Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas*. Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino 949 p.
- CHIPPAUX, J.-P. 1986. Les serpents de la Guyane française. ORSTOM, Paris. 165 p.
- CLAVIJO-BAQUET, S., M. LOUREIRO, e F. ACHAVAL. 2010. Morphological Variation in the South American Snake-Necked Turtle *Hydromedusa tectifera* (Testudines: Chelidae). *Chelonian Conservation and Biology* 9(2): 231-237.
- COLLI, G. R., R. P. BASTOS, e A. F. B. ARAÚJO. 2002. The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. Pp. 223-241. In P. S. OLIVEIRA e R. J. MARQUIS (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York, NY: Columbia University Press, USA.
- COPE, E. D. 1862. Catalogues of the Reptiles obtained during the Explorations of the Parana, Paraguay, Vermejo and Uruguay Rivers, by Capt. Thos. J. Page, U. S. N.; and of those procured by Lieut. N. Michler, U. S. Top. Eng., Commander of the

- Expedition conducting the Survey of the Atrato River. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 14: 346-359.
- CUNDALL, D., 1981. Cranial osteology of the colubrid snake genus *Opheodrys*. Copeia 1981: 353-371.
- CUNDALL, D. e F. IRISH. 2008. The snake skull, pp. 349-692. Em: Biology of the Reptilia, Vol. 20, Morphology H, C. GANS, A. S. GAUNT, e K. ADLER (eds.). Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, NY.
- CUNHA, O., e F. NASCIMENTO. 1978. Ofídios da Amazonia. X. - As cobras da região leste do Pará. Publicações Avulsas Museu Paraense Emilio Goeldi 31: 1-218.
- D'AUGOSTINI, F. M. 1998. Variação da foliose de *Philodryas aestivus* (Duméril, Bibron et Duméril, 1854) e a invalidação das subspécies (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae, Philodryadini). Biociências 6(1): 169-182.
- D'AGOSTINI, F. M., L. H. CAPPELLARI, e M. C. SANTOS-COSTA. 2000. Estudo morfológico do hemipênis de *Philodryas aestivus* (Dumeril, Bibron & Dumeril, 1854) (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). Biotemas 13(1): 63-71.
- Da ROCHA, M., e M. FURTADO. 2007. Análise das atividades biológicas dos venenos de *Philodryas olfersii* (Lichtenstein 1823) e *P. patagoniensis* (Girard) (Serpentes, Colubridae). Revista Brasileira de Zoologia 24(2): 410–418.
- Da ROCHA, M., D. PAIXÃO-CAVALCANTE, D. V. TAMBOURGI, e M. FURTADO. 2006. Duvernoy's gland secretion of *Philodryas olfersii* and *Philodryas patagoniensis* (Colubridae): Neutralization of local and systemic effects by commercial bothropic antivenom (Bothrops genus). Toxicon 47: 95–103
- DEMPSTER, A. P., N. M. LAIRD, e D. B. RUBIN. 1977. Maximum Likelihood from Incomplete Data via the EM Algorithm. Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological) 39(1): 1-38
- De QUEIROZ, K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations.

- Pp 57–75. In D. J. HOWARD, e S. H. BERLOCHER (Eds.), Endless forms: Species and speciation. Oxford University Press, New York, USA.
- De QUEIROZ, K. 2007. Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology* 56(6): 879–886.
- DÍAZ de ASTARLOA, J. M., S. I. BEZZI, M. GONZÁLEZ-CASTRO, E. MABRAGAÑA, D. HERNÁNDEZ, S. M. DELPIANI, D. E. FIGUEROA, M. B. COUSSEAU, M. Y. DELI-ANTONI e L. TRINGALI. 2011. Morphological, morphometric, meristic and osteological evidence for two species of hake (Actinopterygii: Gadiformes: Merluccius) in Argentinean Waters. *Journal of fish biology* 78(5): 1336-1358.
- DIXON, J. R., e W. W. LAMAR. 1981. A New Species of Microteiid Lizard (Genus *Neusticurus*) from Colombia. *Journal of Herpetology* 15(3): 309-314.
- DONNELLY, M. A., e C. W. MYERS. 1991. Herpetological Results of the 1990 Venezuelan Expedition to the Summit of Cerro Guaiquinima, with New Tepui Reptiles. *American Museum Novitates* 3017: 54.
- DOWLING, H. G. 1951. A proposed standard system of counting ventrals in snakes. *British Journal of Herpetology* 1: 97-99.
- DOWLING, H. G. 1969. The hemipenis of *Philodryas* Gunther: a correction (Serpentes, Colubridae). *American Museum Novitates* 2375: 6 pp.
- ELLIOT, N. G., K. HASKARD, J. A. KOSLOW. 1995. Morphometrics analysis of Orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) off continental slope of Southern Australia. *Journal of Fish Biology* 46: 202-220
- FOWLER, I. R. e M. GRAÇA SALOMÃO. 1994. A study of sexual dimorphism in six species of the colubrid snakes genus *Philodryas*. *Snake* 26:117–122.
- FOWLER, I. R., e M. GRAÇA SALOMÃO. 1995. A new technique to distinguish between immature and adult snakes and between males and females in six species of

- the Neotropical colubrid *Philodryas*. Studies of Neotropical Fauna Environment 30:149–157.
- FOX, J., e S. WEISBERG. 2011. An {R} Companion to Applied Regression. Second Edition: an online reference. Sage Publications, Thousand Oaks CA. Available at: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>.
- FRANCA, F. G. R., D. O. MESQUITA, e G. R. COLLI. 2006. A Checklist of Snakes from Amazonian Savannas in Brazil, Housed in the Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília, with New Distribution Records. Occ. Pap. Oklahoma Mus. Nat. Hist., Univ. Oklahoma 17: 1-13.
- FROST, D. R., e A. G. KLUGE. 1994. A consideration of epistemology in systematic biology, with special reference to species. Cladistics 10: 259–294.
- FROST D. R., e D. M. HILLIS. 1990. Species in concept and practice: herpetological applications. Herpetologica 46: 87–104.
- GILL, F. B. 1982: Might there be a resurrection of the subspecies? The Auk 99(3): 598-599.
- GIRAUDO, A. R. 2001. Diversidad de Serpientes de la Selva Paranaense y del Chaco Húmedo. Taxonomía, Biogeografía y Conservación. Editorial LOLA, Buenos Aires, Argentina. 285 p.
- GORZULA, S., e J. C. SENARIS. 1999 (“1998”): Contribution to the herpetofauna of the Venezuelan Guayana – I. A data base. – Scientia Guianae, 8: XVIII + 270 +. 32 pp
- GRANT, C. 1956. Secondary sexual characters and ontogeny of color pattern in a Cuba snake (*Alsophis*). Herpetologica 12: 321-323.
- GROSS, J. Sem Data. Nortest: Tests for Normality. R package version 1.0.
- HABIT, E., J. C. ORTIZ, e P. VICTORIANO. 1992. Osteología craneana de *Philodryas chamissonis* (Weigmann, 1834) (Colubridae, Serpentes). Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción 63: 83-92.

- HARRIS, R. J. 1975. A primer of Multivariate Statistics. Academic Press, New York, USA.
- HARTMANN, P. A. 2005. História natural e ecologia de duas taxocenoses de serpentes na Mata Atlântica. Dissertação para a obtenção do título de Doutor. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro, Brasil.
- HARTMANN, P. A., e O. A. V. MARQUES. 2005. Diet and habitat use of two sympatric species of *Philodryas* (Colubridae), in south Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 25-31.
- HOUSTON, D., e R. SHINE. 1993. Sexual dimorphism and niche divergence: feeding habits of the arafura filesnake. *Journal of Animal Ecology* 62(4): 737-748.
- IBGE. 2011. Gazeteiros do Instituto Brasileiro de Geografia e Estadística.
- ICNZ. 1999: International Commission on Zoological Nomenclature. Fourth edition. London, UK. 306 pp.
- JENNER, J. V., e H. G. DOWLING. 1985. Taxonomy of American Xenodontine Snakes: The Tribe Pseudoboini. *Herpetologica* 41: 161-172.
- KACOLIRIS, F. P., I. BERKUNSKY, e J. WILLIAMS. 2006. Herpetofauna of the Argentinean Impenetrable Great Chaco. *Phyllomedusa* 5(2): 149-157.
- KRAUS, F., e W. M. BROWN. 1998. Phylogenetic relationships of colubroid snakes based on mitochondrial DNA sequences. *Zoological Journal of Linnean Society* 122: 455–487.
- LANCINI, A. R., e P. M. KORNACKER. 1989. Die Schlangen von Venezuela. Armitano Editores C.A., Caracas, Venezuela. 381 p.
- LEE, M. S. Y., e J.D. SCANLON. 2001. On the lower jaw and intramandibular septum in snakes and anguimorph lizards. *Copeia* 2001(2): 531-535.
- LEITE, P. T., I. L. KAEFER, e S.Z. CECHIN. 2009. Diet of *Philodryas olfersii* (Serpentes, Colubridae) during hydroelectric dam flooding in southern Brazil. *North-Western Journal of Zoology* 5(1): 53-60.

- LLEONART J., J. SALAT, G. T. TORRES. 2000. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology* 205:85–93.
- LICHTENSTEIN, H. 1823. Verzeichniss der Doubletten des zoologischen Museums der Königl. Universität zu Berlin nebst Beschreibung vieler bisher unbekannter. Arten von Säugethieren, Vögeln, Amphibien und Fischen. Königl. Preuss. Akad. Wiss./ T. Trautwein, Berlin. X. 118 pp
- LOBO, F., e G. SCROCCHI. 1994. Osteologia craneal del genero *Philodryas* (Serpentes: Colubridae). *Cuadernos de Herpetologia* 8(1): 104-111.
- LOPEZ, M. S., e A. R. GIRAUDO. 2008: Ecology of the Snake *Philodryas patagoniensis* (Serpentes, Colubridae) from Northeast Argentina. *Journal of Herpetology* 42(3): 474–480.
- LOUIS, T. A. 1982. Finding the Observed Information Matrix when Using the EM Algorithm. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*. 44(2): 226-233.
- MACHADO, S. R. 1993. A new genus of Amazonian vine snake (*Xenodontinae: Alsophiini*). *Acta Biologica Leopoldensia* 15(2): 99-108
- MADSEN, T., e R. SHINE. 1993. Phenotypic plasticity in body sizes and sexual size dimorphism in European grass snakes. *Evolution* 47:321–324.
- MAGLIO, V. J. 1970. West Indian xenodontine colubrid snakes: Their probable origin, phylogeny, and zoogeography. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 141: 1-54.
- MAINDONALD, J., e E. W. J. BRAUN. 2008. *Data Analysis and Graphics Using R: An Example-Based Approach*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- MAISANO, J. A.. 2008. A protocol for clearing and double-staining squamate specimens. *Herpetological Review* 39: 52-54.

- MANIER, M. K. 2004: Geographic variation in the long-nosed snake, *Rhinocheilus lecontei* (Colubridae): beyond the subspecies debate. *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 65–85.
- MARQUES, O. A. V., A. ETEROVIC, I. SAZIMA. 2001. Serpentes da Mata Atlântica - guia ilustrado. Editora Holos, Ribeirão Preto-SP, 184 p.
- MARQUES, O. A. V., R. J. SAWAYA, F. STENDER-OLIVEIRA, e F. G. R. FRANCA MARQUES. 2006. Ecology of the colubrid snake *Pseudablables agassizii* in south-eastern South America. *Herpetological Journal* 16: 37-45.
- MARTINS, M., e M. E. OLIVEIRA. 1998. Natural history of snakes in forest of the Manaus region, Central Amazonian, Brazil. *Herpetological Natural History* 6(2): 78-150.
- MASIERO, R. L. 2006. Filogenia morfológica do gênero *Xenodon* Boie 1827 (Serpentes, Xenodontinae). Dissertação (Mestrado) -Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia. 149 p.
- MUÑOZ-SABA Y., J. E. SIMMONS. 2005. Cuidado, Manejo y Coservación de las Colecciones Biológicas. Panamericana formas e impresos S.A. 288 p.
- MYER, E. 1982: Of What Use Are Subspecies? *The Auk* 99(3): 593-595.
- MYERS, C. e J. E. CADLE. 2003. On the snake hemipenis, with notes on Psomophis and techniques of eversion: a response to Dowling. *Herpetological Review* 34:295–302.
- NICKERSON, M. A., e R.W. HENDERSON. 1976. A case of envenomation by the South American colubrid, *Philodryas olfersii*. *Herpetologica* 32: 197-198.
- NORMAN, D. 1994. Amphibians and reptiles of the Paraguayan Chaco: Volume I. Heredia, Costa Rica.
- NOVO, A. A. 2010. norm: Analysis of multivariate normal datasets with missing values. R package version 1.0-9.2.: an online reference. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=norm>

- NUNES, P. M. 2006. Filogenia da tribo Hydropsini baseada em caracteres morfológicos (Serpentes: Xenodontinae). Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia. 130 p.
- O'NEILL, J. P. 1982. The subspecies concept in the 1980s. *Auk* 99: 609–612.
- OKSANEN, J., F. G. BLANCHET, R. KINDT, P. LEGENDRE, R. B. O'HARA, G. L. SIMPSON, P. SOLYMOS, M. H. STEVENS, e H WAGNER. 2011. Vegan: Community Ecology Package. R package version 1.17-11: an online reference. Disponível em: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- OREJAS MIRANDA, B. R. 1961. El género *Philodryas* en el Uruguay. *Actas y Trabajos del Primer Congreso Sudamericano de Zoología* (La Plata, 12-24.10.1959) 4: 103-112.
- ORTIZ, J.C., e F. TRONCOSO. 1985. A study of the variation of scale pattern and design in population of *Philodryas chamissonis*. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* 18 (2): 155.
- PAPAVERO, N. 1994. Fundamentos práticos de taxonomia zoológica. UNESP –FAPESP, São Paulo, Brasil. 285 p.
- PASSOS, P., e R. FERNANDES. 2008. Revision of the *Epicrates cenchria* complex (Serpentes: Boidae). *Herpetological Monographs* 22: 1–30.
- PAUWELS, O., D. MEIRTE, e F. CHÉROT. 1998. *Grayia caesar* (African nanded water snake). Sexual dimorphism. *Herpetological Review* 29(3): 170.
- PÉREZ-SANTOS, C. E., e A. G. MORENO. 1988. Ofidios de Colombia. *Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino* 518 p.
- PHILLIPS, A. R. 1982: Subspecies and Species: Fundamentals, Needs, and Obstacles. *The Auk* 99(3): 612-615

- PINO, T., S. VICARIO, M. MARSCHNER, e A. CACCONE. 2004. Relict snakes of North America and their relationships within Caenophidia, using likelihood based Bayesian methods on mitochondrial sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 32: 563–574.
- PONTES, G. M. F., e M. DI-BERNARDO. 1988. Registros sobre aspectos reprodutivos de Serpentes Ovíparas Neotropicais (Serpentes: Colubridae e Elapidae). *Comun. Mus. Ciênc. PUCRS, Sér. Zool.* 1(5): 123-149.
- PYRON, R. A., F. T. BURBRINK, G. R. COLLI, A. N. MONTES DE OCA, L. J. VITT, C. A. KUCZYNSKI, e J. J. WIENS. 2011. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58: 329-342.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2011. R: A language and environment for statistical computing: an online reference. Disponível em <http://www.R-project.org/>. R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RIEPPPEL, O., 1977. Studies on the skull of the Henophidia (Reptilia: Serpentes). *Journal of Zoology* 181: 145-173.
- RIEPPPEL, O., 1978. The evolution of the naso-frontal joint in snakes and its bearing on snake origins. *Zeitschrift fur zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 16(1): 14-27
- RODRIGUES, M. T. 2003 . Herpetofauna da Caatinga. Pp. 181-236. In: I. R. Leal; M. Tabarelli e J. M. C. Silva. (Org.). *Ecologia e Conservação da Caatinga* Vol. 4. Recife: Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.
- ROSENFELD, G. 1971. Symptomatology, pathology, and treatment of snake bites in South America. Pp: 345–384. Em: W. BUCHERL, E. E. BUCKLEY, V. DEULOFEU (Eds.), *Venomous Animals and Their Venoms*. Volume II. Academic Press, New York, USA.
- ROZE, J. A. 1966. La taxonomía y zoogeografía de los ofidios de Venezuela. Ediciones de la Biblioteca UCV, Caracas, Venezuela. 362 p.

- RIVAS, J. A., R. ASCANIO, e M. D MUÑOZ. 2008. What is the length of a snake? Contemporary Herpetology 2008(2): 1-3.
- SALOMÃO, M. G., A. B. P. ALBOLEA, e S. M. ALMEIDA-SANTOS. 2003. Colubrid snakebite: A public health problem in Brazil. Herpetological Review, 34(4): 307–312.
- SAVAGE, J. M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica. University of Chicago press. 934 p.
- SHINE, R. 1993. Sexual dimorphism in snakes. Pp. 49-86. In R. A. SEIGEL, J. T. COLLINS, (Eds.), Snakes: Ecology & Behavior. McGraw-Hill Inc., New York.USA.
- SHINE, R. 1994. Sexual size dimorphism in snakes revisited. Copeia 1994 (2): 326-346.
- SHINE, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of evidence. The Quarterly Review of Biology 64(4): 419-461.
- SHINE, R. 2000. Vertebral numbers in male and female snakes: the roles of natural, sexual and fecundity selection. Journal of Evolutionary Biology 13: 455-465.
- SKINNER, A. 2009. A multivariate morphometric analysis and systematic review of *Pseudonaja* (Serpentes, Elapidae, Hydrophiinae). Zoological Journal of the Linnean Society 155: 171–197.
- SOKAL, R. R., e F. J. ROHLF. 1995. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. 3rd edition. W. H. FREEMAN, New York.
- STARACE, F. 1998. Guide des serpents et amphibènes de Guyane. Ibis Rouge Editions, Guyane. 449 p.
- STRAUSS, R. E., N. A. MOMCHIL, e J. ALVES de OLIVEIRA Evaluation of the principal-component and expectation-maximization methods for estimating missing data in morphometric studies. Journal of Vertebrate Paleontology 23(2): 284–296.
- TIPTON, B. L. 2005. Snakes of the Americas: Checklist and Lexicon. Krieger Publishing Company, Melbourne, Florida, USA.

- THOMAS, R. A. 1976. A revision of the South American colubrid snake genus *Philodryas* Wagler, 1830. PhD Thesis, Texas A & M Univ. 378 pp.
- THOMAS, R. A. 1977. A New Generic Arrangement for *Incaspis* and Mainland South American *Alsophis* and the Status of Two Additional Peruvian Species. *Copeia* 1977(4): 648-652.
- THOMAS, R. A., e J. R. DIXON. 1977. A new systematic arrangement for *Philodryas serra* (Schlegel) and *Philodryas pseudoserra* Amaral (Serpentes: Colubridae). *Pierce-Sellards Series* 27: 1-20.
- THOMAS, R. A., e J. D. JOHNSON. 1984. *Philodryas varius* (Jan, 1863), a Senior Synonym of *Philodryas borellii* Peracca (Serpentes: Colubridae). *Journal of Herpetology* 18(1):80.
- THOMAS, R. A., e R. FERNANDES. 1996. The systematic status of *Platyinon lividum* Amaral, 1923 (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). *Herpetologica* 52(2): 271-275.
- THOMAS, R. A., e M. DI BERNARDO. 2001. *Philodryas pallidus* (WERNER, 1926): A synonym of the Colubrid snake *Liopholidophis varius* (FISCHER, 1884) from Madagascar. *Journal of Herpetology* 35(1): 120-122.
- UNDERWOOD, G., 1967. A Contribution to the classification of snakes. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- UZZELL, T. M. 1966. Teiid Lizards of the Genus *Neusticurus* (Reptilia, Sauria). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 132: 277-328.
- VANZOLINI, P. E. 1980. Repteis das Caatingas. Academia Brasileira Ciências Publicas, Rio de Janeiro, Brasil. 161 pp.
- VENABLES, W. N., e RIPLEY, B. D. 2002. Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York, USA.

- VIDAL, N., S. G. KINDL, A. WONG, e S. B. HEDGES. 2000. Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 14: 389–402.
- VIDAL, N., M. DEWYNTER, e D. J. GOWER. 2010. Dissecting the major American snake radiation: a molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). *C.R. Biologies* 333, 48–55.
- WAGLER, J. 1830. Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugthiere und Vogel. Ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie. München, Stuttgart and Tübingen. VI + 354 p.
- WIED, N. M. 1825. Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien. Vol I. Gr. H. S. priv. Landes-Industrie Comptoirs, Wiemar.
- WILLIAMS, D. M. 1982. Observaciones sobre la reproducción en cautiverio de *Philodryas baroni* Berg, 1895. (Serpentes, Colubridae). *Neotropica* 28(79): 61-70
- WILSON, L. D. 1976. Variation in the South American colubrid snake *Tantilla semicineta* (Suméril, Bibron, and Duméril) with comments on pattern dimorphism. *Bulletin of the Southern California Academy of Science* 75: 42-48.
- WILSON E. O., e W. L. J. BROWN 1953. The subspecific concept and its taxonomic application. *Systematic Zoology* 2: 97–111.
- ZAHER, H. 1999. Hemipenial Morphology of the South American Xenodontine Snakes, with a Proposal for a Monophyletic Xenodontinae and a Reappraisal of Colubroid Hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 240: 168 pages, 195 figures, 161 table, 162 appendices.
- ZAHER, H. e A. L. C. PRUDENTE. 2003. Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. *Herpetological Review* 34: 302–307.

- ZAHER, H., G. SCROCCHI, E R. MASIERO. 2008. Rediscovery and redescription of the type of *Philodryas laticeps* Werner, 1900 and the taxonomic status of *P. oligolepis* Gomes, 1921 (Serpentes, Colubridae). *Zootaxa* 1940: 25–40
- ZAHER, H., F. G. GRAZZIOTIN, J. E. CADLE, R. W. MURPHY, J. C. DE MOURA-LEITE, e S. L. BONATTO. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American xenodontines: a revised classification and description of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia* 49: 115–153.
- ZUG, G. R., L. J. VITT, e J. P., CALDWELL. 2001. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*- Second edition. Academic Press Inc, Academic Press Inc., San Diego, USA.

8. Apêndices

APÊNDICE 1.

Localidades, com suas respectivas coordenadas (Lat/Long), dos exemplares revisados para as variáveis merísticas. Exemplares com * foram também revisados para variáveis morfométricas. Exemplares com ⊗ foram revisados para variáveis de coloração e com ♦ para variáveis de dentição.

Fêmeas

ARGENTINA. Misiones: San Javier, -27,88/-55,13 (MCP 3320*⊗♦). **BRASIL. Alagoas:** Quebrangulo, -9,319/-36,471 (MZUSP 3452*⊗♦); Xingó, -9,620891/-37,79108 (MZUSP 10860*⊗♦, MZUSP 10861*⊗♦). **Amazonas:** Humaitá, -7,5163/-63,0222, (IBSP 51082*⊗♦), **Amapá:** Estrada AMCEL 14, -0,058/-51,182 (MZUSP 8098*⊗♦). **Bahia:** 23 km de Vitória da Conquista, -14,866/-40,839 (MZUSP 7259*⊗♦); Brumado, -14,216/-41,666 (IBSP 34123*⊗♦); Ilhéus, -14,82/-39,03 (IBSP 51285*⊗♦); Itaparica, -12,916/-38,616 (IBSP 52094*⊗♦); Itiúba, -10,691/-39,853 (MZUSP 5425*⊗♦); Muritiba, -12,65/-38,98 (IBSP 49337*⊗♦); Porto Seguro, -16,4333/-39,0833 (IBSP 55842*⊗♦, IBSP 57193*⊗♦, IBSP 55841*⊗♦); Salvador, -12,971/-38,511 (MZUSP 5717⊗, MZUSP 7506⊗); Santo Amaro, -12,533/-38,716 (IBSP 23028*⊗♦); Urandi, -14,766/-42,633 (IBSP 27210*⊗♦); Vitoriada Conquista, -14,85/-40,85 (IBSP 34322*⊗♦). **Ceará:** Arajara, -7,35/-39,4 (MZUSP 7217*⊗♦, MZUSP 7218⊗♦, MZUSP 7220*⊗♦, MZUSP 7221*⊗♦, MZUSP 7222*⊗♦, MZUSP 7224*⊗♦); Caucaia, -3,7/-38,65 (IBSP 76967*⊗♦); Fortaleza, -3,72/-38,5 (IBSP 20638*⊗♦, IBSP 20260*⊗♦, IBSP 20259*⊗♦); Guarani, Pacajus, -4,173/-38,461 (MZUSP 5303*⊗♦); Jati, -7,683/-39,016 (IBSP 76966*⊗♦); Pacoti, -4,225/-38,923 (MZUSP 11491*⊗♦); Pentecoste, -3,793/-39,27 (MPEG 17180*⊗♦); Santana do Cariri, -7,188/-39,737 (MZUSP 7442⊗, MZUSP 7444*⊗♦, MZUSP 7445*⊗♦); Ubajara, -3,85/-40,933 (IBSP 77077*⊗♦). **Espírito Santo:** Colatina, -19,533/-40,616 (IBSP 33001*⊗♦, MZUSP 3421); Fundão, -19,92/-40,4 (IBSP 25967*⊗♦); Nova Venécia, -18,7166/-40,4 (IBSP 32553*⊗♦); Pancas, -19,233/-40,85 (IBSP 51655*⊗♦); São Mateus, -18,733/-39,85 (IBSP 49367*⊗♦). **Goiás:** Goiânia, -16,666/-49,266 (IBSP 33670*⊗♦, MZUSP 7671⊗, MZUSP

7672⊗); Itumbiara, -18,416/-49,216 (IBSP 42849*⊗◆, IBSP 33587*⊗◆, IBSP 42850*⊗◆, IBSP 42865*⊗◆); Minaçu, -13,533/-48,22 (IBSP 9150*⊗◆, MCP 13050*⊗); Ouro Verde de Goiás, -16,216/-49,133 (IBSP 75300*⊗◆); São Domingos, -13,398/-46,318 (IBSP 62648*⊗); UHE Cana Brava, -13,533/-48,22 (MZUSP 13286⊗, MZUSP 13287⊗, MZUSP 13289*⊗◆, MZUSP 13291⊗, MZUSP 13296*⊗◆, MZUSP 13298⊗, MZUSP 13299⊗, MZUSP 13300⊗, MZUSP 13301*⊗◆, MZUSP 13302⊗, MZUSP 13303⊗, MZUSP 13304⊗). **Maranhão:** Arari, -3,454/-44,78 (MPEG 15615*⊗◆, MPEG 14617*⊗); Grajau, -5,819/-46,139 (MPEG 18579*⊗◆); Vitoriano Mearim, -3,462/-44,871 (MPEG 15690⊗, MPEG 16187*⊗◆, MPEG 14660*⊗◆, MPEG 14663*⊗◆). **Minas Gerais:** Conceição das Alagoas, -19,915/-48,388 (IBSP 61065*⊗◆, IBSP 61074*⊗◆); Contagem, -19,932/-44,054 (IBSP 74550*⊗◆); Frutal, -20,025/-48,941 (MZUSP 2725⊗); Ibitiúra de Minas, -22,061/-46,44 (IBSP 41390*⊗◆); Januária, -15,488/-44,362 (IBSP 26468*⊗◆); Mathias Cardoso, -14,855/-43,922 (IBSP 67910*⊗◆); Sacramento, -19,865/-47,44 (IBSP 73290*⊗◆); São Vicente de Minas, -21,713/-44,444 (IBSP 72083*⊗◆); Estação Sucupira, -18,919/-48,277 (IBSP 23101*⊗◆). **Mato Grosso do Sul:** Anaurilândia, -22,188/-52,718 (IBSP 59562*⊗◆, IBSP 59559*⊗◆, IBSP 59558*⊗◆, IBSP 59668*⊗◆, IBSP 59650*⊗◆, IBSP 59662*⊗◆, IBSP 59861*⊗◆); Aquidauana, -20,471/-55,787 (IBSP 19388*⊗◆); Bataguassu, -21,714/-52,422 (IBSP 63832*⊗◆, IBSP 63452*⊗◆); Bataiporã, -22,295/-53,271 (IBSP 63944*⊗◆); Brasilândia, -21,256/-52,037 (IBSP 63262*⊗◆); Campo Grande, -20,443/-54,646 (IBSP 26549*⊗◆, IBSP 28850*⊗◆, IBSP 19071*⊗◆, IBSP 27924*⊗◆, IBSP 32063*⊗◆, IBSP 31872*⊗◆); Jaraguari, -20,142/-54,399 (IBSP 19074*⊗◆); Miranda, -20,241/-56,378 (IBSP 22470*⊗◆); Miranda, Estação Agachi, -20,241/-56,378 (IBSP 14308*⊗◆); Ponta Porã, -22,536/-55,726 (IBSP 46280*⊗◆, IBSP 19424*⊗◆); Porto Esperança, -19,616/-57,45 (IBSP 10447*⊗◆); Porto XV de Novembro, -21,783/-52,166 (IBSP 63291*⊗◆, IBSP 63287*⊗◆, IBSP 63289*⊗◆); Rio Pardo, -20,45/-53,77 (MZUSP 11643⊗, MZUSP 11646⊗, MZUSP 11648⊗); Santa Rita do Pardo, -21,303/-52,831 (IBSP 64032*⊗◆, IBSP 63725*⊗◆, IBSP 64076*⊗◆); Serra de Sta. Barbara, -22,5/-53,53 (MZUSP 8709⊗); Taunay, -20,3/-56,0833 (IBSP 27346*⊗◆); Três Lagoas, -20,751/-51,678 (IBSP 19112*⊗◆); UHE Ilha Solteira, Rio Paraná, -20,367/-51,419 (IBSP 35651*⊗◆). **Mato Grosso:** Base Camp, -12,85/-51,766 (MZUSP 5381⊗); Chapada dos Guimarães, -15,461/-55,75 (MPEG 16759*⊗◆); Diamantino, -14,409/-56,446 (IBSP 24895*⊗◆); Itaci, Lago, -16,066/-55,9 (IBSP 17984*⊗◆); Rio Xingu (Xirigui), -12,066/-53,4 (IBSP 18518*⊗◆); São Domingos, -18,45/-55,966 (IBSP 16566*⊗◆); UHE Manso, -14,957/-54,966 (MZUSP 11903⊗, MZUSP 11905⊗, MZUSP 11908⊗, MZUSP 11911⊗, MZUSP 11912⊗, MZUSP 11913⊗, MZUSP 11915⊗, MZUSP 11916⊗, MZUSP 11918⊗, MZUSP 11920⊗, MZUSP 11927⊗, MZUSP 11928⊗, MZUSP 11929*⊗◆, MZUSP 11931⊗, MZUSP 11932*⊗◆,

MZUSP 11933*⊗◆); Utiariti, -13,03/-58,28 (MZUSP 4444*⊗◆, MZUSP 4748). **Pará:** Áter do Chão, -2,52/-54,95 (MZUSP 4919*⊗◆, MZUSP 4920*⊗◆, MZUSP 5098⊗); Conceição do Araguaia, -8,258/-49,265 (IBSP 17581*⊗◆, IBSP 24049*⊗◆); Curupá, -1/-51,5 (MPEG 15156*⊗◆); Monte Alegre, -2,008/-54,069 (IBSP 40872*⊗◆); Oriximiná, -1,766/-55,866 (MZUSP 5093⊗); Ponta Negra, Santarém, -2,443/-54,708 (MZUSP 5228*⊗◆); Santarém, -2,443/-54,708 (MZUSP 5497⊗). **Paraíba:** Gurinhém, -7,124/-35,424 (MZUSP 8947⊗, MZUSP 8949*⊗◆, MZUSP 9660⊗); João Pessoa, -7,115/-34,863 (MZUSP 8921*⊗◆, MZUSP 8994⊗, MZUSP 8997*⊗◆); Mamanguape, -6,839/-35,126 (MZUSP 3455⊗); Pilar, -7,267/-35,26 (IBSP 34465*⊗◆). **Pernambuco:** Agrestina, -8,458/-35,945 (MZUSP 4924, MZUSP 4927, MZUSP 4936, MZUSP 4937, MZUSP 4938, MZUSP 4943, MZUSP 4945, MZUSP 4947, MZUSP 4956, MZUSP 4962, MZUSP 4968, MZUSP 4969, MZUSP 4971); Exu, -7,512/-39,724 (MZUSP 6810⊗, MZUSP 6811⊗, MZUSP 6812⊗, MZUSP 6813⊗, MZUSP 6815⊗, MZUSP 6816⊗, MZUSP 6817⊗, MZUSP 6818⊗, MZUSP 6820⊗, MZUSP 6821⊗, MZUSP 6822⊗, MZUSP 6826⊗, MZUSP 6827⊗, MZUSP 6828⊗, MZUSP 6838⊗, MZUSP 6840⊗, MZUSP 6841⊗, MZUSP 6842⊗, MZUSP 6844⊗, MZUSP 6847⊗, MZUSP 6848⊗, MZUSP 6952⊗, MZUSP 6948⊗, MZUSP 7152⊗, MZUSP 7153⊗, MZUSP 7155⊗, MZUSP 7157⊗, MZUSP 7160⊗, MZUSP 7162⊗, MZUSP 7165⊗, MZUSP 7167⊗, MZUSP 7168⊗, MZUSP 7169⊗, MZUSP 7170⊗, MZUSP 7172⊗, MZUSP 7173⊗, MZUSP 7174⊗, MZUSP 6855*⊗◆, MZUSP 6857*⊗◆, MZUSP 6859*⊗◆, MZUSP 6862*⊗◆, MZUSP 6865*⊗◆, MZUSP 6863*⊗◆). **Piauí:** Baixa Grande do Ribeiro, -7,85/-45,214 (MZUSP 18188*⊗◆, MZUSP 18189*⊗◆); Estação Ecológica Uruçuí-Uma, -7,5/-44,833 (MZUSP 12603*⊗◆); Peri-Peri, -4,273/-41,777 (MZUSP 3431*⊗◆, MZUSP 3432⊗, MZUSP 3440*⊗◆, MZUSP 3426*⊗◆, MZUSP 3425*⊗◆, MZUSP 3447⊗); Teresina, -5,089/-42,802 (IBSP 49985*⊗◆); Valença, -6,408/-41,746 (MZUSP 5833*⊗◆, MZUSP 5838⊗◆, MZUSP 5839*⊗◆, MZUSP 5837⊗, MZUSP 5836*⊗◆, MZUSP 5840*⊗◆). **Paraná:** Apucarana, -23,551/-51,461 (IBSP 40399*⊗); Capitão Leônidas Marques, -25,479/-53,614 (IBSP 76640*⊗◆); Foz do Iguaçu, -25,548/-54,588 (IBSP 44729*⊗◆); Goioerê, -24,185/-53,028 (IBSP 18478*⊗◆); Guaraci, -22,973/-51,65 (IBSP 29643*⊗◆); Itaguajé, -22,618/-51,966 (IBSP 73067*⊗◆); Jacarezinho, -23,161/-49,969 (IBSP 20510*⊗◆); Joaquim Távora, -23,499/-49,905 (IBSP 18377*⊗◆); Mandaguaçu, -23,347/-52,095 (IBSP 20868*⊗◆); Monte Alegre, -24,2166/-50,45 (IBSP 29203*⊗◆); Pinhão, -25,696/-51,66 (MCP 7203*⊗◆); Ponta Grossa, -25,095/-50,162 (IBSP 57362*⊗◆); Salto Osório, -25,5333/-52,9833 (IBSP 40066*⊗◆); Santa Isabel do Ivaí, -23,003/-53,197 (IBSP 26512*⊗◆); Santa Mariana, -23,151/-50,519 (IBSP 21340*⊗◆); São Jorge da Boa Vista, -23,916/-49,652 (IBSP 17390*⊗◆); São Jorge do Patrocínio, -23,741/-53,927 (IBSP 57323*⊗◆, IBSP 58491*⊗◆); Sengés, -24,113/-49,464 (IBSP

16406*⊗◆); Tomazina, -23,778/-49,95 (IBSP 22171*⊗◆). **Rio de Janeiro:** Alberto Torres, -22,2361/-43,0963 (IBSP 19923*⊗◆); Angra dos Reis, -23,007/-44,318 (IBSP 27093*⊗◆); Barra Mansa, -22,544/-44,171 (IBSP 30499*⊗◆); Campo Grande, -22,903/-43,208 (MZUSP 4714⊗); Ilha do Governador, -22,903/-43,208 (MZUSP 3415⊗, MZUSP 3649⊗); Itaguaí, -22,852/-43,775 (IBSP 33494*⊗◆); Miguel Pereira, -22,454/-43,469 (MZUSP 8853⊗); Pentagna, -22,1586/-43,7544 (IBSP 16283*⊗◆); Resende, -22,469/-44,447 (IBSP 17723*⊗◆); Vassouras, -22,404/-43,663 (IBSP 17516*⊗◆). **Rio Grande do Norte:** (BSP75013*⊗◆); Fazenda Capim Pedra Velha, -5,15/-35,883 (IBSP 48561*⊗◆); Mossoró, -5,188/-37,344 (IBSP 76086*⊗◆). **Roraima:** Apiaú, 2,666/-61,25 (MZUSP 9779*⊗); Boa Vista 2,82/-60,673 (MZUSP 10307*⊗◆, MZUSP 10722⊗◆, MZUSP 10723*⊗◆, MZUSP 10360*⊗, MZUSP 9165*⊗, MZUSP 9965⊗); Maloca Mangueira, 4,431/-61,146 (MZUSP 9211*⊗◆, MZUSP 9895⊗◆, MZUSP 9894⊗, MZUSP 9826*⊗◆, MZUSP 9213*⊗◆, MZUSP 9891⊗◆, MZUSP 9892⊗◆, MZUSP 9216*⊗, MZUSP 9825*⊗, MZUSP 9897*⊗, MZUSP 9896*⊗◆). **Rio Grande do Sul:** Cachoeira do Sul, -30,0333/-52,9 (IBSP 40346*⊗◆, MCP 13229*⊗◆); Clara, -29,55/-54,35 (IBSP 17401*⊗◆); Erechim, -27,634/-52,274 (IBSP 33439*⊗◆); Ferreira, -31,666/-52,816 (IBSP 11929*⊗◆); Frederico Westphalen, -27,359/-53,394 (IBSP 50036*, MCP 9505*⊗); Porto Alegre, -30,033/-51,23 (IBSP 43858*⊗◆, MCP 3209*⊗◆); São Gabriel, -30,336/-54,32 (MCP 11466*⊗◆); São Jerônimo, -29,959/-51,722 (MCP 17739*⊗◆); Sapucaia do Sul, -29,839/-51,144 (MCP 7749*⊗); Taquara, -29,651/-50,781 (MCP 11192*⊗◆); Viamão, -30,0833/-51,0333 (MCP 15702*⊗◆). **Santa Catarina:** Anita Garibaldi, -27,689/-51,13 (MCP 17027*⊗◆, MCP 17461*⊗◆, MCP 17478*⊗◆, MCP 17491*⊗); Campos Novos, -27,402/-51,225 (MCP 3370*⊗◆); Itá, -27,291/-52,323 (MCP 2883*⊗◆, UFRGS 3519*⊗◆, UFRGS 3516*⊗◆, UFRGS 3517*⊗◆); Peritiba, -27,373/-51,904 (IBSP 30929*⊗◆); Piratuba, -27,42/-51,772 (IBSP 27236*⊗◆); S. Bento do Sul, -26,25/-49,379 (MZUSP 9450). **Sergipe:** Areia Branca, -10,758/-37,315 (MZUSP 5439*⊗◆); Campo do Brito, -10,733/-37,493 (MZUSP 11084⊗); Nossa Senhora do Socorro, -10,855/-37,126 (MZUSP 11068*⊗◆, MZUSP 11069*⊗◆, MZUSP 11071*⊗◆); Simão Dias, -10,738/-37,811 (MZUSP 15841*⊗◆). **São Paulo:** Assis, -22,666/-50,416 (IBSP 29184*⊗◆, IBSP 27729*⊗◆, IBSP 27678*⊗◆); Bananal, -22,6833/-44,3166 (IBSP 27734*⊗◆); Caiuá, -21,883/-51,966 (IBSP 26694*⊗◆); Colina, -20,733/-48,583 (IBSP 16935*⊗◆); Conchas, -23,0166/-48 (IBSP 2034⊗); Dourado, -22,1166/-48,3 (IBSP 16310*⊗◆); Florínea -22,93/-50,72 (IBSP 30838*⊗◆); Itapeva -23,966/-48,866 (IBSP 28420*⊗◆); Itapira, -22,43/-46,83 (IBSP 1814*⊗◆); Itatinga, -23,1166/-48,6 (IBSP 12381*⊗◆); Jales, -20,266/-50,55 (IBSP 28990*⊗◆); Jundiaí, -23,18/-46,87 (IBSP 28454*⊗◆, IBSP 75860*⊗◆); Lins, -21,6666/-49,75 (IBSP 11033*⊗◆); Lorena, -22,733/-45,133 (IBSP 865*⊗◆, IBSP 32286*⊗◆); Mairiporã, -23,3166/-46,5833 (IBSP 28113*⊗◆); Mesópolis, -19,96/-50,62

(IBSP 23184*⊗◆); Monte Alegre do Sul, -22,666/-46,683 (IBSP 64223*⊗◆); Nogueira, -22,183/-49,3 (IBSP 16321*⊗◆); Panorama, -21,35/-51,85 (IBSP 63724*⊗◆); Paraguaçu Paulista, -22,416/-50,566 (IBSP 27676*⊗◆); Presidente Epitácio, -21,766/-52,1 (IBSP 63270*⊗◆); Rancharia, -22,25/-50,916 (IBSP 28238*⊗◆); Rinópolis, -21,7/-50,7166 (IBSP 16388*⊗◆); Santana Parnaíba, -23,45/-46,9166 (IBSP 29266*⊗◆); São Jose do Rio Pardo, -21,6/-46,9 (IBSP 28439*⊗◆); São Jose dos Campos, -23,1833/-45,8833 (IBSP 28479*⊗◆); São Roque, -23,533/-47,133 (IBSP 75450*⊗◆), Serra Negra, -22,6/-46,7 (IBSP 57622*⊗◆); Socorro, -22,6/-46,533 (IBSP 67931*⊗◆); Sorocaba, -23,4833/-47,45 (IBSP 28231*⊗◆); Taboão da Serra, -23,566/-46,7833 (IBSP 71463*⊗◆); Estação Tanque, -23,05/-46,56 (IBSP 13672*⊗◆); Taubaté, -23,033/-45,55 (IBSP 17774*⊗◆); Teodoro Sampaio, -22,52/-52,17 (IBSP 51054*⊗◆); Tietê, -23,1036/-47,7122 (IBSP 12990*⊗◆); Trabiú, -22,05/-48,3 (IBSP 16253*⊗◆); Vargem Grande Paulista, -21,833/-46,883 (IBSP 70050*⊗◆). **Tocantins:** Araguacema, -8,804/-49,556 (IBSP 23575*⊗◆); Lajeado, -9,751/-48,358 (IBSP 64413*⊗◆, IBSP 64374*⊗◆, IBSP 64442*⊗◆, IBSP 64400*⊗◆, IBSP 64331*⊗◆, IBSP 64329*⊗◆, IBSP 64384*⊗◆, IBSP 64337*⊗◆); Palmas, -10,167/-48,333 (IBSP 65346*⊗◆, IBSP 65757*⊗◆, IBSP 64420*⊗◆, IBSP 67575*⊗◆, IBSP 65998*⊗◆, IBSP 65761*⊗◆); Pedro Afonso, -8,968/-48,175 (IBSP 33563*⊗◆); Porto Nacional, -10,708/-48,417 (IBSP 65893*⊗◆, IBSP 65892*⊗◆, IBSP 66385*⊗◆); UHE Peixe Angical, -12,025/-48,539 (MZUSP 15337*⊗◆); UHE Luís Eduardo Magalhães, -10,167/-48,333 (MZUSP 15662*⊗◆, MZUSP 15664*⊗◆). **COLÔMBIA. Arauca:** Puerto Rondon, 6,2833/-71,1 (IAvH 2878⊗); **Meta:** Loma Linda, 3,2666/-73,3666 (IAvH 958⊗). **PARAGUAI. Concepción:** -23,741/-57,807 (MZUSP 222*⊗◆).

Machos

BRASIL. Amazonas: Humaitá, -7,5163/-63,0222 (IBSP 40883*⊗◆). **Amapá:** Macapá, 0,039/-51,066 (MPEG 18944⊗◆). **Bahia:** Alcobaça, -17,519/-39,196 (MCP 6192*⊗◆); Bahia, -11,694/-41,468 (MZUSP 287⊗); Ibiquera, -12,651/-40,934 (MPEG 18773*⊗◆); Igatu, -13,005/-41,371 (MZUSP 11185); Itabuna, -14,786/-39,28 (MZUSP 1277, MZUSP 1278⊗); Itamaraju, -17,0666/-39,5333 (IBSP 33568*⊗◆); Itiúba, -10,691/-39,853 (MZUSP 5424*⊗◆); Jeremoabo, -10,067/-38,35 (MZUSP 5437*⊗◆); Maracas, -13,4333/-40,45 (IBSP 26484*⊗◆); Porto Seguro, -16,4333/-39,0833 (IBSP 56331*⊗◆); Rio de Contas, -13,579/-41,811 (MZUSP 10082*⊗◆); S. Felipe, -12,847/-39,089 (MZUSP 7508, MZUSP 7509*⊗◆); Salvador, -12,971/-38,511 (MZUSP 12378*⊗◆, MZUSP 7505⊗); Santo Amaro, -12,5333/-38,7166 (IBSP 1359*⊗◆); Sto. Inácio, -10,822/-42,731 (MZUSP 13957⊗); U.H.E. Itaparica, Casa Nova, -9,162/-40,971 (IBSP 52095*⊗◆). **Ceará:** Açudinho, Baturité, -4,329/-38,885 (MZUSP 3635*⊗◆); Arajara, -7,35/-39,4

(MZUSP 7219*⊗♦, MZUSP 7223*⊗♦); Morro Branco, prox. Beberibe, -4,18/-38,131 (MZUSP 5325*⊗♦); Pacotí, Serrada Baturité, -4,225/-38,923 (MZUSP 3631*⊗♦); Santana do Cariri, -7,188/-39,737 (MZUSP 7440⊗, MZUSP 7441*⊗♦, MZUSP 7443*⊗♦). **Distrito Federal:** Brasília, -15,78/-47,93 (MZUSP 6466). **Espírito Santo:** Linhares, -19,4166/-40,0666 (IBSP 76584*⊗♦); Pancas, -19,2333/-40,85 (IBSP 51651*⊗♦); Santa Maria do Araguaia, -20,041/-40,746 (IBSP 30942*⊗♦); Santa Leopoldina, -20,1/-40,5333 (IBSP 26756*⊗♦). **Goiás:** Caldas Novas, -17,744/-48,626 (MCP 8616*⊗♦, MCP 8617*⊗♦); Faz. Monjolinho Corumbá de Goiás, -15,924/-48,809 (MZUSP 1908); Minaçu, -13,533/-48,22 (MCP 13046*⊗♦); Serrada Mesa, -13,533/-48,22 (MZUSP 11105⊗); UHE Cana Brava, -13,533/-48,22 (MZUSP 13288⊗, MZUSP 13290*⊗♦, MZUSP 13292*⊗♦, MZUSP 13293*⊗♦, MZUSP 13294*⊗♦, MZUSP 13295⊗, MZUSP 13297⊗). **Maranhão:** Arari, -3,454/-44,78 (MPEG 13477*⊗♦, MPEG 13516*⊗♦, MPEG 15609*⊗♦); Barrada Corda, -5,506/-45,243 (MPEG 15569*⊗♦, MPEG 16127*⊗♦, MPEG 15222*); Santa Luzia de Parra, -2,629/-45,773 (MPEG 21743*⊗♦); Vitória do Mearim, -3,462/-44,871 (MPEG 16678*⊗♦, MPEG 15691*⊗♦, MPEG 14664*⊗♦). **Minas Gerais:** Conceição das Alagoas, -19,915/-48,388 (IBSP 61077*⊗♦, IBSP 61076*⊗♦); Ouro Fino, -22,283/-46,369 (MZUSP 5155⊗); São Gonçalo do Sapucaí, -21,892/-45,595 (IBSP 55157*⊗♦); São Vicente de Minas, -21,713/-44,444 (IBSP 70803*⊗♦); Serrada Caraça, -20,075/-43,408 (MZUSP 3852⊗); União de Caeté, -19,88/-43,67 (MZUSP 3846⊗). **Mato Grosso do Sul:** Anastácio, -20,484/-55,807 (MZUSP 10248*⊗♦); Anaurilândia, -22,188/-52,718 (IBSP 59676*⊗♦, IBSP 59560*⊗♦); Aquidauana, -20,471/-55,787 (IBSP 50839*⊗♦); Arapuã, -20,8/-52,0666 (IBSP 16478*⊗♦); Bataguassu, -21,714/-52,422 (IBSP 63831*⊗♦, MZUSP 12458); Bodoquena, -20,539/-56,715 (IBSP 18962*⊗♦, IBSP 18853*⊗♦, MZUSP 12876⊗); Brasilândia, -21,256/-52,037 (IBSP 63263*⊗♦); Campo Grande, -20,443/-54,646 (IBSP 29616*⊗♦); Dourados, -22,221/-54,806 (IBSP 24706*⊗♦); Jaraguari, -20,142/-54,399 (IBSP 18955*⊗♦); Miranda, -20,241/-56,378 (MZUSP 1693*⊗♦); Porto XV de Novembro, -21,7833/-52,1666 (IBSP 63290*⊗♦, IBSP 63288*⊗♦); Rio Pardo, -20,45/-53,77 (MZUSP 11644, MZUSP 11645, MZUSP 11647); Santa Rita do Pardo, -21,303/-52,831 (IBSP 63808*⊗♦, MZUSP 12456); Três Lagoas, -20,751/-51,678 (IBSP 21717⊗, IBSP 22067*⊗♦); U.H.E. Sergio Motta, Bataguassu, -21,714/-52,422 (IBSP 63174*⊗♦). **Mato Grosso:** (MZUSP 1736⊗♦); Agua Boa, -14,05/-52,159 (IBSP 56802*⊗♦); Barra do Tapirapés, -15,89/-52,257 (MZUSP 4337*⊗♦); Porto Estrela, Estação Ecológica Serra das Araras, -15,324/-57,228 (MZUSP 15024*⊗♦); UHE Manso, -14,957/-54,966 (MZUSP 11904*⊗♦, MZUSP 11906⊗, MZUSP 11907⊗, MZUSP 11909⊗, MZUSP 11910⊗, MZUSP 11914⊗, MZUSP 11917⊗, MZUSP 11919⊗, MZUSP 11921⊗, MZUSP 11922⊗, MZUSP 11923*⊗♦, MZUSP 11924⊗, MZUSP 11925⊗, MZUSP 11926*⊗♦, MZUSP 11930⊗);

Utiratí, -13,03/-58,28 (MZUSP 4445*⊗◆). **Pará:** Conceição do Araguaia, -8,258/-49,265 (IBSP 23969⊗◆, IBSP 23767*); Igarapé Jaramacaru, Campos da Ariramba, -1,766/-55,866 (MZUSP 7427⊗); Palestina do Pará, -5,742/-48,317 (MPEG 11762*⊗◆); Rio Cururu, Afl. Tapajós, -6,224/-57,754 (MZUSP 3789); Santarém, -2,443/-54,708 (MPEG 18830⊗◆). **Paraná:** Andirá, -23,051/-50,229 (IBSP 26523*⊗◆); Boa Vista da Aparecida, -25,436/-53,408 (MCP 10888*⊗◆); Capitão Leônidas Marques, -25,479/-53,614 (IBSP 76638*⊗◆); Cornélio Procópio, -23,181/-50,647 (IBSP 26698*⊗◆); Curitiba, -25,428/-49,273 (IBSP 17971⊗◆); Foz do Iguaçu, -25,548/-54,588 (IBSP 44733*⊗◆); Jacarezinho, -23,161/-49,969 (IBSP 25821*⊗◆); Pinhão, -25,696/-51,66 (MCP 7208*⊗◆); Santa Isabel do Ivaí, -23,003/-53,197 (IBSP 27317*⊗◆); Santa Mariana, -23,151/-50,519 (IBSP 21339*⊗◆); Sengés, -24,113/-49,464 (IBSP 17413*⊗◆). **Paraíba:** Gurinhém, -7,124/-35,424 (MZUSP 8948⊗, MZUSP 8950*⊗◆); João Pessoa, -7,115/-34,863 (MZUSP 8920*⊗◆, MZUSP 8923*⊗◆, MZUSP 8995, MZUSP 8996, MZUSP 8998). **Pernambuco:** 12 km Exu, -7,512/-39,724 (MZUSP 6523⊗); Agrestina, -8,458/-35,945 (MZUSP 4926, MZUSP 4932, MZUSP 4933, MZUSP 4934, MZUSP 4935, MZUSP 4939, MZUSP 4940, MZUSP 4941, MZUSP 4944, MZUSP 4957, MZUSP 4958, MZUSP 4959, MZUSP 4960, MZUSP 4961, MZUSP 4963, MZUSP 4964, MZUSP 4966, MZUSP 4967); Brejo da Madre de Deus, -8,146/-36,371 (MPEG 19164*⊗◆); Carnaubeira, -8,322/-38,744 (MZUSP 4999⊗); Exu, -7,512/-39,724 (MZUSP 6809⊗, MZUSP 6814⊗, MZUSP 6819⊗, MZUSP 6823⊗, MZUSP 6824⊗, MZUSP 6825⊗, MZUSP 6839⊗, MZUSP 6843⊗, MZUSP 6845⊗, MZUSP 6846⊗, MZUSP 7154⊗, MZUSP 7156⊗, MZUSP 7158⊗, MZUSP 7159⊗, MZUSP 7161⊗, MZUSP 7163⊗, MZUSP 7164⊗, MZUSP 7166⊗, MZUSP 7171⊗); -7,516666667/-39,71666667 (MZUSP 6856*⊗◆, MZUSP 6858*⊗◆, MZUSP 6860*⊗◆, MZUSP 6866*⊗◆); Recife, -8,054/-34,881 (MZUSP 6485*⊗◆); U.H.E. Itaparica, Petrolândia, -9,069/-38,303 (IBSP 52080*⊗◆, IBSP 52081*⊗◆). **Piauí:** Açude Peri-Peri, -4,273/-41,777 (MZUSP 3444*⊗◆); Estação Ecológica Uruçuí-Uma, 7,5/-44,83333333 (MZUSP 12605*⊗◆, MZUSP 12604*⊗◆); Peri-Peri, -4,273/-41,777 (MZUSP 3442⊗, MZUSP 3434⊗, MZUSP 3430*⊗◆, MZUSP 3439*⊗◆); Piracuruca, -3,928/-41,709 (MPEG 22888⊗◆); Teresina, -5,089/-42,802 (IBSP 46853*⊗◆, IBSP 49986*⊗◆); Valença, -6,408/-41,746 (MZUSP 5834⊗◆, MZUSP 5841*⊗◆, MZUSP 5835*⊗◆). **Rio de Janeiro:** Barrada Tijuca, -23,01/-43,3166 (IBSP 27996*⊗◆); Brisamar, Itaguaí, -22,852/-43,775 (MZUSP 4711⊗); Itaguaí, -22,852/-43,775 (IBSP 31932*⊗◆, IBSP 33493*⊗◆); Rio de Janeiro (Ilha do Governador), -22,85/-43,2333 (IBSP 33187*⊗◆); Volta Redonda, -22,523/-44,104 (IBSP 22671*⊗◆, IBSP 22672*⊗◆). **Rio Grande do Norte:** Presidente Juscelino, -6,106/-35,713 (MZUSP 5957). **Rondônia:** Forte Príncipe da Beira, -12,445/-64,227 (MZUSP 3785⊗). **Roraima:** Boa Vista, 2,816666667/-60,66666667 (MZUSP 9162*⊗, MZUSP 9163*⊗, MZUSP 9164⊗, MZUSP

9166*⊗); 2,82/-60,673 (MZUSP 10721*⊗◆, MZUSP 9761⊗◆); Maloca mangueira, 4,431/-61,146 (MZUSP 9212⊗◆, MZUSP 9893⊗◆). **Rio Grande do Sul:** Cachoeira do Sul, -30,0333/-52,9 (IBSP 30051*⊗◆); Carlos Barbosa, -29,298/-51,504 (IBSP 5234*⊗◆); Caxias do Sul, -29,168/-51,179 (IBSP 29028*⊗◆); Dom Pedro de Alcântara, -29,369/-49,85 (MCP 4690*⊗◆); Erval Grande, -27,39/-52,571 (MCP 7578*⊗◆); Porto Alegre, -30,033/-51,23 (IBSP 22556*⊗◆, MCP 5261*⊗◆, MCP 5262*⊗◆, MCP 5264*⊗◆); Salto Guairá, -29,088/-53,213 (IBSP 41508*⊗◆); São Jose do Hortêncio, -29,528/-51,251 (MCP 5977*⊗◆, MCP 6086*⊗◆); Viamão, -30,0833/-51,0333 (MCP 6719*⊗◆). **Santa Catarina:** Anita Garibaldi, -27,689/-51,13 (MCP 17029*⊗◆, MCP 17480*⊗◆); Barrado Pinheiro, -27,3333/-51,75 (IBSP 15423*⊗◆); Campos Novos, -27,402/-51,225 (MCP 3243*⊗◆, MCP 2960*⊗◆, MCP 2867*⊗◆); Concordia, -27,234/-52,028 (MCP 3160*⊗◆); Itá -27,291/-52,323 (UFRGS 3518*⊗◆); Peritiba, -27,373/-51,904 (IBSP 31072*⊗◆); Piratuba, -27,42/-51,772 (IBSP 26907*⊗◆); Timbó, -26,823/-49,272 (MZUSP 9484). **Sergipe:** Serra da Itabaiana, -10,685/-37,425 (MZUSP 11072). **São Paulo:** Americana, -22,7402/-47,3344 (IBSP 70158*⊗◆); Assis, -22,6666/-50,4166 (IBSP 67538*⊗◆, IBSP 40231*⊗◆, IBSP 27250*⊗◆, IBSP 16480*⊗◆); Colômbia, -20,1666/-48,6666 (IBSP 28478*⊗◆); Dourado, -22,1166/-48,3 (IBSP 16311⊗◆); Eldorado, -24,52/-48,11 (IBSP 56131*⊗◆); Ibiúna, -23,65/-47,2166 (IBSP 76459*⊗◆); Jacareí, -23,305/-45,966 (IBSP 23797⊗◆); Limeira, -22,5616/-47,4027 (IBSP 71569*⊗◆); Louveira, -23,0666/-46,9666 (IBSP 75339⊗◆); Lucélia, -21,7333/-51,0166 (IBSP 31675*⊗◆); Lutécia, -22,3333/-50,3833 (IBSP 30850*⊗◆); Mairiporã, -23,3166/-46,5833 (IBSP 28576*⊗◆); Marília, -22,2166/-49,9333 (IBSP 23368*⊗◆); Matão, -21,5833/-48,3666 (IBSP 28154*⊗◆); Ourinhos, -22,9833/-49,8666 (IBSP 73522*⊗◆); Panorama, -21,35/-51,85 (IBSP 63455*⊗◆); Paraguaçu Paulista, -22,4166/-50,5666 (IBSP 27675*⊗◆); Piraju, -23,2/-49,3833 (IBSP 67817*⊗◆); Pirassununga, -21,9833/-47,4166 (IBSP 70971*⊗◆); Platina, -22,6333/-50,2333 (IBSP 26809*⊗◆); Presidente Epitácio, -21,7666/-52,1 (IBSP 63810*⊗◆); Rinópolis, -21,7/-50,7166 (IBSP 16387*⊗◆); Salto de Pirapora, -23,6/-47,57 (IBSP 58552*⊗◆); Santana Parnaíba, -23,45/-46,9166 (IBSP 73150*⊗◆); São Jose dos Campos, -23,1833/-45,8833 (IBSP 26879*⊗◆); São Paulo, -23,5333/-46,6166 (IBSP 53752*⊗◆); São Pedro, -22,7666/-49,7166 (IBSP 75546*⊗◆); São Roque, -23,5333/-47,1333 (IBSP 58513*⊗◆); Sorocaba -23,4833/-47,45 (IBSP 27419*⊗◆); Ubatuba, -23,43/-45,07 (IBSP 74728*⊗◆); Valentim Gentil, -20,4166/-50,0833 (IBSP 28667*⊗◆); Valinhos, -22,95/-47,0166 (IBSP 75263*⊗◆); Valparaíso -21,2166/-50,85 (IBSP 32263*⊗◆); Vargem Grande Paulista, -21,8333/-46,8833 (IBSP 76461*⊗◆); Votuporanga, -20,4/-49,9833 (IBSP 28931*⊗◆). **Tocantins:** Brejinho de Nazaré, -11/-48,566 (MZUSP 12104⊗); Lajeado, -9,751/-48,358 (IBSP 64288◆*⊗, IBSP 64403*⊗◆, IBSP 64336*⊗◆, IBSP 64340*⊗◆, IBSP 64289*⊗◆); Miracema do Tocantins,

-9,567/-48,392 (IBSP 64424*⊗◆); Palmas, -10,167/-48,333 (MZUSP 11517⊗); Porto Nacional, -10,708/-48,417 (IBSP 65897*⊗◆, IBSP 65896*⊗◆, IBSP 66386*⊗◆, IBSP 65895*⊗◆, MZUSP 10741); UHE Peixe Angical, -12,025/-48,539 (MZUSP 15334*⊗◆, MZUSP 15338*⊗◆); UHE Luís Eduardo Magalhães, -10,167/-48,333 (MZUSP 12085⊗, MZUSP 12239⊗, MZUSP 15661*⊗◆, MZUSP 15660*⊗◆). **COLÔMBIA. Meta:** Loma Linda, 3,2666/-73,3666 (IAvH2066⊗).

APÊNDICE 2.

Exemplares revisados para as análises de osteologia craniana. *Diaf.* = crânio diafanizado e armazenado em glicerina 75%. *Seco* = crânio preparado a seco.

BRASIL. Mato Grosso do Sul: U.H.E. Sergio Motta, Bataguassu, -21,714/-52,422 (MZUSP 19890-*Seco*, MZUP 13114-*Seco*). **Pernambuco:** Exu, -7,512/-39,724 (MZUSP 6853-*Seco*).

Fêmeas

BRASIL. Bahia: Ilhéus, -14,82/-39,03 (CEPLAC 645- *Diaf.*). **Ceará:** Fortaleza, -3,72/-38,5 (IBSP 20259-*Diaf.*). **Espírito Santo:** BR 100, -20,862/-41,046 (MZUSP 18047-*Diaf.*). **Goiás:** Minaçu, -13,533/-48,22 (MCP 13050-*Diaf.*); UHE Cana Brava, -13,533/-48,22 (MZUSP 13296-*Diaf.*). **Maranhão:** Vitoriado Mearim, -3,462/-44,871 (MPEG 14660-*Diaf.*). **Mato Grosso:** UHE Manso, -14,957/-54,966 (MZUSP 11927-*Diaf.*); Utiariti, -13,03/-58,28 (MZUSP 4444-*Diaf.*). **Paraíba:** João Pessoa, -7,115/-34,863 (MZUSP 8997-*Diaf.*). **Piauí:** Peri-Peri, -4,273/-41,777 (MZUSP 3426-*Diaf.*). **Roraima:** Maloca Mangueira, 4,431/-61,146 (MZUSP 9216-*Diaf.*, MZUSP 9896-*Diaf.*). **Rio Grande do Sul:** -27,689/-51,13 (MCP 13610-*Diaf.*); Frederico Westphalen, -27,359/-53,394 (MCP 9505-*Diaf.*). **Santa Catarina:** Anita Garibaldi, -27,689/-51,13 (MCP 17491-*Diaf.*). **São Paulo:** Itapeva -23,9666/-48,8666 (IBSP 28420-*Diaf.*).

Machos

BRASIL. Goiás: Minaçu, -13,533/-48,22 (MCP 13046-*Diaf.*). **Maranhão:** Arari, -3,454/-44,78 (MPEG 13477-*Diaf.*). **Pernambuco:** Agrestina, -8,458/-35,945 (MZUSP 4919-*Diaf.*, MZUSP 4957-*Diaf.*). **Piauí:** Valença, -6,408/-41,746 (MZUSP 5835-*Diaf.*). **Rio Grande do Sul:** Dom Pedro de Alcântara, -29,369/-49,85 (MCP 4690-*Diaf.*). **Santa Catarina:** Anita Garibaldi, -27,689/-51,13 (MCP 17480-*Diaf.*).

APÊNDICE 3.

Localidades, com suas respectivas coordenadas (Lat/Long), dos exemplares revisados para anatomia hemipeniana. *D* = hemipênis direito. *E* = hemipênis esquerdo.

Sem localidade (MNHN 1993.1620). **BRASIL. Bahia:** Alcobaca, -17.519/-39.196 (MCP 6192-*D*); Ilhéus, -14.82/-39.03 (CEPLAC 1016). **Ceará:** Arajara -7.35/-39.4 (MZUSP 7219-*D*); Pacotí, Serra da Baturité, -4.225/-38.923 (MZUSP 3631-*E*). **Goiás:** Caldas Novas, -17.744/-48.626 (MCP 8616-*D*, MCP 8617-*D*); Minaçu, -13.533/-48.22 (MCP 13046-*E*). **Maranhão:** Arari, -3.454/-44.78 (MPEG 13477-*E*); Santa Luzia de Parra, -2.629/-45.773 (MPEG 21743-*D/E*). **Mato Grosso do Sul:** U.H.E. Sergio Motta, Bataguassu, -21.714/-52.422 (MZUSP 13099-*D/E*, MZUSP 16522-*D/E*, MZUSP 14148-*D/E*, MZUSP 14013-*E*). **Mato Grosso:** UHE Manso, -14.957/-54.966 (MZUSP 11904, MZUSP 11906, MZUSP 11921, MZUSP 11924, MZUSP 11926). **Paraná:** Boa Vista da Aparecida, -25.436/-53.408 (MCP 10888-*D*). **Pernambuco:** Exu, -7.516/-39.716 (MZUSP 6865-*D*); U.H.E. Itaparica, Petrolândia, -9.069/-38.303 (IBSP 52080). **Piauí:** Piracuruca, -3.928/-41.709 (MPEG 22888-*D*). **Rio de Janeiro:** Itaguaí, -22.852/-43.775 (IBSP 33493-*E*). **Rio Grande do Norte:** Presidente Juscelino, -6.106/-35.713 (MZUSP 5957-*D*). **Rondônia:** Boa Vista, 2.816/-60.666 (MZUSP 9162, MZUSP 9163, MZUSP 9166, MZUSP 10721); Maloca Mangueira, 4.431/-61.146 (MZUSP 9893). **Rio Grande do Sul:** Dom Pedro de Alcantara, -29.369/-49.85 (MCP 4690-*D*); Erval Grande, -27.391/-52.571 (MCP 7578-*D*); Porto Alegre, -30.033/-51.23 (MCP 5261-*D*, MCP 5262-*D*, MCP 5264-*D*); São Jose do Hortêncio, -29.528/-51.251 (MCP 5977-*D*, MCP 6086-*D*); Viamão, -30.083/-51.033 (MCP 6719-*D*). **Santa Catarina:** Anita Garibaldi, -27.689/-51.13 (MCP 17029-*D*, MCP 17480-*D*); Campos Novos, -27.402/-51.225 (MCP 2867-*D*, MCP 2960-*D*, MCP 3243-*D*); Concordia, -27.234/-52.028 (MCP3160-*D*). **São Paulo:** Ibiúna, -23.65/-47.2166 (IBSP 76459-*E*); Jundiaí, -23.18/-46.87 (IBSP 70339); Panorama, -21.35/-51.85 (IBSP 63455-*E*). **Tocantins:** Palmas, -10.167/-48.333 (IBSP 65752, IBSP 66000); U.H.E. Peixe Angical, -12.025/-48.539 (MZUSP 15334-*E*). **COLÔMBIA. Meta:** Loma Linda, 3.2666/-73.3666 (IAvH 2066-*E*).

Apêndice 4.

Abreviações empregadas nas descrições das estruturas da anatomia craniana.

AD: Projecção dorsal do angular	PAL: Palatino
AN: Angular	PAP: Processos palatinos do pterigóide
AM: Projecção mediana do angular	Pat: Processo anterior do septomaxilar
AS: Processo ascendente da pré-maxila	PAV: Processo anterior do vômer
AV: Cótilo ventral do angular	PCO: Processo conchal do pré-frontal
BO: Basioccipital	PDD: Processo dentífero do dentário
CDA: Canal dorsal anterior do pterigoide	PDL: Processo dorsolateral do septomaxilar
CDP: Canal dorsal posterior do pterigóide	PDE: Processo maxilar dorsal do ectopterigóide
CHP: Processo coanal do palatino	PDS: Processo dorsal do supratemporal
CME: Crista média do esplenial	PED: Processo dorsal ectopterigóide da maxila
CP: Osso composto	PEP: Processo ectopterigóide do pterigóide
CVP: Crista ventral do pterigoide	PEQ: Processo estilóide do quadrado
CQ: Cêndilo mandibular do quadrado	PEV: Processo ventral ectopterigóide da maxila
CV: Capsula vomeronasal	PFn: Processo frontal do nasal
CVE: Canal ventral do ectopterigóide	PFR: Pré-Frontal
D: Dentário	PFs: Processo frontal do septomaxilar
DLP: Processo frontal do pré-frontal	PLC: Projecção anterior da face lateral do composto
DPF: Processo dorso-posterior do pré-frontal	PMD: Processo dorso-medial do dentário
ECP: Ectopterigóide	PMX: Pré-Maxila
ED: Cêndilo dorsal do esplenial	PP: Processo palatino da maxila
EV: Cêndilo ventral do esplenial	PPE: Processo pterigóide posterior do ectopterigóide
EXO: Exoccipital	PPI: Processo pós-orbital inferior do parietal
FAM: Fossa da articulação mandibular do composto	PPP: Processos pterigóides do palatino
FHA: Forame milohyóide anterior	PPS: Processo pós-orbital superior do parietal
FL: Forame lacrimal	PRO: Proótico
FLQ: Forame lateral do quadrado	PSP: Parabasisfenóide
FM: Forame mentoniano do dentário	PT: Pterigóide
FMA: Forame mandibular anterior	PVC: Projecções anteriores da face ventral do composto
FMP: Forame mandibular posterior	PVD: Processo ventro-lateral do dentário
FR: Frontal	PVE: Processo maxilar ventral do ectopterigóide
FS: Forame suprangular do composto	Q: Quadrado
FVN: Forame vomeronasal	RP: Processo retroarticular do composto
FVV: Forames para as ramificações do nervo vomeronasal	SMX: Septomaxilar
HLN: Lâmina horizontal do nasal	SO: Supraoccipital
JO: Janela oval do vômer	SP: Esplenial
LVV: Lâmina vertical do vômer	ST: Supratemporal
LPF: Lâmina lateral do pré-frontal	TR: processos transversos da pré-maxila
LSI: Lâmina do septo intramandibular do dentário	VLN: Lâmina vertical do nasal
NA: Nasal	VO: Vômer
NP: Crista nasal da pré-maxila	VP: Processos vomerianos da pré-maxila
MF: Fossa mandibular do composto	
MPF: Processo maxilar do pré-frontal	
MP: Processo maxilar do palatino	
MX: Maxilar	
OPF: Lâmina orbital do pré-frontal	
PA: Parietal	

Apêndice 5.

Siglas utilizadas ao longo do texto que não representam variáveis morfológicas e/ou osteológicas. As siglas das variáveis merísticas encontram-se descritas na Tabela 1 na página 16, as morfométricas estão descritas na Tabela 2 na página 18 e as do padrão de coloração na Tabela 3 na página 20.

NS: Matriz de variáveis morfométricas não escaladas.

SC: Matriz de variáveis morfométricas escaladas.

olf-her: Agrupamento de indivíduos provenientes da região de contato entre os agrupamentos das subespécies *Philodryas olfersii olfersii* e *Philodryas olfersii herbeus* (ver Figura 1 e págs. 23-24 para explicação).

SD: Arranjo de agrupamentos de subespécies definido como “sudeste”, onde o agrupamento da subespécie *P. o. olfersii* contém incluso o agrupamento **olf-her**. (ver Figura 1 e pág. 24 e Tabela 4 para explicação).

ND: Arranjo de agrupamentos de subespécies definido como “nordeste”, onde o agrupamento da subespécie *P. o. herbeus* contém incluso o agrupamento **olf-her**. (ver Figura 1 e pág. 24 e Tabela 4 para explicação).

AP: Amplitude de variação.

$\bar{X}$: Média aritmética.

DP: Desvio padrão.

K-S: Prova de normalidade de Kolmogorov-Smirnov.

S-W: Prova de normalidade de Shapiro-Wilk.

ANOVA: Análise de Variância.

PCA: Análise de Componentes Principais.

CP1: Primeiro componente principal.

CP2: Segundo componente principal.

PCoA: Análise de Coordenadas Principais.

CoP1: Primeira coordenada principal.

CoP2: Segunda coordenada principal.

DFA: Análise de Funções Discriminantes.

FD1: Primeira função discriminante.

FD2: Segunda função discriminante.

PRC: Porcentagens de reclassificação da análise de funções discriminantes.

MANOVA: Análise Multivariada de Variância.

pMANOVA: Análise Multivariada de Variância com permutações.

9. Lista de Tabelas

Tabela 1. Descrição das variáveis merísticas (folidose e dentição). [Pág. 16]

Tabela 2. Descrição das variáveis morfométricas. [Pág. 18]

Tabela 3. Descrição das variáveis do padrão de coloração. [Pág. 20]

Tabela 4. Agrupamentos definidos para as comparações entre os grupos da hipótese de estudo. [Pág. 23]

Tabela 5. Número de indivíduos (machos e fêmeas) revisados para cada tipo de variável morfológica. [Pág. 31]

Tabela 6. Número de indivíduos (machos e fêmeas) revisados por subespécie para cada tipo de variável morfológica. [Pág. 32]

Tabela 7. Número de indivíduos (machos e fêmeas) revisados para a avaliação das variáveis de coloração para cada agrupamento de subespécie. [Pág. 33]

Tabela 8. Número de indivíduos (machos e fêmeas) revisados por cada padrão de coloração para cada tipo de variável morfológica. **PD1**: primeiro padrão de coloração; **PD2**: segundo padrão de coloração. [Pág. 34]

Tabela 9. Resultados (*p-values*) do teste T para o dimorfismo sexual empregando as variáveis morfométricas das matrizes não escalada (**NS**) e escalada (**SC**), e as variáveis merísticas. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**). [Pág. 36]

Tabela 10. Resultados (*p-values*) da *two-way* ANOVA empregando as matrizes morfométricas não escalada (**NS**) e escalada (**SC**) e utilizando as variáveis independentes do sexo e o critério de agrupamento segundo as subespécies (Subspp). Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**). [Pág. 37]

Tabela 11. Resultados (*p-values*) da *two-way* ANOVA para as matrizes morfométricas não escalada (**NS**) e escalada (**SC**) utilizando as variáveis independentes do sexo e o critério de agrupamento segundo os padrões de coloração (P.Col.). Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**). [Pág. 38]

Tabela 12. Resultados (*p-values*) das *two-way* ANOVA realizadas empregando as variáveis merísticas e utilizando as variáveis independentes do sexo e os critérios de agrupamento segundo as subespécies (Subspp) e segundo os padrões de coloração (P.Col.). Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**). [Pág. 39]

Tabela 13. Amplitude (AP), média ($\bar{X}$) e desvio padrão (DP) das variáveis morfométricas não transformadas de machos e fêmeas das três subespécies. Valores em mm. $N_{\text{Fêmeas}} = 272$, $N_{\text{Machos}} = 188$. [Pág. 41]

- Tabela 14.** Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de fêmeas, das três subespécies. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*). [Pág. 42]
- Tabela 15.** Resultados (*p-values*) da ANOVA entre as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de fêmeas, de *P. o. olfersii*, *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris*. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*). [Pág. 43]
- Tabela 16.** Resultados do ajuste de Bonferroni para a comparação entre as variáveis morfométricas da matriz não escalada *NS* de fêmeas das três subespécies. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*). [Pág. 44]
- Tabela 17.** Eigenvectors das variáveis morfométricas para os dois primeiros componentes principais (CP1 e CP2), de PCA realizados com as matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) de fêmeas. * = variáveis com a maior contribuição em cada CP. [Pág. 46]
- Tabela 18.** Coeficientes das variáveis morfométricas, para as duas funções discriminantes, de DFA realizadas com a matriz não escalada (*NS*) de fêmeas, para os grupos dos arranjos sudestes (*SD*) e nordeste (*ND*). * = variáveis com o maior peso em cada FD. [Pág. 48]
- Tabela 19.** Matrizes de reclassificação de DFA realizadas com as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de fêmeas, para os grupos de subespécies dos arranjos sudeste (*SD*) e nordeste (*ND*). Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC. [Pág. 49]
- Tabela 20.** Coeficientes das variáveis morfométricas, para as duas funções discriminantes, de DFA realizadas com a matriz escalada (*SC*) de fêmeas, para os grupos dos arranjos sudeste (*SD*) e nordeste (*ND*). * = variáveis com o maior peso em cada FD. [Pág. 50]
- Tabela 21.** Resultados das MANOVA realizadas com as variáveis morfométricas das matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) de fêmeas empregando os grupos dos arranjos sudeste (*SD*) e nordeste (*ND*). g.l.: graus de liberdade, num.: numerador, den.: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*). [Pág. 51]
- Tabela 22.** Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de machos. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*). [Pág. 53]
- Tabela 23.** Resultados (*p-values*) da ANOVA entre as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de machos de *P. o. olfersii*, *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris*. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*). [Pág. 54]
- Tabela 24.** Resultados do ajuste de Bonferroni para a comparação entre as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) dos machos das três subespécies. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*). [Pág. 55]

- Tabela 25.** Eigenvectors das variáveis morfométricas, para os dois primeiros componentes principais (CP1 e CP2), de PCA realizados com as matrizes não escalada (**NS**) e escalada (**SC**) de machos. * = variáveis com a maior contribuição em cada CP. [Pág. 57]
- Tabela 26.** Coeficientes das variáveis morfométricas para as duas funções discriminantes, de DFA realizadas com a matriz não escalada (**NS**) de machos, para os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). * = variáveis com o maior peso em cada FD. [Pág. 58]
- Tabela 27.** Matrizes de reclassificação de DFA realizadas com as variáveis morfométricas da matriz não escalada (**NS**) de machos, para os grupos de subespécies dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC. [Pág. 59]
- Tabela 28.** Coeficientes das variáveis morfométricas para as duas funções discriminantes, de DFA realizadas com a matriz escalada (**SC**) de machos, para os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). * = variáveis com o maior peso em cada FD. [Pág. 60]
- Tabela 29.** Matrizes de reclassificação de DFA realizadas com as variáveis morfométricas da matriz escalada (**SC**) de machos, para os grupos das subespécies dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC. [Pág. 61]
- Tabela 30.** Resultados de MANOVA realizadas com as variáveis morfométricas das matrizes não escalada (**NS**) e escalada (**SC**) de machos, empregando os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). g.l.: graus de liberdade, num.: numerador, den.: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**). [Pág. 62]
- Tabela 31.** Amplitude (AP), média ($\bar{X}$) e desvio padrão (DP) das variáveis merísticas para machos e fêmeas das três subespécies. Valores em mm. $N_{\text{Fêmeas}} = 385$, $N_{\text{Machos}} = 291$. * Variáveis com número menor de exemplares, $N_{\text{Fêmeas}} = 266$, $N_{\text{Machos}} = 201$. [Pág. 64]
- Tabela 32.** Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis merísticas de fêmeas. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**). [Pág. 65]
- Tabela 33.** Resultados (*p-values*) da ANOVA entre as variáveis merísticas de fêmeas de *P. o. olfersii*, *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris*. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**). [Pág. 65]
- Tabela 34.** Resultados de ajuste de Bonferroni para a comparação entre as variáveis merísticas de fêmeas das três subespécies. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**). [Pág. 67]
- Tabela 35.** Coeficientes das variáveis merísticas para as funções discriminantes, de DFA realizadas com as fêmeas para os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). * = variáveis com o maior peso em cada FD. [Pág. 68]
- Tabela 36.** Matrizes de reclassificação de DFA realizadas com as variáveis merísticas de fêmeas, para os agrupamentos de subespécies dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC. [Pág. 69]

- Tabela 37.** Resultados de MANOVA realizadas com as variáveis merísticas de fêmeas, empregando os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). g.l.: graus de liberdade, num.: numerador, den.: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**). [Pág. 70]
- Tabela 38.** Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis merísticas de machos. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**). [Pág. 72]
- Tabela 39.** Resultados (*p-values*) da ANOVA entre as variáveis merísticas de machos de *P. o. olfersii*, *P. o. herbeus* e *P. o. latirostris*. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**). [Pág. 72]
- Tabela 40.** Resultados do ajuste de Bonferroni para a comparação entre as variáveis merísticas de machos das três subespécies. * = resultados significativos para um $\alpha = 0,05$. [Pág. 74]
- Tabela 41.** Coeficientes das variáveis merísticas para as duas funções discriminantes, de DFA realizadas com os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**) de machos. * = variáveis com o maior peso em cada FD. [Pág. 75]
- Tabela 42.** Matrizes de reclassificação de DFA realizadas com as variáveis merísticas de machos, para os agrupamentos de subespécies dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC. [Pág. 76]
- Tabela 43.** Resultados das MANOVA realizadas com as variáveis merísticas de machos, empregando os grupos dos arranjos sudeste (**SD**) e nordeste (**ND**). g.l.: graus de liberdade, num.: numerador, den.: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**). [Pág. 77]
- Tabela 44.** Resumo de análises estatísticas efetuadas com as variáveis morfométricas entre os agrupamentos de fêmeas e machos das três subespécies. [Pág. 78]
- Tabela 45.** Resumo de análises estatísticas efetuadas com as variáveis merísticas entre os agrupamentos de fêmeas e machos das três subespécies. [Pág. 79]
- Tabela 46.** Amplitude (AP), média ($\bar{X}$) e desvio padrão (DP) das variáveis morfométricas não transformadas de machos e fêmeas dos padrões de coloração. Valores em mm. $N_{\text{Fêmeas}} = 272$, $N_{\text{Machos}} = 188$. [Pág. 81]
- Tabela 47.** Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis morfométricas da matriz não escalada (**NS**) de fêmeas, dos dois padrões de coloração. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**). [Pág. 82]
- Tabela 48.** Resultados (*p-values*) do teste T entre as variáveis morfométricas da matriz não escalada (**NS**) de fêmeas, dos padrões de coloração **PD1** e **PD2**. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (**ss**). [Pág. 83]
- Tabela 49.** Eigenvectors das variáveis morfométricas para os dois primeiros componentes principais (CP1 e CP2), de PCA realizados com as matrizes não escalada (**NS**) e escalada (**SC**) de fêmeas. * = variáveis com a maior contribuição em cada CP. [Pág. 84]

- Tabela 50.** Coeficientes das variáveis morfométricas para a primeira função discriminante, de DFA realizadas com as matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*), de fêmeas. * = variáveis com o maior peso na FD1 de cada matriz. [Pág. 85]
- Tabela 51.** Matrizes de reclassificação de DFA realizada com as variáveis morfométricas das matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) de fêmeas, para os grupos do padrão de coloração. Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC. [Pág. 86]
- Tabela 52.** Resultados de MANOVA realizadas com as variáveis morfométricas, de matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) de fêmeas, empregando-se os agrupamentos padrões de coloração. g.l.: graus de liberdade, num.: numerador, den.: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*). [Pág. 86]
- Tabela 53.** Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de machos. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*). [Pág. 88]
- Tabela 54.** Resultados (*p-values*) do teste T entre as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de machos, dos padrões de coloração, **PD1** e **PD2**. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*). [Pág. 88]
- Tabela 55.** Eigenvectors das variáveis morfométricas, para os dois primeiros componentes principais (CP1 e CP2), de PCA realizados com as matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) de machos. * = variáveis com a maior contribuição em cada CP. [Pág. 90]
- Tabela 56.** Coeficientes das variáveis morfométricas para a primeira função discriminante, de DFA realizadas com as matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) de machos. * = variáveis com o maior peso na FD1 de cada matriz. [Pág. 91]
- Tabela 57.** Matrizes de reclassificação de DFA realizadas com as variáveis morfométricas das matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) de machos, para os agrupamentos do **PD1** e **PD2**. Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC. [Pág. 92]
- Tabela 58.** Resultados de MANOVA realizadas com as variáveis morfométricas, das matrizes não escalada (*NS*) e escalada (*SC*) de machos, empregando-se os agrupamentos padrões de coloração. g.l.: graus de liberdade, num.: numerador, den.: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*). [Pág. 92]
- Tabela 59.** Amplitude (AP), média ($\bar{X}$) e desvio padrão (DP) das variáveis merísticas para machos e fêmeas dos padrões de coloração. Valores em mm. $N_{Fêmeas} = 385$, $N_{Machos} = 291$. * Variáveis com número menor de exemplares, $N_{Fêmeas} = 266$, $N_{Machos} = 201$. [Pág. 94]
- Tabela 60.** Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis merísticas de fêmeas. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*). [Pág. 95]
- Tabela 61.** Resultados (*p-values*) do teste T entre as variáveis merísticas de fêmeas, dos padrões de coloração **PD1** e **PD2**. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (*ss*). [Pág. 95]

- Tabela 62.** Coeficientes das variáveis merísticas para a primeira função discriminante, da DFA realizada com o agrupamento de fêmeas para comparação dos padrões de coloração. * = variáveis com o maior peso na FD1. [Pág. 96]
- Tabela 63.** Matriz de reclassificação da DFA realizada com a matriz de variáveis merísticas de fêmeas, para os grupos de padrões de coloração **PD1** e **PD2**. Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC. [Pág. 97]
- Tabela 64.** Resultados da MANOVA realizada com as variáveis merísticas de fêmeas, empregando-se os agrupamentos padrões de coloração. g.l.: graus de liberdade, num.: numerador, den.: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss). [Pág. 97]
- Tabela 65.** Resultados (*p-values*) dos testes de normalidade Kolmogorov-Smirnov (K-S) e Shapiro-Wilk (S-W) empregando-se as variáveis merísticas de machos. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss). [Pág. 99]
- Tabela 66.** Resultados (*p-values*) do teste T entre as variáveis merísticas de machos, dos padrões de coloração **PD1** e **PD2**. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss). [Pág. 99]
- Tabela 67.** Coeficientes de variáveis merísticas para a primeira função discriminante, da DFA realizada com o agrupamento de machos para comparação dos padrões de coloração. * = variáveis com o maior peso na FD1. [Pág. 100]
- Tabela 68.** Matriz de reclassificação da DFA realizada com a matriz de variáveis merísticas de machos, para os grupos de padrões de coloração **PD1** e **PD2**. Valores inteiros correspondem ao número de indivíduos, e os valores entre parênteses, a PRC. [Pág. 101]
- Tabela 69.** Resultados da MANOVA realizada com as variáveis merísticas de machos, empregando-se os agrupamentos padrões de coloração. g.l.: graus de liberdade, num.: numerador, den.: denominador. Resultados significativos com $\alpha = 0,05$ (*) e $\alpha = 0,01$ (**). Resultados não significativos (ss). [Pág. 101]
- Tabela 70.** Resumo de análises estatísticas efetuadas com as variáveis morfométricas entre os agrupamentos de fêmeas e machos dos dois padrões de coloração. [Pág. 102]
- Tabela 71.** Resumo de análises estatísticas efetuadas com as variáveis merísticas entre os agrupamentos de fêmeas e machos dos dois padrões de coloração. [Pág. 103]
- Tabela 72.** Exemplares que apresentam modificações na anatomia da Pré-maxila em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (Subspp) e o padrão de coloração (PD) correspondente. **AS**: Processo ascendente da pré-maxila, **VP**: Processos vomerianos da pré-maxila, **TR**: processos transversos da pré-maxila. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$. [Pág. 119]
- Tabela 73.** Exemplares que apresentam modificações na anatomia do nasal em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (Subspp) e o padrão de coloração (PD)

correspondente. **PFn**: Processo frontal do nasal, **HLN**: Lâmina horizontal do nasal. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$. [Pág. 120]

Tabela 74. Exemplares que apresentam modificações na anatomia do Septomaxilar em relação indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (Subspp) e o padrão de coloração (PD) correspondente. **Pat**: Processo anterior do septomaxilar. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$. [Pág. 122]

Tabela 75. Exemplares que apresentam modificações na anatomia do vômer em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (Subspp) e o padrão de coloração (PD) correspondente. **FVV**: Forames dos nervos vomeronasais. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$. [Pág. 123]

Tabela 76. Exemplares que apresentam modificações na anatomia do Pré-frontal em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (Subspp) e o padrão de coloração (PD) correspondente. **PCO**: Processo conchal do pré-frontal. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$. [Pág. 125]

Tabela 77. Exemplares que apresentam modificações na anatomia do supratemporal em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (Subspp) e o padrão de coloração (PD) correspondente. **PDS**: Processo dorsal do supratemporal. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$. [Pág. 127]

Tabela 78. Exemplares que apresentam modificações na anatomia do quadrado em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (Subspp) e o padrão de coloração (PD) correspondente. **FLQ**: Forame lateral do quadrado. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$. [Pág. 129]

Tabela 79. Exemplares que apresentam modificações na anatomia do osso composto em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (Subspp) e o padrão de coloração (PD) correspondente. **PVC**: Projeções agudas (duas) da região ântero-ventral da face medial. **FMP**: Forame mandibular posterior. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$. [Pág. 130]

Tabela 80. Exemplares que apresentam modificações na anatomia do angular em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (Subspp) e o padrão de coloração (PD) correspondente. **AM**: projeção mediana da região rostral. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$. [Pág. 131]

Tabela 81. Exemplares que apresentam modificações na anatomia do Esplenial em relação ao indivíduo modelo. Para cada indivíduo é apresentado o grupo da subespécie (Subspp) e o padrão de coloração (PD) correspondente. **ED**: Côndilo dorsal do esplenial, **CME**: Crista média do esplenial, **FHA**: Forame milohióide anterior, **FMA**: Forame mandibular anterior. $N_{P. o. olfersii} = 8$, $N_{P. o. herbeus} = 15$, $N_{P. o. latirostris} = 2$, $N_{olf-her} = 1$, $N_{PD1} = 15$, $N_{PD2} = 11$. [Pág. 134]

Tabela 82. Hemipênis que apresentam variação na extensão da cobertura dos cálices espinulados para o agrupamento de subespécies. ^E: Esquerdo, ^D: Direito. [Pág. 138]

Tabela 83. Hemipênis que apresentam variação na extensão da cobertura dos cálices espinulados para o agrupamento do padrão de coloração. ^E: Esquerdo, ^D: Direito. [Pág. 139]

10. Figuras

Figura 1. Mapa da distribuição geográfica dos exemplares de *Philodryas olfersii* revisados por Thomas (1976). As áreas demarcadas correspondem com as regiões de ocorrência e os limites que este autor empregou para delimitar as três subespécies. Os pentágonos representam indivíduos da subespécie *P. o. olfersii*, os círculos, *P. o. herbeus*, os quadrados, *P. o. latirostris* e os triângulos os intermediários entre as subespécies *P. o. olfersii* e *P. o. herbeus*.

Figura 2. Variáveis morfométricas longitudinais registradas para a região dorsal da cabeça, esquematizadas em exemplar de *Philodryas olfersii* (MZUSP 18122, ♀). Ver a Tabela 2 (pág. 18) para as abreviações.

Figura 3. Variáveis morfométricas transversais registradas para a região dorsal da cabeça, esquematizadas em exemplar de *Philodryas olfersii* (MZUSP 18122, ♀). Ver a Tabela 2 (pág. 18) para as abreviações.

Figura 4. Variáveis morfométricas longitudinais registradas para a região lateral da cabeça, esquematizadas em exemplar de *Philodryas olfersii* (MZUSP 18122, ♀). Ver a Tabela 2 (pág. 18) para as abreviações.

Figura 5. Região dorsal na metade do corpo de um exemplar de *Philodryas olfersii* (MZUSP 18122, ♀), apresentando as cores do padrão dorsal de um indivíduo fixado.

Figura 6. Mapa da distribuição geográfica de exemplares do complexo de *Philodryas olfersii* revisados para o presente estudo. Algumas localidades representam a ocorrência de mais de um indivíduo.

Figura 7. Mapa da distribuição geográfica de exemplares do complexo de *Philodryas olfersii* revisados para obtenção dos caracteres de osteologia craniana (triângulos) e anatomia do hemipênis (círculos).

Figura 8. Mapa da distribuição geográfica de exemplares do complexo de *Philodryas olfersii* analisados para testar a hipótese de estudo, empregando-se a matriz de variáveis merísticas. Localidades em preto correspondem a fêmeas e em branco, a machos. Os pentágonos representam indivíduos da subespécie *P. o. olfersii*, os círculos, *P. o. herbeus*, os quadrados, *P. o. latirostris* e os triângulos os do agrupamento *olf-her*. Os limites geográficos das áreas de ocorrência das subespécies correspondem às áreas definidas por Thomas (1976: pag. 155). Algumas localidades representam a ocorrência de mais de um indivíduo e/ou sexo.

Figura 9. Mapa da distribuição geográfica de exemplares do complexo de *Philodryas olfersii* revisados para testar a hipótese de estudo, empregando-se a matriz de variáveis morfométricas. Localidades em preto correspondem a fêmeas e em branco, a machos. Os pentágonos representam indivíduos da subespécie *P. o. olfersii*, os círculos, *P. o. herbeus*, os quadrados, *P. o. latirostris* e os triângulos os do agrupamento *olf-her*. Os limites geográficos das áreas de ocorrência das subespécies correspondem às áreas definidas por Thomas (1976: pag. 155). Algumas localidades representam a ocorrência de mais de um indivíduo e/ou sexo.

Figura 10. Exemplar adulto de *Philodryas olfersii* (MZUSP 15333, ♂, UHE Peixe Angical, Tocantins, Brasil) apresentando o padrão de coloração PD1. Ver a descrição dos padrões de coloração nas páginas 33-34. Fotografia Pedro E. Bernardo.

Figura 11. Detalhe da face lateral da cabeça apresentando o padrão de coloração PD1 de: A) exemplar adulto de *Philodryas olfersii* (MZUSP 15334, ♂, UHE Peixe Angical, Tocantins, Brasil) e B) indivíduo adulto de *P. olfersii* (IBSP localidade desconhecida). Ver a descrição dos padrões de coloração nas páginas 33-34. Fotografias Pedro E. Bernardo.

Figura 12. Exemplar juvenil de *Philodryas olfersii* (IBSP sem código, Guarulhos, São Paulo, Brasil) apresentando o padrão de coloração **PD2**. Ver a descrição dos padrões de coloração nas páginas 33-34.

Figura 13. Detalhe da face lateral da cabeça de exemplar juvenil de *Philodryas olfersii* (IBSP sem código, Guarulhos, São Paulo, Brasil) apresentando o padrão de coloração **PD2**. Ver a descrição dos padrões de coloração nas páginas 33-34.

Figura 14. Mapa da distribuição geográfica de exemplares do complexo de *Philodryas olfersii* revisados para testar a hipótese de estudo, usando como critério de agrupamento o padrão de coloração. Localidades em branco correspondem a indivíduos com o padrão de coloração **PD1** e em preto, ao padrão **PD2**. Os círculos representam as fêmeas e os quadrados, os machos. As descrições dos padrões de coloração encontram-se no texto, nas páginas 33-34. Algumas localidades representam a ocorrência de mais de um indivíduo e/ou sexo. As regiões listradas correspondem às três subespécies do complexo.

Figura 15. Histogramas das variáveis morfométricas log-transformadas de fêmeas da subespécie *Philodryas olfersii olfersii*.

Figura 16. Histogramas das variáveis morfométricas log-transformadas de fêmeas da subespécie *Philodryas olfersii herbeus*.

Figura 17. Histogramas das variáveis morfométricas log-transformadas de fêmeas da subespécie *Philodryas olfersii latirostris*.

Figura 18. Diagramas de caixa das variáveis morfométricas log-transformadas entre as fêmeas das três subespécies, *Philodryas olfersii herbeus*, *P. o. latirostris* e *P. o. olfersii*.

Figura 19. Gráficos do CP1 versus CP2 da PCA realizada com as variáveis morfológicas da matriz não escalada (*NS*) de fêmeas, para os agrupamentos das subespécies, onde A) contém delimitadas por polígonos as três subespécies e o grupo da região de simpatria *olf-her*, B) os grupos de subespécies do arranjo sudeste (*SD*) e C) os grupos de subespécies do arranjo nordeste (*ND*). Círculos = *P. o. olfersii*, losangos = *P. o. herbeus*, triângulos = *P. o. latirostris* e triângulos invertidos = *olf-her*.

Figura 20. Gráficos do CP1 versus CP2 da PCA realizada com as variáveis morfométricas da matriz escalada (*SC*) de fêmeas, para os agrupamentos das subespécies, onde A) contém delimitadas por polígonos as três subespécies e o grupo da região de simpatria *olf-her*, B) os grupos de subespécies do arranjo sudeste (*SD*) e C) os grupos de subespécies do arranjo nordeste (*ND*). Círculos = *P. o. olfersii*, losangos = *P. o. herbeus*, triângulos = *P. o. latirostris* e triângulos invertidos = *olf-her*.

Figura 21. Gráficos da FD1 versus FD2 de DFA realizadas com as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de fêmeas, para os agrupamentos das subespécies. Em A) a DFA foi realizada utilizando os grupos de subespécies do arranjo sudeste (**SD**) e em B) os grupos de subespécies do arranjo nordeste (**ND**). Em A) os círculos representam os indivíduos do agrupamento *P. o. olfersii* + *olf-her*, os losangos a *P. o. herbeus*, e os triângulos a *P. o. latirostris*, enquanto que em B) os círculos representam os indivíduos da subespécie *P. o. olfersii*, os losangos o agrupamento de *P. o. herbeus* + *olf-her*, e os triângulos a *P. o. latirostris*.

Figura 22. Gráficos da FD1 versus FD2 de DFA realizadas com as variáveis morfométricas da matriz escalada (*SC*) de fêmeas, para os agrupamentos das subespécies. Em A) a DFA foi realizada utilizando os grupos de subespécies do arranjo sudeste (*SD*) e em B) os grupos de subespécies do arranjo nordeste (*ND*). Em A) os círculos representam os indivíduos do agrupamento *P. o. olfersii* + *olf-her*, os losangos a *P. o. herbeus*, e os triângulos a *P. o. latirostris*, enquanto que em B) os círculos representam os indivíduos da subespécie *P. o. olfersii*, os losangos o agrupamento de *P. o. herbeus* + *olf-her*, e os triângulos a *P. o. latirostris*.

Figura 23. Histogramas das variáveis morfométricas log-transformadas de machos da subespécie *Philodryas olfersii olfersii*.

Figura 24. Histogramas das variáveis morfométricas log-transformadas de machos da subespécie *Philodryas olfersii herbeus*.

Figura 25. Histogramas das variáveis morfométricas log-transformadas de machos da subespécie *Philodryas olfersii latirostris*.

Figura 26. Diagramas de caixa das variáveis morfológicas log-transformadas entre machos das três subespécies, *Philodryas olfersii herbeus*, *P. o. latirostris* e *P. o. olfersii*.

Segundo Componente Principal 4,3%

A

B

C

Primeiro Componente Principal 78,1%

Figura 27. Gráficos do CP1 versus CP2 da PCA realizada com as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de machos, para os agrupamentos das subespécies, onde A) contém delimitadas por polígonos as três subespécies e o grupo da região de simpatria *olf-her*, B) os grupos de subespécies do arranjo sudeste (*SD*) e C) os grupos de subespécies do arranjo nordeste (*ND*). Círculos = *P. o. olfersii*, losangos = *P. o. herbeus*, triângulos = *P. o. latirostris* e triângulos invertidos = *olf-her*.

Figura 28. Gráficos do CP1 versus CP2 da PCA realizada com as variáveis morfométricas da matriz escalada (*SC*) de machos, para os agrupamentos das subespécies, onde A) contém delimitadas por polígonos as três subespécies e o grupo da região de simpatria *olf-her*, B) os grupos de subespécies do arranjo sudeste (*SD*) e C) os grupos de subespécies do arranjo nordeste (*ND*). Círculos = *P. o. olfersii*, losangos = *P. o. herbeus*, triângulos = *P. o. latirostris* e triângulos invertidos = *olf-her*.

Figura 29. Gráficos da FD1 versus FD2 de DFA realizadas com as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de machos, para os agrupamentos das subespécies. Em A) a DFA foi realizada utilizando os grupos de subespécies do arranjo sudeste (**SD**) e em B) os grupos de subespécies do arranjo nordeste (**ND**). Em A) os círculos representam os indivíduos do agrupamento *P. o. olfersii* + *olf-her*, os losangos a *P. o. herbeus*, e os triângulos a *P. o. latirostris*, enquanto que em B) os círculos representam os indivíduos da subespécie *P. o. olfersii*, os losangos o agrupamento de *P. o. herbeus* + *olf-her*, e os triângulos a *P. o. latirostris*.

Figura 30. Gráficos da FD1 versus FD2 de DFA realizadas com as variáveis morfométricas da matriz escalada (SC) de machos, para os agrupamentos das subespécies. Em A) a DFA foi realizada utilizando os grupos de subespécies do arranjo sudeste (SD) e em B) os grupos de subespécies do arranjo nordeste (ND). Em A) os círculos representam os indivíduos do agrupamento *P. o. olfersii* + *olf-her*, os losangos a *P. o. herbeus*, e os triângulos a *P. o. latirostris*, enquanto que em B) os círculos representam os indivíduos da subespécie *P. o. olfersii*, os losangos o agrupamento de *P. o. herbeus* + *olf-her*, e os triângulos a *P. o. latirostris*.

Figura 31. Histogramas das variáveis merísticas de fêmeas da subespécie *Philodryas olfersii*.

Figura 32. Histogramas das variáveis merísticas de fêmeas da subespécie *Philodryas olfersii herbeus*.

Figura 33. Histogramas das variáveis merísticas de fêmeas da subespécie *Philodryas olfersii latirostris*.

Figura 34. Diagramas de caixa das variáveis merísticas entre fêmeas das três subespécies, *Philodryas olfersii herbeus*, *P. o. latirostris* e *P. o. olfersii*.

Figura 35. Gráficos do CoP1 versus CoP2 da PCoA realizada com as variáveis merísticas de fêmeas, para os agrupamentos das subespécies, onde A) contem delimitadas por polígonos as três subespécies e o grupo da região de simpatria **olf-her**, B) os grupos de subespécies do arranjo sudeste (**SD**) e C) os grupos de subespécies do arranjo nordeste (**ND**). Os círculos representam os indivíduos da subespécie *P. o. olfersii*, os losangos a *P. o. herbeus*, os triângulos a *P. o. latirostris* e os triângulos invertidos a **olf-her**.

Figura 36. Gráficos da FD1 versus FD2 de DFA realizadas com as variáveis merísticas da matriz de fêmeas, para as agrupações das subespécies. Em A) a DFA foi realizada utilizando os grupos de subespécies do arranjo sudeste (SD) e em B) os grupos de subespécies do arranjo nordeste (ND). Em A) os círculos representam os indivíduos do agrupamento *P. o. olfersii* + *olf-her*, os losangos a *P. o. herbeus*, e os triângulos a *P. o. latirostris*, enquanto que em B) os círculos representam os indivíduos da subespécie *P. o. olfersii*, os losangos o agrupamento de *P. o. herbeus* + *olf-her*, e os triângulos a *P. o. latirostris*.

Figura 37. Histogramas das variáveis merísticas de machos da subespécie *Philodryas olfersii*.

Figura 38. Histogramas das variáveis merísticas de machos da subespécie *Philodryas olfersii herbeus*.

Figura 39. Histogramas das variáveis merísticas de machos da subespécie *Philodryas olfersii latirostris*.

Figura 40. Diagramas de caixa das variáveis merísticas entre machos das três subespécies, *Philodryas olfersii herbeus*, *P. o. latirostris* e *P. o. olfersii*.

Figura 41. Gráficos do CoP1 versus CoP2 da PCoA realizada com as variáveis merísticas de machos, para os agrupamentos das subespécies, onde A) contem delimitadas por polígonos as três subespécies e o grupo da região de simpatria *olf-her*, B) os grupos de subespécies do arranjo sudeste (SD) e C) os grupos de subespécies do arranjo nordeste (ND). Círculos = *P. o. olfersii*, losangos = *P. o. herbeus*, triângulos = *P. o. latirostris* e triângulos invertidos = *olf-her*.

Figura 42. Gráficos da FD1 versus FD2 de DFA realizadas com as variáveis merísticas de machos, para as agrupações das subespécies. Em A) a DFA foi realizada utilizando os grupos de subespécies do arranjo sudeste (SD) e em B) os grupos de subespécies do arranjo nordeste (ND). Em A) os círculos representam os indivíduos do agrupamento *P. o. olfersii* + *olf-her*, os losangos a *P. o. herbeus*, e os triângulos a *P. o. latirostris*, enquanto que em B) os círculos representam os indivíduos da subespécie *P. o. olfersii*, os losangos o agrupamento de *P. o. herbeus* + *olf-her*, e os triângulos a *P. o. latirostris*.

Figura 43. Histogramas das variáveis morfométricas log-transformadas de fêmeas do agrupamento do padrão de coloração **PD1**.

Figura 44. Histogramas das variáveis morfométricas log-transformadas de fêmeas do agrupamento do padrão de coloração **PD2**.

Figura 45. Diagramas de caixa das variáveis morfométricas log-transformadas entre fêmeas dos padrões de coloração **PD1** e **PD2**.

Figura 46. Gráfico do CP1 versus CP2 da PCA realizada com as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de fêmeas, para os agrupamentos do padrão de coloração **PD1** (círculos) e **PD2** (losangos).

Figura 47. Gráfico do CP1 versus CP2 da PCA realizada com as variáveis morfométricas da matriz escalada (*SC*) de fêmeas, para os agrupamentos do padrão de coloração **PD1** (círculos) e **PD2** (losangos).

Figura 48. Histograma da primeira função discriminante da DFA realizada com a matriz não escalada (*NS*) de fêmeas, para os agrupamentos do padrão de coloração **PD1** (barras vazias) e **PD2** (barras cinzas).

Figura 49. Histograma da primeira função discriminante da DFA realizada com a matriz não escalada (*SC*) de fêmeas, para os agrupamentos do padrão de coloração **PD1** (barras vazias) e **PD2** (barras cinzas).

Figura 50. Histogramas das variáveis morfométricas log-transformadas de machos do padrão de coloração PD1.

Figura 51. Histogramas das variáveis morfométricas log-transformadas de machos do padrão de coloração **PD2**.

Figura 52. Diagramas de caixa das variáveis morfométricas log-transformadas entre machos dos padrões de coloração **PD1** e **PD2**.

Figura 53. Gráfico do CP1 versus CP2 da PCA realizada com as variáveis morfométricas da matriz não escalada (*NS*) de machos, para os agrupamentos do padrão de coloração **PD1** (círculos) e **PD2** (losangos).

Figura 54. Gráfico do CP1 versus CP2 da PCA realizada com as variáveis morfométricas da matriz escalada (*SC*) de machos, para os agrupamentos do padrão de coloração **PD1** (círculos) e **PD2** (losangos).

Figura 55. Histograma da primeira função discriminante da DFA realizada com a matriz não escalada (*NS*) de machos, para os agrupamentos do padrão de coloração **PD1** (barras vazias) e **PD2** (barras cinzas).

Figura 56. Histograma da primeira função discriminante da DFA realizada com a matriz escalada (*SC*) de machos, para os agrupamentos do padrão de coloração **PD1** (barras vazias) e **PD2** (barras cinzas).

Figura 57. Histogramas das variáveis merísticas de fêmeas do padrão de coloração **PD1**.

Figura 58. Histogramas das variáveis merísticas de fêmeas do padrão de coloração **PD2**.

Figura 59. Diagramas de caixa das variáveis merísticas entre fêmeas dos padrões de coloração PD1 e PD2.

Figura 60. Gráfico da CoP1 versus CoP2 da PCoA realizada com as variáveis merísticas de fêmeas, para os agrupamentos do padrão de coloração PD1 (círculos) e PD2 (losangos).

Figura 61. Histograma da primeira função discriminante da DFA realizada com a matriz de variáveis merísticas de fêmeas, para os agrupamentos do padrão de coloração **PD1** (barras vazias) e **PD2** (barras cinzas).

Figura 62. Histogramas das variáveis merísticas de machos pertencentes ao padrão de coloração PD1.

Figura 63. Histogramas das variáveis merísticas de machos pertencentes ao padrão de coloração PD2.

Figura 64. Diagramas de caixa das variáveis merísticas entre machos dos padrões de coloração **PD1** e **PD2**.

Figura 65. Gráfico da CoP1 versus CoP2 da PCoA realizada com as variáveis merísticas de machos, para os agrupamentos do padrão de coloração **PD1** (círculos) e **PD2** (losangos).

Figura 66. Histograma da primeira função discriminante da DFA realizada com a matriz de variáveis merísticas de machos, para os agrupamentos do padrão de coloração **PD1** (barras vazias) e **PD2** (barras cinzas).

Figura 67. Vista dorsal do crânio de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂). Escala = 5 mm.

Figura 68. Vista lateral esquerda do crânio de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂). Escala = 5 mm.

Figura 69. Vista lateral direita do crânio de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂). Escala = 5 mm.

Figura 70. Vista ventral do crânio de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂). Escala = 5 mm.

Figura 71. Pré-maxila de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) anterior, B) posterior, C) lateral e D) dorsal. A seta indica a região anterior. Escala = 1 mm.

Figura 72. Nasal direito de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) dorsal e B) lateral. Focinho na região direita. A seta indica a região anterior. Escala = 1 mm.

Figura 73. Septomaxilar direito de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) ventral, B) dorsal e C) lateral. A seta indica a região anterior. Escala = 1 mm.

Figura 74. Vômer direito de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) lateral, B) medial, C) dorsal e D) ventral. A seta indica a região anterior. Escala = 1 mm.

Figura 75. Pré-frontal direito de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) dorsal, B) ventral, C) lateral, D) posterior, E) medial e F) anterior. A seta indica a região anterior. Escala = 1 mm.

Figura 76. Póso-orbital esquerdo de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista lateral. A seta indica a região anterior. Escala = 1 mm.

Figura 77. Supratemporal direito de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) lateral e B) medial. A seta indica a região anterior. Escala = 1 mm.

Figura 78. Quadrado esquerdo de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) lateral, B) detalhe lateral, C) posterior, D) medial, E) anterior e F) detalhe lateral do quadrado direito. A seta indica a região anterior. Escalas = 1 mm.

Figura 79. Mandíbula esquerda de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) lateral, B) medial e C) detalhe da região média da face medial. A seta indica a região anterior. Escalas = 5 mm.

Figura 80. Osso composto direito de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) lateral, B) da região dorsal posterior, C) medial e D) da região ventral anterior. A seta indica a região anterior. Escalas = 2 mm.

Figura 81. Angular direito de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) lateral e B) medial. A seta indica a região anterior. Escala = 1 mm.

Figura 82. Esplenial direito de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) medial e B) lateral. A seta indica a região anterior. Escala = 1 mm.

Figura 83. Dentario direito de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) dorsal, B) lateral e C) medial. A seta indica a região anterior. Escala = 2 mm.

Figura 84. Maxilar direito de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) dorsal, B) ínfero-medial, C) dorso-medial, D) lateral e E) ventral. A seta indica a região anterior. Escala = 2 mm.

Figura 85. Ectopterigóide direito de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) medial e B) lateral. A seta indica a região anterior. Escala = 5 mm.

Figura 86. Pterigóide direito de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) dorsal e B) ventral. A seta indica a região anterior. Escala = 2 mm.

Figura 87. Palatino direito de *Philodryas olfersii* (MCP 17480, ♂) em vista A) dorsal, B) lateral, C) medial e D) ventral. A seta indica a região anterior. Escala = 2 mm.

Figura 88. Face A) sulcada e B) não-sulcada do hemipênis esquerdo de *Philodryas olfersii* (IBSP 63455). Escala = 5 mm.

Figura 89. A) faces sulcada e B) não-sulcada do hemipênis direito de *Philodryas olfersii* (MZUSP 5957). Escala = 5 mm.

Figura 90. Face sulcada do hemipênis direito de *Philodryas olfersii* (MZUSP 7219) com detalhe da região intrasulcar enquadrada, apresentando os calices espinulados. Escalas = 5 mm.

Figura 91. Padrões A) completo e B) incompleto de micro-ornamentação da região capitular da face sulcada, esquematizados em modelos de hemipênis de *Philodryas olfersii*. As faixas cinzas representam as regiões cobertas com calices espinulados.

Figura 92. Mapa da distribuição geográfica dos exemplares das duas espécies reconhecidas neste trabalho. Localidades em branco correspondem a *Philodryas latirostris* e as negras a *Philodryas olfersii*. A região ponteadá representa a área entre o limite norte de *Philodryas olfersii* e o limite sul de *Philodryas latirostris*.