Paola María Sánchez Martínez

**Anatomia comparada da tribo Nothopsini
(Serpentes, Dipsadidae)**

**Comparative anatomy of the tribe Nothopsini
(Serpentes, Dipsadidae)**

São Paulo

2011

Paola María Sánchez Martínez

**Anatomia comparada da tribo Nothopsini
(Serpentes, Dipsadidae)**

**Comparative anatomy of the tribe Nothopsini
(Serpentes, Dipsadidae)**

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

Sánchez-Martínez, Paola María

Anatomia Comparada da tribo Nothopsini (Serpentes, Dipsadidae) usando evidencia morfológica

i-v + 127 f. + 26 pranchas.

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

1. *Nothopsini*, 2. *Diaphorolepis*, 3. *Emmochliophis*, 4. *Nothopsis*, 5. *Synophis*, 6. *Xenopholis* 7. *Anatomia comparada*, 8. *Morfologia* I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Hussam Zaher

Orientador

É um erro capital teorizar antes de ter os dados.
Inconscientemente, começa-se a distorcer os fatos para adaptá-los às teorias,
em vez de fazer com que as teorias se adaptem aos fatos.

Sherlock Holmes,
em *A scandal in Bohemia*, de Conan Doyle (1891)

Agradecimentos

Ao Professor Hussam Zaher, por me aceitar no seu grupo de alunos, pela oportunidade concedida e pela confiança que depositou em mim, deixando ao meu cuidado valioso material científico.

Ao Professor John D. Lynch, curador da Colección Herpetológica del Instituto de Ciencias Naturales (ICN).

A Vivian Páez e Juan Arredondo, respectivamente Diretora e curador do Museo Herpetológico de Antioquia, pelo empréstimo de parte do material estudado.

Ao Dr. David Kizirian, Curador Associado da Coleção Herpetológica do American Museum of Natural History, por conceder as imagens *ct-scan* de um dos exemplares estudados.

À Giovanna Montingelli, Matheus Godoy Pires, Ricardo Guerra, Livia Pinheiro, Carolina Horta, Leonardo Oliveira, Roberta Graboski, Vivian Trevine e Felipe Grazziotin, pelas sugestões, correções, e aportes que ajudaram no desenvolvimento deste trabalho.

Ao Ricardo Guerra-Fuentes pela realização das fotos do material estudado, e por me iniciar e incentivar no estudo da morfologia.

À Marco Sena, Mauro Texeira e Felipe Curcio pelas fotos cedidas dos exemplares vivos e a Daniela Sánchez, pelas ilustrações.

À Dione Seripierri pela constante ajuda na obtenção de bibliografia.

Ao CNPq pela bolsa concedida.

Aos meus colegas da Herpetologia, Eleonora de Domenico, Luciana Lobo, Leonardo Oliveira, Mauricio Forlani, Gabriela Sánchez, Mariana Galera, Giovanna Montingelli, Marcelo Esteves, William Matiazzi, Pedro Nunes, Hana Suzuki, Vivian Trevine e Roberta Graboski, com quem compartilhei inúmeros momentos de aprendizado.

Ao pessoal dos diferentes setores do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo: setor Científico, Técnico, Administrativo, Portaria e Serviço de Limpeza, que desde o início do meu trabalho no museu mostrou-se amável e disposto a me ajudar nas minhas contínuas atrapalhadas, e especialmente à Dona Ambrozina, Francisco e Dona Isabel, pela torcida.

Aos meus amigos Susana Barbosa, Gabriela Sánchez, Fabiana Aranha, Angélica Montanari, Natalia Cardoso, Monica Ludwin, Mayara Calabrez, Julia Barbosa, Tatiane de Oliveira, Carolina Cuzzo, Felipe Torres, Mariana Galera, Luana Lima, Mauricio Forlani, Pedro Bernardo, Ramón Mello, Simeão Moraes, Livia Pinheiro, e às suas famílias, que sempre torceram por mim, me brindaram apoio, carinho e abrigo.

Aos meus pais, Edgar e Perla, e às minhas irmãs, Silvia, Dayana e Daniela que, mesmo de longe, sempre me apoiaram.

Ao Matheus Godoy Pires, pela sua atenção, carinho, afeto, doçura, apoio e grata companhia.

Ao *Coffea arabica* e ao *Theobroma cacao*, por nunca terem se separado de mim.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	17
3. MATERIAIS E MÉTODOS	18
3.1 Material estudado.....	18
3.2 Preparação do material	18
3.2.1 Crânio e Vértébras	18
3.2.2 Hemipênis	19
3.2.3 Ct-scan	19
3.3 Descrições Morfológicas e Anatomia Comparada	20
3.4 Análise Filogenética	21
3.4.1 Grupo interno e externo	21
3.4.2 Análise filogenética	22
4. RESULTADOS	24
4.1 Descrição de <i>Xenopholis undulatus</i> e <i>X. scalaris</i>	24
4.1.1 Morfologia Craniana.....	24
4.1.3 Descrição dos Hemipênis (Fig. 8d-g)	36
4.2 Anatomia comparada de <i>Xenopholis scalaris</i> e <i>X. undulatus</i> com <i>Amastridium veliferum</i> , <i>Chersodromus liebmanni</i> , <i>Diaphorolepis</i> <i>wagneri</i> , <i>Ninia atrata</i> , <i>N. sebae</i> , <i>Nothopsis rugosus</i> e <i>Synopsis bicolor</i>	38
4.2.1 Anatomia comparada do Crânio	38
4.2.2 Anatomia comparada das Vértébras (Figs. 4fg-h, 8a-c, 23)	57
4.2.3 Anatomia comparada dos Hemipênis (Figs. 8d-g, 24-26).....	58
4.3 Análise Filogenética Preliminar	63
4.3.1 Definição de caracteres	63
4.3.2 Análise Filogenética	90
5. DISCUSSÃO	94
6. CONCLUSÕES.....	100
7. RESUMO.....	101
8. ABSTRACT	103
9. BIBLIOGRAFIA	105
ANEXOS	113
FIGURAS	127

1. INTRODUÇÃO

As classificações de serpentes no século XVI estavam baseadas completamente na estrutura externa de exemplares vivos ou de exemplares preservados em museus, dessa forma, foram diagnosticadas famílias usando somente detalhes da forma do corpo (McDowell, 1987). O uso da anatomia visceral na taxonomia de serpentes só começou quando Duméril (1853), compreendendo que poderia não ser possível classificar uma serpente sem antes tirar o exemplar do vidro e realizar algumas dissecções, usou caracteres de crânio e principalmente de dentição (McDowell *op. cit.*). Desde então foi produzida uma enorme quantidade de informação e conhecimento sobre a morfologia interna das serpentes mais derivadas, conhecidas por Caenophidia (por exemplo: Jan, 1863; Cope, 1895, 1900; Dunn, 1928; Hoffstetter, 1955; Bogert, 1940; Underwood, 1967; McDowell, 1987; Dowling e Duellman, 1978; Ferrarezzi, 1994a,b; Underwood e Kochva, 1993; Zaher, 1999). O clado Caenophidia, ao qual pertence o grupo em estudo, abrange a imensa maioria das serpentes atuais, incluindo as três famílias de serpentes verdadeiramente peçonhentas (Viperidae, Elapidae, Atractaspididae) e outras dez famílias tradicionalmente reconhecidas como subfamílias do antigo agrupamento parafilético dos colubrídeos (Xenodermatidae, Pareatidae, Homalopsidae, Psammophiidae, Lamprophiidae, Calamariidae, Colubridae, Pseudoxenodontidae, Natricidae, Dipsadidae) (Zaher *et al.*, 2009).

Além dos muitos estudos morfológicos disponíveis, estudos moleculares têm fornecido recentemente novas evidências sobre a filogenia de diferentes grupos de serpentes e, mais especificamente dos Caenophidia (Cadle, 1984a,b; Cadle, 1988; Heise *et al.*, 1995; Keogh, 1998; Kraus & Brown, 1998; Crother, 1999; Vidal *et al.*, 2000; Gravlund, 2001; Vidal & Hedges, 2002a,b; Kelly *et al.*, 2003; Pinou *et al.*, 2004; Lawson *et al.*, 2005; Glaw *et al.*, 2007; Mulcahy, 2007; Vidal *et al.*, 2007; Alfaro *et al.*,

2008; Kelly *et al.*, 2009; Zaher *et al.*, 2009, Pyron *et al.*, 2011; Vidal *et al.*, 2010. Porém, devido à grande diversidade de espécies viventes de serpentes (> 3000; Zaher *et al.*, 2009), o número limitado de espécies estudadas, tanto morfológica como molecularmente não permite elucidar completamente as relações filogenéticas dentro do grupo (Zaher *et al.*, 2009).

A família Dipsadidae (> 700 espécies, a maioria espécies tropicais) (Vidal *et al.*, 2010), é uma das maiores famílias de Caenophidia, distribuída exclusivamente nas Américas (Cadle & Greene, 1993). Esta família é definida tanto por caracteres morfológicos, tais como presença de espinhos laterais alargados, e duas regiões distintamente ornamentadas nos lobos do hemipênis (Zaher, 1999), como moleculares (Vidal *et al.*, 2000; Zaher *et al.* 2009; Vidal *et al.*, 2010). Embora as análises filogenéticas moleculares mais recentes (Zaher *et al.* 2009; Vidal *et al.*, 2010; Pyron *et al.* 2011) apresentem diferenças no posicionamento de alguns gêneros e definição de algumas tribos, corroboram conjuntamente a condição monofilética da família, e dentro desta, o reconhecimento de três linhagens correspondentes a dois grupos biogeográficos (Cadle, 1984a,b,c). Os gêneros incluídos no grupo Norte-americano (com ocorrência na America do Norte) são alocados por Zaher *et al.*, (2009) na subfamília Carphophiinae e por Vidal *et al.*, (2010) na subfamília Heterodontinae. De forma mais consensual, os gêneros pertencentes ao grupo Centro-Sul americano são incluídos nas subfamílias Dipsadinae e Xenodontinae, com distribuição centro e sul-americana, respectivamente (Cadle 1984a, b, c, 1988; Zaher *et al.* 2009).

Considerando a proposta de Zaher *et al.* (2009), Carphophiinae é definida por apresentar hemipênis levemente bilobado a unilobado, não capitado e sulco espermático dividido distalmente dentro do capítulo. Nesta proposta a subfamília é composta por três gêneros, *Carphophis*, *Contia* e *Diadophis*. Por outro lado, embora Vidal *et al.* (2010)

tenham mantido o status tribal de Heterodontinae, cuja composição inclui os gêneros de Carphophiinae, supracitados (*sensu Zaher et al.* 2009) e mais *Heterodon* e *Farancia*, apontam para um status filogenético incerto devido ao baixo suporte estatístico obtido. A subfamília Dipsadinae por sua vez congrega 24 gêneros predominantemente centro-americanos; é definida por hemipênis unilobados ou bilobação fortemente reduzida, hemipênis unicapitado, bifurcação distal do sulco espermático dentro ou na base do capitulo (Myers, 1974; Cadle, 1984b; Zaher 1999) e a subfamília Xenodontinae, para a qual não se conhecem sinapomorfias morfológicas (Zaher *et al.*, 2009), é representada por 53 gêneros sul-americanos e caribenhos. Ao longo da história sistemática da família, arranjos tribais foram propostos, principalmente em Dipsadinae e Xenodontinae. Com respeito à subfamília Dipsadinae, são reconhecidas até o momento as tribos Dipsadini (Zaher *et al.*, 2009; Vidal *et al.*, 2010), e Leptodeirini (Daza *et al.*, 2009; Zaher *et al.*, 2009; Vidal *et al.*, 2010). Contudo, vale ressaltar que o número reduzido de gêneros incluídos nestas análises (moleculares) tem impedido maiores esclarecimentos das relações filogenéticas entre os dipsadíneos (e.g. Daza *et al.*, 2009; Mulcahy e Macey, 2009). Com relação aos Xenodontinae, são comumente reconhecidas as tribos Elapomorphini, Tachymenini, Pseudoboini, Philodryadini, Hydropsini, Xenodontini e Alsophiini.

Mesmo considerando esses avanços na sistemática da família, nem todos os gêneros apresentam um posicionamento filogenético definido dentro da mesma. São exemplos os gêneros centro e sul-americanos: *Cercophis*, *Crisantophis*, *Diaphorolepis*, *Emmochliophis*, *Enuliophis*, *Enulius*, *Farancia*, *Heterodon*, *Hydromorphus*, *Lioheterophis*, *Nothopsis*, *Rhadinophanes*, *Sordellina*, *Synophis*, *Tantalophis*, *Thermophis*, *Uromacerina* e *Xenopholis*. Alguns, entretanto, foram previamente associados a arranjos tribais, mas devido à falta de evidências que os sustentem, foram

posteriormente mantidos como *incertae sedis* (Zaher, 1999). Este é o caso dos gêneros *Diaphorolepis*, *Emmochliophis*, *Nothopsis*, *Synophis* e *Xenopholis*, antes reunidos na tribo Nothopsini (Savitzky, 1974; Dowling e Duellman, 1978; Ferrarezzi 1994b).

A tribo Nothopsini

De acordo com Savitzky (1974) e Ferrarezzi (1994b), a tribo Nothopsini é formada pelos gêneros *Diaphorolepis* JAN 1863, *Emmochliophis* FRITTS E SMITH, 1969, *Nothopsis* COPE, 1871, *Synophis* PERACCA, 1896, e *Xenopholis* PETERS 1869, gêneros com distribuição centro e sul-americana, com ocorrência em Honduras, Nicarágua, Costa Rica, Panamá, Colômbia, Equador, Bolívia, Brasil e Guiana Francesa, (Uetz & Hallerman, 2010). Esses cinco gêneros contabilizam um total de doze espécies válidas: *Diaphorolepis laevis*, *D. wagneri*, *Emmochliophis fugleri*, *E. miops*, *Nothopsis rugosus* (Fig.1 a-b), *Synophis bicolor*, *S. calamitus*, *S. lasallei*, *S. plectoventralis*, *Xenopholis scalaris* (Fig.1 c-d), *X. undulatus* (Fig.1 e-f), e *X. werdingorum* (Fig.1 g-h), (Uetz & Hallerman, 2010). De acordo com Bogert (1964), Hills (1990) e Sheil & Grant (2001), os hábitos fossoriais e densidades populacionais baixas destas espécies dificultam o estudo destas enigmáticas serpentes.

Embora hajam estudos especificamente dirigidos para os gêneros de Nothopsini (e.g. Dunn & Dowling, 1957; Bogert, 1964; Fritz & Smith, 1969; Hills, 1990; Sheil, 1998; Köhler & Schmidt, 2001; Sheil & Grant, 2001), e outros que proporcionam hipóteses filogenéticas (Savitzky, 1974; Hillis 1990), as relações filogenéticas destes gêneros continuam alvo de debates.

Os cinco gêneros de Nothopsini já foram relacionados a diferentes grupos por diversos autores: Acrochordidae (Cope, 1871), Xenodontinae (Dunn e Dowling 1957; Savitzky, 1974; Hillis 1990; Ferrarezzi, 1994b), Natricidae (Underwood, 1967),

Amastriinae (Savage 2002), Dipsadinae (Zaher, 1999) e até mesmo Xenodermatinae (Smith, 1943; Dowling & Pinou, 2003), sendo esta última uma hipótese amplamente rejeitada por Dowling e Duellman (1978) e por estudos recentes baseados em dados moleculares como os de Zaher *et al.* (2009) e Vidal *et al.* (2010).

A família “Nothopidae” foi criada por Cope (1871), que descreveu o gênero *Nothopsis*. Cope fez uma importante referência à forma do osso pós-frontal, considerando o tamanho e o processo anterior que se estende pela margem externa do frontal, até chegar ao pré-frontal. Segundo este autor esta é uma condição presente nos representantes da família Achrochordidae, e *Nothopsis rugosus* difere dos gêneros desta família por possuir escamas ventrais; assim, o autor criou a família Nothopidae para alocar a nova espécie, e mencionou a possibilidade de o gênero *Xenodermus* pertencer a esta mesma família. Posteriormente, Smith (1943) posicionou *Nothopsis* junto a quatro gêneros do sudeste asiático, na subfamília Xenodermatinae. Segundo Dunn e Dowling (1957) essa associação de *Nothopsis* como um membro dos Xenodermatinae foi feita sobre uma afirmação equivocada, e dessa forma não há uma real relação desse gênero com os demais xenodermátíneos.

Uma vez relacionados *Nothopsis* e os gêneros de xenodermátíneos, Romer (1956) posicionou *Xenopholis* nessa subfamília, baseado na semelhança dos espinhos neurais das vértebras de *Xenopholis* com aqueles descritos em *Nothopsis* por Dunn (1942). Essa condição foi igualmente descrita para os gêneros *Cercaspis* (Wall, 1921) e *Xenodermus* (Smith, 1943), porém esses dois grupos se diferenciam amplamente de *Xenopholis* e *Nothopsis* em foliose e na morfologia hemipeniana, além de serem asiáticos (Dunn & Dowling, 1957; Zaher, 1999).

Bogert (1964) afirmou que a morfologia vertebral dos notopsíneos é muito similar à dos xenodermatíneos, sendo isto suficiente para incluir essas serpentes americanas na subfamília Xenodermatinae. Também sugere que *Diaphorolepis* e *Synophis* sejam relacionadas a *Ninia*, como o exposto por Peracca, (1896) e Dunn (1935), pois estes três gêneros compartilham a presença de escamas dorsais quilhadas, escama cloacal única, não apresentam fossetas apicais, possuem hemipênis levemente bilobados com a bifurcação do sulco espermático na porção média do corpo do órgão, e apresentam hipapófises nas vértebras do tronco. Porém, *Ninia* retém diferenças na folidose, como o escudo frontal dividido e a ausência de redução nas escamas dorsais. O fato de *Ninia* ter uma zigapófise levemente expandida como a de *Diaphorolepis* e uma crista neural como a de *Synophis* pode sugerir certa proximidade entre as espécies, mas o autor afirma que esta relação não é mais próxima entre estes gêneros do que entre *Ninia* e *Xenopholis*. Bogert (1964) achou diferenças na morfologia vertebral entre um adulto de *S. bicolor* e um juvenil da mesma espécie, e alertou para o fato de que mudanças ontogenéticas e dimorfismo sexual podem afetar as estruturas vertebrais.

Na sua classificação, Underwood (1967) não posicionou *Synophis* explicitamente e separou os notopsíneos em diferentes famílias. Devido à presença de hipapófise nas vértebras posteriores e ao sulco espermático bifurcado, *Diaphorolepis* e *Xenopholis* foram posicionados na família Natricidae, justificando que são gêneros mais distantemente relacionados com os outros desta família. Também com reservas, Underwood alocou *Nothopsis* dentro de Xenodermatinae, pontuando que, embora esse gênero tenha semelhanças com os xenodermatíneos, também apresenta uma morfologia diferente dos demais gêneros da família.

Posteriormente, Savitzky (1974), Ferrarezzi (1994b) e Wallach (1995) relacionaram novamente os cinco gêneros de notopsíneos e os definiram como um

grupo monofilético. Porém somente Savitzky (1974) apresentou uma análise filogenética da tribo.

Savitzky (1974) foi o único a apresentar uma análise filogenética incluindo os cinco gêneros de Nothopsini. Neste estudo, o autor utiliza 31 caracteres anatômicos, dentre os quais caracteres do tegumento, folidose, morfologia cefálica (músculos, ossos e glândulas), axial (músculos e vértebras) e hemipeniana. O grupo analisado por Savitzky (1974) é constituído pelos gêneros *Amastridium*, *Chersodromus*, *Diaphorolepis*, *Emmochliophis*, *Ninia*, *Nothopsis*, *Synophis* e *Xenopholis*; referidos conjuntamente como “serpentes niniformes” pelo autor. Os resultados da análise definiram as relações filogenéticas dos gêneros da seguinte forma: ((*Amastridium* (*Chersodromus*, *Ninia*)) ((*Diaphorolepis*, (*Emmochliophis*, *Synophis*)), (*Nothopsis*, *Xenopholis*))), evidenciando a tribo Nothopsini como um clado monofilético definido pelos caracteres de morfologia hemipeniana: cálices reduzidos e capítulo ausente. O clado *Xenopholis*+*Nothopsis* foi definido por: extremidade do espinho neural com canalização dorsal longitudinal; expansão lateral da extremidade do espinho neural em machos; articulação do pós-orbital ampla e longa; coloração do dorso uniformemente escuro, ou escuro com colar nugal claro, ou escuro com áreas de contraste não maiores que uma escama. Já o clado *Diaphorolepis*+*Emmochliophis*+*Synophis* foi definido por: cálices ausentes; processo pré-zigapofisial agudo em machos; glândulas infralabiais estreitas; escama pré-frontal única; fossetas apicais presentes nas escamas dorsais.

Embora *Nothopsis* e *Xenopholis* tenham sido incluídos em análises moleculares que os definem como não sendo aparentados e os posicionam em subfamílias diferentes, e apesar da falta de um maior número de grupos externos e caracteres na sua análise, a hipótese de Savitzky (1974) é a única hipótese filogenética para a tribo que inclui todos os gêneros já referidos como membros da mesma.

Dowling e Duellman (1978) definiram a tribo Nothopsini, a qual se assemelha a Dipsadini pela morfologia hemipeniana, mas se diferencia da mesma por apresentar hipapófises amplas ao longo de toda a coluna vertebral. A tribo Nothopsini *sensu* Dowling e Duellman (1978) é constituída pelos gêneros: *Amastridium*, *Chersodromus*, *Diaphorolepis*, *Geatractus* (= *Tropidodipsas*), *Ninia*, *Nothopsis*, *Paroxyrhopus* (= *Xenopholis*), *Synophis* e *Xenopholis*. Em uma nota de pé de página, os autores comentam a probabilidade de que esta tribo seja inválida.

Jenner (1981), no seu trabalho sobre a zoogeografia e taxonomia da subfamília Xenodontinae, posicionou o gênero *Diaphorolepis* na tribo Diaphorolepidini, ao lado de *Atractus*, *Chersodromus*, *Crisantophis*, *Elapomorphus*, *Enulius*, *Gomesophis*, *Pseudotomodon*, *Ptychophis* e *Sordellina*. Segundo a autora, Diaphorolepidini se define por apresentar hemipênis não capitados, cobertos por espinhos e com sulco bifurcado. Os gêneros *Nothopsis*, *Synophis* e *Xenopholis* foram alocados em Philodryadini, que passa a ser definida pela presença de um hemipênis bilobado ou simples, não capitado, com um sulco bifurcado, espinhos proximais e cálices distais. Jenner não incluiu o gênero *Emmochliophis* no seu trabalho.

Como já mencionado, Ferrarezzi (1994b) e Wallach (1995), consideraram a tribo Nothopsini como sendo monofilética. Ferrarezzi (1994b) enumerou os seguintes caracteres como sinapomorfias da tribo: dentição áglifa, hipapófises posteriores presentes, espinho neural expandido e achatado, zigapófises geralmente aumentadas, processo pré-zigapofisial agudo, hemipênis ligeiramente bilobado ou bilobado e não capitado, cálices geralmente indistintos, escudos pré-frontais geralmente únicos, escama anal única e fossetas apicais ausentes. Por outro lado, segundo Wallach (1995), o monofiletismo dos Nothopsini é sustentado pela presença de apenas três caracteres

derivados: pulmão traqueal, entrada traqueal terminal dentro do pulmão direito e perda completa do pulmão esquerdo.

Após os trabalhos mencionados anteriormente, os Nothopsini foram definidos simplesmente como uma tribo de “colubrídeos” *incertae sedis*, sem que haja uma designação clara da subfamília à qual pertencem (Sheil e Grant, 2001). Adicionalmente, a condição monofilética da tribo Nothopsini foi rejeitada por Zaher (1999) que, baseado em caracteres hemipenianos, alocou os gêneros como *incertae sedis* dentro da subfamília Dipsadinae.

Não obstante, Dowling e Pinou (2003) consideraram a hipótese de Smith (1943) como correta e alocaram aos gêneros *Diaphorolepis*, *Emmochliophis*, *Nothopsis*, *Synophis* e *Xenopholis* em Xenodermatidae, sendo assim os únicos representantes desta família na América. Os autores apresentam oito caracteres morfológicos que definem os xenodermátídeos, apontando que estes caracteres são chave para a definição da família e que, por não terem sido incluídos anteriormente nas descrições taxonômicas, promoveram a incorreta alocação dos gêneros em questão. Os caracteres empregados por estes autores são: narinas dilatadas, projetadas para frente que limita o tamanho dos escudos supralabiais anteriores, frequentemente reduzindo a altura dos primeiros supralabiais, tornando-os quase imperceptíveis; presença de escamas dorsais justapostas (mas do que imbricadas) em pelo menos cinco linhas mediodorsais; pupila vertical elíptica; forma do osso pós-orbital em “L”; presença de hipapófises nas vértebras posteriores; expansão e sobreposição das zigapófises formando uma crista e presença de hipapófise posterior; hemipênis bilobado, com região proximal curta, mas com lobos bem desenvolvidos; sulco espermático bifurcado, centrífugo e com a extremidade terminal no ápice dos lobos; ornamentação de espinhos perto da bifurcação do sulco espermático e nos lobos pode apresentar espinhos, papilas, “*flounces*” ou cálices.

Estudos moleculares mais recentes (Zaher *et al.*, 2009; Vidal *et al.*, 2010) rejeitam a associação dos Nothopsini com Xenodermatinae, posicionando-os dentro de Dipsadidae. Zaher *et al.* (2009), posiciona todos os gêneros de Nothopsini como *incertae sedis* dentro da família Dipsadidae. Posteriormente, Vidal *et al.* (2010), usando dados moleculares unicamente de *Nothopsis rugosus* e *Xenopholis scalaris*, posicionam dentro da subfamília Dipsadinae o gênero *Nothopsis*, como grupo irmão de *Leptodeira*, formando junto com *Imantodes* a tribo Leptodeirini; ao mesmo tempo, relacionaram *Xenopholis* com os demais gêneros de Xenodontinae, sem alocá-los em nenhuma das tribos desta subfamília, devido à falta de suporte dos seus resultados.

Os gêneros *Diaphorolepis*, *Emmochliophis*, *Nothopsis*, *Synophis* e *Xenopholis*

O material disponível dos gêneros de Nothopsini nas coleções herpetológicas é escasso, e as publicações referentes a estas espécies são poucas. Exemplares dos gêneros *Diaphorolepis* (Fig. 2) e *Emmochliophis* (Fig. 3) são os mais escassos, sendo as espécies de *Emmochliophis*, *D. laevis*, *Synophis calamitus* e *S. plectovertebralis*, (Fig. 4) somente conhecidas pelos seus espécimes-tipo (Uetz & Hallerman, 2010). As demais espécies são mais comuns, no entanto, sem serem abundantes. Alguns trabalhos tentaram de estabelecer as relações entre as espécies desses gêneros, porém a metodologia usada e os grupos externos incluídos na análise fizeram com que suas conclusões sejam questionáveis (ver Hillis, 1990).

Diaphorolepis JAN, 1863 (Espécies: *D. wagneri* JAN, 1863; *Diaphorolepis laevis* WERNER, 1923).

Poucos trabalhos se referem ao gênero *Diaphorolepis*, sendo Bogert (1964) o único que o utiliza como grupo central de estudo. Bogert (1964) compara *D. wagneri* (Fig. 2) com *S. bicolor* e *S. lasallei*, e afirma que dadas as especializações das vértebras

das espécies de *Synophis* e o conspícuo alargamento das escamas da linha vertebral em *Diaphorolepis*, esses dois gêneros são facilmente distinguíveis entre si. Além dessas, existem outras diferenças relacionadas ao tamanho do olho: em *Diaphorolepis* o diâmetro do olho é mais de duas vezes a distância que separa a margem ventral da órbita das escamas supralabiais, enquanto que em *Synophis* o diâmetro do olho é duas vezes ou menos essa mesma distância. Não obstante, dada a semelhança em outros caracteres de folidose, dentição, redução de escamas e morfologia hemipeniana, Bogert (*op. cit.*) afirmou que as relações destes dois gêneros são muito próximas, e sugere, ao mesmo tempo, que estes são relacionados mais distantemente a *Xenopholis*, dadas as semelhantes modificações vertebrais que os três grupos apresentam.

Emmochliophis FRITTS E SMITH, 1969 (Espécies: *Emmochliophis miops* (BOULENGER, 1898); *E. fugleri* FRITTS E SMITH, 1969).

Emmochliophis (Fig. 3) é definido por uma única e notável característica nas suas vértebras (Fig.3 d-f), descrita por Fritts e Smith (1969) como um mecanismo anti-torção que complementa a função da articulação zigantro-zigósfero. Segundo estes autores, a vértebra exibe uma das mais extremas modificações conhecidas em serpentes. Tal modificação consiste numa expansão laminar lateral do processo pré-zigapofisial, com bordas expandidas formando, anteriormente, um processo em haste e posteriormente apresentando um sulco, no qual se articula o processo em haste da vértebra imediatamente posterior (Fritts & Smith *op. cit.*). Esta condição está presente só em *E. fugleri*, mas o monofiletismo do gênero foi corroborado pelos trabalhos de Hillis (1990) e Sheil (1998), comentados adiante.

Quando Hillis (1990) descreveu uma nova espécie de *Synophis* e analisou as relações filogenéticas das espécies desse gênero, propôs mudanças na taxonomia de

Synophis e *Emmochliophis*. Nos resultados deste trabalho, Hillis apresenta o clado ((*S. miops*, *E. fugleri*) (*S. lasallei* (*S. bicolor*, *S. calamitus*))), no qual sugere uma maior relação entre *S. miops* e *E. fugleri* do que entre *S. miops* e as demais espécies de *Synophis*. Embora *Emmochliophis* seja definido pela presença da especialização da vértebra em *E. fugleri* (Fritts & Smith, 1969) que é uma condição ausente em *S. lasallei* e *S. bicolor*, até o ano da publicação do trabalho do Hillis, a morfologia vertebral de *S. miops* não tinha sido descrita. Desta forma, não era possível estabelecer se a modificação vertebral era uma sinapomorfia do clado *S. miops*+*E. fugleri* ou uma autapomorfia de *E. fugleri*. (Só em 1998, Sheil conseguiria resolver esta questão, ver abaixo). Apesar disso, a relação entre as duas espécies estava sustentada por mais cinco sinapomorfias, definindo então *Synophis* como um gênero parafilético. Assim, perante esses resultados, Hillis (1990) sinonimizou *Synophis miops* Boulenger 1898 com *Emmochliophis miops* (Boulenger 1898) tornando o gênero monofilético.

Sheil (1998) comparou o holótipo de *E. miops* com a descrição original de Boulenger (1898), e encontrou diferenças nas contagens de escamas. Enquanto Boulenger descreve 138 escamas ventrais, 91 caudais e 19 dorsais, Sheil (1998) descreveu 145 ventrais e 93 subcaudais, além de especificar que as 19 linhas de escamas dorsais não têm redução, detalhe omitido pelo Boulenger. Neste mesmo estudo, Sheil descreve a vértebra de *E. miops* (Fig.3 j-k), e assim resolveu a questão levantada por Hillis (1990), sobre o “mecanismo anti-torção” da vértebra de *E. fugleri*. Esta característica foi definida como autapomorfia de *E. fugleri*, já que *E. miops* não a apresenta. Embora a morfologia vertebral nas duas espécies seja similar, a pós-zigapófise da vértebra de *E. miops* não se projeta até alcançar a vértebra precedente (Sheil, 1998). Porém, Sheil (*op.cit.*) concorda com a hipótese de Hillis (1990) sobre a condição monofilética de *Emmochliophis*, sustentada pela ausência da escama loreal, a

projeção lateral da pós-zigapófise sem fusão com as pré-zigapófise e o mesmo número de escamas dorsais.

Nothopsis COPE, 1871 (Espécie: *Nothopsis rugosus* COPE, 1871)

Dunn & Dowling (1957), revisaram as espécies *N. affinis* Boulenger, 1905 e *N. torresi* Taylor 1951, concluindo que estas espécies são apenas variações de *N. rugosus*, assim reiterando a monoespecificidade do gênero. De acordo com Dunn & Dowling (*op. cit.*), *Nothopsis rugosus* tem aparência de boídeo devido à escamação particular da cabeça. A superfície dorsal da cabeça de *Nothopsis* é coberta por numerosas escamas pequenas granulosas, e a maior parte dos escudos cefálicos são fragmentados em algum grau. Os internasais estão completos e em contacto entre si, os pré-frontais estão fragmentados em três a cinco fileiras de pequenas escamas quilhadas (de 30 a 60 escamas). O escudo frontal é usualmente dividido, pelo menos parcialmente, por uma sutura medial longitudinal, que também pode ser invadida por pequenas escamas. Os dois escudos parietais não estão em contato e são separadas da frontal por uma a três linhas de pequenas escamas. A região loreal é ocupada por 5 a 10 escamas de tamanho similar às escamas dorsais. Os olhos são pequenos, a pupila é redonda e estão localizados dorsalmente (Dunn & Dowling, 1957).

Com respeito às relações filogenéticas de *Nothopsis* com outros gêneros de Nothopsini, Bogert (1964) sugere a sua relação com *Diaphorolepis* e *Synopsis*, pontuando que, apesar da similaridade das vértebras de *Nothopsis* com estes dois, seu parentesco parece ser remoto devido a diferenças importantes na foliose e na morfologia hemipeniana.

McDowell (1987) excluiu *Nothopsis* da família Xenoderminae de Underwood (1967) e relacionou este gênero com os Xenodontinae, comentando a semelhança entre

a hipapófise de *Nothopsis* com a hipapófise das vértebras posteriores presente nos Natricinae.

Synophis PERACCA, 1896 (Espécies: *S. bicolor* PERACCA, 1896; *S. lasallei* MARIA 1950; *S. calamitus* HILLIS 1990; *S. plectovertebralis* SHEIL E GRANT 2001).

As relações filogenéticas do gênero foram estabelecidas por Hillis (1990), na descrição de *Synophis calamitus* (Fig.4 a-c). Hillis usou na sua análise 16 caracteres morfológicos, e como grupo externo o gênero *Diaphorolepis*, provável grupo-irmão do clado formado por *Synophis* e *Emmochliophis*, conforme sugerido por Bogert (1964) e Savitzky (1974). Hillis (1990) removeu a espécie *S. miops* do gênero, transferindo-a ao gênero *Emmochliophis*, portanto restringindo o gênero *Synophis* às espécies *S. lasallei*, *S. bicolor* e *S. calamitus*, e definindo-o então como um gênero monofilético.

Em 2001, Sheil e Grant descreveram *S. plectovertebralis* (Fig.4 d-h), e questionaram a condição monofilética de *Synophis* na hipótese proposta por Hillis (1990). Esses autores pontuaram que o monofiletismo do gênero não teria sido testado com adequado rigor, já que Hillis utilizou *Diaphorolepis* como o único grupo externo, assumindo *a priori* o monofiletismo de *Synophis*. De acordo com Sheil e Grant (2001), os caracteres de Hillis (1990) que separam *Emmochliophis* e *Synophis* de *Diaphorolepis* são: 1) a expansão da pós-zigapófise, que também ocorreria no gênero *Xenopholis* e 2) a presença de menos de 160 escamas ventrais, característica que também se apresenta em *D. laevis*. Além dessas características, a ausência de redução das fileiras de escamas dorsais apresentada por Hillis como uma sinapomorfia do clado *E. miops* + *E. fugleri* ocorre igualmente em *Xenopholis*. Desta forma, os autores concluem que é necessária uma análise cladística rigorosa com caracteres e grupos externos apropriados, sugerindo

a inclusão, de *Nothopsis* e *Xenopholis*, além de *Diaphorolepis*, considerados como notopsíneos por Ferrarezzi (1994b).

Em nota taxonômica, Sheil e Grant (2001) sugerem que *Synophis bicolor* possa consistir de duas espécies alopátricas. Como afirmam os autores, a localidade tipo da espécie é muito vaga [“*America meridionale*” (Peracca, 1896)]. Bogert (1964) assumiu como variação intra-específica a grande diferença no número de ventrais e subcaudais dos exemplares do Equador estudados por ele (ventrais de 160 a 166; caudais de 103 a 106) e a descrição original (ventrais 180, caudais 136); porém o exemplar descrito por Nicéforo-Maria (1970), um macho, coletado perto de Medellín, Colômbia possui 184 ventrais e 127 caudais, mais semelhante ao holótipo do que a qualquer dos exemplares equatorianos estudado por Bogert. Dessa maneira se considera essa ampla variação merística como provável evidência da existência de duas espécies alopátricas, conforme sugerido por Sheil e Grant (2001).

Xenopholis PETERS 1869 (Espécies: *Xenopholis scalaris* (WUCHERER, 1861); *Xenopholis undulatus* (JENSEN, 2009); *Xenopholis werdingorum* JANSEN, ÁLVAREZ & KÖHLER, 2009).

A característica mais distintiva do gênero *Xenopholis* é a expansão dorsal do espinho neural nas vértebras (Boulenger, 1896; Hoge e Federsoni 1975). Com base nesta característica e na morfologia hemipeniana, o gênero já foi posicionado em diferentes famílias e subfamílias de serpentes, a saber: Natricidae (Underwood, 1967), Xenodontinae (Savitzky, 1974; Ferrarezzi, 1994b; Wallach, 1995), Dipsadinae *incertae sedis* (Zaher, 1999), Xenodermatinae (Dowling & Pinou, 2003). Segundo Zaher *et al.* (2009), a morfologia hemipeniana típica de dipsadídeos, e a presença de uma articulação septomaxilar-frontal bem desenvolvida, além da evidência imunológica

obtida por Cadle (1984a) sugerem a relação de *Xenopholis* com os Dipsadidae, refutando o posicionamento do gênero na subfamília Xenodermatinae. Zaher *et al.* (2009) posicionam *Xenopholis* na família Dipsadidae, porém *insertae sedis*.

Mais recentemente, evidências moleculares obtidas por Vidal *et al.* (2010) e Pyron *et al.* (2011) sugerem o relacionamento de *Xenopholis* com os Xenodontinae, porém Vidal *et al.* (2010) não o posicionam dentro de nenhuma das tribos estabelecidas para esta subfamília devido à falta de um grau razoável de confiança nos resultados obtidos. Os resultados de Vidal *et al.* (2010) posicionam *Xenopholis* na base da tribo Xenodontinae; já os de Pyron *et al.* (2011) o relacionam como grupo irmão de *Hydrodynastes gigas*.

As análises moleculares fornecem evidências para que *Nothopsis* seja alocado na subfamília Dipsadinae (Zaher *et al.*, 2009; Vidal *et al.*, 2010). Já, por outro lado, embora *Xenopholis* tenha sido apontado como um representante da subfamília Xenodontinae (Zaher *et al.*, 2009; Vidal *et al.*, 2010) seu posicionamento nesta se mantém questionável dada a falta de evidências que sustentem seu posicionamento de forma congruente.

Desta forma, o presente estudo visa gerar a maior quantidade possível de informação morfológica hemipeniana, craniana e vertebral para os gêneros em questão e realizar uma análise filogenética exploratória, para testar o monofiletismo da tribo. Esta análise se considera preliminar, uma vez que a quantidade de táxons incluídos e caracteres aqui definidos são limitados e porque, de acordo com Zaher *et al.* (2009), acredita-se na necessidade de realizar análises conjuntas de evidência morfológica e molecular para estabelecer as relações filogenéticas das serpentes.

2. OBJETIVOS

- Descrever e comparar a morfologia craniana, vertebral e hemipeniana das espécies disponíveis do gênero *Xenopholis*;

- Comparar a anatomia com os outros gêneros da tribo Nothopsini, *Emmochliophis*, *Diaphorolepis*, *Nothopsis*, *Synophis* e *Xenopholis*, e com os gêneros *Amastridium*, *Chersodromus* e *Ninia*, já considerados mais próximos com base em evidência morfológica;

- Definir caracteres filogenéticos com base na morfologia estudada, e realizar uma análise exploratória testando o monofiletismo da tribo.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Material estudado

Estudou-se e comparou-se material biológico disponível de crânio, vértebras e hemipênis das “espécies de niniformes” *sensu* Savitzky (1974). Este grupo inclui os gêneros da tribo Nothopsini (*Diaphorolepis*, *Nothopsis*, *Synophis* e *Xenopholis*) e os gêneros que já foram indicados como os mais próximos com base em uma análise filogenética. As espécies estudadas são: *Amastridium veliferum*, *Chersodromus liebmanni*, *Ninia atrata*, *N. diademata*, *N. hudsoni*, *N. psephota*, *N. sebae*, *Nothopsis rugosus*, *Synophis bicolor*, *S. lasallei*, *Xenopholis scalaris* e *X. undulatus* (veja uma lista e informações sobre a procedência dos exemplares estudados no Anexo I).

Obtiveram-se imagens digitais de alta resolução de raios-X CT SCAN do crânio de *Diaphorolepis wagneri*, o qual foi usado nas comparações anatômicas e na definição dos estados dos caracteres.

O material em coleção do gênero *Emmochliophis* e das espécies *Diaphorolepis laevis*, *Synophis calamitus*, *S. plectovertebralis* e *Xenopholis werdingorum*, é muito raro e escasso, e portanto indisponível para realizar as dissecções necessárias próprias deste estudo.

3.2 Preparação do material

3.2.1 Crânio e Vértebras

Crânio e Vértebras foram preparados segundo a técnica de diafanização de Song e Parenti (1995), que consiste em submeter o material biológico a banhos corantes de Vermelho de Alizarina, para evidenciar as estruturas ósseas e dentárias e de Azul de

Alcian, para evidenciar as estruturas cartilaginosas e, em seguida, efetuar a digestão dos tecidos moles em solução enzimática (pancreatina). Uma vez tratados, os exemplares são conservados em glicerina 75%.

3.2.2 Hemipênis

Para preparação dos hemipênis foi usada a técnica descrita por Zaher (1999) e Zaher & Prudente (1999), por sua vez derivadas da técnica descrita por Manzani & Abe (1988) e Pesantes (1994). Os hemipênis foram retirados de espécimes preservados, através de incisão medial ventral na cauda, sendo então submetidos a banho em solução de KOH 0,5% para restaurar-lhes a flexibilidade e evertidos manualmente, preenchidos com vaselina colorida para permitir uma melhor visualização da ornamentação e finalmente preservados em solução de etanol a 70%.

3.2.3 Ct-scan

As imagens de tomografia computadorizada de alta resolução por raios-X (CT SCAN) do exemplar de *Diaphorolepis wagleri* foram obtidas e cedidas por David Kizirian, do American Museum of Natural History. A partir destas se obtiveram as informações necessárias para incluir a espécie nas descrições de anatomia comparada e estabelecer os estados de caráter utilizados na matriz.

A tomografia computadorizada de alta resolução por raios-X (CT SCAN) é uma técnica não destrutiva para a visualização de estruturas no interior de objetos sólidos opacos, obtidas como segmentos “fatias” e processadas para a geração de uma visualização tridimensional destas estruturas. Esta técnica é útil para uma vasta gama de materiais, incluindo rochas, ossos, metais, materiais cerâmicos e tecidos moles (Digital Morphology, 2011).

3.3 Descrições Morfológicas e Anatomia Comparada

Descreveu-se a anatomia craniana, vertebral e hemipeniana de *Xenopholis scalaris* e *X. undulatus*. Com base nestas descrições, comparou-se a morfologia hemipeniana dessas espécies com *Amastridium veliferum*, *Ninia atrata*, *N. diademata*, *N. hudsoni*, *N. psephota*, *N. sebae*, *Nothopsis rugosus*, *Synophis bicolor* e *S. lasallei*; e a morfologia cranial e vertebral com *A. veliferum*, *Chersodromus liebmanni*, *Ninia atrata*, *N. sebae*, *Nothopsis rugosus* e *S. bicolor*. Estes táxons foram escolhidos por pertencer ao grupo analisado por Savitzky (1974), cujo trabalho era até o momento a única hipótese filogenética abrangendo os cinco gêneros da tribo Nothopsini e utilizando evidência morfológica.

Cada complexo foi descrito e sem seguida desarticulado. Quando possível, pelo menos um exemplar de cada gênero foi ilustrado da forma mais adequada. No caso de gêneros não monotípicos, foram feitas comparações interespecíficas usando as espécies disponíveis.

No estudo da morfologia vertebral foram utilizadas vértebras anteriores (entre a sexta e a décima vértebras); para isto, uma ou duas vértebras anteriores de cada gênero foram desarticuladas e ilustradas.

A nomenclatura empregada segue os trabalhos de Dowling & Savage (1960), Savage (1997) e Zaher (1999) para a morfologia hemipeniana; Underwood (1967), Marx & Rabb (1972), Cundall (1981) e Cundall e Irish (2008) para a morfologia craniana; Hoffstetter e Gasc (1969) para morfologia vertebral.

3.4 Análise Filogenética

A análise filogenética realizada neste estudo é exploratória, e por este motivo deve ser considerada preliminar e não pretende ser conclusiva. Devido à posição *incertae sedis* dos gêneros de Nothopsini dentro da família Dipsadidae (Zaher *et al.*, 2009), uma análise completa deve incluir um maior número de representantes das três subfamílias que compõem Dipsadidae e uma maior quantidade de informação que a usada neste estudo. O objetivo da análise aqui apresentada foi testar a evidência morfológica obtida e comparar os Nothopsini dentro de um contexto mais amplo. Para a definição e codificação dos caracteres, foram avaliadas e incluídas as seguintes estruturas: hemipênis, complexo palatomaxilar, *suspensorium*, mandíbula, ossos frontais, pós-orbitais e vértebras.

A matriz de caracteres (38 táxons e 77 caracteres) é fornecida no Anexo III. Todos os caracteres foram descritos, bem como os seus estados correspondentes. Para todas as espécies os estados dos caracteres foram codificados com base em observações próprias dos espécimes, exceto para *Emmochliophis fugleri*, cujas informações foram obtidas da literatura e ilustrações disponíveis (ver referências na descrição de caracteres); e para *Diaphorolepis wagneri*, para a qual foram utilizadas imagens geradas por tomografia computadorizada de alta resolução.

3.4.1 Grupo interno e externo

O grupo interno deste estudo é constituído pelos gêneros pertencentes à tribo Nothopsini *sensu* Ferrarezzi (1994b): *Nothopsis*, *Diaphorolepis*, *Emmochliophis*, *Synophis* e *Xenopholis* (sendo no total 12 espécies). Excetuando o gênero *Emmochliophis* e as espécies: *Diaphorolepis laevis*, *Synophis calamitus*, *S. pectovertebrales* e *Xenopholis werdingorum*, foram estudados exemplares de todas as

demais espécies da tribo. O grupo externo se constituiu de representantes do maior número de gêneros da família Dipsadidae com material disponível para estudo, incluindo gêneros das subfamílias Dipsadinae (*Adelphicos*, *Amastridium*, *Atractus*, *Chersodromus*, *Coniophanes*, *Dipsas*, *Geophis*, *Hypsiglena*, *Imantodes*, *Leptodeira*, *Ninia*, *Pseudoleptodeira*, *Rhadinaea*, *Sibon*, *Sibynomorphus* e *Urotheca*), Carphophinae (*Diadophis*), Xenodontinae (*Clelia*, *Conophis*, *Crisantophis*, *Hydrodynastes*, *Philodryas*, *Pseudoeryx*, *Tachymenis* e *Xenodon*) e Dipsadidae incertae sedis (*Enuliophis* e *Enulius*) sensu Zaher *et al.* (2009). *Thamnophis elegans* (Natricidae) foi empregada para enraizar as topologias.

3.4.2 Análise filogenética

A análise filogenética foi realizada usando a metodologia cladística proposta por Hennig (1966), e resumida pelos autores Goloboff (1998), Kitching, *et al.* (1998) e Schuh (2000); os caracteres foram tratados como não aditivos (Fitch, 1971) e com pesos iguais (Grant & Kluge, 2003). Os dados inaplicáveis para determinados táxons foram codificados na matriz com a marcação “-“, para diferenciá-los dos dados desconhecidos (*missing data*) codificados com “?” (Platnick *et al.*, 1991; Maddison, 1993). A matriz de 38 táxons e 77 caracteres foi construída utilizando o programa Mesquite 2.5 (Maddison & Maddison, 2008); as análises foram realizadas com o programa TNT 1.1, usando (Goloboff *et al.*, 2008) busca tradicional heurística, com 500 adições aleatórias, guardando 15 cladogramas por réplica na memória e em seguida submetendo-os a recombinações de ramos (TBR, *tree bisection reconnection*) para busca de cladogramas mais parcimoniosos. Os ramos foram colapsados quando o comprimento mínimo era igual a zero. A proposta de classificação usada nestas análises segue a apresentada por Zaher *et al.* (2009).

Após a construção do cladograma mais parcimonioso os caracteres foram otimizados para verificar as hipóteses de transformação dos mesmos (Swofford & Maddison, 1987), avaliando a sequência das mudanças dos estados e presumindo sua condição ancestral (Hormiga *et al.*, 2000). A otimização dos caracteres foi realizada no programa WinClada ver. 1.00.08, e o critério de otimização utilizado foi ACCTRAN (accelerated transformation), por ser o que preserva mais hipóteses de homologia primária (de Pinna, 1991).

4. RESULTADOS

São apresentadas aqui as descrições morfológicas do crânio, das vértebras e dos hemipênis das espécies disponíveis de *Xenopholis* e a comparação destas com as descrições dos demais “niniformes” (*sensu* Savitzky, 1974). Posteriormente, são descritos os caracteres utilizados na análise filogenética exploratória e os resultados desta (ver matriz no Anexo III).

4.1 Descrição de *Xenopholis undulatus* e *X. scalaris*

4.1.1 Morfologia Craniana

As descrições e comparações morfológicas do crânio (Fig. 5-7) estão divididas em quatro complexos anatômicos: complexo nasal, caixa craniana, complexo palatomaxilar e *suspensorium*, e mandíbula. Estas descrições são baseadas em um exemplar de *Xenopholis undulatus* (MZUSP 13988) e outro de *X. scalaris* (MZUSP 17982).

Complexo nasal (Fig.5)

O complexo nasal é composto por uma pré-maxila, duas septomaxilas, dois vômeres e dois nasais. A pré-maxila de *Xenopholis* possui um formato triangular, cuja margem anterior é levemente convexa; o processo nasal é delgado em vista frontal e largo em vista lateral, na medida em que se projeta para cima se curva posteriormente, até alcançar a margem anteromedial dos nasais. Os processos transversos da pré-maxila são curtos, largos e levemente curvados para baixo. Os processos vomerianos são desenvolvidos e apresentam um comprimento equivalente ao da largura do pré-maxilar, medido entre as extremidades dos processos transversos.

A septomaxila delimita dorsalmente o órgão vomeronasal que se aloca na região anterior do crânio. Sua extremidade anterior alcança a base dos processos vomerianos da pré-maxila, de forma retilínea. Em vista lateral, a septomaxila apresenta um processo ascendente que se direciona posteriormente sem contatar a margem lateral do nasal. Situada em uma posição posterior ao processo ascendente está a lâmina que delimita dorsalmente o órgão vomeronasal, ou seja, o corpo da septomaxila. Em vista ventral, esta lâmina é côncava, sua margem posterior é arredondada e em sua região medial apresenta uma reentrância, situada próxima à base de seu processo frontal. A margem anterior da lâmina é irregular. O processo posterior da septomaxila consiste em uma barra delgada que forma em sua extremidade uma área expandida para se articular com o frontal, denominado de processo frontal da septomaxila. Na superfície ventral desta extremidade do processo posterior da septomaxila ocorre ainda um pequeno processo que se articula com o processo dorsal do vômer, sem que este alcance o frontal.

O vômer, que delimita ventralmente o órgão vomeronasal, é formado por um corpo globular que apresenta três processos, um processo anterior e dois posteriores. O processo anterior do vômer é estreito e retilíneo e se aloca entre os processos anteriores das septomaxilas e os processos vomerianos da pré-maxila. Ventralmente, o corpo globular do vômer apresenta uma abertura em fenda pela qual passa o ducto do órgão vomeronasal, delimitado dorsalmente pela septomaxila. Em *Xenopholis undulatus*, os processos posteriores, dorsal e ventral, não se contatam; o processo dorsal é largo e levemente curvado na direção ventral; o processo ventral é delgado e sua extremidade se projeta levemente para cima. Em *X. scalaris*, os processos posteriores dorsal e ventral do vômer se contatam em suas extremidades por uma barra vertical delgada, formando o anel do vômer, como denominado por Marx e Rabb (1972).

Em *Xenopholis*, as lâminas dorsais dos nasais são menores que os frontais e apresentam um formato relativamente quadrado, com dois processos, um anterior e um posterior. O processo anterior é curto e arredondado e não alcança o processo nasal da pré-maxila. O processo posterior corresponde aproximadamente ao dobro do comprimento do processo anterior, é delgado e retilíneo. A margem lateral dos nasais é levemente côncava, com arestas proeminentes e arredondadas. As lâminas mediais dos nasais, em sua região posterior, se estendem além das extremidades dos processos posteriores das lâminas dorsais, porém sem contatar a margem anterior dos frontais.

Caixa craniana (Fig.5 e 7)

A caixa craniana, como definida por Cundall e Irish (2008), é formada por um conjunto de ossos que circundam o cérebro, tais como frontais, parietal, supraoccipital, exoccipital, proótico, parabasisfenóide e basioccipital, bem como pelos ossos móveis associados à caixa craniana, tais como pré-frontais e pós-orbitais.

Os frontais (Fig. 5a) são levemente mais longos do que largos, compondo quase completamente a margem dorsal da órbita. Não se articulam com os nasais e possuem margens anteriores curvadas posteriormente, com contornos irregulares. Em sua margem anterior, os frontais se contatam aos processos frontais das septomaxilas através de um processo abaulado e defletido lateralmente, denominado de processo septomaxilar. Este é o único ponto de articulação entre o complexo nasal e os frontais, pois os processos posteriores dos nasais não alcançam este ponto de articulação e os processos posteriores dos vômeres, embora terminem muito próximos, não se articulam de fato aos frontais. Em *X. scalaris* estes processos septomaxilares estão presentes porém não são defletidos lateralmente, mas sim são retilíneos. Em vista dorsal, a margem ânterolateral dos frontais é levemente curvada e expandida anteriormente, no

ponto de articulação com os pré-frontais. Na região posterior da margem lateral dos frontais há uma pequena reentrância e, ao lado desta, posiciona-se a extremidade dorsal do pós-orbital, sendo o tamanho da reentrância e da extremidade do pós-orbital semelhantes. Ventralmente, os frontais se articulam com o processo cultriforme do parabasisfenóide (Fig 5b) e suas extremidades anteriores ultrapassam a extremidade anterior deste processo. Os processos ventrais dos frontais, juntamente com a altura e comprimento da crista mediana do processo cultriforme do parabasisfenóide e o parietal delimitam a fenestra óptica. Esta fenestra é bastante reduzida nos representantes deste gênero. Em vista ventral desta região, lateralmente ao parabasisfenóide observam-se dois processos alinhados que margeiam a fenestra óptica. O processo anterior situa-se na face ventromedial da porção posterior de cada frontal e está direcionado posteriormente. O processo posterior está posicionado na margem anteromedial do parietal e está direcionado anteriormente. Em *X. scalaris* ambos os processos são largos, de tamanhos equivalentes e apresentam contato entre si, excluindo o parabasisfenóide do assoalho da passagem do nervo óptico. A margem anterior do processo do parietal é reta e mais curta do que o processo de *X. undulatus*, que por sua vez, é mais alongado e com margem lateral curva.

O parietal (Fig. 5a) apresenta uma forma pentagonal invertida. Abaulado, sua região medial é um pouco mais larga que as regiões anterior e posterior. A margem anterior é côncava, porém pouco profunda. Os processos pós-orbitais, por sua vez, são largos e curtos. As margens laterais são côncavas na região anterior e se tornam convexas na região posterior. A margem posterior possui formato de “V”, é pronunciada e articula-se com os ossos supraoccipital e proótico. Em *X. undulatus* a crista do parietal é estreita, porém bastante evidente, se apresenta em forma de “V” e seus extremos anteriores se iniciam lateralmente, nos processos pós-orbitais e convergem

posteriormente, à altura da região medial do parietal, pouco antes da extremidade dorsal posterior do osso. *Xenopholis scalaris* apresenta duas cristas curtas que não se unem na região posterior, como se fechassem o “V”, além disso, são mais finas e discretas que as observadas em *X. undulatus*. Ventralmente, o parietal se articula com o parabasisfenóide e com o prótico (Fig. 5b). Na sutura parietal-parabasisfenóide, ventral à fenestra óptica, o parietal apresenta de cada lado um processo afilado projetado anteriormente (supracitado), ultrapassando a fenestra óptica e a sutura ventral entre o parietal e os frontais. O parabasisfenóide se encaixa entre estes dois processos.

O supraoccipital (Fig. 5a) é delimitado anteriormente pelo parietal, lateralmente pelo prótico e posteriormente pelo exoccipital, sem contatar o supratemporal e sem delimitar dorsalmente o forame magno. A margem anterior do supraoccipital apresenta uma forma de “V” com um ângulo obtuso, no ponto de articulação com o parietal. Sua margem posterior é convexa, apresentando uma sutil saliência em seu ponto medial, à frente a sutura dos exoccipitais, com os quais toda a margem posterior do supraoccipital faz contato. Na superfície do supraoccipital observou-se uma crista bastante evidente que se assemelha à forma de um “m”, cujos extremos laterais são sinuosos e estendidos transversalmente até chegar perto da margem posterolateral do osso.

Os próticos (Fig. 7), situados pósterolateralmente na caixa craniana, são ossos irregulares e apresentam dois forames para a passagem do nervo trigêmeo (V). Estes dois forames são separados por um osso delgado denominado laterosfenóide. O forame mais anterior e menor corresponde à passagem do ramo maxilar (V₂) enquanto que o mais posterior e maior corresponde à passagem do ramo mandibular (V₃) do trigêmeo. Ventralmente à abertura do V₂, situado na margem anterior do prótico está presente um pequeno forame, que provavelmente corresponda ao forame do nervo *constrictor internus dorsalis* (cid) (Rieppel, 1979) e lateralmente a este, logo abaixo da abertura do

V₃ dois forames menores, que provavelmente correspondam aos ramos hiomandibular e palatino do nervo facial (VII).

Os exoccipitais (Fig. 7) resultam da fusão embriológica do opistótico e do exoccipital propriamente dito (Jollie, 1960). Articulam-se entre si na região dorsal mediana do crânio, são delimitados anteriormente pelo supraoccipital, lateralmente pelo proótico e ventralmente pelo basioccipital. Estas estruturas formam a borda dorsolateral do forame magno. Lateralmente, os exoccipitais formam a borda anterior das cristas circumfenestralis (proótica e tuberalis) que circundam a fenestra ovalis e a abertura lateral do *recessus scalae tympani*. A crista tuberalis recobre lateralmente a abertura lateral do *recessus scalae tympani* que por sua vez está separado dorsalmente da fenestra ovalis pela crista interfenestralis. A crista proótica recobre dorsalmente a base da columela e a fenestra ovalis enquanto que estas duas estruturas estão recobertas ventralmente pela crista tuberalis. Nas duas espécies de *Xenopholis* a crista circumfenestralis é alongada e se estende anteriormente até o proótico.

O complexo parabasisfenóide (Fig. 5b) é formado pelos ossos basisfenóide e parasfenóide, que se fusionam embriologicamente em squamata formando uma única estrutura óssea (Bellairs e Kamal, 1981). Posteriormente, o parabasisfenóide é largo e sua superfície ventral é plana; já na região anterior, apresenta aspecto acicular (processo cultriforme) e possui contorno côncavo. O processo cultriforme se estende desde a sutura dos frontais com o parietal até pouco antes do início da base dos processos septomaxilares dos frontais, na altura da extremidade anterior dos processos coanaís dos palatinos. As margens do processo cultriforme são retas e, conforme este se projeta anteriormente, vai se afilando até terminar numa ponta muito fina. Nas margens laterais do processo cultriforme se observam sulcos largos que correspondem às cicatrizes das *trabeculae cranii* (cartilaginosas). Na direção posterior o parabasisfenóide se alarga de

forma bastante evidente até a altura do parietal/proótico, onde novamente se estreita, mas de forma bem sutil. A sutura parabasisfenóide-basioccipital é reta.

O ramo palatino do nervo facial (VII) (Fig 7) emerge através do forame situado ventralmente ao ramo mandibular do trigêmeo (V_3) conforme citado acima. Este ramo penetra na abertura posterior do canal vidiano e segue seu curso internamente até emergir através da abertura anterior do canal vidiano situado na sutura entre o parabasisfenóide e o parietal. O nervo *constrictor internus dorsalis* (cid) emerge a partir de um forame situado ventralmente ao forame do ramo maxilar do trigêmeo, no proótico, penetra na abertura situada na porção pósterolateral do parabasisfenóide, passa por dentro de um canal curto que se direciona lateralmente até se unir e emergir no forame anterior do canal vidiano juntamente com o ramo palatino do nervo facial. Esta é a condição observada nas duas espécies de *Xenopholis*.

O basioccipital (Fig. 5b) apresenta uma forma aproximadamente hexagonal. A margem anterior é reta e se articula com o parabasisfenóide; as margens laterais anteriores são inclinadas e direcionadas lateralmente, se articulando com o próotico; e as margens laterais posteriores, que se articula com o exoccipital, apresentam inicialmente uma pequena projeção lateral, após a qual as margens se redirecionam medialmente, estreitando drasticamente o basioccipital até culminar numa margem curta e reta. O basioccipital forma a borda ventral do forame magno e apresenta duas cristas pequenas estreitas, curtas e levemente inclinadas.

Os pré-frontais (Fig. 5a,c) apresentam uma forma retangular, formando a parede e margem anterior da órbita e separando esta da cápsula nasal. Sua face medial (interna) é convexa, enquanto a lateral (externa) é plana. Ostentam um processo maxilar na aresta lateral inferior que termina em forma de lâmina e se articula com o processo palatino do

maxilar. O pré-frontal se articula ânterolateralmente com o frontal. O forame lacrimal perfura a porção lateroventral do pré-frontal nas duas espécies e apresenta uma abertura anterior e posterior.

O osso pós-orbital (Fig 5a) em *Xenopholis undulatus* é delgado, apresenta forma de “L” invertido com ângulo obtuso e forma a margem posterior da órbita. O ramo dorsal do osso se articula com o processo pós-orbital do parietal e seu ramo ventral é livre. Em *X. scalaris*, a forma deste osso difere da observada em *X. undulatus*, pois o pós-orbital possui forma triangular com a extremidade ventral mais acuminada. Além disso, articula-se com o parietal e não chega a participar da conformação da margem dorsal da órbita, sendo a margem desta composta apenas pelo parietal e frontal, ao contrário do observado em *X. undulatus*.

Complexo palatomaxilar (Fig. 6a, b)

O complexo palatomaxilar (Fig. 6a,b) está composto pelos ossos maxilar, ectopterigóide, palatino e pterigóide. *Xenopholis scalaris* e *X. undulatus* são serpentes opistóglifas e possuem diástema. Nas duas espécies o sulco situa-se na superfície anterior do dente (Fig. 6b). O número de dentes maxilares nos exemplares estudados é de 14 (+2 posteriores) em *X. scalaris* e 15 (+2 posteriores) em *X. undulatus*; os dentes posteriores são notavelmente maiores que os dentes anteriores, não há nenhum espaçamento entre eles e cada dente se curva sobre o dente posterior.

Nas espécies de *Xenopholis* estudadas, o maxilar é delgado, alongado e não apresenta processo pré-frontal. O processo palatino do maxilar é robusto, se posiciona na região mediana do maxilar e se orienta posteriormente. Há diferenças nos processos palatinos entre as espécies estudadas. Em *X. scalaris*, a base do processo palatino é larga, mas o corpo deste vai diminuindo na medida que se prolonga, até terminar em

uma margem distal reta que tem a metade do comprimento da base. Em *X. undulatus* a base do processo palatino também é larga e seu corpo é levemente mais delgado que esta; na região distal da margem anterior, há uma leve constrição, mas o processo termina em uma margem distal reta que mantém a largura do corpo, e que apresenta uma pequena prolongação terminando em uma ponta fina. Em *X. scalaris* o processo pterigóide do maxilar apresenta uma projeção medial não muito desenvolvida de forma retangular, cujas margens anterior, posterior e medial são retas; já em *X. undulatus*, a projeção medial do mesmo processo não se prolonga tanto como a de *X. scalaris* e apresenta uma forma triangular, a margem anterior é reta e a margem medial se inclina até terminar na base do dente posterior medial. Nas duas espécies a projeção lateral onde está inserido o dente posterior lateral apresenta um pequeno prolongamento que termina em ponta.

O ectopterigóide (Fig. 6a,b) de *X. scalaris* e *X. undulatus*, possui dois processos anteriores que se articulam com o maxilar. O processo medial é mais acuminado se prolonga anteriormente ultrapassando o limite do processo lateral; este processo medial é mais comprido e fino em *X. scalaris* do que em *X. undulatus*. O processo lateral, por sua vez, apresenta uma forma mais robusta e levemente quadrada, a margem anterior deste processo não se prolonga anteriormente como observado no processo medial e sua margem lateral se orienta medialmente. A largura do processo lateral mostrou diferenças entre as espécies, sendo o processo lateral de *X. undulatus* mais largo simulando uma forma quadrada, enquanto o processo lateral de *X. scalaris* é delgado e mais longo simulando uma forma retangular. Nas duas espécies o processo pterigóide do ectopterigóide é alongado e articula-se com a superfície medial do pterigóide. Na margem lateral apresenta uma projeção ventral de borda curva, que se inicia pouco antes do contacto com o pterigóide e que se finaliza no início da região posterior do processo

pterigóide. A margem medial apresenta uma curvatura côncava muito sutil na região anterior e na região posterior esta margem se inclina lateralmente até chegar ao final do processo. Em nenhuma das espécies a extremidade anterior do ectopterigóide alcança a extremidade anterior do pterigóide.

No palatino (Fig. 6a,b) as espécies de *Xenopholis* estudadas apresentam 11 dentes, os quais conservam a morfologia geral descrita para os dentes do maxilar, se curvam sobre o dente posterior e não há espaços entre estes.

Em *X. scalaris* e *X. undulatus* o processo maxilar esta posicionado na metade anterior do palatino, é delgado, alongado e se orienta posteriormente. A largura da base pouco se reduz na projeção medial, deixando o processo com forma de barra, mas que termina em ponta fina. O processo coanal é bem desenvolvido, alongado e se curva dorsomedialmente ou pode ser levemente direcionado no sentido anterior. Este processo mantém aproximadamente a mesma largura ao longo de sua extensão, sendo levemente arredondada em sua extremidade. O processo pterigóide do palatino é arredondado em sua extremidade e não se bifurca em nenhuma das espécies.

O osso pterigóide (Fig. 6a,b) possui 28 dentes em *X. scalaris* e 19 em *X. undulatus*; os dentes se curvam sobre o dente posterior e não há espaços entre estes. Os dentes se posicionam desde a extremidade anterior do pterigóide, até antes do início da inclinação da margem medial na região posterior em *X. undulatus* e até o início da mesma inclinação em *X. scalaris*.

A margem lateral do pterigóide (Fig. 6a,b) se inclina notavelmente na região posterior das duas espécies. Em *X. scalaris*, essa margem lateral é grossa, seguida lateralmente de fossa profunda; já em *X. undulatus* a margem lateral é fina, e na região medial do pterigóide se apresenta uma crista proeminente que forma de cada lado uma

fossa profunda. Em *Xenopholis* o processo posterior do pterigóide ultrapassa a articulação quadrado-mandibular.

***Suspensorium* e Mandíbula** (Fig. 6c, d)

Fazem parte do complexo suspensório estruturas como o supratemporal, o quadrado e a mandíbula (Cundall e Irish, 2008). O supratemporal de *Xenopholis* está apoiado em sua metade proximal no proótico enquanto que sua metade distal permanece livre, atingindo aproximadamente a altura do exoccipital. Em *X. undulatus* seu comprimento posterior não ultrapassa a margem posterior do exoccipital e em *X. scalaris* ultrapassa levemente esta margem. Em nenhuma das espécies o supratemporal apresenta-se apoiado sobre o supraoccipital.

O supratemporal (Fig. 6c,d) se articula ao osso quadrado através da margem lateral de sua metade distal em *Xenopholis undulatus* enquanto que em *X. scalaris* não ocupa toda a extensão da metade distal, mas sim somente a porção posterior da mesma. O quadrado das duas espécies apresenta forma semelhante. Consiste em uma haste longa que se articula com a mandíbula ventralmente. Dorsalmente, conforme citado, apresenta uma ampla área de articulação com o supratemporal e ventralmente se articula ao processo retroarticular da mandíbula. Em vista lateral, sua posição é levemente diagonal e sua crista adutora do quadrado, onde se insere a musculatura adutora da mandíbula, não é evidente. Aproximadamente em sua região mediana, na superfície medial ocorre o processo estilóide, sendo este bem desenvolvido, visível inclusive em vista lateral.

A mandíbula (Fig. 6a,b) das serpentes é composta pelo dentário, esplenial, angular e pelo osso composto resultante da fusão do articular, pré-articular e suprangular. O dentário é o único osso da mandíbula a apresentar dentes e apresenta posteriormente

dois processos, um dentígero dorsal e um processo ventral. De acordo com o observado, o processo dentígero apresenta 26 dentes em *X. scalaris* e 22 em *X. undulatus*, os dentes são de tamanho semelhante, estão curvados posteriormente e não há espaço entre estes. Nas duas espécies o processo dentígero é mais longo que o processo ventral. O canal de Meckel situa-se na face medial da mandíbula, e se estende ao longo do dentário, exceto em sua porção anterior e ao longo de todo o comprimento do esplenial.

Os ossos esplenial e angular (Fig. 6c) apresentam tamanhos semelhantes, tanto em *X. scalaris* quanto em *X. undulatus*. O esplenial apresenta um formato semelhante também, afilado anteriormente e posteriormente apresentando um processo dorsal alto que se curva levemente na direção anterior. Em ambas as espécies observa-se, em posição exatamente anterior ao processo posterior dorsal do esplenial, o forame milohióide pelo qual passa o nervo milohióide. A diferença observada entre estas duas espécies refere-se à margem posterior do esplenial, sendo reta e em contato ao longo de toda sua extensão com a margem anterior do angular em *X. scalaris* e recortada ou com uma reentrância em *X. undulatus*, sem que contato contínuo seja visualizado com a margem anterior do angular. O angular, por sua vez, apresenta a margem anterior recortada ou com uma reentrância em *X. undulatus* e é reta em *X. scalaris*. Em ambas as espécies podem ser visualizados os forames posteriores do nervo milohióide em sua porção mais anterior. Outra diferença apontada refere-se ao prolongamento ânterodorsal do angular, que se sobrepõe ao processo posterior dorsal do esplenial em *X. scalaris* e se mantém contíguo ao esplenial em *X. undulatus*.

No osso composto, a crista medial do suprangular é mais alta que a crista lateral do mesmo. Na porção posterior do osso composto situa-se a articulação quadrato-mandibular, que se apresenta semelhante nas duas espécies. Posteriormente à esta

articulação observa-se o processo retro-articular, alongado e curvado medialmente de forma sutil.

4.1.2 Descrição das Vértébras (Fig. 8a-c)

Em *Xenopholis scalaris* e *X. undulatus*, o processo pré-zigapofiseal estende-se lateralmente, de forma que em vista dorsal, este processo sobressai da faceta pré-zigapofiseal; o maior comprimento na extensão do processo pré-zigapofiseal foi observado em *X. undulatus*. O processo parapofiseal não é desenvolvido; a pós-zigapófise não se expande anteriormente, assim a pré-zigapófise e a pós-zigapófise estão separadas e as suas margens se diferenciam amplamente.

Nas duas espécies o espinho neural é baixo; em *X. scalaris* o espinho neural ocupa dois terços do comprimento total da região dorsal-central do arco neural, enquanto em *X. undulatus* ocupa quase todo o comprimento dessa região. Na cresta, o espinho neural possui duas expansões laterais com um canal central profundo, assim, em vista frontal, os extremos do espinho neural são em forma de “Y” devido à presença do canal e das expansões laterais. Adicionalmente, em *X. undulatus* as expansões laterais apresentam na superfície dorsal uma textura rugosa bastante marcada, essa textura não foi observada no exemplar examinado de *X. scalaris*.

As hipapófises das duas espécies de *Xenopholis* se estendem posteriormente até ultrapassar por uma distancia mínima à margem posterior do côndilo; ventralmente a extensão das hipapófises é um pouco maior do que o diâmetro do côndilo.

4.1.3 Descrição dos Hemipênis (Fig. 8d-g)

Variação na forma geral do hemipênis é observada nas espécies de *Xenopholis*. Em *X. scalaris* (Fig. 8d-e) o órgão é unilobado enquanto em *X. undulatus* (Fig. 8f-g)

este apresenta-se bilobado. Nenhuma das espécies possui sulco capitular na face sulcada nem nas laterais do órgão, porém na face assulcada apresentam vários sulcos capitulares profundos. Em *X. scalaris* a área capitular ocupa a metade distal das duas faces; já em *X. undulatus* a área capitular é mais reduzida, abrangendo aproximadamente o terço distal do tamanho do hemipênis.

A face assulcada do corpo do hemipênis de *X. scalaris* (Fig. 8d) apresenta duas fileiras horizontais de espinhos grandes e espaçados, após a margem do capítulo deixando uma área nua na região do corpo e da base; em *X. undulatus* (Fig. 8g) não há espinhos grandes na face assulcada do corpo e sim espinhos pequenos, mas que estão distantes entre si, deixando uma grande área nua e contínua. *Xenopholis scalaris* possui pequenos espinhos que contornam a margem proximal do capítulo tanto nas faces sulcada e assulcada como nas laterais do órgão. *Xenopholis undulatus* apresenta uma morfologia diferente, esta espécie possui espinhos grandes na região mediana das laterais do corpo do órgão, e na medida em que as bordas laterais se aproximam à base, os espinhos presentes nelas vão diminuindo de tamanho. Nenhuma das espécies apresenta ganchos na base do hemipênis.

Nas duas espécies o sulco espermático é bifurcado e a bifurcação ocorre dentro da área capitular, já a posição do ponto de bifurcação no órgão difere, se apresentando em *X. scalaris* na região mediana do órgão e em *X. undulatus* na região distal. A extremidade final do sulco espermático também se apresenta em diferentes áreas da região sulcada, em *X. scalaris* os extremos do sulco espermático não alcançam a margem do lobo e terminam no corpo do órgão, em *X. undulatus* os extremos do sulco terminam nos ápices dos lobos. Nas duas espécies a orientação do sulco espermático é centrolíneal.

4.2 Anatomia comparada de *Xenopholis scalaris* e *X. undulatus* com *Amastridium veliferum*, *Chersodromus liebmanni*, *Diaphorolepis wagneri*, *Ninia atrata*, *N. sebae*, *Nothopsis rugosus* e *Synophis bicolor*

4.2.1 Anatomia comparada do Crânio

Complexo Nasal (Figs. 9-15)

Em todas as espécies estudadas os processos transversos são curtos e se projetam bem sutilmente no sentido pósteroventral. Em *Amastridium veliferum*, *Chersodromus liebmanni* e *Xenopholis* (*X. scalaris* e *X. undulatus*), a extremidade destes processos é abaulada enquanto que em *Diaphorolepis wagneri*, *Ninia atrata*, *N. sebae* e *Synophis bicolor* apresentam-se mais afilada. Embora o único exemplar disponível de *Nothopsis rugosus* não possibilite a visualização deste caráter, Bogert (1964) ilustra um representante desta espécie cujos processos transversos se apresentam afilados em suas extremidades. *Diaphorolepis wagneri* e *S. bicolor* diferem dos demais por apresentarem processos transversos mais curtos.

Em vista frontal, os processos ascendentes da pré-maxila são delgados e se estendem até quase alcançar a margem anterior das lâminas dorsais dos nasais. Em vista lateral, este processo varia em sua largura sendo a maior a observada em *Ninia atrata* e *N. sebae*, espécies nas quais o processo ascendente se articula com as margens anteriores da parede medial do nasal, característica não observada nas demais espécies estudadas.

Os processos vomerianos da pré-maxila são bem desenvolvidos em todas as espécies, com exceção de *Amastridium veliferum*, espécie na qual esses processos são muito curtos. Com relação à largura, estes são largos na base e podem permanecer

largos ao longo de todo seu comprimento como em *Chersodromus liebmanni* e *Ninia atrata*, ou podem se afilar em direção às suas extremidades como observado nas demais espécies.

Nas espécies estudadas, a septomaxila apresenta variação relevante somente em relação ao processo ascendente. Exceto em *Nothopsis rugosus* na qual este se mantém muito próximo da margem lateral da lâmina dorsal do nasal, nas demais espécies apresenta-se distante. Outra diferença consiste na presença de uma pequena projeção situada na face ventral do processo frontal do septomaxilar que possivelmente se contata ao processo posterior dorsal do vômer. Esta condição está presente em *Xenopholis* e nas demais espécies, especialmente em *Synophis bicolor* por ser comparativamente mais longo e delgado, porém não foi observada em *Ninia*, na qual esta superfície é lisa e sem nenhuma projeção. Além disso, nas espécies de *Ninia* a margem lateral da extremidade do processo frontal da septomaxila sofre uma torção que a projeta dorsalmente.

Uma condição única foi observada em *Xenopholis undulatus* e se refere aos processos posteriores dos vômeres, dorsal e ventral. Estes não são conectados verticalmente por meio de uma barra óssea delgada como nas demais espécies, inclusive em *X. scalaris*. Há uma leve variação na largura do processo posterior dorsal, sendo mais amplo o observado em *C. liebmanni*. Em todas as espécies exceto em *Synophis bicolor*, os processos dorsais dos vômeres se estendem posteriormente, porém não alcançam a articulação entre as septomaxilas e os frontais. Em *Synophis bicolor* as extremidades destes processos se estendem além desta articulação, mas mantendo-se ventralmente a esta.

Em contraste à condição encontrada em *Xenopholis*, os nasais das demais espécies estudadas apresentam margens mais uniformes e não tão recortadas. Além disso, em

Chersodromus liebmanni, *Ninia atrata* e *N. sebae* a forma dos nasais é levemente retangular, enquanto as demais espécies apresentam um formato relativamente quadrado. Os nasais de todas as espécies estudadas são relativamente do mesmo tamanho dos frontais, com exceção de *Diaphorolepis wagneri* e não se articulam com estes, exceto em *C. liebmanni*, espécie onde uma maior proximidade entre estas estruturas foi observada.

Caixa craniana (Figs. 5, 7, 9-16)

Os frontais de todas as espécies examinadas são mais longos do que largos, e não há contato entre a margem anterior dos frontais com a margem posterior dos nasais. Em *C. liebmanni* (Fig. 10a) e *N. atrata* (Fig. 12a) a distância que separa as margens desses ossos é menor que nas outras espécies. As margens anteriores dos frontais são curvadas posteriormente em *Chersodromus liebmanni*, *Diaphorolepis wagneri*, *Ninia sebae*, *Nothopsis rugosus*, *Synophis bicolor* e *Xenopholis*. *Amastridium veliferum* e *Ninia atrata* apresentam uma margem anterior sinuosa. Em todas as espécies estudadas, os pré-frontais se articulam dorsolateralmente aos frontais, posicionando-se diagonalmente ao eixo medial do crânio. A margem lateral dos frontais é côncava em *Amastridium veliferum* (Fig. 9a) e reta em *Xenopholis*, *N. atrata*, *N. sebae* e *Synophis bicolor*, *Chersodromus liebmanni* e *Nothopsis rugosus*. Nestas duas últimas espécies a margem apresenta uma reentrância na região posterior (Fig. 10a, 14a).

O processo septomaxilar do frontal varia dentro das espécies estudadas. Como em *Xenopholis*, *Nothopsis rugosus* apresenta processos abaulados e defletidos lateralmente; já nas demais espécies estes processos são retilíneos e possuem extremidades arredondadas.

Na maioria das espécies analisadas, a fenestra óptica é reduzida, como por exemplo, em *Xenopholis*, *Diaphorolepis wagneri*, *N. atrata*, *N. sebae*, *Nothopsis rugosus* e *Synopsis bicolor*. Contudo, em *A. veliferum* e *C. liebmanni* esta estrutura é nitidamente maior que nas demais espécies (Fig. 9b, 10b). Os processos observados na abertura da fenestra óptica das espécies de *Xenopholis* (processo anterior do frontal e posterior do parietal) são também observadas em todas as espécies aqui comparadas com exceção de *Amastridium veliferum* (Fig. 9b) que não possui o processo do frontal e o do parietal é reduzido, sendo o menor dentre todas as espécies. No padrão geral o processo do parietal é maior que o do frontal, com exceção de *Synopsis bicolor* cujos processos apresentam tamanhos semelhantes e ainda possuem projeções laterais aumentando suas larguras (Fig. 15b). Em *Diaphorolepis wagneri* o processo do parietal é longo e também apresenta estas projeções laterais que aumenta sua superfície (Fig. 11b).

O parietal em todas as espécies estudadas apresenta uma forma pentagonal invertida e uma margem anterior côncava pouco profunda que na linha mediana apresenta uma pequena projeção anterior pouco evidente. Esta condição só não foi observada em *S. bicolor*, na qual esta projeção é mais prolongada e evidente (Fig. 15a).

Os processos pós-orbitais do parietal em *A. veliferum*, *Diaphorolepis wagneri*, *N. atrata* e *S. bicolor* são largos e curtos como em *Xenopholis*; e dentre estas, *A. veliferum* é a espécie que apresenta o processo pós-orbital mais largo (Fig. 9a). Comparativamente às demais espécies, em *N. sebae* (Fig. 13a) este processo é curto e reduzido e apresenta uma reentrância lateral profunda, denotando a forma de uma barra. A extremidade deste processo se mantém em contato com a margem lateral do parietal, por meio de uma delgada lâmina superficial do osso parietal. Uma condição diferenciada foi observada em *Nothopsis rugosus* (Fig. 14a). Nesta espécie, ocorre uma pequena projeção situada

na margem anterolateral do parietal que, de acordo com as demais espécies, corresponderia topologicamente à região de articulação com o osso pós-orbital. Entretanto, nesta espécie o pós-orbital posiciona-se posteriormente sem apresentar contato com esta região do parietal. Em *C. liebmanni* (Fig. a) não se observou processo pós-orbital do parietal.

A margem posterior do parietal de *Chersodromus liebmanni*, *Diaphorolepis wagneri*, *Nothopsis rugosus* e *Synophis bicolor* é arredondada e apresenta uma concavidade pronunciada. As demais espécies apresentam o mesmo padrão descrito para *Xenopholis*, ou seja, possuem uma margem posterior em forma “V”. Todas as espécies apresentam uma margem lateral do parietal convexa, exceto *N. atrata* (Fig. 12a), na que se observou uma margem lateral reta. As cristas parietais de *A. veliferum* (Fig. 9a) são como as apresentadas por *X. undulatus* (Fig. 5a). As demais espécies diferem deste padrão, *C. liebmanni*, *Diaphorolepis wagneri* e *Synophis bicolor* mostram finas cristas parietais que são paralelas à margem lateral e a extremidade posterior é livre, enquanto que *N. atrata*, *N. sebae* e *Nothopsis rugosus* não apresentam cristas parietais.

Não há variação marcante na forma do supraoccipital entre as espécies estudadas. As diferenças em relação ao observado em *Xenopholis* consistem no tamanho e posição da crista do supraoccipital. Em *C. liebmanni*, *Diaphorolepis wagneri*, *Ninia sebae* e *S. bicolor*, a crista situa-se na região anterior do osso e é menos larga e destacada. Em *Nothopsis rugosus* (Fig. 14a) a crista ocorre de forma paralela e irregular à margem posterior do osso.

As cristas do supraoccipital de *Diaphorolepis wagneri*, *Ninia atrata* e *A. veliferum* apresentam a mesma morfologia que a descrita em *Xenopholis*. Na margem

anterior do supraoccipital de *A. veliferum* (Fig. 9a) observou-se uma pequena sutura que divide parcialmente a lâmina dorsal do osso e se estende posteriormente, até o nível da sutura entre o prótico e o exoccipital (nas laterais do supraoccipital). O supraoccipital de *Nothopsis rugosus* (Fig. 14a) possui as margens anterior e posterior menos anguladas. Em todas as espécies estudadas o supraoccipital apresenta dois forames dorsolaterais.

No aspecto geral, o prótico (Fig. 16) possui uma forma semelhante e sem grandes diferenças nas espécies analisadas. As diferenças encontradas referem-se basicamente à presença e posição dos forames desta região e à largura do laterosfenóide. Como citado, o laterosfenóide separa os dois ramos do nervo trigêmeo, o V_2 e o V_3 . Sua largura, resguardadas as proporções, é relativamente semelhante entre as espécies analisadas. Entretanto, nota-se que sua largura é mais acentuada em *Diaphorolepis wagneri*, *Nothopsis rugosus* e em *Synophis bicolor*. Além disso, a posição do forame do ramo maxilar (V_2) varia. Em *Amastridium veliferum* (Fig. 16a) e *Ninia atrata* se posiciona somente no osso prótico. Em *Xenopholis undulatus*, *Diaphorolepis wagneri* e *Synophis bicolor* este se posiciona quase que na sutura com o parietal e em *Chersodromus liebmanni*, *Nothopsis rugosus* (Fig. 16b) e *Ninia sebae* (Fig. 16c) situa-se exatamente na sutura com o parietal. Uma condição ímpar foi observada em *Ninia sebae* (Fig. 16c) na qual se constatou a presença de um pequeno forame na porção superior do osso laterosfenóide. Esta mesma condição foi observada somente do lado esquerdo de *Ninia atrata* denotando uma variação individual. Contudo, sua correta identificação não pôde ser concluída e se mantém com ressalvas. Com relação ao nervo trigêmeo, a abertura do forame do ramo maxilar (V_2) é menor que a abertura do forame do ramo mandibular (V_3). Esta condição foi observada em todas as espécies analisadas, e variam somente em tamanho. Comparativamente, esta abertura do V_2 é menor em *N.*

rugosus. Em *Synophis bicolor* esta abertura é menor, como nas demais espécies, porém maior do que a observada em *N. rugosus*. Em *Chersodromus liebmanni*, todavia, este forame apresenta quase o mesmo tamanho que a abertura do forame do V₃, no entanto, este tamanho semelhante entre os forames se dá pelo menor tamanho da abertura do ramo mandibular, sendo neste caso, a menor abertura deste ramo em relação ao observado nas demais espécies.

Outra diferença observada entre estas espécies refere-se ao tamanho das cristas circumfenestralis (proótica e tuberalis) em vista lateral ou a participação da margem anterior do proótico nesta crista. Em *Xenopholis undulatus* (Fig. 7a) e *Amastridium veliferum* (Fig. 16a) esta crista é mais alongada no sentido anteroposterior que nas demais espécies. Este alongamento se dá em função do posicionamento da crista proótica e da crista tuberalis, não muito desenvolvidas neste caso, e da participação da borda anterior do proótico, neste caso com uma reentrância acentuada. Observam-se nas demais espécies que este alongamento sofre uma redução devido ao desenvolvimento ventral da crista proótica concomitante com o crescimento anterodorsal da crista tuberalis. Sendo assim, o comprimento da crista circumfenestralis em *Chersodromus liebmanni*, *Nothopsis rugosus* e *Diaphorolepis wagneri* é mais reduzido. Já, em *Ninia atrata*, *N. sebae* e *Synophis bicolor* e *X. scalaris* o desenvolvimento destas duas cristas, conforme citado, é bastante acentuado promovendo o contato entre as mesmas, e consequentemente excluindo a margem anterior do proótico em vista lateral da crista circumfenestralis. De forma resumida, foi identificada uma tendência de exclusão gradativa da participação da margem anterior do proótico da crista circumfenestralis.

A morfologia geral do complexo parabasisfenóide descrita em *Xenopholis* se mantém nas demais espécies, porém leves diferenças na forma da margem e na posição dos forames foram observadas. A margem posterior do complexo parabasisfenóide é

reta em *Xenopholis*, *A. veliferum* e *S. bicolor* e em *C. liebmanni* e *Ninia sebae* é sinuosa e levemente côncava em *Nothopsis rugosus*. A posição dos canais vidianos descrita em *Xenopholis* se repete sem grandes variações nas demais espécies.

A posição das aberturas do canal vidiano se mantém constantes, no entanto, com pequenas variações. Em *C. liebmanni* (Fig. 10b) a abertura anterior do canal vidiano está situada na posição posterolateral do parabasisfenóide e não na sutura com parietal como nas demais espécies. Em *Diaphorolepis wagneri* (Fig. 11b) o forame posiciona-se na sutura com o parietal em um lado e no outro se posiciona como o observado em *C. liebmanni*.

No basioccipital as únicas diferenças marcadas observadas estão na forma das cristas presentes no osso. As cristas do basioccipital de *C. liebmanni*, *N. rugosus* e *S. bicolor* são pequenas estreitas, curtas e levemente inclinadas, como as observadas em *Xenopholis*. As demais espécies apresentam uma crista irregular fina e pouco evidente, posicionada transversalmente no basioccipital. Em *N. sebae* (Fig. 13a) nas laterais dessa crista observou-se dois pequenos processos orientados posteriormente. Em *Diaphorolepis wagneri* (Fig. 11a) a crista está presente paralelamente à margem anterior da estrutura e apresenta forma irregular.

De uma forma geral, *Diaphorolepis wagneri*, *Synophis bicolor* e *Nothopsis rugosus* apresentam pré-frontais bastante robustos e longos se comparados às demais espécies. Em *Xenopholis undulatus*, *X. scalaris* e *Amastridium veliferum* esta estrutura já não é tão robusta e seu comprimento é menor, porém ainda maior que o observado em *Ninia atrata* e *N. sebae*. Contudo, o menor comprimento ou a menor redução do pré-frontal foi observada em *Chersodromus liebmanni* (Fig. 10a,c) na qual apresenta uma estrutura bastante simplificada e com formato praticamente laminar em vista lateral,

apesar de suas bordas dorsais e ventrais, ainda que reduzidas, se mantiverem presentes. Apesar desta variação no comprimento e robustez observa-se nas espécies analisadas um processo situado na face interna do pré-frontal, que se direciona anteromedialmente e está intimamente associado à cápsula nasal. Esta condição só não foi observada em *Ninia atrata* e *N. sebae*.

O osso pós-orbital está presente nas espécies examinadas, com exceção de *Chersodromus liebmanni*. No entanto, mesmo estando presente, apresenta-se completamente reduzido a uma barra estreita e sem se articular com o parietal em *Ninia sebae* (Fig. 13a,c). Já em *Ninia atrata* (Fig. 12a), embora esteja reduzido também, ainda se articula com o parietal, próximo à sutura com o frontal. A única espécie na qual o pós-orbital forma parte da margem dorsal da órbita é em *Xenopholis undulatus* e em todas as espécies estudadas os pós-orbitais contatam o parietal exceto em *N. sebae*, conforme citado acima. O pós-orbital de *S. bicolor* (Fig. 15a) apresenta a mesma forma observada em *X. undulatus* (Fig. 5a), mas nas demais espécies observou-se uma ampla variação. *Amastridium veliferum* (Fig. 9a,c) apresenta um formato similar ao observado em *X. undulatus* (“L” invertido), mas se diferencia por ser mais robusto e por apresentar um ramo dorsal menos comprido e um o ramo ventral mais largo do que o de *X. undulatus*. Em *Ninia atrata* (Fig. 12a,c) também se mantém o formato de “L” invertido de *X. undulatus*, mas o osso é muito mais fino e sua extremidade ventral se curva anteriormente.

Nas demais espécies a forma do pós-orbital difere amplamente das formas descritas nas espécies de *Xenopholis*. Em *Nothopsis rugosus* (Fig. 14a,c), há uma variação na forma, o pós-orbital é retangular e mais robusto que nas espécies anteriores, se articula com o parietal e a região ventral é livre. A margem dorsal é irregular e na margem ventral há dois pequenos processos arredondados. O pós-orbital de *N. sebae* é

uma barra fina totalmente livre e com um formato de media lua, mas a sua curvatura é muito leve (Fig. 13a,c).

Complexo palatomaxilar (Figs. 6a-b, 17-18)

Em termos gerais, a morfologia dos complexos palatomaxilar e suspensorium e mandíbula nas espécies de cada um dos gêneros *Ninia*, *Synophis* e *Xenopholis* é bastante conservada, porém apresenta algumas diferenças sutis, desta forma, nas comparações aqui apresentadas, será utilizado o nome do gênero quando sejam tratadas características sem variação interespecífica e se utilizará o nome das espécies quando descritas as características com variação intraespecífica.

As espécies *A. veliferum*, *N. rugosus*, *X. scalaris* e *X. undulatus*, apresentam diástema. Em todas as espécies estudadas exceto em *Xenopholis*, a dentição é áglifa. O número de dentes e a morfologia dos mesmos variam, o maxilar de *Chersodromus liebmanni* tem oito dentes, *A. veliferum*, *X. scalaris* e *X. undulatus* tem de 14 a 15 (+2 posteriores), as espécies de *Ninia* possuem de 16 a 18, em *Nothopsis rugosus* há 20 (+2 posteriores), *D. wagneri* possui 22 e finalmente as espécies de *Synophis* possuem 24 dentes. Nas espécies que não apresentam diastema, *C. liebmanni*, *D. wagneri*, *N. atrata*, *N. sebae* e as espécies de *Synophis*, o tamanho dos dentes maxilares é igual, já nas espécies com diastema *A. veliferum*, *N. rugosus* e *Xenopholis*, os dentes posteriores são maiores que os dentes anteriores. Em *A. veliferum*, *D. wagneri*, *N. rugosus*, *Synophis* e *Xenopholis*, não há nenhum espaçamento entre os dentes e cada um se curva sobre o dente posterior; pelo contrário, espaços interdentais foram observados em *C. liebmanni*, *N. atrata* e *N. sebae*, sendo o espaço entre os dentes de *C. liebmanni* maior do que nas espécies de *Ninia*. Todavia nestas três ultimas espécies os dentes são mais alongados e menos curvos do que em *A. veliferum*, *N. rugosus*, *Synophis* e *Xenopholis*.

Com exceção de *C. liebmanni*, em todas as outras espécies, os dentes estão situados desde a extremidade anterior do maxilar, já em *C. liebmanni* os dentes estão presentes a partir da margem posterior do processo palatino.

Nenhuma das espécies estudadas apresenta processo pré-frontal do maxilar. Porém, uma morfologia diferenciada em toda a região dorsal do maxilar foi observada em *C. liebmanni* (Fig. 17a,b), *N. atrata* (Fig. 17d,e) e *N. sebae* (Fig. 18a). O maxilar de *Ninia sebae* é alto e mantém essa altura através de toda a superfície dorsal do maxilar; *N. atrata* também apresenta este tipo de maxilar, mas se diferencia por apresentar a superfície da região posterior mais alta. *Chersodromus liebmanni*, apresenta altura maior que nas espécies anteriores e se mantém através de todo comprimento do maxilar a partir da margem posterior do processo palatino que também é alto em vista lateral.

O processo palatino do maxilar está afastado da extremidade anterior do maxilar em todas as espécies, exceto em *C. liebmanni*, que apresenta esse processo na extremidade anterior do maxilar e é muito mais alto e robusto do que nas outras espécies descritas (Fig. 17c). No processo palatino do maxilar se observaram duas formas gerais: em *C. liebmanni* a base do processo é larga e vai se reduzindo até uma margem distal arredondada (Fig. 17c); nas outras espécies o processo palatino do maxilar tem forma retangular, com uma base larga e uma projeção levemente mais delgada que termina com uma margem distal reta; ainda *Synophis* e *X. undulatus* apresentam uma pequena projeção posterior na margem distal do processo a qual não está presente nas outras espécies. Em *A. veliferum*, *D. wagneri*, *N. rugosus* e *Xenopholis* a orientação do processo é posterior, já nas demais espécies a orientação é lateral.

Em todas as espécies o processo ectopterigóide do maxilar apresenta duas projeções, uma lateral e outra medial, e foi possível definir dois grupos com base na

morfologia deste processo. Entretanto, a morfologia deste processo em *C. liebmanni* é bastante diferenciada e não corresponde a nenhum dos padrões estabelecidos (Fig. 17c). No primeiro grupo estão *A. veliferum* (Fig. 17a,b), *D. wagneri* (Fig. 11b), *N. rugosus* (Fig. 18b), *Synophis* (Fig. 18c,d) e *Xenopholis* (Fig. 6a,b). Nestas espécies a projeção lateral não se estende além da altura do último dente; já a projeção medial apresenta diferenças, em *Amastridium veliferum*, *N. rugosus* e *X. scalaris*, o processo se orienta lateralmente e é mais largo e curto do que em *D. wagneri*, *Synophis* e *X. undulatus*, espécies nas quais a margem anterior e posterior estão inclinadas posteriormente.

No segundo grupo estão *N. atrata* (Fig. 17d,e) e *N. sebae* (Fig. 18a). A projeção lateral posterior do processo ectopterigóide do maxilar de *N. atrata* se curva pronunciadamente para cima, possui dentes e sua margem posterior é tão larga e reta como a mesma projeção. Todavia *N. sebae* apresenta uma projeção lateral posterior que termina em ponta. Em *N. atrata* e *N. sebae* a projeção medial também está orientada posteriormente, como em *D. wagneri*, *Synophis* e *X. undulatus*, mas nas espécies de *Ninia* é muito mais robusta. Em *C. liebmanni* o processo ectopterigóide do maxilar apresenta uma projeção lateral pouco evidente, e uma projeção medial que se curva ventralmente e que se articula com o processo maxilar medial do ectopterigóide.

Nas espécies estudadas se observaram características que delimitam dois padrões morfológicos baseados na variação dos processos maxilares do ectopterigóide. O primeiro corresponde à forma retangular do processo lateral maxilar do ectopterigóide presente em *A. veliferum*, *D. wagneri*, *N. rugosus*, *S. bicolor* e *Xenopholis*, e o segundo se refere à forma de barra do mesmo processo, presente nas espécies *C. liebmanni*, *N. atrata* e *N. sebae*.

No primeiro padrão o processo lateral tem forma quadrada, é largo, muito maior que o processo medial, a ponta não se projeta anteriormente e sua margem lateral reta está orientada medialmente; o processo medial é afilado e mais fino que o processo lateral. Em *D. wagneri*, *N. rugosus*, *Synophis* e *Xenopholis* o processo medial se estende anteriormente e ultrapassa ao processo lateral, ao contrário do observado em *A. veliferum* onde o processo medial não se estende anteriormente e sua parte anterior fica ao mesmo nível do que o processo lateral. Em todas as espécies a profundidade da separação entre os processos lateral e medial é reduzida, sendo a menor entre os processos de *A. veliferum*. Neste grupo, o processo pterigóide é alongado e basicamente reto apresentando algumas diferenças entre as espécies. Em *N. rugosus*, *Synophis* e *Xenopholis* a margem medial anterior é levemente curvada, já em *A. veliferum* é reta. Em *Synophis* a margem lateral ostenta uma pequena borda curva que se projeta ventralmente que se inicia pouco antes do contacto com o pterigóide e se finaliza na última parte da região posterior do processo pterigóide. Nas últimas seis espécies mencionadas a região mais posterior do processo pterigóide se mantém reta. Não foi possível definir nenhuma destas características em *D. wagneri* devido ao ângulo das fotos obtidas no ct-scan.

No segundo padrão, presente em *C. liebmanni*, *N. atrata* e *N. sebae*, o processo maxilar lateral do ectopeterigóide é longo e delgado, a borda anterior é curva, porém não é mais larga que o processo medial, que neste caso é muito curto e termina em uma ponta aguçada e não chega alcançar à extremidade anterior do processo lateral. A profundidade da separação entre os dois processos maxilares do ectopeterigóide é maior que aquela encontrada no primeiro grupo. O comprimento do processo pterigóide é maior que o descrito nas primeiras espécies e apresenta diferenças na extremidade posterior do processo pterigóide. Em *C. liebmanni* se curva levemente no sentido

medial, em *N. sebae* permanece reta e em *N. atrata* se curva sutilmente no sentido lateral em forma de “S”, ficando a região mais posterior curvada lateralmente.

Em *N. atrata* (Fig. 17d,e) a extremidade anterior do ectopterigóide ultrapassa a extremidade anterior do pterigóide; enquanto nas outras espécies observou-se o contrário, a extremidade anterior do pterigóide não é ultrapassada pela extremidade anterior do ectopterigóide. Em todas as espécies o ectopterigóide está em contato dorsolateral com a região média do pterigóide. Não é possível estabelecer a condição destas duas últimas características em *C. liebmanni* (Fig. 17c), devido à quase completa redução desta estrutura na qual somente o processo coanal se manteve. A redução desta estrutura possibilitou uma maior projeção no sentido anterior do pterigóide promovendo comparativamente um maior alongamento desta estrutura e conseqüentemente do número de dentes. Desta redução quase completa do palatino manteve-se somente o processo coanal que por sua vez é rudimentar (Fig. 10c). Este processo rudimentar se posiciona entre o vômer e o que seria o palatino em termos topológicos (pterigóide).

O número de dentes observado no palatino varia da seguinte forma: seis dentes em *N. sebae*, dez em *A. veliferum*, 11 em *Xenopholis*, 12 em *D. wagneri* e *S. lasallei*, 14 em *N. rugosus* e *S. bicolor* e finalmente 18 em *N. atrata*. Os dentes do palatino conservam a morfologia descrita para os dentes do maxilar, se curvam sobre o dente posterior e não há espaços entre estes com exceção de *C. liebmanni* e as espécies de *Ninia* nas quais a curvatura dos dentes não é tão acentuada e o espaço interdental é maior.

Diferentemente das outras espécies, *N. sebae* (Fig. 18a) não apresenta processo maxilar no palatino. Em *D. wagneri*, *N. rugosus*, *S. bicolor* e *Xenopholis* este processo pouco se reduz na projeção medial, deixando o processo com forma de barra e com a

margem distal reta, exceto nas espécies de *Xenopholis* as quais o processo termina em ponta fina. *Amastridium veliferum* (Fig. 17a,b) também apresenta um processo maxilar de base larga, mas à medida que se projeta medialmente se reduz e sua extremidade se torna acuminada. A forma do processo maxilar do palatino de *N. atrata* (Fig. 17d,e) se diferencia por ter uma base larga que pouco se estende medialmente e que não se reduz, mantendo a parte distal com tamanho semelhante à proximal. Nesta última espécie o processo se estende lateralmente enquanto que nas demais espécies se orienta posteriormente.

Em todas as espécies, o processo coanal está bem desenvolvido e orientado anteriormente. Em *A. veliferum* e *N. rugosus* o processo coanal tem uma base larga que se reduz na medida em que o processo se estende medialmente e que termina em uma ponta fina. *Diaphorolepis wagleri*, *Ninia*, *Synophis* e *Xenopholis*, têm um processo coanal em forma de barra. Em *D. wagleri*, *Synophis* e *Xenopholis*, o processo termina em uma margem larga, já nas espécies de *Ninia* o processo é mais alongado e termina em ponta mais fina que nas outras espécies. Em todas as espécies com exceção *D. wagleri* e *S. bicolor*, a parte distal do processo coanal se curva também no sentido ventral simulando uma forma de gancho.

A posição dos processos coanal e maxilar do palatino variam, em *A. veliferum* e nas espécies de *Ninia*, os dois processos do palatino estão na região anterior, já em *D. wagleri*, *N. rugosus*, *Synophis* e *Xenopholis* estes processos se situam na região posterior do palatino.

Exceto *Synophis bicolor* e as espécies de *Xenopholis*, todas as outras espécies aqui comparadas apresentam o processo pterigóide do palatino bifurcado, a projeção medial desta bifurcação é muito curta e a projeção lateral é alongada e contata a face lateral do

pterigóide. Esta projeção lateral é fina e bastante longa nas espécies de *Ninia*, enquanto nas outras espécies é mais larga e curta.

Na morfologia do osso pterigóide não se observaram muitas diferenças. Como dito acima, o exemplar estudado de *C. liebmanni* não apresenta palatino, assim, seu pterigóide se estende e se mantém dentado até o nível da extremidade anterior da maxila. Neste exemplar os dentes do pterigóide são longos, finos e espaçados. A margem póstero-medial do pterigóide apresenta uma concavidade suave.

O número de dentes no pterigóide não varia muito, há 19 dentes em *X. undulatus*, 21 dentes em *N. rugosus* e de 24 a 28 em *A. veliferum*, *D. wagleri*, *Ninia*, *Synophis* e *X. scalaris*. A morfologia dos dentes segue o mesmo padrão observado no maxilar e no palatino, em *A. veliferum*, *N. rugosus*, *Synophis* e *Xenopholis* os dentes se curvam sobre o dente posterior e o espaço interdental é reduzido; nas espécies de *Ninia* a curvatura dos dentes não é tão marcada e o espaço interdental é mais extenso. Em *X. undulatus* os dentes do pterigóide estão desde a extremidade anterior até pouco antes de começar a curvatura da margem medial; já nas demais espécies há dentes desde a extremidade anterior do pterigóide até o início da curvatura da margem póstero-medial.

A margem posterolateral do pterigóide se inclina lateralmente em todas as espécies com exceção de *N. rugosus* (Fig. 18b). A margem poósteromedial em *A. veliferum* e *N. rugosus* é curva, enquanto nas demais espécies são retas. Em todas as espécies, o processo posterior é delgado e termina em uma ponta arredondada.

O processo posterior do pterigóide de *A. veliferum* estende-se até a articulação quadrado-mandibular enquanto nas demais espécies o processo ultrapassa posteriormente esta articulação.

***Suspensorium* e Mandíbula** (Figs. 6c-d, 19-22)

Nas espécies estudadas o supratemporal se posiciona na superfície dorsolateral do prótico, lateralmente ao exoccipital. Em nenhuma das espécies o supratemporal se apóia no osso supraoccipital sendo o supratemporal de *N. atrata* aquele que mais se aproxima do supraoccipital, mas mesmo assim não chega a fazer contato.

Em *C. liebmanni* (Fig. 19c,d) e *N. sebae* (Fig. 20c,d) a extremidade anterior do supratemporal situa-se desde a metade do prótico e alcança a borda posterior do exoccipital; já nas outras espécies o supratemporal se situa desde a região anterior do prótico e se estende, em *D. wagneri*, *N. rugosus* e *Synophis* até a região mediana do exoccipital. Em *N. atrata* e *Xenopholis* se estende até a borda posterior do exoccipital, e em *A. veliferum* ultrapassa a borda posterior do exoccipital.

Em todas as espécies estudadas, o quadrado se articula dorsalmente com aproximadamente a metade da superfície posterior do supratemporal. Ventralmente se articula com a mandíbula através do cótilo de articulação quadrato-mandibular. Em *C. liebmanni*, *N. atrata* e *N. sebae* apresenta forma triangular invertida. Estas três espécies possuem dois processos bastante evidentes na articulação quadrado-supratemporal que apresentam variação entre si. Em *C. liebmanni* (Fig. 19c,d), o processo anterior da articulação quadrado-supratemporal é delgado, sendo o processo posterior curto largo e arredondado. Nas espécies de *Ninia* o processo anterior também termina em ponta, enquanto o processo posterior tem a extremidade larga, plana e com uma projeção ventral. O quadrado de *N. atrata* (Fig. 20a,b) é mais robusto do que o quadrado de *N. sebae* (Fig. 20c,d), por isso apresenta processos mais evidentes.

Nas outras três espécies, *A. veliferum*, *D. wagneri*, *N. rugosus* e *Synophis* e *Xenopholis*, o quadrado possui igualmente o formato de um triângulo invertido, porém

ventralmente, na articulação quadrato-mandibular é levemente mais espesso que o já descrito nas outras espécies. Em *A. veliferum*, *D. wagneri*, *N. rugosus* e *Synophis* e *Xenopholis*, a articulação quadrado-supratemporal apresenta um processo anterior não muito prolongado, e um processo posterior pouco evidente em *A. veliferum* e *Xenopholis*. Em *Synophis* parece não haver tal processo, e em *Nothopsis rugosus* o processo posterior não é muito evidente e uma margem mais alargada e reta que na parte mais ventral se junta com o processo estilóide.

Em vista lateral, nos crânios de *C. liebmanni*, *N. sebae*, *N. rugosus* e *Synophis* o quadrado assume uma posição levemente vertical, enquanto em *A. veliferum*, *D. wagneri*, *N. atrata* e *Xenopholis*, o quadrado apresenta uma inclinação diagonal bem pronunciada. O processo estilóide é bastante desenvolvido em *Ninia* e *Xenopholis*, ao contrário de *C. liebmanni*, *D. wagneri*, *N. rugosus* e *Synophis*, espécies nas quais o processo estilóide se apresenta menos desenvolvido, embora visível em vista lateral. Em *A. veliferum* o processo estilóide é discreto e visível apenas em vista medial.

O osso dentário da mandíbula apresenta 15 dentes em *C. liebmanni*, 18 em *A. veliferum*, de 19 a 21 em *Ninia*, de 22 a 26 em *Xenopholis*; de 26 a 28 em *D. wagneri* e *S. bicolor* e *S. lasallei*, e finalmente 30 dentes (aprox.) em *N. rugosus*. Em *A. veliferum* o espaço interdental é reduzido, os dentes apresentam tamanhos distintos ao longo da série assim, os dentes anteriores são de tamanho intermediário, os dentes da região mediana do dentário são os maiores dentes da série e os dentes posteriores são os de menor tamanho. Nas outras espécies não há espaços entre os dentes e tamanho dos dentes decresce uniformemente ao longo da série, a partir dos dentes anteriores. Em *C. liebmanni*, esta redução no tamanho dos dentes é mais acentuada, uma vez que os dentes anteriores são muito longos e os posteriores muito pequenos. Em todas as espécies os dentes são curvados posteriormente, mas em *C. liebmanni* os dentes mandibulares são

mais longos e retos que nas demais espécies. O processo dentífero do dentário de *A. veliferum*, *D. wagneri*, *N. atrata*, *N. rugosus* e *S. bicolor* é mais longo do que o processo ventral deste mesmo osso, porém em *C. liebmanni* e *N. sebae* a diferença de comprimento entre estes dos processos é mínima. Em todas as espécies, o canal de Meckel se estende desde a região anterior do dentário até a região anterior do angular.

Em *A. veliferum*, *C. liebmanni*, *N. sebae*, *S. bicolor* e *X. scalaris*, o angular e o esplenial são de comprimento bastante semelhante, já em *N. rugosus* e *X. undulatus* o esplenial é ligeiramente mais longo que o angular e em *N. atrata* o angular mais comprido do que o esplenial. Em *Synophis* e *Xenopholis undulatus* a margem posterior do esplenial e a margem anterior do angular são da mesma altura e o angular não se projeta sobre o esplenial (Fig. 22b). Esta condição difere da observada em *X. scalaris* e nas demais espécies, nas quais o angular é mais alto e se projeta com um processo dorsoanterior sobre o esplenial (Fig. 22a). Em *N. rugosus* e *A. veliferum* a projeção do angular não ultrapassa a margem do processo o processo dorsal do esplenial já, em *C. liebmanni*, *N. atrata* e *N. sebae*, a projeção é mais longa e ultrapassa em altura o processo dorsal do esplenial. Em *N. atrata*, esta projeção dorsal do angular é larga, enquanto nas demais espécies é estreita. Em *C. liebmanni* o processo dorsal do esplenial não se curva anteriormente e continua direcionado posteriormente, ficando abaixo da região anterior do angular, sendo esta uma condição única nesta espécie. Em todas as espécies descritas o angular e o esplenial apresentam os forames milohióides. Não foi possível visualizar os ossos esplenial nem angular em *D. wagneri*.

Em *A. veliferum*, *N. rugosus* e nas espécies de *Xenopholis*, a borda da crista pré-articular é curva e mais alta que a suprangular que é reta; em *N. rugosus* a crista pré-articular não é tão alta como em *A. veliferum* e *Xenopholis*, e a crista suprangular decresce à altura da metade do comprimento da fossa mandibular, continuando baixa e

reta até a extremidade anterior desta. Nas outras espécies estudadas as cristas suprangular e pré-articular possuem tamanhos semelhantes, sendo a pré-articular ligeiramente mais alta. Nestas espécies as bordas das cristas são basicamente retas.

Proporcionalmente, o comprimento da fossa mandibular em relação à mandíbula mantém-se semelhante entre todas as espécies estudadas. Em todas essas espécies, o processo retroarticular apresenta-se em forma de uma barra delgada, longa e medialmente curvada. *A. veliferum* apresenta o processo retroarticular mais curto e com extremidade mais acuminada.

4.2.2 Anatomia comparada das Vértébras (Figs. 4fg-h, 8a-c, 23)

Observaram-se duas formas na extensão da pré-zigapófise. Em *A. veliferum* (Fig. 23a,b,c), *C. liebmanni*, *N. atrata*, *N. sebae*, *N. rugosus* (Fig. 23d,e,f) e as espécies de *Xenopholis* a pré-zigapófise estende-se lateralmente o suficiente para sobressair abaixo da faceta pré-zigapofiseal, a extensão de maior comprimento se observou nas espécies de *Xenopholis*; já em *S. bicolor* e *S. lasallei*, não se estende lateralmente e permanece embaixo da faceta, assim, em vista dorsal não se observa a pré-zigapófise.

Em todas as espécies exceto as de *Synophis* (Fig. 4g-h), a pós-zigapófise não se expande anteriormente, assim a pré-zigapófise e a pós-zigapófise estão separadas diferenciando-se amplamente o final da primeira e o início da segunda. Em *S. bicolor* e *S. lasallei* há uma expansão anterior da pós-zigapofise, fazendo que as duas estruturas se juntem na margem lateral, formando uma margem contínua que, em vista lateral, assemelha-se a uma prateleira.

Em vista dorsal, os espinhos neurais das espécies estudadas apresentaram diferentes larguras. *C. liebmanni* apresentou o espinho mais delgado, simulando uma

lamela; já em *A. veliferum*, *N. sebae* e *S. bicolor*, o espinho neural é mais largo, simulando uma lâmina robusta. Pelo contrário, em *N. atrata*, *N. rugosus*, *S. lasallei*, *X. scalaris* e *X. undulatus*, o espinho neural possui duas expansões laterais, aumentando consideravelmente a largura; adicionalmente, na linha central destas expansões apresentam um canal, que em vista frontal observa-se como uma depressão entre as expansões laterais, simulando a forma de um “Y”. *Synophis lasallei* não apresenta o canal, só as expansões laterais que em vista frontal simulam a forma de “T”.

Em vista lateral o espinho neural se alonga em diferentes tamanhos sobre a superfície dorsal-central do arco neural. Em *A. veliferum*, *C. liebmanni*, *S. lasallei* e *X. scalaris* o espinho neural ocupa os três quartos posteriores; em *N. atrata*, *N. sebae*, *N. rugosus* e *S. bicolor* o espinho neural é menor e ocupa a metade posterior da superfície dorsal do arco neural; já em *X. undulatus* ocupa quase toda a extensão da região dorsal-central do arco neural. A altura relativa do espinho neural nas espécies estudadas não difere, o espinho neural se estende notavelmente acima da superfície dorsal do arco neural.

4.2.3 Anatomia comparada dos Hemipênis (Figs. 8d-g, 24-26)

Para o estudo da morfologia hemipeniana aqui apresentada, a estrutura básica de um hemipênis se descreve como composta por três regiões: lobo (região distal), corpo (região média) e base (região proximal); e duas faces: sulcada, portadora do sulco espermático e assulcada, oposta a esta. Para demonstrar claramente a variação encontrada nesse padrão, se definem os seguintes termos: capítulo área ornamentada por cálices ou derivados destes, como papilas e espículas, essa área difere claramente da ornamentação do corpo do hemipênis; sulco capitular [capitular groove, definido por

Myers (1974)] ranhura formada pela saliência da margem do capítulo; e capitação: presença de sulcos capitulares.

Em termos gerais, a morfologia hemipeniana nas espécies de cada um dos gêneros *Ninia* e *Synophis* é bastante conservada, porém apresenta algumas diferenças sutis, desta forma, nas comparações aqui apresentadas, será utilizado o nome do gênero quando sejam tratadas características sem variação interespecífica e se utilizará o nome das espécies quando descritas as características com variação interespecífica.

Amastridium veliferum, *Ninia atrata*, *N. diademata* (Fig. 24), *N. hudsoni*, *N. psephota*, *N. sebae* (Fig. 25), *Nothopsis rugosus*, *Synophis bicolor* e *S. lasallei* (Fig. 26) são as espécies com material disponível em condições de estudo. O material disponível de *Chersodromus liebmanni* não apresentou condições ótimas para um estudo detalhado, porém foi possível distinguir algumas características hemipenianas que serão mencionadas.

Nothopsis rugosus (Fig. 26a,b) possui um hemipênis com características bastante distintas em relação aos padrões observados nas demais espécies estudadas, tornando difícil encaixá-lo nos padrões descritos. *Nothopsis rugosus* apresenta na região apical do órgão uma franja de tecido translúcido que se dobra para a face assulcada, este tecido tem uma superfície ondulada sem ornamentações. Esta característica é única desta espécie, não sendo observada sua ocorrência entre as espécies de Nothopsini aqui descritas, nem dentre as demais espécies analisadas do grupo interno e o grupo externo.

Nothopsis rugosus possui hemipênis unilobado como *X. scalaris*, enquanto *A. veliferum* apresenta um órgão semilobado, já *C. liebmanni*, *Ninia*, *Synophis* e *X. undulatus* apresentam hemipênis bilobado. Diferente ao observado nas espécies de *Xenopholis*, em todas as outras espécies se observou um sulco capitular profundo, com

exceção de *N. rugosus*, cujo sulco capitular é raso e discreto. Não foi possível determinar esta característica em *C. liebmanni*.

Os hemipênis de todas as espécies estudadas são capitulados. Em *A. veliferum* (Fig. 24a,b) e *X. undulatus* (Fig. 8f,g) o capítulo limita-se à região distal do hemipênis, cobrindo a área semilobada na primeira espécie e os lobos na segunda; em *Synophis* (Fig. 26c-f) a área capitular se estende um pouco mais, ocupando a metade distal da face sulcada, mas na medida em que o capítulo estende-se à base, se reduz lateralmente, até restar apenas uma delgada área capitular do lado de cada ramo do sulco espermático; as espécies de *Synophis* apresentam espinhos pequenos na superfície da face sulcada na qual não há outras ornamentações. Finalmente, em *C. liebmanni*, *Ninia* e *N. rugosus* como em *X. scalaris* o capítulo cobre quase toda a face sulcada, exceto pela região mais proximal à base.

Na face assulcada, o capítulo de *A. veliferum*, *Ninia*, *X. scalaris* e *X. undulatus*, abrange a totalidade dos lobos, e no caso de *Ninia* e de *X. undulatus* a área capitular se estende até a região posterior da base destes; em *Synophis* a área capitular da face assulcada não é tão extensa como a observada nas espécies anteriores e alcança apenas a parte distal dos lobos. *Nothopsis rugosus* apresenta uma face assulcada totalmente nua. Não foi possível determinar esta característica em *C. liebmanni*.

A face assulcada do corpo do hemipênis apresenta espinhos em todas as espécies; em *X. undulatus* (Fig. 8f-g) os espinhos são pequenos e se distribuem cobrindo a superfície do corpo do hemipênis, deixando espaços reduzidos entre eles; em *Ninia* os espinhos são maiores, mas também estão espaçados entre eles; já na face assulcada do corpo de *A. veliferum*, *Synophis* e *X. scalaris*, se apresentam espinhos alongados, grossos e mais espaçados, em *A. veliferum*, estes espinhos são relativamente maiores e

mais grossos do que em *Synophis* e *X. scalaris* (Fig. 8d-e) e se distribuem sem padrão aparente, deixando uma área nua na região central do corpo, que é maior na região proximal à base e que se reduz até terminar em ponta, pouco antes do capítulo. Em *Synophis*, os espinhos estão em fileiras verticais nos lados do corpo do hemipênis deixando a região central nua; finalmente em *X. scalaris* os espinhos limitam-se à parte distal do corpo do hemipênis, após a margem do capítulo. Em *N. rugosus* a face assulcada do corpo do hemipênis apresenta uma linha central de espinhos grandes, que diminuem de tamanho na medida em que se aproximam à base, de cada lado desta linha de espinhos, a superfície do órgão apresenta-se nua. Além destes espinhos, em cada margem lateral da face assulcada, *N. rugosus* apresenta uma fileira de espinhos grandes que contornam as margens; estes espinhos aparecem acima da região mediana do corpo do hemipênis e na medida em que vão descendo, vão aumentando de tamanho até se tornarem de tamanho similar aos maiores espinhos da linha central. Não foi possível determinar esta característica em *C. liebmanni*.

Todas as espécies exceto *Amastridium veliferum* e *Nothopsis rugosus*, possuem ganchos nas margens laterais do órgão, mas estes se apresentam de maneira diferente. Nas espécies de *Ninia* (Fig. 24c-f, 25^a-f), os espinhos observados na face assulcada continuam nas laterais do corpo do hemipênis; em *Synophis* se observaram espinhos de tamanho regular cobrindo a superfície das regiões laterais; em *X. scalaris* os ganchos laterais se apresentam na região mediana do corpo do hemipênis, mais próximos da base, em *X. undulatus* se apresentam na região mediana do órgão total, posicionando-se mais afastados da base que em *X. scalaris*.

Em todas as espécies o sulco espermático é bifurcado. Em *C. liebmanni*, *N. rugosus* e *Synophis* a bifurcação do sulco espermático ocorre próxima à base do hemipênis, já em *A. veliferum*, *Ninia* e *X. scalaris* a bifurcação ocorre na região medial

do órgão; e em *X. undulatus*, na região distal. A área na qual ocorre a bifurcação em *C. liebmanni*, *Ninia*, *N. rugosus* e as espécies de *Xenopholis* corresponde ao capítulo; em *A. veliferum* e *Synophis*, no ponto de bifurcação do sulco, já não há mais ornamentação capitular.

A extremidade final do sulco espermático também se apresenta em diferentes áreas da região sulcada. Em *A. veliferum* e *X. scalaris* os extremos do sulco espermático não alcançam os lobos, terminando no corpo do órgão. Em *N. rugosus*, os extremos do sulco alcançam o ápice do hemipênis e em *C. liebmanni*, *Synophis* e *X. undulatus* alcançam o ápice dos lobos; já nas espécies de *Ninia* há variação intraespecífica, terminando nos ápices dos lobos em *N. atrata*. *N. hudsoni* e *N. psephota* enquanto em *N. diademata* e *N. sebae* os ramos do sulco terminam nas margens laterais dos lobos. A orientação do sulco espermático é centrolíneal em *A. veliferum*, *N. rugosus*, *Synophis* e em *X. undulatus*; e centrífugo em *C. liebmanni* e nas espécies estudadas do gênero *Ninia*.

Contrário ao observado nas espécies de *Xenopholis*, todas as demais espécies estudadas apresentam ganchos na base do hemipênis: *A. veliferum* apresenta três grandes ganchos, dois na face sulcada, um a cada lado, e um ao centro da face assulcada; *N. rugosus* não apresenta ganchos na face sulcada, mas apresenta uma coluna central na face assulcada com cinco ganchos que decrescem em tamanho do gancho distal ao proximal; *S. bicolor* não apresenta ganchos na face sulcada, mas possui dois ganchos na face assulcada, um a cada lado; já *S. lasallei* apresenta dois ganchos em cada face, sendo os da face assulcada os últimos espinhos das colunas mediais do corpo do hemipênis; em *N. atrata* não há ganchos em nenhuma das faces, mas outras espécies de *Ninia* apresentam ganchos na face sulcada. Não foi possível determinar esta característica em *C. liebmanni*.

4.3 Análise Filogenética Preliminar

4.3.1 Definição de caracteres

Com base na morfologia estudada, foi elaborada uma matriz de 38 táxons e 77 caracteres morfológicos relativos ao hemipênis (14) e aos ossos frontais (4), pós-orbitais (3), parietais (3), do complexo palatomaxilar (37), do *suspensorium* e mandíbula (9) e das vértebras (6) (Anexo III), descritos a seguir. Ao final da descrição de cada grupo de caracteres, aqueles que aportam informação filogenética importante para os clados formados dentro da subfamília Dipsadinae são comentados, objetivando caracterizar morfologicamente, quando possível, os grupos dentro da subfamília Dipsadinae. Esta caracterização foi realizada utilizando, como base, a otimização dos caracteres na topologia obtida (Fig. 27). Para a nomeação dos grupos conformados, utilizou-se a nomenclatura apresentada na Figura 27.

Caracteres de morfologia hemipeniana

Os estados definidos para os caracteres hemipenianos H1, H8, e H10 para *Emmochliophis fugleri* foram tomados de Fritts e Smith (1969); o estado do caráter H2 de *E. fugleri* e *Diaphorolepis wagneri* foram tomados de Savitzky (1974), finalmente os estados dos caracteres H1, H8 e do V1 ao V6, para *D. wagneri* foram tomados de Bogert, (1964).

H1. Tipo de lobação que apresenta o hemipênis. Estados: (0) unilobado; (1) semibilobado; (2) bilobado.

O hemipênis unilobado apresenta unicamente um lobo (estado 0); no hemipênis semibilobado são evidentes os dois lobos, mas a divisão entre eles não é muito marcada,

nem na face sulcada nem na assulcada (estado 1), e o hemipênis bilobado possui dois lobos bem diferenciados (estado 2).

[A redução ou perda da bilobação é uma sinapomorfia para a subfamília Dipsadinae (Myers e Cadle, 1994; Zaher, 1999)].

H2. Ocorrência de capítulo - área diferenciada, ornamentada por cálices, papilas ou espículas. Estados: (0) ausente; (1) presente.

[Este caráter corresponde ao caráter “capítulo hemipeniano” (DD) de Savitzky (1974). Os estados: presente e ausente (0 e 2 em Savitzky, 1974) se mantiveram enquanto o estado: bordas adjuntas em alguns postos (1) foi excluído].

H3. Extensão do capítulo na face sulcada e assulcada do(s) lobo(s) do hemipênis. Estados: (0) o capítulo se estende nas duas faces do lobo do hemipênis; (1) apenas na face sulcada do lobo do hemipênis; (2) em duas áreas capitulares independentes.

O capítulo pode estar presente nas duas faces do lobo, só na face sulcada, ou apresentar-se como duas áreas capitulares independentes. O capítulo pode se apresentar nas duas faces do lobo do hemipênis, sem redução ou com redução mínima da área capitular na face assulcada, mantendo a área capitular continua nas duas faces (estado 0); o capítulo pode apresentar-se apenas na face sulcada do lobo do hemipênis, ou em ambas faces, mas com uma marcada redução da área capitular na face assulcada, deixando a maior parte nua ou com outros tipos de ornamentos (estado 1); finalmente o hemipênis pode apresentar duas áreas capitulares independentes, uma em cada lobo (estado 2). Não se aplica para o caráter 2, estado 0 [2(0)].

H4. Tamanho do capítulo na face sulcada. Estados: (0) pequeno; (1) médio; (2) grande.

Este caráter refere-se ao tamanho do capítulo a área ornamentada por cálices ou derivados destes na face sulcada. O capítulo é pequeno quando a área ornamentada se estende até uma quarta parte do comprimento total do órgão (estado 0); é médio, quando a ornamentação encontra-se entre um quarto e a metade do comprimento total do órgão (estado 1); e é grande se a área ornamentada compreende mais da metade do comprimento total do órgão (estado 2). Não se aplica para [2(0)].

H5. Ornamentação da face assulcada do corpo do hemipênis. Estados: (0) face assulcada totalmente ornamentada; (1) face assulcada com áreas sem ornamentação.

Foram definidos dois padrões respeito da ornamentação da face assulcada do corpo do hemipênis: A face assulcada do corpo do hemipênis se apresenta como uma região ornamentada sem intervalos de áreas nuas que pode apresentar espinhos de tamanho semelhante, organizados ou não, mas sempre formando uma região ornamentada continua (estado 0); o segundo padrão apresenta a face assulcada com uma ornamentação que não forma uma área continua, pode se apresentar como uma área totalmente nua, como uma área com muitos espinhos diminutos, ou com espinhos grandes e escassos, bastantes separados entre si, deixando intervalos de áreas nuas. (estado 1).

H6. Presença de sulcos capitulares (*capitular grooves*). Estados: (0) sulco capitular ausente (não capitado); (1) sulco capitular presente (semicapitado, unicapitado, bicapitado). Não se aplica pra [2(0)].

[A condição “hemipênis unicapitado” é uma sinapomorfia para a subfamília Dipsadinae (Myers e Cadle, 1994; Zaher, 1999)].

H7. Bifurcação do sulco espermático. Estados: (0) ausente; (1) presente.

H8. Posição da bifurcação do sulco espermático, em relação à base. Estados: (0) proximal; (1) medial; (2) distal. Não se aplica para [7(0)].

[A bifurcação distal do sulco espermático é uma sinapomorfia para a subfamília Dipsadinae (Myers e Cadle, 1994; Zaher, 1999)].

H9. Posição da bifurcação do sulco espermático em relação ao capítulo. Estados: (0) dentro do capítulo ou na sua base; (1) fora do capítulo. Não se aplica para [7(0)], nem para [2(0)].

[A bifurcação do sulco espermático dentro do capítulo ou na sua base é uma sinapomorfia para a subfamília Dipsadinae (Myers e Cadle, 1994; Zaher, 1999)].

H10. Posição da extremidade distal do sulco espermático. Estados: (0) no corpo do hemipênis; (1) no ápice do lobo do hemipênis; (2) na(s) borda(s) lateral (laterais) do hemipênis.

Foram observadas diferenças na posição da extremidade distal do sulco espermático. Os extremos dos ramos do sulco não alcançam as margens do órgão e ficam no corpo do hemipênis (estado 0); alcançam o ápice do lobo do hemipênis (estado 1); ou se abrem na(s) borda(s) lateral(laterais) do hemipênis (estado 2).

H11. Direção do sulco espermático no lobo. Estados: (0) centrífuga; (1) centrolíneal.

H12. Redução da largura da base dos lobos. Estados: (0) ausente; (1) presente.

Entendem-se como possíveis reduções de largura nas bases dos lobos na face assulcada, apresentando uma estrutura similar a uma haste larga que sustenta ao lobo e que é bastante evidente.

H13. Ganchos na base ou na região proximal do corpo na face sulcada do hemipênis. Estados: (0) ausentes; (1) presentes.

Na base do hemipênis, na fase sulcada se observaram “ganchos”, que são espinhos grandes que se diferenciam notavelmente dos demais espinhos presentes no corpo do hemipênis.

H14. Ganchos na base ou na região proximal do corpo na face assulcada do hemipênis. Estados: (0) ausentes; (1) presentes.

Da mesma forma que na face sulcada, a base do hemipênis da fase assulcada se observou a presença de “ganchos”, que são espinhos grandes que se diferenciam notavelmente dos demais espinhos presentes no corpo do hemipênis.

Os caracteres hemipenianos levantados revelaram-se amplamente homoplásicos, porém conservam sua utilidade para a distinção e caracterização de grupos e/ou táxons da subfamília Dipsadinae.

Tanto os gêneros posicionados no “complexo Leptodeirini” quanto os da tribo Dipsadini apresentam hemipênis com os três tipos de lobação observados (ver caracteres), porém nos gêneros do “complexo Leptodeirini” ocorre uma redução da área capitular na face assulcada, ao contrário do que ocorre nos gêneros Dipsadini, nos quais

o contorno da área capitular da face assulcada mantém-se contínuo em relação à face sulcada.

O corpo do hemipênis apresenta igualmente diferenças na face assulcada, como áreas desprovidas de ornamentação nos gêneros do “complexo Leptodeirini” enquanto, dentre os Dipsadini, a face assulcada apresenta-se ornamentada em toda sua superfície.

O tamanho do capítulo do hemipênis caracteriza aos grupos dentro da família Dipsadidae, apresentando-se avantajado dentre os Dipsadini, de proporções medianas dentre os Nothopsini e reduzido dentre os gêneros não-Nothopsini do “complexo Leptodeirini”.

Quanto ao aspecto do sulco espermático, a tribo Dipsadini é caracterizada por possuir um sulco com direção centrífuga, cujo ponto de bifurcação encontra-se dentro dos limites do capítulo e suas extremidades nos ápices dos lobos, sendo esta última condição apresentada igualmente pelos Nothopsini. Já os gêneros do “complexo Leptodeirini” apresentam o sulco espermático centrolíneal e estendendo-se apenas sobre o corpo do hemipênis, não alcançando o ápice dos lobos.

Considerando toda a família Dipsadidae, a subfamília Dipsadinae apresenta sulcos capitulares e sulco espermático bifurcados na região medial do corpo do hemipênis, sendo raras, nesta subfamília, a ausência do capítulo e a não-bifurcação do sulco espermático. Dentre os espécimes examinados, apenas *Diaphorolepis wagneri*, *Emmochliophis fugleri* (segundo Savitzky, 1974) e *Enuliophis sclateri* apresentam hemipênis não-capitulado, e apenas *Adelphicos quadrivirgatus* e os gêneros da tribo Leptodeirini não apresentam bifurcação do sulco espermático.

Caracteres dos ossos Frontal, Parietal e Pós-orbital

F1. Forma da margem anterior do Frontal. Estados (0) margem anterior com face lateral oblíqua e face frontal reta transversal; (1) margem anterior com face lateral oblíqua e face frontal sinuosa; (2) margem anterior em arco.

A margem anterior dos frontais apresenta três conformações distintas, podendo exibir a margem anterior simples, com uma face única em forma de arco (estado 2), ou com a margem anterior dividida em 2 faces: uma face lateral oblíqua e uma face frontal transversal (estado 0), ou uma face lateral oblíqua com face frontal sinuosa (estado 1).

No estado 1, o encontro das margens anteriores dos frontais apresenta forma de “M”, uma vez que, observadas em conjunto, as sinuosidades das faces frontais apresentam-se projetadas à frente.

F2. Forma da margem posterior do Frontal. Estados: (0) oblíqua; (1) transversal

F3. Posicionamento relativo do Pré-frontal com o Frontal. Estados: (0) pré-frontal antero-lateral; (1) pré-frontal anterior; (2) pré-frontal lateral.

A articulação do frontal com o pré-frontal apresentou variação na posição do pré-frontal com respeito ao eixo medial do frontal. O pré-frontal pode situar-se, oblíqüamente, na região antero-lateral da margem anterior do frontal (estado 0), completamente à frente do frontal (estado 1) ou junto à margem lateral do frontal (estado 2).

F4. Tamanho relativo do Frontal. Estados: (0) longo; (1) curto.

Tomando como referência os extremos anterior e posterior dos frontais, se definem dois tamanhos para esse osso: longo, quando seu comprimento é maior que sua largura, e seu perfil é claramente retangular (estado 0); ou curto, quando seu comprimento é semelhante à largura e seu perfil aproximado é quadrado (estado 1).

Par1. Parietal. Crista parietal. Estados: (0) ausente; (1) presente, mas pouco evidente; (2) presente e muito evidente.

Par2. Forma da margem lateral do Parietal. Estados: (0) convexa; (1) reta; (2) oblíqua.

Três formas da margem lateral do parietal foram observadas. A margem lateral pode ser projetada lateralmente e faz com que o parietal assuma um perfil arredondado (estado 0), pode ser reta, paralela ao eixo longitudinal do animal, dando ao parietal aspecto retangular (estado 1) ou a margem lateral do parietal pode apresentar-se oblíqua (estado 2).

Par3. Apresentação do Parietal na margem orbital. Estados: (0) o parietal não participa da margem da órbita; (1) o parietal participa da margem da órbita.

Em todas as espécies estudadas o parietal participa da delimitação posterior da cavidade orbital, porém pode ou não apresentar-se na margem da órbita. O parietal não faz parte do limite dorsal da margem orbital (estado 0); o parietal limita dorsalmente à margem orbital (estado 1).

Po1. Ocorrência do osso Pós-orbital. Estados: (0) ausente; (1) presente.

Po2. Constituição do Pós-orbital. Estados: (0) delgado; (1) robusto.

Dois padrões gerais foram descritos para a variação observada na estrutura do pós-orbital. Este pode apresentar-se delgado e delicado (estado 0) ou como um osso largo e robusto (estado 1).

Po3. Forma do Pós-orbital. Estados: (0) Em forma de “L” invertida; (1) reto; (2) curvo.

Três diferentes padrões de forma foram encontrados para o osso pós-orbital. Este pode apresentar um perfil anguloso, com duas partes relativamente retas conectadas em ângulo obtuso (estado 0), pode apresentar um perfil retilíneo (estado 1), ou ser curvo, em forma de “C”(estado 2).

A articulação do pré-frontal na margem lateral do frontal se estabeleceu como um caráter autapomórfico para *Geophis brachycephalus*, única espécie deste gênero incluída na análise. O material adicional estudado das espécies *G. dubius* e *G. zeledoni* também apresentam esta condição, sugerindo que a posição do pré-frontal na margem lateral do frontal possa ser uma autapomorfia do gênero. A forma transversal da margem posterior do frontal também é uma característica pouco freqüente dentre os Dipsadini e caracteriza os clados *Enulius flavitorques* + *Enuliophis sclateri* e *Dipsas pratti* + *D. variegata*.

A crista parietal é bem desenvolvida na maioria dos gêneros da família, especialmente nos Xenodontinae, ao contrário do observado nos Dipsadinae, nos quais uma crista menos pronunciada, ou mesmo a ausência da mesma são condições mais freqüentes.

A ausência do osso pós-orbital é condição única em *Sibon sanniolus* e no clado formado pelos gêneros *Chersodromus*, *Enulius* e *Enuliophis*, os demais gêneros da tribo apresentando o pós-orbital delgado e retilíneo.

Caracteres do Complexo palatomaxilar

Mx1. Ocorrência de diastema na dentição do Maxilar. Estados: (0) ausente; (1) presente.

O diastema é uma interrupção da distribuição dos dentes da série maxilar, quando presente, separa a série dentária maxilar em porções anterior e posterior. Nos táxons amostrados, a porção posterior (pós-diaSTEMal) apresenta dois dentes maxilares, que podem ser menores, semelhantes, ou maiores que os dentes da porção anterior.

Mx2. Tipo de dentição do Maxilar. Estados: (0) áglifa; (1) opistóglifa.

O tipo de dentição define-se pela ausência ou presença do sulco para a inoculação de veneno nos dentes maxilares posteriores. A condição é considerada áglifa quando os dentes não apresentam sulcos (estado 0), ou opistóglifa quando os dentes posteriores apresentam sulco (estado 1). Este caráter não depende do tamanho dos dentes e da presença de diastema.

[Este caráter corresponde ao caráter “dentes posteriores sulcados” (T) de Savitsky (1974)].

Mx3. Ocorrência de processo Pré-frontal do Maxilar. Estados: (0) ausente; (1) presente.

O processo pré-frontal do maxilar é uma projeção dorsal evidente deste osso na região articular maxilar - préfrontal. Nas espécies amostradas, quando presente, este processo é pouco proeminente.

Mx4. Morfologia do processo ectopterigóide medial do Maxilar. Estados: (0) processo pouco pronunciado; (1) processo pronunciado e projetado anteriormente; (2) processo pronunciado e prolongado anteriormente; (3) processo pronunciado e projetado posteriormente.

O processo ectopterigóide medial do maxilar não é evidente quando se limita à região dentífera (estado 0). Nos outros estados, este processo projeta-se medialmente, é bastante evidente e pode apresentar-se como uma estrutura truncada orientado à frente (estado 1) ou que, ao prolongar-se anteriormente, afila-se gradualmente até fundir completamente com a borda lingual do Maxilar, não apresentando uma diferenciação aparente com o processo ectopterigóide lateral (estado 2) ou como um processo truncado orientado posteriormente (estado 3).

Mx5. Morfologia do processo ectopterigóide lateral do Maxilar. Estados: (0) pouco pronunciado; (1) pronunciado; (2) projetado póstero-lateralmente.

Na maioria das espécies estudadas, o maxilar, em vista lateral, após o ultimo dente, possui um processo ectopterigóide lateral, que pode apresentar-se como uma projeção discreta (estado 0), pode pronunciar-se drasticamente (caso de *Enuliophis sclateri* e *Enulius flavitorques*) (estado 1) ou projeta-se póstero-lateralmente, como nas espécies do gênero *Sibon*. Não é possível definir o estado destes caracteres em *Geophis*, uma vez que os processos ectopterigóides lateral e medial do maxilar, neste gênero, apresentam-se indiferenciados.

Mx6. Tamanho relativo dos dentes do Maxilar. Estados: (0) dentes anteriores e posteriores de igual tamanho; (1) dentes posteriores maiores que os anteriores; (2) os dois últimos dentes maxilares reduzidos.

As diferenças de tamanho nos dentes maxilares se apresentam entre os dentes anteriores e os dois últimos dentes posteriores, sendo esta condição independente da presença ou ausência de diastema. A condição menos freqüente corresponde ao estado 2: os últimos dentes maxilares posteriores reduzidos, caráter muito evidente em *Atractus albuquerquei*, também presente, porém não tão pronunciado nas espécies de *Ninia*, *Sibon* e *Sibynomorphus*.

Mx7. Formato e espaçamento dos dentes do Maxilar. Estados: (0) dentes muito curvos e justapostos; (1) dentes pouco curvos e espaçados.

Observou-se uma ampla variação na forma e disposição dos dentes, porém só foram estabelecidos dois padrões gerais. No primeiro padrão não há espaços entre as bases dos dentes, e cada dente se curva posteriormente deixando sua cúspide sobreposta à base do dente imediatamente posterior (estado 0, que é o mais freqüente nas espécies estudadas); já no segundo padrão há um espaçamento amplo entre as bases dos dentes e sua curvatura é muito menos pronunciada, fazendo com que a cúspide de um dente não se sobreponha à base do dente imediatamente posterior (estado 1).

Mx8. Posicionamento do processo palatino do Maxilar. Estados: (0) junto à extremidade anterior do maxilar; (1) recuado da extremidade anterior do maxilar.

Em todas as espécies estudadas, o processo palatino do Maxilar se posiciona na região medial do osso, com exceção de *Chersodromus liebmanni* e *Sibynomorphus mikanii*, espécies nas quais o processo situa-se na extremidade anterior do maxilar.

Mx9. Forma da extremidade do processo palatino do Maxilar. Estados: (0) larga; (1) estreita.

Nas espécies estudadas a região distal do processo palatino pode ser larga ou estreita, dependendo da forma do processo em si. Nos processos cujas margens anterior e posterior são paralelas, a extremidade apresenta-se ampla (estado 0), enquanto nos processos afunilados distalmente, as extremidades são pontiagudas (estado 1).

Mx10. Orientação do processo palatino do Maxilar. Estados: (0) perpendicular; (1) oblíqua anterior; (2) oblíqua posterior.

Em vista dorsal, a orientação do processo palatino do Maxilar se define pela inclinação do processo em si, com relação ao eixo maior do Maxilar: perpendicular ao eixo maior do osso (estado 0), oblíqua anterior quando orientado à frente (estado 1) e oblíqua posterior quando orientado para trás (estado 2).

E1. Ocorrência dos ramos lateral e medial do processo maxilar do Ectopterigóide: Estados: (0) presença do ramo medial; (1) presença do ramo lateral; (2) presença de ambos ramos.

Na maioria das espécies analisadas o processo maxilar possui dois ramos, o medial e o lateral, e entre estes há uma concavidade com diferentes graus de amplitude (estado 2); nas outras duas condições, menos freqüentes, apresenta-se unicamente um único ramo do processo maxilar, ora o medial (estado 0), ora o lateral (estado 1).

E2. Forma do ramo lateral do processo maxilar do Ectopterigóide. Estados: (0) projetado e delgado; (1) robusto.

O ramo lateral do processo maxilar do ectopterigóide pode ser delgado, projetado anteriormente (estado 0), ou curto e robusto (estado 1), nesse caso apresentando sempre uma margem lateral de perfil retilíneo. Não se aplica para E1(0).

E3. Orientação da margem do ramo lateral do processo maxilar do Ectopterigóide. Estados: (0) oblíqua lateral; (1) paralela; (2) oblíqua medial.

Em relação ao eixo longitudinal do animal, a margem do ramo lateral pode ser orientada lateralmente (estado 0), ser paralela (estado 1) ou orientada medialmente (estado 2). Não se aplica para E1(0) nem para E2(0).

E4. Forma da margem medial do Ectopterigóide. Estados: (0) côncava, suave; (1) côncava, pronunciada; (2) retilínea.

A margem medial do ectopterigóide, correspondente à região imediatamente posterior ao ramo medial do processo maxilar, em vista dorsal, pode apresentar-se côncava, apresentando dois graus de curvatura: suave (estado 0), ou pronunciada (estado 1) ou com perfil retilíneo (estado 2).

E5. Comprimento relativo dos ramos do processo maxilar do Ectopterigóide. Estados: (0) ramos medial e lateral de comprimento semelhante; (1) ramo medial um pouco mais longo que o lateral; (2) ramo medial muito mais longo que o lateral; (3) ramo medial mais curto que o ramo lateral.

Quando presentes os ramos do processo maxilar do ectopterigóide, observa-se diferenças de comprimento relativo entre estes. Tais ramos podem possuir comprimentos semelhantes (estado 0); o ramo medial pode apresentar-se algo mais projetado que o ramo lateral (estado 1); o ramo medial pode apresentar-se muito mais

projetado que o ramo lateral (estado 2) ou o ramo medial pode ser mais curto que o ramo lateral.

E6. Comprimento do processo pterigóide do Ectopterigóide. Estados: (0) curto; (1) médio; (2) longo.

E7. Forma da extremidade do processo pterigóide do Ectopterigóide. Estados: (0) reta; (1) curvada lateralmente; (2) curvada medialmente.

O processo pterigóide do ectopterigóide articula-se dorsalmente com o pterigóide em todas as espécies estudadas, entretanto sua extremidade apresenta variações sutis na forma, podendo ser reta (estado 0); curvada lateralmente (estado 1) ou curvada medialmente (estado 2).

E8. Posição relativa do processo maxilar do Ectopterigóide em relação à extremidade anterior do Pterigóide. Estados: (0) o processo maxilar do ectopterigóide não ultrapassa, à frente, a extremidade anterior do pterigóide; (1) ultrapassa a extremidade do pterigóide; (2) se posiciona totalmente do lado do Palatino.

A posição da extremidade anterior do ectopterigóide em relação ao pterigóide, em vista dorsal, pode alcançar a extremidade anterior do pterigóide (estado 0), ultrapassar a extremidade anterior do pterigóide, alcançando a extremidade posterior do palatino (estado 1) ou todo o processo maxilar do ectopterigóide e a extremidade anterior do processo pterigóide, ultrapassarem completamente o pterigóide, alcançando o palatino.

E9. Posição relativa da articulação ectopterigóide-pterigóide. Estados: (0) na região terminal anterior do pterigóide; (1) na região anterior, porém aquém da extremidade do pterigóide; (2) na região medial-posterior do pterigóide.

A articulação ectopterigóide-pterigóide ocorre sempre no quadrante dorso-lateral do Pterigóide, porém, pode localizar-se em diferentes pontos ao longo deste osso. A condição mais freqüente nas espécies estudadas é que a articulação localize-se na região medial do pterigóide, contudo, pode apresentar-se na região anterior do pterigóide ou mesmo na extremidade anterior do mesmo.

Pa0. Ocorrência do Palatino. Estados: (0) ausente; (1) presente.

Pa1. Ocorrência de processo coanal do Palatino. Estados: (0) ausente; (1) presente.

Pa2. Orientação do processo coanal do Palatino. Estados: (0) perpendicular; (1) oblíqua.

Em vista dorsal, a orientação do processo coanal do palatino se define pela posição da projeção do processo. A projeção pode perpendicular ao eixo maior do palatino (estado 0) ou oblíqua, quando inclinada à frente.

Pa3. Forma da extremidade do processo coanal do Palatino. Estados: (0) estreita; (1) larga.

Nas espécies estudadas, a forma da extremidade do processo coanal pode ser estreita (estado 0) ou larga (estado 1). Este caráter não está relacionado à forma do corpo do processo, portanto, processos com extremidades estreita podem possuir corpos largos ou afunilados.

Pa4. Forma do processo coanal do Palatino. Estados: (0) bordas paralelas; (1) afunilado.

Conforme o processo coanal projeta-se medialmente, pode apresentar largura constante, possuindo assim bordas paralelas quando em vista dorsal (estado 0), ou pode reduzir gradualmente sua largura, apresentando-se então afunilado (estado 1).

Pa5. Posição relativa do processo coanal do Palatino. Estados: (0) anterior; (1) medial; (2) posterior.

O processo coanal pode estar localizado em três diferentes regiões do palatino, anterior (estado 0), medial (estado 1) ou posterior (estado 2).

Pa6. Torção ventral da extremidade do processo coanal do Palatino. Estados: (0) sem torção ventral; (1) com forma de gancho.

Quando presente, o processo coanal do palatino projeta-se médio-dorsalmente. Em algumas das espécies estudadas, o processo é uma simples projeção sem apresentar uma torção ventral evidente (estado 0), enquanto em outras o processo sofre uma torção ventral bastante evidente, assumindo o aspecto de gancho (estado 1).

Pa7. Ocorrência do processo maxilar do Palatino. Estados: (0) ausente; (1) presente.

Pa8. Orientação do processo maxilar do Palatino. Estados: (0) perpendicular; (1) oblíqua anterior; (2) oblíqua posterior.

Em vista dorsal, a orientação do processo maxilar em relação ao corpo principal do palatino pode apresentar orientação perpendicular (estado 0); oblíquo anterior, quando orientado à frente (estado 1), e oblíquo posterior quando orientado para trás.

Pa9. Forma da extremidade do processo maxilar do Palatino. Estados: (0) estreita; (1) larga.

Nas espécies estudadas, a forma da extremidade do processo maxilar pode ser estreita (estado 0) ou larga (estado 1). A forma da extremidade do processo maxilar não está relacionada com a forma do corpo do processo, portanto os processos que terminam em ponta estreita podem possuir corpos largos ou afunilados como visto em Pa3.

Pa10. Forma do processo maxilar do Palatino. Estados: (0) bordas paralelas; (1) afunilado.

Conforme se dá a projeção do processo, este pode apresentar bordas paralelas, mantendo por todo o processo largura semelhante à de sua base (estado 0), ou a largura do corpo do processo pode decrescer gradualmente, da sua origem à extremidade, afunilando-se (estado 1). Este caráter não apresenta relação direta com a morfologia terminal do mesmo processo, descrita acima.

Pa11. Posição relativa do processo maxilar do Palatino. Estados: (0) terminal ou subterminal anterior; (1) medial-anterior.

O processo maxilar pode estar posicionado na extremidade anterior do Palatino, ou muito próximo à essa extremidade (estado 0), ou mais posteriormente, afastado da extremidade anterior, porém ainda à frente da metade do comprimento do Palatino.

Pa12. Morfologia do processo pterigóide do Palatino. Estados: (0) processo posterior bifurcado; (1) processo posterior não bifurcado.

O processo pterigóide bifurcado apresenta um ramo lateral longo que contata lateral ou latero-dorsalmente o Pterigóide, e um ramo medial, curto, que se articula na extremidade anterior deste osso (estado 0); quando não bifurcado, o processo pterigóide apresenta unicamente o ramo lateral longo e alto que contata lateral ou latero-dorsalmente o Pterigóide (estado 1).

Nas espécies dos gêneros *Geophis*, *Sibon* e *Sibynomorphus*, após o último dente do palatino, insinua-se uma pequena protuberância, porém esta estrutura não corresponde ao ramo medial da bifurcação, uma vez que não está posicionada medialmente á extremidade anterior do pterigóide. Assim sendo, estas espécies foram codificadas como apresentando o estado 1, não bifurcado, deste caráter.

Pt1. Morfologia da margem póstero-medial da lâmina do Pterigóide. Estados:

(0) curva; (1) reta.

Pt2. Morfologia da margem póstero-lateral da lâmina do Pterigóide. Estados:

(0) pouco inclinada; (1) notavelmente inclinada.

Inclinação da margem lateral da lâmina do pterigóide. A margem lateral da lâmina do pterigóide pode se apresentar direita, contígua à margem lateral da parte anterior (haste) do mesmo osso (estado 0), ou pode curvar-se lateralmente, interrompendo notavelmente o perfil da margem lateral da haste do Pterigóide (estado 1).

Pt3. Morfologia da lâmina do Pterigóide. Estados: (0) estreito; (1) expandido.

A lâmina do pterigóide pode apresentar o perfil aproximado da haste do mesmo osso (estreito - estado 0), ou pode expandir-se, assumindo largura maior que a haste deste mesmo osso (estado 1).

Pt4. Morfologia da extremidade posterior da lâmina do Pterigóide. Estados:

(0) aguda; (1) romba.

A extremidade posterior da lâmina do pterigóide pode apresentar-se com perfil aguçado (estado 0), ou arredondado (estado 1).

Pt5. Posição relativa da lâmina do Pterigóide. Estados: (0) não alcança a articulação quadrado-mandibular; (1) alcança a articulação quadrado-mandibular; (2) ultrapassa a articulação quadrado-mandibular.

No plano horizontal, tendo como referência a articulação quadrado-mandibular, se estabeleceram três diferentes pontos alcançados posteriormente pelo pterigóide: A extremidade posterior da lâmina não alcança a articulação quadrado-mandibular, condição esta exclusiva das espécies do gênero *Dipsas* (estado 0); a extremidade da lâmina alcança a articulação quadrado-mandibular (estado 1), ou a ultrapassa (estado 2). As condições 1 e 2 ocorrem com maior frequência nas espécies estudadas.

Pt6. Dentição do Pterigóide. Estados: (0) edentado; (1) dentes na porção anterior; (2) nas primeiras $\frac{3}{4}$ partes da haste; (3) dentes até o início da inclinação da margem.

A haste do pterigóide pode não apresentar dentes (estado 0), pode apresentar dentes apenas na sua extremidade anterior (estado 1), nas primeiras $\frac{3}{4}$ partes da haste (estado 2), ou por todo o comprimento da haste, até o início da lâmina do pterigóide.

A morfologia do complexo palatomaxilar, apesar da grande variação apresentada, define dois grupos dentro de Dipsadinae. O primeiro destes, a tribo Dipsadini, corresponde a uma unidade monofilética amplamente reconhecida e com características morfológicas do seu complexo palatomaxilar muito diferenciadas das observadas nos outros gêneros Dipsadinae e Xenodontinae. No segundo grupo, o "complexo Leptoderini", o padrão morfológico do complexo palatomaxilar é bastante conservado, mas apresenta grandes diferenças estruturais de em relação aos Dipsadini .

Com base somente na morfologia do maxilar não é possível estabelecer nenhum padrão morfológico dentre os Dipsadinae. Uma única sinapomorfia, o processo ectopterigóide lateral do maxilar pronunciado, foi estabelecida, e agrupa aos gêneros *Enulius* e *Enuliophis*. A presença de um processo pré-frontal reduzido caracteriza a tribo Dipsadini; a dentição opistóglifa, a tribo Leptodeirini e a ausência de diastema é caráter exclusivo nos gêneros da tribo Dipsadini e Nothopsini.

A morfologia do ectopterigóide diferencia claramente a tribo Dipsadini do “complexo Leptodeirini”. Nos Dipsadini, o ramo lateral do processo maxilar do ectopterigóide é delgado e em forma de barra, enquanto os gêneros do “complexo Leptodeirini” apresentam esta estrutura robusta e de formato retangular. Discrepâncias nestes dois padrões foram observadas em *Pseudoleptodeira latifasciata*, espécie na qual o processo maxilar do ectopterigóide apresenta somente o ramo medial e em *Geophis brachycephalus*, que apresenta somente o ramo lateral do mesmo processo.

Alguns dos caracteres do palatino são igualmente úteis na caracterização de determinados agrupamentos. O os processos coanal e maxilar do palatino se posicionam na região anterior do osso, o processo maxilar se estende perpendicularmente, e o processo pterigóide não se bifurca nos Dipsadini. Já nos gêneros do “complexo Leptodeirini”, o processo coanal do palatino surge na região posterior do osso, e o processo maxilar na região medial anterior do palatino e está orientado posteriormente. Outras características são únicas ou pouco frequentes dentro da subfamília. Dentre estas, são exemplos a extrema redução do palatino em *Chersodromus liebmanni*; a ausência do processo maxilar do palatino em *Sibon sanniolus*; um processo maxilar do palatino orientado anteriormente em *Enuliophis sclateri*; e a ausência do processo coanal do palatino em *Geophis brachycephalus*, *Sibon* e *Adelphicos quadrivirgatus*.

Dos caracteres do osso pterigóide, os Dipsadini tipicamente apresentam uma lâmina pterigóidea estreita, com extremidade posterior aguçada. Numa condição sinapomórfica das espécies estudadas do gênero *Dipsas*, o pterigóide não alcança a articulação quadrado-mandibular. Estas informações são de considerável relevância filogenética.

Caracteres do *Suspensorium* e a Mandíbula

Ss1. Forma do Quadrado. Estados: (0) afunilado; (1) largo. No grupo estudado, o quadrado apresentou duas formas básicas, podendo assemelhar-se a um triângulo invertido, representado por uma haste que se estreita distalmente e que se articula com a mandíbula (estado 0) ou apresenta-se como uma haste que, partindo do epífise supratemporal, não se estreita, mantendo distalmente a mesma largura na articulação com a mandíbula (estado 1).

Ss2. Morfologia dos processos da epífise supratemporal do Quadrado. Estados: (0) processos em forma de “T”; (1) processos pouco evidentes; (2) processos no quadrado em forma de “7”.

Os processos anterior e posterior da epífise supratemporal do quadrado podem ser bastante evidentes, mostrando-se relativamente simétricos, assemelhando-se à forma de um “T” (estado 0); podem ser pouco evidentes, sem se diferenciar do resto do corpo do Quadrado (estado 1) ou apresentar o processo anterior mais pronunciado que o posterior, assemelhando-se à forma de um “7” (estado 2).

Ss3. Morfologia da crista adutora do Quadrado. Estados; (0) não evidente; (1) crista fina; (2) crista espessa.

Diferenças na crista adutora do quadrado foram observadas. A crista pode não ser evidente, deixando a superfície da margem anterior do Quadrado lisa (estado 0); pode se apresentar como uma crista fina (estado 1) ou como uma crista muito mais robusta e notável que à anterior (estado2).

Ss4. Orientação do Quadrado. Estados: (0) vertical; (1) oblíquo.

Em vista lateral, as articulações supratemporal e mandibular do quadrado podem apresentar-se sobrepostas, o quadrado assumindo então uma orientação vertical (estado 0) ou este pode estar inclinado, com a articulação supratemporal disposta à frente da articulação mandibular.

Ss5. Morfologia da articulação supratemporal-quadrado. Estados: (0) epífise proximal do quadrado sobrepõe-se, em vista lateral, a menos da metade do comprimento do supratemporal; (1) epífise proximal do quadrado sobrepõe-se, em vista lateral, a mais da metade do comprimento do supratemporal.

A extensão da superfície articular supratemporal-quadrado varia: quando a epífise proximal do quadrado é menor que o comprimento do supratemporal, a superfície articular deste pode ser menor que a metade de seu comprimento total (estado 0) ou pode ser maior que a metade do comprimento total do Supratemporal (estado 1).

Em *Enulius flavitorques* e *Sibynomorphus mikanii*, este caráter não se aplica, pois estas espécies não possuem supratemporal.

Ss6. Posição relativa do Supratemporal. Estados: (0) em vista dorsal, o supratemporal se estende do proótico até após a margem posterior do exoccipital; (1) em vista dorsal, o supratemporal se estende do proótico até o exoccipital, porém sem

ultrapassar a margem posterior deste; (2) em vista dorsal, o supratemporal se posiciona ao lado do prótico, não alcançando o exoccipital.

Em todas as espécies estudadas o supratemporal se posiciona na superfície dorsolateral do prótico e na lateral do exoccipital, sem contato com o supraoccipital, porém se encontraram diferenças na posição do supratemporal em relação ao prótico e ao exoccipital.

O supratemporal se estende desde a região anterior do prótico e ultrapassa a margem posterior do exoccipital (estado 0), ou não ultrapassa esta margem (estado 1) (nestes estados o supratemporal pode estar situado logo após a margem posterior do parietal ou estar afastada desta). Num terceiro estado o supratemporal não alcança o exoccipital (estado 2). O estado deste caráter não foi definido em *Enulius flavitorques* e *Sibynomorphus mikanii*, pois os exemplares estudados destas duas espécies não possuem supratemporal.

Mn1. Relação dimensional dos processos do Dentário. Estados: (0) processo dentígero e processo ventral de comprimentos semelhantes ou iguais; (1) processo dentígero mais longo que o processo ventral; (2) processo dentígero muito mais longo que o processo ventral; (3) processo dentígero mais curto que o processo ventral.

O processo dentígero do dentário se prolonga posteriormente, e nas espécies estudadas, seu comprimento em relação ao processo ventral apresenta diferenças. O processo dentígero pode ser tão alongado quanto o processo ventral (estado 0); poder ser mais longo que o processo ventral com pouca diferença no comprimento (estado 1); poder ser muito mais longo que o processo ventral (estado 2) ou pode ser mais curto que o processo ventral (estado 3).

Mn2. Processo retroarticular do Composto. Estados: (0) processo retroarticular curto; (1) processo retroarticular alongado.

Mn3. Relação dimensional entre as cristas pré-articular e surangular do Composto. Estados: (0) cristas prearticular e surangular de alturas semelhantes; (1) crista pré-articular mais alta que a surangular.

Observam-se duas condições na altura das cristas pré-articular e suprangular do osso composto. Ambas as cristas apresentam aproximadamente a mesma altura (estado 0) ou a crista pré-articular se apresenta evidentemente mais alta que a surangular (estado 1).

Os únicos caracteres do *suspensorium* que apresentam algum padrão dentro de Dipsadinae são: uma área de articulação quadrado-supratemporal maior, que a metade do comprimento do supratemporal e um supratemporal posicionado a partir do pró-ótico até o exoccipital. O primeiro caráter predomina na tribo Dipsadini, o segundo descreve a condição das tribos Dipsadini e Nothopsini.

Na mandíbula se observaram dois padrões morfológicos nas cristas mandibulares. Nos gêneros da tribo Dipsadini, as cristas pré-articular e surangular são de alturas semelhantes; enquanto nos gêneros do “complexo Leptodeirini” a crista pré-articular apresenta-se mais elevada que a crista surangular.

Caracteres da morfologia vertebral

Os estados dos caracteres da morfologia vertebral definidos para *Emmochliophis fugleri* foram tomados com base na figura 1 (pág 61) de Fritts e Smith (1969), e para *Diaphorolepis wagneri* das figuras 7-10 (pág 514) de Bogert, (1964).

V1. Expansão do espinho neural. Estados: (0) espinho neural muito fino; (1) espinho neural delgado; (2) espinho neural com expansões laterais.

Dorsalmente, o espinho neural apresenta três conformações diferentes: espinho neural muito delgado tipo lamelar (estado 0); espinho neural delgado (estado 1); e espinho neural com expansões laterais com forma de “Y” ou “T”(estado 2).

[Este caráter corresponde ao caráter “Expansão do espinho neural em machos” (AA) de Savitzky (1974). O estado, espinho neural não expandido (estado 1 em Savitzky, 1974) foi excluído].

V2. Altura do espinho neural. Estados: (0) espinho neural baixo; (1) médio; (2) alto.

Observaram-se diferenças na altura do espinho neural: este pode se prolongar muito pouco, sobressaindo levemente da margem dorsal do arco neural (estado 0); pode ser prolongar evidentemente acima da margem dorsal do arco neural (estado 1); e finalmente o espinho neural pode se prolongar amplamente para cima, o suficiente para ser notável sua diferença do estado anterior (estado 2).

V3. Presença de um canal medial longitudinal da expansão do espinho neural. Estados: (0) ausente; (1) presente.

[Este caráter corresponde ao caráter “canalização do espinho neural” (CC) de Savitzky (1974)].

V4. Extensão lateral da pré-zigapófise. Estados: (0) pré-zigapófise ligeiramente estendida; (1) pré-zigapófise não estendida; (2) pré-zigapófise notavelmente estendida.

Em todos os exemplares estudados a pré-zigapófise se posiciona embaixo da faceta pré-zigapofiseal da vértebra, mas apresenta variação na extensão dos seus extremos laterais: a extremidade distal da pré-zigapófise se estende lateralmente, sobressaindo ligeiramente da superfície faceta pré-zigapofiseal (estado 0); a extremidade distal da pré-zigapófise não se estende além da margem lateral da faceta pré-zigapofiseal e permanece embaixo desta (estado 1); ou a extremidade distal da pré-zigapófise se estende lateralmente, sobressaindo notoriamente da superfície faceta pré-zigapofiseal (estado 2).

V5. Expansão da margem da pós – zigapófise. Estados: (0) margem não expandida; (1) margem expandida

Em vista dorsal, a pré-zigapófise está claramente separada da pós-zigapófise, as margens laterais destas duas estruturas não são continuas, há uma grande depressão lateral das margens fazendo que estas estruturas estejam claramente separadas (estado 0); a pós-zigapófise se expande fazendo que a sua margem lateral seja continua com a margem da pré-zigapófise, deixando as duas estruturas juntas que em vista lateral simulam a forma de uma prateleira (estado 1); este estado é único nas espécies de *Synophis* e *Emmochliophis*.

[Este caráter corresponde ao caráter “expansão pós-zigapofiseal” de Savitsky (1974)].

V6. Extensão da hipapófise nas vértebras anteriores. Estados: (0) hipapófise curta; (1) longa; (2) muito longa.

Considerando-se a variação observada no comprimento das hipapófises, se definiram dois estados de caráter: ventralmente, a hipapófise é curta e seu extremo

posterior alcança a região anterior do côndilo (estado 0); a hipapófise é mais longa e seu extremo posterior pode ultrapassar por pouco à margem posterior do côndilo (estado 1); ou a hipapófise pode se estender ventral e posteriormente ultrapassando notavelmente o côndilo (estado 2).

Dentre os táxons amostrados e incluídos na análise filogenética, os gêneros *Xenopholis* e *Nothopsis* apresentam expansões laterais apicais do espinho neural com presença de um canal central, mas expansões laterais apicais no espinho neural também foram observadas no exemplar estudado de *Ninia atrata*. Já a expansão da margem da pós-zigapófise ocorre tanto no gênero *Synophis* quanto em *Emmochliophis*.

Em relação ao do comprimento das hipapófises, os gêneros *Geophis*, *Sibon*, *Sibynomorphus* e *Dipsas* compõe um clado cujas hipapófises apresentam-se reduzidas; dentre os Dipsadinae, predomina a presença de hipapófises de comprimento médio; já a hipapófises alongadas foram observadas somente em gêneros da subfamília Xenodontinae.

4.3.2 Análise Filogenética

O resultado da análise da matriz de 38 táxons e 77 caracteres gerou 12 cladogramas de 547 passos, IC=0.20 e IR=0.42, cujo consenso estrito é apresentado na figura 27. Na topologia consenso não se estabeleceu o monofiletismo da subfamília Xenodontinae, e o único representante da família Carphophiinae, *Diadophis punctatus* se alocou dentro da subfamília Dipsadinae. Contudo, os gêneros pertencentes à subfamília Dipsadinae se agruparam em uma única unidade, dentro da qual se identificam alguns clados internos que, apesar de possuírem relações internas não resolvidas, são grupos que podem ser reconhecidos morfológicamente.

No cladograma apresentado (Fig. 27), a subfamília Dipsadinae é composta por dois grupos e uma politomia de oito gêneros.

No primeiro grupo estão *Atractus albuquerquei*, *Ninia sebae*, *Geophis brachycephalus*, *Sibon annulatus*, *S. sanniolus*, *Sibynomorphus mikanii*, *Dipsas pratti*, *D. variegata*, *Chersodromus liebmanni*, *Emmochliophis fugleri*, *Enulius flavitorques*, *Enuliophis sclateri* e *Diadophis punctatus*. Com exceção dos últimos quatro táxons, todos os anteriores pertencem à tribo Dipsadini. *Emmochliophis fugleri* está relacionado aos gêneros Nothopsini, *Enulius flavitorques* e *Enuliophis sclateri* são gêneros *incertae sedis* na família e *Diadophis punctatus* é o único representante da subfamília Carphophiinae incluído no estudo. Dentro da tribo Dipsadini as relações filogenéticas se estabeleceram da seguinte forma (*Atractus* (*Diadophis* (*Ninia* ((*Chersodromus* (*Emmochliophis* (*Enulius*, *Enuliophis*)) (*Geophis* (*Sibon annulatus*, *S. sanniolus* (*Dipsas*, *Sibynomorphus*))))))).

No segundo grupo não se estabeleceram as relações entre os clados que o constituem, estes clados são: *Leptodeira maculata*, *Xenopholis scalaris* + *X. undulatus* e finalmente *Nothopsis rugosus* + *Diaphorolepis wagneri* + *Synophis*. *Leptodeira maculata* pertence à tribo Leptodeirini; *Xenopholis*, *Nothopsis*, *Diaphorolepis* e *Synophis* são os gêneros Nothopsini, mas a tribo não se estabelece como um clado monofilético já que as relações entre *Xenopholis* e os demais gêneros Nothopsini não foram esclarecidas.

Os gêneros da subfamília Dipsadinae cujos relacionamentos não alcançaram resolução neste estudo são *Adelphicos quadrivirgatus*, *Amastridium veliferum*, *Hypsiglena torquata*, *Pseudoleptodeira latifasciata*, *Rhadinaea godmani*, *Urotheca fulviceps*, *Imantodes cenchoa* e *Leptodeira maculata*. As duas últimas espécies

pertencem à tribo Leptodeirini, os demais gêneros não tem uma posição filogenética previamente sugerida.

Os gêneros da tribo Nothopsini (Savitzky, 1974 ; Ferrarezzi, 1994b) se agrupam em três clados distintos. Num primeiro clado estão contidas as espécies do gênero *Xenopholis*; no segundo clado se agrupam os gêneros *Nothopsis*, *Diaphorolepis* e *Synophis*, porém sem relações filogenéticas esclarecidas entre si, enquanto *Emmochliophis fugleri* se aloca dentro da tribo Dipsadini, como grupo irmão do clado formado por *Enuliophis sclateri* e *Enulius flavitorques*.

As espécies do gênero *Xenopholis* se agrupam por apresentar um processo pterigóide do palatino não bifurcado (caráter Pa12), e pela presença de um canal medial longitudinal na expansão o espinho neural (V3).

O clado formado pelos gêneros *Nothopsis*, *Diaphorolepis* e *Synophis* é sustentado pelos caracteres relativos à extremidade distal do sulco espermático no ápice do lobo do hemipênis (H10); à presença de ganchos na face assulcada do corpo do hemipênis (H14), por possuírem margem anterior do Frontal em forma de arco (F1), crista parietal presente, mas pouco evidente (Par1), processo maxilar do palatino com margem medial larga (Pa9), e processo maxilar do Palatino com bordas paralelas (Pa10). Contudo, como mencionado anteriormente, as relações internas entre os gêneros não se estabelecem. Já o monofiletismo do gênero *Synophis* se sustenta pelos caracteres: pós-orbital delgado (Po2), processo palatino do maxilar orientado perpendicularmente (Mx10), processo dentígero do dentário mais longo que o processo ventral (Mn1), cristas pré-articular e surangular de alturas semelhantes (Mn3), pré-zigapófise não estendida (V4) e pós-zigapófise com margens expandidas.

Emmochliophis fugleri se posiciona como táxon-irmão do clado *Enuliophis sclateri* + *Enulius flavitorques* pela ausência de capítulo no hemipênis (H2), porém acredita-se que tal posição se explica pela ausência de informação desta espécie.

5. DISCUSSÃO

A análise da anatomia comparada hemipeniana, vertebral e craniana de *Ninia*, *Amastridium*, *Chersodromus*, *Diaphorolepis*, *Emmochliophis*, *Nothopsis*, *Synophis* e *Xenopholis* não fornece nenhuma evidência que sustente os niniformes, grupo denominado informalmente por Savitzky (1974).

As primeiras hipóteses sobre as relações de parentesco deste grupo foram apresentadas por Peracca (1896), Dunn (1935) e Bogert (1964), que mencionam a semelhança geral entre estes gêneros. O único estudo das relações filogenéticas destes táxons foi realizado por Savitzky em 1974. Nesta análise, Savitzky assumiu *a priori* o monofiletismo deste conjunto de gêneros, nomeando-os informalmente de serpentes niniformes, com base em uma série de características não exclusivas. Embora Savitzky tenha apresentado esta hipótese de relacionamento sua análise filogenética apresenta problemas que comprometem seus resultados e sua proposta de classificação.

Neste trabalho foi observado que em todos os niniformes o sulco espermático é bifurcado, no entanto, como esta morfologia também foi observada em outros representantes de Dipsadinae e Xenodontinae não pode ser considerada como uma sinapomorfia para o grupo (Fig. 26). Esta bifurcação do sulco aparece de forma homoplástica sustentando um clado menos inclusivo, Nothopsini, em algumas das árvores (12) mais parcimoniosas da análise (Fig. 27).

A análise comparativa da anatomia cefálica e vertebral não apresentou nenhuma evidência para os niniformes. A hipótese de que os niniformes não formam um grupo natural é sustentada em outros estudos comparativos (Zaher, 1999; Zaher *et al.*, 2009, Vidal *et al.*, 2010; Pyron *et al.*, 2011). Entretanto, nenhum desses trabalhos analisou de forma detalhada a morfologia craniana do grupo.

A interpretação de alguns complexos morfológicos cranianos a partir da análise filogenética (Fig. 27) permite estabelecer uma tendência na transformação de alguns caracteres. Pode-se exemplificar esta tendência em *Amastridium* que apresenta uma morfologia mais conservada e que está posicionado na base do cladograma. Os gêneros de Nothopsini possuem uma condição intermediária com relação aos grupos posicionados na base e os gêneros *Ninia* e *Chersodromus*, que apresentam uma morfologia derivada.

Em *Amastridium* as cristas proótica e tuberalis estão separadas e a margem posterior do proótico participa da crista circumfenestralis (Fig. 16a). Em todos os Nothopsini a crista proótica cresce no sentido ventral concomitantemente com o crescimento anterodorsal da crista tuberalis (Fig. 16b). Em *Ninia* observou-se uma condição mais derivada em que as duas cristas fusionam-se e excluem o osso proótico da crista circumfenestralis (Fig. 16c).

Um outro exemplo da transição morfológica nos grupos analisados é o do osso pós-orbital. Em *Amastridium* (Fig. 9a,b) é um osso robusto e está articulado com a margem anterior do osso parietal, próximo à sutura com o frontal. Em alguns Nothopsini, como *Synophis* (Fig. 15a,c) e *Xenopholis* (Fig. 5a,c), está numa forma mais delicada e com a região de articulação com o parietal reduzida. Em *Ninia sebae* o pós-orbital está reduzido e isolado do parietal suspenso no tecido conjuntivo (Fig. 13a,c). O pós-orbital está ausente em *Chersodromus* (Fig. 10a,c), *Enuliophis*, *Enulius*, *Geophis* e *Sibon saniola*.

A morfologia do complexo palato-maxilar de *Amastridium* (Fig. 17a,b) e de todos os Nothopsini tem um ectopterigóide robusto, um palatino com os processos coanal e maxilar bem desenvolvidos, e um pterigóide mais curto. De outra forma, em

Chersodromus (Fig. 17c,d) e *Ninia* (Fig. 17d, e) a região lateral do ectopterigóide é reduzida, e em *Chersodromus* o palatino se reduz quase completamente, permanecendo somente o processo coanal sustentado por tecido conjuntivo, e o alongamento no sentido anterior do pterigóide.

Em todos os táxons do complexo Leptoderini observou-se uma redução da área capitular na face assulcada tal redução não esta presente (Fig. 24b), enquanto que nos Dipsadini o tamanho do capítulo na face assulcada é semelhante ao tamanho da face sulcada (Fig. 25f).

5.1 Monofiletismo da tribo Nothopsini

A análise de anatomia comparada e filogenética sustenta o monofiletismo do clado formado por *Diaphorolepis*, *Nothopsis* e *Synophis*. Estas evidências apontam para o parafiletismo do táxon Nothopsini *sensu* Savitzky (1974), com a exclusão do gênero *Xenopholis*. As sinapormorfias deste clado são o sulco espermático estendendo-se até o ápice do hemipênis e ganchos na face assulcada do órgão, margem anterior do frontal em forma de arco, crista parietal pouco evidente, processo maxilar do palatino com margem medial larga e margens anterior e posterior paralelas. A anatomia comparada destes gêneros fornece evidências que apóiam esta hipótese, como a maior largura do laterosfenóide, o distanciamento entre os forames V2 e V3 (Fig. 16), as cristas da região dorsal do parietal que nestes gêneros são baixas e pouco evidentes (Fig.5a e Fig.11a).

Uma das características que define a tribo Nothopsini na análise de Savitzky consiste na redução dos cálices do hemipênis. Esse caráter provocou dúvidas na sua interpretação. Na matriz de Savitzky (1974), os gêneros *Nothopsis* e *Xenopholis* foram codificados com o estado “cálices hemipeniales reducidos” (EE1) e o gênero *Synophis* com o estado “cálices hemipenianos ausentes” (EE2, ver Savitzky, 1974 pag 43b). As

observações aqui apresentadas seguem a terminologia proposta por Zaher (1999), que descreve os cálices capitulares como pequenos, espinulados ou papilados. Segundo esta descrição e as observações aqui realizadas, não há variação nos cálices dos gêneros de Nothopsini estudados, contradizendo a codificação realizada por Savitzky (1974).

Na topologia obtida, *Emmochliophis*, um gênero considerado tradicionalmente um Nothopsini, está posicionado fora do clado formado pelos gêneros *Diaphorolepis*, *Nothopsis* e *Synophis*. Contudo, a razão deste posicionamento pode estar relacionada à falta de informação. Nenhum exemplar de *Emmochliophis* foi examinado, e a escassa informação obtida foi retirada de Fritts e Smith (1969) e Savitzky (1974), que o incluem na tribo Nothopsini com base na modificação da pós-zigapófise e na escama pré-frontal única presente em *Emmochliophis*, *Synophis* e *Diaphorolepis* (Fritts e Smith, 1969; Savitzky, 1974; Hillis, 1990; Ferrarezzi, 1994b; Sheil, 1998). Sendo assim, sua posição na tribo Dipsadini se mantém com ressalvas.

Nos resultados da análise filogenética (Fig. 27) *Xenopholis* se posicionou dentro da subfamília Dipsadinae como um dos possíveis grupos irmãos da tribo Nothopsini, porém esta relação não foi estabelecida. Com base neste resultado e nas observações obtidas das comparações anatômicas, contrário ao exposto por Savitzky (1974) e Ferrarezzi (1994b), considera-se que não há evidência suficiente para alocar *Xenopholis* dentro da tribo Nothopsini. Nas análises moleculares, *Xenopholis* está incluído na subfamília Xenodontinae (Zaher *et al.* 2009; Vidal *et al.*, 2010; Pyron *et al.*, 2010), porém com um posicionamento incerto dentro destas.

Em uma das 12 árvores mais parcimoniosas obtidas, *Xenopholis* se agrupa com o clado formado por *Diaphorolepis*, *Nothopsis* e *Synophis*, clado este que corrobora a tribo Nothopsini *sensu* Savitzky (1974), sustentada pela bifurcação do sulco

espermático (Fig. 26a,b). Como foi comentada anteriormente o caráter que sustenta este clado se comporta homoplásticamente na análise.

Segundo esses resultados, não é apropriado afirmar a posição da tribo Nothopsini dentro da subfamília. Contudo, a relação da tribo com *Leptodeira maculata* poderia evidenciar uma possível relação desta, com a tribo Leptodeirini, como evidenciado nas filogenias moleculares, que posicionam *Nothopsis rugosus* dentro dessa tribo (Vidal *et al.*, 2010). Porém esta afirmação é especulativa. Enfatiza-se aqui a necessidade de gerar e analisar um conjunto de evidência morfológica maior que possa ajudar a corroborar (ou não) as hipóteses moleculares.

5.2 Relações internas de Nothopsini.

As relações entre *Diaphorolepis*, *Nothopsis* e *Synophis* não se resolvem (Fig. 27). Savitzky (1974) e Hillis (1990) postulam que *Synophis*, *Emmochliophis* e *Diaphorolepis* formam um grupo (*Diaphorolepis* (*Synophis*, *Emmochliophis*)). Apesar da hipótese sugerida por estes autores, não existe evidência filogenética que corrobore esta hipótese. Entretanto, foi observado nesta análise de anatomia comparada que *Diaphorolepis* e *Synophis* apresentam uma característica exclusiva, sugerindo um relacionamento filogenético entre eles. Estes táxons compartilham a presença de processos transversos do maxilar curtos, e nas duas espécies, os processos do parietal observados na abertura da fenestra óptica são longos e tanto os processos do parietal como do frontal possuem projeções laterais que aumentam suas larguras.

Resumidamente, os resultados deste trabalho demonstram que a tribo Nothopsini pode ser redefinida para que represente um conjunto monofilético formado pelos gêneros *Diaphorolepis*, *Nothopsis* e *Synophis*. Todavia, o posicionamento de *Emmochliophis* em Dipsadini é visto com ressalvas até que mais análises sejam

conduzidas. O gênero *Xenopholis* se posiciona na subfamília Dipsadinae e é proximamente relacionado aos demais notopsíneos, ao contrário da associação com Xenodontinae proposta nas análises moleculares (Vidal *et al.*, 2010 e Pyron *et al.*, 2011). Além disso, a tribo Dipsadini foi corroborada e inclui os gêneros *Chersodromus* e *Ninia*, os quais apresentam, de acordo com a anatomia comparada e a filogenia, as condições mais derivadas dentro da subfamília. A inclusão destes dois gêneros nesta tribo já havia sido proposta em estudos anteriores (Cadle e Greene, 1993; Zaher, 1999; Cadle, 1984c e Campbell e Smith. 1998).

6. CONCLUSÕES.

A anatomia comparada e a análise filogenética não corroboram o monofiletismo dos niniformes de Savitzky (1974).

Foram identificados dois padrões morfológicos, um compartilhado pelas espécies do gênero *Ninia* e por *Chersodromus liebmanni*, e outro compartilhado por *Amastridium veliferum*, *Nothopsis rugosus*, *Diaphorolepis wagneri*, *Synophis* e *Xenopholis*.

O monofiletismo da tribo Nothopsini segundo Ferrarezzi (1994b) não foi corroborado, mas um clado formado pelos gêneros *Diaphorolepis*, *Synophis* e *Nothopsis* encontrou suporte na análise morfológica.

O gênero *Xenopholis* pertence à irradiação de Dipsadinae, não corroborando as análises moleculares recentes.

Embora no estudo da morfologia vertebral não se obteve informação relevante para estabelecer um sinal filogenético nos grupos estudados, acredita-se que um exame mais detalhado da forma e comprimento das hipapófises dentro da família Dipsadidae possa oferecer informação útil nas análises filogenéticas. De igual forma, um estudo mais apurado sobre a variação intra e inter específica da morfologia vertebral, que como mencionado por Bogert (1964), poderia estar associada a mudanças de sexo e idade, proporcionaria informação útil para reavaliar a codificação dos caracteres e seus estados. Esta variação se evidenciou ao confrontar a informação da literatura com as observações dos exemplares estudados de *Ninia sebae* e *S. bicolor*, espécies que segundo Bogert (1964) apresentam expansões do espinho neural, mas que não estão presentes nos exemplares aqui examinados.

7. RESUMO

Segundo Savitzky (1974) e Ferrarezzi (1994b), a tribo Nothopsini é composta pelos gêneros *Diaphorolepis*, *Emmochliophis*, *Nothopsis*, *Synophis* e *Xenopholis*, contabilizando um total de doze espécies reconhecidas atualmente e distribuídas pelas Américas Central e do Sul. Embora hajam estudos especificamente dirigidos aos gêneros de Nothopsini, e outros que proporcionam hipóteses filogenéticas, as relações filogenéticas destes gêneros continuam alvo de debates, tendo os cinco gêneros de Nothopsini sido relacionados a diferentes grupos (Acrochordidae, Xenodontinae, Natricidae, Amastridinae, Dipsadinae e Xenodermatinae), por diferentes autores. Atualmente, os Nothopsini são definidos como gêneros *incertae sedis* dentro da subfamília Dipsadinae (Zaher, 1999).

Com base no exame morfológico de material biológico e imagens ct-scan, neste trabalho foram comparadas a anatomia craniana, vertebral e hemipeniana das espécies *Diaphorolepis wagneri*, *Nothopsis rugosus*, *Synophis bicolor*, *Amastridium veliferum*, *Chersodromus liebmanni*, *Ninia atrata*, *N. sebae*, *Xenopholis scalaris* e *X. undulatus*. Objetivando posicionar os gêneros estudados num contexto mais amplo realizou-se uma análise filogenética preliminar com base na definição de 77 caracteres correspondentes à morfologia do complexo palatomaxilar, do *suspensorium*, mandíbula, dos ossos frontais, dos pós-orbitais, das vértebras e dos hemipênis das espécies estudadas de Nothopsini, além de 37 gêneros da família Dipsadidae, e usando *Thamnophis elegans* como grupo externo. Os resultados da anatomia comparada e da análise filogenética preliminar redefinem a tribo Nothopsini como formada pelos gêneros *Diaphorolepis*, *Nothopsis* e *Synophis*, posiciona o gênero *Xenopholis* na subfamília Dipsadinae e sugere uma relação próxima entre o gênero *Xenopholis* e os demais nothopsíneos. Já o gênero *Emmochliophis* é alocado dentro da subfamília Dipsadini, porém este posicionamento é

visto com ressalvas até que mais análises sejam conduzidas. Ademais, são identificados dois padrões morfológicos, um compartilhado pelas espécies do gênero *Ninia* e *Chersodromus liebmanni*, e outro compartilhado entre *Amastridium veliferum*, *Nothopsis rugosus*, *Diaphorolepis wagneri*, *Synophis* e *Xenopholis*.

8. ABSTRACT

The tribe Nothopsini is composed by 12 currently recognized species from the genera *Diaphorolepis*, *Emmochliophis*, *Nothopsis*, *Synophis* and *Xenopholis* (Savitzky, 1974; Ferrarezi, 1994b) that are distributed throughout Central and South America. Although several studies addressed the Nothopsini, their phylogenetic affinities are still unresolved, with several authors presenting distinct phylogenetic hypotheses for the five genera of Nothopsini. Currently, the genera assigned to the tribe Nothopsini are considered as incertae sedis within the Dipsadinae (Zaher, 1999).

The present study is based on a morphological examination of biological material and ct-scan imaging that aims to compare the cranial, vertebral and hemipenial anatomy of *Diaphorolepis wagneri*, *Nothopsis rugosus*, *Synophis bicolor*, *Amastridium veliferum*, *Chersodromus liebmanni*, *Ninia atrata*, *N. sebae*, *Xenopholis scalaris* e *X. undulatus*.

A preliminary phylogenetic analysis was performed, based on 77 characters derived from the palatamaxillary and *suspensorium* complexes, mandible, frontal bones, post-orbital bones, vertebrae and hemipenes of the studied species of Nothopsini, 37 additional Dipsadidae genera, and *Thamnophis elegans* to root the analysis.

The results achieved by the comparative anatomy and the phylogenetic analysis redefines the tribe Nothopsini as composed by the genera *Diaphorolepis*, *Nothopsis* e *Synophis*, places the genus *Xenopholis* within the subfamily Dipsadinae and suggests a close relationship between *Xenopholis* and the Nothopsini. The genus *Emmochliophis* is allocated within the Dipsadini, but this placement must be considered with some caution until a more thorough analysis can be performed. Moreover, two morphological patterns are identified within the group under study, one shared by the species of the genus *Ninia*

and *Chersodromus liebmanni*, and another shared by the species *Amastridium veliferum*, *Nothopsis rugosus*, *Diaphorolepis wagneri*, and the genera *Synophis* and *Xenopholis*.

9. BIBLIOGRAFIA

- ALFARO, M.E.; KARNS, D.R.; VORIS, H.K.; BROCK, C.D. & STUART, B.L. 2008. Phylogeny, evolutionary history, and biogeography of Oriental-Australian rear-fanged water snakes (Colubroidea: Homalopsidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46:576-593.
- BELLAIRS A & KAMAL AM. 1981. The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles. In: Gans C, Parsons TS, editors. *Biology of the Reptilia*. London New York: Academic Press. p 1-263.
- BOGERT, C.M. 1940. Herpetological results of the Vernay Angola Expedition. Part 1. Snakes, including an arrangement of African Colubridae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 77:1-107 + pl. 1.
- BOGERT, C.M. 1964. Snakes of the genera *Diarphorolepis* and *Synophis* and the colubrid subfamily Xenoderminae (Reptilia, Colubridae). *Senckenbergiana Biologica*, 45:509-531.
- BOULENGER, G.A. 1898. An account of the reptiles and batrachians collected by Mr. W.F. H. Rosenberg in western Ecuador. *Proceedings of Zoological Society of London*, 1898: 107-126, pls. 10-18.
- CADLE, J.E. 1984a. Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes. I. South American xenodontines. *Herpetologica*, 40:8-20.
- CADLE, J.E. 1984b. Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes. II. Central American xenodontines. *Herpetologica*, 40:21-30.
- CADLE, J.E. 1984c. Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes. III. Overview of xenodontine phylogeny and the history of New World snakes. *Copeia*, 1984:641-652.
- CADLE, J.E. & GREENE, W. 1993. Phylogenetic patterns, Biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. In: Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (Eds). *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Chicago: Chicago Press. p. 281-293.
- CADLE, J.E. 1988. Phylogenetic relationships among advanced snakes: a molecular perspective. *University of California Publications in Zoology*, 119:1-70.
- CAMPBELL, J. A. & SMITH, E. N. 1998. A new genus and species of colubrid snake from the Sierra de Las Minas of Guatemala. *Herpetologica*. 54 (2): 207-220.
- CAMPOS NOGUEIRA, C. de. 2001 New records of squamate reptiles in Central Brazilian Cerrado II: Brasília Region. *Herpetological Review*, 32: 285-287.
- CASTRO-HERRERA, F. & VARGAS-SALINAS, F. 2008. Anfibios y reptiles en el departamento del Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 9(2) 251-277.

- COPE, E. D. 1871. Ninth contribution to the herpetology of Tropical America. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 23: 200-224.
- COPE, E.D. 1893. Prodromus of a new system of the non-venomous snakes. American Naturalist, 27: 477-483.
- COPE, E.D. 1895. The classification of the Ophidia. Transactions of the American Philosophical Society, 18:186-219.
- COPE, E.D. 1900. The crocodilians, lizards, and snakes of North America. Annual Report of the United States National Museum, 1898:155-1294.
- CROTHER, B.I. 1999. Phylogenetic relationships among West Indian xenodontine snakes (Serpentes: Colubridae) with comments on the phylogeny of some mainland xenodontines. Contemporary Herpetology, 1-21.
- CUNDALL, D. 1981. Cranial osteology of the colubrid snake genus *Opheodrys*. Copeia, (1981): 353-371.
- CUNDALL, D. & IRISH, F. 2008. The Snake Skull. In: Gans, C.; Gaunt, A.S. & Adler, K. (Eds.). The Skull of Lepidosauria. Biology of the Reptilia Vol. 20, Morphology H. Ithaca, SSAR. p. 349-692.
- CUNHA, O.R. DA & NASCIMENTO, F.P DO. 1978 Ofidios da Amazonia. X – As cobras da região leste do Pará. Publicações Avulsas Museu Paranense Emilio Goeldi, 31: 1–218.
- DAZA, J.M.; SMITH, E.N.; PAEZ, V.P. & PARKINSON, C.L. 2009. Complex evolution in the Neotropics: the origin and diversification of the widespread genus *Leptodeira* (Serpentes: Colubridae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 53(3):653–667.
- DE PINNA, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistics paradigm. Cladistics 7:367-394.
- DESSAUER, H.C.; LAWSON, R. & CADLE, J.E. 1987. Patterns of snake evolution suggested by their proteins. Fieldiana Zoology, new series, 34:1-22.
- DIGITAL MORPHOLOGY. [2011]_The High-Resolution X-ray Computed Tomography Facility. Disponível em: <http://www.ctlab.geo.utexas.edu/index.php> Acesso em 15 Mar. 2011.
- DOWLING, H.G. & DUELLMAN, W.E. 1978. Systematic Herpetology: a Synopsis of Families and Higher Categories. New York: Hiss Publication.
- DOWLING, H.G. & PINOU, T. 2003. Xenodermatid Snakes in America. Herpetological Review, 34(1): 20–23.
- DOWLING, H.G. & SAVAGE, J.M. 1960. A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. Zoologica, New York, 45: 17-28.

- DUELLMAN, W.E. 1990. Herpetofaunas in Neotropical rainforests: comparative composition, history, and resource use. *In*: Gentry A.H. (Ed.). Four Neotropical rain forests. New Haven: Yale University Press. p. 455–505.
- DUMÉRIL, A.M.C. 1853. Prodrome de la classification des Reptiles Ophidiens. *Memoires de l'Academie des Sciences de l'Institut de France*, 23:399–535.
- DUNN, E.R. 1928. A tentative key and arrangement of the American genera of Colubridae. *Bulletin of the Antivenin Institute of America*, 2:18–24.
- DUNN, E. R. 1942. New or Noteworthy Snakes from Panamá. *Notulae Naturae*, 108: 1–8
- DUNN, E. R. 1935. The snake of the genus *Ninia*. *Proceedings National Academy of Science*, 21:9–12.
- DUNN, E.R. & DOWLING, H.G. 1957. The Neotropical snake genus *Nothopsis* Cope. *Copeia*, 1957(4):255–261, 1 pl.
- FERRAREZZI, H. 1994a. Uma sinopse dos gêneros e classificação das serpentes (Squamata) I. Scolecophidia e Alethinophidia não colubrídeos. *In*: Nascimento, L.B.; Bernardes, A. T. & Cotta, G.A. (Eds.). *Herpetologia no Brasil*. Belo Horizonte, PUC-MG; Fundação Biodiversitas e Fundação Ezequiel Dias.v. 1, p.69–80.
- FERRAREZZI, H. 1994b. Uma sinopse dos gêneros e classificação das serpentes (Squamata) II. Família Colubridae. *In*: Nascimento, L.B.; Bernardes, A. T. & Cotta, G.A. (Eds.). *Herpetologia no Brasil*. Belo Horizonte, PUC-MG; Fundação Biodiversitas e Fundação Ezequiel Dias.v. 1, p.81–91.
- FITCH, W.M. 1971. Toward defining the course of evolution: Minimal change for a specific tree topology. *Systematic Zoology*, 20: 406–416.
- FRANÇA, F.G.R.; MESQUITA, D.O. & COLLI, G.R. 2006. A checklist of snakes from Amazonian Savannas in Brazil, housed in the Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília, with new distribution records. *Occasional Papers Oklahoma Museum of Natural History*, 17: 1–13.
- FRITTS, T.H. & SMITH, H.N. 1969. A new genus and specie of snake from western Ecuador. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 72(1):60–66.
- FROTA, J.G. DA: SANTOS-JR, A.P. DOS: MENEZES CHALKIDIS, H. DE & GUIAMARÃES GUEDES, A. 2005 As serpentes da região do Baixo Rio Amazonas, oeste do estado do Pará, Brasil (Squamata). *Biosciências*, 13: 211–220.
- GLAW, F.; NAGY, Z.T. & VENCES, M. 2007. Phylogenetic relationships and classification of the Malagasy pseudoxyrhophiine snake genera *Geodipsas* and *Compsophis* based on morphological and molecular data. *Zootaxa*, 1517:53–62.
- GOLOBOFF, P.A. 1998. *Principios básicos de cladística*. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Botánica.

- GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S. & NIXON, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774-786.
- GRANT, T. & KLUGE, A. G. 2003. Data exploration in phylogenetic inference: scientific, heuristic, or neither. *Cladistics*, 20: 23-31.
- GRAVLUND, P. 2001. Radiation within the advanced snakes (Caenophidia) with special emphasis on African opistoglyph colubrids, based on mitochondrial sequence data. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72:99-114.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Urbana: University of Illinois. 286 p.
- HEISE, P.J.; MAXSON, L.R.; DOWLING, H.G. & HEDGES, S.B. 1995. Higher-level snake phylogeny inferred from mitochondrial DNA sequences of 12S rRNA and 16S rRNA genes. *Molecular Biology and Evolution*, 12:259-265.
- HILLIS, D.M. 1990. A new species of the xenodontine colubrid genus *Synophis* from Ecuador and the phylogeny of the genera *Synophis* and *Emmochliophis*. *Occasional Papers of the Museum of Natural History of the University of Kansas*, 135:1-9.
- HOFFSTETTER, R. 1955. Squamates du type moderne. In: Piveteau, J. (Ed.), *Traité de Paléontologie*. Masson, Paris, v.5, p.606-662.
- HOFFSTETTER, R. & GASC, J.P. 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles. In: Parsons, T.S. (Ed.). *Biology of the Reptilia*, Vol. 1. Morphology A. New York: Academic Press. p. 201-309.
- HOGUE, A.R. & FEDERSONI JR., P.A. 1975. Notes on *Xenopholis* Peters and *Paroxyrhopus* Schenkel (Serpentes: Colubridae). *Memorias do Instituto Butantan*, 38: 137-146, 1974.
- HORMIGA, G., SCHARFF, N. & CODDINGTON, J.A. 2000. The phylogenetic basis of sexual size dimorphism in Orb-Weaving spiders (Araneae, Orbiculariae). *Systematic Biology* 49(3):435-462.
- JAN, G. 1863. *Elenco sistematico degli Ofidi descritti e disegnati per l'Iconographia Generale*. Milan: A. Lombardi.
- JANSEN, M.; GONZALES ÁLVAREZ, L. & KÖHLER, G. 2009. Description of a new species of *Xenopholis* (Serpentes: Colubridae) from the Cerrado of Bolivia, with comments on *Xenopholis scalaris* in Bolivia. *Zootaxa*, 2222: 31-45.
- JENNER, J.V. 1981. A zoogeographic study and the taxonomy of the xenodontine colubrid snakes. New York: New York Univ. [Unpublished Ph.D. diss.]
- JOLLIE MT. 1960. The head skeleton of the lizard. *Acta Zoologica* 41:1-64.
- KELLY, C.M.R.; BARKER, N.P. & VILLET, M.H. 2003. Phylogenetics of advanced snakes (Caenophidia) based on four mitochondrial genes. *Systematic Biology*, 52:439-459.

- KELLY, C.M.R.; BARKER, N.P.; VILLET, M.H. & BROADLEY, D.G. 2009. Phylogeny, biogeography and classification of the snake superfamily Elapoidea: a rapid radiation in the late Eocene. *Cladistics*, 25:38-63.
- KEOGH, J.S. 1998. Molecular phylogeny of elapid snakes and a consideration of their biogeographic history. *Biological Journal of the Linnean Society*, 63:177-203.
- KITCHING, I.J.; FOREY, P.L.; HUMPHRIES, C.J. & WILLIAMS, D.M. 1998. *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis*. 2. ed. Oxford University Press.
- KÖHLER, G. & SCHMIDT, F. 2001. Zweiter Nachweis von *Nothopsis rugosus* Cope, 1871 aus Nicaragua. *Salamandra*, 37(1):61-64.
- KRAUS, F. & BROWN, W.M. 1998. Phylogenetic relationships of colubroid snakes based on mitochondrial DNA sequences. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 122:455-487.
- LAWSON, R.; SLOWINSKI, J.B.; CROTHER, B.I. & BURBRINK, F.T. 2005. Phylogeny of the Colubroidea (Serpentes): new evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37:581-601.
- LOEBMANN, D. 2009. *Xenopholis undulatus*. Distribution. *Herpetological Review*, 40:117.
- MADDISON, W. P. 1993. Missing data versus missing characters in phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 42: 576-581.
- MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R. 2008. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.5. Disponível em: <http://mesquiteproject.org/mesquite2.5/mesquite/mesquite.html> Acesso em: 15 Mar. 2011.
- MANZANI, P.R. & ABE, A.S. 1988. Sobre dois novos métodos de preparo do hemipênis de serpentes. *Memórias do Instituto Butantan*, 50(1): 15-20.
- MARQUES, O.A.V.; ETEROVIC, A.; STRÜSSMANN, C. & SAZIMA, I. 2005. *Serpentes do Pantanal*. Guia ilustrado. Ribeirão Preto: Holos Editora. 184 p.
- MARX, H. & RABB, G. B. 1972. Phyletic analysis of fifty characters of advanced snakes. *Fieldiana, Zoology*, 63: 1-321.
- MYERS, C.W. 1974. The systematics of Rhadinaea (Colubridae), a genus of New World snakes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 153:1-262.
- MYERS, C.W. & CADLE, J.E. 1994. A new genus for South American snakes related to *Rhadinaea obtusa* Cope (Colubridae) and resurrection of *Taeniophallus* Cope for the “*Rhadinaea*” brevirostris group. *American Museum Novitates*, 3102:1-33
- MCDOWELL, S.B. 1987. Systematics, *In*: Siegel, R.A.; Collins, J.T. & Novak, S.S. (Eds.). *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. New York: McGraw Hill Publ.Co. p. 3-50.

- MULCAHY, D.G. 2007. Molecular systematics of neotropical cat-eyed snakes: a test of the monophyly of Leptodeirini (Colubridae: Dipsadinae) with implications for character evolution and biogeography. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92:483-500.
- MULCAHY, D.G. 2008. Phylogeography and species boundaries of the western North American nightsnake (*Hypsiglena torquata*): revisiting the sub-species concept. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46:1095-1115.
- MULCAHY, D.G. & MACEY, J.R. 2009. Vicariance and dispersal form a ring distribution in nightsnakes around the Gulf of California. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53: 537-546.
- NICÉFORO-MARIA, H. 1970. Contribución al conocimiento de los ofidios de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 210:1-6.
- NIXON, K. C. 2002. WinClada ver. 1.00.08. Ithaca: NY. Published by the author.
- PESANTES, O. S. 1994. A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. *Journal of Herpetology*, 28: 93-95.
- PERACCA, M.G. 1896. Sopra un nuovo genere ed una nuova di colubirde aglifo dell'America Meridionale. *Bolletino Musei di Zoologia ed Anatomia comparata. Università di Torino*, 11(203):1-2.
- PÉREZ-SANTOS, C. & MORENO, A.G. 1988. Ofidios de Columbia. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali Torino. 517 p. (Monografia VI)
- PÉREZ-SANTOS, C. & MORENO, A.G. 1990. Serpientes de Ecuador. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali Torino. 538 p. (Monografia XI)
- PINO, T.; VICARIO, S.; MARSCHNER, M. & CACCONE, A. 2004. Relict snakes of North America and their relationships within Caenophidia, using likelihood-based Bayesian methods on mitochondrial sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32:563-574.
- PLATNICK, N.I.; GRISWOLD, C.E. & CODDINGTON, J.A. 1991. On missing entries in cladistic analysis. *Cladistics*, 7: 337-342.
- PYRON, R.A.; BURBRINK, F.T.; COLLI, G.R.; MONTES DE OCA, A.N.; VITT, L.J.; KUCZYNSKI, C.A. & WIENS, J.J. 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(2): 329-342.
- RIEPEL, O., 1979. The evolution of the basicranium in the Henophidia (Reptilia: Serpentes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 66: 411-431.
- ROMER, A.S. 1956. Osteology of the reptiles. Chicago: University of Chicago Press. 772 p.

- SAVAGE, J.M. 1997. On terminology for the description of the hemipenis of squamate reptiles. *Herpetological Journal*, 7:23-25.
- SAVAGE, J. M. 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica. A Herpetofauna between Two Continents, between Two Seas*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- SAVITZKY, A.H.1974. The relationships of the xenodontine colubrid snakes related to *Ninia*. Lawrence: Univ. of Kansas. [Unpubl. master's thesis]
- SCHUH, R.T. 2000. *Biological systematics: Principals and Applications*. New York: Cornell University Press. 256 p.
- SHEIL, C.A. 1998. *Emmochliophis miops* (Colubridae: Xenodontinae): redescription of *Synopsis moips* (Boulenger, 1898). *Journal of Herpetology*, 32:604-607.
- SHEIL, C.A. & GRANT, T. 2001. A New Species of Colubrid Snake (*Synopsis*) from Western Colombia. *Journal of Herpetology*, 35(2):204-209.
- SMITH, M.A. 1943. *Fauna of British India, Ceylon and Burma, including the whole of the Indo-Chinese Sub-Region". Reptilia and Amphibia Vol 3.Serpentes*. London: Taylor and Francis . xii, 583p.; 166 figs.
- SOLÓRZANO, A. 2004. *Serpientes de Costa Rica*. Editorial INBio, Costa Rica. p.p. 750
- SONG, J. & PARENTI, L. R. 1995. Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstrations of bone, cartilage and nerves. *Copeia*, 1995 (1): 114-118.
- SWOFFORD, D.L. & Maddison, W.P. 1987. Reconstructing ancestral character states using Wagner parsimony. *Mathematical Biosciences* 87 2:199-229.
- STRÜSSMANN, C. & SAZIMA, I. 1993 The snake assemblage of the Pantanal at Poconé, Western Brazil: Faunal Composition and Ecological Summary. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 28: 157–168.
- UETZ, P. & HALLERMAN, J. 2010. The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>. Último acesso em janeiro de 2011.
- UNDERWOOD, G.L. 1967. *A Contribution to the Classification of Snakes*. British Museum of Natural History, London: British Museum (Natural History). x, 179p.
- UNDERWOOD, G.L. & KOCHVA, E. 1993. On the affinities of the burrowing asps *Atractaspis* (Serpentes: Atractaspididae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 107:3-64.
- VAZ-SILVA, W.; GUIMARÃES GUEDES, A.; AZEVEDO-SILVA, P.L. DE; GONTIJO, F.F.; BARBOSA, R.S.; ALOÍSIO, G.R. & GOMES DE OLIVEIRA, F.C. 2007 Herpetofauna, Espora Hydroelectric Poser Plant, state of Goiás, Brazil. *Checklist*, 3: 338–345.
- VIDAL, N. & HEDGES, S.B. 2002a. Higher-level relationships of snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. *Comptes Rendus Biologies*, 325:977-985.

- VIDAL, N. & HEDGES, S.B. 2002b. Higher-level relationships of caenophidian snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. *Comptes Rendus Biologies*, 325:987-995.
- VIDAL, N.; DELMAS, A.S.; DAVID, P.; CRUAUD, C.; COULOUX, A. & HEDGES, S.B. 2007. The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies*, 330:182-187.
- VIDAL, N.; DEWYNTER, M. & GOWER, D.J. 2010. Dissecting the major American snake radiation: A molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). *Comptes Rendus Biologies*, 333: 48-55.
- VIDAL, N.; KINDL, S.G.; WONG, A. & HEDGES, S.B. 2000. Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12s and 16s ribosomal RNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14:389-402.
- VITT, L.J. 2004. Fangs, Venom, and Fear Unrevealed. *Science*, 305: 182.
- WALL, F.1921. *Ophidia Taprobanica or the Snakes of Ceylon*. Colombo: H. R. Cottle, govt. Printer. xxii, 581p.
- WALLACH, V. 1995. Revalidation of the genus *Tropidodipsas* Günther, with notes on the Dipsadini and Nothopsini (Serpentes:Colubridae). *Journal of Herpetology*, 29(3):476-481.
- WERNER,F. 1923. Neue Schlangen des naturhistorischen Museums in Wien. *Annalen des Naturhistorischen Museum, Wien*, 36: 160-166.
- ZAHER, H. 1999. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of Colubrid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 240: 1-168.
- ZAHER, H. & PRUDENTE, A.L. 1999. Intraspecific variation of the hemipenis of *Siphlophis* and *Tripanurgos* (Serpentes, Xenodontinae). *Journal of Herpetology*, 33(4): 698-702.
- ZAHER, H.; GRAZZIOTIN, F.G.; CADLE, J.E.; MURPHY, R.W.; MOURA-LEITE, J.C.; BONATTO, S.L. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49:115-153.

ANEXOS

Anexo I. Lista de material estudado.

Os exemplares estudados provêm das seguintes instituições

American Museum of Natural History (AMNH); Centro de Pesquisas do Cacau (CEPLAC); Coleção Herpetologica, Universidade de Brasília (CHUNB); Instituto Butantan (IB); University of Kansas (KU); Louisiana State University Museum of Zoology (LSUMZ); Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN); Museo Herpetológico de la Universidad de Antioquia (MHUA); Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP); Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ); National Museum of Natural History (USNM).

Hemipênis

Tribo Nothopsini

Nothopsis rugosus LSUMZ 142306; *Synophis bicolor* MHUA 14577, QCAZ 380, QCAZ 452; *Synophis lasallei* MZUSP 8346, USNM 233062; *Xenopholis scalaris* CEPLAC 377, MZUSP 8498, MZUSP 8503, MZUSP 11326; *Xenopholis undulatus* FUNED CZ 14, ZUEC 890.

Subfamília Dipsadinae

Adelphicos quadrivirgatus LSUMZ 28344; *Amastridium veliferum* AMNH 114310; *Atractus albuquerquei* MZUSP 11242, CHUNB 30340; *Chersodromus liebmanni* USNM 109932; *Coniophanes imperialis* KU 74987; *Dipsas pratti* MHUA 14440; *Dipsas variegata* MZUSP 8279; *Geophis brachycephalus* KU 063802;

Imantodes cenchoa KU 148316; *Leptodeira maculata* KU 062489; *Leptodeira nigrofasciata* KU 174245; *Ninia sebae* KU 84879; *Pseudoleptodeira latifasciata* LSUMZ 39534; *Rhadinaea godmani* KU 214783; *Sibon annulatus* KU 112480; *Sibon sanniolus* LSUMZ 3319; *Urotheca decipiens* KU 103892.

Subfamília Carphophiinae

Diadophis punctatus KU 74042, MNHN 1897.

Subfamília Xenodontinae

Clelia bicolor MACN 38661; *Conophis lineatus* MNHN 3740; *Hydrodynastes bicinctus* MZUSP 11704; *Philodryas olfersii* IB 35862; *Pseudoeryx plicatilis* MZUSP 4812; *Tachymenis peruviana* AMNH 64941; *Xenodon neuwiedii* MZUSP 14140.

Família Dipsadidae *incerta sedis*

Crisantophis nevermanni KU 86181; *Enuliophis sclateri* KU 112617.

Família Natricidae (Grupo externo)

Thamnophis elegans AMNH 131368

Crânio e Vértébras

Tribo Nothopsini

Nothopsis rugosus MNHUA 14036; *Synophis bicolor* MHUA 14577; *Synophis lasallei* MZUSP 8346; *Xenopholis scalaris* MZUSP 17982; *Xenopholis undulatus* MZUSP 13988;

Subfamília Dipsadinae

Adelphicos quadrivirgatus LSUMZ 28326; *Amastridium veliferum* KU 190897; *Atractus albuquerquei* MZUSP 17924; *Chersodromus liebmanni* USNM 103919; *Coniophanes imperialis* KU 070827; *Dipsas pratti* MHUA 14440; *Dipsas variegata* IB 51206; *Geophis brachycephalus* KU 63802; *Hypsiglena torquata* KU 73522; *Imantodes cenchoa* KU 19071; *Leptodeira maculata* KU 62490; *Leptodeira nigrofasciata* KU 174247; *Ninia atrata* MHUA 14417; *Ninia sebae* KU 84877; *Pseudoleptodeira latifasciata* LSUMZ 39534; *Rhadinaea godmani* KU 194346; *Sibon annulatus* KU 112480; *Sibon sanniolus* LSUMZ 33197; *Sibynomorphus mikanii* MZUSP 13971; *Urotheca fulviceps* KU 112455.

Família Dipsadidae incerta sedis

Crisantophis nevermanni KU 174470; *Enuliophis sclateri* KU 34047; *Enulius flavitorques* KU 112614.

Subfamília Carphophiinae

Diadophis punctatus MZUSP 5562.

Subfamília Xenodontinae

Clelia bicolor IB 15512; *Conophis lineatus* KU 183871; *Hydrodynastes bicinctus* MNRJ 4495; *Philodryas olfersii* MHNCI 9914; *Pseudoeryx plicatilis* IB 51924; *Tachymenis peruviana* MZUSP 6372; *Xenodon neuwiedii* MZUSP 13889.

Familia Natricidae (Grupo externo)

Thamnophis elegans AMNH 127635.

Anexo II. Lista de Abreviaturas

aacv – abertura anterior do canal vidiano
 ang. – angular
 apcv – abertura posterior do canal vidiano
 Ba. – Basioccipital
 cid – nervo constrictor internus dorsalis
 Col. – Columela
 co. –côndilo
 cot. –cótilo
 cpa. – crista prearticular
 csa. – crista surangular
 ctu. – crista tuberalis
 cpro. – crista prootica
 D. – Dentário
 Ec. – Ectopterigóide
 esp. – esplenial
 e.n. – espinho neural
 Exc. – Exoccipital
 F. – Frontal
 h. –hipapófise
 Ls. – Lateroesfenóide
 Man. – Mandíbula
 Mx. – Maxilar
 Na. – Nasal
 O. – Órbita
 P. – Parietal
 p. asc. Sep. – processo ascendente da Septomaxila
 p. c. Pal. – processo coanal do Palatino
 p. cult. – processo cultriforme
 p. mx. Pal. – processo maxilar do Palatino
 p. p. V. – processo posterior do Vômer
 p. pal. Mx. – processo palatino do Maxilar
 Pal. – Palatino
 Pbs. – Parabasisfenóide
 Pfr. – Pré-frontal
 Pmx. – Pré-maxila
 Po. – Pós-orbital
 Pr. – Proótico
 pre. – pré-zigapófise
 pos. –pós-zigapófise
 pro. es. – processo estilóide
 Pt. – Pterigóide
 Q. – Quadrado
 r. lat. Ec. – ramo lateral do Ectopterigóide
 r. med. Ec. – ramo medial do Ectopterigóide
 ret. – retroarticular
 Soc. – Supraoccipital
 St. – Supratemporal

V. – Vômer

VII – ramo palatino do nervo facial

V₂ – ramo maxilar do nervo trigêmeo

V₃ – ramo mandibular do nervo trigêmeo

Anexo III. Matriz de caracteres. (?) informação desconhecidas; (–) caracteres inaplicáveis.

Táxon / Caracteres	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7	H8	H9	H10	H11	H12	H13	H14	F1	F2
<i>Thamnophis elegans</i>	0	1	0	2	0	0	0	-	-	0	0	0	1	0	3	0
<i>Nothopsis rugosus</i>	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	2	0
<i>Synopsis bicolor</i>	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	2	0
<i>Synopsis lasallei</i>	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	2	0
<i>Xenopholis scalaris</i>	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Xenopholis undulatus</i>	2	1	0	1	1	1	1	2	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>Diaphorolepis wagneri</i>	2	0	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	2	0
<i>Emmochliophis fugleri</i>	2	0	?	?	?	?	?	1	?	1	?	?	?	?	?	?
<i>Adelphicos quadrivirgatus</i>	0	1	1	0	1	1	0	-	-	0	1	0	0	0	1	0
<i>Amastridium veliferum</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>Atractus albuquerquei</i>	2	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Chersodromus liebmanni</i>	2	1	0	2	0	1	1	0	0	1	0	0	?	?	2	0
<i>Coniophanes imperialis</i>	2	1	0	2	1	0	1	0	1	2	0	0	0	0	1	0
<i>Dipsas pratti</i>	0	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1
<i>Dipsas variegata</i>	2	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1
<i>Geophis brachycephalus</i>	1	1	0	2	0	1	1	1	0	2	0	0	1	1	3	0
<i>Hypsiglena torquata</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0
<i>Imantodes cenchoa</i>	0	1	0	0	1	1	0	-	-	0	1	0	1	1	1	0
<i>Leptodeira maculata</i>	0	1	1	2	1	1	0	-	-	0	1	0	0	0	1	0
<i>Leptodeira nigrofasciata</i>	0	1	1	0	1	1	0	-	-	0	1	1	0	0	1	0
<i>Ninia sebae</i>	2	1	0	2	0	1	1	1	0	2	0	0	1	0	2	0
<i>Pseudoleptodeira latifasciata</i>	2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Rhadinaea godmani</i>	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0

<i>Sibon annulatus</i>	1	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	0
<i>Sibon sanniolus</i>	1	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	2	1
<i>Sibynomorphus mikanii</i>	0	1	0	2	0	1	1	1	0	?	0	0	0	1	2	0
<i>Urotheca fulviceps</i>	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Diadophis punctatus</i>	2	1	0	0	0	0	1	2	0	1	1	0	0	0	2	0
<i>Crisantophis nevermanni</i>	2	1	0	1	1	0	1	2	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>Enuliophis sclateri</i>	1	0	-	-	1	-	1	1	-	2	0	0	1	1	0	1
<i>Enulius flavitorques</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1
<i>Clelia bicolor</i>	2	1	2	0	1	1	1	0	1	2	0	1	0	0	2	0
<i>Conophis lineatus</i>	2	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1
<i>Hydrodynastes bicinctus</i>	2	1	0	2	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	2	1
<i>Philodryas olfersii</i>	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	2	1	2	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Tachymenis peruviana</i>	1	1	0	1	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Xenodon neuwiedii</i>	2	0	-	-	1	-	1	0	-	2	0	0	0	0	1	0

Anexo III. Matriz de caracteres. (?) informação desconhecidas; (-) caracteres inaplicáveis (continuação).

Táxon / Caracteres	F3	F4	Par 1	Par2	Par3	Po1	Po2	Po3	Mx1	Mx2	Mx3	Mx4	Mx5	Mx6	Mx7	Mx8
<i>Thamnophis elegans</i>	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Nothopsis rugosus</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Synopsis bicolor</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1
<i>Synopsis lasallei</i>	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1
<i>Xenopholis scalaris</i>	0	0	2	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1

<i>Xenopholis undulatus</i>	0	0	2	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Diaphorolepis wagneri</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	3	?	1	0	1
<i>Emmochliophis fugleri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Adelphicos quadrivirgatus</i>	1	1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	3	0	0	1	1
<i>Amastridium veliferum</i>	0	0	2	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1
<i>Atractus albuquerquei</i>	0	1	2	1	0	1	0	0	1	0	1	3	0	2	0	1
<i>Chersodromus liebmanni</i>	1	0	1	0	1	0	-	-	0	0	1	1	0	0	1	0
<i>Coniophanes imperialis</i>	0	1	2	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Dipsas pratti</i>	0	1	0	2	1	1	0	1	0	0	1	3	0	0	1	1
<i>Dipsas variegata</i>	1	1	2	2	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Geophis brachycephalus</i>	2	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	?	0	0	1
<i>Hypsiglena torquata</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1
<i>Imantodes cenchoa</i>	0	0	2	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Leptodeira maculata</i>	0	0	2	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Leptodeira nigrofasciata</i>	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Ninia sebae</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	3	0	2	0	1
<i>Pseudoleptodeira latifasciata</i>	0	0	2	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Rhadinaea godmani</i>	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Sibon annulatus</i>	0	0	2	0	1	1	0	1	0	0	0	1	2	2	0	1
<i>Sibon sanniolus</i>	0	0	1	0	1	0	-	-	0	0	1	1	2	0	0	1
<i>Sibynomorphus mikanii</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	2	1	0
<i>Urotheca fulviceps</i>	1	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Diadophis punctatus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>Crisantophis nevermanni</i>	0	0	2	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Enuliophis sclateri</i>	0	0	1	1	1	0	-	-	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Enulius flavitorques</i>	0	0	1	0	1	0	-	-	0	0	1	1	1	1	1	1

<i>Clelia bicolor</i>	0	0	2	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Conophis lineatus</i>	0	0	2	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Hydrodynastes bicinctus</i>	1	1	1	2	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
<i>Philodryas olfersii</i>	0	0	2	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	0	0	2	2	0	1	1	0	0	0	0	3	0	0	0	1
<i>Tachymenis peruviana</i>	0	0	2	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1
<i>Xenodon neuwiedii</i>	0	0	0	2	1	1	1	2	1	1	0	1	0	1	0	1

Anexo III. Matriz de caracteres. (?) informação desconhecidas; (–) caracteres inaplicáveis (continuação).

Táxon / Caracteres	Mx9	Mx10	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9	Pa0	Pa1	Pa2	Pa3	Pa4
<i>Thamnophis elegans</i>	0	0	2	1	2	0	1	1	0	1	2	1	0	0	1	0
<i>Nothopsis rugosus</i>	0	2	2	1	2	0	1	1	0	0	2	1	1	1	0	1
<i>Synopsis bicolor</i>	0	0	2	1	2	0	1	1	1	0	2	1	1	1	1	0
<i>Synopsis lasallei</i>	0	0	2	1	2	0	0	1	0	0	2	1	1	1	1	0
<i>Xenopholis scalaris</i>	0	2	2	1	2	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	0
<i>Xenopholis undulatus</i>	0	2	2	1	2	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	0
<i>Diaphorolepis wagneri</i>	0	2	2	1	2	0	1	1	?	0	2	1	1	1	1	0
<i>Emmochliophis fugleri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Adelphicos quadrivirgatus</i>	1	2	2	0	-	0	3	1	0	2	1	1	0	-	-	-
<i>Amastridium veliferum</i>	0	2	2	1	2	0	0	2	0	0	2	1	1	0	0	1
<i>Atractus albuquerquei</i>	0	2	2	0	-	2	1	2	0	2	2	1	1	0	1	1
<i>Chersodromus liebmanni</i>	1	0	2	0	-	2	3	2	2	?	2	0	-	-	-	-
<i>Coniophanes imperialis</i>	0	2	2	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	0	0

<i>Dipsas pratti</i>	0	0	2	0	-	0	1	1	0	2	2	1	1	0	0	0
<i>Dipsas variegata</i>	0	0	2	0	-	0	0	1	1	2	1	1	1	1	0	0
<i>Geophis brachycephalus</i>	1	2	1	0	-	0	-	2	2	2	2	1	0	-	-	-
<i>Hypsiglena torquata</i>	1	0	2	1	2	0	1	1	1	0	2	1	1	1	0	1
<i>Imantodes cenchoa</i>	0	2	2	1	2	0	1	1	0	0	2	1	1	1	0	1
<i>Leptodeira maculata</i>	0	2	2	1	2	0	1	1	1	0	2	1	1	1	1	0
<i>Leptodeira nigrofasciata</i>	0	2	2	1	2	0	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0
<i>Ninia sebae</i>	0	0	2	0	-	0	3	2	0	0	2	1	1	0	0	0
<i>Pseudoleptodeira latifasciata</i>	0	0	0	-	2	0	0	2	1	0	2	1	1	0	0	0
<i>Rhadinaea godmani</i>	1	0	2	1	2	0	0	1	1	0	2	1	1	0	0	1
<i>Sibon annulatus</i>	0	0	2	0	-	0	1	0	0	1	2	1	0	-	-	-
<i>Sibon sanniolus</i>	0	0	2	1	-	0	2	0	0	0	2	1	0	-	-	-
<i>Sibynomorphus mikanii</i>	0	0	2	0	-	0	0	2	2	2	2	1	1	1	0	0
<i>Urotheca fulviceps</i>	0	0	2	1	2	0	0	1	0	0	2	1	1	0	0	0
<i>Diadophis punctatus</i>	0	0	2	0	-	0	0	2	1	1	2	1	1	0	0	1
<i>Crisantophis nevermanni</i>	0	0	2	1	2	1	2	1	1	0	2	1	1	0	0	0
<i>Enuliophis sclateri</i>	1	2	2	1	2	0	1	0	0	2	2	1	1	0	0	1
<i>Enulius flavitorques</i>	1	2	2	0	-	0	1	1	0	1	2	1	1	0	0	0
<i>Clelia bicolor</i>	0	0	2	1	1	2	0	1	0	0	2	1	1	0	1	0
<i>Conophis lineatus</i>	0	1	2	1	1	1	2	1	1	0	2	1	1	1	0	1
<i>Hydrodynastes bicinctus</i>	0	2	2	1	2	2	0	1	0	1	2	1	1	0	1	0
<i>Phylodryas olfersii</i>	0	0	2	1	0	0	2	1	0	1	2	1	1	0	0	0
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	1	2	2	1	2	0	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0
<i>Tachymenis peruviana</i>	1	2	2	1	2	1	2	2	1	1	2	1	1	0	0	1
<i>Xenodon newwiedii</i>	0	2	2	1	2	1	1	2	0	1	2	1	1	0	1	0

Anexo III. Matriz de caracteres. (?) informação desconhecidas; (–) caracteres inaplicáveis (continuação).

Táxon / Caracteres	Pa5	Pa6	Pa7	Pa8	Pa9	Pa10	Pa11	Pa12	Pt1	Pt2	Pt3	Pt4	Pt5	Pt6	Ss1	Ss2
<i>Thamnophis elegans</i>	1	1	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	3	0	0
<i>Nothopsis rugosus</i>	2	0	1	2	1	0	1	0	1	0	0	1	2	3	0	2
<i>Synopsis bicolor</i>	2	0	1	2	1	0	1	0	1	1	0	1	2	3	0	1
<i>Synopsis lasallei</i>	2	1	1	2	0	1	1	0	1	1	0	1	?	3	0	1
<i>Xenopholis scalaris</i>	2	1	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	2	3	0	1
<i>Xenopholis undulatus</i>	2	1	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	2	2	0	1
<i>Diaphorolepis wagneri</i>	2	0	1	2	1	0	1	0	1	1	1	1	2	3	1	1
<i>Emmochliophis fugleri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Adelphicos quadrivirgatus</i>	-	-	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	2	3	0	0
<i>Amastridium veliferum</i>	1	1	1	2	0	1	1	0	0	1	0	1	1	3	0	2
<i>Atractus albuquerquei</i>	1	0	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	3	0	0
<i>Chersodromus liebmanni</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	0	2	3	0	2
<i>Coniophanes imperialis</i>	2	1	1	2	0	1	1	0	0	1	1	1	1	3	1	2
<i>Dipsas pratti</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Dipsas variegata</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>Geophis brachycephalus</i>	-	-	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	2	3	0	0
<i>Hypsiglena torquata</i>	2	1	1	2	0	1	1	0	0	1	1	1	2	3	0	2
<i>Imantodes cenchoa</i>	2	1	1	2	0	1	1	0	0	1	0	1	2	2	1	1
<i>Leptodeira maculata</i>	2	0	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	2	2	0	1
<i>Leptodeira nigrofasciata</i>	2	1	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	2	2	1	0
<i>Ninia sebae</i>	2	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	3	0	0
<i>Pseudoleptodeira latifasciata</i>	2	1	1	2	0	1	1	0	1	1	1	0	2	3	1	2
<i>Rhadinaea godmani</i>	2	1	1	2	0	1	1	0	0	1	1	1	2	3	1	2

<i>Sibon annulatus</i>	-	-	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	3	1	2
<i>Sibon sanniolus</i>	-	-	0	-	-	-	-	1	1	1	0	0	1	3	1	2
<i>Sibynomorphus mikanii</i>	0	0	1	2	0	1	0	1	0	0	0	0	1	3	1	2
<i>Urotheca fulviceps</i>	1	1	1	2	0	1	1	0	0	1	1	1	2	3	0	0
<i>Diadophis punctatus</i>	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	2	3	0	0
<i>Crisantophis nevermanni</i>	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	3	1	2
<i>Enuliophis sclateri</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	2	3	1	0
<i>Enulius flavitorques</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Clelia bicolor</i>	2	0	1	2	0	1	1	0	0	1	1	1	1	3	1	0
<i>Conophis lineatus</i>	1	1	1	2	0	1	1	0	0	1	1	1	2	3	0	0
<i>Hydrodynastes bicinctus</i>	1	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	1	3	1	0
<i>Philodryas olfersii</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	2	3	1	2
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	0	0	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	3	1	0
<i>Tachymenis peruviana</i>	0	1	1	2	0	1	1	0	0	1	1	1	1	2	1	2
<i>Xenodon neuwiedii</i>	0	1	1	2	0	1	0	0	0	1	0	1	1	3	1	1

Anexo III. Matriz de caracteres. (?) informação desconhecidas; (–) caracteres inaplicáveis (continuação).

Táxon / Caracteres	Ss3	Ss4	Ss5	Ss6	Mn1	Mn2	Mn3	V1	V2	V3	V4	V5	V6
<i>Thamnophis elegans</i>	2	1	0	3	2	0	1	1	1	0	1	0	1
<i>Nothopsis rugosus</i>	0	0	0	1	2	1	1	2	1	1	0	0	1
<i>Synophis bicolor</i>	0	0	0	1	1	1	0	2	1	0	1	1	1
<i>Synophis lasallei</i>	0	0	?	1	1	1	0	2	1	0	1	1	1
<i>Xenopholis scalaris</i>	0	1	0	1	2	1	1	2	1	1	0	0	1

<i>Xenopholis undulatus</i>	0	1	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0	1
<i>Diaphorolepis wagneri</i>	1	1	0	1	2	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Emmochliophis fugleri</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	?	1	1
<i>Adelphicos quadrivirgatus</i>	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	2	0	1
<i>Amastridium veliferum</i>	1	0	0	0	2	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>Atractus albuquerquei</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1
<i>Chersodromus liebmanni</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	2	0	1
<i>Coniophanes imperialis</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	2	0	1
<i>Dipsas pratti</i>	1	1	1	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Dipsas variegata</i>	0	1	1	1	2	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Geophis brachycephalus</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Hypsiglena torquata</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	2	0	1
<i>Imantodes cenchoa</i>	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Leptodeira maculata</i>	1	1	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Leptodeira nigrofasciata</i>	0	1	0	0	1	1	1	?	1	0	0	0	1
<i>Ninia sebae</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Pseudoleptodeira latifasciata</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Rhadinaea godmani</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	2	0	1
<i>Sibon annulatus</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Sibon sanniolus</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0
<i>Sibynomorphus mikanii</i>	0	1	-	-	1	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>Urotheca fulviceps</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0	1
<i>Diadophis punctatus</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Crisantophis nevermanni</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Enuliophis sclateri</i>	0	0	1	1	3	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>Enulius flavitorques</i>	0	0	-	-	3	1	1	1	0	0	0	0	1

<i>Clelia bicolor</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	2
<i>Conophis lineatus</i>	2	1	0	0	1	0	1	0	1	0	2	0	1
<i>Hydrodynastes bicinctus</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2
<i>Philodryas olfersii</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	?
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	2	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	2
<i>Tachymenis peruviana</i>	0	?	0	0	1	0	1	0	1	0	1	?	0
<i>Xenodon neuwiedii</i>	2	1	0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	2

FIGURAS

Figura 1. Exemplos em vida de algumas espécies da tribo Nothopsini. a-b. *Nothopsis rugosus*, foto: Alejandro Solórzano, Figuras extraídas de Solórzano (2004). **c-d.** *Xenopholis scalaris*, foto: Mauro Texeira (c) e Marco Sena (d). **e-f.** *X. undulatus*, foto: Felipe Curcio. **g-h.** *X. werdingorum*, foto: A. Schulze (g) e M. Jansen (h) Figura extraída Jansen *et al.* (2009).

Figura 2. Gênero *Diaphorolepis*. cabeça, **a.** vista dorsal, **b.** vista lateral, **c.** vista ventral; vértebra **d.** vista dorsal **e.** vista ventral, **f.** vista lateral, **g.** vista anterior. Figuras extraídas de Bogert (1964).

Figura 3. Gênero *Emmochliophis*. a-f. *Emmochliophis fugleri*, cabeça a. vista lateral; b. vista dorsal; c. vista ventral; vértebra d. vista posterior, e. vista lateral, f. vista dorsal, Figuras extraídas de Fritts & Smith. g-k. *Emmochliophis miops*, cabeça g. vista dorsal, h. vista lateral, i. vista ventral; vértebra j. vista dorsal, k. vista lateral. Figuras extraídas de Sheil (1998).

Figura 4. Gênero *Synophis*. a-c *Synophis calamitus*, cabeça a. vista lateral; b. vista dorsal; c. vista ventral, Figuras extraídas de Hillis (1990). d-h *Synophis plectovertebralis*, cabeça d. vista dorsal, e. vista lateral, f. vista ventral; vértebra g. vista dorsal, h. vista lateral, Figuras extraídas de Sheil & Grant (2001).

Figura 5. Crânio de *Xenopholis undulatus* MZUSP 13988. a. vista dorsal; b. vista ventral; c. vista lateral. Abreviaturas Anexo II.

Figura 6. Complexo palato-maxilar e Suspensório-Mandibular de *Xenopholis undulatus* MZUSP 13988. Complexo palato-maxilar **a. vista dorsal; **b.** vista ventral; complexo suspensório-mandibular **c.** vista medial **d.** vista lateral. Abreviaturas Anexo II.**

Figura 7. Região ótico-occipital de *Xenopholis*. a. *Xenopholis undulatus* MZUSP 13988; b. *Xenopholis scalaris* MZUSP (exemplar não catalogado). Abreviaturas Anexo II.

Figura 8. *Xenopholis*. Vértébras. *Xenopholis undulatus* MZUSP 13988, **a.** vista anterior **b.** vista dorsal; **c.** vista lateral (ilustração esquemática). II. Hêmipenis. *Xenopholis scalaris* CEPLAC 377 **d.** face sulcada; **e.** face assulcada. *Xenopholis undulatus* ZUEC 890 **f.** face sulcada; **g.** face assulcada.

Figura 9. Crânio de *Amastridium veliferum* KU 190897. a. vista dorsal; b. vista ventral; c. vista lateral. Abreviaturas Anexo II.

Figura 10. Crânio de *Chersodromus liebmanni* USNM 103919. a. vista dorsal; b. vista ventral; c. vista lateral. Abreviaturas Anexo II.

Figura 11. Crânio de *Diaphorolepis wagneri*. **a.** vista dorsal, **b.** vista ventral, **c.** vista lateral (edição das imagens Ct scan). Abreviaturas Anexo II.

Figura 12. Crânio de *Ninia atrata*, MHUA 14417, **a.** vista dorsal, **b.** vista ventral, **c.** vista lateral. Abreviaturas Anexo II.

Figura 13. Crânio de *Ninia sebae*, KU 84877. **a.** vista dorsal, **b.** vista ventral, **c.** vista lateral. Abreviaturas Anexo II.

Figura 14. Crânio de *Nothopsis rugosus*, MHUA 14036, **a.** vista dorsal, **b.** vista ventral, **c.** vista lateral. Abreviaturas Anexo II.

Figura 15. Crânio de *Synophis bicolor*, MHUA 14577, a. vista dorsal; b. vista ventral; c. vista lateral. Abreviaturas Anexo II.

Figura 16. Complexo ótico-occipital, a. *Amastridium veliferum* KU 190897, b. *Nothopsis rugosus* MHUA 14036, c. *Ninia sebae* KU 84877. Abreviaturas Anexo II.

Figura 17. Complexo palato-maxilar. *Amastridium veliferum* KU 190897, **a.** vista dorsal, **b.** vista ventral; *Chersodromus liebmanni* USNM 103919 **c.** vista lateral; *Ninia atrata* MHUA 14577 **d.** vista dorsal, **e.** vista ventral. Abreviaturas Anexo II.

Figura 18. Complejo palato-maxilar. *Ninia sebae* KU 84877, **a.** vista dorsal; *Nothopsis rugosus* MHUA 14036 **b.** vista dorsal; *Synophis bicolor* MHUA 14577 **c.** vista dorsal; **d.** vista ventral. Abreviaturas Anexo II.

Figura 19. Suspensorium e Mandíbula. *Amastridium veliferum* KU 190897, **a.** vista medial, **b.** vista lateral; *Chersodromus liebmanni* USNM 103919, **c.** vista medial, **d.** vista lateral; *Diaphorolepis wagneri*, **e.** vista medial **f.** vista lateral (edição das imagens Ct scan). Abreviaturas Anexo II.

Figura 20. Suspensorium e Mandíbula. *Ninia atrata* MHUA 14417, **a.** vista medial, **b.** vista lateral; *Ninia sebae* KU 84877, **c.** vista medial, **d.** vista lateral; *Nothopsis rugosus* MNHUA 14036, **e.** vista medial **f.** vista lateral. Abreviaturas Anexo II.

Figura 21. Suspensorium e Mandíbula. *Synophis bicolor* MHUA 14577, a. vista medial, b. vista lateral. Abreviaturas Anexo II.

Figura 22. Angular e Esplenial a. *Ninia atrata* MHUA 14417; b. *Synophis bicolor* MHUA 14577. Abreviaturas Anexo II.

Figura 23. Vértébras. *Amastridium veliferum* KU 190897, **a.** vista anterior; **b.** vista dorsal; **c.** vista lateral. *Nothopsis rugosus* MHUA 14036, **d.** vista anterior **e.** vista dorsal; **f.** vista lateral, (ilustrações esquemáticas) Abreviaturas Anexo II.

Figura 24. Hemipênis. *Amastridium veliferum* AMNH 114310, **a.** face sulcada, **b.** face assulcada; *Ninia atrata* MHUA 14302, **c.** face sulcada, **d.** face assulcada; *N. diademata* AMNH 118002, **e.** face sulcada, **f.** face assulcada.

Figura 25. Hemipênis. *N. hudsoni* MZUSP 8344, **a.** face sulcada, **b.** face assulcada; *N. psephota* KU 35601, **c.** face sulcada, **d.** face assulcada; *N. sebae* KU 84879, **e.** face sulcada **f.** face assulcada.

Figura 26. Hemipênis. *Nothopsis rugosus* USNM 142306, **a.** face sulcada, **b.** face assulcada; *Synophis bicolor* QCAZ 452, **c.** face sulcada **d.** face assulcada; *S. lasallei* USNM 233062 **e.** face sulcada **f.** face assulcada.

Figura 27. Topologia consenso. Consenso estrito de 12 árvores geradas na análise da matriz de 38 táxons e 76 caracteres (547 passos, IC=0.20 e IR=0.42).