

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
Biotecnologia 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 Vértebras	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>Synophis bicolor</i>	38
4.2.1 Anatomia comparada do Crânio	38
4.2.2 Anatomia comparada das Vértebras (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, Preatidae, 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 América 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),

Amastridinae (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 folidose 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 se 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

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 *Synopsis* 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. Prodrômus 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 crocodylians, 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 opisthophthalmid 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. Universita 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 *Synophis moips* (Boulenger, 1898). *Journal of Herpetology*, 32:604-607.
- SHEIL, C.A. & GRANT, T. 2001. A New Species of Colubrid Snake (*Synophis*) 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 acceso 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.