

**Julia Klaczko**

**Filogenia do gênero *Chironius*  
(Serpentes, Colubridae) baseada em  
dados morfológicos e moleculares**

**São Paulo  
2007**

Julia Klaczko

Filogenia do gênero *Chironius*  
(Serpentes, Colubridae) baseada em dados  
morfológicos e moleculares

São Paulo

2007

Julia Klaczko

Filogenia do gênero *Chironius*  
(Serpentes, Colubridae) baseada em dados  
morfológicos e moleculares

Tese apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia da Universidade de São  
Paulo, para a obtenção de Título de  
Doutor em Ciências, na Área de  
Zoologia.

Orientador(a): Prof. Dr. Hussam Zaher

São Paulo

2007

Klaczko, Julia

Filogenia do gênero *Chironius*  
(Serpentes, Colubridae) baseada em  
dados morfológicos e moleculares  
153 p.

Tese (Doutorado) - Instituto de  
Biotecnologia da Universidade de São  
Paulo. Departamento de Zoologia.

1. *Chironius* 2. Colubrinae 3.  
Filogenia Morfológica e Molecular I.  
Universidade de São Paulo. Instituto  
de Biotecnologia. Departamento de  
Zoologia.

### Comissão Julgadora:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof. Dr. Hussam Zaher  
Orientador

À meus pais e meu marido

“Todos os animais são iguais, mas alguns são  
mais iguais do que outros.”

George Orwell

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço a Hussam Zaher pela orientação. Por ter me confiado um projeto tão intrigante e desafiador. Agradeço por seu apoio e acima de tudo por sempre ter acreditado em mim.

Agradeço ao Dr. Willian Duellman e Dra. Linda Trueb, Dr. Ron Hyer, Dr. Darrel Frost e Dr. Mark Wilkinson por terem me recebido em suas coleções. A John Simmons e Ligia Simmons pela hospitaleira estadia no período em que visitei Kansas.

Agradeço aos curadores que me emprestaram os espécimes e aos que me doaram tecidos utilizados neste trabalho.

Gostaria de agradecer a todos da equipe do Instituto Butantã, Dr. Francisco Luís Franco (Kiko), Valdir Germano, Hebert Ferrarezzi, Marcelo Duarte e Dr. Otávio Marques pela ótima recepção em todas as minhas visitas, pelas boas conversas e dicas valiosas.

Agradeço ao Dr. Miguel Rodrigues e seus alunos, Dante Pavan, Noraly, Patrícia Narvaes, Renata Cecília e Renata Moretti pelas conversas e sugestões.

Ao Mark Wilkinson por ter me recebido em seu laboratório e por toda sua ajuda. Agradeço a seus alunos, e em especial a Sam, Emma e a Jackie, que me fizeram sentir em casa mesmo estando tão longe.

Agradeço a Flora Fernandez, por ter me aberto às portas do mundo maravilhoso da biologia molecular. Sua ajuda e estímulo foram indispensáveis para inclusão dos dados moleculares neste trabalho.

As meninas laboratório de Biologia Molecular, Janice, Ana Cristina, Raquel e a Hana, pela companhia, longas conversas e o apoio quando tudo dava errado, de novo!

Aos colegas do laboratório e do Museu Eleonora Aguiar, Gabriela Sanches, Jane Zambon, Marcelo Esteves, Maurício Forlani, Paola Sanchez, Paulo Nascimento, Pedro Bernardo, Tiago Castelar, Daniel Michiute, Mariana Baumann.

Aos amigos do laboratório que mesmo não estando juntos todos os dias durante parte da conclusão desta tese tiveram papel importante no meu desenvolvimento profissional e pessoal: Giovanna Montingelli, Rodrigo Pellegrin, Felipe Curcio e Rute Clemente-Carvalho.

Aos amigos e companheiros do dia a dia do laboratório de Herpetologia do Museu, Alberto Barbosa (Beto), Tatiana Camolez, Pedro Nunes, Ricardo Fuentes

(Gringo), William Matiazzi, Vanessa Verdade, Carol Mello e a Luciana Lobo por toda ajuda, cumplicidade e amizade. Com certeza a convivência com vocês no dia a dia do Museu tornou as coisas mais proveitosas e divertidas!

A Roberta Masiero e ao Rodrigo Astur pela amizade que se fortaleceu nestes anos de convívio, obrigada pela ajuda, pelos bons papos e por me "tirar" da tese às vezes para espairecer.

Agradeço a meus grandes amigos Lucina, Thomaz, Marcela e Magé, que sempre foram um porto longe do trabalho. Obrigada pela compreensão pelas minhas ausências prolongadas e pelos bons momentos quando estamos juntos.

À Daniel e Roseanne, pelo grande apoio durante toda a jornada.

Agradeço a minha irmã Andrea, torcedora incondicional, que sempre me ajudou e apoiou. Principalmente neste finalzinho de tese, obrigada pela disposição, companhia, e pela ajuda com as imagens, tabelas, etc.

Aos meus pais, simplesmente por que sem eles eu não teria chegado até aqui. Obrigada por tudo!

Ao Teddy agradeço por todo amor. Pelo apoio incondicional, pela torcida e pela paciência, principalmente neste fim de tese. Agradeço por sempre estar do meu lado.

Agradeço a FAPESP pela concessão da bolsa de Doutorado Direto que possibilitou a execução deste trabalho e ao Instituto de Biociências e ao Museu de Zoologia da USP por todo o apoio institucional durante todo o desenvolvimento do meu Doutorado.

## ÍNDICE

Resumo. . . . .	i
Abstract. . . . .	ii
1. INTRODUÇÃO . . . . .	01
1.1. <i>Chironius</i> : aspectos gerais e histórico taxonômico. . . . .	03
1.2. Sistemática Filogenética . . . . .	07
2. OBJETIVOS . . . . .	11
3. MATERIAL E MÉTODOS. . . . .	12
3.1. Escolha dos Táxons Terminais. . . . .	12
3.1.1. Grupo interno. . . . .	12
3.1.2. Grupo externo. . . . .	13
3.2. Dados Morfológicos: preparação e análise. . . . .	14
3.2.1. Preparação do material. . . . .	14
3.2.2. Levantamento dos caracteres e nomenclatura. . . . .	16
3.2.3. Análise de Parcimônia . . . . .	17
3.2.4. Análise Bayesina . . . . .	18
3.3. Dados Moleculares: preparação e análise. . . . .	18
3.3.1. Extração do DNA e seqüenciamento. . . . .	18
3.3.2. Alinhamento, distâncias genéticas e análise das seqüências. . . . .	20
3.3.3. Análise de Parcimônia . . . . .	22
3.3.4. Análise Bayesiana . . . . .	22
3.4. Evidência Total . . . . .	23
3.4.1. Análises de congruência entre as partições "Partition Homogeneity Test". 23	
3.4.2. Análise de Parcimônia . . . . .	24
3.4.3. Análise Bayesiana . . . . .	24
4. RESULTADOS . . . . .	25
4.1. Dados Morfológicos . . . . .	25
4.1.1. Apresentação e Descrição dos Caracteres Morfológicos . . . . .	25
4.1.2. Análise Filogenética Morfológica . . . . .	66
4.2. Dados Moleculares . . . . .	68
4.2.1. Caracterização das seqüências obtidas . . . . .	68
4.2.2. Distâncias genéticas . . . . .	69
4.2.3. Análise Filogenética Molecular . . . . .	70
4.2.3.1. Análise do gene 12S . . . . .	70
4.2.3.2. Análise do gene 16S . . . . .	71
4.2.3.3. Análise do gene c-mos . . . . .	72
4.2.3.4. Análise combinada dos dados moleculares . . . . .	74
4.3. Comparação entre resultados morfológicos e moleculares . . . . .	75
4.4. Evidência Total . . . . .	77
4.4.1. Os colubríneos sul-americanos . . . . .	78
4.4.2. O grupo irmão de <i>Chironius</i> . . . . .	83
4.4.3. O monofiletismo do gênero <i>Chironius</i> . . . . .	83
4.4.4. A relação entre as espécies de <i>Chironius</i> . . . . .	84
4.5. Considerações sobre os padrões geográficos . . . . .	89
5. CONCLUSÕES . . . . .	92
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS . . . . .	93
7. FIGURAS . . . . .	102
8. ANEXOS . . . . .	140

## RESUMO

*Chironius*, um dos maiores gêneros da subfamília Colubrinae na América do Sul, inclui 14 espécies, diagnosticadas pela presença de 10 ou 12 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo. O gênero apresenta uma distribuição Neotropical, que se estende desde a costa norte de Honduras até o Uruguai e o nordeste da Argentina. Neste trabalho foi realizada uma análise filogenética combinada de 75 caracteres morfológicos e 1397 caracteres moleculares (provenientes das seqüências de dois genes mitocondriais, 12S e 16S, e um gene nuclear, c-mos) pelos métodos de máxima parcimônia e inferência bayesiana. A monofilia do gênero *Chironius* foi corroborada e os resultados obtidos sugerem que o gênero é dividido em 10 componentes monofiléticos. Os gêneros *Drymobius*, *Leptophis* e *Dendrophidion* são apontados como os mais relacionados à *Chironius*, corroborando trabalhos anteriores. *Chironius laevicollis* e *C. scurrulus* formam o clado mais basal entre as espécies, e sua distribuição restrita a América do Sul sugere que *Chironius* tenha tido origem neste continente e que posteriormente tenha invadido a América Central através de eventos de dispersão.

## ABSTRACT

*Chironius*, one of the greatest genera of the Colubrinae subfamily in South America, consists of 14 species, diagnosed by the presence of 10 or 12 rows of dorsal scales in the mid-body. The genus presents a Neotropical distribution extending from the northern coast of Honduras to Uruguay and northeastern Argentina. This study presents a combined phylogenetic analysis of 75 morphological characters and 1397 molecular characters (from the sequences of two mitochondrial genes, 12S and 16S, as well as a nuclear gene, c-mos) by means of Maximum Parsimony and Bayesian Inference. The monophyly of the genus *Chironius* was corroborated and the obtained results suggest that the genus is subdivided in ten monophyletic components. The genera *Drymobius*, *Leptophis* and *Dendrophidion* come out as the most closely related to *Chironius*, corroborating previous studies. *Chironius laevicollis* and *C. scurrulus* composed the most basal clade among the species. Their distribution is restricted to South America, which suggests that *Chironius* originated in South America and later invaded Central America through dispersion.

## 1. INTRODUÇÃO

As serpentes são lagartos ápodos, muito bem sucedidos, apresentando mais de três mil espécies amplamente distribuídas, com os mais variados hábitos, desde fossorial a arboreal (Dowling e Duellmann, 1978).

A maior parte da diversidade atual de serpentes está concentrada na família Colubridae, que apresenta mais de 300 gêneros e 1500 espécies, amplamente distribuídos em todos os continentes, exceto na Austrália, concentrando sua maior diversidade nos trópicos (Pough *et al.*, 2004).

A família está subdividida em doze subfamílias, porém muitas delas têm status taxonômico duvidoso por serem diagnosticadas apenas por semelhança geral, sem definição de caracteres derivados específicos (McDowell, 1987).

A subfamília Colubrinae é uma das maiores subfamílias da família Colubridae, com mais de 700 espécies distribuídas em mais de 150 gêneros, dos quais 14 são Neotropicais. (Pough, *et al.* 2004).

Os colubríneos são serpentes áglifas ou opistóglifas, com hábitos terrestres, arborícolas ou semifossoriais (McDowell, 1987). Apresentam a maior variação de tamanho entre os colubrídeos, incluindo desde espécies muito pequenas (por exemplo, *Tantilla relictata*, com não mais de 20 cm de comprimento) até espécies muito grandes, com cerca de 3 m (por exemplo, *Pythas carinatus*). Os colubríneos apresentam distribuição cosmopolita, e são fauna comum na América do Norte e Eurásia (Dowling e Duellman, 1978, e Pough, *et al.* 2004).

A subfamília é sustentada por uma sinapomorfia hemipeniana: a presença de um hemipênis assimétrico e sulco espermático simples e assimétrico (quando bilobado, o sulco sempre percorre o lobo direito) (Dunn, 1928 e Dowling &

Duellman, 1978) e evidências moleculares corroboram o seu monofiletismo (Dowling, *et al.* 1983; Cadle, 1987; Dowling, *et al.* 1996; Heise *et al.* 1995; Lopez & Maxson, 1995, 1996; Kraus and Brown, 1998; Vidal *et al.* 2000; Gravlund, 2001; Vidal and Hedges, 2002; Kelly *et al.* 2003; Lawson *et al.* 2005).

O nome Colubrinae foi cunhado por Oppel (1811). No entanto, o grupo que conhecemos hoje por subfamília Colubrinae foi definido por Cope (1895). Cope baseou-se em caracteres hemipenianos, vertebrais e de dentição, para redefinir as famílias e subfamílias de serpentes, reunindo na subfamília Colubrinae os gêneros de serpentes que apresentavam hemipênis com sulco espermático único e hipapófises anteriores.

Dowling e Duellman (1978) em uma ampla revisão da sistemática das serpentes dividiram a subfamília Colubrinae em seis tribos: Colubrini, Lampropeltiini, Sonorini, Philothamnini, Boigini, e Calamariini.

A maioria dos gêneros sul-americanos foi alocada na tribo Colubrini, com exceção do gênero *Rhinobothryum*, incluído nos Boigini africanos, e do gênero *Stenorrhina*, incluído na tribo Neártica Sonorini (Dowling e Duellman, 1978).

Lopez e Maxson (1995, 1996) não reconhecem as tribos propostas por Dowling e Duellman (1978) e dividem os colubríneos em apenas dois clados, os "racers" e os "ratsnakes". Os "ratsnakes" estão restritos à região Holártica, enquanto que as espécies consideradas como "racers" apresentam uma distribuição mais ampla, sendo encontradas tanto no Novo Mundo, Ásia, Europa e no extremo sul da África.

Apesar do número de trabalhos que destacam a monofilia da subfamília Colubrinae (Dowling, *et al.* 1983; Cadle, 1987; Dowling, *et al.* 1996; Heise *et al.* 1995; Lopez & Maxson, 1995, 1996; Kraus and Brown, 1998; Vidal *et al.* 2000; Gravlund, 2001; Vidal and Hedges, 2002; Kelly *et al.* 2003; Lawson *et al.* 2005)

ou dos que discutem a relação entre representantes do Novo e Velho Mundo (Schatti e Utiger, 2001; Nagy, *et al.* 2004) a sistemática da subfamília ainda é controversa. Isto se agrava quando focamos nos gêneros Neotropicais, que são pouco representados nas análises filogenéticas, mantendo várias questões fundamentais relacionadas à história evolutiva desta linhagem dos colubríneos ainda não elucidadas (Cadle, 1984).

## **1.2. *Chironius*: aspectos gerais e histórico taxonômico.**

*Chironius*, um dos maiores gêneros da subfamília Colubrinae na América do Sul, inclui 14 espécies delgadas, popularmente conhecidas como *cobra cipó* ou *cobra amarela*, de porte de médio a grande, e de dentição do tipo áglifa. São diagnosticadas pela presença de 10 ou 12 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo, característica essa que as diferenciam este dos demais gêneros centro e sul-americanos (Dixon, *et al.* 1993, Marques, *et al.* 2001, Marques e Sazima, 2003).

As *Chironius* são serpentes diurnas, de hábito terrestre ou arborícola, e se alimentam de sapos (Dixon, *et al.* 1993, Marques, *et al.* 2001, Marques e Sazima, 2003). É comum apresentarem mudanças ontogenéticas de coloração, e em algumas espécies, como *Chironius laevicollis* e *C. scurrulus* os juvenis são claramente diferentes dos adultos. (Dixon, *et al.* 1993, Marques e Sazima, 2003).

O gênero apresenta uma distribuição Neotropical, que se estende desde a costa norte de Honduras até o Uruguai e o nordeste da Argentina (Peters, J.A. 1970, Dixon, *et al.* 1993) (a distribuição das espécies do gênero está ilustrada nas **Figuras 1 a 8**).

As espécies deste gênero são preferencialmente encontradas em florestas úmidas, podendo ser também encontradas em florestas úmidas montanhosas, bem como em formações abertas (Cerrados e Caatingas). As espécies de florestas tendem a ser escuras, normalmente verdes ou dorsalmente pretas (i.e. *Chironius bicarinatus*, *C. foveatus*, *C. multiventris*, *C. exoletus*, etc). Já as espécies de áreas abertas são uniformemente amarelas, verdes, castanhas ou apresentam um padrão listrado (*Chironius flavolineatus* e *C. quadricarinatus*) (Dixon, *et al* 1993).

As escamas da cabeça apresentam o padrão dos colubrídeos. As escamas ventrais variam de 123 a 196, enquanto que as subcaudais de 96 a 208. As escamas dorsais podem ou não apresentar fossetas apicais (Dixon, *et al* 1993). Apresentam um hemipênis típico colubrâneo, unilobado, com sulco espermático simples, lobo ornamentado por cálices papilados e corpo coberto por espinhos. A base do órgão pode ser nua ou com espículas e apresenta uma reentrância nua que pode variar em tamanho, profundidade e proporção das bordas.

O gênero *Chironius* foi inicialmente nomeado *Coluber* por Linnaeus (1758), que identificou quatro espécies, *Coluber carinatus*, *C. exoletus*, *C. fuscus* e *C. saturninus*. Donndorff (1798) designou a espécie *Coluber chironius*, no entanto, este nome não foi adotado por nenhum autor. Merrem (1820) e Lichtenstein (1823) adotaram a denominação proposta por Linnaeus.

Em 1826, Fitzinger designou *Coluber carinatus* como espécie tipo do seu novo gênero *Chironius*. Neste mesmo ano, Boie cunhou o nome *Erpetodryas* para o gênero, que, por questões etimológicas, teve sua grafia modificada por Wagler, em 1830, para *Herpetodryas*. Este último nome foi adotado por muitos autores, como Schlegel (1837), Dumeril e Bibron (1854), Gunther (1858), Cope (1860), entre outros. Boulenger (1894) fez uma revisão do gênero, sob a denominação

*Herpetodryas*, e determinou cinco espécies típicas, sinonimizando todas as outras descritas até ali.

Ruthven (1922) foi o primeiro autor a utilizar o nome *Chironius*, descrito por Fitzinger (1826), argumentando que o nome *Herpetodryas* não poderia prevalecer por ter sido proposto posteriormente. Amaral (1927) conclui a discussão argumentando que, além do nome *Chironius* ter sido descrito anteriormente, Fitzinger (1826) determinou a espécie tipo *carinatus*, sinônima de *Coluber chironius* de Donndorf (1798), e que por tautonomia deveria ser conservada como espécie tipo do gênero de Fitzinger (1826).

Bailey (1955) sistematizou as espécies do sudeste da América do Sul, descrevendo os padrões morfológicos, as áreas de distribuição e propondo uma chave de identificação. Este autor definiu sete espécies (*Chironius bicarinatus*, *C. pyrrhopogon*, *C. laevicollis*, *C. fuscus*, *C. flavolineatus* e *C. quadricarinatus*), e descreveu uma espécie nova (*Chironius foveatus*). Donoso-Barros (1969), em uma sucinta revisão do gênero, revalidou duas espécies (*C. spixii* e *C. holochlorus*) e descreveu uma espécie nova (*C. barrioi*), aumentando o número total de espécies do gênero para 20. Em 1982, Cunha e Nascimento redefiniram as espécies que ocorrem na Amazônia e refizeram suas caracterizações morfológicas, propondo uma chave para identificação das espécies amazônicas.

Dixon *et al.* (1993) revisaram o gênero *Chironius*, utilizando-se de caracteres morfológicos de folidose e hemipênis, reconhecendo 13 espécies, das quais 4 estão subdivididas em subespécies. (*Chironius bicarinatus*, *C. carinatus carinatus*, *C. carinatus flavopictus*, *C. carinatus spixii*, *C. exoletus*, *C. flavolineatus*, *C. fuscus fuscus*, *C. fuscus leucometapus*, *C. grandisquamis*, *C. laevicollis*, *C. laurenti*, *C. monticola*, *C. multiventris cochranæ*, *C. multiventris*

*foveatus*, *C. multiventris multiventris*, *C. multiventris septentrionalis*, *C. quadricarinatus maculoventris*, *C. quadricarinatus quadricarinatus*, *C. scurrulus* e *C. vincenti*).

Klaczko *et al.* (prelo) revalidaram a espécie *Chironius foveatus*, e sinonimizaram as subespécies *C. multiventris multiventris* e *C. m. cochraeae*, aumentando assim o número de espécies do gênero para 14.

Dixon *et al.* (1993) propuseram a primeira hipótese filogenética para o gênero, empregando 15 caracteres, todos previamente polarizados (**Figura 9**). Apesar de não incluírem nenhum representante de grupo externo em sua análise, discutem as possíveis relações do gênero *Chironius* com os outros gêneros de colubríneos. Sugerem que o grupo irmão de *Chironius* seja *Dendrophidion*, baseado nos padrões gerais de semelhança entre os dois gêneros (padrão hemipeniano, corpos alongados, caudas relativamente longas, olhos grandes, escamas dorsais quilhadas, etc).

A análise de Dixon *et al.* (1993), apesar de contribuir com o conhecimento geral do gênero, é pouco acurada uma vez que os dados não foram processados em uma análise computacional e as hipóteses de relação de *Chironius* com os demais colubríneos não foi filogeneticamente testada.

Recentemente, Hollis (2006) reanalisou dos dados levantados por Dixon *et al.* (1993) dividindo e recodificando seus caracteres, aumentando sua matriz de 15 para 36 caracteres. A topologia de Hollis (2006) corrobora a obtida com Dixon *et al.* (1993) nos seguintes agrupamentos: ((*Chironius laevicollis*; *C. scurrulus*) *C. fuscus*), (*C. laurenti* (*C. vincenti*; *C. multiventris*)) e na posição basal de *C. quadricarinatus* (**Figura 10**).

Hollis (2006) testou o monofiletismo do gênero utilizando um grupo externo formado por gêneros de colubríneos sul americanos. Apesar de corroborar o monofiletismo, não foi possível em sua análise indicar o grupo irmão de *Chironius*.

### **1.3. Sistemática Filogenética**

A Sistemática Filogenética, também conhecida por cladística, é um método de classificação que agrupa os táxons hierarquicamente dentro de grupos e subgrupos definidos por características derivadas exclusivas (Kitching *et al.*, 1998).

Este método foi proposto por Willi Hennig (1965, 1966) com o objetivo de aplicar os conceitos darwinianos de organismos e descendentes, através de classificações que refletissem as relações de parentesco entre eles. Desta forma, Hennig criou não apenas um método para determinar a relação de parentesco, mas uma escola de classificação dos organismos (Kitching *et al.*, 1998, Matioli, 2001).

Os caracteres utilizados para determinar as relações de parentesco podem ser das mais variadas naturezas: morfológicos, fisiológicos, ecológicos, moleculares, etc. Qualquer semelhança compartilhada, passível de ser codificada, que tenha sido fruto de ancestralidade comum, pode ser usada (Kitching *et al.*, 1998).

Os caracteres morfológicos mais comumente utilizados na formulação das hipóteses filogenéticas em serpentes são: foliose, anatomia craniana e morfologia hemipeniana.

Os caracteres de folidose (escutelação) são muitas vezes tratados com ressalvas, uma vez que a grande maioria dos dados extraídos deste conjunto de dados são contínuos, e por muitas vezes com sobreposição evidente dos estados.

A análise da osteologia craniana tem sido usada tradicionalmente na sistemática de serpentes (Underwood, 1967; Marx e Rabb, 1972; Mc Dowell, 1986; e Cundall, 1981). Apesar da quantidade de trabalhos descritivos acerca da anatomia craniana das serpentes, poucos se focam na anatomia comparada deste complexo. (Bourgeois, 1968).

Os caracteres hemipenianos foram contestados por muito tempo, por não existir uma nomenclatura concisa e pela dificuldade de preparação dos órgãos. Cope (1893 e 1894) foi o pioneiro na utilização destes caracteres, quando reformulou a sistemática das serpentes dividindo e organizando as suas famílias e subfamílias. Dowling e Savage (1960) publicaram uma revisão da nomenclatura de serpentes da época, reformulando-a e propondo uma nova nomenclatura estruturada. Em 1988 Manzani e Abe descreveram um método de preparação dos hemipênis de animais fixados e preservados, ampliando a possibilidade de estudo deste complexo morfológico, uma vez que permitiu a utilização de animais de coleções. Pesantes (1994) e Myers e Cadle (1994) modificaram o método, facilitando a visualização das estruturas de ornamentação dos órgãos, terminando assim com uma das maiores críticas à utilização deste complexo morfológico para fins sistemáticos.

Zaher (1999) fez uma ampla revisão dos hemipênis dos colubrídeos, com foco principal na subfamília Xendontinae. Este trabalho ampliou muito o conhecimento sobre a morfologia hemipenia e esclareceu grande parte das relações dos gêneros da família Colubridae.

Por sua vez, os dados moleculares vêm sendo amplamente utilizados na discussão das relações filogenéticas dos diferentes táxons. Isto porque, o estudo das seqüências de nucleotídeos e aminoácidos oferece um grande número de dados comparáveis através de um amplo espectro taxonômico, permitindo-se comparações entre grupos muito distantes e completamente diferentes morfológicamente (como por exemplo, humanos com bactérias). Além disso, diferentes genes evoluem em diferentes taxas, permitindo o estudo das relações filogenéticas nos mais variados níveis de classificação (reinos, famílias, gêneros, espécies e populações) (Page e Holmes, 1998).

Pagel (1999) indicou que este tipo de abordagem vem crescendo exponencialmente desde 1981, sendo que a metade das publicações sobre o assunto ocorreu após 1996. Isto se deve em grande parte a facilidade de se obter seqüências dos mais variados organismos, graças ao desenvolvimento da técnica de PCR (Polymerase Chain Reaction) seguido do seqüenciamento automático.

A utilização de dados moleculares para discussão das relações filogenéticas entre as serpentes é algo cada vez mais recorrente e tem abrangido diferentes níveis de inclusão (Vidal & Hedges, 2002; Vidal & Hedges, 2002; Dowling *et al.* 1996; Lopez & Maxson, 1995, 1996; Saint *et al.* 1998; Dowling *et al.* 1983).

Com grande quantidade de dados disponíveis percebe-se uma tendência cada vez mais acentuada de empregar conjuntamente dados morfológicos e moleculares no intuito de formular hipóteses filogenéticas mais robustas. No entanto, a forma de analisar este amplo conjunto de dados não é consenso na literatura, havendo quatro propostas vigentes.

A primeira proposta, "Análise Simultânea" ou "Evidência Total", baseia-se na idéia de que as partições (isto é, conjuntos de dados independentes) disponíveis sejam combinadas em uma única matriz de dados que deve ser analisada em conjunto (Kluge, 1988; Kluge, 1999; Nixon & Carpenter, 1996; Eernisse & Kluge, 1993; Kluge & Wolf, 1993). Ao contrário da primeira, a segunda proposta, denominada "Congruência Taxonômica", utiliza o consenso para determinar correspondências topológicas entre árvores resultantes da análise independente de cada partição disponível (Hillis 1987; Miyamoto & Fitch, 1995; Hedges & Maxson, 1996). A terceira proposta irá combinar os dados em uma análise conjunta desde que não haja evidência de conflito significativo entre eles (de Queiroz, 1995; Bull *et al.*, 1993; Huelsenbeck *et al.*, 1996). Já a quarta proposta sugere combinar os grupos de dados, excluindo aqueles que, após teste estatístico, se mostrem indutores de erros na proposição da hipótese filogenética (Lecointre e Deleporte, 2005).

Desde a criação da cladística por Hennig uma série de adições foi feita, aperfeiçoando e modificando o método original, e ampliando a forma de analisar os diferentes caracteres (Matioli, 2001).

Hoje os métodos disponíveis para a reconstrução filogenética são muitos e entre os mais populares estão: Máxima Parcimônia (MP), Análise Bayesina e Máxima Verossimilhança (MV). Sendo que apenas os dois primeiros podem ser usados com caracteres morfológicos.

## 2. OBJETIVOS

Com o intuito de contribuir com a sistemática das serpentes Neotropicais, ampliando o conhecimento das relações filogenéticas dos colubríneos Sul Americanos, os objetivos deste trabalho são (1) reconstruir as relações filogenéticas entre as espécies do gênero *Chironius* utilizando caracteres morfológicos e moleculares; (2) testar o monofiletismo deste gênero; (3) discutir seu posicionamento entre os colubríneos sul americanos e finalmente, (4) fornecer subsídios para a discussão das relações filogenéticas entre os gêneros sul americanos da subfamília Colubrinae.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Escolha dos Táxons Terminais

##### 3.1.1. Grupo interno

A escolha dos táxons que compuseram o grupo interno foi baseada na disponibilidade de material. Todas as 14 espécies do gênero *Chironius* foram amostradas na análise morfológica. Quando possível, foi analisado mais de um exemplar por espécie com o objetivo de minimizar os possíveis erros na determinação dos caracteres devido à variação intra-específica.

Obtivemos amostras de tecido para 13 das 14 espécies do gênero *Chironius*; *C. vincenti*, espécie restrita a Ilha de São Vincenti, Antilhas não foi amostrada neste trabalho.

Além das espécies do gênero *Chironius*, também foram incluídas na análise espécies de outros gêneros da subfamília Colubrinae para fins de comparação com o grupo externo. O **Anexo I** trás a relação dos táxons analisados para os dados morfológicos e para os três genes que compõem os dados moleculares. A relação completa do material utilizado na análise morfológica encontra-se no **Anexo II**, e no **Anexo III** os espécimes utilizados na análise molecular.

O gênero *Coluber* foi utilizado para enraizar a filogenia. As seqüências da espécie *Coluber constrictor* para os três genes analisados foram obtidas no GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>), o número de acesso das seqüências encontra-se em **Anexo I**.

### 3.1.2. Grupo externo

A escolha dos táxons que irão compor o grupo externo, bem como o ponto de enraizamento do cladograma, é de fundamental importância na elaboração da hipótese filogenética, uma vez que a polarização dos estados dos caracteres depende exclusivamente do posicionamento da raiz na árvore (Nixon e Carpenter, 1993).

Nixon e Carpenter (1993) sugerem que o diagrama deve ser enraizado entre o grupo interno e externo, o que pressupõe o monofiletismo do grupo externo e sua estreita relação com o grupo interno, isto é, que este seja seu grupo-irmão. Desta forma, a escolha de um grupo externo adequado para o gênero *Chironius* não é tarefa muito simples, uma vez que as relações entre os gêneros da subfamília Colubrinae não estão totalmente estabelecidas, principalmente se tratando dos representantes sul-americanos.

A fim de indicar o grupo irmão de *Chironius*, o grupo externo foi formado por dois conjuntos de táxons: o primeiro denominado "grupo externo funcional", constituído por um conjunto de grupos menos inclusivos, mais próximos do grupo interno e contendo seu provável grupo-irmão; e o segundo, "grupo-raiz", utilizado para enraizar o conjunto constituído pelo grupo externo funcional e o grupo interno no diagrama não enraizado.

Ao grupo externo funcional foram incluídos 15 táxons, representantes dos colubríneos sul-americanos, buscando representar pelo menos uma espécie de cada gênero. O grupo raiz é constituído por um gênero colubríneo norte americano, *Coluber*. A seleção destes táxons foi baseada na disponibilidade de material.

## 3.2. Dados Morfológicos: Preparação e Análise

### 3.2.1. Preparação do material

Com objetivo de se obter caracteres morfológicos foi estudada nos espécimes analisados a folidose, a morfologia hemipeniana e a osteologia craniana.

Os caracteres de folidose utilizados foram obtidos pela análise das escamas da cabeça e corpo das serpentes, feitas de acordo com o sugerido por Vanzolini *et al.* (1980). Foi codificado o número de supralabiais, de pós-oculares, a condição da escama anal, dividida ou não, e a presença ou não de escamas quilhadas no dorso do corpo. Foram, também, contadas as escamas da região dorsal do corpo (próximo à cabeça, no meio do corpo e próximo à cloaca).

Os crânios dos colubríneos analisados neste trabalho foram preparados segundo duas técnicas: 1) preparação a seco por larvas de dermestídeos (Tiemeier, 1940); 2) diafanização (Song e Parenti, 1995). A escolha por uma ou outra técnica se deu devido ao tamanho do exemplar: crânios grandes e médios foram preparados a seco, enquanto os pequenos foram diafanizados.

A técnica de preparação a seco consiste na retirada da musculatura e dos tecidos moles do esqueleto por larvas de besouro, dermestídeos, as quais se alimentam destes tecidos.

Os espécimes sem pele são lavados em água corrente a fim de retirar o excesso do fixador (álcool e formol). Depois são colocados em uma caixa de contenção de madeira que abriga uma colônia de larvas de besouros do gênero *Dermestes*. Estas larvas se alimentam da carne dos esqueletos, os deixando limpos. Os crânios são posteriormente retirados do dermestário e levados para uma estufa com altas temperaturas (63 a 74° C) a fim de se eliminar todas as

larvas e evitar infestações externas à sala de dermestário. O resto de musculatura que por ventura ainda permanecer é retirado manualmente com o auxílio de um bisturi.

A segunda técnica de preparação dos crânios, a diafanização, consiste em corar os tecidos ósseos de vermelho através do corante Alizarina e os tecidos cartilagosos de azul pelo corante Azul de Alcian.

Os crânios sem pele são desidratados em álcool etílico absoluto (P.A.), e depois transferidos para uma solução de Azul de Alcian por um a dois dias (10mg de alcian blue 8GN, 80ml de etanol 95% e 20ml de ácido acético) a fim de corar as estruturas cartilaginosas.

Os exemplares são reidratados, passando-os por uma bateria sucessiva de etanol a 100% (P.A.), 75%, 50% e 25%, concluindo com um banho em água destilada.

Em seguida, com objetivo de digerir a musculatura, os espécimes são imersos em uma solução de pancreatina mais bórax saturado. Retirado desta solução, o material é lavado em água destilada e transferido para uma solução de KOH, 0,5% a fim de finalizar o clareamento dos tecidos conjuntivos.

Para corar os ossos, o material é transferido para uma solução de Alizarina e KOH a 0,5%. Em seguida, as cabeças são passadas para uma solução de KOH a 0,5% para retirar-se o excesso de do corante.

Finalmente, os exemplares seguem em uma bateria de glicerina a 25%, 50%, e 75%, sendo armazenados em glicerina a 100% com timol (para evitar fungos).

Os hemipênis foram preparados usando o método descrito por Pesantes (1994) e modificado por Myers e Cadle (1994) e Zaher (1999, ver também Zaher

e Prudente, 2003). Os órgãos estudados foram retirados de espécimes previamente fixados e preservados. Foi feita uma incisão superficial entre subcaudais; a pele foi rebatida e o músculo retrator do hemipênis (*retractor penis magnus*) exposto, sendo cortado na região mais proximal do hemipênis e em sua base, separando assim os hemipênis do corpo para um melhor manuseio.

Depois de retirado o órgão foi submerso em uma solução de KOH 2% durante 30 min a 1 hora, ou até tornar-se flexível e translúcido; depois lavado em água para se retirar o excesso do produto. Este, então, é evertido manualmente, com auxílio de uma pinça sem ponta. Uma vez evertido, o órgão é preenchido com vaselina colorida para permitir a melhor visualização das estruturas de ornamentação. Os furos que porventura surgiram foram obliterados com ciano acrilato (Super Bonder). A base foi amarrada com um barbante e foram mantidos em álcool 70% para sua conservação.

### 3.2.2. Levantamento dos caracteres e nomenclatura

Os caracteres morfológicos analisados se dividem em dois grupos, os levantados e codificados por mim, e os retirados da literatura (baseados em Hollis, 2006). Os caracteres obtidos por foram codificados, descritos e ilustrados. Os hemipênis foram fotografados e os caracteres osteológicos foram desenhados com auxílio de uma câmara clara (**Figuras 11 a 42**, a lista das abreviaturas utilizadas está no **Anexo IV**).

A nomenclatura utilizada para descrever os caracteres osteológicos segue Frazzeta (1959; 1966; 1999); Underwood (1967); Marx e Rabb (1972); Bogert (1947); Groombridge (1979); Cundall (1981); Rieppel (1976; 1977; 1978); Rieppel e Zaher (2001). Enquanto os caracteres hemipenianos foram descritos

segundo terminologia proposta por Dowling e Savage (1960), Zaher (1999) e Zaher and Prudente (2003).

Com o intuito de fornecer hipóteses de polaridade dos caracteres morfológicos baseadas em um contexto globalmente parcimonioso, foram levantados e codificados caracteres para todas as espécies dos grupos interno e externo funcional. Foram adicionados caracteres que não variam no grupo interno, mas que apresentam variação no grupo externo funcional, com o objetivo de se testar o monofiletismo do gênero *Chironius* e indicar alguma resolução nas relações entre as espécies sul-americanas da subfamília Colubrinae (Clarck e Curran, 1986; Nixon e Carpenter, 1993).

Os caracteres obtidos foram codificados em uma matriz de dados utilizando o programa Mesquite (Maddison e Maddison, 2003) (**Anexo VI**). Todos os caracteres foram analisados com o mesmo peso. Os caracteres multiestado foram utilizados não ordenados e não aditivados, uma vez que não exista evidência ontogenética que sustente uma ordenação prévia. Nos casos em que um determinado caráter não era conhecido ou era inaplicável para um determinado táxon, o estado foi codificado com uma interrogação.

A matriz morfológica foi analisada segundo os métodos da Máxima Parcimônia e da Inferência Bayesiana.

### **3.2.3. Análise de Parcimônia**

A análise de parcimônia foi realizada utilizando o programa TNT (Goloboff, et al. 2003). Os dados foram analisados através da busca xmult (pelo comando no TNT "xmult= consense 5") que gera múltiplas replicações usando de forma combinada os algoritmos novos de busca "setorial", "drifting", "ratchet" e

“fusing”, até que o consenso de árvores mais parcimoniosas se estabilize por cinco vezes.

A sustentação dos ramos do cladograma foi verificada através da análise de Bootstrap, com 1000 réplicas e pelo suporte de Bremer.

#### **3.2.4. Análise Bayesina**

A análise foi executada no programa MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck e Ronquist, 2001) utilizando o método Markov chain Monte Carlo (Mau e Newton, 1997; Mau et al. 1999). Foi utilizado o modelo Markov k (Mk) para dados morfológicos discretos (Lewis, 2001). Duas análises independentes foram realizadas, com 1000.000 réplicas cada e as árvores foram amostradas a cada 100 réplicas.

### **3.3. Dados Moleculares: Preparação e Análise**

#### **3.3.1. Extração do DNA e seqüenciamento**

Todas as amostras foram extraídas utilizando o Kit para Extração de DNA Wizard (Promega), de acordo com as recomendações do fabricante.

Três genes foram eleitos para amplificação e seqüenciamento: dois genes mitocondriais, os genes ribossomais 12S e 16S, e um gene nuclear, codificante de proteínas, o fator de maturação de oócitos *Mos* (*c-mos*).

Os oligonucleotídeos iniciadores (*primers*) utilizados para amplificar as seqüências dos três genes estão listados na **Tabela 1**.

**Tabela 1:** Descrição dos *primers* utilizados para amplificação dos três genes: 12S, 16S e c-mos.

<b>Gene</b>	<b>Primer</b>	<b>Sequências 5'-3'</b>	<b>Referência</b>
<b>12S</b>	<i>L12</i>	CGC CAA AYA ACT ACG AG	Vidal <i>et al.</i> , 2000
	<i>H1557</i>	GTA CAC TTA CCT TGT TAC GAC TT	Knight e Nindell, 1994
<b>16S</b>	<i>16Sar</i>	CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT	Palumbi <i>et al.</i> , 1991
	<i>16Sbr</i>	CTC CGG TCT GAA CTC AGA TCA CGT AGG	Palumbi <i>et al.</i> , 1991
<b>c-mos</b>	<i>S77</i>	CAT GGA CTG GGA TCA GTT ATG	Lawson et al, 2005
	<i>S78</i>	CCT TGG GTG TGA TTT TCT CAC CT	Lawson et al, 2005

Para os três genes foi utilizada a seguinte reação de PCR: 29,75µl de água, 5µl de tampão, 5µl de *primer Forward*, 5µl de *primer Reverse*, 2,5µl de MgCl<sub>2</sub>, 0,5µl de dNTP, 0,25µl de Taq polimerase e 2µl da fita molde de DNA; totalizando uma reação de 50µl.

As condições da PCR para o gene c-mos foram: 3 minutos de desnaturação inicial a 94°C; seguido por 35 ciclos de amplificação a 94°C por 45 segundos, 55°C por 30 segundos e 72°C por 1 minuto e 30 segundos; e finalmente pela extensão final a 72°C por 10 minutos.

Enquanto o ciclo usado para os genes 12S e 16S foi: 2 minutos de desnaturação inicial a 94°C; seguido por 40 ciclos de amplificação a 94°C por 45 segundos, 50°C por 45 segundos e 72°C por 1 minuto e 30 segundos; e finalmente pela extensão final a 72°C por 2 minutos.

A purificação dos resultados da PCR foi feita utilizando o kit de purificação de PCR *GeneClean II* (Promega) segundo as recomendações do fabricante.

Uma vez purificada, a concentração das amostras foi medida utilizando um marcador de concentração (*Low DNA Mass Ladder*) fornecido pela Invitrogen.

Estas amostras foram enviadas para o Centro de Estudos do Genoma Humano da USP para serem seqüenciadas. Sempre que possível, ambas as fitas de DNA 3' e 5' (*Forward* e *Reverse*) foram seqüenciadas para comparação posterior e correção dos possíveis erros de seqüenciamento. Os eletroesferogramas das seqüências foram analisados e editados no programa BioEdit (Hall, 2001).

### **3.3.2. Alinhamento, distâncias genéticas e análise das seqüências**

Seqüências de DNA oferecem um largo conjunto de caracteres e, assim, um alto número potenciais homologias para estudos filogenéticos. Diferentemente dos dados morfológicos, nos dados moleculares os caracteres são a posição dos nucleotídeos na seqüência (ou do aminoácido no caso de seqüências de proteínas), e os estados do caráter são os diferentes nucleotídeos. Seqüências que apresentam tamanhos diferentes sofreram inserções ou deleções, sendo necessário inserir um GAP para que se preserve a homologia posicional (Hillis, 1994).

O alinhamento de seqüências moleculares é em essência um processo pelo qual é possível reconhecer e descrever as homologias primárias entre os nucleotídeos. Ao se determinar as homologias potenciais, formulam-se hipóteses sobre como e quais processos evolutivos (duplicações, perda de partes, inserções e rearranjos em geral) foram necessários para que a partir do genoma ancestral se formassem os genomas atuais, e desta maneira entender as relações entre estes (Phillips *et al.* 2000; Felsenstein, 2004).

O alinhamento de regiões ribossomais é reconhecidamente problemático, uma vez que os genes não são transcritos, e assim, o acúmulo de inserções e deleções não é limitada por um padrão de codificação rígido. No entanto, estas modificações não são completamente livres, uma vez que o rRNA está

organizado em uma estrutura característica de "stems" (áreas conservadas) e "loops" (áreas hipervariáveis). A estrutura secundária do rRNA foi determinada para vários grupos de organismos e indicou que as regiões de "stems" são conservadas através dos mais diferentes táxons. Desta maneira, a utilização da estrutura secundária no alinhamento de seqüências ribossomais para "ancorar" as posições homólogas auxilia no alinhamento de seqüências ribossomais e reduz os problemas de alinhamento inerentes ao rRNA.

Por outro lado, o alinhamento de genes codificantes de proteínas, como o gene *c-mos*, pode ser muito mais objetivo, uma vez que se use como referência os códons, ainda mais quando tratamos de seqüências de aminoácidos de proteínas bem conservadas.

As seqüências dos genes 12S e 16S foram alinhadas utilizando programa Clustal W e depois conferidas no olho. As áreas hipervariáveis, referentes às áreas de "loop" foram retiradas da análise por seu alinhamento ser duvidoso.

As seqüências do gene *c-mos* foram alinhadas manualmente, utilizando o programa BioEdit (Hall, 2001). As seqüências foram traduzidas para verificar o quadro de leitura e a presença de códons de término em locais não esperados.

Distâncias "p" não corrigidas (Nei, 1987) foram calculadas entre os diferentes táxons da análise utilizando o programa Paup 4.0b10 (Swofford, 2002) para cada um dos genes analisados.

As matrizes dos três genes foram analisadas separadamente combinadas. Alguns dos táxons terminais, tanto do grupo interno quanto externo, não obtiveram bons resultados no processo de amplificação e sequenciamento dos seus genes. Os táxons que não foram amostrados em algum dos genes analisados foram completados na matriz molecular, composta dos três genes, com Ns (matriz molecular no **Anexo VII**).

As matrizes moleculares foram analisadas pelo método da Máxima Parcimônia e da Inferência Bayesina.

### **3.3.3. Análise de Parcimônia**

A análise de parcimônia foi realizada utilizando o programa TNT (Goloboff, *et al.* 2003). Realizou-se uma busca "xmult", pelos mesmos algoritmos utilizados na análise de parcimônia dos dados morfológicos. A sustentação dos ramos do cladograma obtido foi verificada através da análise de Bootstrap, com 1000 réplicas e pelo suporte de Bremer.

### **3.3.4. Análise Bayesiana**

O programa Modeltest 3.7 (Posada e Crandall, 1998) foi utilizado para determinar o modelo evolutivo mais simples e com maior verossimilhança para cada gene analisado. O modelo indicado pelo programa foi utilizado para estimar a proporção de sítios invariáveis e o parâmetro  $\alpha$  da distribuição gama.

A análise bayesiana foi executada no programa MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck e Ronquist, 2001) utilizando o método Markov chain Monte Carlo (Mau e Newton, 1997; Mau et al. 1999). Foram feitas 2.110.000 réplicas, das quais as primeiras 1000 foram descartadas no "burnin". Duas análises independentes foram realizadas e as probabilidades posteriores para cada nó foram determinadas utilizando o consenso de maioria.

### **3.4. Evidência Total**

#### **3.4.1. Análise de congruência entre as partições “Partition homogeneity Test”.**

A análise de congruência, ou teste de ILD (incongruence-length difference test) foi descrito por Farris et al. (1995). ILD representa a diferença entre o número de passos necessários em análises separadas e combinadas. O teste é feito segundo os seguintes passos: (1) calcula-se a soma dos comprimentos das árvores mais parcimoniosas das duas diferentes partições. (2) As partições são unidas em uma única matriz e randomicamente partilhadas em duas novas matrizes de tamanho igual às originais. (3) Calcula-se a soma dos comprimentos das árvores mais parcimoniosas de cada réplica para obter uma distribuição dos seus comprimentos. (4) Estima-se a probabilidade do ILD observado ser obtido aleatoriamente (Cunningham, 1997; Wiens, 2000). Neste trabalho surgiram dificuldades computacionais que impediram sua aplicação. De qualquer modo, as duas partições, morfológica e molecular, foram combinadas em uma única matriz e analisadas simultaneamente pelos métodos da máxima parcimônia e pela análise bayesiana.

#### **3.4.2. Análise de Parcimônia**

A análise de parcimônia foi realizada utilizando o programa TNT (Goloboff, *et al.* 2003), por uma busca “xmult”. A sustentação dos ramos do cladograma obtido foi verificada através da análise de Bootstrap, com 1000 réplicas e pelo suporte de Bremer.

### **3.4.3. Análise Bayesiana**

As partições foram analisadas segundo os modelos descritos nas análises separadas. A análise foi executada no programa MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck e Ronquist, 2001). Foram feitas 2.110.000 réplicas, das quais as primeiras 1000 foram descartadas no "burnin". Duas análises independentes foram realizadas para certificar os resultados.

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. Dados Morfológicos

#### 4.1.1. Apresentação e Descrição dos Caracteres Morfológicos

Foram codificados 75 caracteres morfológicos que foram codificados em uma matriz de dados utilizando o programa Mesquite (Maddison e Maddison, 2003) (**Anexo V**).

Os primeiros 41 caracteres foram levantados e codificados a partir da análise dos representantes dos grupos interno e externo. Foram levantados caracteres de foliose, caracteres hemipenianos e de osteologia craniana.

Com o intuito de testar a análise de Hollis (2006), foram incluídos na matriz 33 dos seus 36 caracteres contínuos. Os caracteres 22 e 35 foram modificados e recodificados nos caracteres 2 e 4 respectivamente. Hollis codificou seus caracteres seguindo os métodos de "gap-weighting" e "frequency-coding" propostos por Thiele (1993) e por Wiens (1995), respectivamente. A codificação de caracteres contínuos através dos métodos usualmente empregados apresenta problemas metodológicos ainda pouco explorados e não há até o presente momento um método de codificação de caracteres contínuos isento de críticas (Humphries, 2002). De fato, Farris (1990) demonstrou que, para o método de "Generalized Gap Coding" (Archie, 1985), qualquer mudança no tamanho amostral ou no uso do desvio padrão entre as médias resultava em codificações (padrões de quebras do contínuo) totalmente distintas. Humphries (2002) concluiu que a maioria dos estados derivados de caracteres contínuos são

simplesmente sem sentido, exceto através de uma justificativa estatística das diferenças. Entretanto, os caracteres da Hollis foram incluídos aqui no intuito de testar o sinal filogenético subjacente aos seus dados. Cabe salientar que não foi possível reproduzir os resultados publicados pela Hollis e que esta questão fica em aberto, à espera de testes mais rigorosos no que diz respeito ao sinal embutido em sua matriz eminentemente quantitativa.

A seguir estão listados os caracteres com seus respectivos estados. A numeração dos caracteres segue a apresentada na matriz, iniciando-se pelos levantados e codificados por mim (caracteres 1-42), seguidos pelos de Hollis (2006) (caracteres 43-75). Abaixo da apresentação do caráter encontra-se a listagem dos táxons de cada estado; os táxons polimórficos tiveram seu nome escrito em todos os estados em que aparecem. Os caracteres foram descritos quando necessário.

**1. Número de escamas supralabiais: 9 escamas supralabiais (0); 8 escamas supralabiais (1).**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Leptophis*; *Mastigodryas boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*.

(1) *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*

**2. Número de fileiras de escamas dorsais no meio do corpo igual ou menor do que 12: presente (0); ausente (1).**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*.

(1) *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

**3. Número de escamas dorsais do meio do corpo: 12 (0); 10 (1).**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. vincenti*.

(1) *Chironius fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. scurrulus*.

(?) *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

**4. Fileiras de escamas dorsais do meio do corpo: pares (0); ímpares (1).**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Spilotes*.

(1) *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

Dixon *et al.* (1993) sugerem que o gênero *Spilotes* é um possível grupo-irmão de *Chironius*, uma vez que ambos apresentam número par de fileiras de escamas dorsais, no entanto essa proposta não foi testada em seu trabalho. Hollis (2006) utilizou este caráter em sua análise (caráter 35), no entanto o codificou erroneamente, não considerando a presença de fileiras de escamas pares em *Spilotes*.

**5. Lobação: unilobado (0); semibilobado (1); bilobado (2). (Figs. 12, 25 e 33)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti* *Dendrophidion*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorhina*.

(1) *Drymarchon*; *Coluber*.

(2) *Oxybelis fulgidus*.

**6. Sulco espermático: terminando no ápice (0); abrindo-se em uma área nua em forma de V (1). (Fig. 32)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti* *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M.*

*boddaerti*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

(1) *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*.

**7. Área nua no ápice: ausente (0); presente, bem definida por uma borda capitular (1); presente, formada pela diminuição gradual dos cálices (2). (Figs. 16 e 25)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. scurrulus*; *Dendrophidion*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*.

(1) *Drymarchon*; *Coluber*.

(2) *Chironius foveatus*; *C. quadricarinatus*; *C. vincenti* *Drymobius*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*.

Foram observados dois padrões de área nua nos lobos das espécies analisadas. No primeiro, a região apical do lobo é delimitada por um rebaixamento das bordas da face assulcada e sulcada, que formam uma depressão nua alongada e bem definida (estado 1). Já no segundo padrão (estado 2) a área nua é formada pela diminuição gradual os cálices do lobo no sentido do ápice.

**8. Ornamentação do lobo: ornamentado apenas por cálices (0); ornamentado por cálices que são gradualmente substituídos por espinhos ou papilas (1). (Figs. 12 e 26)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Spilotes*; *Stenorrhina*.

(1) *Drymarchon*; *Simophis*; *Coluber*.

**9. Cálices distribuídos apenas nas faces laterais do lobo: ausente (0); presente (1). (Figs. 34 e 36)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

(1) *Pseustes sulphureus*; *Spilotes*.

Este caráter é observado em apenas duas espécies do grupo externo. As paredes laterais do hemipênis são ornamentadas por cálices papilados, largos e profundos na base do lobo, que diminuem de tamanho e profundidade distalmente e lateralmente; deixando as faces sulcada e assulcada do hemipenis nuas.

**10. Distribuição do tamanho dos espinhos no corpo do hemipênis: espinhos aumentam de tamanho para a base (0); espinhos maiores no centro do corpo (1); espinhos diminuem para a base (2); espinhos permanecem iguais (3). (Fig. 12, 26, 27 e 29)**

(0) *Drymoluber*; *Leptophis*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Coluber*.

(1) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *Drymobius*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Simophis*;

(2) *Dendrophidion*; *Stenorrhina*.

(3) *Drymarchon*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Spilotes*.

(?) *Chironius vincenti*

**11. Ganchos: presente (0); ausente (1). (Fig. 27)**

(0) *Dendrophidion*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*.

(1) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Mastigodryas bifossatus*; *Coluber*.

Ganchos são espinhos grandes, de tamanho evidentemente maior do que dos outros espinhos que ornamentam o corpo do hemipênis. Localizam-se na porção mais proximal do órgão, junto à base. Em geral, são encontrados apenas na face sulcada do órgão e, quando em dois, paralelos ao sulco espermático.

## **12. Lobo: curto (0); longo (1). (Fig. 12 e 13)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

(1) *Chironius carinatus*; *C. exoletus*; *C. monticola*; *C. quadricarinatus*; *Mastigodryas bifossatus*.

(?) *Chironius vincenti*

O lobo é dito longo quando apresenta o mesmo tamanho do corpo e base juntos, representando cerca de metade do comprimento total do órgão. Já o lobo curto é aquele que apresenta tamanho semelhante ao do corpo, representando um terço do comprimento total do hemipênis.

## **13. Ornamentação dos cálices do lobo: cálices ornamentados por pequenas papilas, finas e numerosas (0); cálices ornamentados por poucas papilas globosas (1), cálices ornamentados por poucas papilas pequenas e uniformes (2). (Fig. 12, 13 e 27)**

(0) *Chironius carinatus*; *C. exoletus*; *C. quadricarinatus*; *Mastigodryas*

*bifossatus*.

(1) *Chironius bicarinatus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*, *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. scurrulus*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas boddaerti*; *Simophis*.

(2) *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

(?) *Chironius vincenti*

O padrão dos cálices que ornamentam os lobos do grupo interno varia em três formas. Cálices ornamentados por pequenas papilas, finas e numerosas, com mais de 25 papilas por cálice (estado 0). Cálices ornamentados por poucas papilas, com no máximo 15 por cálice, as quais podem ser de dois tipos, globosas ou pequenas e uniformes.

**14. Projeção anterior no pré-maxilar: presente (0); ausente (1). (Fig. 28)**

(0) *Simophis*; *Stenorrhina*.

(1) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Spilotes*; *Coluber*.

A margem anterior do pré-maxilar apresenta uma projeção distal, em

forma de pá, que aumenta a superfície total do osso pré-maxilar. Presente apenas em dois táxons do grupo externo, este caráter é provavelmente uma adaptação ao hábito fossorial, discutido em mais detalhes por Bogert (1947).

**15. Processo transverso do pré-maxilar: reduzido e pouco diferenciado do corpo do pré-maxilar (0); desenvolvido e projetando-se lateralmente (1). (Fig. 28)**

(0) *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Stenorrhina*.

(1) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Simophis*; *Spilotes*; *Coluber*.

O processo transverso do pré-maxilar é dito reduzido se a distância entre seus dois extremos for menor que a distância entre a parte mais anterior do pré-maxilar e o final do processo vomeriano, conferindo ao osso um aspecto arredondado. Nos táxons que não apresentam este caráter o pré-maxilar tem uma forma triangular.

**16. Expansão lateral do processo vomeriano do pré-maxilar: ausente (0); presente (1). (Fig. 29)**

(0) *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

(1) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Leptophis*.

**17. Crista medial no processo vomeriano do pré-maxilar: ausente (0); presente (1). (Fig. 29)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Leptophis*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

(1) *Drymobius*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Simophis*.

Algumas espécies do grupo externo apresentam uma crista medial que se estende desde o processo vomeriano até as fenestras pré-maxilares, dividindo o pré-maxilar em dois. A cada lado desta crista encontramos uma depressão longitudinal. Este caráter está representado aqui pelo estado 1.

**18. Curvatura do processo nasal do pré-maxilar: reto (0); côncavo (1). (Fig. 30)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. laevicollis*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*;

*Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

(1) *Chironius grandisquamis*; *C. laurenti*.

Duas espécies do grupo interno apresentam uma curvatura acentuada no processo nasal do pré-maxilar, o que confere a este processo um aspecto côncavo (estado 1). Já nas outras espécies analisadas o processo nasal apresenta uma curvatura muito pequena, ou é completamente reto (estado 0).

**19. Projeção posterior no processo transversal do pré-maxilar: presente, distante do processo vômeriano (0); presente, conectando-se a expansão lateral do processo vômeriano (1); ausente (2). (Fig. 31)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. quadricarinatus*.

(1) *Chironius laurenti*; *C. monticola*; *C. vincenti*.

(2) *Chironius fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. multiventris*; *C. scurrulus*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

**20. Corpo do pré-maxilar e processo vômeriano relativamente menores que o processo transversal do pré-maxilar: ausente (0); presente(1). (Fig. 29)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C.*

*fuscus; C. grandisquamis; C. laevicollis; C. laurenti; C. monticola; C. multiventris; C. quadricarinatus; C. scurrulus; C. vincenti; Drymarchon; Leptophis; Mastigodryas boddaerti; O. fulgidus; Pseustes; Rhinobothryum; Simophis; Spilotes; Stenorrhina.*

(1) *Dendrophidion; Drymobius; Drymoluber; Mastigodryas bifossatus; Oxybelis aeneus; Pseustes poecilonotus; P. sulphureus; Rhinobothryum; Coluber.*

Em algumas espécies do grupo externo a margem anterior do processo transversal do pré-maxilar apresenta tamanho evidentemente maior que o posterior, característica representada aqui pelo estado 1 deste caráter.

## **21. Processo pré-maxilar do vômer: curto (0); alongado (1). (Fig. 32)**

(0) *Drymobius; Drymoluber; Mastigodryas bifossatus; Rhinobothryum; Simophis; Stenorrhina.*

(1) *Chironius bicarinatus; C. carinatus; C. exoletus; C. flavolineatus; C. fuscus; C. grandisquamis; C. laevicollis; C. laurenti; C. monticola; C. multiventris; C. quadricarinatus; C. scurrulus; C. vincenti; Dendrophidion; Drymarchon; Leptophis; Mastigodryas boddaerti; Oxybelis aeneus; O. fulgidus; Pseustes poecilonotus; P. sulphureus; Spilotes; Coluber.*

## **22. Crista posterior à cápsula vomeronasal no vômer: bem definida e formando uma ponte entre a cápsula nasal e a lâmina vertical posterior do vômer (0); pouco desenvolvida e formando apenas um pequeno processo na cápsula nasal (1); ausente (2). (Fig. 32)**

(0) *Drymobius; Drymoluber; Mastigodryas bifossatus; M. boddaerti;*

*Oxybelis aeneus; O. fulgidus; Pseustes poecilonotus; P. sulphureus; Rhinobothryum; Simophis; Spilotes, Coluber.*

(1) *Chironius bicarinatus; C. exoletus; C. flavolineatus; C. fuscus; C. laevicollis; C. multiventris.*

(2) *C. carinatus; C. grandisquamis; C. foveatus; C. laurenti; C. monticola; C. quadricarinatus; C. scurrulus; Dendrophidion; Drymarchon; Leptophis; Stenorrhina.*

(?) *Chironius vincenti*

Posterior à cápsula vomeronasal, delimitando as fenestras do nervo vomeronasal, alguns dos táxons analisados apresentam uma pequena projeção. Esta projeção foi observada em duas formas: a primeira, presente apenas em representantes do grupo externo, a projeção estende-se posteriormente a partir cápsula vomeronasal e conecta-se a lâmina vertical posterior do vômer, formando uma crista bem definida (estado 0). Já a segunda, apenas de um pequeno processo partindo da região posterior da cápsula vomeronasal, seguindo ventral a região das fenestras do nervo vomeronasal, livre da lâmina vertical posterior do vômer (estado 1), esta característica está presente em algumas espécies do gênero *Chironius*.

**23. Sulco interno à cápsula nasal no septomaxilar: ausente (0); presente (1). (Fig. 33)**

(0) *Chironius carinatus; C. fuscus; C. grandisquamis; Dendrophidion; Drymoluber; Mastigodryas bifossatus; M. boddaerti; Oxybelis aeneus; O. fulgidus; Pseustes sulphureus; Simophis Stenorrhina; Coluber.*

(1) *Chironius bicarinatus; C. exoletus; C. flavolineatus; C. foveatus; C.*

*laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Leptophis*; *Pseustes poecilonotus*; *Rhinobothryum*; *Spilotes*.

(?) *Chironius vincenti*

*Chironius laurenti* é o único a ter o sulco fechado, formando um forame. Considerado como homólogo ao estado 1.

**24. Depressão na porção anterior do septomaxilar: ausente (0); presente (1). (Fig. 34)**

(0) *Chironius carinatus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. scurrulus*; *Leptophis*;

(1) *C. bicarinatus*; *C. exoletus*; *C. foveatus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. quadricarinatus*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorhina*; *Coluber*.

(?) *Chironius vincenti*

O vômer se conecta ao septomaxilar ventralmente, formando a cápsula nasal nas serpentes. A porção anterior do septomaxilar em algumas das espécies analisadas apresenta uma pequena depressão onde o processo pré-maxilar do vômer se encaixa.

**25. Expansão ventral da parede do septomaxilar: ausente (0); presente (1). (Fig. 34)**

(0) *C. bicarinatus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. laevicollis*; *C. monticola*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum Simophis*; *Spilotes*.

(1) *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. foveatus*; *C. grandisquamis*; *C. laurenti*; *C. multiventris*; *Drymobius*; *Drymoluber* *Leptophis*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

(?) *Chironius vincenti*

**26. Crista posterior à cápsula vomeronasal no septomaxilar: conectada a porção posterior do setopmaxilar (0); não conectada (1). (Fig. 34)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *Chironius carinatus*; *Chironius exoletus*; *Chironius flavolineatus*; *Chironius fuscus*; *Chironius grandisquamis*; *Chironius laevicollis*; *Chironius laurenti*; *Chironius monticola*; *Chironius multiventris*; *Chironius quadricarinatus*; *Chironius scurrulus*; *Chironius vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Leptophis*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

(1) *Drymobius*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*.

**27. Margem anterior da lâmina horizontal dos nasais direcionadas anteriormente: ausente (0); presente (1). (Fig. 42)**

(0) *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*;

*Rhinobothryum; Simophis; Spilotes; Stenorrhina; Coluber*

(1) *Chironius bicarinatus; C. carinatus; C. exoletus; C. flavolineatus; C. foveatus; C. fuscus; C. grandisquamis; C. laevicollis; C. laurenti; C. monticola; C. multiventris; C. quadricarinatus; C. scurrulus; C. vincenti; Dendrophidion, Leptophis.*

## **28. Região posterior do pterigóide: afilada (0); não afilada (1). (Fig. 35)**

(0) *Drymarchon; Drymobius; Oxybelis aeneus; O. fulgidus; Pseustes poecilonotus; P. sulphureus; Simophis; Spilotes; Stenorrhina; Coluber.*

(1) *Chironius bicarinatus; C. carinatus; C. exoletus; C. flavolineatus; C. fuscus; C. grandisquamis; C. laevicollis; C. laurenti; C. monticola; Drymoluber; C. multiventris; C. quadricarinatus; C. scurrulus; C. vincenti; Dendrophidion; Leptophis; Mastigodryas bifossatus; M. boddaerti; Rhinobothryum.*

A face lateral do pterigóide, após a ligação ectopterigóide-pterigóide, margeada pela crista dorsal, afina-se gradualmente em sentido proximal, terminando antes da porção final do osso, conferindo ao pterigóide uma aparência afilada (0). A porção final do osso pterigóide não se afila (1).

## **29. Crista medial no pterigóide: ausente (0); presente (1). (Fig. 35)**

(0) *Rhinobothryum; Stenorrhina; Coluber.*

(1) *Chironius bicarinatus; C. carinatus; C. exoletus; C. flavolineatus; C. fuscus; C. grandisquamis; C. laevicollis; C. laurenti; C. monticola; C. multiventris; C. quadricarinatus; C. scurrulus; C. vincenti; Dendrophidion; Drymarchon; Drymobius; Drymoluber; Leptophis; Mastigodryas bifossatus; M.*

*boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Simophis*; *Spilotes*.

**30. Ectopterigóide faz um ângulo para se ligar ao pterigóide: presente (0); ausente (1). (Fig. 35)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymobius*.

(1) *Drymarchon*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

O ectopterigóide conecta-se ao pterigóide pela sua porção posterior, que dorsalmente se sobrepõem ao pterigóide ligando-se ao processo ectopterigóide do pterigóide. No estado 0 deste caráter o ectopterigóide forma um ângulo na margem medial, fazendo com que a metade posterior do osso faça parte da conexão ectopterigóide-pterigóide. Já no estado 1 apenas os dois terços posteriores participam da conexão ectopterigóide-pterigóide.

**31. Maxilar: alongado, com a porção anterior curvando-se em direção ao pré-maxilar; cruzando a linha imaginária que se estende do ápice do palatino (0); curto, com a porção anterior não cruzando a linha imaginária que se estende do ápice do palatino (1). (Fig. 35)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C.*

*fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*.

(1) *Drymarchon*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

O maxilar é dito alongado quando é aproximadamente duas vezes maior que a região anterior do palatino, com a sua porção anterior curvando-se em direção ao pré-maxilar; cruzando a linha imaginária que se estende do ápice do palatino. Este estado é encontrado em todas as espécies do grupo interno e em alguns táxons do grupo externo.

**32. Processo maxilar do palatino: afilado (0); expandido antero-posteriormente (1). (Fig. 36)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymobius*; *Leptophis*; *Rhinobothryum*.

(1) *Drymarchon*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

**33. Angular delimitando a cavidade de Meckel: ausente (0); presente (1). (Fig. 37)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. quadricarinatus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Mastigodryas boddaerti*; *Pseustes poecilonotus*.

(1) *Chironius carinatus*; *C. exoletus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. scurrulus*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

A cavidade de Meckel na maioria das espécies analisadas tem sua porção posterior delimitada por três ossos: o dentário dorsalmente, o esplenial posteriormente e o angular ventralmente (estado 1). No entanto, em algumas espécies a região posterior do angular curva-se dorsalmente conectando-se ao dentário, excluindo, assim, o osso esplenial da margem posterior da cavidade de Meckel (estado 0).

**34. Posição do forame suprangular: proximal (0); distal (1). (Fig. 38)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Leptophis*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

(1) *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*.

O forame surangular encontra-se na face lateral do osso composto. A maioria das espécies analisadas apresenta o estado 0, onde o forame encontra-se entre o início da porção dentada do osso dentário e a margem anterior da fossa mandibular. Já nas espécies que apresentam o estado 1, o forame surangular está alinhado a margem anterior da fossa mandibular, assim, relativamente mais proximal que no estado 0.

### **35. Forame Milohyoide posterior: presente (0); ausente (1). (Fig. 37)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Leptophis*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Simophis*; *Coluber*.

(1) *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Spilotes*; *Stenorrhina*.

### **36. Extensão medial do pré-frontal: presente (0); ausente ou reduzido (1). (Fig. 39)**

(0) *Chironius carinatus*; *C. exoletus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*;

(1) *Chironius bicarinatus*; *Chironius flavolineatus*. *Coluber*.

Em vista dorsal a parede medial do pré-frontal apresenta um pequeno processo direcionado antero-medialmente, a extensão medial. Este processo foi descrito por Frazzetta (1966) para os *Phythons* como uma extensão pontuda com forma de asa. Apenas duas espécies do grupo interno não apresentam este pequeno processo, conferindo a parede medial do pré-frontal uma forma arredondada (estado 1).

**37. Ápice do pré-frontal: na metade ventral da lâmina (0); na metade dorsal da lâmina (1). (Fig. 40)**

(0) *Chironius fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. multiventris*; *Coluber*.

(1) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*. *Spilotes*; *Stenorhina*.

A lâmina lateral do pré-frontal apresenta uma expansão chamada de ápice do pré-frontal (Frazzetta, 1966). Este ápice pode ser encontrado em duas posições entre os táxons estudados: na metade ventral da lâmina lateral dando ao osso uma forma levemente afilada na região dorsal, o estado 1 do caráter, ou na metade dorsal da lâmina lateral, o que confere ao osso um afilamento ventral (estado 0).

**38. Projeção na margem anterior do forame lacrimal: presente (0); ausente (1). (Fig. 40)**

(0) *Drymobius*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*.

(1) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Leptophis*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

**39. Tamanho da fenestra óptica: grande (0); média (1), pequena (2). (Fig. 41)**

(0) *Dendrophidion*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*.

(1) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Drymobius*; *Leptophis*; *M. boddaerti*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Spilotes*.

(2) *Drymarchon*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

**40. Crista pré-orbital do frontal estende-se anteriormente em direção ao nasal: ausente (0); presente (1). (Fig. 42)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Simophis*; *Spilotes*.

(1) *Drymarchon*; *Drymobius*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

**41. Posição do supratemporal em relação à sutura entre o parietal e o prootico: extremidade anterior do supratemporal ultrapassa a sutura (0); extremidade anterior do supratemporal fica em cima da sutura ou fica posterior à sutura (1). (Fig. 41)**

(0) *Chironius carinatus*; *C. exoletus*; *C. foveatus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *Drymarchon*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Coluber*.

(1) *Chironius bicarinatus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymobius*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*.

**42. Porção posterior do supratemporal: reta (0); curvada medialmente (1). (Fig. 42)**

(0) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. vincenti*; *Drymarchon*; *Mastigodryas boddaerti*; *Simophis*; *Stenorrhina*; *Coluber*.

(1) *Chironius monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *Dendrophidion*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *Oxybelis aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Spilotes*.

**43. Comprimento máximo entre o focinho e a cloaca: 542 mm (0) a 1813 mm (9).**

- (0) *Chironius flavolineatus*; *Dendrophidion*;
- (1) *Chironius quadricarinatus*; *C. vincenti*; *Drymobius*; *Drymoluber*;
- (2) *Coluber*; *Mastigodryas boddaerti*; *P. poecilonotus*;
- (3) *Chironius exoletus*; *C. fuscus*; *C. monticola*; *Mastigodryas bifossatus*;
- (4) *Chironius bicarinatus*; *C. fuscus*; *C. multiventris*; *P. sulphureus*;
- (5) *Chironius carinatus*; *Spilotes*;
- (6) *Chironius carinatus*; *Drymarchon*;
- (7) *Chironius laurenti*; *C. multiventris*; *C. foveatus*; *C. scurrulus*;
- (8) *Chironius laevicollis*; *C. multiventris*;
- (9) *Chironius grandisquamis*;
- (?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*;

*Stenorrhina*

**44. Comprimento da cauda em relação ao comprimento total do corpo (dados em porcentagem): 16,2% (0) a 42,5% (9).**

- (0) *Drymarchon*;
- (3) *Drymobius*; *P. sulphureus*; *Spilotes*; *Coluber*
- (4) *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *P. poecilonotus*;
- (6) *Chironius carinatus*; *C. fuscus*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*;
- C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *Drymobius*;
- (7) *Chironius bicarinatus*; *C. exoletus*; *C. grandisquamis*; *C. foveatus*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*;
- (8) *Chironius flavolineatus*; *C. multiventris*; *C. vincenti*;

(9) *Dendrophidion*

(?) *Leptophis*; *Mastigodryas boddaerti*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*;  
*Rhinobothryum*; *Simophis*; *Stenorrhina*

**45. Número médio de escamas ventrais: 144,5 (0) a 213 (9).**

(0) *Chironius exoletus*; *C. fuscus*; *C. monticola*; *C. quadricarinatus*;  
*Drymobius*;

(1) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C.*  
*laevicollis*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *Dendrophidion*; *Drymobius*;

(2) *Chironius grandisquamis*;

(3) *Chironius laurenti*; *C. foveatus*; *C. multiventris*; *C. vincenti*;  
*Drymoluber*;

(4) *Coluber*.

(5) *Chironius multiventris*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*;

(6) *Chironius multiventris*; *Pseustes poecilonotus*;

(7) *Drymarchon*;

(9) *P. sulphureus*; *Spilotes*;

(?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*;  
*Stenorrhina*

**46. Número médio de escamas subcaudais: 64,7 (0) a 187,4 (9).**

(0) *Chironius exoletus*; *Drymarchon*;

(1) *Chironius laevicollis*;

(2) *Chironius scurrulus*;

(3) *Chironius carinatus*; *C. grandisquamis*; *Coluber*.

(4) *Chironius carinatus*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*;

- (5) *Chironius fuscus*; *C. monticola*; *Drymobius*; *Spilotes*;
- (6) *Chironius bicarinatus*; *C. laurenti*; *C. foveatus*; *C. quadricarinatus*;  
*Drymobius*; *P. poecilonotus*.
- (7) *Chironius multiventris*; *C. quadricarinatus*;
- (8) *Chironius flavolineatus*; *C. multiventris*; *Pseustes sulphureus*;
- (9) *Chironius vincenti*;
- (?) *Dendrophidion*; *Leptophis*; *Mastigodryas Boddaerti*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Stenorrhina*

**47. Escama anal: única (0); dividida (9).**

- (0) *Chironius fuscus*; *C. laevicollis*; *C. monticola*; *C. scurrulus*;  
*Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymoluber*; *Pseustes sulphureus*; *Spilotes*;
- (4) *Chironius carinatus*;
- (5) *Drymobius*; *P. poecilonotus*;
- (8) *Chironius exoletus*; *Chironius carinatus*
- (9) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. grandisquamis*; *C. laurenti*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. vincenti*;  
*Dendrophidion*; *Drymobius*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Coluber*;
- (?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*;  
*Stenorrhina*

**48. Número médio de fileiras de escamas quilhadas no meio do corpo: nenhuma fileira (0) a 19 fileiras (9).**

- (0) *Coluber*; *Chironius flavolineatus*; *C. laevicollis*; *C. scurrulus*;  
*Drymarchon*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*

(1) *Chironius bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. foveatus*; *C. fuscus*; *C. multiventris*

(2) *P. poecilonotus*

(3) *Chironius grandisquamis*; *Chironius laurenti*; *Chironius monticola*; *Chironius quadricarinatus*

(4) *Chironius vincenti*; *Chironius quadricarinatus*

(6) *Spilotes*

(7) *Dendrophidion*

(8) *Drymobius*

(9) *P. sulphureus*

(?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Stenorrhina*.

**49. Fossetas apicais: presentes ou não, restritas a região do pescoço (0); presentes no dorso (9).**

(0) *Coluber*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *P. poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Spilotes*; *Chironius multiventris*; *Drymobius*

(1) *Chironius foveatus*; *C. laurenti*; *C. multiventris*

(3) *Chironius vincenti*; *Chironius multiventris*

(5) *C. exoletus*

(6) *Dendrophidion*

(7) *C. bicarinatus*

(8) *C. flavolineatus*; *C. grandisquamis*

(9) *C. carinatus*; *C. fuscus*; *C. laevicollis*; *C. monticola*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *Drymarchon*; *Dendrophidion*; *Drymobius*

(?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*;  
*Stenorrhina*

**50. Número médio de escamas supralabiais: 6,50 (0) a 9,50 (9).**

(0) *Spilotes*

(3) *Coluber*

(5) *C. bicarinatus*; *Drymarchon*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *P. poecilonotus*; *P. sulphureus*; *C. quadricarinatus*; *C. carinatus*

(6) *Mastigodryas boddaerti*; *C. quadricarinatus*; *C. carinatus*

(7) *C. laevicollis*; *C. fuscus*

(8) *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. grandisquamis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymobius*; *C. fuscus*; *C. carinatus*

(?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*;  
*Stenorrhina*

**51. Condição modal das escamas supralabiais em contato com a órbita:**

**3+4 (0); 3+4+5 (1); 4+5 (2); 4+5+6 (3); 5+6 (4).**

(0) *Coluber*; *Spilotes*

(2) *C. quadricarinatus*; *Drymarchon*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *P. sulphureus*; *C. carinatus*

(3) *C. bicarinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. multiventris*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymobius*; *P. poecilonotus*

(4) *C. monticola*; *C. carinatus*

(?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*;  
*Stenorrhina*

**52. Número médio de escamas infralabiais: 8,50 (0) a 12,50 (9).**

(0) *Drymarchon*; *Drymoluber*; *Spilotes*; *Dendrophidion*

(1) *Coluber*

(3) *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *C. fuscus*; *C. quadricarinatus*;

*Dendrophidion*

(4) *C. bicarinatus*; *C. flavolineatus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. fuscus*; *C. carinatus*

(5) *C. exoletus*; *C. foveatus*; *C. laurenti*; *C. vincenti*; *Drymobius*; *C. quadricarinatus*; *C. carinatus*

(6) *C. scurrulus*; *P. sulphureus*

(9) *P. poecilonotus*

(?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*;  
*Stenorrhina*

**53. Número médio de escamas infralabiais em contato com as geniais: 5,00 (0) a 7,50 (9).**

(0) *Coluber*; *Drymarchon*; *Spilotes*

(2) *Mastigodryas bifossatus*; *Dendrophidion*

(3) *C. laevicollis*; *C. multiventris*

(4) *C. bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. fuscus*;  
*C. grandisquamis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. scurrulus*; *Drymobius*;  
*Drymoluber*; *Dendrophidion*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*

(5) *C. exoletus*; *C. quadricarinatus*

(6) *C. vincenti*; *Mastigodryas boddaerti*

(8) *P. sulphureus*

(9) *P. Poecilonotus*

(?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*;

*Stenorrhina*

**54. Número médio de escamas pré-oculares: 1,00 (0) a 3,00 (1).**

(0) *C. bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. Boddaerti*; *P. Poecilonotus*; *P. Sulphureus*; *Spilotes*

(7) *Coluber*

(?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*;

*Stenorrhina*

**55. Número médio de escamas pós-oculares: 1,87 (0) a 3,00 (9)**

(0) *C. laevicollis*; *C. fuscus*

(1) *Coluber*; *C. bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. foveatus*; *C. grandisquamis*; *C. monticola*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. Boddaerti*; *P. Poecilonotus*; *Spilotes*; *C. multiventris*; *C. fuscus*

(2) *C. flavolineatus*; *C. laurenti*; *C. multiventris*

(5) *C. vincenti*

(6) *C. multiventris*

(9) *P. Sulphureus*

(?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*;  
*Stenorrhina*

**56. Condição modal das escamas temporais: 1+1 (0); 1+2 (1); 1+1+1 (3); 1+1+2 (3).**

(0) *C. bicarinatus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. laevicollis*; *C. scurrulus*

(1) *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. foveatus*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. vincenti*

(3) *C. grandisquamis*

(?) *Coluber*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*;  
*Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *P. poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*

**57. Número médio de escamas loreais: 0,996 (0) a 2,333 (9).**

(0) *Coluber*; *C. bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. Boddaerti*; *P. Poecilonotus*; *P. Sulphureus*; *Spilotes*.

(?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*;  
*Stenorrhina*

**58. Número médio de escamas pós-cefálicas: 5,93 (0) a 12,33 (9).**

(0) *C. laevicollis*; *C. fuscus*

(1) *C. flavolineatus*; *C. scurrulus*; *P. sulphureus*; *C. fuscus*

(2) *C. carinatus*; *C. grandisquamis*; *Drymarchon*; *Spilotes*; *C. multiventris*

(3) *C. bicarinatus*; *C. exoletus*; *C. laurenti*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *Drymobius*

(4) *C. foveatus*; *C. vincenti*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *Drymobius*; *Dendrophidion*.

(5) *Coluber*; *C. monticola*; *Drymoluber*; *P. poecilonotus*

(6) *Mastigodryas bifossatus*; *Dendrophidion*

(?) *Leptophis*; *Mastigodryas boddaerti*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Stenorrhina*

**59. Número médio de dentes maxilares: 17,0 (0) a 44,2 (9).**

(0) *Coluber*; *Drymarchon*

(1) *Spilotes*

(2) *Drymoluber*

(4) *C. exoletus*; *Mastigodryas boddaerti*

(5) *C. quadricarinatus*; *Drymobius*

(6) *C. bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*

(7) *C. multiventris*; *C. scurrulus*

(8) *C. grandisquamis*; *C. vincenti*

(9) *C. fuscus*; *Dendrophidion*

(?) *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *P. poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Stenorrhina*

**60. Número médio de dentes do dentário: 28,2 (0) a 44,3 (9).**

(0) *Coluber*

(3) *C. exoletus*

- (4) *C. quadricarinatus*
- (5) *C. flavolineatus*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. carinatus*
- (6) *C. bicarinatus*; *C. multiventris*; *C. carinatus*
- (7) *C. laevicollis*; *C. scurrulus*
- (8) *C. grandisquamis*; *C. vincenti*; *C. fuscus*
- (9) *C. fuscus*
- (?) *C. foveatus*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *P. poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*

**61. Média da razão entre o diâmetro do olho e o comprimento do focinho: 0,53 (0) a 1,038 (9).**

- (0) *Drymarchon*
- (1) *Mastigodryas bifossatus*
- (2) *Coluber*; *C. laurenti*; *P. sulphureus*
- (3) *C. laevicollis*; *C. quadricarinatus*; *Drymoluber*; *Spilotes*
- (4) *C. bicarinatus*; *C. grandisquamis*; *C. monticola*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Mastigodryas Boddaerti*; *C. carinatus*; *Drymobius*
- (5) *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *P. poecilonotus*; *C. carinatus*
- (6) *C. foveatus*; *Drymobius*; *C. fuscus*
- (7) *C. fuscus*; *C. multiventris*
- (8) *C. multiventris*; *Dendrophidion*
- (9) *Dendrophidion*
- (?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Stenorrhina*

**62. Número médio de escamas subcaudais no ponto no qual ocorre a redução de 6 pra 4 escamas por fileira: 6,0 (0) a 28,5 (9).**

- (0) *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. multiventris*
- (1) *C. fuscus*; *C. grandisquamis*
- (2) *C. monticola*; *C. carinatus*, *C. quadricarinatus*
- (4) *C. bicarinatus*; *C. scurrulus*; *C. carinatus*
- (5) *C. carinatus*
- (6) *C. exoletus*; *C. quadricarinatus*
- (7) *C. laevicollis*
- (8)
- (9) *C. laurenti*
- (?) *Coluber*; *C. vincenti*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *P. poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorhina*

**63. Número de fileiras de escamas dorsais no pescoço: 10 fileiras (0) a 23 fileiras (9).**

- (0) *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. scurrulus*
- (1) *C. bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. vincenti*
- (3) *Spilotes*; *Dendrophidion*
- (5) *Coluber*; *Drymobius*; *Mastigodryas bifossatus*; *Dendrophidion*
- (6) *Drymarchon*; *Mastigodryas boddaerti*
- (8) *Pseustes poecilonotus*
- (9) *Pseustes sulphureus*

(?) *Drymoluber*; *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*;  
*Simophis*; *Stenorrhina*

**64. Número de fileiras de escamas dorsais anteriores a cloaca: 8 fileiras (0) a 17 fileiras (9).**

(0) *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*

(2) *Chironius bicarinatus*

(5) *Pseustes sulphureus*

(6) *Drymarchon*

(7) *Coluber*; *Dendrophidion*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*

(9) *Mastigodryas boddaerti*

(?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Pseustes poecilonotus*;  
*Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*

**65. Razão entre o máximo comprimento focinho-cloaca dos machos e o máximo comprimento focinho-cloaca das fêmeas: 0,874 (0) a 1,362 (9).**

(0) *C. flavolineatus*

(1) *C. quadricarinatus*

(2) *C. exoletus*; *C. carinatus*; *C. multiventris*

(3) *C. vincenti*

(4) *C. scurrulus*; *C. carinatus*

(5) *C. fuscus*

(6) *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. carinatus*

- (7) *C. bicarinatus*; *C. laevicollis*; *C. multiventris*
- (8) *C. foveatus*; *C. multiventris*
- (9) *C. grandisquamis*
- (?) *Coluber*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *P. poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*

**66. A razão entre a porcentagem caudal dos machos e a porcentagem caudal das fêmeas: 0,935 (0) a 1,049 (9).**

- (0) *C. fuscus*
- (1) *C. multiventris*
- (2) *C. grandisquamis*; *C. laurenti*; *C. multiventris*
- (3) *C. vincenti*; *C. multiventris*; *C. fuscus*
- (4) *C. foveatus*; *C. laevicollis*
- (5) *C. flavolineatus*
- (6) *C. bicarinatus*; *C. carinatus*
- (7) *C. exoletus*; *C. scurrulus*
- (8) *C. quadricarinatus*; *C. carinatus*
- (9) *Coluber*; *C. monticola*
- (?) *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *P. poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Spilotes*; *Stenorrhina*

**67. Número médio de escamas subcaudais em que o hemipênis evertido se estende: 4,0 (0) a 12,0 (9).**

- (0) *Drymoluber*

- (1) *C. foveatus*; *C. vincenti*; *C. multiventris*
- (2) *Coluber*; *Dendrophidion*; *C. multiventris*
- (3) *C. fuscus*; *C. laurenti*; *Spilotes*
- (4) *C. laevicollis*
- (5) *C. bicarinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. grandisquamis*; *C. scurrulus*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *C. carinatus*
- (6) *C. monticola*; *C. quadricarinatus*; *Mastigodryas bifossatus*; *C. carinatus*
- (8) *Pseustes poecilonotus*
- (9) *Mastigodryas Boddaerti*; *C. carinatus*
- (?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Stenorrhina*

**68. Número médio da subcaudal em que o músculo *hemipenis retractor* se origina: 16,0 (0) a 31,0 (9).**

- (0) *C. foveatus*; *C. vincenti*; *C. multiventris*
- (1) *C. multiventris*
- (2) *C. fuscus*
- (4) *C. flavolineatus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*
- (5) *C. exoletus*; *C. scurrulus*; *C. quadricarinatus*
- (6) *C. carinatus*
- (7) *C. Bicarinatus*; *C. quadricarinatus*
- (8) *C. monticola*
- (9) *C. carinatus*
- (?) *Coluber*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*; *Leptophis*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*;

*Pseustes poecilonotus; P. sulphureus; Rhinobothryum; Simophis; Spilotes; Stenorrhina*

**69. Extensão da bolsa nua basal do hemipênis: pequena (0) a grande (9).**

(0) *C. foveatus; C. grandisquamis; C. laurenti; C. multiventris; C. vincenti*  
 (9) *C. bicarinatus; C. carinatus; C. exoletus; C. flavolineatus; C. fuscus; C. laeviscollis; C. monticola; C. quadricarinatus; C. scurrulus*  
 (?) *Coluber; Dendrophidion; Drymarchon; Drymobius; Drymoluber; Leptophis; Mastigodryas bifossatus; M. boddaerti; O. aeneus; O. fulgidus; Pseustes poecilonotus; P. sulphureus; Rhinobothryum; Simophis; Spilotes; Stenorrhina*

**70. Número médio de subcaudais que a base nua do hemipênis se estende: 1,0 (0) a 5,5 (9).**

(0) *C. vincenti; Drymoluber*  
 (1) *C. foveatus; C. multiventris; C. quadricarinatus*  
 (2) *C. grandisquamis; C. laurenti*  
 (3) *C. bicarinatus; C. fuscus; C. laeviscollis; Drymarchon; C. carinatus*  
 (4) *Coluber; C. exoletus; C. flavolineatus; C. scurrulus; Dendrophidion; Drymobius; Spilotes*  
 (5) *C. carinatus*  
 (6) *Mastigodryas boddaerti*  
 (8) *Mastigodryas bifossatus; P. poecilonotus*  
 (9) *C. monticola*

(?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*;  
*Simophis*; *Stenorrhina*

**71. Condição dos espinhos basais do hemipênis: ausente (0); pequenas espículas (5); espinhos levemente menores que os espinhos proximais (9).**

(0) *Coluber*; *C. carinatus*; *Drymarchon*; *Drymoluber*; *Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *Spilotes*

(1) *C. bicarinatus*; *C. exoletus*

(2) *C. flavolineatus*; *C. foveatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*; *C. vincenti*; *Drymobius*; *P. poecilonotus*

(4) *Dendrophidion*

(?) *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *P. sulphureus*; *Rhinobothryum*;  
*Simophis*; *Stenorrhina*

**72. Número médio de espinhos na face assulcada do hemipênis: 2,0 (0) a 13,0 (9).**

(0) *M. bifossatus*

(1) *P. poecilonotus*

(2) *Coluber*; *C. monticola*; *C. quadricarinatus*; *C. scurrulus*;  
*Dendrophidion*; *Drymobius*; *M. boddaerti*

(3) *C. bicarinatus*; *Drymoluber*; *C. fuscus*; *C. multiventris*

(4) *C. exoletus*; *C. foveatus*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. vincenti*; *C. fuscus*; *C. multiventris*; *C. carinatus*;

(5) *C. flavolineatus*; *C. carinatus*

(7) *C. grandisquamis*

(9) *Spilotes*

(?) *Drymarchon; Leptophis; O. aeneus; O. fulgidus; P. sulphureus; Rhinobothryum; Simophis; Stenorrhina;*

**73. Número médio de espinhos acompanhando o sulco espermático do hemipênis: 1,0 (0) a 11,0 (9).**

(2) *Dendrophidion; Drymobius*

(3) *Coluber; Drymoluber; M. bifossatus; P. poecilonotus*

(4) *Mastigodryas boddaerti; C. quadricarinatus*

(5) *C. bicarinatus; C. monticola; C. multiventris*

(6) *C. fuscus; C. laurenti; C. vincenti; C. quadricarinatus; C. multiventris;*

*C. carinatus*

(7) *C. foveatus; C. laevicollis; C. scurrulus*

(8) *C. exoletus; C. flavolineatus*

(9) *Drymarchon; Leptophis; O. aeneus; O. fulgidus; P. sulphureus;*

*Rhinobothryum; Simophis; Stenorrhina*

**74. Número médio de cálices distais na face assulcada do hemipênis: 3,0 (0) a 25,0 (9).**

(0) *Pseustes poecilonotus*

(2) *Coluber; Dendrophidion; C. multiventris*

(3) *C. foveatus; C. vincenti; Drymoluber; Spilotes; C. multiventris*

(4) *C. flavolineatus; C. laurenti; C. fuscus*

(5) *C. bicarinatus; C. exoletus; C. grandisquamis; C. laevicollis; C. fuscus;*

*C. carinatus*

(6) *Drymarchon*; *C. carinatus*

(7) *C. monticola*; *C. quadricarinatus*; *M. bifossatus*; *M. boddaerti*;

(9) *C. scurrulus*; *C. carinatus*

(?) *Drymobius*; *Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *P. sulphureus*;

*Rhinobothryum*; *Simophis*; *Stenorrhina*.

#### 75. Quilha vertebral elevada: ausente (0); presente (9).

(0) *C. scurrulus*; *Dendrophidion*; *Drymarchon*; *Drymobius*; *Drymoluber*;  
*Mastigodryas bifossatus*; *M. boddaerti*; *P. poecilonotus*; *P. sulphureus*; *Spilotes*;  
*Coluber*

(9) *C. bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. foveatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. vincenti*;

(?) *C. flavolineatus*; *C. laevicollis*; *C. laurenti*; *C. quadricarinatus*;  
*Leptophis*; *O. aeneus*; *O. fulgidus*; *Rhinobothryum*; *Simophis*; *Stenorrhina*.

### 4.1.2. Análise Filogenética Morfológica

#### **Análise de Parcimônia**

A análise da matriz morfológica resultou em um total de seis árvores igualmente parcimoniosas, com 422 passos cada uma, que foi resumida em uma árvore de consenso com índice de consistência (IC) 0,538 de e índice retenção (IR) de 0,603 (Árvore de consenso morfológica está ilustrada na **Fig. 43a**).

A topologia encontrada indica o monofiletismo do gênero *Chironius*, com boa resolução entre as espécies, dividindo o gênero em 12 agrupamentos monofiléticos de baixo suporte, com *Chironius scurrulus* como espécie basal.

O gênero *Leptophis* é apontado como grupo irmão de *Chironius*.

As relações dos táxons do grupo externo foram pouco resolvidas, e apenas três clados foram reconhecidos: o primeiro formado pelas espécies do gênero *Mastigodryas* e *Drymoluber dichrous*, como grupo irmão do gênero *Oxybelis*; o segundo formado por *Rhinobothryum* e *Stenorhina*; e o terceiro por *Pseustes poecilonotus*, *Drymobius*, *Dendrophidion*, *Leptophis* e as espécies do gênero *Chironius*.

### **Análise Bayesiana**

A árvore obtida com a análise bayesiana aponta o monofiletismo do gênero *Chironius*, no entanto as relações entre as espécies não foram tão bem resolvidas quanto na análise de parcimônia (**Fig. 43b**).

Assim como na análise de parcimônia *Chironius scurrulus* é identificado como espécie mais basal, seguida por *C. laevicollis* e *C. fuscus*.

As demais espécies do gênero estão agrupadas em uma politomia, onde dois clados são identificados: o primeiro (*C. monticola* e *C. quadricarinatus*) com o mais alto suporte entre as espécies de *Chironius*, 94%; e o segundo clado formado pelas espécies *C. laurenti*, *C. grandisquamis*, *C. vincenti*, *C. foveatus* e *C. multiventris*.

*Leptophis* é apontado como grupo irmão de *Chironius*, com alto suporte 94%, corroborando a análise de parcimônia.

No grupo externo as relações entre as espécies não foram resolvidas, e são identificados três grandes grupos monofiléticos com um bom suporte, corroborando clados indicados pela análise de parcimônia. O primeiro formado por *Chironius*, *Leptophis*, *Dendrophidion* e *Drymobius*; o segundo formado por *Mastigodryas*, *Drymoluber* e, finalmente o terceiro, formado pelas espécies do gênero *Oxybelis*.

## 4.2. Dados Moleculares

### 4.2.1. Caracterização das seqüências obtidas

O gene 12S foi seqüenciado para todas as espécies do gênero *Chironius* que tínhamos amostras disponíveis, e para 13 dos 15 táxons do grupo externo. O gene 16S foi seqüenciado para 26 táxons no total e o c-mos para apenas 22 táxons. Nestes dois genes tivemos alguns problemas de amplificação e/ou sequenciamento. O **Anexo I** resume os táxons analisados para cada uma das partições deste trabalho.

O alinhamento das seqüências dos genes 12S, 16S e c-mos resultaram em três matrizes iniciais com respectivamente 419 pb, 512 pb e 549 pb. Os genes ribossomais, 12S e 16S, apresentam uma grande proporção de áreas hipervariáveis que correspondem aos "loops" da estrutura secundária, já o gene codificante c-mos não apresentou inserções ou deleções. Após a retirada das regiões de alinhamento ambíguo dos genes 12S e 16S, obtivemos matrizes de 373 pb e 475 pb respectivamente.

A união das seqüências dos três genes alinhados resultou em uma matriz molecular com um total de 1397 pb. (ver **Tabela 2** para resumo das características das matrizes obtidas).

**Tabela 2.** Sítios variáveis e informativos e a composição de bases das seqüências obtidas por gene estudado.

	<b>12S</b>	<b>16S</b>	<b>c-mos</b>
<b>N° pares de base</b>	419	512	549
<b>N° de táxons terminais</b>	26	24	22
<b>N° de sítios variáveis</b>	155	119	58
<b>N° de sítios informativos</b>	92	71	16
<b>%A</b>	38,0%	37,6%	32,2%
<b>%C</b>	23,6%	23,2%	18,3%
<b>%G</b>	18,8%	17,2%	19,7%
<b>%T</b>	19,6%	22,0%	29,9%
<b>Modelo evolutivo</b>	GTR+ $\Gamma$ +I	GTR+ $\Gamma$ +I	HKY

#### 4.2.2. Distâncias genéticas

As distâncias genéticas entre as espécies estudadas foram calculadas a partir das distâncias não corrigidas (distâncias "p") para cada um dos genes estudados (tabelas no Anexo V).

As distâncias genéticas encontradas entre as espécies do gênero *Chironius* variam de 2% (*C. multiventris* e *C. laurenti*) a 9,17% (*C. grandisquamis* e *C. foveatus*) nas seqüências do gene 12S; de 0,6% (*C. foveatus* e *C. carinatus*) a 7,99% (*C. laurenti* e *C. flavolineatus*) no gene 16S e variam de 0,18% (*C. fuscus* e *C. scurrulus*) a 2,65% (*C. grandisquamis* e *C. flavolineatus*) nas seqüências do gene c-mos.

### 4.2.3. Análise Filogenética Molecular

As matrizes das seqüências dos genes foram analisadas separadamente sob o critério da Máxima Parcimônia e da Inferência Bayesiana e depois combinadas em uma única matriz molecular e também analisadas sob os dois critérios.

#### 4.2.3.1. Análise do gene 12S

##### *Análise de Parcimônia*

A análise das seqüências do gene 12S (26 táxons e 373 caracteres) resultou em duas árvores igualmente parcimoniosas, com 402 passos cada uma, que foi resumida em uma árvore de consenso com índice de consistência (CI) de 0,489 e índice retenção (RI) de 0,384 (Árvore de consenso ilustrada na **Fig. 44a**).

A árvore obtida corrobora o monofiletismo de *Chironius* e divide o gênero em 10 componentes monofiléticos, com o clado (*C. scurrulus* (*C. grandisquamis* e *C. laevicollis*)) como mais basal.

O grupo externo apresentou pouca resolução entre a relação dos seus táxons. Além do clado formado pelas espécies de *Chironius*, foram identificados mais quatro clados, todos agrupados em uma grande politomia basal.

##### *Análise Bayesiana*

O modelo evolutivo indicado pelo programa Modeltest para os genes 12S é o mais complexo, GRT ("general time reversible", com proporção de sítios invariáveis e distribuição gamma das taxas evolutivas).

A análise bayesiana das seqüências do gene 12S apesar de identificar 14 agrupamentos monofiléticos, não elucidada a relação entre eles, apresentando uma grande politomia na base do cladograma (**Fig. 44b**).

Esta análise não aponta para o monofiletismo de *Chironius*. O gênero foi dividido em dois clados, o primeiro formado pelas espécies *Chironius scurrulus*, *C. laevicollis* e *C. grandisquamis*; e o segundo formado pelas demais espécies do gênero, divididas em seis agrupamentos, todos obtidos na análise de parcimônia.

#### 4.2.3.2. Análise do gene 16S

##### *Análise de Parcimônia*

A análise matriz molecular do gene 16S, de 24 táxons e 475 caracteres, resultou em nove árvores igualmente parcimoniosas, com 263 passos cada uma, que foi resumida em uma árvore de consenso com índice de consistência (CI) de 0,548 e índice retenção (RI) de 0,516 (Árvore de consenso está ilustrada na **Fig. 45a**).

A árvore obtida com a análise do gene 16S é melhor resolvida do que a encontrada com o gene 12S, com 16 componentes monofiléticos.

A topologia encontrada além de corroborar o monofiletismo de *Chironius*, aponta para o clado formado pelas espécies *Pseustes sulphureus* e *Spilotes pullatus* como o grupo irmão do gênero.

No grupo externo são reconhecidos três grandes clados monofiléticos: (*Drymobius* e *Pseustes poecilonotus*); (*Leptophis* (*Oxybelis aeneus* e *O. fulgidus*)) e finalmente (*Rhinobothryum* (*Mastigodryas boddaerti* (*Drymoluber* e *Mastigodryas bifossatus*))).

As espécies de *Chironius* estão organizadas em dois grandes clados, o primeiro basal, formado pelas espécies *Chironius laevicollis* e *C. scurrulus*. No segundo encontram-se mais dois clados, (*C. exoletus* e *C. fuscus*) e (*C. bicarinatus* (*C. carinatus* e *C. laurenti*)), associados às demais espécies de *Chironius* em uma politomia.

### **Análise Bayesiana**

A análise das sequências do gene 16S pelo programa Modeltest indicaram o modelo evolutivo GTR ("general time reversible"), o mesmo indicado para o genes 12S.

A topologia encontrada é muito melhor resolvida do que a resultado da análise do gene 12S. A árvore apresenta 15 agrupamentos monofiléticos, sendo destes oito do gênero *Chironius* (**Fig 45b**).

A relação das espécies do grupo externo é um pouco diferente da encontrada na análise de parcimônia. O clado formado pelas espécies *Oxybelis fulgidus*, *O. aeneus* e *Leptophis* está mais basal aos demais táxons analisados, que se agrupam em uma politomia dividida em dois grandes clados. O primeiro clado é constituído das espécies de *Mastigodryas*, *Drymoluber* e *Rhinobothryum*. O segundo é formado pelo agrupamento de *Pseustes sulphureus* e *Spilotes*, irmão ao gênero *Chironius*.

As relações entre as espécies de *Chironius* estão mais resolvidas do que o resultado obtido com a análise de parcimônia. O clado (*Chironius scurrulus* e *Chironius laevicollis*) é apontado como o mais basal, assim como na análise de parcimônia.

#### **4.2.3.3. Análise do gene C-mos**

##### **Análise de Parcimônia**

A matriz do gene c-mos, com 22 táxons e 549 caracteres, foi analisada pela máxima parcimônia e resultou em 2 árvores igualmente parcimoniosas, com 62 passos cada uma, que foi resumida em uma árvore de consenso com índice de consistência (CI) de 0,935 e índice retenção (RI) de 0,909 (Árvore de consenso está ilustrada na **Fig. 46a**).

A análise das seqüências do gene *c-mos* resultou na topologia mais resolvida dos três genes. Foram encontrados oito componentes monofiléticos.

Esta análise não corroborou o monofiletismo de *Chironius*. Os táxons *Leptophis* e *Oxybelis aeneus* são associados às espécies *Chironius bicarinatus* e *C. grandisquamis*, basal as demais espécies do gênero *Chironius*. As outras espécies do gênero foram organizadas em uma grande politomia, onde se reconhecem dois cladogramas monofiléticos: (*Chironius carinatus* e *C. foveatus*) e a politomia das espécies *C. exoletus*, *C. laurenti*, *C. flavolineatus* e *C. quadricarinatus*.

O grupo externo apresenta dois agrupamentos monofiléticos, o primeiro formado pelo clado (*Mastigodryas boddaerti* (*Mastigodryas bifossatus* e *Drymoluber*)) e o segundo (*Pseustes sulphureus*, *Spilotes* (*Oxybelis aeneus* e *O. fulgidus*)).

### **Análise Bayesiana**

O modelo HKY foi selecionado para o gene *c-mos*, é mais simples que o utilizado nos dois genes anteriores, com distribuição igual das taxas evolutivas.

A topologia obtida com a análise bayesiana é muito semelhante a obtida na análise de parcimônia. Em ambas as análises *Chironius* não se mostrou monofilético e a resolução da relação entre os táxons analisados é baixa (**Fig. 46b**).

Diferentemente da análise de parcimônia, nesta análise, a relação entre as espécies *Chironius laurenti*, *C. exoletus*, *C. grandisquamis* e *C. flavolineatus* está um pouco mais resolvida, com duas últimas espécies se agrupando em um clado monofilético, com suporte de 70%.

#### 4.2.3.4. Análise combinada dos dados moleculares

A matriz combinada das seqüências dos genes 12S, 16S e c-mos apresentou um total de 27 táxons terminais e 1397 caracteres. As topologias resultantes das análises de parcimônia e bayesiana estão ilustradas na **Figuras 47**.

##### **Análise de Parcimônia**

A análise de parcimônia da matriz molecular resultou em três árvores igualmente parcimoniosas, com 765 passos cada uma, que foi resumida em uma árvore de consenso com índice de consistência (CI) de 0,524 e índice retenção (RI) de 0,476 (Árvore de consenso molecular está ilustrada na **Fig. 47a**).

O cladograma obtido aponta para o monofiletismo de *Chironius*, mas não resolveu as relações entre os táxons do grupo externo e o gênero, uma vez que os táxons colapsaram uma grande politomia na base da árvore. São reconhecidos quatro clados nesta politomia: o primeiro formado por *Leptophis* e *Drymobius*; o segundo pelas espécies de *Oxybelis*; o terceiro é constituído por dois clados irmãos: um dos gêneros *Drymoluber*, *Mastigodryas* e *Rhinobothryum* e o outro dos táxons *Drymarchon* e *Stenorrhina*; e finalmente o quarto, o gênero *Chironius*.

*Chironius* é formado por 10 componentes monofiléticos, dos quais apenas três apresentam suporte: *C. laevicollis* e *C. scurrulus* e os clados (*C. laurenti* (*C. foveatus*, *C. multiventris*)).

##### **Análise Bayesiana**

A árvore resultante da análise combinada dos genes está ilustrada na **Figura 47b**. Mais resolvida que a árvore de parcimônia apresenta um total de 21 agrupamentos monofiléticos bem sustentados, 13 no grupo externo e oito no gênero *Chironius*.

O monofiletismo de *Chironius* é corroborado com 100% de suporte. A única diferença entre as relações das espécies do gênero nesta topologia e na árvore obtida com a análise de parcimônia está no posicionamento de *C. flavolineatus*. Na análise de parcimônia *Chironius flavolineatus* está associado com *C. grandisquamis*, em uma politomia na base do gênero. Já nesta análise, *C. flavolineatus* está acima na filogenia, em uma politomia formada pelos seguintes componentes: *C. quadricarinatus*; (*C. bicarinatus*, *C. monticola*); e ((*C. carinatus*, *C. exoletus*) (*C. laurenti* (*C. foveatus*, *C. multiventris*))).

*Drymobius* é apontado como grupo irmão de *Chironius*, com 71% de suporte. Juntos formam um clado com o agrupamento formado por *Leptophis* e as espécies de *Oxybelis*, diferentemente da análise de parcimônia onde *Leptophis* está associado à *Drymobius*.

#### 4.3. Comparação entre resultados morfológicos e moleculares

O monofiletismo do gênero *Chironius* é corroborado pelos dois conjuntos de dados, morfológico e molecular combinado, indiferente ao método utilizado para a análise. Entretanto, a relação entre as espécies do gênero não é consenso entre as partições.

No grupo externo o clado formado por *Mastigodryas* e *Drymoluber* é corroborado por pelos dados morfológicos e moleculares em ambas as análises e o clado formado pelas duas espécies de *Oxybelis*, é encontrado nas quatro topologias. No entanto, a relação destes clados com os demais táxons analisados não é consenso entre as diferentes análises.

Incongruências entre cladogramas morfológicos e moleculares são recorrentes na literatura e as causas no geral são pouco conhecidas (de Queiroz, 1993; Wiens, 2000). De Queiroz (1993) introduziu o conceito de Análise

Combinada Condicional das partições, onde ele sugere que as diferentes partições devem ser estatisticamente testadas antes de serem combinadas. Os grupos de dados que apresentam baixas taxas de incongruência devem ser analisados simultaneamente, uma vez que estes conflitos devem ser causados por homoplasias e o aumento do número de caracteres será apropriado para resolvê-los (de Queiroz, 1993; Cunningham, 1997).

No entanto, trabalhos recentes apontam para exemplos de filogenias robustas e bem resolvidas resultado da análise combinada de dados indicados como incongruentes pelo resultado do teste estatístico "Partition homogeneity Test" (ou ILD) (Yoder *et al.* 2001).

A Evidência Total maximiza a informação e o "poder explanatório" dos caracteres produzindo uma árvore filogenética que melhor reflete a história evolutiva do grupo de estudo (Kluge, 1989). Além disto, a análise combinada dos dados permite a manifestação de sinais filogenéticos secundários, que quando associados aos caracteres dos outros grupos de dados, corroboram a formação de clados que nunca seriam determinados em uma análise separada (Wiens, 2000, 1998; Cunningham, 1997; Nixon & Carpenter, 1996; Eernisse & Kluge, 1993).

Desta maneira, apesar da falta de resultado para o teste ILD e das incongruências topológicas encontradas, as seqüências dos três genes e dos caracteres morfológicos foram combinados em uma única matriz, e a discussão se baseará nos resultados obtidos com a análise combinada dos dados morfológicos e moleculares.

#### 4.4. Evidência Total

A matriz combinada dos dados moleculares e morfológicos apresenta 1471 caracteres (74 caracteres morfológicos e 1397 pb) que foram analisados por parcimônia e pela análise bayesiana.

##### **Análise de Parcimônia**

A análise de parcimônia da matriz combinada resultou em três árvores igualmente parcimoniosas com 1214 passos cada. O consenso estrito apresenta índice de consistência (CI) de 0,527 e índice retenção (RI) de 0,493 (Árvore de consenso combinada está ilustrada na **Fig. 48a**).

O cladograma obtido é composto por 23 agrupamentos monofiléticos. A análise corrobora o monofiletismo de *Chironius* e indica o clado (*Leptophis* + *Drymobius*) como grupo irmão do gênero.

O agrupamento dos táxons *Pseustes poecilonotus*, *P. sulphureus* e *Spilotes pullatus* é o mais basal entre os colubríneos sul americanos analisados. Este clado é grupo irmão dos demais táxons analisados, que estão agrupados em uma grande politomia, onde se destacam quatro grandes clados. O primeiro das espécies do gênero *Oxybelis*, o segundo de *Rhinobothyum* e *Stenorrhina*, o terceiro das espécies de *Mastigodryas* e *Drymoluber* e o quarto de *Dendrophidion*, basal ao clado formado por *Leptophis* + *Drymobius* e pelas espécies de *Chironius*.

A relação entre as espécies de *Chironius* está completamente resolvida. O gênero está organizado em 13 clados monofiléticos, com o componente formado pelas espécies *Chironius laevicollis*, *C. scurrulus* como o mais basal do gênero.

### **Análise Bayesiana**

A topologia obtida pela análise bayesiana mostrou-se menos resolvida que a análise de parcimônia. Foram encontrados quatro grandes clados, cuja relação não foi estabelecida. (**Fig 48b**)

Diferentemente da análise de parcimônia, o clado *Leptophis* + *Drymobius* não foi encontrado nesta análise. *Leptophis* foi apontado como grupo irmão do gênero *Chironius* com um suporte de 62%.

A relação entre as espécies de *Chironius* apresenta pouca diferença em relação à topologia obtida com a análise de parcimônia. A relação entre os três clados menos inclusivos da topologia não foi estabelecida nesta análise, estando os três em uma politomia. As espécies *Chironius foveatus*, *C. multiventris* e *C. vincenti* estão em uma politomia.

Baseado na congruência das análises de parcimônia e bayesiana é possível: 1) reconhecer clados monofiléticos no grupo externo, ampliando o conhecimento atual sobre os colubríneos sul americanos (**Figura 49**, clados 1-6); 2) corroborar o monofiletismo do gênero *Chironius* (clado 7); 3) discutir a relação entre as espécies do gênero *Chironius* (clados 8-15).

A seguir os três tópicos anteriores serão discutidos.

#### **4.4.1. Os colubríneos sul americanos**

Três grandes clados foram identificados entre as espécies analisadas no grupo externo (clado 1, 3 e 4), no entanto a relação entre eles e entre eles e os demais táxons analisados, não foi consenso entre as análises.

##### **Clado 1**

O clado 1 é formado por *Pseustes poecilonotus*, e pelos táxons *P. sulphureus* e *Spilotes* (clado 2). Segundo este resultado o gênero *Pseustes* é

parafilético, com *Spilotes* como grupo irmão de *P. sulphureus* (clado 2). Estas duas espécies apresentam um comportamento defensivo típico e único, o comportamento de elevar o terço anterior do corpo e inflar a região gular (Rossaman e Willians, 1966). A relação entre estes dois clados não foi até então testada, e a única filogenia disponível sobre o gênero *Pseustes* não testa filogeneticamente a relação do gênero com os demais colubríneos. (Ferreira, 2001)

O clado é sustentado por sete sinapomorfias moleculares e por uma morfológica (caráter 38).

O caráter 38 refere-se a condição da fenestra óptica, a mudança do estado 2 (fenestra óptica pequena) para o estado 1 (fenestra óptica média) é a sinapomorfia deste clado.

### **Clado 2**

Clado formado por *Pseustes sulphureus* e *Spilotes pullatus*. Sustentado por quatro sinapomorfias moleculares e pelo caráter 8

Este clado apresenta um padrão hemipeniano muito característico, que o distingue de todos os outros analisados neste trabalho. *Pseustes sulphureus* e *Spilotes pullatus* apresentam um hemipênis com cálices restritos às faces laterais do lobo, que gradualmente diminuem de tamanho no sentido do ápice do órgão e para as faces sulcada e assulcada (caráter 8, estado )

### **Clado 3**

Clado formado por duas espécies do gênero *Oxybelis*, *O. aeneus* e *O. fulgidus*. O monofiletismo de *Oxybelis* é reconhecido e corroborado por vários trabalhos, no entanto a relação entre o gênero e os demais colubríneos não é consenso.

Este clado é suportado por 15 sinapomorfias moleculares e oito morfológicas (caráter 1, 5, 6, 9, 10, 14, 34 e 38).

O caráter 1 refere-se ao número de escamas supralabiais, que pode variar de 9 escamas supralabiais (estado 0) a 8 escamas supralabiais (estado 1). A presença de 9 escamas supralabiais é sinapomorfia deste clado.

O sulco espermático do hemipênis abrindo-se em uma área nua em forma de V (caráter 5, estado 1) é uma sinapomorfia do clado, e não foi encontrado em nenhum outro táxon analisado.

O hemipênis com uma área nua no ápice, formada pela diminuição gradual dos cálices (caráter 6, estado 2) é a outra sinapomorfia hemipeniana do gênero. Este caráter também foi encontrado independentemente nas espécies *Chironius foveatus*, *C. quadricarinatus* e *Drymobius*.

O lobo de hemipênios ornamentado por espinhos que aumentam de tamanho para a base (caráter 9, estado 0) é uma sinapomorfia deste clado e é homoplástico em *Drymoluber*; *Leptophis* e *Coluber*.

O caráter 10, estado 0 refere-se a presença de ganchos no hemipênis, e a mudança do estado 1 para 0 é suporta este clado.

O caráter 14 (estado 0) refere-se a redução do processo transversal do pré-maxilar e é sinapomorfia do gênero. De maneira convergente, os táxons *Rhinobothryum* e *Stenorhina* também apresentam este caráter.

A perda do forame Milohyoide posterior (caráter 34, estado 0) é uma sinapomorfia para *Oxybelis*. Este caráter é muito homoplástico e foi verificado várias vezes no cladograma.

O caráter 38 refere-se ao tamanho da fenestra óptica, que pode ser grande (estado 0); média (estado 1) ou pequena (estado 2). A passagem de uma fenestra pequena para uma grande é sinapomorfia de *Oxybelis*.

#### Clado 4

O clado 4 é formado pelas espécies do gênero *Mastigodryas* e *Drymobius*. Segundo este resultado *Mastigodryas* é parafilético em relação a *Drymoluber*: (*Mastigodryas boddaerti* (*M. bifossatus* e *Drymoluber*)). No entanto, este resultado deve ser levado com cautela, uma vez que apenas duas das nove espécies reconhecidas do gênero foram amostradas.

Stuart (1932), baseado nos padrões gerais de semelhança, sugere que *Mastigodryas* esteja relacionado ao gênero *Drymoluber*. Os resultados desta análise corroboram a estreita relação entre os dois gêneros, com o clado sustentado por onze sinapomorfias moleculares e oito morfológicas (caracteres 12, 16, 19, 25, 33, 34, 37 e 73).

O caráter 12 refere-se a ornamentação dos cálices do lobo, que podem ser ornamentados por pequenas papilas, finas e numerosas (estado 0), ornamentados por poucas papilas globosas (estado 1) ou cálices ornamentados por poucas papilas pequenas e uniformes (estado 2). A mudança do estado 2 para o 1 suporta este clado.

A presença de uma crista medial no processo vomeriano do pré-maxilar é sinapomorfia para este clado (caráter 16, estado 1). Este clado também foi encontrado em *Drymobius* e *Simophis*.

O processo transversal do pré-maxilar apresenta dois padrões distintos: a margem anterior com tamanho semelhante a posterior (caráter 19, estado 0) ou a margem anterior mais alongada que a posterior (estado 1). O estado 1 é sinapomorfia deste clado e é homoplástico, ocorrendo também nos táxons *Dendrophidion*, *Drymobius*, *Oxybelis aeneus*, *Pseustes*, *Rhinobothryum* e *Coluber*.

O septomaxilar apresenta uma crista posterior à cápsula vomeronasal que no estado 0 se conecta a margem posterior do osso. A passagem deste estado para o estado 1, onde a crista não se conecta a porção posterior do osso, é sinapomorfia deste clado (caráter 25). Este caráter surgiu convergentemente em *Drymobius*.

O caráter 33 refere-se a posição do forame surangular em relação a margem anterior da fossa mandibular. A posição relativamente mais proximal deste forame (estado 1) é uma das sinapomorfias deste clado

A perda do forame Milohyoide posterior (caráter 34 (1)) é uma sinapomorfia para o clado 4. Este caráter ocorre convergentemente nos táxons *Oxybelis aeneus*, *O. fulgidus*, *Rhinobothryum*, *Spilotes* e *Stenorrhina*.

A presença de uma pequena projeção na margem anterior do forame lacrimal (caráter 37, estado 0) é sinapomorfia para este clado. Este caráter também foi verificado em *Drymobius*.

O caráter 73 refere-se ao número médio de cálices distais na face assulcada do hemipênis, e a mudança do estado 2 para o 7, é sinapomorfia deste clado.

#### **Clado 5**

Clado formado por *Mastigodryas bifossatus* e as espécies de *Drymoluber*. Clado sustentado por 17 sinapomorfias moleculares e uma morfológica, o caráter 20.

A presença de um processo pré-maxilar do vômer curto (caráter 20, estado 0) é sinapomorfia para o clado. Este caráter é convergente em *Drymobius*, *Rhinobothryum*, *Simophis* e *Stenorrhina*.

#### 4.4.2. O grupo irmão de *Chironius*

Dixon *et al.* (1993) sugerem que *Dendrophidion* seja o grupo irmão do gênero baseado nas semelhanças gerais dos dois gêneros (padrão hemipeniano, corpos alongados, caudas relativamente longas, olhos grandes, escamas dorsais quilhadas, etc), no entanto não testaram esta hipótese filogeneticamente.

Hollis (2006), através da re-análise dos caracteres de Dixon *et al.* (1993) não chegou a um consenso sobre o possível grupo irmão de *Chironius*. Sua análise de parcimônia sugere que *Drymobius* seja o grupo irmão do gênero. No entanto este resultado não apresenta um bom suporte estatístico e a sua análise bayesiana não o corrobora.

Neste trabalho as topologias obtidas na análise de parcimônia e bayesiana também não são conclusivas, mantendo a questão do grupo irmão em aberto. Por outro lado, os gêneros *Drymobius*, *Leptophis* e *Dendrophidion* formam um clado robusto com *Chironius* nas duas análises, corroborando as indicações de Hollis (2006) e Dixon *et al.* (1993) de que tanto *Dendrophidion* quanto *Drymobius* estão proximamente relacionados a *Chironius* dentro do espectro de gêneros de colubríneos sul-americanos.

#### 4.4.3. O monofiletismo do gênero *Chironius*

As 14 espécies do gênero *Chironius* formam um clado monofilético, clado 6, corroborando os trabalhos de Dixon *et al.* (1993) e Hollis (2006).

Neste trabalho foram obtidas seis sinapomorfias moleculares e cinco morfológicas (caracteres 2, 3, 57, 62 e 63) para o clado.

O caráter 2 (estado 0), presença de 10 a 12 fileiras de escamas no meio do corpo é sinapomorfia do gênero.

O número par de fileiras de escamas dorsais do meio do corpo (caráter 3 (0)) é sinapomorfia de *Chironius*, surgindo independentemente em *Spilotes*.

O caráter 57 refere-se ao número médio de escamas pós-cefálicas, a mudança do estado 4 para o estado 1 é sinapomorfia deste clado.

Os caracteres 62 (estado 0) e 63 (estado 0), respectivamente 10 fileiras de escamas dorsais no pescoço e 8 fileiras de escamas dorsais anteriores a cloaca, são sinapomorfias para o gênero *Chironius*.

#### **4.4.4. A relação entre as espécies de *Chironius***

##### **Clado 7**

Clado formado pelas espécies *Chironius laevicollis* e *Chironius scurrulus*. Este agrupamento é sustentado por 6 sinapomorfias moleculares.

Este resultado corrobora os resultados prévios de Dixon *et al.* (1993), Marques e Sazima (2003) e Hollis (2006).

Marques e Sazima (2003) sugeriram que estas duas espécies formassem um clado monofilético por apresentarem um padrão de coloração dos juvenis único entre as espécies do gênero. Os juvenis das espécies *Chironius laevicollis* e *C. scurrulus* apresentam coloração verde oliva enquanto os adultos são respectivamente amarelo-amaronzado em e vermelho-amaronzado. As demais espécies de *Chironius* também apresentam diferenças ontogenéticas de coloração, mas não tão conspícuas como neste clado.

Diferentemente dos trabalhos de Dixon *et al.* (1993) e Hollis (2006) que sugerem que *Chironius quadricarinatus* seja o táxon mais basal do gênero, nas topologias obtidas o clado *Chironius laevicollis* e *C. scurrulus* ocupa uma posição basal entre os *Chironius*.

##### **Clado 8**

Composto 12 demais espécies de *Chironis*: *C. bicarinatus*; *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. flavolineatus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus* e *C. vincenti*. O clado é suportado por duas sinapomorfias moleculares e por duas morfológicas (caracteres 47, 74).

O caráter 47 refere-se ao número médio de fileiras de escamas quilhadas no meio do corpo, a passagem do estado 0 para o 1 é sinapomorfia deste clado.

A presença de uma quilha vertebral elevada (caráter 74, estado 9), é sinapomorfia deste agrupamento.

### **Clado 9**

As espécies *Chironius fuscus* e *C. grandisquamis* formam o clado 9, o qual é suportado por quatro sinapomorfias moleculares e por duas morfológicas (caracteres 22 e 36).

A perda do sulco interno à cápsula nasal no septomaxilar (caráter 22, mudança do estado 1 para 0) é sinapomorfia deste clado. Este caráter também foi perdido em *Chironius carinatus*.

O ápice do pré-frontal alinhado dorsalmente ao septomaxilar (caráter 36, estado 0) é sinapomorfia deste clado. Este caracter ocorre convergentemente em *Chironius multiventris*.

### **Clado10**

Clado formado por 10 espécies de *Chironius*, organizadas em dois grandes clados, o clado 11 formado pelas espécies *Chironius bicarinatus* e *C. flavolineatus* e o clado 12 formado pelas espécies *C. carinatus*; *C. exoletus*; *C. fuscus*; *C. grandisquamis*; *C. laurenti*; *C. monticola*; *C. multiventris*; *C. quadricarinatus* e *C. vincenti*. O clado é suportado por duas sinapomorfias moleculares e por duas morfológicas (caracteres 18 e 62).

O surgimento de uma projeção posterior no processo transversal do pré-maxilar (caráter 18, estado 0) é sinapomorfia deste clado. *Chironius multiventris* sofre reversão neste caráter, perdendo a projeção. *Chironius monticola*, *Chironius vincenti* e *Chironius laurenti* apresentam independentemente o estado 1 do caráter, onde a projeção está conectada a expansão lateral do processo vômerino.

O caráter 62 refere-se ao número de fileiras de escamas dorsais no pescoço, a passagem do estado 0, 10 fileiras, para o estado 1, 12 fileiras é sinapomorfia deste clado.

#### **Clado 11**

Clado constituído de duas espécies: *Chironius bicarinatus* e *C. flavolineatus*. Suportado por quatro sinapomorfias moleculares e quatro morfológicas, caracteres 21, 32, 35, 40. (Bootstrap= 14%; Suporte de Bremer= 1; Probabilidade posterior= 68%).

O surgimento de um pequeno processo posterior a cápsula vomeronasal no vômer é sinapomorfia deste clado (caráter 21, estado 1). Este caráter é homoplástico, ocorrendo também em *Chironius exoletus*, *C. fuscus*, *C. laevicollis*, *C. multiventris*.

O caráter 32 refere-se a condição da cavidade de Meckel, que pode ser delimitada posteriormente pelo dentário, esplenial e angular (estado 1), ou como no estado 0, apenas pelos ossos dentário e angular. A passagem do estado 1 para o estado 0 é sinapomorfia para este clado. Este caráter é homoplástico, ocorrendo também em *Chironius foveatus*, *Chironius quadricarionatus*, e no grupo externo em *Dendrophidion*, *Mastigodryas boddaerti* e *Pseustes poecilonotus*.

O caráter 35, estado 1, refere-se a perda da extensão medial do pré-frontal e é sinapomorfia deste clado.

A extremidade anterior do supratemporal sobrepondo a sutura entre o parietal e o proótico (caráter 40(1)), é sinapomorfia para este clado. Esta condição do caráter surge independentemente em *Chironius vincenti* e mais cinco vezes no grupo externo.

### **Clado 12**

Componente agrupa oito espécies de *Chironius* nos clados 13, 14, 15 e 16. Na análise de parcimônia a relação entre estes clados está resolvida, no entanto a análise Bayesiana agrupa os clados em uma politomia.

Este componente é sustentado por três sinapomorfias morfológicas, referentes aos caracteres 51, 55, 64.

O caráter 51 refere-se ao número médio de escamas infralabiais, e o estado 5 deste caráter é sinapomorfia para este agrupamento.

As escamas temporais podem ocorrer quatro diferentes condições: 1+1 (caráter 55, estado 0), 1+2 (estado 1), 1+1+1 (estado 2) ou 1+1+2 (estado 3). A passagem do estado 0 para o estado 1 é sinapomorfia deste clado.

O caráter 64 refere-se a razão entre o máximo comprimento focinho-cloaca dos machos e o máximo comprimento focinho-cloaca das fêmeas, e a mudança do estado 7 para o 6 é sinapomorfia deste clado.

### **Clado 13**

Clado formado pelas espécies *Chironius carinatus* e *Chironius exoletus*, é sustentado por quatro sinapomorfias moleculares.

Este clado também foi encontrado por Hollis (2006) em sua análise.

### **Clado 14**

Este clado é formado pelas espécies *Chironius monticola* e *C. quadricarinatus* e é sustentado por uma sinapomorfia molecular e cinco morfológicas (caracteres 41, 47, 66, 71, 73).

Porção posterior do supratemporal curvada medialmente (caráter 41, 1) é sinapomorfia deste clado. Este caráter é muito homoplástico, sendo observado em mais 13 táxons nesta análise.

O caráter 47 refere-se ao número médio de fileiras de escamas quilhadas no meio do corpo, e a passagem do estado 1 para o 3 é sinapomorfia deste clado.

O caráter 66, estado 6, referente ao número médio de escamas subcaudais em que o hemipênis evertido se estende, é sinapomorfia deste agrupamento.

O estado 2 do caráter 71, número médio de espinhos na face assulcada do hemipênis, é sinapomorfia deste clado.

O caráter 73 refere-se ao número médio de cálices distais na face assulcada do hemipênis, e seu estado 7 é sinapomorfia deste clado.

#### **Clado 15**

Agrupamento constituído pelas espécies *Chironius laurenti*, *C. foveatus*, *C. multiventris* e *C. vincenti*. Clado sustentado por sete caracteres moleculares e duas sinapomorfias morfológicas (caracteres 48 e 68). Este clado também foi encontrado por Dixon, et al (1993) e Hollis (2006).

O caráter 44, número médio de escamas ventrais, é sinapomorfia deste clado.

O caráter 68, refere-se a extensão da bolsa nua basal do hemipênis, e o estado 0, pequena, é sinapomorfia deste agrupamento.

#### **Clado 16**

Clado agrupa as espécies *Chironius foveatus*, *C. multiventris* e *C. vincenti*, sustentado por três caracteres moleculares e três morfológicos (caracteres 43, 64 e 67).

O caráter 43 refere-se ao comprimento da cauda em relação ao comprimento total do corpo e a passagem do estado 6 para o 7 sustentam este clado.

A razão entre o máximo comprimento focinho-cloaca dos machos e o máximo comprimento focinho-cloaca das fêmeas (caráter 64, estado 8) é sinapomorfia deste clado.

O caráter 67 refere-se ao número médio de subcaudais em que o músculo *hemipenis retractor* se origina, e o estado 0 é a sinapomorfia deste agrupamento.

#### 4.5. Considerações sobre os padrões geográficos

A análise combinada das partições morfológica e molecular, indiferente ao método utilizado para análise, indica que o gênero *Chironius* é dividido em nove componentes monofiléticos, restritos à região Neotropical. O gênero apresenta espécies de ampla distribuição, como *C. exoletus*, e espécies endêmicas como *C. laurenti*, restrita à Bolívia e ao estado do Mato Grosso, ou *C. vincenti*, encontrada apenas na Ilha de São Vicente, Antilhas (**Figura 50**).

O clado menos inclusivo de *Chironius* é formado pelas espécies *C. laurenti*, *C. multiventris*, *C. foveatus* e *C. vincenti*. *Chironius laurenti* está restrito a região do pantanal matogrossense e a Bolívia; *C. multiventris* é uma espécie amazônica; *C. vincenti* está restrito à Ilha de São Vincenti, Antilhas e *C. foveatus* é uma espécie distribuída apenas na Mata Atlântica.

O clado formado por *Chironius monticola* e *C. quadricarinatus*, apresenta baixo suporte na análise de parcimônia, com bootstrap de apenas 19%. *Chironius monticola* é restrita as áreas de altitude dos Andes, enquanto *C. quadricarinatus* está distribuída pelas áreas de vegetação aberta, cerrados e caatingas.

O componente formado pelas espécies *Chironius carinatus* e *C. exoletus*, apresentam distribuição simpátrica. *Chironius carinatus* se distribui do sul da América Central ao norte da América do Sul, restrita a região amazônica, enquanto *C. exoletus* está amplamente distribuído, desde o sul da América Central até o sul da América do Sul.

O clado formado pelas espécies *Chironius bicarinatus* e *C. flavolineatus* apresenta uma distribuição disjunta, com *C. bicarinatus* restrito a Mata Atlântica, enquanto *C. flavolineatus* é uma espécie amazônica. Este mesmo padrão de distribuição é encontrado no clado mais basal do gênero, formado por *Chironius laevicollis* e *C. scurrulus*, onde *Chironius laevicollis* é restrito a Mata Atlântica e *C. scurrulus* a Amazônia.

*Chironius fuscus* e *C. grandisquamis* formam um clado com uma distribuição singular, uma vez que *C. fuscus* apresenta uma distribuição disjunta de suas populações (uma população amazônica e uma restrita a Mata Atlântica) e *C. grandisquamis* se estende do sul da América Central ao norte da América do Sul.

O clado basal formado pelas espécies *Chironius scurrulus* e *C. laevicollis*, tem uma distribuição restrita à América do Sul (**Fig. 50**). Isto é uma forte evidência de que *Chironius* tenha tido origem no continente sul-americano e que posteriormente tenha invadido a América Central através de dois eventos

distintos de dispersão: o primeiro da espécie *Chironius grandisquamis*; e o segundo do clado *C. exoletus* + *C. carinatus*.

A presença vários clados independentes com distribuição na Amazônia e na Mata Atlântica sugere que *Chironius* tenha se diversificado antes da divisão das florestas pluviais sul-americanas, e que a distribuição nas áreas abertas seja fruto de dispersões posteriores.

Esta análise dos padrões geográficos sugere que o gênero *Chironius* é bastante antigo e abre perspectivas que poderão ser melhor elucidadas com outros estudos, por exemplo, usando técnicas como o relógio molecular.

## 5. CONCLUSÕES

As conclusões da análise filogenética de 1472 caracteres, dos quais 75 são provenientes de dados morfológicos e 1397 de dados moleculares, são as seguintes:

- O monofiletismo do gênero *Chironius* foi confirmado, sustentado por seis sinapomorfias moleculares e cinco morfológicas, o que corrobora os trabalhos de Dixon *et al.* (1993) e Hollis (2006).

- *Chironius* está dividido em 10 componentes monofiléticos, dos quais quatro já sugeridos anteriormente na literatura por Dixon *et al.* (1993) e/ou por Hollis (2006).

- O gênero *Chironius* tem uma origem sul-americana, invadindo posteriormente a América Central.

- Os gêneros *Drymobius*, *Leptophis*, *Dendrophidion* e *Chironius* formam um clado fortemente sustentado.

- Dois clados supra-genéricos bem sustentados foram identificados entre os colubríneos sul americanos analisados. Estes são: (*Pseustes poecilonotus*, *P. sulphureus*, *Spilotes*); e (*Mastigodryas boddaerti* (*M. bifossatus*, *Drymoluber*)). Este resultado sugere que os gêneros *Pseustes* e *Mastigodryas* formam conjunto supra-genéricos parafiléticos em relação aos gêneros *Spilotes* e *Drymoluber*, respectivamente. Alguns caracteres morfológicos e de comportamento sustentam ambas as hipóteses de parafiletismo.

## 6. REFÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amaral, A. 1927. Da invalidez do nome genérico de ophidios *Erpetodryas* ou *Herpetodryas*. Rev. Mus. Paulista. 15:81-82.
- Bailey, J. R. 1955. The snakes of the genus *Chironius* in Southeastern South America. Occasional Papers Museum of Zoology University of Michigan. 57(118): 1-21.
- Bogert, C. M. 1947. The status of the genus *Leptodrymus* Amaral, with comments of modifications of Colubridae premaxillae. *Am. Mus. Novitates* **1352**: 14 pp.
- Boie, F. 1826. Notice sur l'erpétologie de Lîle de Java, p 234-239. In H. Schlegel, (ed.), L'ouvrage sur l'erpétologie de Lîle de Java. Bull. Sci. Nat. Geol. Paris 9:234-239.
- Boulenger, G. A. 1894.. Catalogue of the snakes in British Museum (Natural History). Vol. 11: 71-77. London, Trustees of the British Museum.
- Bourgeois, M. 1967. Note sur les cranes de psammophis angolensis (bocage) et de psammophis sibilans (linne). Lubumbashi XVII: 37-48.
- Bull, J. J., J. P. Huelsenbeck, C. W. Cunningham, D. L. Swofford and P. J. Waddell 1993. Partitioning and combining data in phylogenetic analysis. *Syst. Biol* 42: 384-397.
- Cadle, J.E., 1984. Molecular Systematics of neotropical Xenodontine snakes: III Overview of Xenodontine phylogeny and the history of the New World snakes. *Copeia*, 40: 641-652.
- Cadle, J.E., 1987. The geographic distribution of snakes. In: R.A. Seigel, J.T. Collins e S.S. Noak (Eds.), *Snakes: Ecology and evolutionary biology*. MacMillan Publishing Company. New York.
- Clark, C. e D. J. Curran, 1986. Outgroup Analysis, Homoplasy and Global Parcimony: A response to Maddison, Donoghue, and Maddison. *Syst. Zool.*, 35 (3): 422-426.
- Cope, E. D. 1860. Catalogue of the Colubridae in the Museum of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. *Proc. Acad Nat. Sci. Phila.* 12: 553-566.
- Cope, E. D. 1894. The classification of snakes. *Amer. Nat.*, 28: 831-844.

- Cope, E.D. 1893. Prodrromus of a new system of the non-venomous snakes. Amer. Nat., 27: 477-483.
- Cundall, D. 1981. Cranial osteology of the colubrid snake genus *Opheodrys*. Copeia, 1981: 353-371
- Cunha, O. R. e Nascimento, F.P. 1982. Ofídeos da Amazônia XV - As espécies de *Chironius* da Amazonia Oriental (Pará, Amapá e Maranhão). (Ophidia: Colubridae). Mem. Inst. Butantan 46: 139-172.
- Cunha, O. R. N., F.P. 1983. Ofidios da Amazônia. XVII. O gênero *Chironius* Fitzinger, na Amazonia Oriental. (Ophidia: Colubridae). Bol. Mus. Pará "Emilio Goeldi" 119: 1-17.
- Cunnigham, C. W. 1997. "Can three incongruence tests predict when data should be combined?" Mol. Biol. Evol 14(7): 733-740.
- de Queiroz, A., M. J. Donoghue and J. Kim 1995. Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. Ann. Rev. Ecol. Syst 26: 657-681.
- Dixon, J. R., J.A. Wiest & J.M. Cei. 1993. Revision of Neotropical snake genus *Chironius* Fitzinger (Serpentes, Colubridae). Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino.
- Donndorff, J. A. 1798. Zoologische Beitrage zur XIII. Ausgabe des Linneischen Natursystems. Dritter Band. Amphibien und Fische. Leipzig: Weidmannschen Buchhandlung.
- Donoso-Barros, R. 1969. Contribución al conocimiento del genero *Chironius* (Serpentes: Colubridae). Bol. Soc. Biol. Concepción. 41:189-197.
- Dowling, H. G. e J. M. Savage, 1960. A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. Zoologica, 45: 17-28.
- Dowling, H. G. e W. E. Duellman, 1978. Systematic Herpetology: a synopsis of families and higher categories. Herpetological Information Search System Publications, New York.
- Dowling, H. G. H., Richard, M., George C.; Maxson, L. R. 1983. Biochemical evolution of colubrid snake phylogeny. J. Zool (Lond). 201: 309-329.
- Dowling, H. G.; C. A. Hass; S. B. Hedges; R. Highton, 1996. Snake relationships revealed by slow-evolving proteins: a preliminary survey. J. Zool. (Lond.), 240: 1-28.
- Dumeril, A. M. C. and G. D. Bibron, H.A. 1854. Erpétologie générale ou historie naturelle complete dès reptiles. Tome septimème: duexème partie, Paris.

- Dunn, E. R., 1928. A tentative key and arrangement of the American genera of Colubridae. Bull. Antiven. Inst. Am., 2(1): 18-24.
- Eernisse, D. J. e. K., A.G. 1993. Taxonomic Congruence versus Total Evidence, and Amniote phylogeny inferred from fossils, molecules, and morphology. Molecular Biology and Evolution 10(6): 1170-1195.
- Farris, J. S., Kallersjo, M., Kluge, A.G. and Bult, C (1995). "Testing significance of incongruence." Cladistics 10: 315-319.
- Felsenstein, J. 2004. Inferring Phylogenies. Sinauer Association.
- Ferreira, V.L. 2001. Revisão sistemática de *Pseustes* Fitzinger, 1843 (Serpentes, Colubrinae, Colubrini). Tese doutorado.
- Fitzinger, L. I. 1826. Neue Classification der Reptilien nach ihren natürlichen Verwandtschaften nebst einer Verwandtschafts - tafel und einem Verzeichnisse der Reptilien Sammlung des K.K. Zoologischen Museums zu Wien: J. G. Heubner.
- Frazzetta, T. H., 1959. Studies on the morphology and function of the skull in the Boidae (Serpentes). Part I. Cranial differences between *Python sebae* and *Epicrates cenchris*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard 119 (8): 453-472.
- Frazzetta, T. H., 1966. Studies on the morphology and function of the skull in the Boidae (Serpentes). Part II. Morphology and function of the jaw apparatus in *Python sebae* and *Python molurus*. J. Morph., 118: 217-296.
- Frazzetta, T. H., 1999. Adaptations and significance of the cranial feeding apparatus of the Sunbeam snake (*Xenopeltis unicolor*): Part I. Anatomy of the skull. J. Morph. 239: 27-43.
- Goloboff, P.; J. Farris & K. Nixon, 2003. T.N.T – Tree analysis using new technology. Programa e documentação disponível com os autores ou em [www.zmuc.dk/public/phylogeny](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny) .
- Gravlund, P. 2001. Radiation within the advanced snakes caenophidia with special emphasis on african opisthognathid colubrid, based on mitochondrial sequence data. Biol. J. Linn. Soc. 72: 99-114.
- Groombridge, B. 1979. On the vomer in Acrochordidae (Reptilia: Serpentes), and its cladistic significance. J. Zool., London 189: 559-567
- Gunther, A. 1858.. Catalogue of the colubrine snakes in the collection of the British Museum. London: Trustees of the British Museum.
- Hall, T. 2001. BioEdit. <http://www.mbio.ncsu.edu/RNaseP/info/programs/>

- Hedges, S. B. Maxon, L. 1996. Letters to the editor. *Mol Phyl. Evol.* 6(2): 312-319.
- Heise, P. J., L. R. Maxson, H. G. Dowling e B. Hedges, 1995. Higher-level snake phylogeny inferred from mitochondrial DNA sequences of 12S rRNA and 16S rRNA genes. *Mol. Biol. Evol.* 12(2):259-265.
- Hennig, W., 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois press. Urbana.
- Henning, W. 1965. *Phylogenetic systematics*. *Ann Rev Ecol Syst*: 97-116.
- Hillis, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:23-42.
- Hillis, D. M. 1994. "Homology in molecular biology." *Homology: the hierarchical basis of comparative biology*: 339-364.
- Hollis, J. L., 2006. Phylogenetics of the genus *Chironius* Fitzinger, 1826 (Serpentes, Colubridae) based on morphology. *Herpetologica*, 62(4): 435-453.
- Huelsenbeck, J. P., and F. Ronquist. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17:754-755.
- Huelsenbeck, J. P., J. J. Bull and C. W. Cunningham 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *Trends Ecology Evolution* 11: 152-158.
- Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 42 (3), 223-233.
- Kelly, C. M. R. and N. P. V. Barker, M.H. 2003. Phylogenetics of advanced snakes Caenophidia Based on four mitochondrial genes. *Syst. Biol.* 524: 439-459.
- Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries, and D. M. Williams 1998. *Cladistics: The Theory and Practice of Parsimony Analysis*. Second Edition. Oxford, Oxford University Press.
- Klaczko, J., Scrocchi, G. e Zaher H. (prelo) Hemipenial morphology and taxonomic status of *Chironius multiventris* Schmidt and Walker, 1943 and *Chironius foveatus* Bailey, 1955 (Serpentes, Colubridae). *Journal of Herpetology*.
- Kluge, A. G. 1988. Total evidence or taxonomic congruence: cladistics or consensus classification. *Cladistics* 14: 151-158.
- Kluge, A. G. 1999. The science of phylogenetic systematics: explanation, prediction, and test. *Cladistics* 15: 429-436.

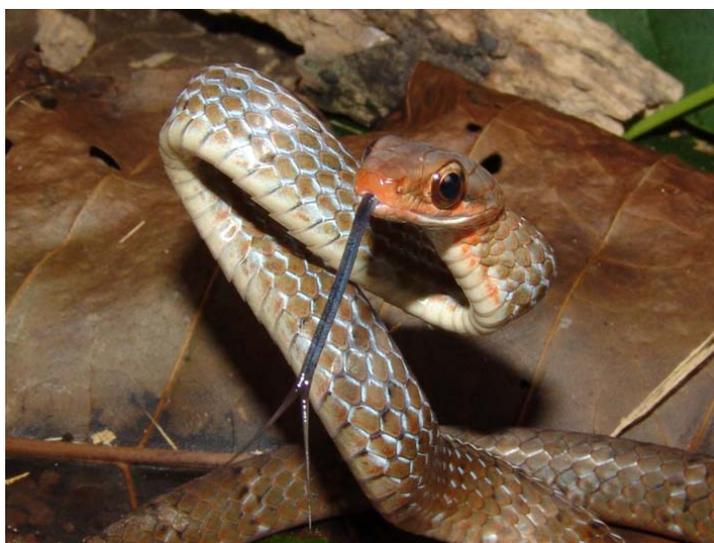
- Knight, A. & D. P. Mindell. 1994. On the Phylogenetic Relationship of Colubrinae, Elapidae, and Viperidae and the Evolution of Front-Fanged Venom Systems in Snakes. *Copeia* 1:1-9
- Kraus, F. e W.M. Brown , 1998. Phylogenetic relationships of colubroid snakes based on mitochondrial DNA sequences. *Zool. J. Linn. Soc.* 122: 455-487.
- Lawson R., Slowinski J.B., Crother, B.I. e F.T. Burbrink. 2005. Phylogeny of the Colubroidea (Serpentes): New evidence from mitochondrial and nuclear genes *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37:581–601.
- Lawson, R., and J. B. Slowinski. 2002. Phylogeny of the Colubroidea (Serpentes): new evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Copeia* 2002.
- Lecointre, G. e Deleporte, P. 2005. Total evidence requires exclusion of phylogenetically misleading data. *Zoologica Scripta* 34:101–117.
- Lewis, P. 2001. Phylogenetic systematics turns over a new leaf. *Trends in Ecology and Evolution.* 16:30-37.
- Lichtenstein, H. 1823.. Verzeichnifs der Dubletten des Zoologischen Museums der Konigl. Universität zu Berlin nebst Beschreibung vieler bisher unbekannter Arten von Säugetieren, Vögeln, Amphibien und Eischen. Berlin: t.Trautwein.
- Lohmann H (1996) Das Phylogenetische
- Lopez & Maxson 1995. Mitochondrial DNA sequence variation and genetic differentiation among colubrine snakes *Reptilia: (Colubridae: Colubrinae)*. *Bioch. Syst. And Ecol.* 23 5: 487-505.
- Lopez & Maxson 1996. Albumin and mitochondrial DNA evolution: Phylogenetic implications for colubrine snakes (*Colubridae: Colubrinae*). *Amphibia-Reptilia* 17: 247-259.
- Maddison W. P., D. R. Maddison. 2003. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Vers. 1.0.
- Manzani, P.R. e A.S. Abe. 1988. Sobre dois novos métodos de preparo do hemipênis de serpentes. *Memórias do Instituto Butantan*, 50 (1): 15-20.
- Marques, O. A. V., Sazima, I. 2003. Ontogenetic color changes may strengthen suggestion about systematic affinities between two species of *Chironius* (Serpentes, Colubridae). *Phyllomedusa* 2(1): 65-67.
- Marques, O. A. V.; A. Eterovic; C. Strüssmann; I. Sazima, 2005. *Serpentes do Pantanal – Guia Ilustrado*. Ed. Holos. Ribeirão Preto. 179 p.

- Marques, O. A.V.; A. Eterovic e I. Sazima, 2001. Serpentes da Mata Atlântica – Guia Ilustrado. Ed. Holos. Ribeirão Preto. 184 p.
- Marx, H. & G. B. Rabb, 1972. Phyletic analysis of fifty characters of advanced snakes. *Fieldiana, Zool.* 63: 1-321.
- Matioli, S. R. 2001. *Biologia molecular e evolução*. 1. ed. Ribeirão Preto, SP: Holos, Editora, 2001. v. 1.
- Mau, B. & M. A. Newton. 1997. Phylogenetic inference for binary data on dendograms using Markov chain Monte Carlo. *J. Comput. Graph. Stat.* 6:122–131
- Mau, B., M. A. Newton, B. Larget. 1999. Bayesian phylogenetic inference via Markov chain Monte Carlo methods. *Biometrics.* 55:1–12
- McDowell, S. B. 1986. The architecture of the corner of the mouth of colubroid snakes. *Journal of Herpetology*.
- McDowell, S.B., 1987. Systematics pp. 3-50. In: R.A. Seigel, J.T. Collins e S.S. Noak (Eds.), *Snakes: Ecology and evolutionary biology*. MacMillan Publishing Company. New York.
- McDowell, S.B., 1987. Systematics. In: R.A. Seigel, J.T. Collins e S.S. Noak (Eds.), *Snakes: Ecology and evolutionary biology*. MacMillan Publishing Company. New York. pp. 3-50.
- Merrem, B. 1820.. *Versush eines systems der amphibian. Tentamen systematics Amphibiorum*. Marburg: Johann C. Krieger.
- Miyamoto, M. M. a. M. W. Fitch. 1995. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology* 41(1): 64-76.
- Myers, C. W. & J. E. Cadle, 1994. A new genus for South American snakes related to *Rhadinaea obtusa* (Colubridae) and resurrection of *Taeniophallus* Cope for the “*Rhadinaea*” *brevirostris* group. *Am. Mus. Novitates* 3102: 33pp.
- Nagy, Z. T., Lawson, R., Utiger, J. e Wink. M. 2004. Molecular systematics of racers, whipsnakes and relatives (Reptilia: Colubridae) using mitochondrial and nuclear markers
- Nei, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press.
- Nixon, C. K. & J. M. Carpenter, 1993. On Outgroups. *Cladistics* 9: 413-426
- Nixon, -K. C and Carpenter, J. M. 1996. On simultaneous analysis. *Cladistics.* 12(3): 221-241

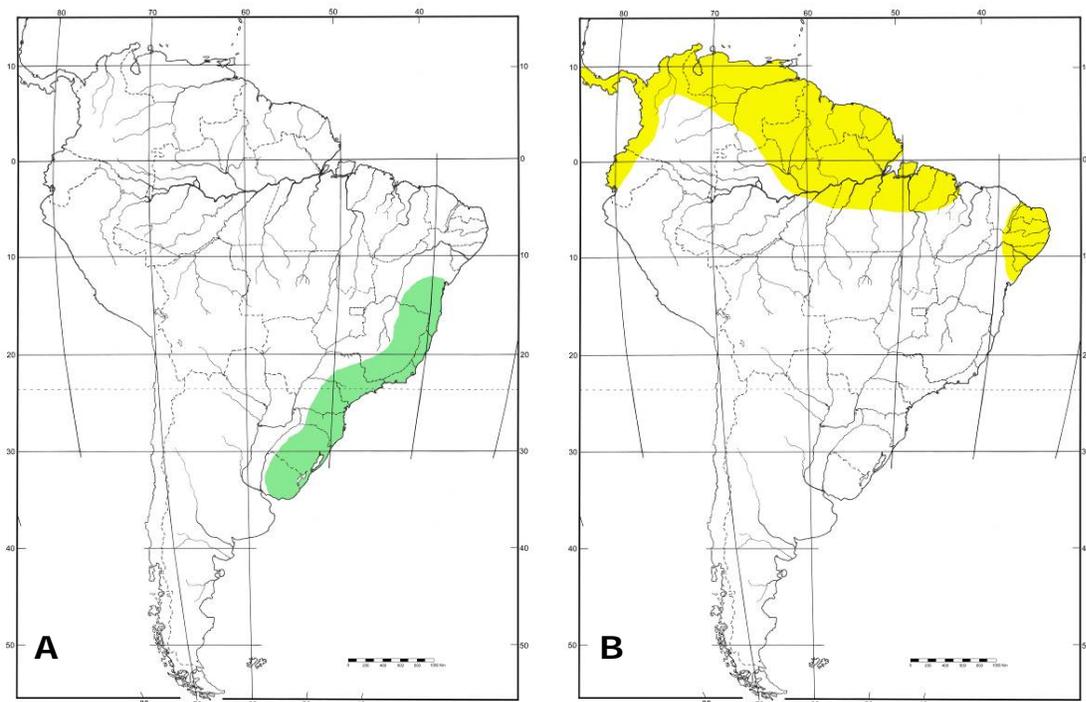
- Page, R. D. M., 2001. Nexus Data Editor version 0.5.0. <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/NDE/nde.html>
- Pagel, M. 1999. The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. *Systematic Biology* 48: 612-622.
- Palumbi, S. R. e E. C. METZ. 1991. Strong reproductive isolation between closely related tropical sea urchins (genus *Echinometra*). *Molecular Biology and Evolution* 8:227-239.
- Pesantes, O.S., 1994. A Method for Preparing the Hemipenis of Preserved Snakes. *Journal of Herpetology*. 28(1): 93-95.
- Peters, J. A. e B. Orejas-Miranda, 1970. Catalogue of the Neotropical Squamata. Pt. I:Snakes. Smithsonian Inst. Press. Washington.
- Posada, D. and Crandall, K.A. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14(9): 817-818.
- Pough, F. H., R. M. Andrew, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky & K. D. Wells, 2004. *Herpetology*. 3rd Edition Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Rieppel, O. & H. Zaher, 2001. The development of the skull in *Acrochordus granulatus* (Schneider) (Reptilia: Serpentes), with special consideration of the otico-occipital complex. *J. Morph.* 249: 252-266.
- Rieppel, O. 1976. The homology of the laterosphenoid bone in snakes. *Herpetologica* 32: 426-429.
- Rieppel, O. 1977. Studies on the skull of the Henophidia (Reptilia: Serpentes). *J. Zool.* 181: 145-173.
- Rieppel, O. 1978. The evolution of the naso-frontal joint in snakes and its bearing on snake origins. Sonderdruck aus *Z. f. zool. Systematik und Evolutionforschung* 16: 14-27.
- Rossman, D. A. & Williams, K. L. 1966. Defensive behavior of the South American colubrid snakes *Pseustes sulphureus* (Wagler) and *Spilotes pullatus* (Linnaeus). *Proceedings of the Louisiana Academy of Sciences*. 29: 152-156.
- Ruthven, A. G. 1922. The amphibians and reptiles of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*. 8:1-69.
- Saint, K. M., Austin, C. C., Donnellan, S.C., Hutchinson, M.N. 1998. C-mos, A nuclear marker useful for squamate phylogenetic analysis. *Mol. Phyl. Evol.* 10 (2): 259-263.

- Schätti, B.; Utiger, U., 2001. Hemerophis, a new genus for Zamenis socotrae Günther, and a contribution to the phylogeny of Old World racers, whipsnakes and related genera (Reptilia: Squamata: Colubrinae). Rev. Suisse Zool. 108, 919–948.
- Schlegel, H. 1837. Essai sur la Physionomie des serpentes. 2. Leiden, Amsterdam: M.H.Schonekat.
- Song, J. e Parenti, L. 1995. "Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstration of bone, cartilage, and nerves." Copeia. 1995(1):118-124.
- Swofford, D. I. e G. J Olsen; 1990. Phylogeny Reconstruction. In: D. M. Hillis e C. Moritz (eds). Molecular Systematics. Sinauer Associates. Sunderland. pp. 411-501.
- Tiemeier, O. W. 1940. "The dermestid method of cleaning skeletons." Bull. Uni. Of Kansas. 41(22): 377-38.
- Underwood, G., 1967. A Contribution to the classification of snakes. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- Vanzolini, P.E.; Costa, A.M.M.R. e Vitt, L.J. 1980. Répteis das Caatingas, Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências.
- Vidal, N. & S. B. Hedges, 2002. Higher level relationships of caenophidian snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. C. R. Biologies 325: 987-995
- Vidal, N.; S. G. Kindl; A. Wong & B. Hedges, 2000. Phylogenetic relationships of xenodontine Snakes from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 14:389-402
- Wagler, J. 1830. Naturliches System der Amphibien, mit vorangerhender Classification der Saugetiere und Vogeln. Munchen, Stuttgart und tubinger: J.G.Cotta.
- Wiens, J. J. a. B. D. H. 2000. "War of the iguanas: conflicting molecular and morphological phylogenies and long-branch attraction in iguanid lizards." Systematic Biology 49: 143-159.
- Zaher, H. e Prudente, A. L. 2003. Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. Herpetological Review, Estados Unidos 34(4):295-302.

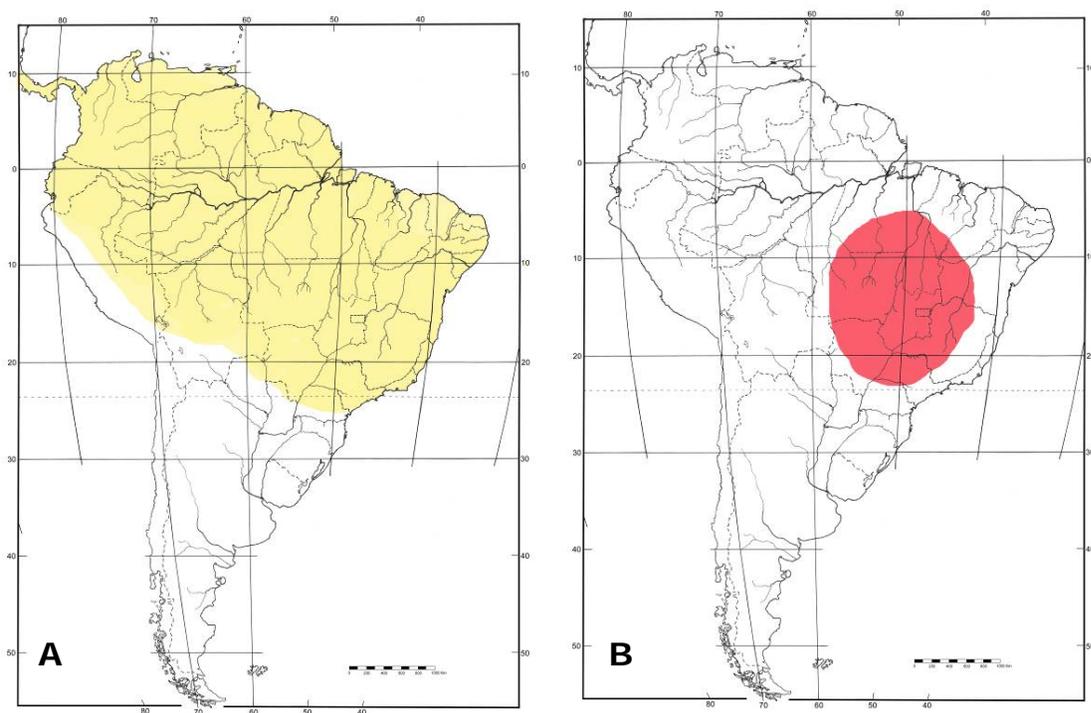
Zaher, H., 1999. Hemipenial Morphology of the South American Xenodontine Snakes, with a Proposal for a Monophyletic Xenodontinae and a Reappraisal of Colubroid Hemipenis. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 240: 1-168.

**A****B****C**

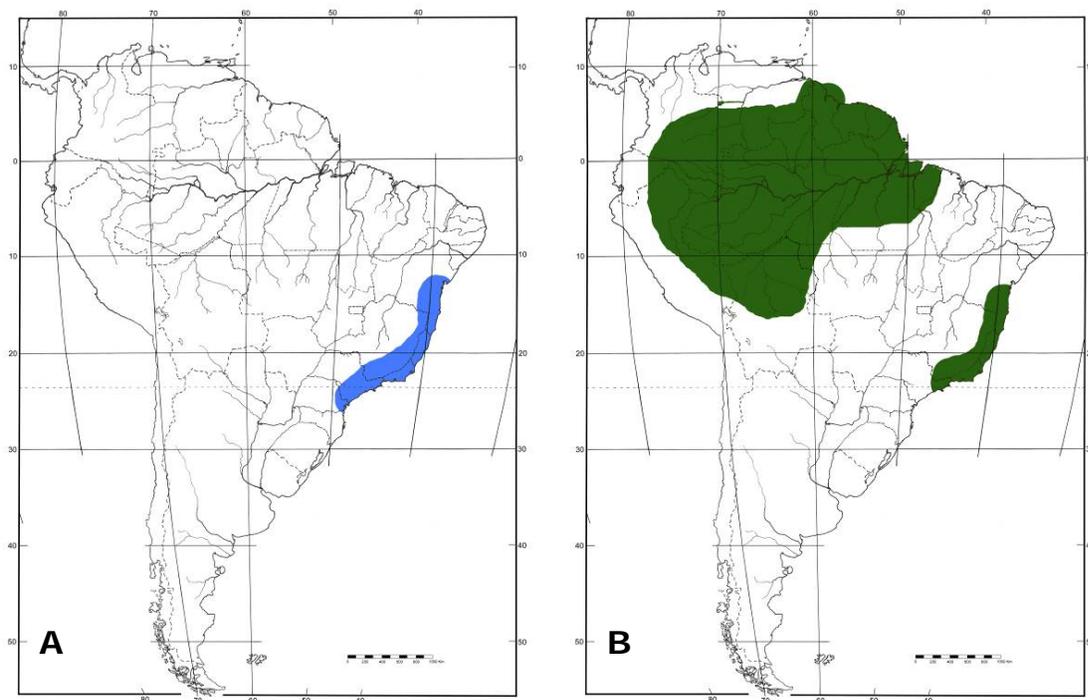
**Figura 1:** **A.** *Chironius bicarinatus*, foto Pedro Bernardo, **B.** *Chironius fuscus*, foto Felipe Curcio, **C.** *Chironius scurrulus*, foto Dante Pavan



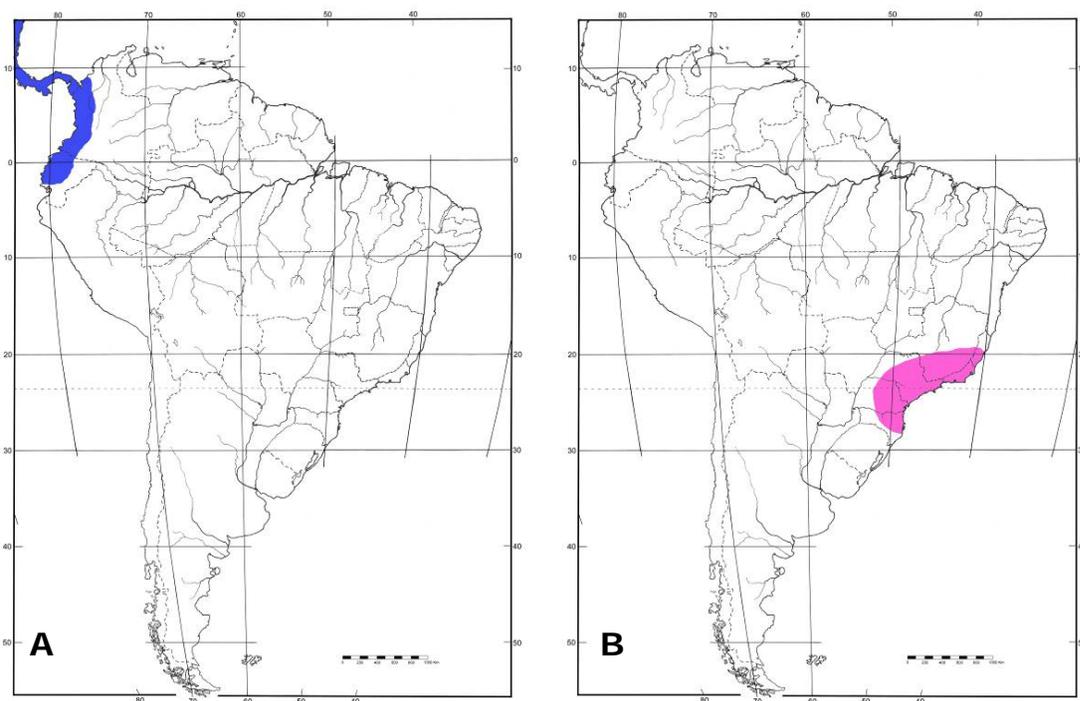
**Figura 2:** Mapas de distribuição geográfica modificados de Dixon *et al.* (1993).  
**A.** *Chironius bicarinatus*; **B.** *Chironius carinatus*



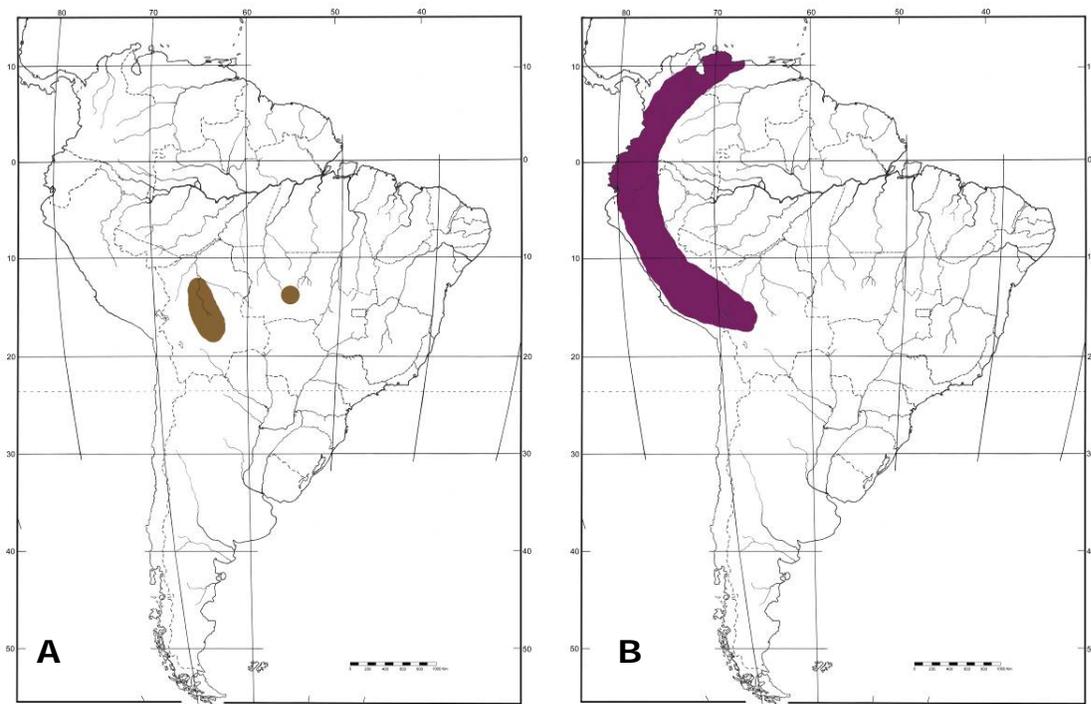
**Figura 3:** Mapas de distribuição geográfica modificados de Dixon *et al.* (1993).  
**A.** *Chironius exoletus*; **B.** *Chironius flavolineatus*.



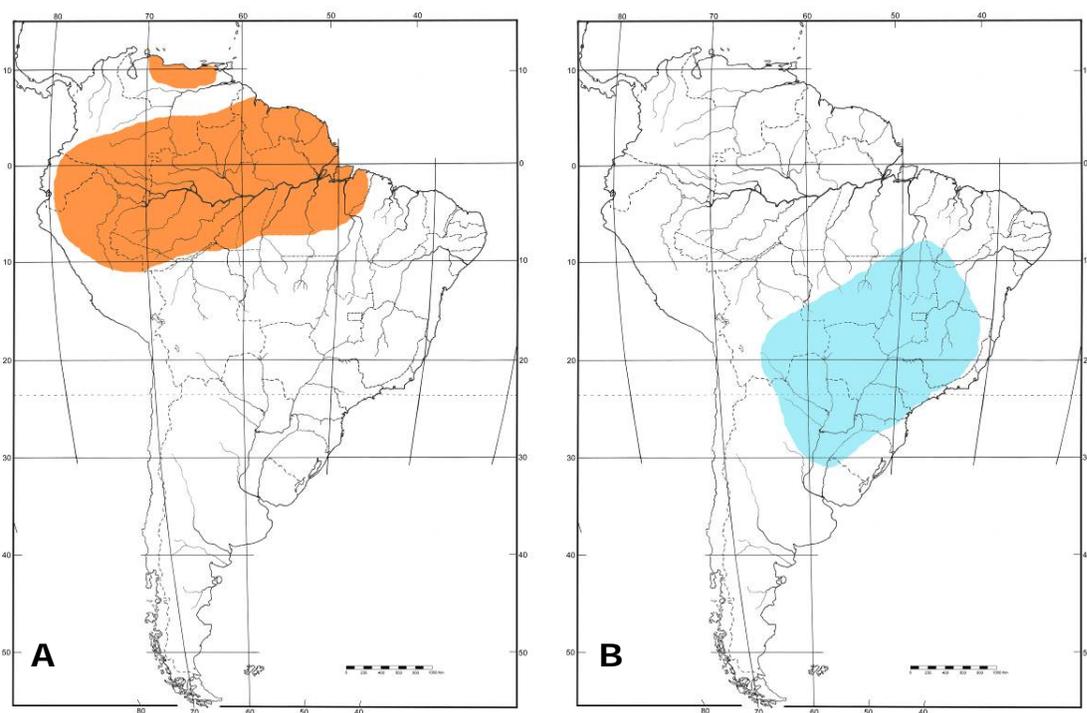
**Figura 4:** Mapas de distribuição geográfica modificados de Dixon *et al.* (1993).  
**A.** *Chironius foveatus*; **B.** *Chironius fuscus*



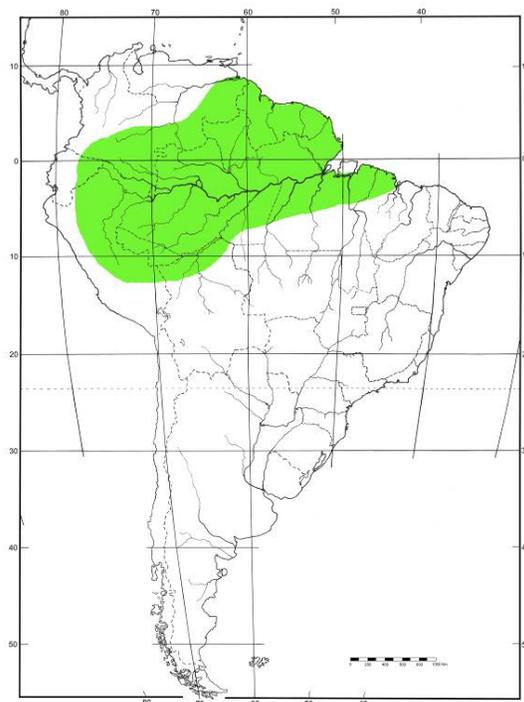
**Figura 5:** Mapas de distribuição geográfica modificados de Dixon *et al.* (1993).  
**A.** *Chironius grandisquamis*; **B.** *Chironius laevicollis*



**Figura 6:** Mapas de distribuição geográfica modificados de Dixon *et al.* (1993).  
**A.** *Chironius lauenti*; **B.** *Chironius monticola*



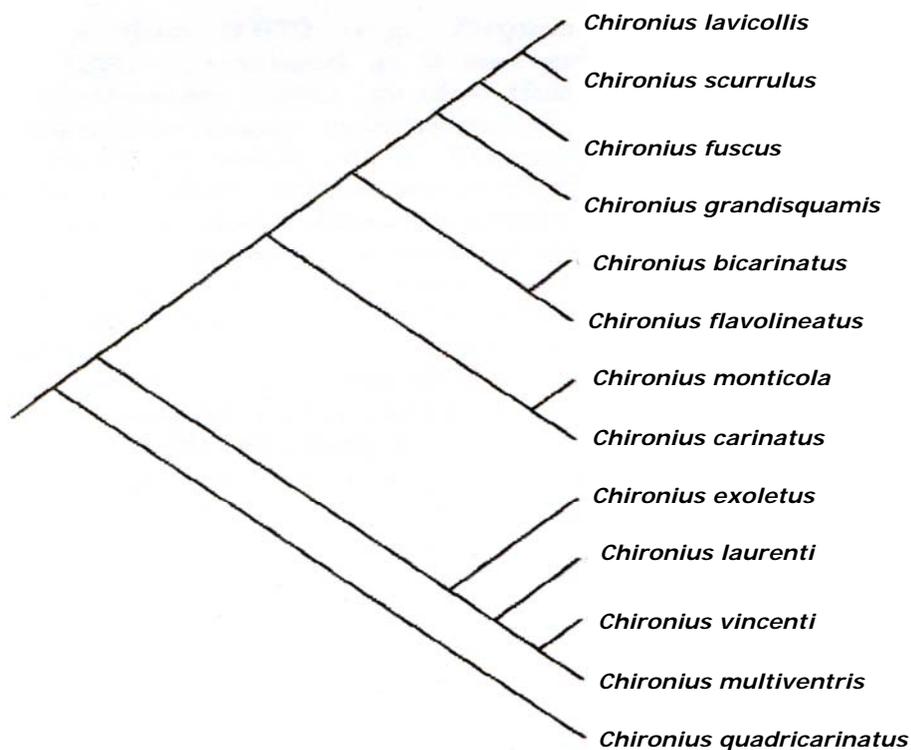
**Figura 7:** Mapas de distribuição geográfica modificados de Dixon *et al.* (1993).  
**A.** *Chironius multiventris*; **B.** *Chironius quadricarinatus*



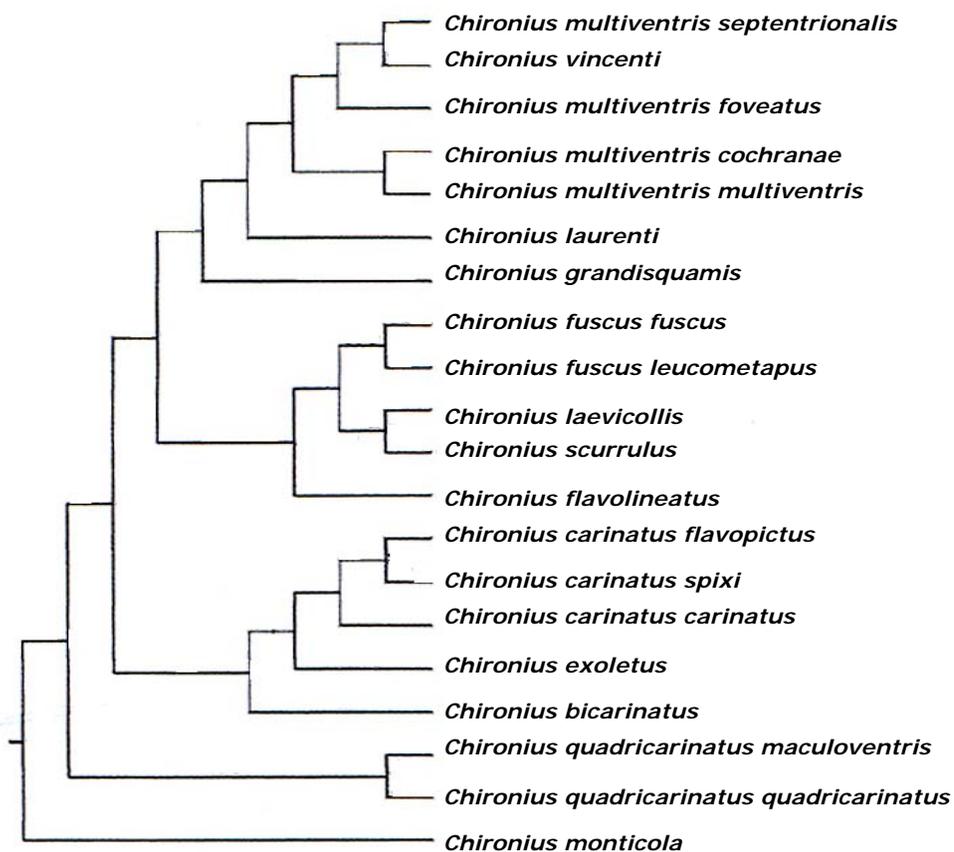
**Figura 8:** Mapas de distribuição geográfica modificados de Dixon *et al.* (1993).  
*Chironius scurrulus*



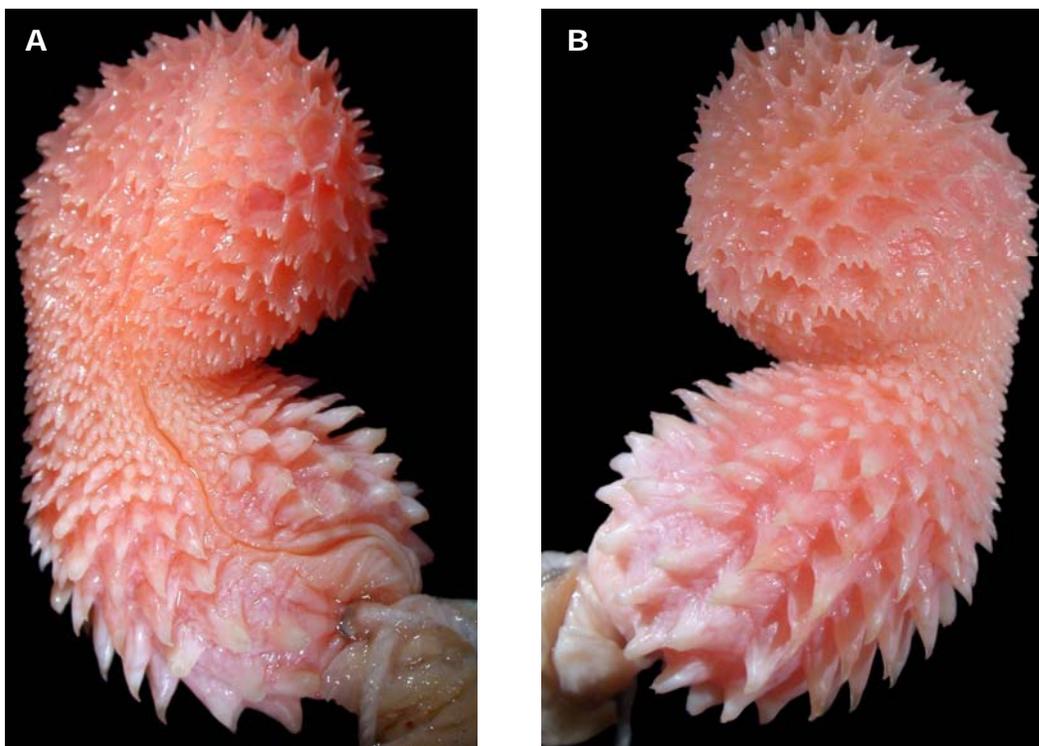
**Figura 9:** Mapas de distribuição geográfica modificados de Dixon *et al.* (1993).  
*Chironius vincenti*



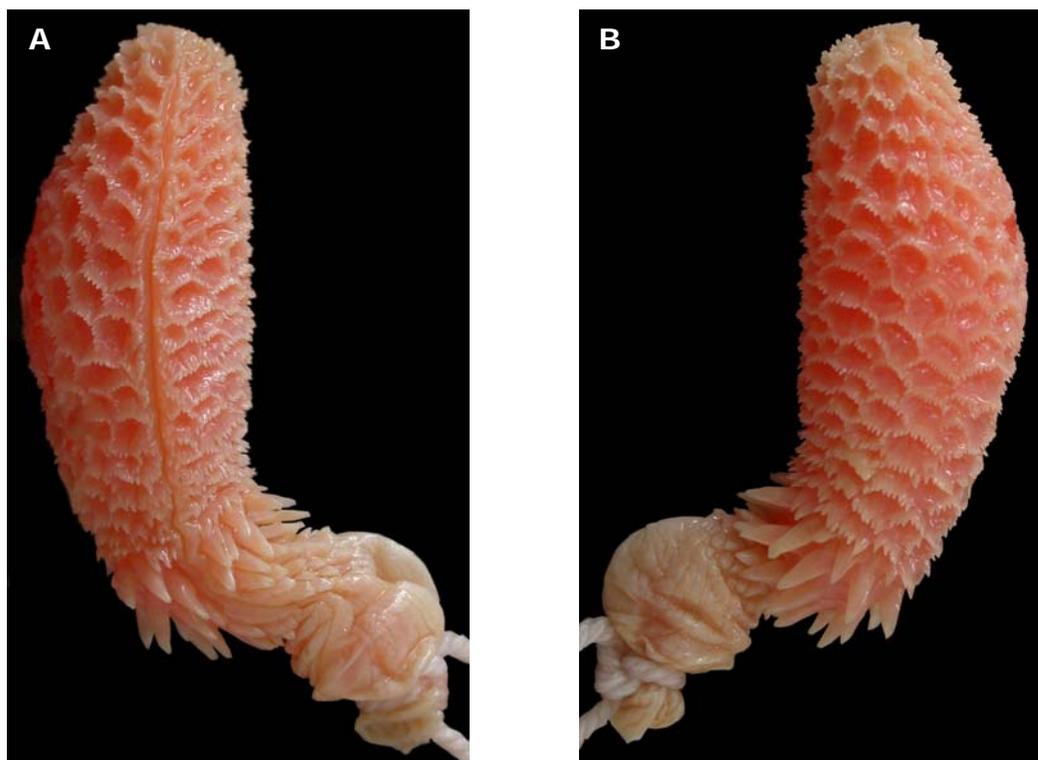
**Figura 10:** Filogenia do gênero *Chironius* proposta por Dixon et al. (1993)



**Figura 11:** Filogenia do gênero *Chironius* proposta por Hollis (2006)



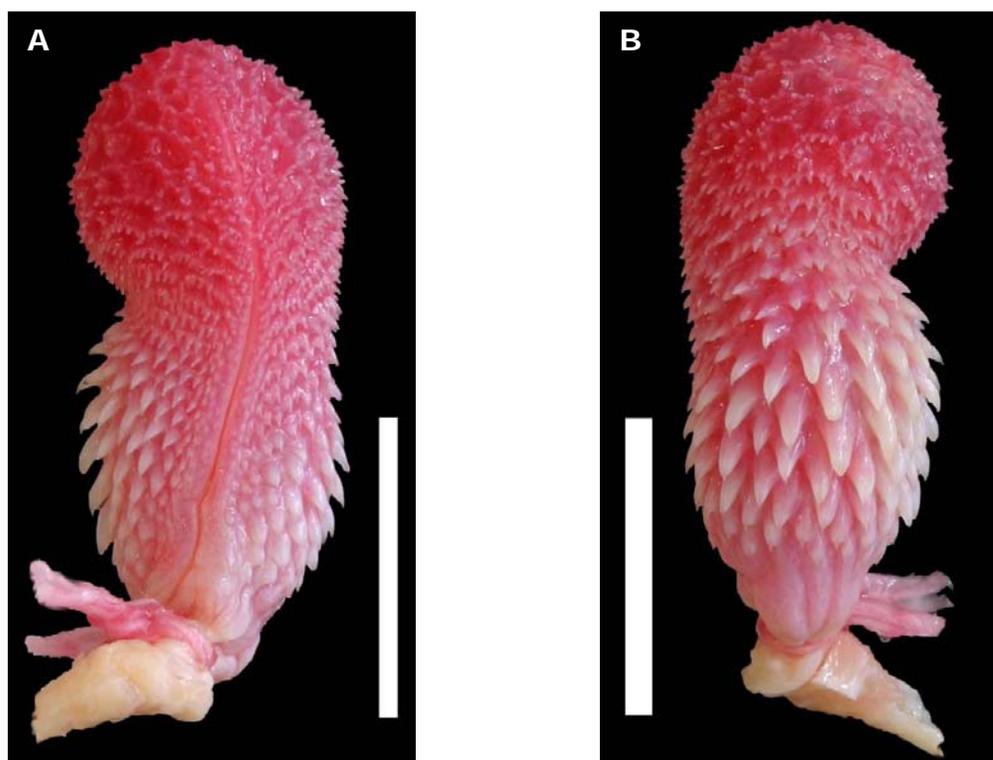
**Fig. 12:** Hemipenis de *Chironius bicarinatus*(IB 55660): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



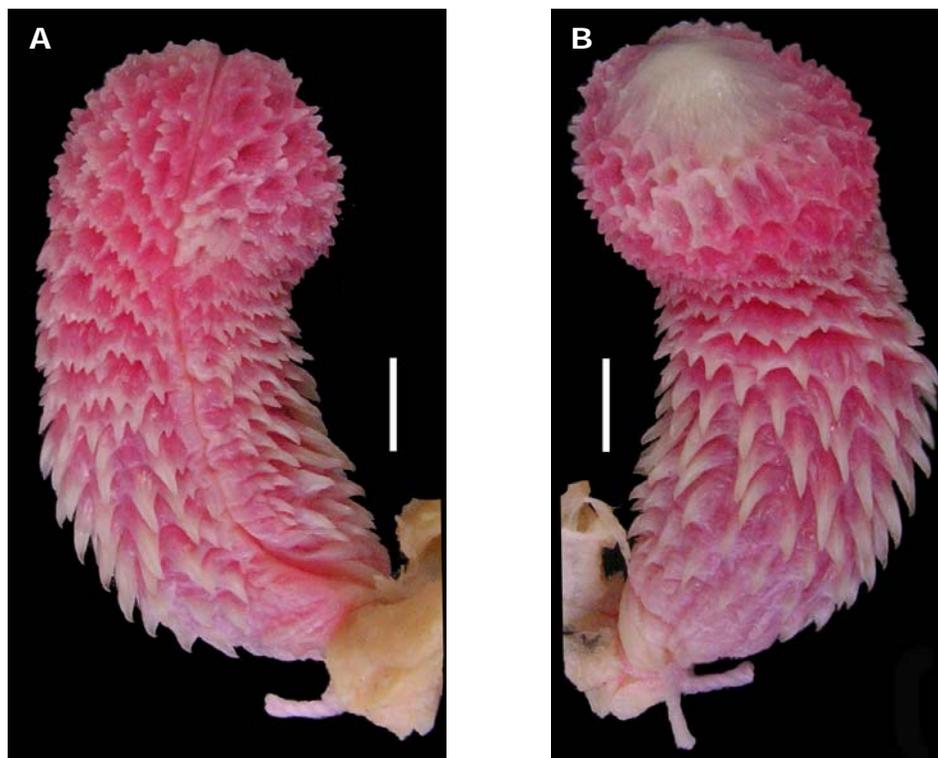
**Fig. 13:** Hemipenis de *Chironius carinatus* (IB 21758): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



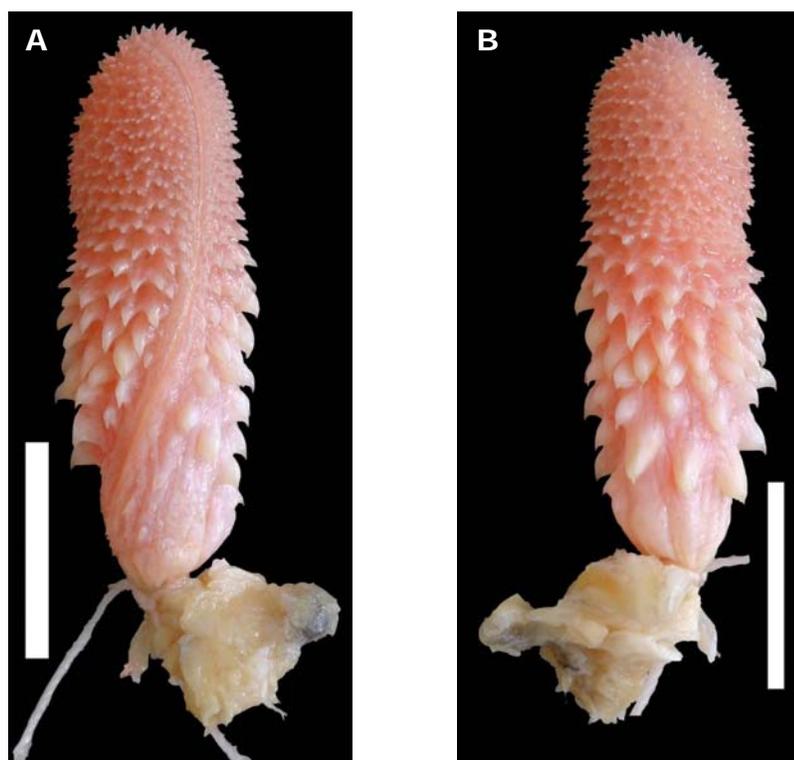
**Fig. 14:** Hemipenis de *Chironius exoletus*(MZUSP 13047): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



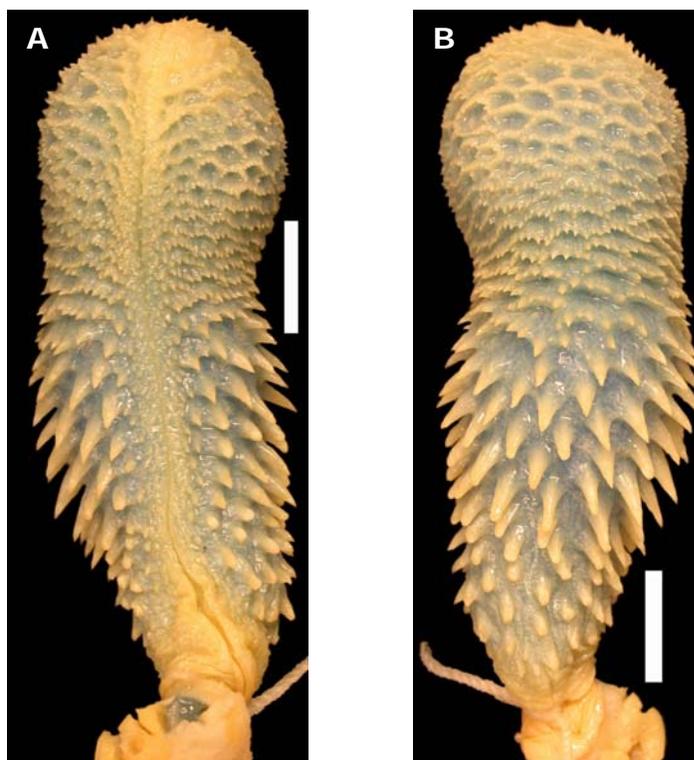
**Fig. 15:** Hemipenis de *Chironius flavolineatus*(MZUSP 11843): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



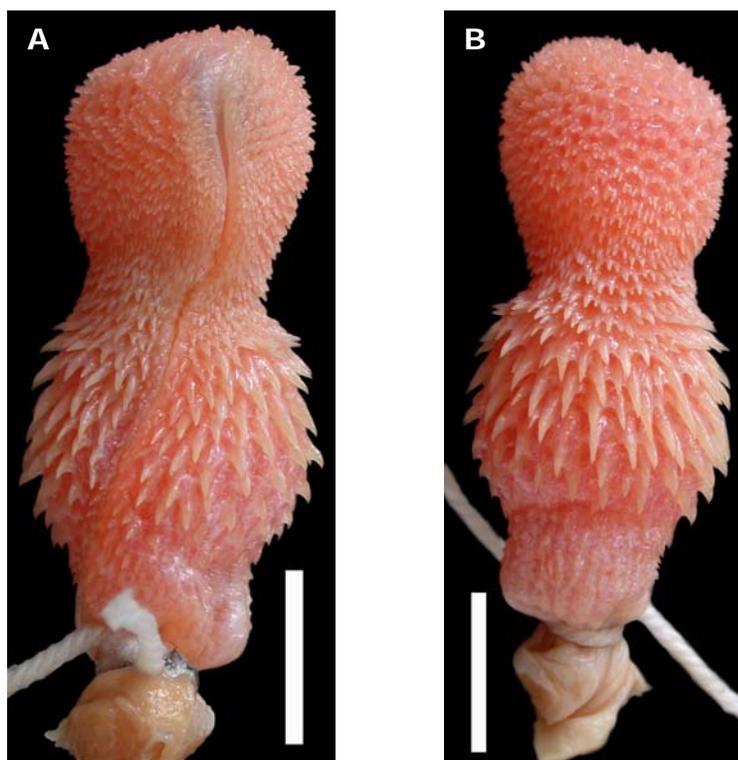
**Fig. 16:** Hemipenis de *Chironius foveatus* (IB 57786): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



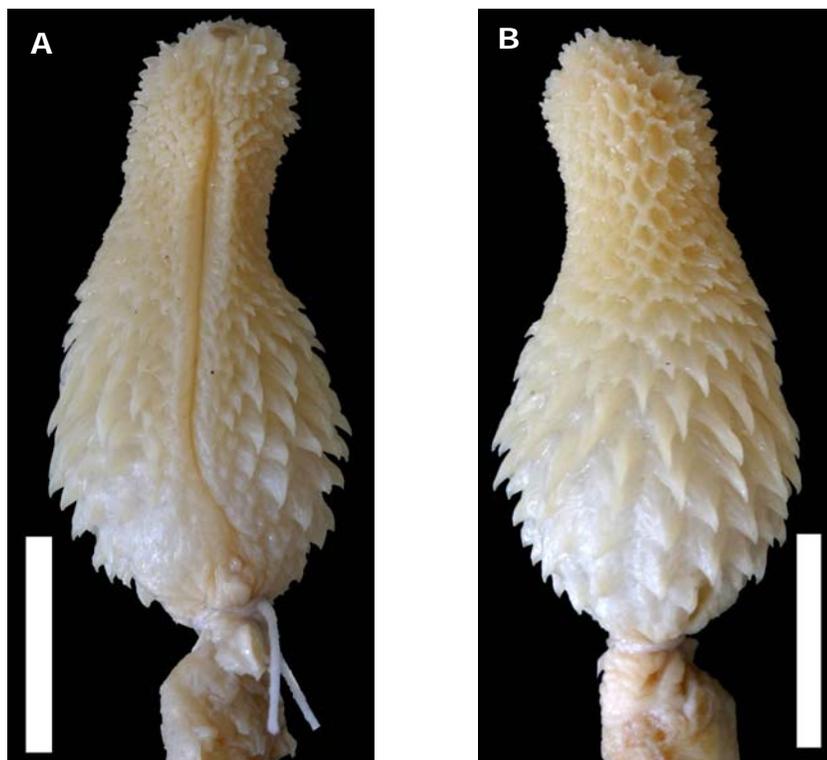
**Fig. 17:** Hemipenis de *Chironius fuscus* (MZUSP 11131): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



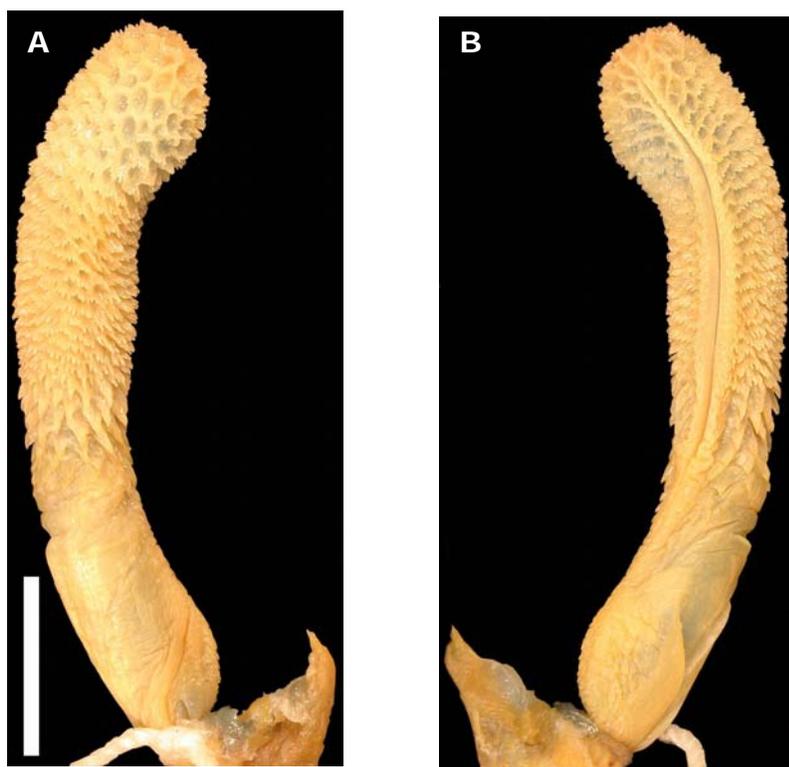
**Fig. 18:** Hemipenis de *Chironius grandisquamis* (KU 108295): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



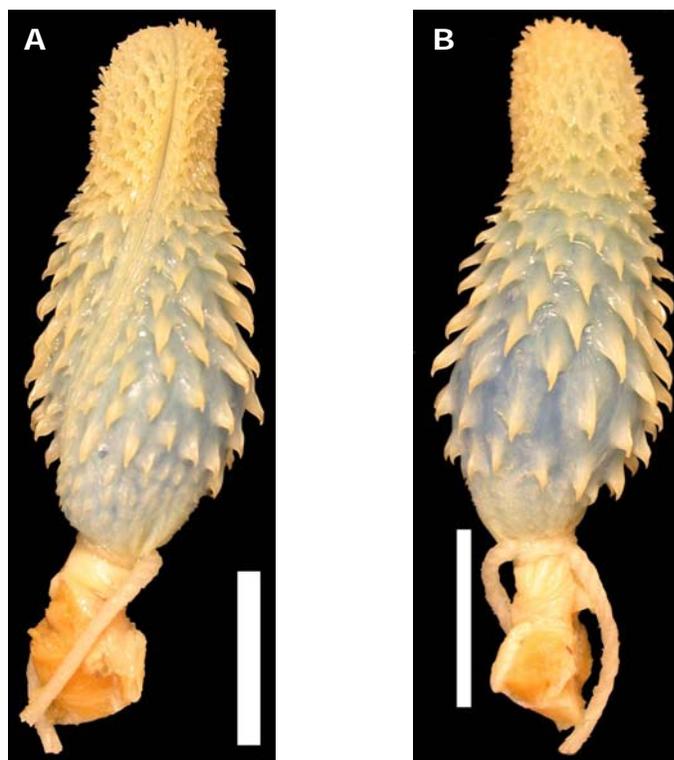
**Fig. 19:** Hemipenis de *Chironius laevicollis*(IB 1236):**A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



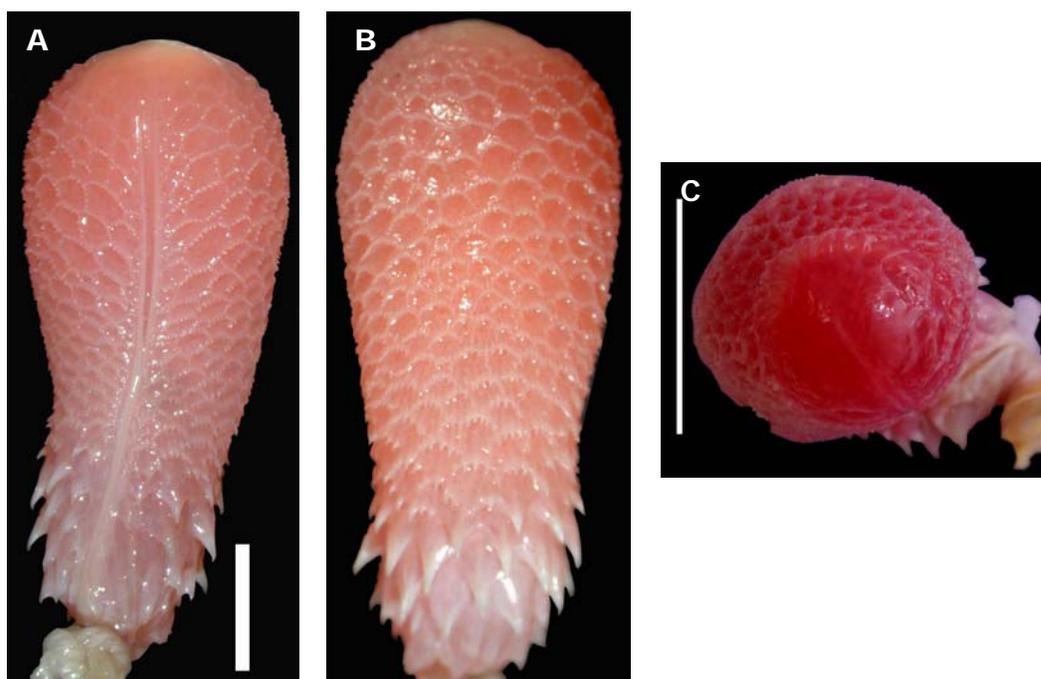
**Fig. 20:** Hemipenis de *Chironius laurenti* (UFMT 1528): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



**Fig. 21:** Hemipenis de *Chironius monticola* (NMNH 346216): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



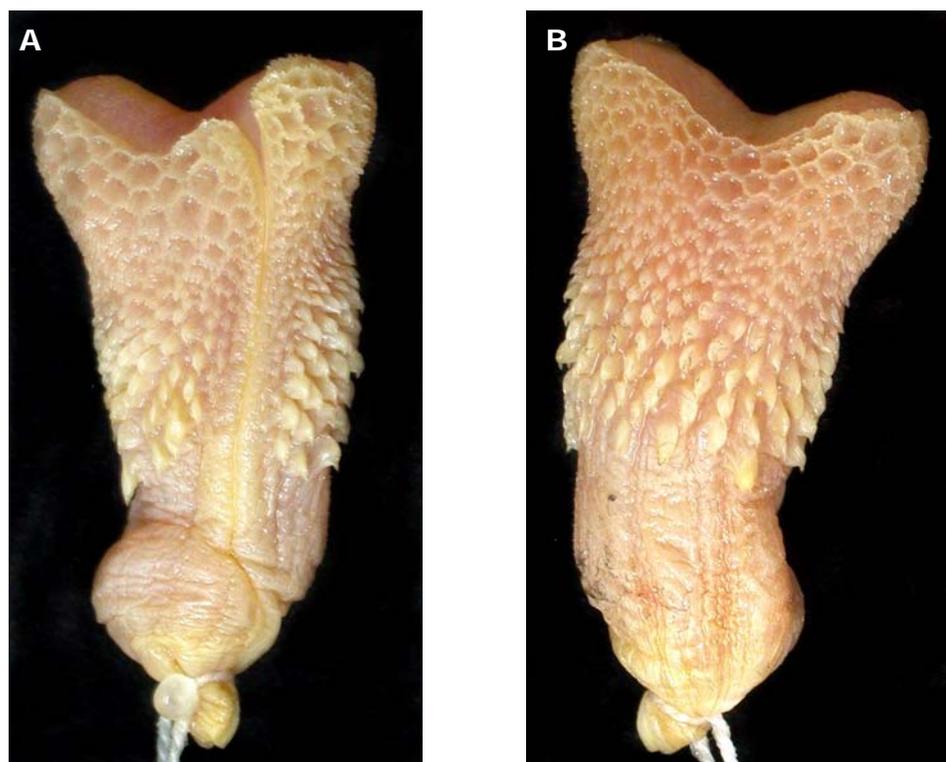
**Fig. 22:** Hemipenis de *Chironius multiventris* (KU 126009): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



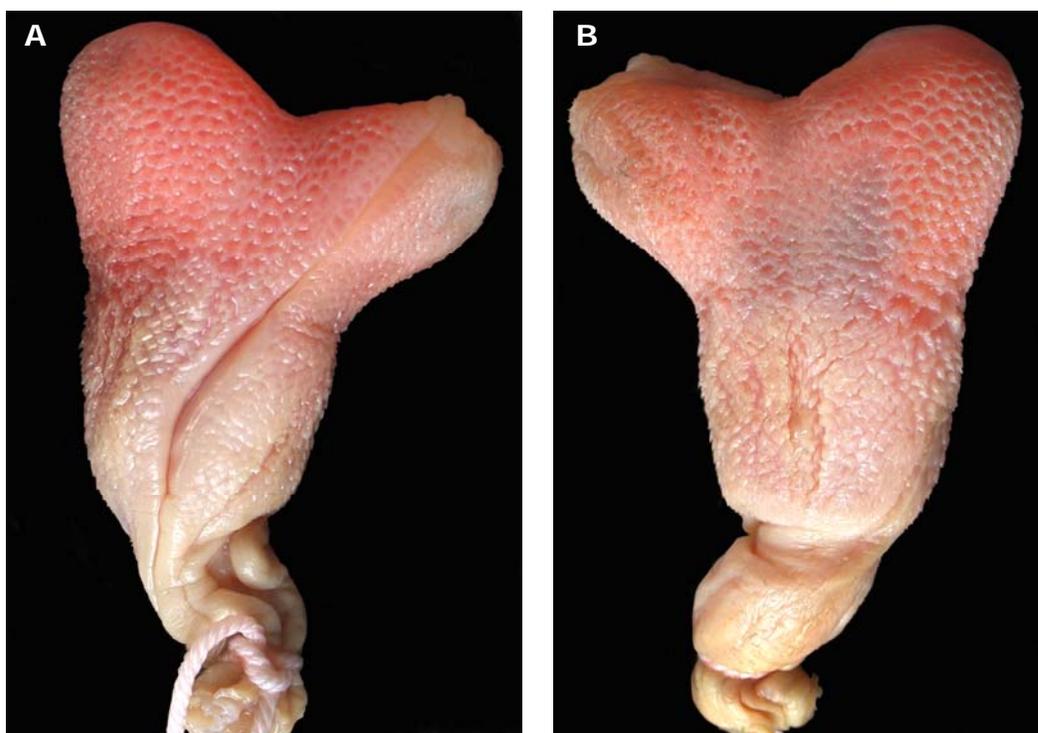
**Fig. 23:** Hemipenis de *Chironius quadricarinatus* (MZUSP 14484): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada **C:** Vista Apical



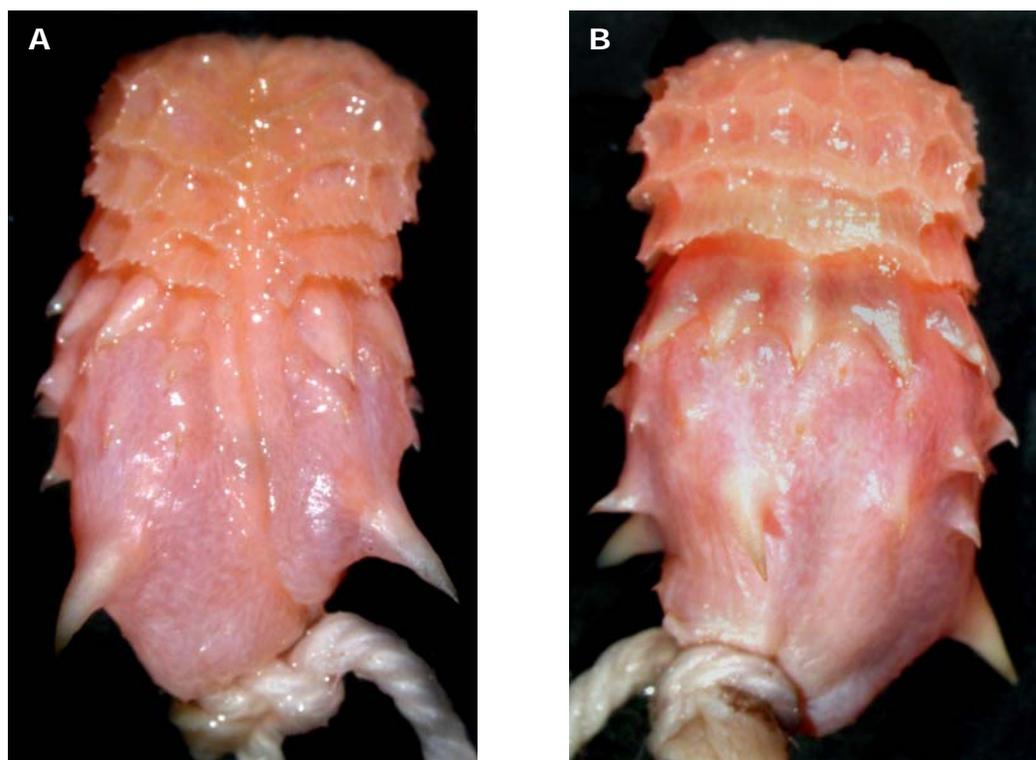
**Fig. 24:** Hemipenis de *Chironius scurrulus*(MZUSP 10883): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



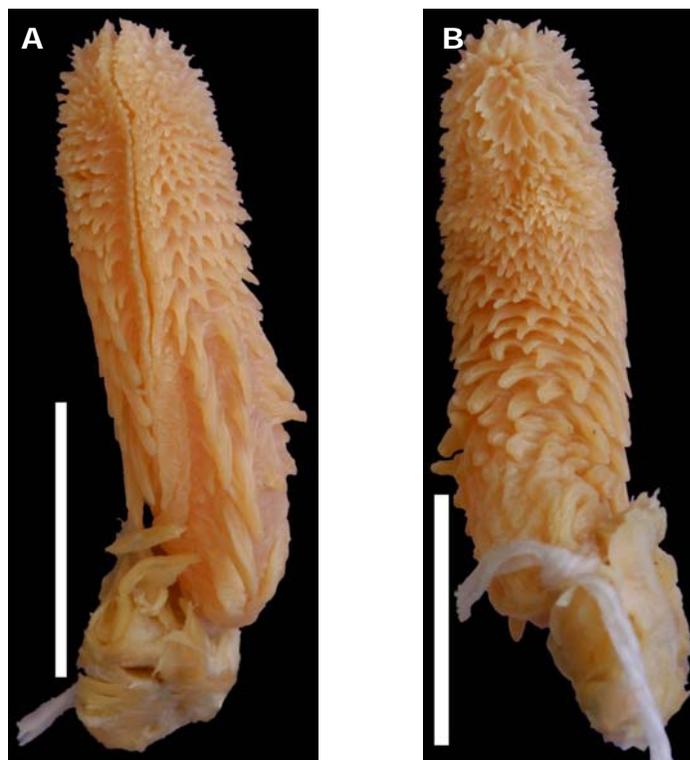
**Fig. 25:** Hemipenis de *Coluber constrictor*: **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



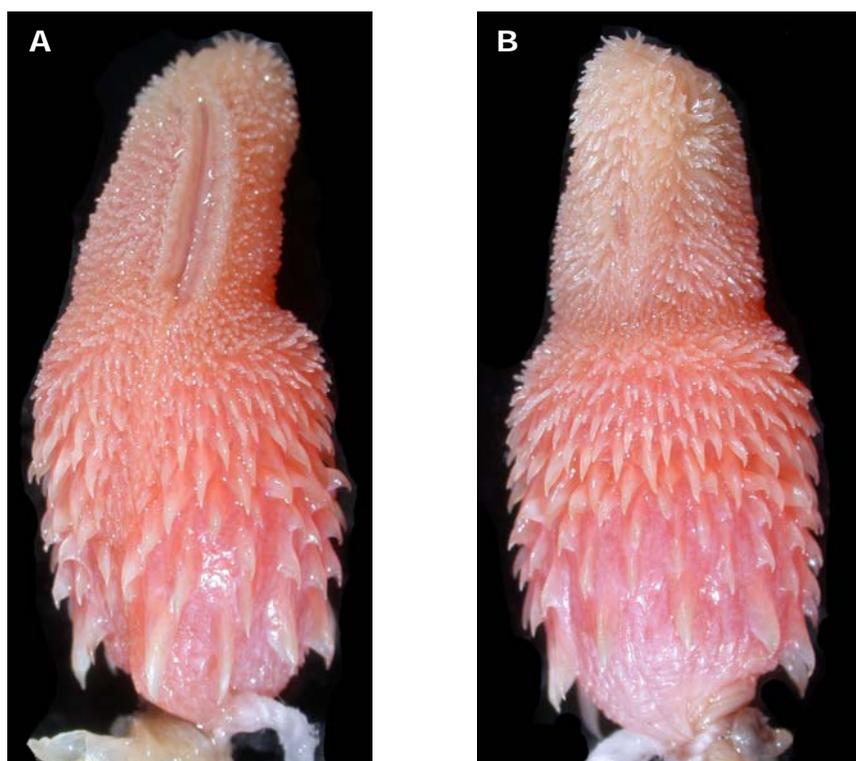
**Fig. 26:** Hemipenis de *Drymarchon corais* (IB 21740): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



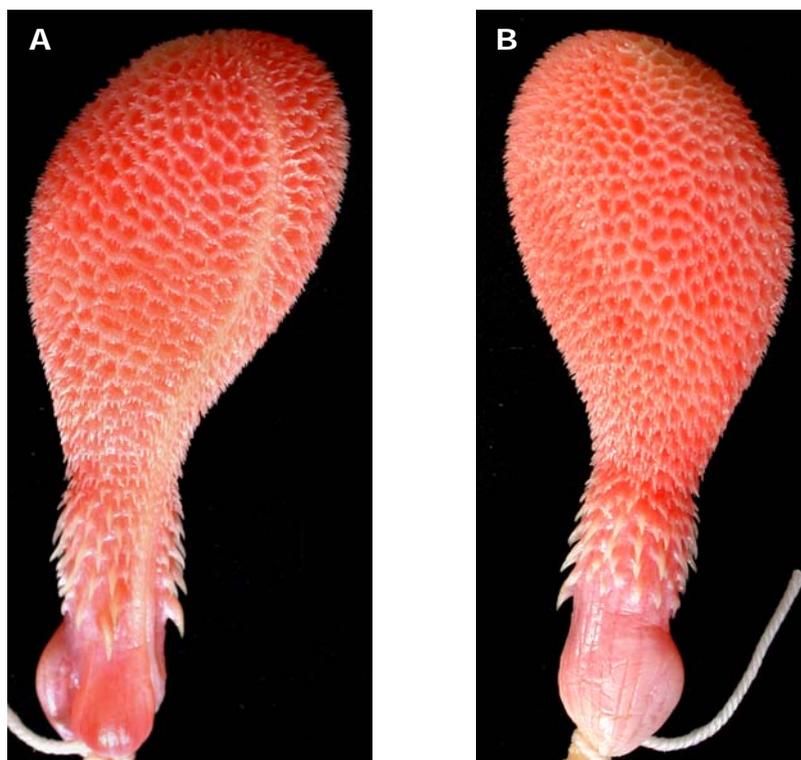
**Fig. 27:** Hemipenis de *Dendrophidion dendrophis* (IB 53255): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



**Fig. 28:** Hemipenis de *Drymoluber dichrous* (MZUSP 10424): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



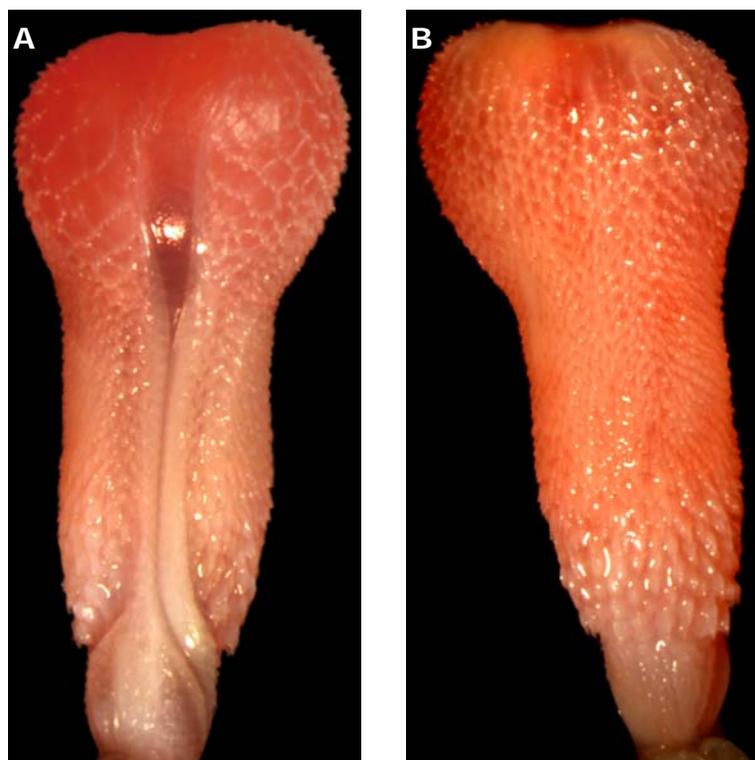
**Fig. 29:** Hemipenis de *Leptophis ahaetulla* (IB 53938): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



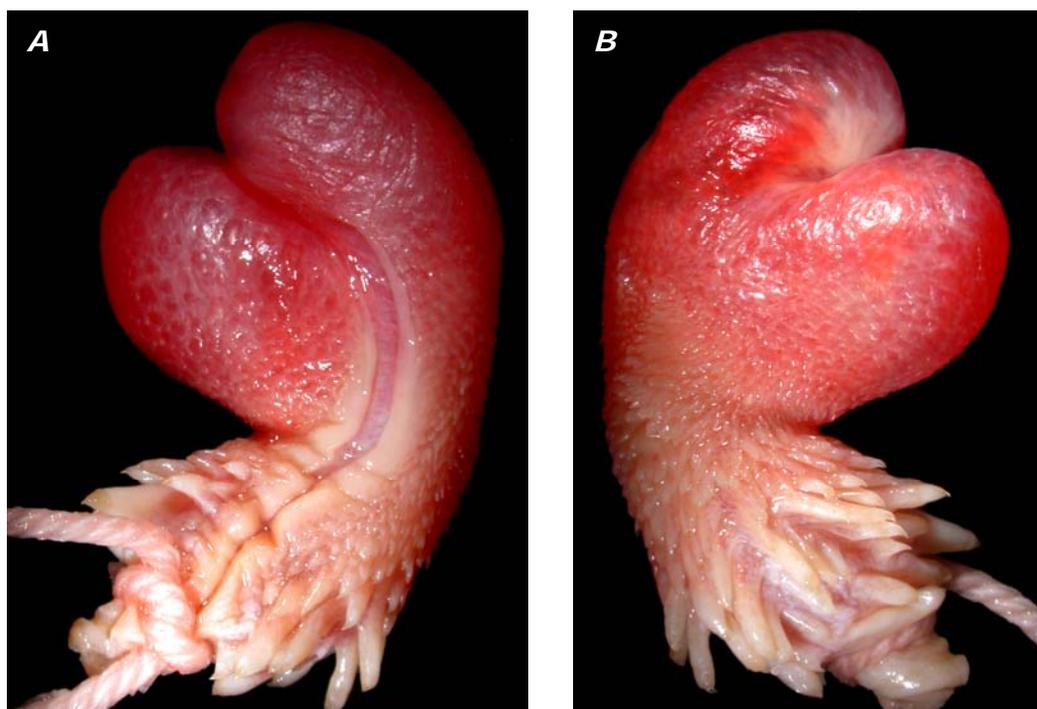
**Fig. 30:** Hemipenis de *Mastigodryas bifossatus* (IB 53533): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



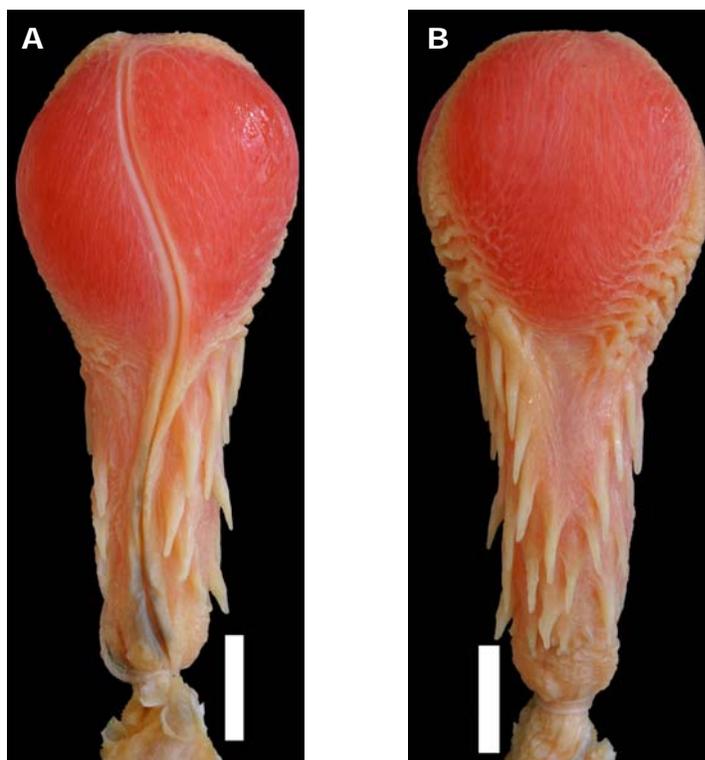
**Fig. 31:** Hemipenis de *Mastigodryas boddaerti* (IB 13745): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



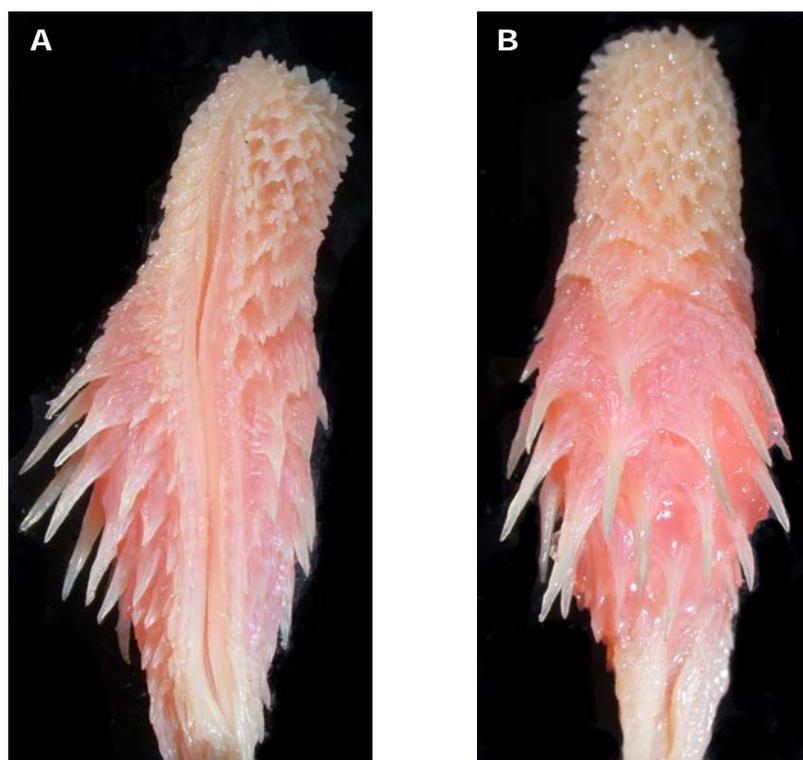
**Fig. 32:** Hemipenis de *Oxybelis aeneus* (IB54640): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



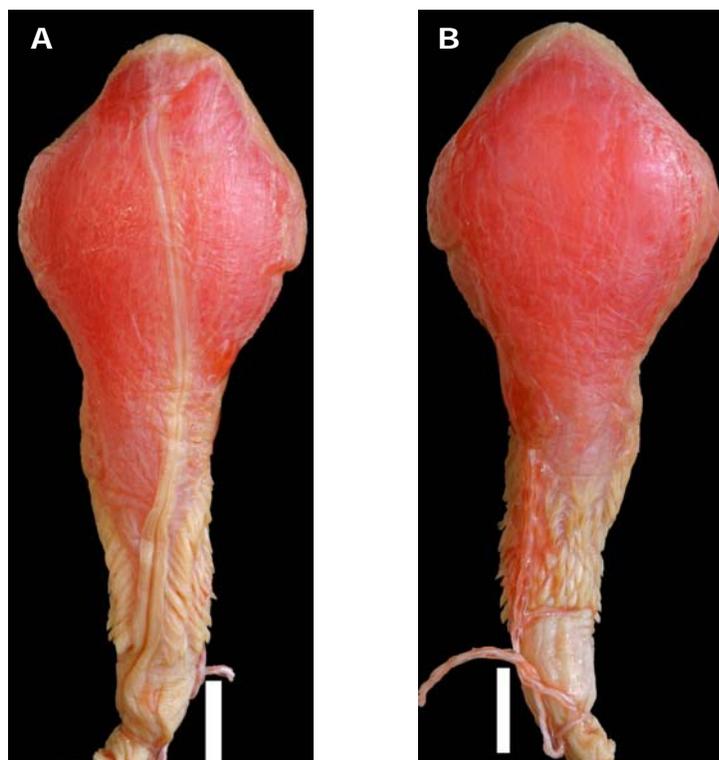
**Fig. 33:** Hemipenis de *Oxybelis fulgidus* (IB54650): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



**Fig. 34:** Hemipenis de *Pseustes sulphureus* (IB 68260): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



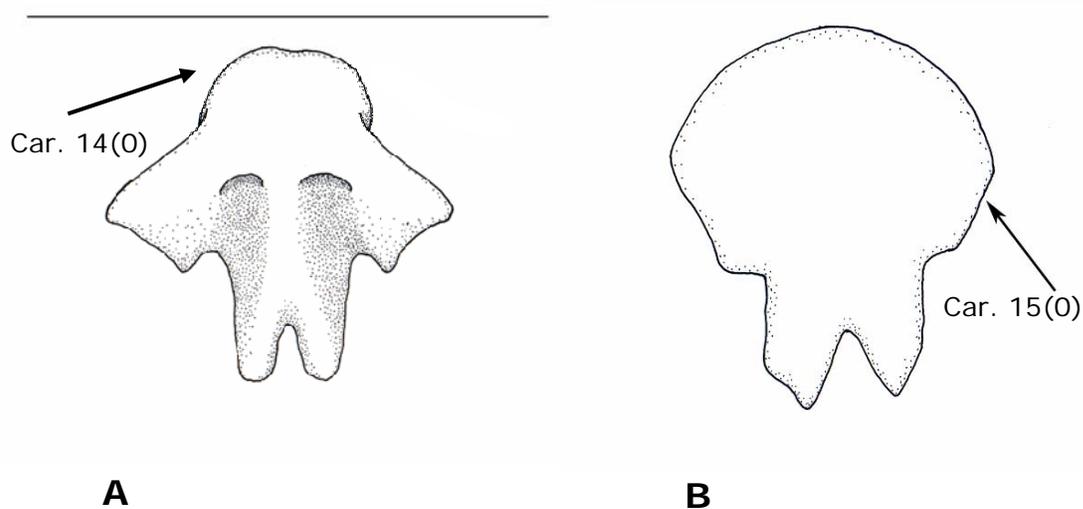
**Fig. 35:** Hemipenis de *Rhinobothryum lentiginosum* (MZUSP 9520): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



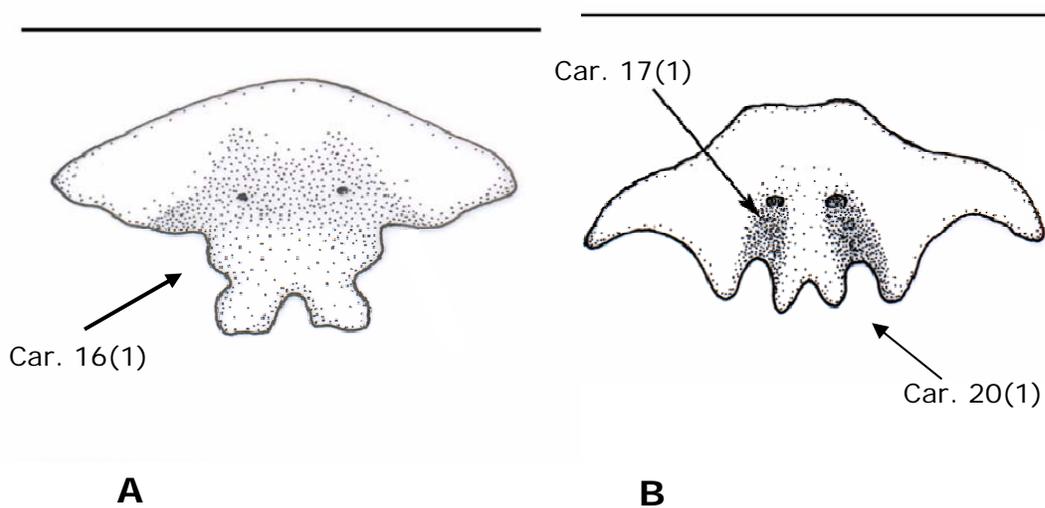
**Fig. 36:** Hemipenis de *Spilotes pullatus* (IB 18667): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



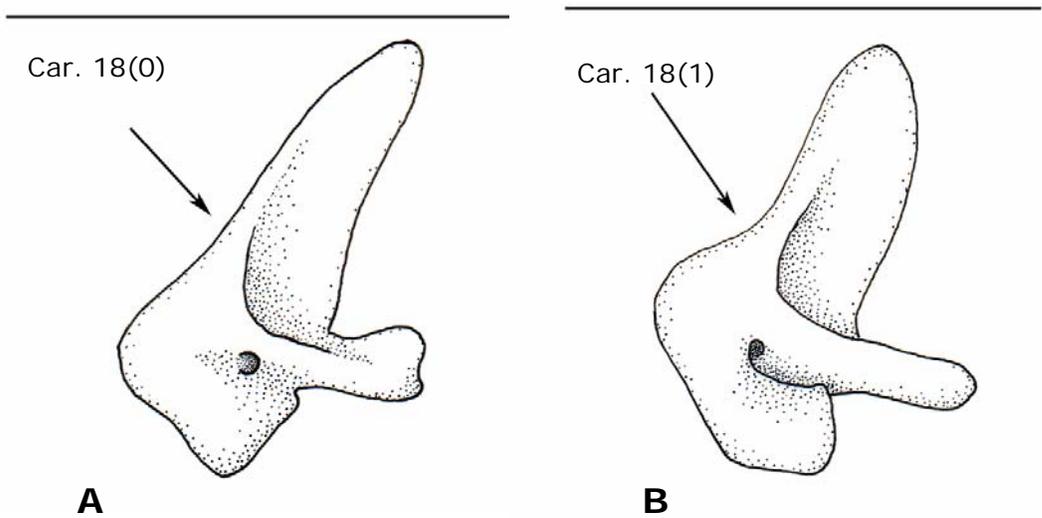
**Fig. 37:** Hemipenis de *Stenorrhina degenhardtii* (AMNH 119885): **A:** Face Sulcada **B:** Face Assulcada



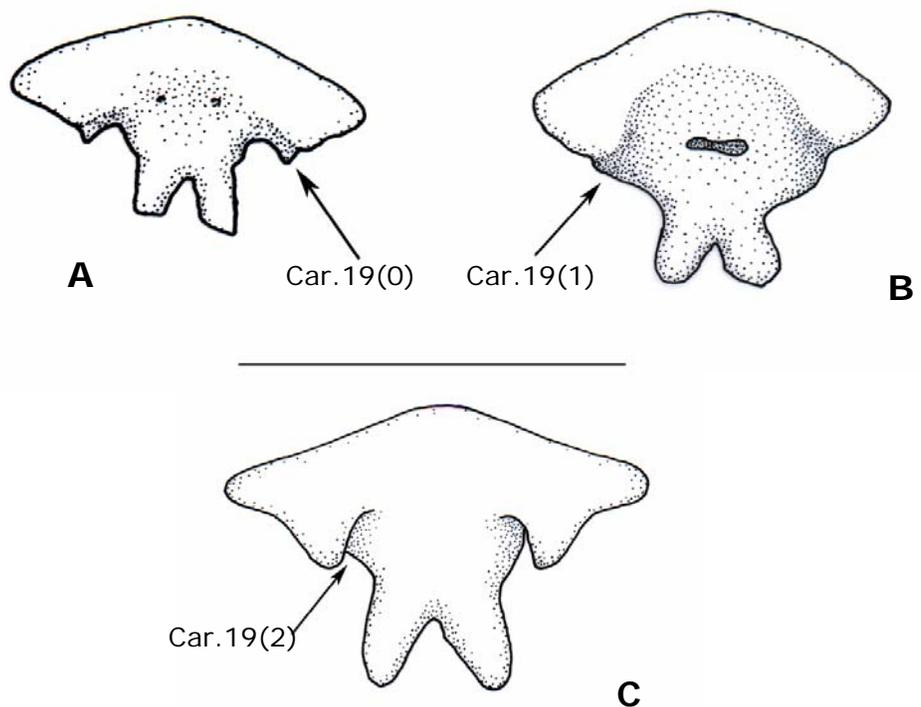
**Figura 28:** Vista ventral do osso pré-maxilar, mostrando os caracteres 14 e 15. **A.** *Simophis rhinostoma* **B.** *Oxybelis aeneus* (IB 64880). Escala= 0,5cm



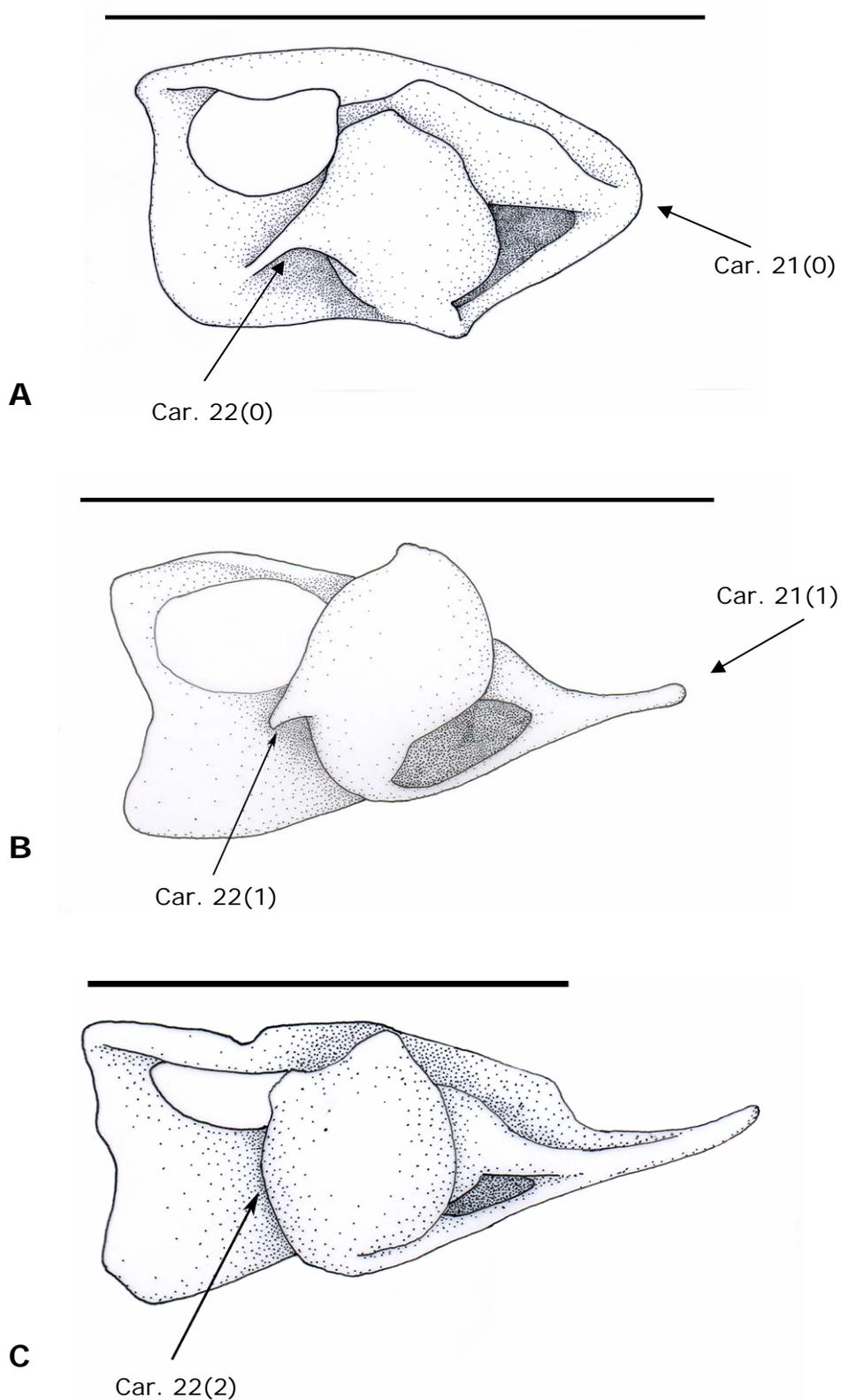
**Figura 29:** Vista ventral do osso pré-maxilar, mostrando os caracteres 16, 17 e 20. **A.** *Chironius carinatus* (MZUSP 10373) **B.** *Drymoluber dichrous* (IB 14683). Escala= 0,5cm



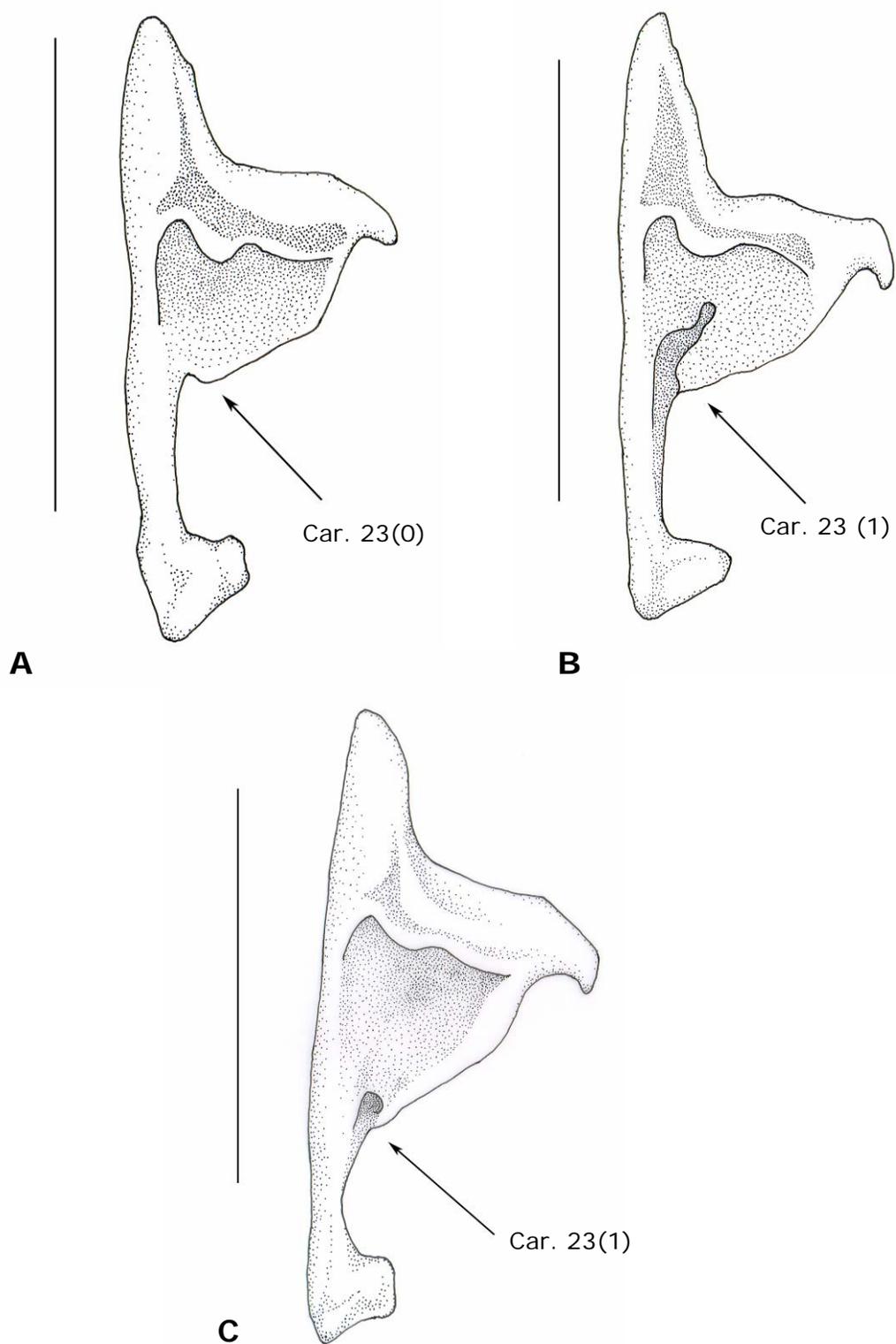
**Figura 30:** Vista lateral do osso pré-maxilar, mostrando os caráter 18. **A.** *Chironius laevicollis* (IB 3732) **B.** *C. grandisquamis* (KU 108295). Escala = 0,5cm



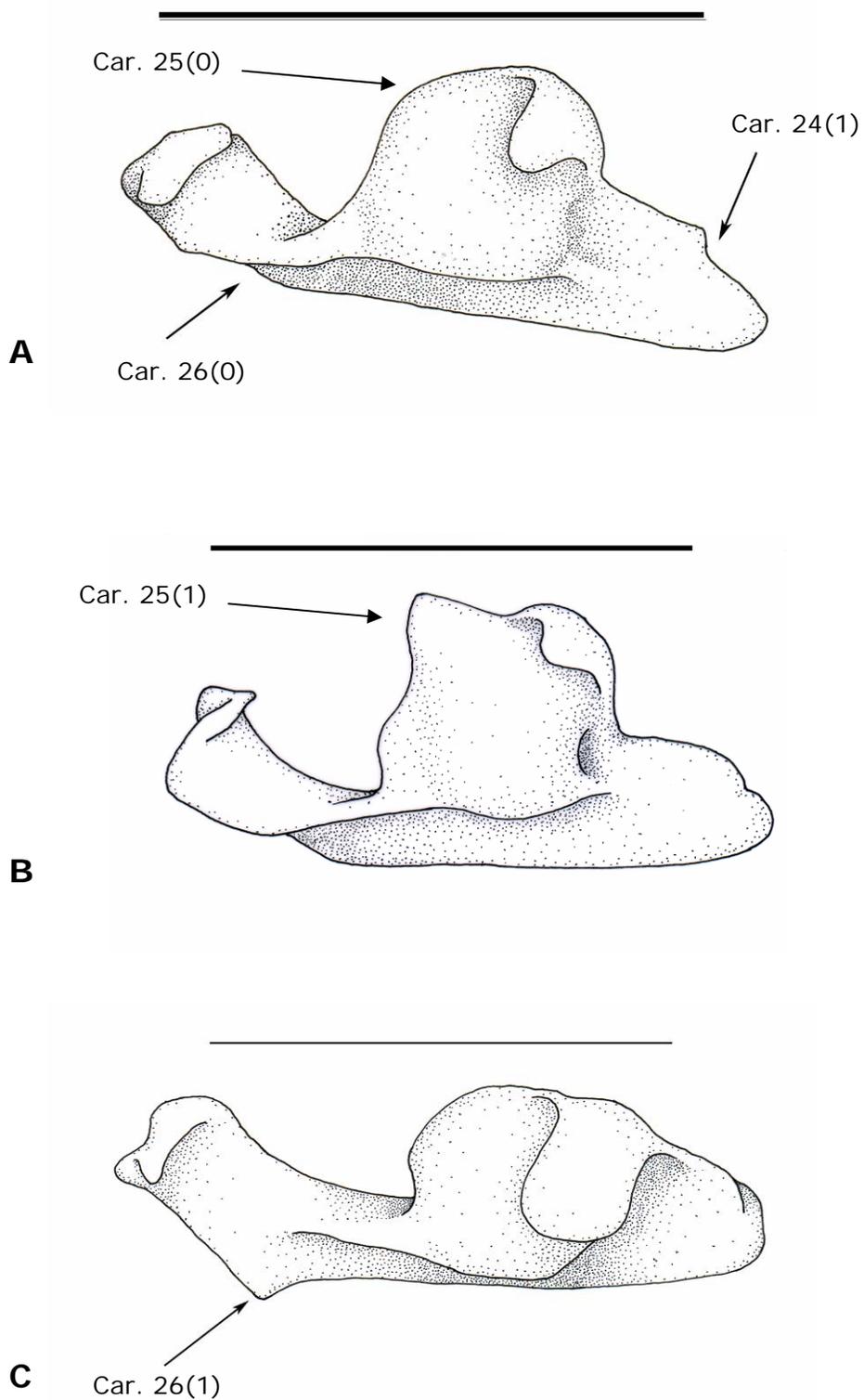
**Figura 31:** Vista ventral do osso pré-maxilar, mostrando os caráter 19. **A.** *Chironius bicarinatus* (MZUSP 42490); **B.** *C. laurenti* (1528); **C.** *C. grandisquamis* (KU 108295). Escala = 0,5cm



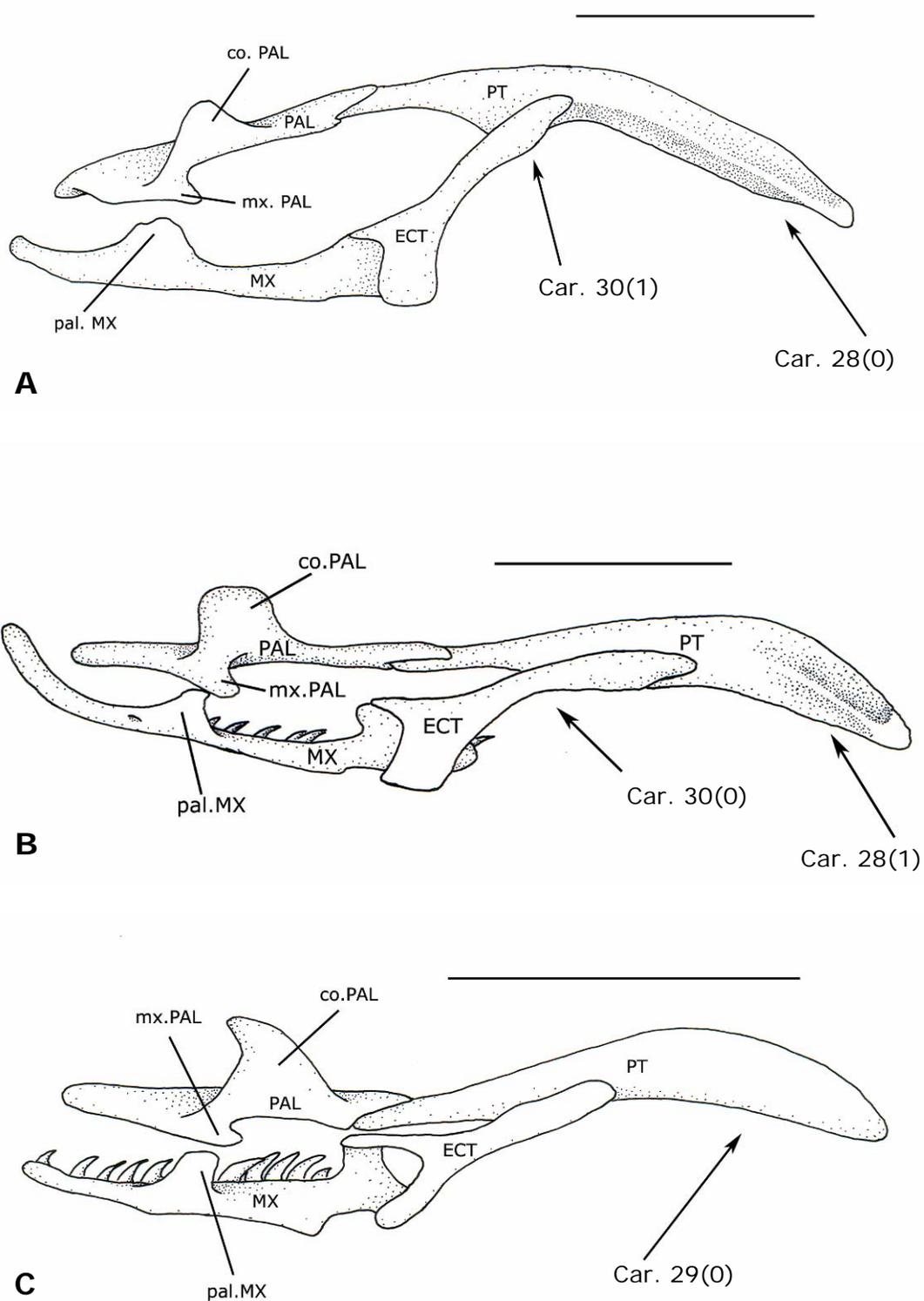
**Figura 32:** Vista lateral do vômer, mostrando os caracteres 21 e 22. **A.** *Drymoluber dichrous* (MZUSP 3750); **B.** *Chironius bicarinatus* (MRT 560); **C.** *C. laevicollis* (IB 1236). Escala = 0,5cm



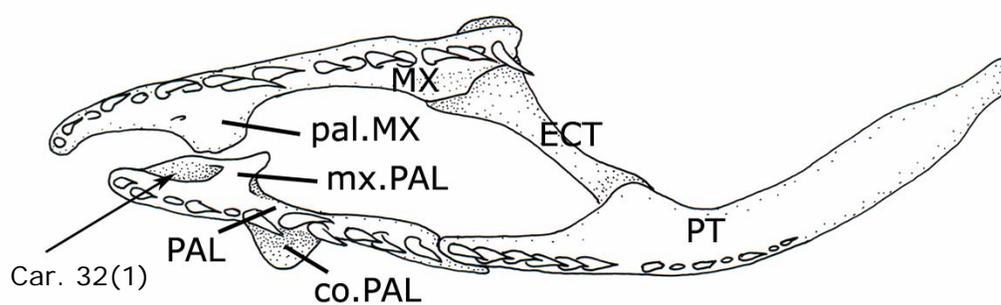
**Figura 33:** Vista dorsal do septomaxilar, mostrando o caráter 23. **A.** *Chironius carinatus* (IB 19619); **B.** *Chironius monticola* (KU 179496); **C.** *C. laurenti* (1528). Escala = 0,5cm



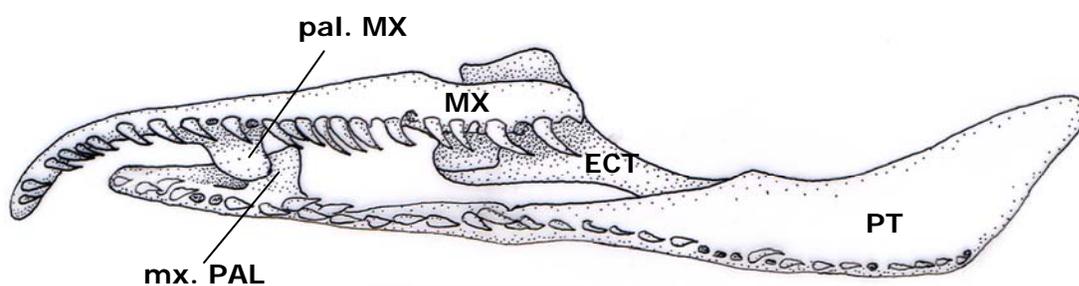
**Figura 34:** Vista lateral do septomaxilar, mostrando os caracteres 24, 25 e 26. **A.** *Chironius bicarinatus* (MZUSP 13882); **B.** *C. exoletus* (MZUSP 13047); **C.** *Mastigodryas bifossatus* (IB 53533). Escala = 0,5cm



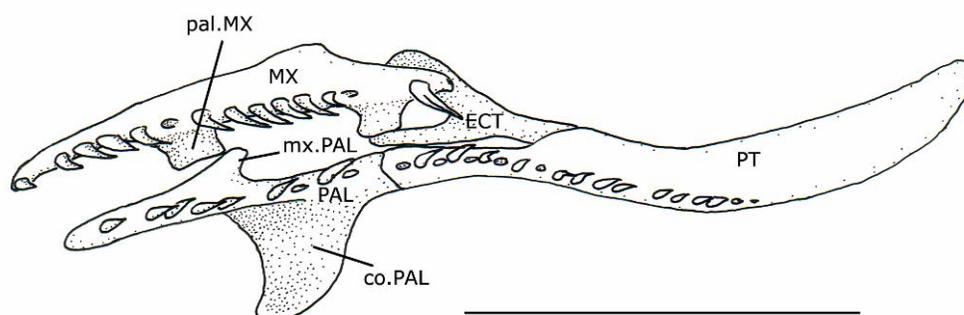
**Figura 35:** Vista dorsal do complexo maxilar, mostrando os caracteres 28, 29 e 30. **A.** *Spilotes pullatus* (MZUSP 13848); **B.** *Chironius laevicollis* (IB 3735); **C.** *Rhinobothryum bovalli* (KU 107839). Escala = 1cm



A

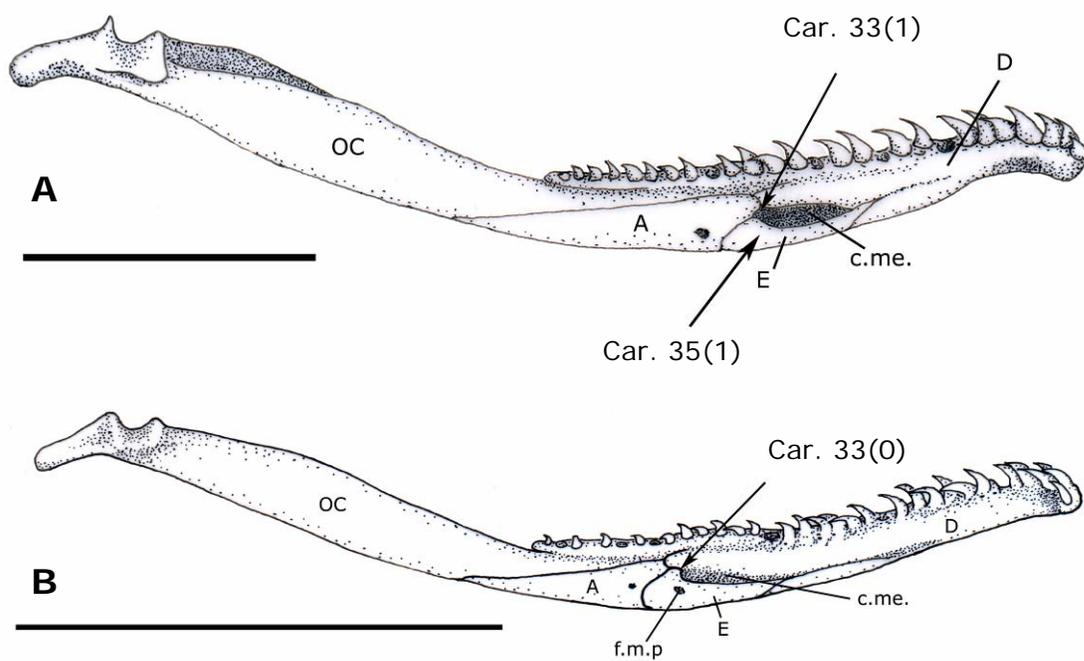


B

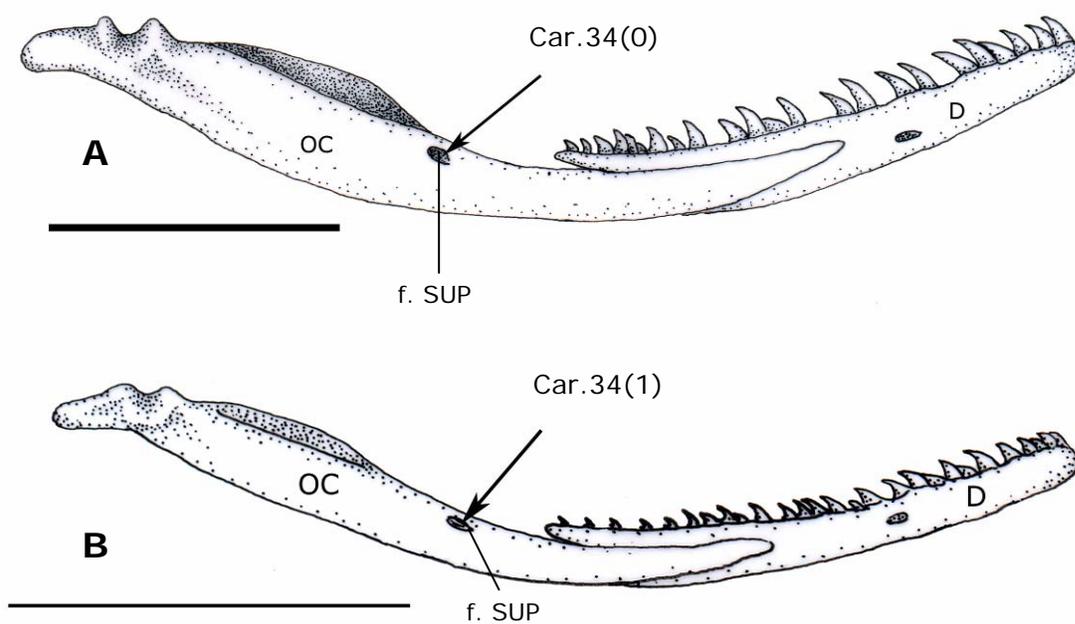


C

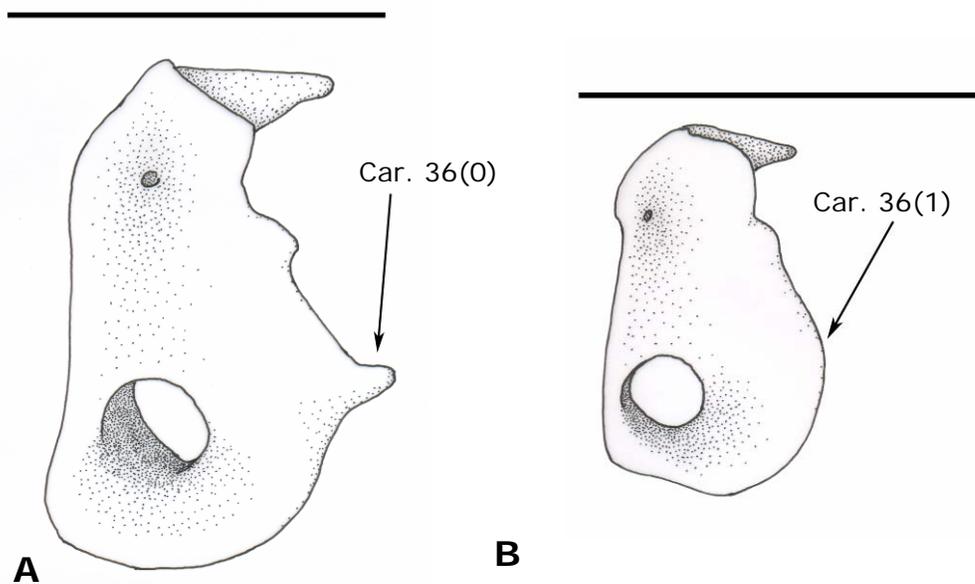
**Figura 36:** Vista ventral do complexo maxilar, mostrando os caracteres 28, 29 e 30. **A.** *Spilotes pullatus* (MZUSP 13848); **B.** *Chironius laevicollis* (IB 3735); **C.** *Rhinobothryum bovalli* (KU 107839). Escala = 1cm



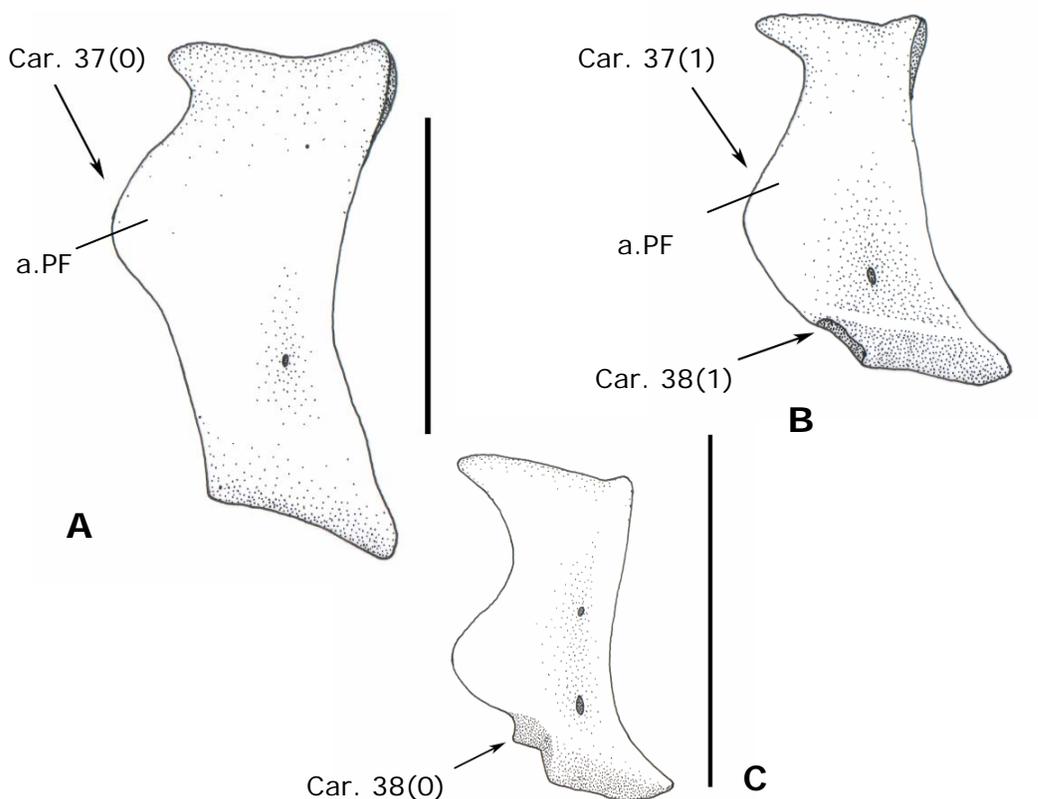
**Figura 37:** Vista medial da mandíbula, mostrando os caracteres 33 e 35. **A.** *Mastigodryas bifossatus* (IB 53533); **B.** *Chironius bicarinatus* (IB 42490). Escala = 1cm



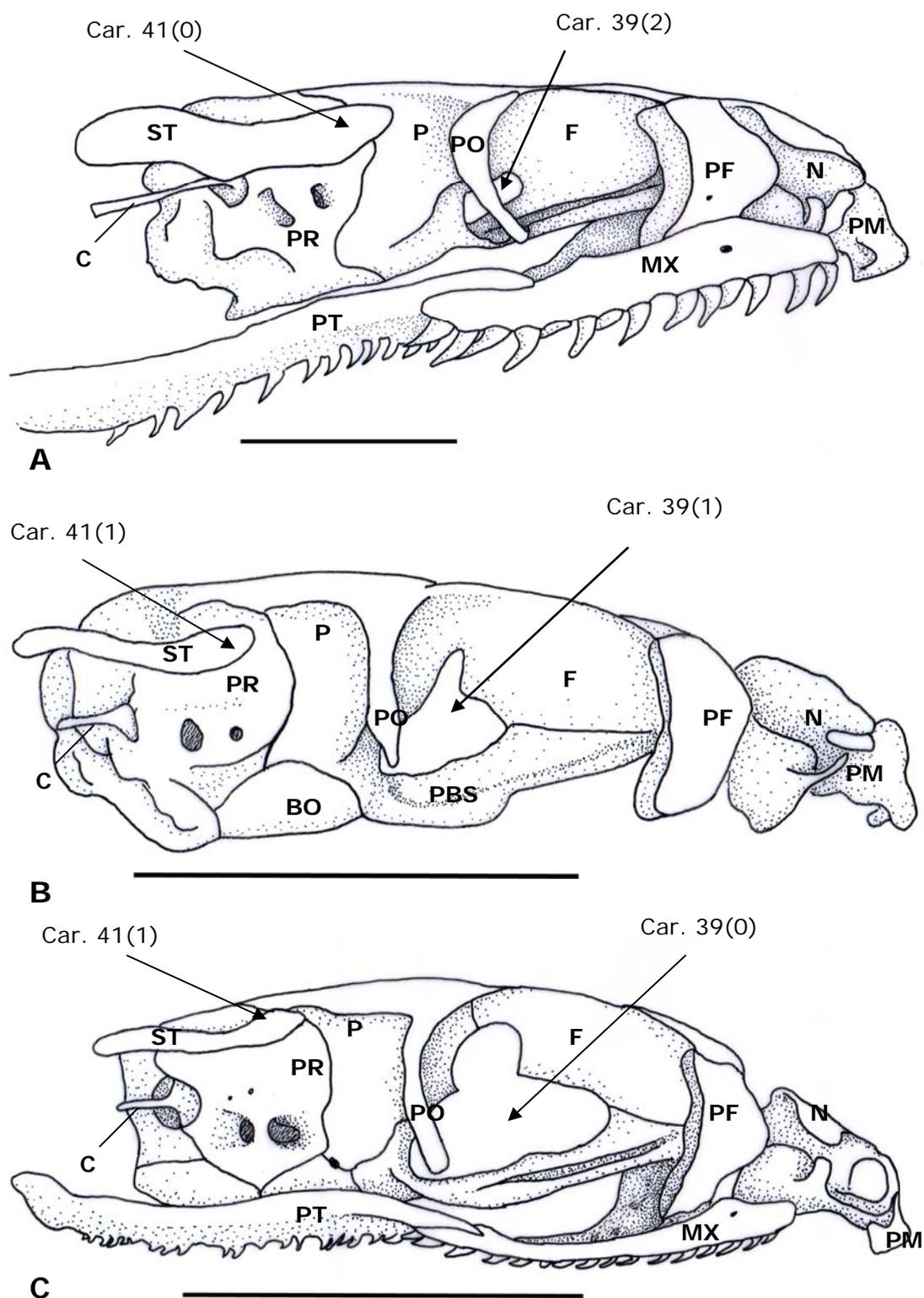
**Figura 38:** Vista lateral da mandíbula, mostrando o caráter 34. **A.** *Mastigodryas bifossatus* (IB 53533); **B.** *Chironius bicarinatus* (IB 42490). Escala = 1cm



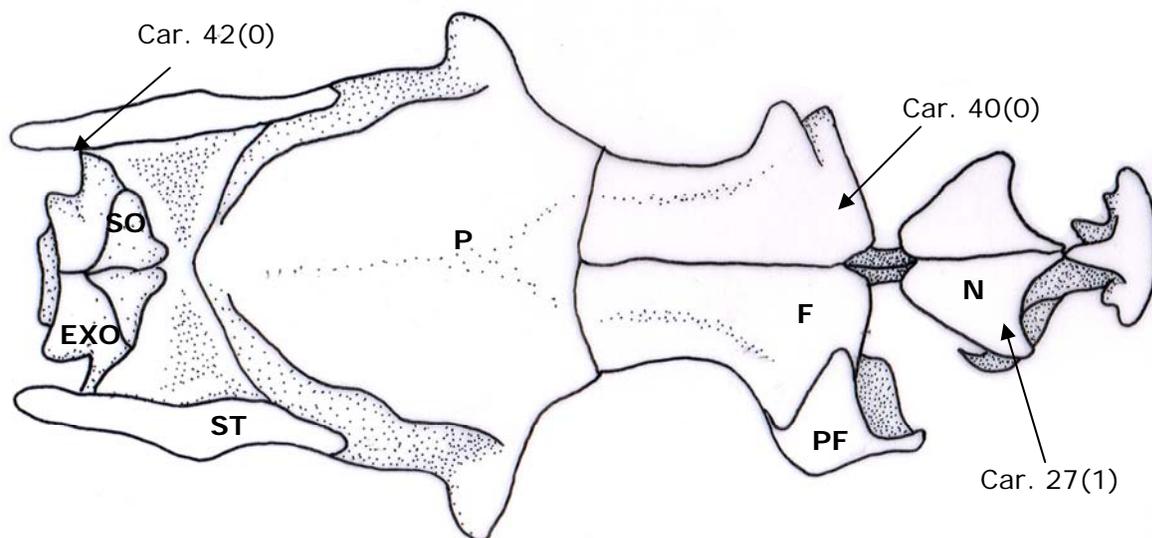
**Figura 39:** Vista posterior do pré-frontal, mostrando o caráter 36. **A.** *Chironius scurrulus* (MZUSP 8474); **B.** *Chironius bicarinatus* (IB 42490). Escala = 0,5cm



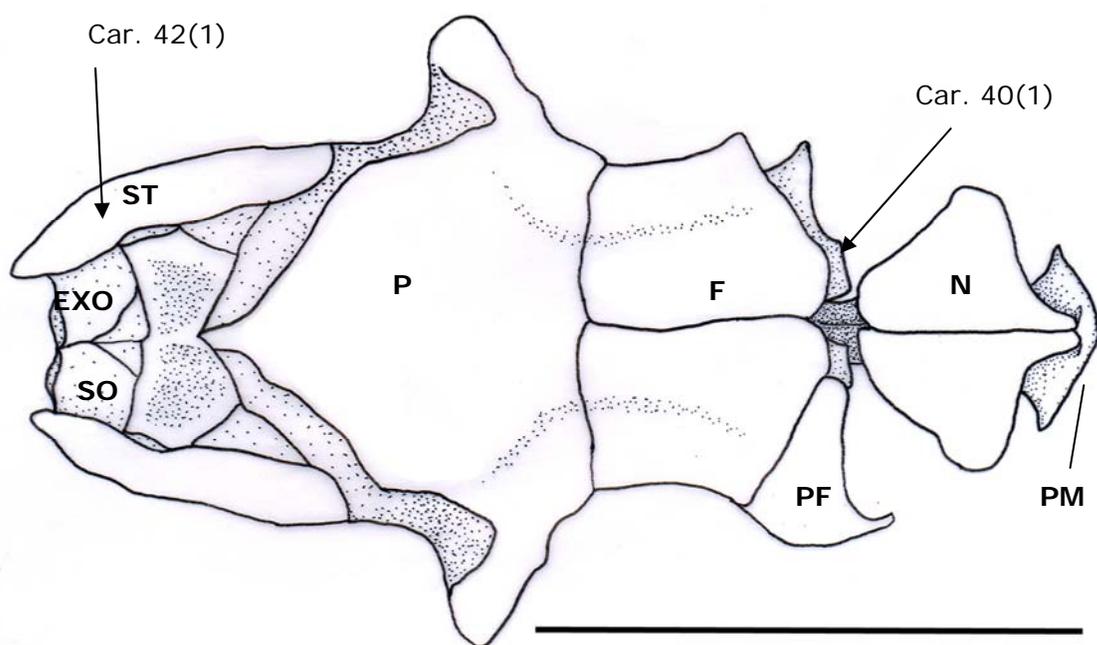
**Figura 40:** Vista lateral do pré-frontal, mostrando os caracteres 37 e 38. **A.** *Chironius grandisquamis* (KU 108295); **B.** *C. carinatus* (IB 19619); **C.** *Drymoluber dichrous* (IB 19619). Escala = 0,5cm



**Figura 41:** Vista lateral do crânio, mostrando os caracteres 39 e 41. **A.** *Drymarchon corais* (MRT 4991); **B.** *Chironius fuscus* (IB 33353); **C.** *Dendrophidion percarinatus* (IB 25718). Escala = 1cm

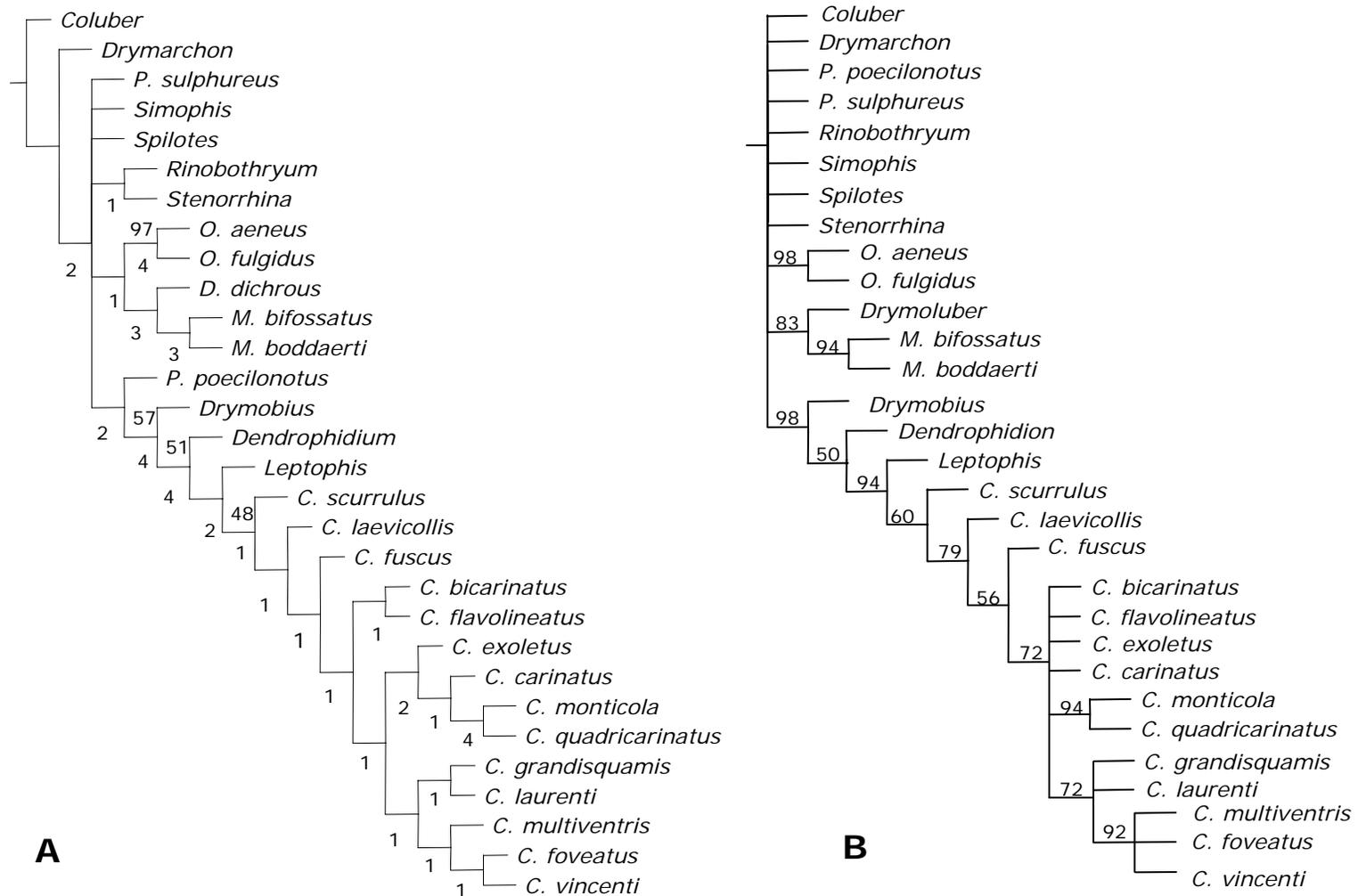


A

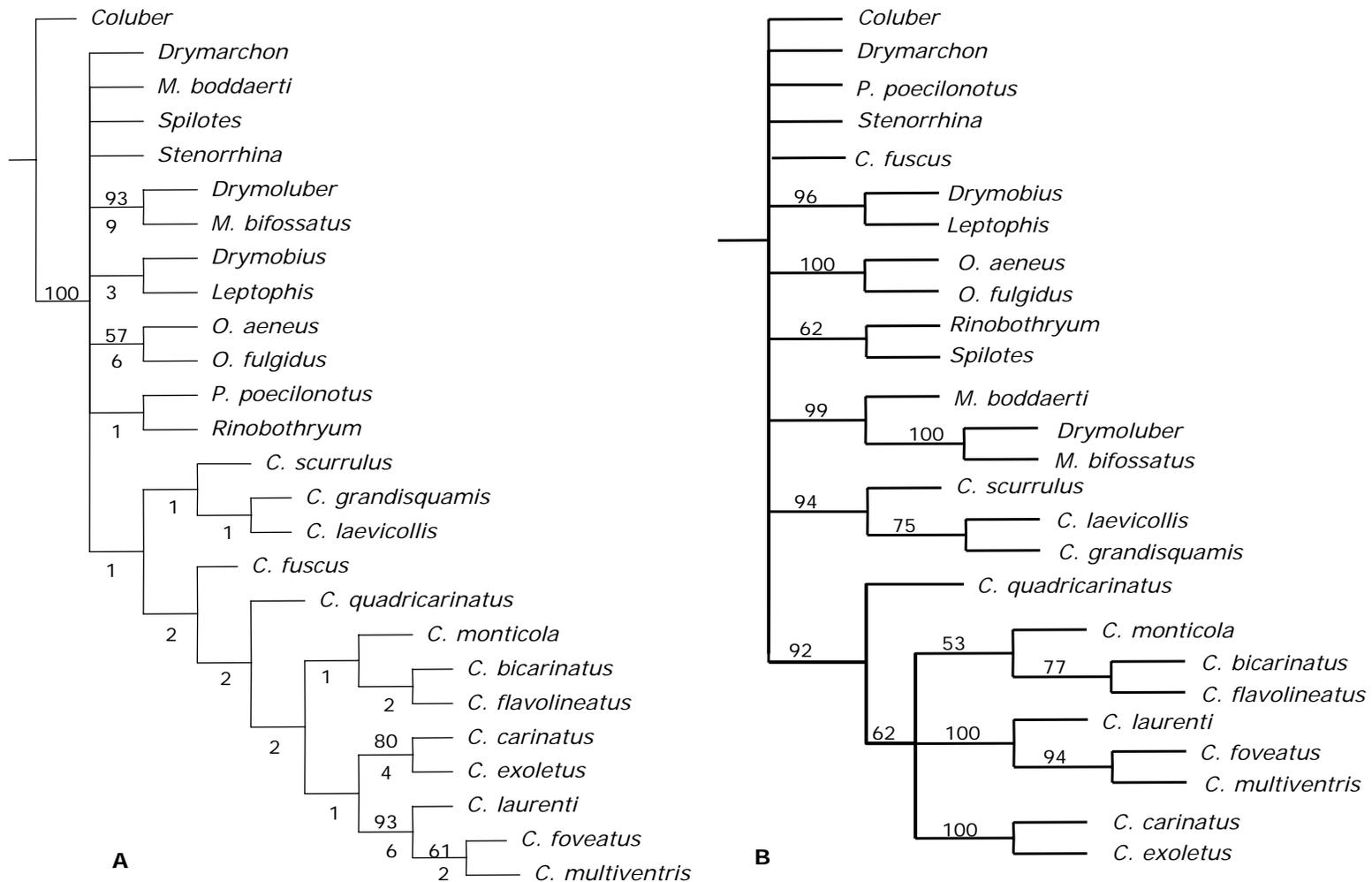


B

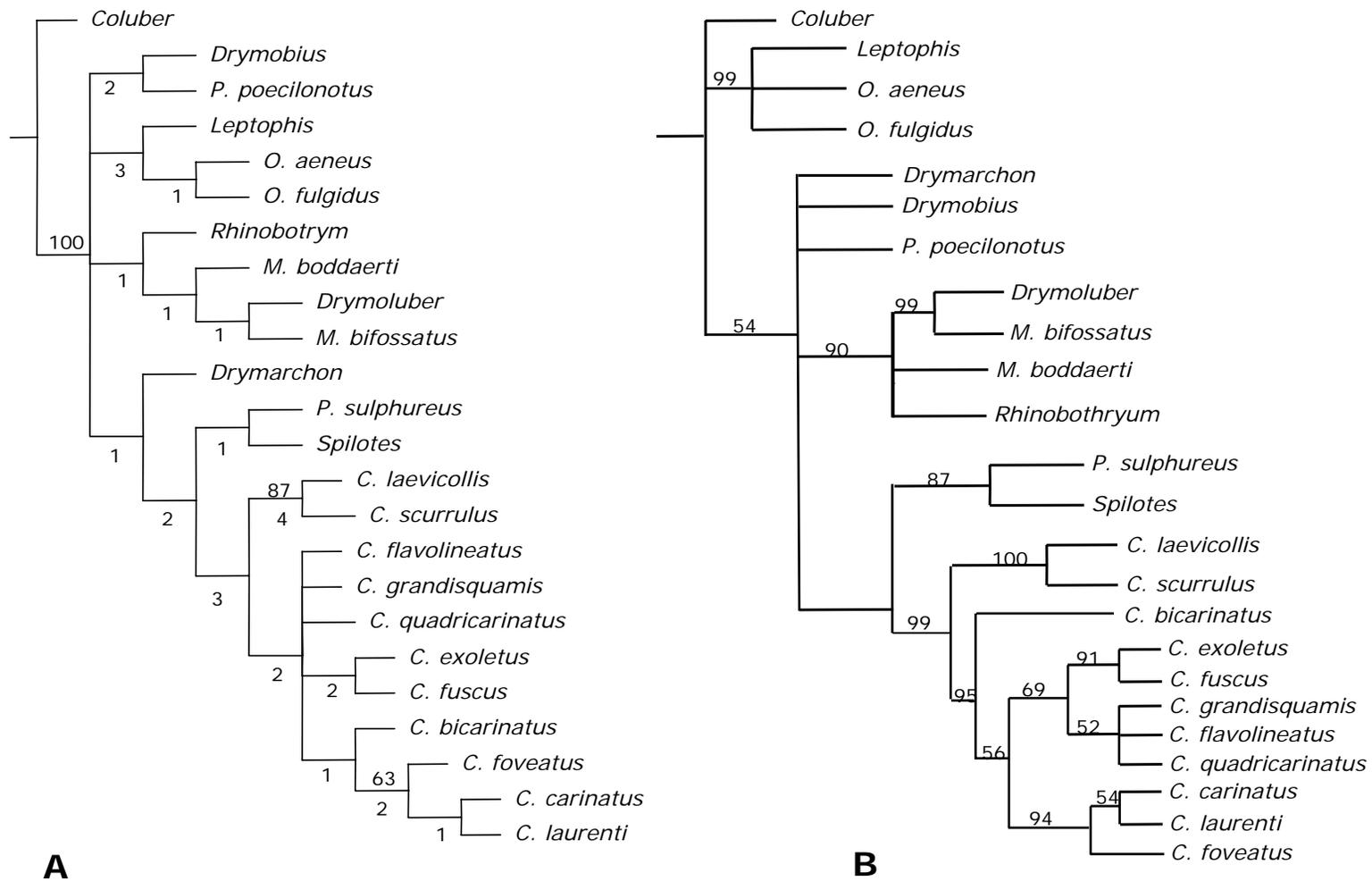
**Figura 42:** Vista dorsal do crânio, mostrando os caracteres 27, 40 e 42. **A.** *Pseustes sulphureus* (IB 68260); **B.** *Chironius bicarinatus* (MRT 560).  
Escala = 1cm



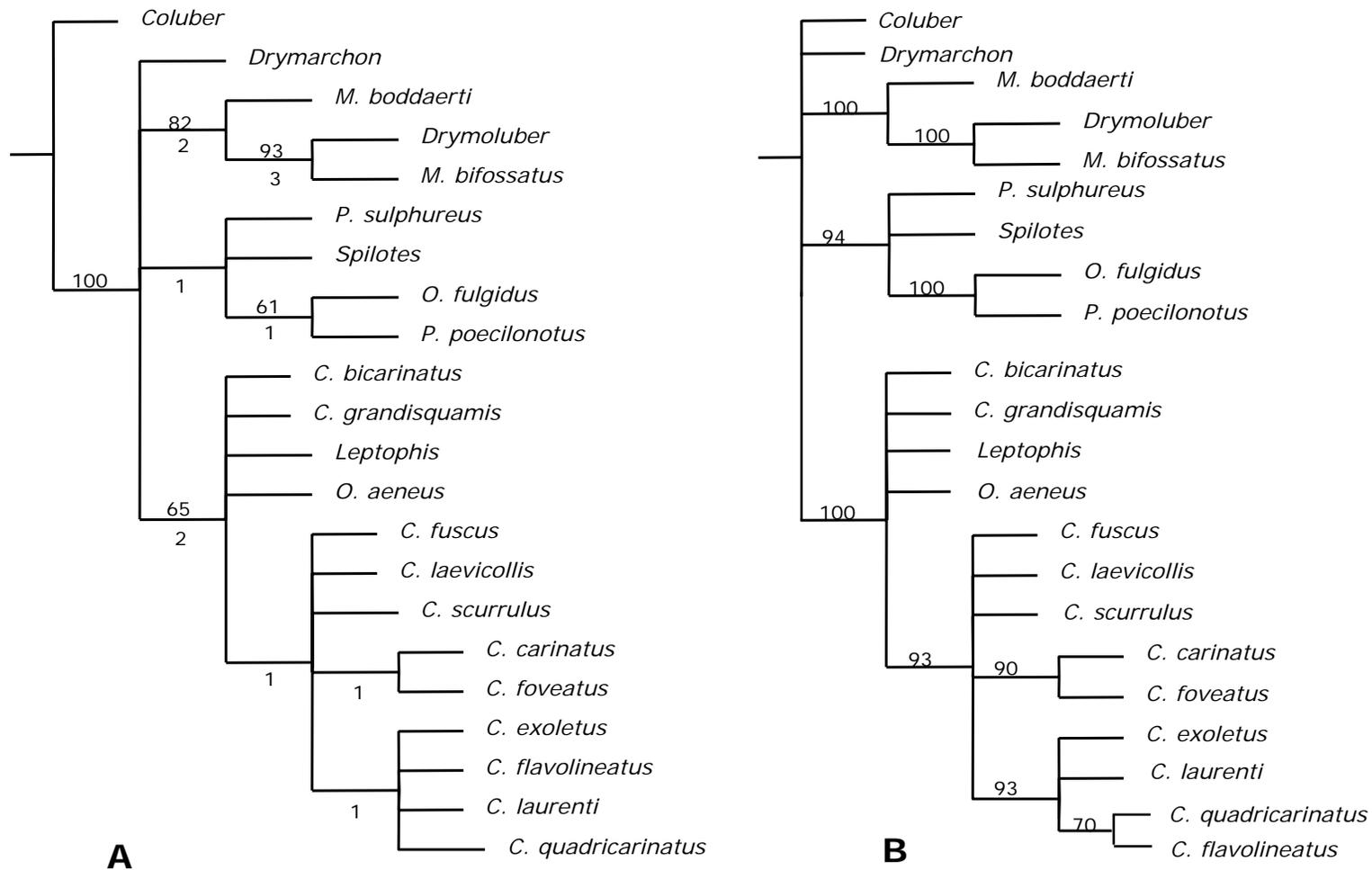
**Figura 43: Análise Morfológica:** A. Análise de Parcimônia: consenso das 4 árvores igualmente parcimoniosas 422 passos, IC= 0,544 e IR=0,606. Os valores dos suportes de Bootstrap e Bremer estão respectivamente acima e abaixo de cada ramo. B. Análise Bayesiana. Os valores das probabilidades posteriores estão baixo de cada ramo.



**Figura 44: Análise do gene 12S.** A. Análise de Parcimônia: consenso das 3 árvores igualmente parcimoniosas 402 passos, IC= 0,489 e IR=0,384. Os valores dos suportes de Bootstrap e Bremer estão respectivamente acima e abaixo de cada ramo. B. Análise Bayesiana. Os valores dosda probabilidade posterior estão baixo de cada ramo.

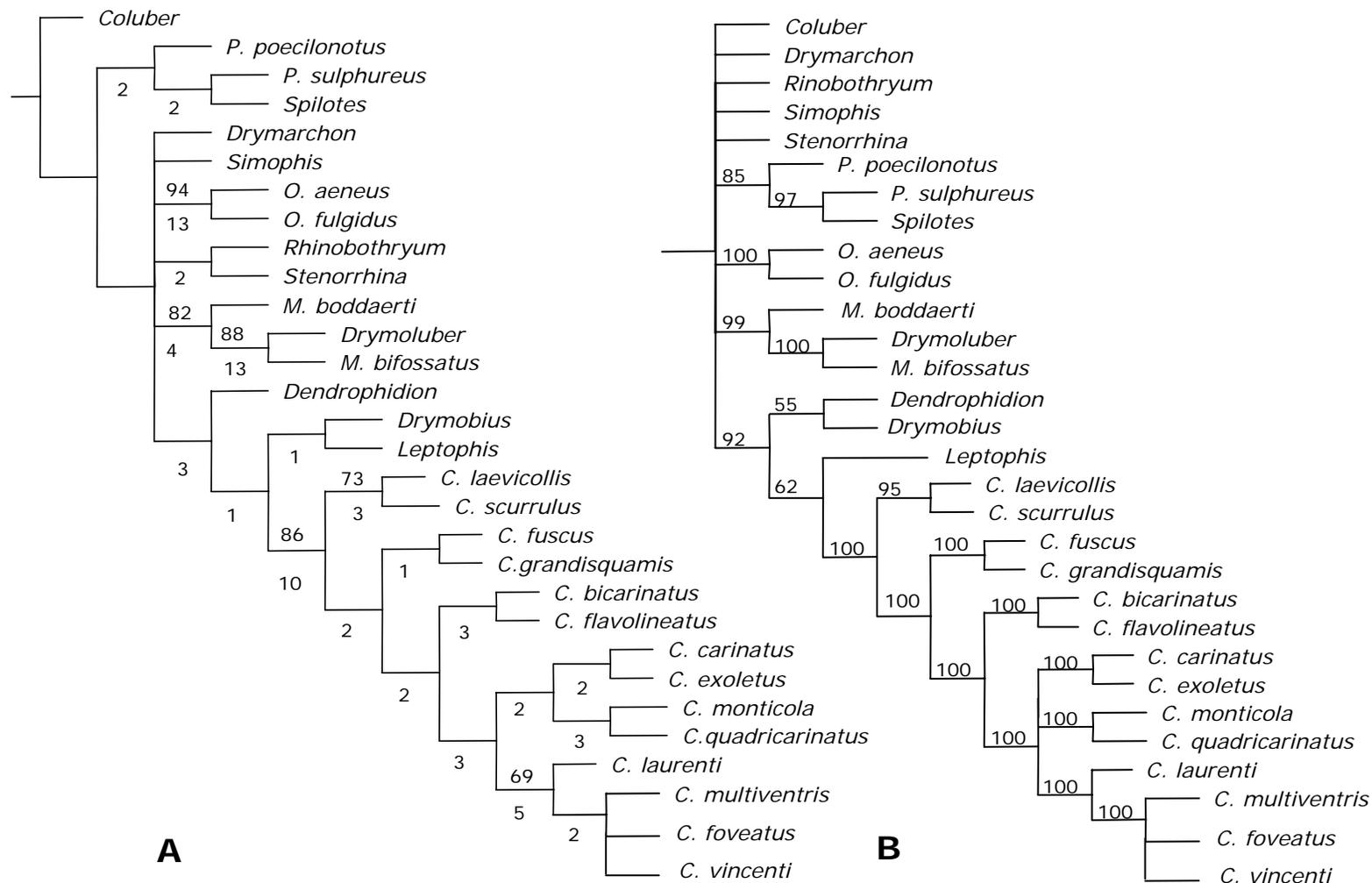


**Figura 45: Análise do gene 16S.** A. Análise de Parcimônia : consenso das 10 árvores igualmente parcimoniosas 263 passos, IC= 0,548 e IR=0,516. Os valores dos suportes de Bootstrap e Bremer estão respectivamente acima e abaixo de cada ramo. B. Análise Bayesiana. Os valores dosda probabilidade posterior estão baixo de cada ramo.

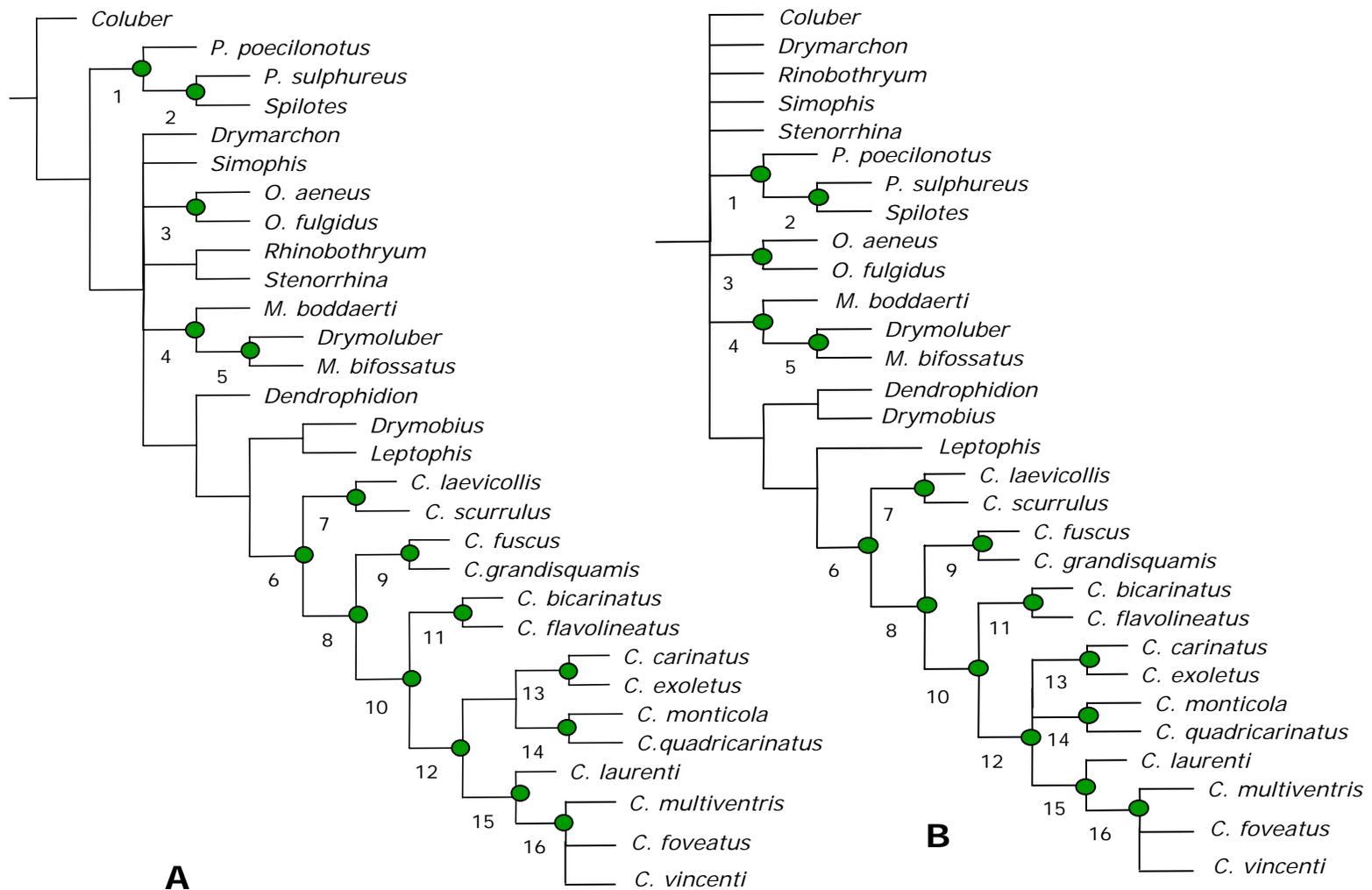


**Figura 46: Análise do gene c-mos.** A. Análise de Parcimônia : consenso das 2 árvores igualmente parcimoniosas 62 passos, IC= 0,935 e IR=0,909. Os valores dos suportes de Bootstrap e Bremer estão respectivamente acima e abaixo de cada ramo. B. Análise Bayesiana. Os valores dosda probabilidade posterior estão baixo de cada ramo.

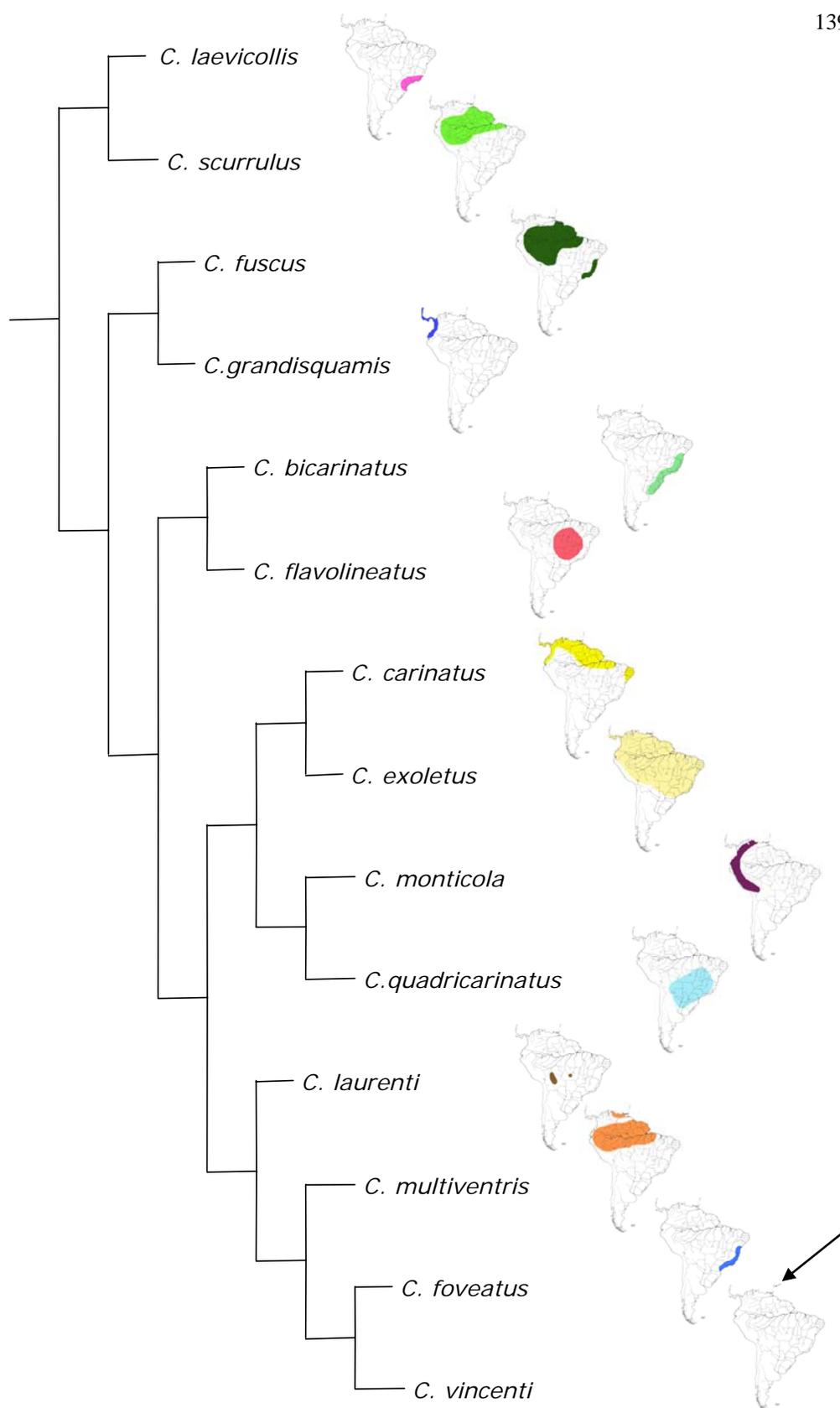




**Figura 48: Análise de Evidência Total:** A. Análise de Parcimônia : consenso das 4 árvores igualmente parcimoniosas 1215 passos, IC=0,527 e IR=0,493. Os valores dos suportes de Bootstrap e Bremer estão respectivamente acima e abaixo de cada ramo. B. Análise Bayesiana. Os valores dosda probabilidade posterior estão baixo de cada ramo.



**Figura 49:** Topologias de Evidência Total (A. análise de parcimônia, B. análise bayesiana) com os clados congruentes numerados.



**Figura 50:** Distribuição geográfica das 14 espécies de *Chironius*.

**Anexo I.** Táxons terminais analisados para cada uma das partições analisadas.

<b>Espécie</b>	<b>Morfologia</b>	<b>12S</b>	<b>16S</b>	<b>c-mos</b>
<i>Chironius bicarinatus</i>	x	x	x	x
<i>Chironius carinatus</i>	x	x	x	x
<i>Chironius exoletus</i>	x	x	x	x
<i>Chironius flavolineatus</i>	x	x	x	x
<i>Chironius foveatus</i>	x	x	x	x
<i>Chironius fuscus</i>	x	x	x	x
<i>Chironius grandisquamis</i>	x	x	x	x
<i>Chironius laevicollis</i>	x	x	x	x
<i>Chironius laurenti</i>	x	x	x	x
<i>Chironius monticola</i>	x	x	-	-
<i>Chironius multiventris</i>	x	x	-	-
<i>Chironius quadricarinatus</i>	x	x	x	x
<i>Chironius scurrulus</i>	x	x	x	x
<i>Chironius vincenti</i>	x	-	-	-
<i>Dendrophidion percarinatus</i>	x	-	-	-
<i>Drymarchon corais</i>	x	X	x	x
<i>Drymobius rhombifer</i>	x	X	x	-
<i>Drymoluber dichorous</i>	x	X	x	x
<i>Leptophis ahaetulla</i>	x	X	x	x
<i>Mastigodryas bifossatus</i>	x	X	x	x
<i>Mastigodryas boddaerti</i>	x	X	x	x
<i>Oxybelis aeneus</i>	x	X	x	x
<i>Oxybelis fulgidus</i>	x	X	x	x
<i>Pseutes poecilonotus</i>	x	X	x	x
<i>Pseutes sulphureus</i>	x	-	x	x
<i>Rhinobothryum lentiginosum</i>	x	X	x	-
<i>Simophis rhinostoma</i>	x	-	-	-
<i>Spilotes pullatus</i>	x	X	x	x
<i>Stenorrhina degenhardtii</i>	x	X	-	-
<i>Coluber constrictor</i>	x	gb	gb	gb

**Anexo II.** Lista dos exemplares estudados na análise morfológica

Os espécimes utilizados para levantamento de caracteres morfológicos estão listados a baixo. Os exemplares estudados estão depositados nas seguintes coleções (abreviações encontram-se entre parênteses): American Museum of Natural History, Nova Iorque (AMNH); Instituto Butantan, São Paulo (IBH), Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo (MZUSP), Museum of Natural History, Kansas University (KU), Natural History Museum, London (BNHM), National Museum of Natural History, Washington D.C. (NMNH), Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá (UFMT).

Crânios analisados: *Chironius bicarinatus*: IB 42490, MRT 560, MZUSP 13859, MZUSP 13860, MZUSP 13882; *C. carinatus*: 8SSM, IB 19619, MZUSP 10373; *C. exoletus*: IB 3076, IB 32703, MZUSP 13047; *C. flavolineatus*: IB 32459, MZUSP 13844, MZUSP 13846, MZUSP 3165; *C. fuscus*: IB 33353, KU 140155, MRT 564, MZUSP 11131; *C. grandisquamis*: KU 108295, KU 63782; *C. laevicollis*: IB 1236, IB 13813, IB 17632, IB 19561, IB 3732, IB 740, MZUSP 9608; *C. laurenti*: UFMT 1528; *C. monticola*: KU 179496, KU 182707; *C. multiventris*: BM 46.7.23, IB 57786, KU 126009, MZUSP 10553, MZUSP 9775; *C.s quadricarinatus*: IB 1291, IB 3273, IB 41536, IB 8846, IB 9944, MZUSP 13034, sem número; *C. scurrulus*: IB 3172, IB 66267, MZUSP 8474; *C. vincenti*: BM 65.2.25.7; *Coluber constrictor*: KU 18201; *Dendrophidion dendrophis*: MZUSP 2605, MZUSP 2884, MZUSP 3050, MZUSP 9554; *D. percarinatus*: IB 25718, KU 107648, KU 80633; *Drymarchon corais*: IB 13504, IB 32899, IB 3583, MRT 4991, MRT 5037; *Drymobius rhombifer*: KU 75619,

MZUSP 2496; *Drymoluber brazili*: IB 8268, IB 23462; *Drymoluber dichrous*: IB 14683, KU 148309, MZUSP 3750; *Leptophis ahaetulla*: IB 10028, IB 54053, IB 54056, MZUSP13030, MZUSP13033, MZUSP13037, MZUSP13038, MZUSP13045, MZUSP13058, MZUSP 3630, MZUSP 2339; *Mastigodryas bifossatus*: IB 17838, IB 53533, MZUSP 1778, MZUSP 13847, MZUSP 645, MZUSP 648, MZUSP 10007; *Mastigodryas boddaerti*: IB 65985, MZUSP 13052; *Oxybelis aenus*: manso 925, MZUSP 13028, MZUSP 13044, MZUSP 6958, IB 9857, IB 29775 *Oxybelis fulgidus*: IB 46125 , IB 64880; *Pseustes poecilonotus*: MZUSP 8479, MZUSP 3048; *Pseustes sulphureus*: IB 41251, IB 46621, IB 68260; *Rhinobothryum bovalli*: KU 107839; *Rhinobothryum lentiginosum*: IB 46907; *Simophis rhinostoma*: sem número, MZUSP13857, MZUSP13858; *Spilotes pullatus*: KU 55728, MRT 976, MZUSP 13845; *Stenorrhina degenhardtii*: KU 105883; *Stenorrhina freminvilli*: KU 70892, KU 86244.

Hemipênis analisados: *Chironius bicarinatus*: IB 55660, MZUSP 10662, MZUSP 13859, MZUSP 4679; *C. carinatus*: AMNH 55969, IB 21758, MZUSP 3828; *C. exoletus*: IB 32703, MZUSP 13047, MZUSP 5047; *C. flavolineatus*: MZUSP 13846, MZUSP 11843, MZUSP 14060, MZUSP 9602; *C. foveatus*: IB 57786, IB 57864, IB 57887, IB 62465, IB 72189, IB 722190; *C. fuscus*: IB 51999, MZUSP 11131, KU 121860, MZUSP 5866, MZUSP 9774; *C. grandisquamis*: KU 108295, KU 63782; *C. laevicollis*: IB 1236, IB 18498, IB 3732; *C. laurenti*: UFMT 1528; *C. monticola*: KU 182707, NMNH 346216; *C. multiventris*: MZUSP 10553, MZUSP 7289, KU 126009; *C. quadricarinatus*: IB 3096, IB 8846, MZUSP 2805, MZUSP 14484; *C. scurrulus*: IB 65772, IB 66267, MZUSP 0883, KU 129874; *Dendrophidion dendrophis*: IB 53255; *Dendrophidion percarinatus*: IB 25718; *Drymarchon corais*: IB 21740, IB 32899, IB 3583, IB

63479, MRT 5005; *Drymobius margaritiferus*: IB 2746; *Drymoluber brazili*: IB 3674; *Drymoluber dichrous*: IB 52828, MZUSP 10424; *Leptophis ahaetulla*: IB 53938, IB 54053, IB 54056, MZUSP 6719; *Mastigodryas bifossatus*: IB 53533, IB 63146; *Mastigodryas boddaerti*: IB 13745, IB65985; *Oxybelis fulgidus*: IB 54640, MNHN 1989-3184; *Pseustes poecilonotus*: MZUSP 8553; *Pseustes sulphureus*: IB 41251, IB 46621, IB 50259, IB 68260; *Rhinobotryum lentiginosum*: IB 459556, MZUSP 9520; *Simophis rhinostoma*: IB 59024, IB 61916; *Spilotes pullatus*: IB 18667, IB 56070, MZUSP 3845; *Stenorrhina degenhardtii*: AMNH 119885.

**Anexo III.** Lista dos exemplares estudados na análise molecular

As amostras de tecido utilizadas neste trabalho foram obtidas junto às seguintes coleções de tecido (abreviações encontram-se entre parênteses): Instituto Butantan, São Paulo (IBH), Laboratório de Citogenética de Vertebrados, Instituto de Biociências da USP, Kansas University (KU), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) Coleção Herpetológica da UnB (CHUNB), Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI), Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT).

<b>Espécie</b>	<b>12S</b>	<b>16S</b>	<b>C-mos</b>
<i>Chironius bicarinatus</i>	MRT 560	MRT 560	MRT 560
<i>Chironius carinatus</i>	MZUSP 14495	WED 57696	WED 57956
<i>Chironius exoletus</i>	MZUSP 11279	MZUSP 13142	MZUSP 11279
<i>Chironius flavolineatus</i>	IB 71062	IB 71062	MRT 792
<i>Chironius foveatus</i>	R 6656	R 6656	R 6656
<i>Chironius fuscus</i>	MZUSP 11299	MRT 564	MZUSP 11299
<i>Chironius grandisquamis</i>	CH 5288	CH 5288	CH 5288
<i>Chironius laevicollis</i>	IB 72012	IB 72012	IB 72012
<i>Chironius laurenti</i>	R 1478	R 1478	R 1478
<i>Chironius monticola</i>	s/n°	--	--
<i>Chironius multiventris</i>	CH 5280	--	--
<i>Chironius quadricarinatus</i>	MZUSP 14267	MZUSP 14267	IB 70531
<i>Chironius scurrulus</i>	MZUSP 11714	MRT 890	MZUSP 11714
<i>Dendrophidion</i>	CH 5280	CH 5280	--
<i>Drymarchon</i>	JES 1731	JES 1731	JES 1731
<i>Drymobius rhombifer</i>	WED 59315	WED 59315	--
<i>Drymoluber brazili</i>	MZUSP 14298	MZUSP11442	MZUSP 14298
<i>Drymoluber dichrous</i>	MZUSP 11303	MZUSP 11444	MZUSP 11303
<i>Leptophis ahaetulla</i>	MRT 800	MRT 799	MRT 800
<i>Mastigodryas bifossatus</i>	JES 2088	JES 2088	JES 2088
<i>Mastigodryas boddaerti</i>	R 267	R 267	R 267
<i>Oxybelis aeneus</i>	R 6911	R 6911	R 6911
<i>Oxybelis fulgidus</i>	MZUSP 11417	MZUSP 11417	MZUSP 11417
<i>Pseustes poecilonotus</i>	977402	977402	977402
<i>Pseustes sulphureus</i>			
<i>Rhinobothryum lentiginosum</i>	MZUSP 11322	MZUSP 11322	--
<i>Spilotes pullatus</i>	MZUSP 11969	MZUSP 11969	MZUSP 11969
<i>Stenorrhina degenhardtii</i>	JES 2609	--	--
<i>Coluber</i>	U96794	L01770	AY486937

**Anexo IV** - Lista das abreviaturas empregadas para as estruturas ósseas

**A** – angular  
**ant.SM** – processo anterior do septomaxilar  
**ant.V** – processo anterior do vômer  
**asc.PM** – processo ascendente do pré-maxilar  
**asc.SM** – processo ascendente do septomaxilar  
**BO** – basisfenóide  
**C** – columela  
**c.me.** – canal de Meckel  
**co.PAL** – processo coanal do palatino  
**cr.SUP** – crista suprangular  
**D** – dentário  
**d.PF** – processo dorsal do pré-frontal  
**E** – esplenial  
**ECT** – ectopterigóide  
**EXO** - exoccipital  
**F** – frontal  
**f.la.** – forame lacrimal  
**f.me.** – forame mentoniano  
**f.pz.** – faceta pré-zigapofisal  
**f.SUP** forame suprangular  
**fo.mand.** – fossa mandibular  
**fo.post.d.** – fossa póstero dorsal do pterigóide  
**fr.** – escama frontal  
**fr.SM** – processo frontal do septomaxilar  
**g.ant.** – escamas geniais anteriores  
**g.post.** – escamas geniais posteriores  
**MX** – maxilar  
**mx.PAL** – processo maxilar do palatino  
**N** – nasal  
**OC** – osso composto  
**P** – parietal  
**PAL** – palatino  
**pal.MX** – processo palatino do pré-maxilar  
**PBS** – parabasisfenóide  
**PF** – pré-frontal  
**pl** – pleurapófise  
**PM** – pré-maxilar  
**PO** – pós-orbital  
**po.** – escama pós-ocular  
**post.d.V** – processo posterior dorsal do vômer  
**poz** – pós - zigapófise  
**PR** – prótico  
**PT** – pterigóide  
**pz** – pré-zigapófise  
**Q** – quadrado

**Anexo IV** continuação- Lista das abreviaturas empregadas para as estruturas ósseas

**SM** – septomaxilar

**ST** – supratemporal

**t.PM** – processo transverso do pré-maxilar

**V** - vômer

**v.PM** – processo vomeriano do pré-maxilar

**vm.a.PF** – processo ventromedial anterior do pré-frontal

**vm.p.PF** – processo ventromedial posterior do pré-frontal

**AnexoV** Tabelas das distâncias p entre os táxons para os três genes analisados.

**Tabela1:** Distâncias p entre os táxons analisados no gene 12S

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<b>1-Coluber</b>	-																									
<b>2-C. bicarinatus</b>	0,090	-																								
<b>3-C. carinatus</b>	0,080	0,060	-																							
<b>4-C. exoletus</b>	0,069	0,060	0,029	-																						
<b>5-C.flavolineatus</b>	0,097	0,049	0,073	0,076	-																					
<b>6-C.foveatus</b>	0,110	0,070	0,065	0,074	0,087	-																				
<b>7-C .fuscus</b>	0,069	0,069	0,075	0,078	0,070	0,086	-																			
<b>8-C. grandisquamis</b>	0,085	0,051	0,075	0,075	0,068	0,092	0,057	-																		
<b>9-C. laevicollis</b>	0,079	0,052	0,070	0,064	0,074	0,086	0,067	0,046	-																	
<b>10-C. laurenti</b>	0,086	0,057	0,057	0,060	0,058	0,030	0,066	0,083	0,079	-																
<b>11-C. monticola</b>	0,085	0,045	0,057	0,049	0,054	0,071	0,063	0,062	0,060	0,057	-															
<b>12-C. multiventris</b>	0,092	0,057	0,060	0,058	0,070	0,021	0,069	0,080	0,076	0,020	0,055	-														
<b>13-C. quadricarinatus</b>	0,072	0,048	0,058	0,058	0,067	0,063	0,043	0,072	0,061	0,043	0,049	0,046	-													
<b>14-C. scurrulus</b>	0,078	0,058	0,069	0,073	0,049	0,076	0,054	0,051	0,036	0,069	0,066	0,072	0,055	-												
<b>15-Drymoluber</b>	0,135	0,121	0,135	0,139	0,148	0,125	0,129	0,144	0,119	0,129	0,144	0,132	0,118	0,118	-											
<b>16-Drymarchon</b>	0,104	0,109	0,105	0,111	0,123	0,102	0,108	0,110	0,107	0,114	0,108	0,110	0,100	0,097	0,134	-										
<b>17-Drymobius</b>	0,090	0,094	0,104	0,107	0,091	0,104	0,089	0,105	0,085	0,097	0,099	0,098	0,086	0,073	0,146	0,125	-									
<b>18-Leptophis</b>	0,095	0,106	0,110	0,113	0,111	0,101	0,098	0,097	0,104	0,098	0,109	0,101	0,083	0,091	0,128	0,110	0,088	-								
<b>19-M. bifossatus</b>	0,111	0,115	0,124	0,119	0,126	0,128	0,107	0,114	0,106	0,109	0,120	0,110	0,107	0,111	0,085	0,129	0,140	0,134	-							
<b>20-M. boddaerti</b>	0,094	0,098	0,106	0,109	0,103	0,124	0,094	0,097	0,102	0,103	0,108	0,111	0,091	0,096	0,135	0,136	0,128	0,132	0,092	-						
<b>21-O. aeneus</b>	0,098	0,076	0,087	0,090	0,084	0,084	0,084	0,086	0,082	0,084	0,092	0,084	0,075	0,069	0,132	0,124	0,103	0,099	0,120	0,110	-					
<b>22-O. fulgidus</b>	0,072	0,088	0,075	0,076	0,083	0,086	0,066	0,077	0,073	0,075	0,072	0,073	0,058	0,069	0,124	0,097	0,100	0,084	0,107	0,100	0,057	-				
<b>23-P. poecilonotus</b>	0,092	0,091	0,108	0,105	0,099	0,112	0,101	0,093	0,100	0,108	0,093	0,110	0,105	0,094	0,150	0,117	0,139	0,123	0,129	0,104	0,115	0,091	-			
<b>24-Rhinobothryum</b>	0,128	0,129	0,129	0,135	0,126	0,142	0,118	0,131	0,142	0,120	0,116	0,129	0,118	0,123	0,173	0,155	0,156	0,160	0,134	0,123	0,140	0,129	0,126	-		
<b>25-Spilotes</b>	0,119	0,124	0,135	0,127	0,134	0,148	0,120	0,125	0,127	0,141	0,130	0,146	0,121	0,130	0,185	0,169	0,152	0,154	0,160	0,145	0,146	0,131	0,134	0,156	-	
<b>26-Stenorhina</b>	0,083	0,100	0,103	0,104	0,107	0,103	0,092	0,103	0,092	0,106	0,106	0,104	0,092	0,088	0,129	0,110	0,114	0,100	0,125	0,100	0,094	0,098	0,112	0,130	0,130	-

**Tabela 2:** Distâncias p entre os táxons analisados no gene 16S

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<b>1-Coluber</b>																								
<b>2-C. bicarinatus</b>	0,054																							
<b>3-C. carinatus</b>	0,071	0,023																						
<b>4-C. exoletus</b>	0,064	0,034	0,037																					
<b>5-C. flavolineatus</b>	0,065	0,041	0,042	0,044																				
<b>6-C. foveatus</b>	0,064	0,015	0,007	0,029	0,034																			
<b>7-C. fuscus</b>	0,063	0,025	0,022	0,018	0,029	0,017																		
<b>8-C. grandisquamis</b>	0,069	0,030	0,033	0,033	0,033	0,025	0,025																	
<b>9-C. laevicollis</b>	0,065	0,035	0,029	0,044	0,040	0,026	0,031	0,041																
<b>10-C. laurenti</b>	0,075	0,056	0,042	0,064	0,080	0,040	0,061	0,060	0,066															
<b>11-C. quadricarinatus</b>	0,070	0,030	0,027	0,039	0,038	0,023	0,022	0,024	0,036	0,064														
<b>12-C. scurrulus</b>	0,075	0,048	0,044	0,055	0,050	0,041	0,041	0,044	0,018	0,075	0,045													
<b>13-Drymoluber</b>	0,058	0,050	0,058	0,065	0,070	0,051	0,062	0,074	0,064	0,085	0,070	0,074												
<b>14-Drymarchon</b>	0,056	0,058	0,055	0,068	0,056	0,049	0,051	0,063	0,041	0,096	0,058	0,050	0,067											
<b>15-Drymobius</b>	0,069	0,063	0,064	0,083	0,072	0,058	0,066	0,073	0,066	0,098	0,071	0,070	0,071	0,062										
<b>16-Leptophis</b>	0,077	0,061	0,076	0,086	0,068	0,068	0,081	0,085	0,075	0,107	0,078	0,089	0,080	0,076	0,082									
<b>17-M. bifossatus</b>	0,063	0,051	0,053	0,065	0,062	0,053	0,053	0,068	0,062	0,095	0,062	0,066	0,032	0,058	0,065	0,080								
<b>18-M.boddaerti</b>	0,060	0,051	0,058	0,065	0,065	0,051	0,057	0,071	0,060	0,096	0,060	0,063	0,041	0,048	0,058	0,079	0,039							
<b>19-O. aeneus</b>	0,049	0,059	0,065	0,072	0,058	0,058	0,062	0,071	0,058	0,104	0,065	0,070	0,051	0,058	0,070	0,072	0,061	0,063						
<b>20-O.fulgidus</b>	0,059	0,066	0,071	0,075	0,063	0,065	0,064	0,080	0,063	0,114	0,065	0,072	0,065	0,054	0,069	0,069	0,071	0,069	0,039					
<b>21-P. poecilonotus</b>	0,053	0,052	0,064	0,075	0,066	0,055	0,062	0,074	0,064	0,103	0,070	0,072	0,062	0,062	0,060	0,075	0,055	0,053	0,060	0,067				
<b>22-P. sulphureus</b>	0,054	0,053	0,059	0,057	0,061	0,051	0,049	0,058	0,046	0,094	0,053	0,058	0,070	0,053	0,070	0,084	0,067	0,066	0,064	0,075	0,055			
<b>23-Rhinobothryum</b>	0,064	0,075	0,069	0,075	0,072	0,070	0,069	0,082	0,062	0,101	0,075	0,067	0,064	0,058	0,071	0,088	0,058	0,060	0,060	0,061	0,079	0,068		
<b>24-Spilotes</b>	0,071	0,061	0,058	0,078	0,053	0,055	0,062	0,071	0,058	0,096	0,064	0,069	0,083	0,064	0,069	0,086	0,074	0,076	0,077	0,078	0,069	0,059	0,087	

**Tabela 3:** Distâncias p entre os táxons analisados no gene c-mos

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<b>1-Coluber</b>																						
<b>2-C. bicarinatus</b>	0,017																					
<b>3-C. carinatus</b>	0,023	0,009																				
<b>4-C. exoletus</b>	0,019	0,005	0,007																			
<b>5-C. flavolineatus</b>	0,034	0,023	0,024	0,017																		
<b>6-C. foveatus</b>	0,021	0,007	0,006	0,006	0,023																	
<b>7-C. fuscus</b>	0,019	0,005	0,007	0,004	0,021	0,006																
<b>8-C. grandisquamis</b>	0,021	0,007	0,013	0,009	0,027	0,011	0,009															
<b>9-C. laevicollis</b>	0,021	0,007	0,009	0,005	0,023	0,007	0,005	0,011														
<b>10-C. laurenti</b>	0,023	0,009	0,007	0,004	0,021	0,009	0,007	0,013	0,009													
<b>11-C. quadricarinatus</b>	0,026	0,013	0,015	0,007	0,007	0,015	0,012	0,015	0,015	0,010												
<b>12-C. scurrulus</b>	0,017	0,004	0,006	0,002	0,019	0,004	0,002	0,008	0,004	0,006	0,010											
<b>13-Drymoluber</b>	0,021	0,017	0,022	0,018	0,036	0,020	0,018	0,020	0,020	0,022	0,026	0,017										
<b>14-Drymarchon</b>	0,013	0,007	0,013	0,009	0,026	0,011	0,009	0,011	0,011	0,013	0,015	0,008	0,013									
<b>15-Leptophis</b>	0,021	0,010	0,011	0,011	0,029	0,013	0,011	0,013	0,013	0,011	0,020	0,009	0,023	0,013								
<b>16-M. bifossatus</b>	0,023	0,021	0,027	0,023	0,040	0,025	0,023	0,025	0,025	0,027	0,030	0,021	0,008	0,017	0,027							
<b>17-M.boddaerti</b>	0,021	0,015	0,021	0,017	0,034	0,019	0,017	0,019	0,019	0,021	0,023	0,015	0,013	0,011	0,021	0,017						
<b>18-O. aeneus</b>	0,019	0,006	0,011	0,007	0,025	0,009	0,007	0,009	0,009	0,011	0,018	0,006	0,019	0,009	0,011	0,023	0,017					
<b>19-O. fulgidus</b>	0,017	0,011	0,017	0,013	0,030	0,011	0,013	0,015	0,015	0,017	0,018	0,011	0,017	0,007	0,017	0,021	0,015	0,013				
<b>20-P. poecilonotus</b>	0,017	0,011	0,017	0,013	0,030	0,011	0,013	0,015	0,015	0,017	0,018	0,011	0,017	0,007	0,017	0,021	0,015	0,013	0,000			
<b>21-P. sulphureus</b>	0,015	0,008	0,015	0,012	0,012	0,010	0,012	0,015	0,014	0,015	0,020	0,010	0,015	0,006	0,015	0,019	0,015	0,013	0,004	0,004		
<b>22-Spilotes</b>	0,021	0,015	0,021	0,017	0,034	0,015	0,017	0,019	0,019	0,021	0,028	0,015	0,021	0,011	0,021	0,025	0,019	0,017	0,011	0,011	0,010	

Anexo VI Matriz morfológica, caracteres 1 a 23.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Coluber</i>	1	1	?	1	1	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1	0	0	0	2	1	1	0	0
<i>C. bicarinatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>C. carinatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	2	0
<i>C. exoletus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>C. flavolineatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>C. foveatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1
<i>C. fuscus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	2	0	1	1	0
<i>C. grandisquamis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	2	0	1	2	0
<i>C. laevicollis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	2	0	1	1	1
<i>C. laurenti</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	2	1
<i>C. monticola</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	2	1
<i>C. multiventris</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	2	0	1	1	1
<i>C. quadricarinatus</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1
<i>C. scurrulus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	2	0	1	2	1
<i>C. vincenti</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	?	1	?	?	1	1	1	0	0	1	0	1	?	?
<i>Dendrophion</i>	0	1	?	1	0	0	0	0	0	2	0	0	2	1	1	0	0	0	2	1	1	2	0
<i>Drymoluber</i>	1	1	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0
<i>Drymarchon</i>	1	1	?	1	1	0	1	1	0	3	1	0	2	1	1	0	0	0	2	0	1	2	1
<i>Drymobius</i>	1	1	?	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	1
<i>Leptophis</i>	0	1	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	2	0	1	2	1
<i>M. bifossatus</i>	1	1	?	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0
<i>M. boddaerti</i>	0	1	?	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	1	0	0
<i>O. aeneus</i>	0	1	?	1	0	1	2	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0
<i>O. fulgidus</i>	0	1	?	1	2	1	2	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0
<i>P. poecilonotus</i>	1	1	?	1	0	0	0	0	0	3	1	0	2	1	1	0	0	0	2	1	1	0	1
<i>P. sulphureus</i>	1	1	?	1	0	0	0	0	1	3	1	0	2	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0
<i>Rhinobothryum</i>	1	1	?	1	0	0	0	0	0	3	1	0	2	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
<i>Simophis</i>	1	1	?	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0
<i>Spilotes</i>	1	1	?	0	0	0	0	0	1	3	1	0	2	1	1	0	0	0	2	0	1	0	1
<i>Stenorhina</i>	1	1	?	1	0	0	0	0	0	2	1	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0

Anexo VI -continuação: Matriz morfológica, caracteres 24 a 46.

	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
<i>Coluber</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	2	1	0	0	2	3	4	3
<i>C. bicarinatus</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	4	7	1	6
<i>C. carinatus</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	5;6	6	1	3;4
<i>C. exoletus</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	3	7	0	0
<i>C. flavolineatus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	8	1	8
<i>C. foveatus</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	7	7	3	6
<i>C. fuscus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	3;4	6	0;1	5
<i>C. grandisquamis</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	9	7	2	3
<i>C. laevicollis</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	8	6	1	1
<i>C. laurenti</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	7	6	3	6
<i>C. monticola</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	3	6	0	5
<i>C. multiventris</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	4;7;8	7;8	3;5;6	7;8
<i>C. quadricarinatus</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	6;7	0;1	6;7
<i>C. scurrulus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	7	6	1	2
<i>C. vincenti</i>	?	?	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	8	3	9
<i>Dendrophion</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	9	1	?
<i>Drymoluber</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	4	3	4
<i>Drymarchon</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	0	6	0	7	0
<i>Drymobius</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	3;6	0;1	5;6
<i>Leptophis</i>	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	?	?	?	?
<i>M. bifossatus</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	3	4	5	4
<i>M. boddaerti</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	2	?	5	?
<i>O. aeneus</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	?	?	?	?
<i>O. fulgidus</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	?	?	?	?
<i>P. poecilonotus</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	2	4	6	6
<i>P. sulphureus</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	4	3	9	8
<i>Rhinobothryum</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	1	1	?	?	?	?
<i>Simophis</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	0	1	0	?	?	?	?
<i>Spilotes</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	5	3	9	5
<i>Stenorhina</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	2	1	1	0	?	?	?	?



Anexo VI -continuação: Matriz morfológica, caracteres 69 a 75.

	70	71	72	73	74	75
<i>Coluber</i>	4	0	2	3	2	0
<i>C. bicarinatus</i>	3	1	3	5	5	9
<i>C. carinatus</i>	3;5	0	4;5	6;7	5;6;9	9
<i>C. exoletus</i>	4	1	4	8	5	9
<i>C. flavolineatus</i>	4	2	5	8	4	?
<i>C. foveatus</i>	1	2	4	7	3	9
<i>C. fuscus</i>	3	2	3;4	6	4;5	9
<i>C. grandisquamis</i>	2	2	7	9	5	9
<i>C. laevicollis</i>	3	2	4	7	5	?
<i>C. laurenti</i>	2	2	4	6	4	?
<i>C. monticola</i>	9	2	2	5	7	9
<i>C. multiventris</i>	1	2	3;4	5;6	2;3	9
<i>C. quadricarinatus</i>	1	2	2	4;6	7	?
<i>C. scurrulus</i>	4	2	2	7	9	0
<i>C. vincenti</i>	0	2	4	6	3	9
<i>Dendrophion</i>	4	4	2	2	2	0
<i>Drymoluber</i>	0	0	3	3	3	0
<i>Drymarchon</i>	3	0	?	?	6	0
<i>Drymobius</i>	4	2	2	2	?	0
<i>Leptophis</i>	?	?	?	?	?	?
<i>M. bifossatus</i>	8	0	0	3	7	0
<i>M. boddaerti</i>	6	0	2	4	7	0
<i>O. aeneus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>O. fulgidus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>P. poecilonotus</i>	8	2	1	3	0	0
<i>P. sulphureus</i>	?	?	?	?	?	0
<i>Rhinobothryum</i>	?	?	?	?	?	?
<i>Simophis</i>	?	?	?	?	?	?
<i>Spilotes</i>	4	0	9	9	3	0
<i>Stenorhina</i>	?	?	?	?	?	?

