

Weverton dos Santos Azevedo

**Uma abordagem preliminar à taxonomia de  
*Tantilla melanocephala* (Linnaeus, 1758)  
(Serpentes: Colubrinae), com base em dados  
morfológicos e moleculares**

A preliminary approach to the taxonomy of  
*Tantilla melanocephala* (Linnaeus, 1758)  
(Serpentes: Colubrinae), based on morphological  
and molecular data

São Paulo

2022

Weverton dos Santos Azevedo

**Uma abordagem preliminar à taxonomia de  
*Tantilla melanocephala* (Linnaeus, 1758)  
(Serpentes: Colubrinae), com base em dados  
morfológicos e moleculares**

A preliminary approach to the taxonomy of  
*Tantilla melanocephala* (Linnaeus, 1758)  
(Serpentes: Colubrinae), based on morphological  
and molecular data

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biodiversidade da Universidade de São Paulo,  
para a obtenção do Título de Mestre em  
Ciências, na Área de Zoologia.

Orientador: Dr. Felipe Gobbi Grazziotin

São Paulo

2022

# Ficha Catalográfica

---

Azevedo, Weverton dos Santos

Uma abordagem preliminar à taxonomia de *Tantilla melanocephala* (Linnaeus, 1758) (Serpentes: Colubrinae), com base em dados morfológicos e moleculares / Weverton dos Santos Azevedo; orientador Felipe Gobbi Grazziotin -- São Paulo, 2022.

x + 163 p.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Filogenética molecular. 2. Delimitação de espécies. 3. Biogeografia de serpentes. I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

## Comissão Julgadora:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof. Dr. Felipe Gobbi Grazziotin  
Orientador

## Resumo

---

*Tantilla* é um dos gêneros mais diversos entre os colubrídeos do Novo Mundo, com 67 espécies dispostas em seis grupos fenotipicamente reconhecidos. O grupo *T. melanocephala* é o segundo mais diverso do gênero, incluindo 10 espécies majoritariamente distribuídas pela América do Sul. Dessas, *T. melanocephala* é a que apresenta a maior distribuição geográfica e o mais complexo histórico taxonômico. A espécie é encontrada desde a metade leste do Panamá até o norte da Argentina e Uruguai, e apresenta populações isoladas em Trinidad e Tobago, Granada, São Vicente e Granadinas, ilha colombiana de Gorgona e ilha brasileira do Arvoredo. Desde a sua descrição formal feita por Linnaeus em 1758, *T. melanocephala* acumulou uma extensa lista de sinônimos tornando a sua identidade taxonômica atual incerta. O polimorfismo entre, e dentro de suas populações, confundiu todas as tentativas anteriores de resolução das relações evolutivas entre as unidades morfológicas. Dentro do grupo *T. melanocephala*, *T. boipiranga* representa uma das populações polimórficas, recentemente elevadas ao nível de espécie. Ela foi descrita para a região da Serra do Espinhaço, no estado brasileiro de Minas Gerais. Porém, a ausência de dados moleculares, bem como, a escassez de espécimes conhecidos para esta espécie, põe em dúvida a sua validade. Diante deste conturbado histórico e da carência de estudos sobre a estrutura genética e fenotípica das populações historicamente associadas a *T. melanocephala*, nós realizamos uma revisão taxonômica, visando lançar luz sobre a história bicentenária dessa espécie e pavimentar o caminho para futuras revisões mais abrangentes. Através de análises filogenéticas integradas com análises morfológicas comparativas, nós reavaliamos e revisitamos a taxonomia de *T. boipiranga* e *T. melanocephala* visando testar os seus status taxonômicos e os seus posicionamentos filogenéticos. Investigamos também a existência de possíveis novos táxons dentro de *T. melanocephala*. Nossos resultados recuperaram *T. melanocephala* como parafilética e apontaram para a existência de diversidade oculta dentro da espécie. Eles também confirmaram que *T. boipiranga* e as populações de *T. melanocephala* do sul do Brasil são geneticamente distintas e diagnosticáveis com base em uma combinação exclusiva de características morfológicas. Com isso, nós descrevemos uma nova espécie de *Tantilla* para o sul do Brasil e estimamos os tempos de divergência dos principais clados dentro desse complexo de espécies. Também fornecemos discussões a respeito da taxonomia da espécie *T. melanocephala* e delimitamos as respectivas distribuições geográficas das três espécies. Adicionalmente, nossos resultados corroboram a monofilia dos grupos de espécies, *T. coronata* e *T. planiceps*, e a parafilia dos grupos, *T. taeniata*, *T. calamarina* e *T. melanocephala*. Esse cenário revela que *Tantilla* representa um modelo ideal para estudar mecanismos evolutivos que promovem variabilidade morfológica e avaliar a validade de grupos fenotipicamente delimitados de serpentes do Novo Mundo.

## Abstract

---

*Tantilla* is one of the most diverse genera among New World colubrids, with 67 species arranged in six phenotypically recognized groups. The *T. melanocephala* group is the second most diverse of the genus, including 10 species distributed mainly in South America. Of these, *T. melanocephala* has the widest geographic distribution and the most complex taxonomic history. The species is found from the eastern half of Panama to northern Argentina and Uruguay and has isolated populations on Trinidad and Tobago, Granada, Saint Vincent and the Grenadines, Colombian island of Gorgona, and Brazilian island of Arvoredo. Since its formal description by Linnaeus in 1758, *T. melanocephala* has accumulated an extensive list of synonyms that its current taxonomic identity is uncertain. The polymorphism between and within their populations has confounded all previous attempts to resolve evolutionary relationships between morphological units. Within the *T. melanocephala* group, *T. boipiranga* represents one of the polymorphic populations recently raised to the species level. It was described for the Serra do Espinhaço region, in the Brazilian state of Minas Gerais. However, the absence of molecular data, as well as the scarcity of known specimens for this species, casts doubt on its validity. In view of this troubled history and the lack of studies on the genetic and phenotypic structure of populations historically associated with *T. melanocephala*, we carried out a taxonomic revision aiming to shed light on the bicentennial history of this species and pave the way for future revisions more comprehensive. Through phylogenetic analyzes integrated with comparative morphological analyses, we reassessed and revisited the taxonomy of *T. boipiranga* and *T. melanocephala* aiming to test their taxonomic status and phylogenetic positions. We also investigated the existence of possible new taxa within *T. melanocephala*. Our results recovered *T. melanocephala* as paraphyletic and pointed to the existence of hidden diversity within the species. They also confirmed that *T. boipiranga* and *T. melanocephala* populations from southern Brazil are genetically distinct and diagnosable based on a unique combination of character states. Thus, we describe a new species of *Tantilla* from southern Brazil and estimate the divergence times of the main clades within this species complex. We also provide discussions about the taxonomy of the species *T. melanocephala* and delimit the respective geographic distributions of the three species. Additionally, our results corroborate the monophyly of the species groups, *T. coronata* and *T. planiceps*, and the paraphyly of the groups, *T. taeniata*, *T. calamarina*, and *T. melanocephala*. This scenario reveals that *Tantilla* represents an ideal model to study evolutionary mechanisms that promote morphological variability and assess the validity of phenotypically delimited groups in the systematics of New World snakes.

## Introdução Geral

---

Apesar dos notáveis avanços na sistemática de serpentes, a identidade taxonômica e as afinidades filogenéticas de grupos altamente especiosos e polimórficos ainda são pobremente conhecidas (Arteaga et al. 2017, Costa et al. 2022). Esse é o caso da família Colubridae (*sensu* Zaher et al. 2009), que possui 785 espécies descritas atualmente (Uetz & Hallermann 2022), cuja distribuição é abrangente e cosmopolita (Zaher et al. 2019). A tribo Sonorini é um desses grupos de colubrídeos taxonomicamente pouco estudados (Holm 2008).

Sonorini Dowling, 1975 é um grupo monofilético de serpentes com hábitos criptozoicos, que estão amplamente distribuídas pelo Novo Mundo (Cox et al. 2018, Montingelli et al. 2019). Compreende 105 espécies alocadas nos seguintes 11 gêneros: *Conopsis* Günther, 1858, (seis espécies); *Ficimia* Gray, 1849 (sete espécies); *Geagras* Cope, 1875 (uma espécie); *Gyalopion* Cope, 1860 (duas espécies); *Pseudoficimia* Bocourt, 1884 (uma espécie); *Scolecophis* Fitzinger, 1843 (uma espécie); *Sonora* Baird & Girard, 1853 (14 espécies); *Stenorrhina* Duméril, 1853 (duas espécies); *Sympholis* Cope, 1862 (uma espécie); *Tantillita* Smith, 1941 (três espécies); e *Tantilla* Baird & Girard, 1853 (67 espécies) (Uetz & Hallermann 2022).

*Tantilla* Baird & Girard, 1853 representa o segundo gênero mais diverso de serpentes do Novo Mundo, atrás apenas de *Atractus* (Uetz & Hallermann 2022). São serpentes fossoriais que apresentam um par de presas sulcadas posteriores, além de glândula de veneno presente e bem desenvolvida (Martins & Oliveira 1998). Sua dieta é altamente especializada, composta exclusivamente de artrópodes, principalmente quilópodes (Marques & Puerto 1998, Savage 2002, Outeiral et al. 2018). Seus representantes se encontram amplamente distribuídos ao longo das Américas, do sudeste e centro-sul dos Estados Unidos, através das Américas Central e do Sul, até o Norte da Argentina e Uruguai. São encontradas em diferentes altitudes e habitats, incluindo planícies e montanhas (Sawaya & Sazima 2003, Mata-Silva & Wilson 2016).

A maior parte das espécies de *Tantilla* foram organizadas em seis grupos fenotípicos, dos quais destaco o grupo *Tantilla melanocephala* (Wilson & Mata-Silva 2015). Os membros deste grupo são distinguidos de todos os outros, por apresentarem uma linha vertebral escura, geralmente confinada à fileira de escama médio dorsal (ausente em alguns membros); um capuz cefálico escuro, separado de uma faixa nugal

escura por um par de manchas nucais de tamanho variável ou uma completa ou medialmente dividida faixa nugal que pode estar ausente em algumas espécies; uma mancha pré-ocular e uma pós-ocular pálidas, separadas por uma mancha escura subocular; sete escamas supralabiais; duas escamas pós-oculares; e uma linha lateral pálida (ausente em alguns membros) (Wilson & Mena 1980).

O grupo de espécies de *Tantilla melanocephala* é o segundo mais diverso do gênero, incluindo atualmente as seguintes 10 espécies: *T. andinista* Wilson & Mena, 1980; *T. armillata* Cope, 1876; *T. boipiranga* Sawaya & Sazima, 2003; *T. capistrata* Cope, 1876; *T. insulamontana* Wilson & Mena, 1980; *T. lempira* Wilson & Mena, 1980; *T. melanocephala* (Linnaeus, 1758), *T. miyatai* Wilson & Knight, 1987; *T. ruficeps* (Cope, 1894); e *T. petersi* Wilson, 1979. Dentro dele, a maior parte das espécies ocorre na América do Sul, como *T. melanocephala* (Linnaeus, 1758), que dentre todas as espécies do gênero, apresenta a maior distribuição geográfica. *T. melanocephala* é encontrada em elevações que variam de 0 a 3080 metros, desde a metade leste Panamá, até o Norte da Argentina e Uruguai. Também apresenta populações isoladas em Trinidad e Tobago, Granada, São Vicente e Granadinas, ilha colombiana de Gorgona e ilha brasileira do Arvoredo (Berg et al. 2009, Wilson & Mata-Silva 2015, Guedes et al. 2018).

A taxonomia de *Tantilla melanocephala* (Linnaeus, 1758) transpassa gerações. Em 1758, sua história taxonômica se inicia oficialmente a partir da descrição de *Coluber melanocephalus* por Linnaeus (página 218, número 202), em sua décima edição do “*Systema Naturae*”. A descrição foi baseada em dois espécimes, cuja localidade foi atribuída como “*America*”. Contudo, cabe aqui ressaltar, acontecimentos anteriores da história desse táxon.

O rei Adolf Fredrik (1710-1771), que governou a Suécia entre os anos de 1751 a 1771, mantinha uma coleção de história natural que era composta em sua maior parte por animais exóticos àquele país. Essa coleção era mantida no castelo real de Ulriksdal, ao norte de Estocolmo e continha principalmente amostras preservadas em álcool (Kullander 2001).

No mesmo ano em que assumiu o trono, o rei incumbiu o então professor de Uppsala, Carl Linnaeus de descrever a sua coleção. Em 1754, Linnaeus publicou o primeiro volume do catálogo da coleção do rei, com descrições bem detalhadas para a época e ricamente ilustradas. É nesse trabalho que *Coluber melanocephalus* apareceu pela primeira vez (Linnaeus 1754, Kullander 2001).

Linnaeus (1754, 1758) fez uma descrição textual de *Coluber melanocephalus* a partir de um espécime proveniente da América (NRM 86), mas a ilustração é de um espécime advindo do Sri Lanka (NRM 15) (**Figura 1AB**) (Linnaeus 1754: página 24, prancha 15, figura 2). Isso foi constatado por Andersson (1899), que identificou o exemplar (NRM 15) com sendo um *Polyodontophis subpunctatus* Boulenger, 1890, espécie atualmente designada como *Sibynophis subpunctatus* (Duméril, Bibron & Duméril 1854) (Uetz & Hallermann 2022).

Na tentativa de sistematizar os grupos altamente inclusivos de anfíbios e répteis reconhecidos na época, Merrem (1820) sinonimizou várias espécies do gênero *Coluber* com o gênero *Natrix*. Assim ocorreu a primeira mudança na composição do nome de *Coluber melanocephalus* (*Natrix melanocephalus*: página 110 b).

Em 1824, Wagler criou o gênero *Elaps* e descreveu *Elaps melanocephalus* a partir de três espécimes (página 8, tab II b, figura 1) (Spix, 1824). Segundo o autor, a espécie habita “as terras alagáveis das regiões adjacentes do Rio Solimões” (**Figura 2A**). Ele ainda afirmou que *Elaps melanocephalus* apesar de bastante similar a *Coluber melanocephalus* de Linnaeus (1758), era uma espécie distinta.

Fitzinger (1826), incluiu *Coluber melanocephalus* no gênero *Duberria* e atribuiu à localidade de “America, Brasilia” (*Duberria melanocephala*: página 55, nº 2). No ano seguinte, Boie (1827) denominou o táxon em uma nova combinação (*Lycodon melanocephalum*: volume 20, página 526, número 70). Wagler (1830) não citou as mudanças nomenclaturais feitas por Merrem (1820), (Fitzinger *op. cit.*) e (Boie *op. cit.*) e sob uma nova combinação, sinonimizou *Coluber melanocephalus* e *Elaps melanocephalus* com *Cloelia melanocephala* (página 187, nº 70).

Em 1983, Hoogmoed & Gruber publicaram um catálogo dos tipos de Spix e Wagler e mantiveram *Elaps melanocephalus* sinonimizado. No entanto, designaram o espécime (ZSMH 2173/0 A) como lectótipo e o espécime (ZSMH2173/0B) como paralectótipo de *Elaps melanocephalus* (depositados na coleção Zoológica do Estado de Munique, Alemanha). O terceiro exemplar não foi encontrado. Além disso, trouxeram uma lista sinonímica incompleta e incluíram erroneamente *Enicognathus melanocephalus* Duméril, Bibron & Duméril 1854, atualmente *Taeniophallus affinis* (Günther, 1858). Em um segundo catálogo, Franzen & Glaw (2007) mantiveram a designação de (Hoogmoed & Gruber *op. cit.*).

Schlegel (1837) publicou um estudo com uma proposta de classificação para as serpentes e transferiu *Natrix melanocephalus* Merrem, 1820 para o gênero *Calamaria*



(*Calamaria melanocephala*: tomo I, página 131; tomo II, página 38). Em um provável erro de digitação o nome foi citado como “*Calmaria melanocephala*”.

Baird & Girard (1853), publicaram um catálogo de répteis da América do Norte, onde descreveram novas espécies e gêneros. É neste trabalho que o gênero *Tantilla* foi descrito, com a espécie *T. coronata* designada originalmente como espécie-tipo (página 131).

Em 1854, Duméril et al. publicaram uma ampla revisão baseada em morfologia externa e interna. Neste trabalho, os autores criaram o gênero *Homalocranion*, onde incluíram *Calamaria melanocephala* e os demais nomes utilizados anteriormente para identificar o táxon, como sinônimos juniores de *Homalocranion melanocephalum* (volume 3, tomo 7, página 859, número 2). Eles redescreveram minuciosamente a espécie (folidose, coloração e denticção) e trouxeram uma lista sinonímica abrangente e informativa.

Cope (1861), com base em morfologia externa sinonimizou o gênero *Homalocranion* sob a escrita *Homalocranium* com o gênero *Tantilla*, (volume 13, página 74). Diante disso, *H. melanocephalum* passou a ser designada como *Tantilla melanocephala*.

Günther (1862) descreveu *Elapomorphus mexicanus* a partir de um único espécime com localidade atribuída ao México (série 3, volume 9, número 49, página 57, prancha 9, figura 1) (Holótipo [BMNH 1946.1.8.58] Museu Britânico de História Natural, Londres, Inglaterra). Em 1895, Günther sinonimizou o gênero *Tantilla* com *Homalocranium* designou a espécie como *H. mexicanum* (página 153, número 17) e descreveu outros táxons. Boulenger (1896) em seu catálogo de serpentes sinonimizou *H. mexicanum* e *Tantilla melanocephala* com *H. melanocephalum* (volume 3, página 215) e comentou que o espécime-tipo de *H. mexicanum* provavelmente não pertencia a coleção mexicana de “*M. Sallé*”, como estava especificado nas informações junto ao espécime tipo. Cope (1900) sinonimizou o gênero *Homalocranium* com *Tantilla* (página 1110). Smith (1942) publicou um resumo sobre as serpentes do México, no qual argumentou que haviam fatos (apesar de não ter dito quais) que indicavam que o exemplar poderia ter procedido do México e revalidou o táxon sob uma nova combinação (*Tantilla mexicana*: volume 27, número 7, página 37). Stuart (1963) delimitou a distribuição do táxon a elevações moderadas ao longo da vertente do Pacífico de Chiapas, México, até a Guatemala e admitiu a complexidade em se entender a distribuição das espécies de *Tantilla* na região (páginas 118). Wilson & Mena (1980) examinaram o holótipo e

destacaram que nenhum outro espécime semelhante a este foi encontrado no México e, portanto, que esta não é a real localidade-tipo. Eles concluíram que o holótipo de *T. mexicana* possui caracteres morfológicos semelhantes aos dos espécimes examinados das encostas ocidentais dos Andes no Equador (padrão de coloração “F”), sendo esta, a provável localidade-tipo de *E. mexicanus* (**Figura 2B**). Por fim, sinonimizaram *T. mexicana* com *T. melanocephala* (página 26).

Em 1875, Cope descreveu *Tantilla armillata* a partir de um espécime da Costa Rica Central (**Figura 2C**) (página 143, número 102) (Holótipo [ANSP 3363] Museu da Academia de Ciências Naturais da Filadélfia, Estados Unidos da América). Günther (1895) incluiu a espécie no gênero *Homalocranium* (*H. armillatum*: página 149, número 7). No estudo de Cope (1900), *T. armillata* passou a ser novamente o nome designado (página 1111). Stuart (1963) sinonimizou as populações de *T. armillata* que ocorrem na Guatemala, com *T. mexicana* (página 118). Wilson & Mena (1980) restringiram a localidade-tipo de *T. armillata* para San José e sinonimizaram o táxon com *Tantilla melanocephala* (página 26), classificando-o como pertencente às populações que apresentam o padrão de coloração “A” da espécie. Em 2002, Savage ressuscitou *T. armillata*, redescreveu a espécie e delimitou a sua distribuição geográfica para as regiões que abrangem os territórios da Costa Rica, Guatemala, Honduras e Nicarágua. Wilson & Mata-Silva (2015) publicaram uma lista de verificação para as serpentes do clado *Tantilla* Holm, 2008 e associaram a distribuição da espécie a elevações baixas e moderadas desses países e comentaram que provavelmente a espécie se estende até a região oeste do Panamá (0–1435 m) (página 425, número 4).

Cope (1875) também descreveu *Tantilla capistrata* a partir de um espécime, do Vale do Jequetepeque no Peru (**Figura 2D**) (página 181, número 72) (Holótipo [ANSP 11581] Museu da Academia de Ciências Naturais da Filadélfia, Estados Unidos da América). Boulenger (1896) sinonimizou *T. capistrata* com *Homalocranium melanocephalum* (volume 3, página 215, número 1). Em 1923, Dunn utilizou o nome *T. melanocephala* para a população do noroeste do Peru (volume 36, página 186). Schmidt & Walker (1943) ao analisarem espécimes do litoral do Peru designaram o táxon como uma subespécie de *T. melanocephala* (*T. m. capistrata*) e colocaram na sinonímia os nomes dados por (Cope *op. cit.*) e (Dunn *op. cit.*) (volume 24, página 318). Em 1980, Wilson & Mena elevaram o táxon a nível de espécie (página 22) e delimitaram sua distribuição geográfica para os desertos costeiros e bacia inter-andina semiárida, formada pelos vales do alto Rio Marañon, Rio Chinchipe e Rio Chamaya no noroeste do Peru (*T. capistrata*: página 31).

Segundo Wilson & Mata-Silva (2015) a espécie pode ser encontrada em elevações baixas a intermediárias (0-1830m) (página 431, número 12).

Em 1883, Bocourt descreveu *Homalocranium melanocephalum* var. *fuscum* a partir de um exemplar com procedência atribuída a Guatemala (parte 3, seção 1, página 589) (Holótipo [MNHN 6059] Museu Nacional de História Natural, Paris, França). Essa variedade foi elevada a espécie por Boulenger (1896) (*H. fuscum*: volume 3, página 220, número 8), cuja distribuição geográfica foi expandida para o Nicarágua. Em 1929, Amaral designou a espécie como *Tantilla fusca* (tomo 4, página 220, número 457). Em 1963, Stuart realizou um levantamento da herpetofauna da Guatemala e sinonimizou *H. m. fuscum* com *T. mexicana* (página 118). Wilson & Mena (1980), sinonimizaram *H. m. var. fuscum* com *T. melanocephala* alegando que o holótipo foi erroneamente classificado como procedente da Guatemala e que ele era similar aos espécimes que eles examinaram das Planícies amazônicas do Equador e Peru (**Figura 2E**) (padrão de coloração “E” de *T. melanocephala* (página 20). Eles também identificaram o espécime da Nicarágua que (Boulenger *op. cit.*) havia examinado, como *T. jani*.

Cope descreveu *Tantilla pallida* em 1887 com base em um exemplar coletado por “*H. Smith*”, com localidade atribuída a “*village of chupada, Province of Mato Grosso, Brazil*” (volume 24, página 56, número 38) (Holótipo [ANSP 11215] Museu da Academia de Ciências Naturais da Filadélfia, Estados Unidos da América). Em 1971, Malnate publicou um catálogo dos tipos primários das coleções herpetológicas da ANSP e corrigiu a localidade do tipo para “*Brazil, Matto Grosso, Chapada*” (volume 123, página 370). Wilson & Mena (1980), denominaram a localidade como “*Chapada do Guimaraes, 56°15'W, 15°34'S, Est. Mato Grosso, Brazil*” (**Figura 2F**). A partir de uma análise do holótipo e baseados em alguns espécimes examinados do Brasil, eles sinonimizaram *T. pallida* com *T. melanocephala*, enquadrando as populações dessa região como pertencente ao padrão de coloração “C” (página 20). Sawaya & Sazima (2003) sugeriram o uso do nome *T. pallida* para as populações do Cerrado ao sul da Amazônia no Brasil, mas não revalidaram o nome formalmente (página 125).

Em 1894, Cope descreveu o gênero monotípico *Pogonaspis* e a espécie *P. ruficeps* com base em um espécime proveniente de “*Jiménez, Província de Limón, Costa Rica*” (**Figura 2G**) (Holótipo [AMNH 17272] Museu Americano de História Natural, Nova York, Estados Unidos da América). O autor menciona que este gênero está mais próximo de *Tantilla* do que de qualquer outro gênero e que a principal diferença entre os dois é a presença de uma placa genital [escama cloacal] grande e única em *P. ruficeps* (*versus*

escama cloacal dividida em *Tantilla*) (volume 46, página 204). Logo depois, Boulenger (1896) transferiu a espécie para o gênero *Homalocranium* (*H. ruficeps*: volume 3, página 223, número 14) e Amaral (1929) para o gênero *Tantilla* (*T. ruficeps*: página 221, número 466). Em 1980, Wilson & Mena ao examinarem o holótipo, chegaram à conclusão de que ele se enquadrava nas populações que apresentavam o padrão de coloração “B” de *T. melanocephala*, e assim, sinonimizaram *T. ruficeps* com ela (página 20). Em 2002, Savage ressuscitou *T. ruficeps* e redescreveu a espécie. Conforme Wilson & Mata-Silva (2015), a espécie pode ser encontrada em elevações baixas e intermediárias baixas (0–1600m) na vertente atlântica do Nicarágua ao Panamá, além da vertente do Pacífico da Costa Rica ao oeste do Panamá (página 452, número 44).

Em 1895, Günther descreveu *Homalocranium melanocephalum* var. *fraseri* com base em uma série-tipo proveniente de Quito e região (**Figura 2H**) (página 148) (Síntipos [BMNH 1946.18.77, 1946.1.8.80, 1946.1.9.43-44, 1946.1.9.84] Museu Britânico de História Natural, Londres, Inglaterra) (Wilson 1992). Esta variedade foi elevada a nível de espécie e transferida para o gênero *Tantilla* por Peters (1960) (*T. fraseri*: volume 122, página 539). Wilson & Mena (1980) examinaram um dos síntipos e concluíram que *T. fraseri* está de acordo com os espécimes examinados com padrão de coloração “F” de *T. melanocephala*, sinonimizando, portanto, a espécie (página 20). Os autores ressaltaram que *T. fraseri* é sinônimo de *Elapomorphus mexicanus* e caso a espécie fosse revalidada novamente, isto deveria ser levado em conta. Em seu livro, Lehr (2002) ressuscitou *T. fraseri*, ignorou a observação de (Wilson & Mena *op. cit.*) e expandiu sua distribuição geográfica para as encostas ocidentais dos Andes no Equador e noroeste do Peru. Wilson & Mata-Silva (2015) mantiveram a espécie na sinonímia de *T. melanocephala*.

Günther (1895) também descreveu *Homalocranium melanocephalum* var. *pernambucense* a partir de uma série tipo, com localidade estabelecida como “Pernambuco, Brazil” (página 148) (**Figura 2I**) (Síntipo [BMNH 80.11.25.5] Museu Britânico de História Natural, Londres, Inglaterra). De acordo com Wilson & Mena (1980), com exceção do espécime BMNH 80.11.25.5, a localização dos demais espécimes-tipo, não é mais conhecida. Apesar de não examinarem esses espécimes, eles enquadraram esta variedade dentro do padrão de coloração “C” a partir da descrição apresentada por (Günther *op. cit.*), sinonimizando então a espécie com *T. melanocephala*.

Boulenger (1896) descreveu *Homalocranium longifrontale* com base em um espécime macho de “Cali, Colômbia” (série 6, volume 17, página 17) (**Figura 2J**) (Holótipo [BMNH 1946.1.8.87] Museu Britânico de História Natural, Londres,

Inglaterra). Na descrição, o autor distingue a espécie de *H. melanocephalum*, pela presença de um escudo [escama] frontal mais longo e uma cauda mais alongada. O táxon foi citado como *Tantilla longifrontale* por Ruthven (1922) (página 68). Em 1929, Amaral sem citar (Ruthven *op. cit.*), sinonimizou *Homalocranium longifrontale* com *T. longifrontalis* (página 220, número 458). Dugand (1975) publicou uma lista com as serpentes das planícies do Caribe na Colômbia (região de Cartagena, Barranquilla e Santa Marta) e listou o táxon como uma subespécie de *T. melanocephala* (*T. m. longifrontale*: página 71). Wilson & Mena (1980) analisaram os dados de escutelação do holótipo de *T. longifrontalis* enviados a eles por “A. F. Stimson” e o identificaram como um espécime pertencente a padrões de coloração intergradantes de *T. melanocephala* da Colômbia e o Panamá, sinonimizando a espécie (página 20). Castro-Herrera & Vargas-Salinas (2008) publicaram uma lista de espécies de anfíbios e répteis do departamento de Valle del Cauca, Colômbia e ignoraram (Wilson & Mena *op. cit.*), citando *T. longifrontalis* e *T. melanocephala* como espécies válidas (página 269). Entretanto, estes autores não propuseram nenhuma ressurreição formal.

*Homalocranium hoffmanni* Werner, 1909 foi descrito a partir de um único espécime com localidade atribuída a Guatemala (página 239). O espécime foi depositado no Museu de História Natural de Hamburgo e destruído durante a Segunda Guerra Mundial (Wilson 1992). Apesar disso, Wilson & Mena (1980) se basearam na descrição do tipo e concluíram que ele era na verdade, similar aos espécimes que apresentaram o padrão de coloração “C” de *T. melanocephala* da América do Sul, e que, portanto, o exemplar provinha de alguma região a leste deste continente. Por fim, sinonimizaram *H. hoffmanni* com *T. melanocephala* (página 20).

Em 1914, Barbour descreveu *Elapomorphus nuchalis* baseando-se em um espécime de “Villa Bella no rio Amazonas, acima de Santarém” Estado do Pará, Brasil (volume 27, página 199) (**Figura 2K**) (Holótipo [MCZ 1164] Museu de Zoologia Comparada da Universidade de Harvard, Cambridge, Estados Unidos da América). Wilson & Mena (1980) sinonimizaram a espécie com *T. melanocephala*, alegando que a descrição do holótipo sobrepõe os padrões de coloração “C” e “D” das populações de *T. melanocephala* do Brasil.

*Tantilla petersi* Wilson, 1979 foi descrita a partir de uma fêmea adulta coletada na região de “San Nicolas, Pimampiro, Província de Imbabura, Equador” (**Figura 2L**) (volume 35, página 274) (Holótipo [UMMZ 92074] Museu de Zoologia da Universidade de Michigan, Estados Unidos da América). Holm (2008) sugeriu o acréscimo da espécie

no grupo *T. melanocephala*. Wilson & Mata-Silva (2015) definiram sua distribuição para as elevações intermediárias (=2100 m) no extremo norte do planalto andino do Equador (página 448, número 37).

Em 1980, Wilson & Mena realizaram uma revisão sistemática do grupo *T. melanocephala* por meio de análises de morfologia externa. Eles examinaram um grande número de espécimes procedentes da região oeste e extremo norte da América do Sul, no entanto, apenas onze espécimes procedentes do Brasil foram analisados. Destes, três pertencentes ao estado do Mato Grosso, dois do Amazonas, três do Pará, um do Tocantins, um do Rio Grande do Norte e um de São Paulo. Com isso, reconheceram seis padrões de coloração, dos quais, dois deles foram registrados para o Brasil (padrões “C” e “D”).

O padrão de coloração “A” e “B” estão atualmente associados a *T. armillata* e *T. ruficeps* respectivamente. Os padrões “C” e “D” (sem nítida distinção) ainda correspondem às populações de *T. melanocephala* do Uruguai, Argentina, Paraguai, Bolívia, Brasil, Guianas, Suriname, Venezuela, Trindade e Tobago e metade leste da Colômbia. O padrão “E” é encontrado no Peru, parte leste do Equador e parte sudoeste e central da Colômbia. O padrão “F” ocorre a oeste do Equador. A região oeste da Colômbia e leste do Panamá possuem padrões intergradantes indefinidos.

Wilson & Mena, 1980 ainda descreveram *Tantilla andinista* a partir de uma fêmea adulta com localidade-tipo atribuída a “5 km a leste de Alausí (2600-2750m), *Provincia Chimborazo, Equador*” (**Figura 2M**) (página 21) (Holótipo [KU 135209] Museu de História Natural da Universidade do Kansas, Lawrence, Estados Unidos da América). A espécie é conhecida apenas pelo holótipo e de acordo com Wilson & Mata-Silva (2015) está distribuída em elevações intermediárias e altas na divisão continental no Equador (página 425, número 3).

*Tantilla equatoriana* Wilson & Mena, 1980 foi descrita a partir de dois espécimes machos de maturidade indeterminada, procedentes de “*San Lorenzo, Provincia Esmeraldas, Equador*” (**Figura 2N**) (página 23) (Holótipo [USNM (NMNH) 198530]; Parátipo [USNM (NMNH) 198429] Museu Nacional de História Natural, Washington, D.C., Estados Unidos da América). Greenbaum et al. (2004) examinaram os tipos e demais espécimes provenientes da região e compararam com espécimes de *T. melanocephala* padrão de coloração “E” e “F” coletados a oeste dos Andes (volume 49, página 457). Os autores demonstraram a ocorrência simpátrica entre as duas espécies, e não encontraram caracteres morfológicos que fossem variantes, únicos ou que não se

sobrepusessem. Assim, consideraram *T. equatoriana* como um sinônimo subjetivo júnior de *T. melanocephala*.

*Tantilla insulamontana* Wilson & Mena, 1980 foi descrita com base em um espécime macho procedente de “Rio Minas, 15,1 km a oeste de Santa Isabel (elevação cerca de 1250m), Província Azuay, Equador” (**Figura 2O**) e outros três espécimes fêmeas da mesma província (página 24) (Holótipo [KU 152207] Museu de História Natural da Universidade do Kansas, Lawrence, Estados Unidos da América; Parátipos [CAS 94090, 94091] coleção herpetológica da Academia de Ciências da Califórnia; Parátipo [USNM (NMNH) 198430] Museu Nacional de História Natural, Washington, D.C., Estados Unidos da América). Wilson & Mata-Silva (2015) associaram a distribuição da espécie a elevações moderadas e intermediárias (1250–2100 m) ao longo da Hoya de Jubones (drenagem do Pacífico) no sul do Equador (página 441, número 25).

Wilson & Mena (1980) por fim, descreveram *Tantilla lempira* a partir de três espécimes com localidade-tipo definida como “41 km a noroeste de Tegucigalpa, Departamento de Francisco Morazán, Honduras” (**Figura 2P**) (página 25) (Holótipo [LSUMZ 26093], Parátipo [LSUMZ 33737] Museu de Zoologia da Universidade Estadual da Louisiana, Baton Rouge, Estados Unidos da América; Parátipo [MCZ 49961] Museu de Zoologia Comparada da Universidade de Harvard, Cambridge, Estados Unidos da América). Segundo os autores, a espécie ocupa as florestas de pinheiros do planalto ao longo da vertente do Pacífico em Honduras. Wilson & Mata-Silva (2015) expandiram a distribuição à vertente do Atlântico no centro-sul de Honduras, com elevações moderadas a intermediárias (1450–1730m) (página 442, número 28).

Em 1987, Wilson & Knight descreveram *Tantilla miyatai* com base em um espécime macho adulto de “Puerto Quito, Província de Pichincha, Ecuador” (**Figura 2Q**) (Holótipo [MCZ 166541] Museu de Zoologia Comparada da Universidade de Harvard, Cambridge, Estados Unidos da América) (página 12 em Wilson 1987). *T. miyatai* é conhecida apenas da localidade-tipo em uma baixa altitude (= 189 m) da vertente do Pacífico no Equador (Wilson & Mata-Silva 2015).

*Tantilla boipiranga* foi descrita por Sawaya & Sazima em 2003 a partir de quatro espécimes (Holótipo [ZUEC 1840] Coleção de Répteis do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas em São Paulo; Parátipos [UFMG 0123/CHUFMG 1034; UFMG 0124/CHUFMG 1048] Coleção Herpetológica da Universidade Federal de Minas Gerais no Brasil; Parátipo [IBSP 64088] Coleção Herpetológica “Alphonse Richard Hoge” do Laboratório de Coleções Zoológicas do Instituto Butantan, São Paulo,

Brasil). A localidade foi descrita como “*Serrote*” dos campos montanos “*campos rupestres*” da Serra do Cipó no município de Santana do Riacho, Minas Gerais, Brasil, a uma altitude próxima de 1200m (19° 17' S; 43° 36' W) (**Figura 2R**). Os autores sugeriram o endemismo da espécie para os campos rupestres de toda a Serra do Espinhaço. No mesmo ano, Cassimiro (2003) identificou um novo exemplar de *T. boipiranga* a cerca de 190 km oeste da região, no município de Caratinga, localizado na região de Mata Atlântica (450m de altitude). Silveira et al. (2009) expandiram a distribuição para os municípios circunvizinhos (Ouro Preto e Alvorada de Minas), sem levarem em conta (Cassimiro *op. cit.*) e propuseram que a espécie seria endêmica das fisionomias ecotonais de Cerrado e Mata Atlântica do sul da Cadeia do Espinhaço. Eles apresentaram uma variação da coloração da cabeça a partir dos espécimes que eles analisaram e levantaram a hipótese de que *T. boipiranga* poderia apresentar um sistema de metapopulações com diferentes estados de caracteres em cada população ou a existência de apenas uma população no sul da Cadeia do Espinhaço, com variação clinal de caracteres. Wilson & Mata-Silva (2015) restringiram a distribuição a elevações moderadas (648–1361m).

Em 2004, Lema descreveu *Tantilla marcovani* com base em um espécime macho adulto procedente do “*Pico do Jabre, ponto mais alto do estado da Paraíba, Brasil, 50 km a sudoeste da cidade de Teixeira (7. 13S; 37. 15W), localidade de Maturéia*” (**Figura 2S**) (página 267) (Holótipo [MNRJ 6525] Coleção de Répteis do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil). Hamdan & Lira-da-Silva (2012) relataram o encontro do segundo espécime de *T. marcovani* no município de Santo Inácio, Bahia. Eles não mostraram como identificaram este espécime e porque ele não podia ser incluso dentro de *T. melanocephala* (página 33). Guedes et al. (2014) realizaram um estudo sobre a diversidade, história natural e distribuição geográfica das Serpentes da Caatinga no nordeste do Brasil e reconheceram a dificuldade em se determinar a espécie. Os autores restringiram o nome *T. marcovani* aos espécimes coletados na localidade-tipo e no mapa de distribuição geográfica, consideraram o espécime de (Hamdan & Lira-da-Silva *op. cit.*) (página 60). Mata-Silva & Wilson (2016) avaliaram o status taxonômico da espécie através de uma análise detalhada da diagnose fornecida por Lema (2004) e compararam com os caracteres dos espécimes de *T. melanocephala* examinados por Wilson & Mena (1980). Os autores não encontraram um estado único ou uma combinação de caracteres que de fato, separa-se *T. marcovani* de *T. melanocephala* e então sinonimizaram a primeira com a última (volume 4092, número 3, página 421).



Por fim, alguns nomes relacionados a *Tantilla melanocephala* foram utilizados equivocadamente. São eles, *Homalocranion melanocephalus* (Velasco 1891: página 51), *T. melanocephalus* (Shreve 1947: página 315), *T. melanocephalum* (Wehekind 1955: página 12).

## Referências bibliográficas

---

- Amaral, A. (1929). Estudos sobre ophidios neotrópicos. XVIII. Lista remissiva dos ophidios da região neotrópica. *Memórias do Instituto Butantan*, 4: 129–271.
- Andersson, L. G. (1899): Catalogue of Linnean type-specimens of snakes in the Royal Museum in Stockholm. *Bihang Till Koeniger Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, 24: 1–35.
- Arteaga, A., Mebert, K., Valencia, J. H., Cisneros-Heredia, D. F., Peñafiel, N., Reyes-Puig, C., Vieira-Fernandes, J. L. & Guayasamin, J. M. (2017). Molecular phylogeny of *Atractus* (Serpentes, Dipsadidae), with emphasis on Ecuadorian species and the description of three new taxa. *ZooKeys*, 661: 91–123.
- Baird, S. F & Girard, C. (1853). List of reptiles collected in California by Dr. John L. Le Conte, with description of new species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 6: 300–302.
- Barbour, T. (1914). A new snake from Northern Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 27: 199–200.
- Berg, C. S., Jeremiah, A., Harrison B. & Henderson, R. W. (2009). New island records for *Tantilla melanocephala* (Squamata: Colubridae) on the Grenada Bank. *Applied Herpetology*, 6: 403–404.
- Bocourt, M. F. (1883). In A. Duméril, M. F., Bocourt, M. F. & Mocquard, F. (1870-1909), *Etudes sur les reptiles. In Recherches Zoologiques pour servir a l'Histoire de la Faune de l'Amérique Centrale et du Mexique*. Mission Scientifique au Mexique et dans l'Amér Imprimerie Impériale, Paris, 1–1012.
- Boie, F. (1827). Bemerkungen ueber Merrem's Versuch eines Systems de Amphibien. 1<sup>st</sup> Lieferung: Ophidier. *Isis Von Oken*, 20: 508–566.
- Boie, F. (1827). NG *Xenodon* Boie: col. 293. Hermann Schlegel, Erpetologische Nachrichten. *Isis von Oken*, 20: 281–294.
- Boulenger, G. A. (1896). Descriptions of new reptiles and batrachians from Colombia. *Annals and Magazine of Natural History*, 17: 16–21.
- Cassimiro, J. (2003). Geographic distribution: Serpentes: *Tantilla boipiranga*. *Herpetological Review*, 34: 390.
- Castro-Herrera, F. & Vargas-Salinas, F. (2008). Anfíbios y reptiles en el departamento del Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 9: 251–277.

- Cope, E. D. (1861). [Em *Tantilla*, *Taeniophis*, *Lepidocephalus*, *Aepidae*, *Rhabdion*, *Callirhinus*, *Simotes*, *Erythrolamprus*, *Rhineura*]. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 13: 73–75.
- Cope, E. D. (1875). On the Batrachia and Reptilia of Costa Rica with notes on the herpetology and ichthyology of Nicaragua and Peru. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 2: 93–183.
- Cope, E. D. (1887). Synopsis of the Batrachia and Reptilia obtained by H. H. Smith, in the Province of Mato Grosso, Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 24: 44–60.
- Cope, E. D. (1894). Third addition to a knowledge of the Batrachia and Reptilia os Costa Rica. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 46: 194–206.
- Cope, E. D. (1900). The crocodylians, lizards, and snakes of North America. *United States National Museum Annual Report*, 1898: 153–1270.
- Costa, J. C. L., Graboski, R., Grazziotin, F. G., Zaher, H., Rodrigues, M. T., & Prudente, A. L. C. (2022). Reassessing the systematics of *Leptodeira* (Serpentes, Dipsadidae) with emphasis in the South American species. *Zoologica Scripta*, 51: 1–19.
- Cox, C. L., Davis-Rabosky, A. R., Holmes, I. A., Reyes-Velasco, J., Roelke, C. E., Smith, E. N., Flores-Villela, O., McGuire, J. A. & Campbell, J. A. (2018). Synopsis and taxonomic revision of three genera in the snake tribe Sonorini. *Journal of Natural History*, 52: 945–988.
- Dugand, A. (1975). Serpentifauna de la Llanura Costera del Caribe. *Caldasia*, 1161–82.
- Duméril, A. M. C., Bibron, G. & Duméril, A. H. A. (1854). *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des répteis. Tome septième. Deuxième partie, comprenant l'histoire des serpents venimeux.* Paris. *Librairie Encyclopédique de Roret*, 781–1536.
- Dunn, E. R. (1923). Some snakes from northwestern Peru. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 36: 185–188.
- Fitzinger, L. J. F. J. (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.* Viena: Huebner.
- Franzen, M. & Glaw, F. (2007). Type catalogue of reptiles in the Zoologische Staatssammlung Munchen. *Spixiana*, 30: 201.

- Guedes, T. B., Nogueira, C. & Marques, O. A. V. (2014). Diversity, natural history, and geographic distribution of snakes in the Caatinga, Northeastern Brazil. *Zootaxa*, 3863: 1–93.
- Guedes, T.B., Sawaya, R. J., Zizka, A., Laffan, S., Faurby, S., Pyron, R. A., Bérnils, R. S., Jansen, M., Passos, P., Prudente, A. L. C., Cisneros-Heredia, D. F., Braz, H. B., Nogueira C. C. & Antonelli A. (2018). Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of Neotropical snakes. *Global Ecology and Biogeography*, 27: 14–21.
- Günther, A. (1862). On new species of snakes in the collection of the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History*, 3: 52–67.
- Günther, A. (1895). *Biologia Central-Americana. Reptilia and Batrachia. Partes 19-25*, Londres: Porter, 145–196.
- Hamdan, B. & Lira-da-Silva, R. M. (2012). The snakes of Bahia State, northeastern Brazil: species richness, composition and biogeographical notes. *Salamandra*, 48: 31–50
- Holm, P. A. (2008): Phylogenetic Biology of the Burrowing Snake Tribe Sonorini (Colubridae). PhD dissertation, University of Arizona, 242 pp.
- Hoogmoed, M. S. & Gruber, U. (1983). Spix and Wagler type specimens of reptiles and amphibians in the Natural History Museum in Munich (Germany) and Leiden (The Netherlands). *Spixiana*, 9: 319–415.
- Kullander, S. O. (2001). Museum Adolphi Friderici. Linnaeus. Disponível em: <<http://linnaeus.nrm.se/zool/madfrid.html.en>>. Acesso em: 25/08/2022.
- Lehr, E. (2002). Amphibien und Reptilien in Peru: die Herpetofauna entlang des 10. Breitengrades von Peru: Arterfassung, Taxonomie, ökologische Bemerkungen und biogeographische Beziehungen. Münster: Natur und Tier-Verlag.
- Lema, T. (2004). New species of *Tantilla* Baird and Girard from northeastern Brazil (Serpentes, Colubrinae). *Acta Biologica Leopoldensia*, 26: 267–283.
- Linnaeus, C. (1754). Hans Maj:ts Adolf Frideriks vår allernådigste konungs naturalie samling innehållande sällsynte och främmande djur, som bevaras på kongl. lustslottet Ulriksdahl beskrefne och afritade samt på nådig befallning utgifne af Carl Linnaeus. Stockholm. *Holmiae*, 1–96.
- Linnaeus, C. (1758). *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata. Laurentii Salvii, Holmiae*, 10: 1–824.

- Malnate, E. V. (1971). A catalog of primary types in the herpetological collections of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia (ANSP). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia*, 123: 345–375.
- Marques, O. A. V. & Puerto G. (1998). Feeding, reproduction and growth in the crowned snake *Tantilla melanocephala* (Colubridae), from southeastern Brazil. *Amphibia Reptilia*, 19: 311–318.
- Martins, M. & Oliveira, M. E. (1998). Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonia, Brazil. *Herpetological Natural History*, 6: 78–150.
- Mata-Silva, V. & Wilson L. D. (2016). The taxonomic status of *Tantilla marcovani* Lema 2004 (Squamata: Colubridae). *Zootaxa*, 4092: 421–425.
- Merrem, B. (1820). *Versuch eines Systems der Amphibien. Tentamen systematis amphibiorum*. Johann Christian Krieger, Marburg, 191 pp.
- Montingelli, G. G., Grazziotin, F. G., Battilana, J., Murphy, R. W., Zhang, Y. P. & Zaher, H. (2019). Higher-level phylogenetic affinities of the Neotropical genus *Mastigodryas* Amaral, 1934 (Serpentes: Colubridae), species-group definition and description of a new genus for *Mastigodryas bifossatus*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 57: 205–239.
- Outeiral, A. B., Balestrin, R. L., Cappellari, L. H., Lema, T. & Ferreira, V. L. (2018). Snake assemblage from Serra do Sudeste, Pampa Biome in Southern Brazil. *Herpetology Notes*, 11: 733–745.
- Peters, J. A. (1960). The snakes of Ecuador: Check list and key. *Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 122: 489–541.
- Ruthven, A. G. (1922). *The amphibians and reptiles of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia*. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, 8: 69 pp.
- Savage, J. M. (2002). *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna Between Two Continents, Between Two Seas*. University of Chicago Press, 934 pp.
- Sawaya, R. J. & I. Sazima (2003). A new species of *Tantilla* (Serpentes, Colubridae) from southeastern Brazil. *Herpetologica*, 59: 119–126.
- Schlegel, H. (1837). *Essai sur la Physionomie des Serpens*. Arnz & Comp., Leide. Amsterdam, 251 pp.
- Schmidt, K. P. & Walker W. F. (1943). Snakes of the Peruvian coastal region. *Zoological Series Field Museum natural History*, 24: 297–327.

- Shreve, B. (1947). On Colombian reptiles and amphisbaenians collected by Dr. R. E. Schultes. *Caldasia*, 4: 311–316.
- Silveira, A. L., Cotta, G. A. & Pires, M. R. S. (2009). Distribuição Geográfica e Variação Fenotípica de *Tantilla boipiranga* Sawaya & Sazima, 2003 (Serpentes, Colubridae). *Arquivos do Museu Nacional*, 67: 93–101.
- Smith, H. M. (1942). A Résumé of Mexican snakes of the genus *Tantilla*. *Zoologica* 27: 33–42.
- Spix, J. B. (1824). *Serpentum Brasiliensium species novae, ou histoire naturelle des espèces nouvelles de serpens, recueillies et observées pendant le voyage dans l'intérieur do Brésil dans les années 1817, 1818, 1819, 1820 execute par ordre de AS Majesté le Roi de Bavière, publiée par Jean de Spix, Chevalier de l'ordre civil de la Couronne de Bavière, Membre de l'Académie Royale de Munich, Conservateur du Musée zoologique, zootomique et ethnographique, Membre de l'Académie des Curieux de la Nature etc. Écrite d'après les notes du voyage par Jean Wagler. Monachii, Typis Franc. Seraph. Hübschmanni, vii + 75 pp., 26 plates. Facsimile SSAR, Lawrence, 98 pp.*
- Stuart, L. C. (1963). *A checklist of the herpetofauna of Guatemala*. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, 122: 150 pp.
- Uetz, P. & Hallermann, J. (2020). Colubrinae. The Reptile Database. Disponível em: <[http://reptile-database.reptarium.cz/advanced\\_search?taxon=Colubrinae&submit=Search](http://reptile-database.reptarium.cz/advanced_search?taxon=Colubrinae&submit=Search)>. Acesso em: 19/09/2022.
- Velasco, A. L. (1891). *Geografía y estadística del estado de Oaxaca de Juárez*. Oficina Tip. de la Secretaría de Fomento, 404 pp.
- Wehekind, L. (1955). Notes on the foods of the Trinidad snakes. *British Journal of Herpetology*, 2: 9–13.
- Werner, F. (1909). Über neue oder seltene Reptilien des Naturhistorischen Museums in Hamburg. *Jahrb. Hamb. wiss. Anst. suppl. 2. Mitt. Naturhist. Mus. Hamb*, 26: 205–247.
- Wilson, L. D. & Mata-Silva, V. (2015). A checklist and key to the snakes of the *Tantilla* clade (Squamata: Colubridae), with comments on taxonomy, distribution, and conservation. *Mesoamerican Herpetology*, 2: 418–498.
- Wilson, L. D. & Mena, C. E. (1980). Systematics of the *melanocephala* group of the colubrid snake genus *Tantilla*. *San Diego Society of Natural History*, 11: 1–58.

- Wilson, L. D. (1987). A résumé of the colubrid snakes of the genus *Tantilla* of South America. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology*, 68: 1–35.
- Wilson, L. D. (1992). *Tantilla melanocephala*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 547.1–547.3.
- Zaher, H., Grazziotin, F. G., Cadle, J. E., Murphy, R. W., Moura-Leite, J. C. & Bonatto, S. L. (2009). Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49: 115–153.
- Zaher, H., Murphy, R. W., Arredondo, J. C., Graboski, R., Machado-Filho, P. R., Mahlow, K., Montingelli, G. G., Quadros, A. B., Orlov, N. L., Wilkinson, M., Zhang, Y. P., & Grazziotin, F. G. (2019). Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *PLoS One*, 14: e0216148.

## Conclusões gerais

---

1. Recuperamos a monofilia do gênero *Tantilla*, suportada por nosso conjunto de dados moleculares;
2. Encontramos um forte sinal filogenético de estruturação geográfica dentro de *Tantilla*;
3. Recuperamos a monofilia dos grupos de espécies *T. coronata* e *T. planiceps*;
4. Recuperamos a parafilia dos grupos de espécies *T. taeniata*, *T. calamarina* e *T. melanocephala*;
5. Recuperamos a espécie *T. melanocephala* como parafilética, com três linhagens distintas;
6. Encontramos diversidade oculta dentro de *T. melanocephala*, reconhecendo-a como um complexo de espécies a serem descritas;
7. Confirmamos *T. boipiranga* como uma linhagem geneticamente distinta e diagnosticável sob uma combinação única de estados de caráter, e, portanto, mantivemos o seu atual status taxonômico;
8. Aumentamos a distribuição geográfica de *T. boipiranga* e redescrevemos a sua variação morfológica;
9. Recuperamos *T. melanocephala* do estado de São Paulo, sudeste do Brasil, como uma linhagem distinta, porém, morfológicamente indistinguível;
10. Sugerimos a linhagem de *T. melanocephala* do norte da América do Sul como a espécie *sensu stricto* descrita por Linnaeus em 1758;



11. Fornecemos uma visão geral das localidades-tipo dos sinônimos de *T. melanocephala*;
12. Designamos formalmente o lectótipo de *Coluber melanocephalus* Linnaeus, 1758;
13. Sugerimos uma restrição para a localidade-tipo de *Coluber melanocephalus* Linnaeus, 1758;
14. Recuperamos *T. melanocephala* do sul do Brasil como uma linhagem distinta, que é morfologicamente diagnosticável sob uma combinação única de estados de caráter, e a descrevemos como uma nova espécie;
15. Apresentamos uma comparação entre a nova espécie e todas as outras espécies de *Tantilla* da América do Sul;
16. Propomos cenários históricos de diversificação dos principais clados dentro do complexo *T. melanocephala*; e
17. Por fim, aumentamos o número de espécies de *Tantilla* para 68.