

Vivian C. Trevine

**Sistemática da tribo Tachymenini Bailey,  
1967 (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae)**

Systematics of the tribe Tachymenini Bailey,  
1967 (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae)

São Paulo  
2017

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1. Sistemática de serpentes Caenophidia e a subfamília Xenodontinae

Dentro da Herpetologia, a morfologia sempre serviu como um alicerce para fundamentar as classificações dos grupos de Squamata (Cope, 1892; Dunn, 1928; Romer, 1956; Underwood, 1967; Marx & Rabb, 1972; Dowling & Duellman, 1978; Jenner & Dowling, 1985; McDowell, 1987; Estes et al., 1988; Cundall & Irish, 2008; Gauthier et al., 2012). A partir das décadas de 80 e 90, o uso de dados moleculares ganhou espaço, passando a representar a fonte de dados mais utilizada na sistemática de Serpentes (e.g. Dowling et al., 1983; 1996; Heise et al., 1995; Kraus & Brown, 1998; Vidal et al., 2000; Lenk et al., 2001; Slowinski & Lawson, 2002; Vidal & Hedges, 2002; Wilcox et al., 2003; Pinou et al., 2004; Burbrink, 2005; Oguiura et al., 2010; Mulcahy et al., 2011; Pyron et al., 2014). Nesse sentido, há um consenso sobre a necessidade de combinação de métodos moleculares e morfológicos em busca de um conhecimento abrangente e integrativo da evolução de Squamata (Wiens, 2004; 2009; Reeder et al., 2015).

Dentro de Caenophidia, o agrupamento tradicionalmente denominado como “Colubridae” englobava a maior diversidade de serpentes (Underwood, 1967; Dowling & Duellman, 1978; McDowell, 1987; Cadle, 1994; Ferrarezzi, 1994; Zaher, 1999). Contudo, por ser um grupo frequentemente recuperado como parafilético (Kelly et al., 2003; Lawson et al., 2005; Vidal et al., 2007; Zaher et al., 2009a), diversas alterações no conteúdo e abrangência de Colubridae foram propostas, buscando refletir a diversidade evolutiva e os clados recém descobertos (Zaher et al., 2009a; Pyron et al., 2011). Os níveis categóricos de Caenophidia foram rebaixados para posições menos inclusivas, sendo o nome Colubroides empregado no lugar de Colubroidea; e a superfamília Colubroidea, por sua vez, aplicada para o agrupamento das seis famílias retiradas da classificação tradicional de “Colubridae” (Calamariidae, Colubridae, Dipsadidae, Natricidae, Pseudoxenodontidae e Sibynophiidae) (Zaher et al., 2009a; Grazziotin et al., 2012; Zaher et al., 2012).

Dentre as famílias de Colubroidea, Dipsadidae abriga a maior diversidade, e é representada por três linhagens neotropicais historicamente distintas (Cadle 1984a, 1984b; Vidal et al., 2000; Pinou et al., 2004). Assim, existe um consenso atual na divisão dos Xenodontinae (*lato sensu*): xenodontíneos sulamericanos (Xenodontinae *stricto sensu*), centro-americanos (Dipsadíneos), e xenodontíneos norte-americanos que incluem os gêneros *incertae sedis* (*Heterodon*, *Farancia* e *Thermophis*) (Cadle 1984c; Ferrarezzi, 1994; Zaher, 1999; Pinou et al., 2004; Lawson et al., 2005; Vidal et al., 2007; Zaher et al., 2009a; Grazziotin et al., 2012).

Alguns agrupamentos tribais de Xenodontinae (*stricto sensu*) vêm sendo recorrentemente corroborados por sinapomorfias morfológicas e por evidências moleculares, como Elapomorphini, Hydropsini, Pseudoboini, Xenodontini e Tachymenini (Dixon, 1980; Ferrarezzi, 1994; Zaher, 1999; Moura-Leite, 2001; Nunes, 2006; Zaher et al., 2009a; Vidal et al., 2010; Grazziotin et al., 2012). Contudo, diversos grupos encontram-se ainda sem resolução, decorrentes de problemas taxonômicos históricos, plasticidade fenotípica, ou ainda, déficits amostrais (Zaher, 1999; Grazziotin et al., 2012; Myers & McDowell, 2014).

## 1.2. Diversidade e Sistemática da tribo Tachymenini

Bailey (1967) definiu a tribo Tachymenini para alocar os “vários outros gêneros relacionados à *Thamnodynastes*, designando o hábito “ovíparo” como caráter unificante mais significativo para o grupo (posteriormente corrigido para vivíparo em Bailey, 1981). Tais gêneros, *Tachymenis*, *Thamnodynastes*, *Tomodon*, *Ptychophis*, *Gomesophis*, *Pseudotomodon* e, provavelmente, *Calamodontophis* (de acordo com publicação original), foram elencados no ano anterior como um grupo supra genérico proximamente relacionado de serpentes da América do Sul (Bailey, 1966a).

Esse grupo foi diagnosticado por abrigar serpentes de pequeno a médio porte; vivíparas; opistóglifas; com pupila vertical; e padrão de coloração da cabeça formado por uma barra escura do olho à curvatura da boca (exceto em *Calamodontophis*) (Bailey, 1966a; 1967; 1981). Além disso, diversos outros caracteres morfológicos diagnósticos (não sinapomórficos) foram descritos e corroborados para a tribo: osso pós-orbital separado do frontal pelo parietal; placa nasal semi-dividida; pupila vertical ou semi-elíptica; dimorfismo sexual invertido na contagem de escamas ventrais (i.e. machos com maior número de ventrais); glândula de Duvernoy aderida ao músculo *adductor mandibulae externus superficialis*, além de alguns caracteres hemipenianos (Bailey, 1966a, 1967; Ferrarezzi, 1994; Zaher, 1999; Franco, 2000; Zaher et al., 2009a).

Atualmente são reconhecidas 33 espécies válidas para a tribo: duas de *Calamodontophis*, seis de *Tachymenis*, 19 de *Thamnodynastes*, três de *Tomodon*, e três nos gêneros monotípicos *Gomesophis*, *Ptychophis* e *Pseudotomodon* (Tabela 1) (Franco & Ferreira, 2002; Bailey & Thomas, 2005; Bailey et al., 2007); além de mais duas outras espécies sem nome, de acordo com Franco & Ferreira (2002): *Thamnodynastes* sp. 1 e *Thamnodynastes* sp. 2. A diversidade ecológica dentre as espécies é expressiva, ocupando zonas florestadas, abertas, pantanosas ou secas; distribuídas por toda a América do Sul, do nível do mar até altitudes superiores à 4.000 metros. Seus hábitos são igualmente diversos, com espécies semi-arborícolas, terrestres, semi-

aquáticas ou aquáticas. Alimentam-se de invertebrados, como anelídeos e lesmas, ou vertebrados, como peixes, anfíbios e lagartos (Gallardo, 1972; Bernarde et al., 2000a; 2000b; Oliveira et al., 2003; Bizerra et al., 2005; Bellini et al., 2014).

Apesar da validade de Tachymenini ter sido contestada por alguns autores (Dowling & Duellman, 1978; Jenner, 1981; Zaher, 1999), seu monofiletismo vem sendo corroborado com elevado suporte, tanto por trabalhos morfológicos (Ferrarezzi, 1994; Franco, 2000), quanto moleculares (Vidal et al., 2000; Zaher et al., 2009a; Vidal et al., 2010; Grazziotin et al., 2012). Entretanto, a instabilidade taxonômica e filogenética dentro da tribo é historicamente reconhecida (Phillipi, 1899; Peters & Orejas-Miranda, 1970; Vanzolini et al., 1980; Cei et al., 1992; Franco, 2000; Bailey et al., 2005; Bailey & Thomas, 2007). Há décadas diversos autores vêm alertando sobre a necessidade de revisão dos gêneros *Tachymenis*, *Thamnodynastes* e *Tomodon*, denotando a dificuldade na identificação das espécies com base nas diagnoses disponíveis (Roze, 1966; Myers & Hoogmoed, 1974; Hoogmoed, 1982; Vanzolini, 1986; Pérez-Santos & Moreno, 1989; Franco, 2000; Bailey et al., 2007).

Um dos primeiros autores a considerar o relacionamento dos gêneros de Tachymenini foi Fitzinger (1843), que considerou *Thamnodynastes* e *Dryophylax* no grupo do gênero *Dipsadomorphus*, família Cephalophes, e *Tachymenis* no grupo do gênero *Ophis*, família Dermatophes. Günther (1858) dividiu os taquimeníneos em três famílias, Coronellidae (*Tachymenis chilensis*), Natricidae (*Tomodon strigatus* e *Tomodon dorsatus*) e Dipsadidae (*Thamnodynastes nattereri* e *Thamnodynastes punctatissimus*). Cope (1895) considerou os gêneros *Thamnodynastes*, *Tomodon* e *Tachymenis* na família Dipsadidae, subfamília Scytalinae. Boulenger (1896) distinguiu *Tachymenis* de *Thamnodynastes* pela presença de dentes mandibulares anteriores mais longos no primeiro, e dentes “subiguais” no segundo.

Dunn (1928) incluiu *Tachymenis*, *Thamnodynastes*, *Tomodon* e *Pseudotomodon* em Ophiinae, e considerou o último provavelmente relacionado com o anterior. Amaral (1929) considerou *Tachymenis brasiliensis*, *Dryophylax* (= *Thamnodynastes*) *pallidus*, *Tomodon dorsatus*, *Tomodon ocellatus* e *Ptychophis flavovirgatus* dentro da subfamília Boiginae, família Colubridae. Bailey (1966a, 1967, 1981) então definiu Tachymenini, agrupando os sete gêneros atualmente reconhecidos (ver Tabela 1).

Após o trabalho de Bailey (1967), alguns autores discordaram da composição da tribo, fornecendo classificações próprias e baseados em poucas características morfológicas. Dowling & Duellman (1978) consideraram *Calamodontophis*, *Gomesophis*, *Ptychophis*, *Tachymenis* e *Thamnodynastes* como pertencentes à tribo Alsophiini; e *Pseudotomodon* e *Tomodon* à tribo Hydropsini. Jenner (1981) incluiu *Pseudotomodon*, *Gomesophis* e

*Ptychophis* em Diaphorolepini, e os outros quatro gêneros em Philodryadini. Blackburn (1985) classificou *Ptychophis*, *Tachymenis* e *Thamnodynastes* como representantes vivíparos da subfamília Alsophiinae, presumindo que a viviparidade nesses três gêneros tivesse uma origem comum. Já Ferrarezzi (1994) reconheceu Tachymenini *sensu* Bailey, com base em características de morfologia externa (placa nasal semi-dividida, placa anal dividida e pupila vertical), osteologia craniana (dentição opistóglifa com diastema, osso pos-orbital separado do frontal pelo parietal) e padrão hemipeniano, considerando a viviparidade como a única sinapomorfia da tribo.

Em sua tese tratando das relações filogenéticas de Tachymenini, Franco (2000) apresentou uma análise de Máxima Parcimônia de uma matriz de 71 caracteres morfológicos com 54 táxons. O autor utilizou pesagem sucessiva para melhorar a resolução das árvores igualmente parcimoniosas, porém seu cladograma final ainda apresentou diversas politomias. O posicionamento da tribo em Xenodontinae apareceu como incerto, com o gênero *Manolepis* como grupo-irmão, ou com os taquimeníneos agrupados com membros das tribos Philodryadini, Alsophiini e Pseudoboini (Franco, 2000). Entretanto a tribo foi recuperada como monofilética e dividida em duas linhagens: uma incluindo *Thamnodynastes* spp. e outra os demais táxons. A partir da topologia encontrada, Franco (2000) designou todos os táxons da linhagem irmã de *Thamnodynastes*, exceto *Gomesophis* e *Ptychophis*, como pertencentes ao gênero *Tachymenis*, e sinonimizou *Gomesophis* com *Ptychophis*; restringindo, portanto, os taquimeníneos a três gêneros: *Ptychophis*, *Tachymenis* e *Thamnodynastes*.

O primeiro trabalho a utilizar todos os gêneros da tribo em uma análise filogenética molecular foi o de Zaher et al. (2009a), o qual apresentou uma filogenia de Caenophidia baseada em três genes e 131 terminais. Neste trabalho, Tachymenini foi posicionada como grupo-irmão de Tropicodryadini, apesar de ser um dos agrupamentos com menor valor de suporte. Dois grupos-irmãos foram obtidos dentro da tribo: um composto por *Pseudotomodon trigonatus* e *Tachymenis peruviana*, por sua vez inserido no grupo formado por *Ptychophis flavovirgatus*, *Calamondotophis paucidens* e *Gomesophis brasiliensis*; e o segundo formado por *Tomodon dorsatus* e *Thamnodynastes* spp. (Zaher et al., 2009a). Já Vidal et al. (2010) e Pyron et al. (2011) apresentaram uma árvore filogenética molecular na qual os taquimeníneos aparecem como grupo irmão de Hydropsini, apesar do segundo estudo ter apresentado somente *To. dorsatus* como terminal. Adicionalmente, na filogenia de Vidal et al. (2010), *Gomesophis* aparece como grupo irmão dos demais taquimeníneos; *P. trigonatus* insere-se dentro de *Tachymenis* e *To. dorsatus* agrupa-se com *Thamnodynastes pallidus*, denotando o gênero *Thamnodynastes* como polifilético, apesar do baixo suporte.

Posteriormente, Grazziotin et al. (2012) recuperaram novamente a relação entre Tachymenini e Tropidodryadini, em uma análise que passou a incluir um maior número de genes. Apesar de *Tachymenis* e *Thamnodynastes* terem sido recuperados novamente como não-monofiléticos, o suporte para os clados dentro da tribo foi muito baixo, exceto para o agrupamento de *P. trigonatus* com *Ta. peruviana*, e para o clado com as *Thamnodynastes* excluindo *Th. pallidus* (Grazziotin et al., 2012). O trabalho de Pyron et al. (2013) recuperou Tachymenini como grupo irmão de Hydropsini + *Manolepis putnami* com bom suporte. Nessa topologia *Thamnodynastes* foi recuperado como monofilético; *P. trigonatus* agrupou-se novamente com *Tachymenis*, e *Gomesophis* apareceu como táxon irmão de todos os outros taquimeníneos.

Em um trabalho mais recente, com uma amostragem mais ampla com 1745 táxons e 10 genes, Figueroa et al. (2016) recuperaram Tachymenini agrupada com Pseudoboini, com bom suporte. Os autores apresentaram relações similares às propostas em trabalhos anteriores: *Gomesophis* como irmão de todos os taquimeníneos e *P. trigonatus* agrupada com *Tachymenis*, porém com *Thamnodynastes* monofilético, apesar da espécie tipo do gênero, *Th. pallidus*, não ter sido incluída na análise.

Fora a tese não publicada de Franco (2000), nenhum autor considerou exclusivamente as relações filogenéticas dos taquimeníneos, especialmente o posicionamento dos gêneros e agrupamentos das espécies. Ao mesmo tempo, nenhuma filogenia proposta até o momento apresentou, concomitantemente, boa amostragem taxonômica e suporte para as relações filogenéticas de Tachymenini.

Nesse sentido, o presente trabalho combinou dados morfológicos e moleculares do maior número de espécies dos sete gêneros atualmente reconhecidos dentro de Tachymenini, procurando aprimorar o conhecimento das relações evolutivas entre seus membros, assim como seu posicionamento filogenético dentro de Xenodontinae.

### **1.3. Histórico taxonômico dos gêneros de Tachymenini**

#### **O gênero *Thamnodynastes***

*Thamnodynastes* é o gênero mais especioso dentre os taquimeníneos, e como tal, apresenta um extenso e complicado histórico taxonômico (Wagler, 1830; Amaral, 1926; Prado, 1942; Hoge, 1952; Bailey et al., 2007). A descrição precária de várias espécies, resultando na ausência de características diagnósticas robustas e diferenciáveis entre elas, é o principal fator para os recorrentes erros de identificação e a dificuldade em quantificar a diversidade do gênero (Roze, 1958; Vanzolini, 1986; Pérez-Santos & Moreno, 1989; Görzula &

Ayarzagüena, 1995; Myers & Donnelly, 1996; Bailey et al., 2005; Manzanilla & Sanchez, 2005).

A espécie tipo, *Coluber pallidus*, foi descrita por Linnaeus, 1758. Em seguida *Coluber strigilis* foi descrita por Thunberg, 1787; e a terceira, *Coluber nattereri*, foi descrita por Mikan, 1820. Wagler (1824) descreveu *Natrix punctatissima* baseado em um exemplar da Bahia, com 158 ventrais e 85 subcaudais. Posteriormente, Wagler (1830) descreveu o gênero *Dryophylax* para abrigar *Coluber nattereri* Mikan, 1820 como espécie tipo (Wagler, 1830, p.181); e, no mesmo trabalho, criou o gênero *Thamnodynastes* para incorporar *Natrix punctatissima* Wagler, 1824 (Wagler, 1830, p.182). Schlegel (1837) elencou *Dipsas nattereri* e *Dipsas punctatissima*, a primeira com 17 escamas lanceoladas do Brasil; e a segunda, similar à primeira, com escamas lisas e cauda mais fina, da região Amazônica. Fitzinger (1843) reiterou as espécies de Wagler (1824, 1830), *Thamnodynastes punctatissimus* e *Dryophylax nattereri*.

Günther (1858) considerou somente *Thamnodynastes nattereri* e *Th. punctatissimus*, e, assim, alocou o gênero *Dryophylax* Wagler, 1830 como sinônimo júnior de *Thamnodynastes*. Logo, o nome *Thamnodynastes* foi mantido para o gênero (Amaral, 1926; Parker, 1935; Amaral, 1944).

Em seu catálogo, Günther (1858) descreveu também *Tomodon strigatus* para “Índia” e o alocou com *Tomodon dorsatus* na família Natricidae. O autor diagnosticou *To. strigatus* por uma faixa preta fina de cada lado do corpo da narina à cauda, e uma faixa de cada lado do ventre até a ponta da cauda (Günther, 1858). O autor considerou como *Th. nattereri* os táxons da região Amazônica (Demerara, Guiana) e do estado do Rio de Janeiro, diferenciando-a de *Th. punctatissimus* pela presença de quilhas e pela cauda equivalente a menos de um quarto do comprimento total. No mesmo trabalho Günther (1858) examinou dois espécimes de *Th. punctatissimus*, um com a escama cloacal inteira e o outro dividida, e caracterizou a espécie por possuir quatro linhas longitudinais ventrais formadas por pontos pequenos que se confluem na cauda, escamas lisas e cauda equivalente à quase um terço do comprimento total (Günther, 1858).

Jan (1863) descreveu *Mesotes obtrusus* para Buenos Aires, Argentina, e sua variedade *Mesotes obtrusus* var. *plataensis* de La Plata, Argentina (Jan, 1863; Jan & Sordelli, 1866). Boulenger (1885) descreveu *Thamnodynastes nattereri* var. *laevis* para o Rio Grande do Sul, e alocou *Th. punctatissimus* na sinonímia de *Th. nattereri*. Segundo o autor, essa variedade (*laevis*) apresenta 142 ou 143 ventrais e 62 ou 63 subcaudais; e corresponderia, ao mesmo tempo, à *Th. nattereri*, pela cauda menor que um quarto do comprimento total, e à *Th.*

*punctatissimus*, pelas escamas lisas. No ano seguinte, o mesmo autor considerou duas espécies, *Th. nattereri* (escamas quilhadas) e *Th. strigatus* (escamas lisas), alocando dentro da última *Mesostes obtrusus* Jan, 1863, e o seu táxon *Th. nattereri* var. *laevis* (Boulenger, 1886). No terceiro volume do seu catálogo, Boulenger considerou *Th. nattereri* e *Th. punctatissimus* como espécies distintas (Boulenger, 1896). Desta vez, o autor sinonimizou *Mesotes obtrusus* Jan, 1863, *Th. punctatissimus* Hensel, 1868, *Th. strigatus* Boulenger, 1886, *Th. nattereri* var. *laevis* Boulenger, 1885, e *Tachymenis hypoconia* Cope, 1860 à *Th. nattereri*; e *N. punctatissima* Wagler, 1824 e *Th. punctatissimus* Gunther, 1858 à *Th. punctatissimus* (Boulenger, 1896). Dentro de “*Th. nattereri*”, o autor elencou as formas de escamas fortemente quilhadas do Pará, Rio de Janeiro e Uruguai; moderadamente quilhadas do Rio de Janeiro e Paraguai; fracamente quilhadas da Guiana e Rio de Janeiro; e de escamas lisas de Aracati, no Ceará e Rio Grande do Sul, incluindo aqui o tipo de *Tomodon strigatus* como uma *Th. nattereri* de escamas lisas (Boulenger, 1896).

Cope (1887) alocou *Tachymenis hypoconia* Cope, 1860 e *Tomodon strigatus* Günther, 1858 na sinonímia de *Tachymenis strigatus*. Em outro ano, o mesmo autor elencou as espécies *Th. nattereri* e *Th. strigatus* para o gênero (Cope, 1895).

Lönnberg (1896) refutou *Coluber strigilis* Thunberg, 1787 identificando-a como *Th. nattereri* (Günther, 1858). Pela lei da prioridade o autor manteve o nome de Thunberg, definindo então *Thamnodynastes strigilis* (*Coluber strigilis* + *Coluber* [*Dryophylax*, *Thamnodynastes*] *nattereri*) (Lönnberg, 1896).

Andersson (1899), ao publicar o catálogo de tipos de Linnaeus, identificou um exemplar (com 17 dorsais, 157 ventrais e 94 subcaudais) que corresponde à descrição original de *Coluber pallidus* Linnaeus, 1758; e confirmou a sua identidade como *Th. punctatissimus* de Wagler (1830). Consequentemente o autor alocou *Th. punctatissimus* na sinonímia de *Thamnodynastes pallidus* (Andersson, 1899).

Amaral (1926) considerou *Thamnodynastes* como monotípico, posicionando *Th. punctatissimus*, *Th. strigilis* e *Th. nattereri* como sinônimos de *Th. pallidus*. O autor aceitou as mudanças de Andersson (1899) e de Lönnberg (1896), e considerou as características utilizadas por Boulenger (1896) para separar *Th. strigilis* (= *Coluber strigilis*) de *Th. pallidus* (= *Th. punctatissimus*) somente como variações individuais (“corpo menos delgado; olho menor; rostral mais larga do que alta; escamas lisas, ou mais ou menos fortemente carinadas em 19 fileiras; anal dividida; subcaudais 48-78”). Logo, Amaral (1926) considerou todas as outras espécies de *Thamnodynastes* como variações de *Th. pallidus*. Em seguida, Amaral (1929) designou o gênero *Dryophylax* para *Coluber pallidus* Linnaeus, 1758. O autor

considerou a “forma *strigilis* = *nattereri*” (Amaral, 1929, p.34), e reconheceu duas subespécies: *Dryophylax pallidus pallidus* (*Coluber pallidus*; sinônimo = *Th. punctatissimus*) e *Dryophylax pallidus strigilis* (*Coluber strigilis*; sinônimo = *Th. nattereri*); a primeira do nordeste e norte do Brasil, e a segunda do sul, centro e oeste (Amaral, 1929).

Parker (1935) corrigiu a classificação de Amaral (1929), esclarecendo que a prioridade do gênero *Thamnodynastes* deve ser mantida. Já Brongersma (1940) questionou as subespécies de Amaral (1929) e afirmou que a classificação de Boulenger (1896) é válida. Apesar de mencionar a ausência de material suficiente para confirmar suas decisões taxonômicas, o autor reconheceu *Dryophylax strigilis* como uma espécie distinta, com base em um exemplar da Colômbia; e alocou em sua sinonímia *Th. nattereri* e *Th. pallidus* (Brongersma, 1940).

Prado (1942) descreveu *Dryophylax rutilus* para o município de Gália, São Paulo, caracterizada por uma mancha vermelha na sétima infralabial. O autor alocou espécie nesse gênero por características cranianas e outros “caracteres genéricos”, e mencionou a necessidade de revisão de *Dryophylax*, ainda considerado fundido com *Philodryas* pelo autor. Prado (1942) ainda relacionou *D. rutilus* à *D. strigilis*, a última restrita ao centro e sul do país; porém, pelas diferenças encontradas nas duas espécies, o autor propôs que *D. strigilis* se enquadraria melhor no gênero *Thamnodynastes*. No ano seguinte, Prado (1943) afirmou que *D. strigilis* e *D. pallidus* deveriam pertencer ao gênero *Thamnodynastes*.

Amaral (1944) rejeitou as afirmações genéricas de Prado (1942), afirmando que *Dryophylax* e *Thamnodynastes* encontram-se fundidos desde Boulenger (1896). O autor ainda descartou a diagnose apresentada por Prado (1942; 1943), por este ter utilizado somente fêmeas em sua descrição; e considerou *D. rutilus* como uma variação de *Th. pallidus strigilis* (ou *Th. strigilis*) (Amaral, 1944). Em sequência, Prado (1947) descreveu o hemipênis do alótipo de *D. rutilus*, fornecendo evidências para removê-lo da sinonímia de *Th. pallidus strigilis*. Vanzolini (1948) aceitou o táxon de Prado (1942) como *Thamnodynastes rutilus*, porém questionou o seu posicionamento genérico pela dificuldade em encontrar características diagnósticas no único exemplar examinado, proveniente de Cachoeira de Emas, Pirassununga, SP.

Hoge (1952) redescreveu *Thamnodynastes strigatus*, esclarecendo a confusão deixada por Boulenger (1886; 1896). Neste trabalho, Hoge (1952) menciona que, na descrição original dessa espécie, Günther (1858) não forneceu o número de ventrais do tipo; porém no catálogo de Boulenger foram apresentadas as seguintes informações para o tipo de *Tomodon strigatus*: fêmea com 133 ventrais e 56 subcaudais (Boulenger, 1896, p.117). Com base nos dados de Boulenger (1896), Hoge (1952) concluiu que o estado de São Paulo poderia ser indicado

como pátria provável e, dessa maneira, designou um alótipo para *Th. strigatus* (IBSP 1482, macho) procedente de Pindamonhangaba, SP, no qual baseou sua redescrição.

Dentre as espécies citadas anteriormente, os maiores problemas taxonômicos estão associados à *Th. pallidus* e *Th. strigilis*. Lönnberg (1896) mencionou brevemente que o tipo de *Coluber pallidus* Linnaeus, 1758 encontrava-se perdido. Andersson (1899) relatou que o tipo de Linnaeus encontra-se na coleção do Museu Real de Stockholm, e redefiniu o táxon *Th. pallidus*. No início do século seguinte, alguns autores propuseram outras classificações para *Th. pallidus*, que foram sequencialmente refutadas (e.g. Amaral, 1926; 1929; Parker, 1935; Brongersma, 1940) (ver parágrafos acima). Peters & Orejas-Miranda (1970) consideraram *Natrix punctatissima* como sinônimo de *Th. pallidus*, e alocaram *Coluber nattereri* na sinonímia de *Th. strigilis*. A diagnose de *Th. pallidus*, segundo Peters & Orejas-Miranda (1970), seria a presença de 17 fileiras de escamas dorsais, 144-159 ventrais e 90-97 subcaudais, com distribuição no Brasil, Guiana, Peru e Venezuela.

Já o táxon *Th. strigilis* representava um “nome coringa” para as espécies que não se encaixavam nas descrições disponíveis de *Thamnodynastes*, portanto sem uma diagnose clara, e abrangendo formas da Argentina, Brasil, Colômbia, Guiana, Paraguai, Suriname, Uruguai e Venezuela (Peters & Orejas-Miranda, 1970; Abuys, 1986). Para Peters & Orejas-Miranda (1970) são sinônimos de *Th. strigilis*: *Coluber strigilis*, *C. nattereri*, *Tachymenis hypoconia* e *Th. nattereri* var. *laevis*.

A partir do final da década de 80, descrições de espécies do “complexo *strigilis*” foram sendo publicadas, iniciando o esclarecimento de algumas questões taxonômicas. Bailey et al. (2005) alocaram *Th. strigilis* (Thunberg, 1787) na sinonímia de *Th. pallidus* (Linnaeus, 1758), designando um neótipo para a última. Os mesmos autores designaram o “grupo *pallidus*” para abranger as espécies com corpo mais afinado, maior tamanho do corpo, maior número de subcaudais, cabeça curta, olhos maiores, menor contagem de escamas dorsais, escamas dorsais lisas e comportamento de achatamento dorso lateral do pescoço (*hood-display*) (Bailey et al., 2005). O trabalho de Cei et al. (1992) revalidou *Thamnodynastes hypoconia*, redescrivendo a espécie com base em uma foto do tipo de *Tachymenis hypoconia* Cope, 1860. No ano seguinte, *Thamnodynastes chaquensis* foi descrita para o nordeste argentino, distinta de *Th. hypoconia* por suas maiores dimensões, corpo robusto, quilha percorrendo dois terços da escama dorsal sem chegar ao ápice, e pelo hemipênis (Bergna & Alvarez, 1993). Dessa forma, as formas conhecidas como *Th. strigilis* na Argentina foram separadas em duas espécies distintas, *Th. hypoconia* (revalidada) e *Th. chaquensis* (Cei et al., 1992; Bergna & Alvarez, 1993; Giraudo & Scrocchi, 2002).

Outros pesquisadores focaram-se nas formas de *Th. strigilis* e *Th. pallidus* da Colômbia e Venezuela, resultando na descrição de nove outras espécies: *Thamnodynastes gambotensis* da região caribenha do norte da Colômbia (Pérez-Santos & Moreno, 1989); *Thamnodynastes corocoroensis* e *Thamnodynastes marahuaquensis* dos tepuis venezuelanos (Gorzula & Ayarzagüena, 1995); *Thamnodynastes duida* e *Thamnodynastes yavi*, dos cerros (tepuis) Duida e Yavi, respectivamente, do estado Amazonas, Venezuela (Myers & Donnelly, 1996); *Thamnodynastes ramonriveroi* do Maciço de Turimirique, noroeste da Venezuela (Manzanilla & Sánchez, 2005); *Thamnodynastes ceibae* e *Thamnodynastes paraguanae*, da bacia do lago Maracaibo, Venezuela; e *Thamnodynastes dixonii* do Llanos da Colômbia e Venezuela (Bailey et al., 2007).

Franco & Ferreira (2002) descreveram uma espécie nova do Nordeste brasileiro, *Thamnodynastes almae*, e apresentaram dados de variação das espécies brasileiras. Esses autores também mencionaram cinco espécies novas, três que foram posteriormente descritas por Franco et al. (2003) (*Thamnodynastes longicaudus*) e por Bailey et al. (2005) (*Thamnodynastes lanei* e *Thamnodynastes sertanejo*); e duas espécies que permaneceram sem nome, *Thamnodynastes* sp.1 e *Thamnodynastes* sp. 2 (Franco & Ferreira, 2002).

Atualmente são reconhecidas 19 espécies nominais distribuídas por todo o continente sulamericano, além de outras duas (*Th. sp. 1* e *Th. sp. 2*) designadas no primeiro subitem dos Resultados. Dentre as *Thamnodynastes*, cinco são endêmicas dos tepuis da Venezuela, *Th. chimanta*, *Th. corocoroensis*, *Th. duida*, *Th. marahuaquensis* e *Th. yavi*; sendo que todas, exceto *Th. chimanta*, são conhecidas somente da sua série tipo.

### ***Tachymenis***

Em sua breve descrição do gênero, Wiegmann (1835) mencionou a afinidade de *Tachymenis* com *Clelia* pela presença de denticção opistóglifa em ambos. A espécie tipo, *Tachymenis peruviana*, foi descrita a partir de um único exemplar coletado no Peru por F.J. Meyer, sem localidade especificada (Wiegmann, 1835). Após sua descrição, o gênero *Tachymenis* passou a ter um conceito mais amplo nos catálogos do século XIX, abrangendo espécies de serpentes das mais diversas regiões, como *Conophis*, *Oxyrhopus*, *Erythrolamprus*, entre outras, e conferindo ao nome uma ampla disseminação, porém sem real sentido biológico (Walker, 1945). Uma parte dessa confusão foi resolvida por Boulenger (1896), quando *Tachymenis* passou a ser utilizado somente para as formas sul-americanas, distribuídas na Bolívia, Chile e Peru.

Schlegel (1837), a partir de dois espécimes provenientes do Chile, descreveu *Coronella chilensis*, posteriormente proposta dentro do gênero *Dipsas* (Dumeril & Bribon, 1854).

Fitzinger (1843) considerou *Ta. peruviana* no gênero *Ophis*, e Tschudi (1845) denominou *Ta. peruviana* como um subgênero de *Ophis peruviana* (*nomen nudum*). Girard (1854) alocou *Coronella chilensis* e *Dipsas chilensis* na sinonímia de *Tachymenis chilensis*, com localidade nas redondezas de Santiago, Chile. Nesta época, Girard definiu *Tachymenis* como composto por duas espécies, uma do Peru, descrita por Wiegmann, e sua forma chilena, *Tachymenis chilensis* (Girard, 1855).

Günther (1858) mencionou *Tachymenis vivax* e *Ta. chilensis* na família Coronellidae. *Tachymenis vivax*, na verdade, corresponde ao táxon *Telescopus fallax* (Colubridae) (Wallach et al., 2014), porém o autor diagnosticou *Ta. chilensis* corretamente. Com base em exemplares do Chile, Günther (1858) diagnosticou *Ta. chilensis* com sete supralabiais e faixa preta do olho ao ângulo da boca. Cope (1860) especificou *Tachymenis* para *Ta. peruviana*, *Ta. chilensis* e *Tachymenis hypoconia*, a última descrita nesse trabalho, com localidade tipo de Buenos Aires.

Jan (1863), ao estudar os Coronellidae, propôs o gênero *Mesotes* para a espécie de Schlegel, 1837 (*Mesotes chilensis*). O mesmo autor descreveu também uma nova espécie, *Psammophylax assimilis* (Jan, 1863), a qual foi posteriormente sinonimizada à *Tachymenis peruviana assimilis* por Donoso-Barros (1966). Boulenger (1896) redefiniu o gênero para incluir somente *Ta. peruviana* (com distribuição no Peru, Bolívia e Chile), colocando em sua sinonímia *Coronella chilensis* e *P. assimilis*, além de descrever *Ta. affinis*, com base em exemplares do Peru.

Philippi (1899) apontou que o número de espécies é na verdade muito maior do que relatado por autores anteriores, e nomeou outra espécie *Coronella leucognatha* (*nomen nudum*). Despax (1910) descreveu uma nova espécie, *Tachymenis elongata*, com localidade tipo para Tablazo de Payta, Peru. Barbour (1915), ao examinar 10 exemplares do Peru, descreveu uma espécie nova, *Leimadophis andiculus*, posteriormente alocada na sinonímia de *Ta. peruviana* (Walker, 1945). Dunn (1922) descreveu *Tachymenis surinamensis* para “Suriname”, relacionando-a com *Ta. elongata*; contudo questionando se *Tachymenis* seria o gênero adequado (Dunn, 1922). *Tachymenis surinamensis* foi posteriormente sinonimizada à *Philodryas elegans* [*Pseudalsophis elegans* (Zaher et al., 2009a)] por Myers & Hoogmoed (1974).

Paralelamente ao problema genérico, a grande variação de características morfológicas de *Ta. peruviana*, especialmente nos padrões de coloração, levou diversos autores à tentativas de categorizar tal diversidade em variedades ou subespécies. Werner (1898; 1901; 1904) reconheceu cinco variedades: *Tachymenis peruviana peruviana* (Peru), *Ta. p. vittata*, *Ta. p.*

*coronellina*, *Ta. p. catenata* (Chile), e *Ta. p. dorsalis* (Bolívia). Nos trabalhos de Donoso-Barros da década de 60 e 70, *Ta. chilensis* passou para a sinonímia de *Ta. peruviana*, e quatro subespécies foram distinguidas: *Ta. p. peruviana*, *Ta. p. chilensis*, *Ta. p. assimilis* e *Ta. p. melanura* (Donoso-Barros, 1961; 1962; 1966; 1970).

O trabalho mais extenso de revisão do grupo é o de Walker (1945), no qual dividiu as espécies “afins” de *Ta. peruviana* em três complexos: “complexo *peruviana*” (*Ta. peruviana*, *Ta. affinis* e uma nova espécie, *Tachymenis tarmensis*); “complexo *chilensis*” (*Ta. chilensis chilensis*, *Ta. c. assimilis* e *Ta. c. melanura*); e o “complexo *attenuata*” (*Ta. attenuata attenuata* e *Ta. a. boliviana*). Walker (1945) forneceu também uma chave do gênero, excluindo contudo *Ta. surinamensis* (ainda válida na época) e *Ta. elongata*. O autor diferenciou *Ta. peruviana* das suas outras espécies pelos seguintes caracteres: do complexo *attenuata* pelo menor número de dentes maxilares (6 a 12; 12 a 16 em *attenuata*) e corpo mais robusto (alongado em *attenuata*); do complexo *chilensis* por apresentar 8 supralabiais e uma pré-ocular (7 supralabiais e 2 pré-oculares em *chilensis*) e pela presença de espinhos de mesmo tamanho no corpo do hemipênis (espinhos que aumentam de tamanho posteriormente no complexo *chilensis*); de *Ta. affinis* pela fórmula de dorsais 19-19-15 (17-17-15 em *affinis*); e de *Ta. tarmensis* (em parênteses) pela presença de fosseta apical (ausente), pelo menor número de dentes maxilares (12), fêmeas com menos de 50 subcaudais (mais de 50), e padrão manchado de coloração dorsal (padrão homogêneo escuro acinzentado ou amarronzado, sem manchas evidentes) (Walker, 1945).

Dentre os complexos de Walker (1945), o mais problemático e com menos informação permanece sendo o complexo *attenuata*. Walker (1945) descreveu *Tachymenis attenuata attenuata* baseado em dois exemplares originalmente depositados na Universidade de Arequipa, Peru, e sem localidade exata de coleta. Entretanto, o autor assumiu que a localidade seria Madre de Dios, na bacia Amazônica peruana (Schmidt & Walker, 1943a; Walker, 1945). No mesmo trabalho a outra subespécie, *Tachymenis attenuata boliviana*, foi descrita com procedência de Incachaca no departamento de Cochabamba, Bolívia (2.500 m), e distinta de *Ta. a. attenuata* (em parênteses) por: 14-16 dentes maxilares (12-14), 152 ventrais (148-150), 69 subcaudais em machos (60-64); e padrão de coloração dorsal axadrezado (pintado) (Walker, 1945).

Subsequentemente, o trabalho de Ortiz (1973) esclareceu a situação taxonômica do “complexo *chilensis*”, distinguindo as subespécies de *Ta. chilensis* e *Ta. peruviana* com base na contagem de escamas ventrais, subcaudais, pré-oculares, supralabiais e padrão de desenho dorsal. O autor restringiu *Ta. chilensis* à duas subespécies, *Ta. chilensis chilensis* e *Ta.*

*chilensis coronellina*; recolocando *Psammophylax assimilis* na sinonímia de *Ta. peruviana*, conforme Boulenger (1896); e *Ta. chilensis melanura* na sinonímia de *Ta. chilensis chilensis*, como sua forma melânica (Ortiz, 1973).

Após Ortiz (1973), somente duas publicações trataram da taxonomia de *Tachymenis*. Pefaur et al. (1978) listaram as espécies de répteis de Arequipa, Peru, e caracterizaram *Ta. peruviana* por: comprimento rostro-cloacal máximo 550 mm, 145 ventrais, 41 subcaudais e 19 dorsais; mencionando sua distribuição para regiões elevadas da região de “Arequipa, Chiguata, Salinas, Sumbay, Chuquibamba, etc.” (Pefaur et. al., 1978). Miranda & Couturier (1981) descreveram outra subespécie, *Ta. peruviana yutoensis*, com base no padrão dorsal de coloração de espécimes da Argentina, registros não mencionados previamente por Walker (1945) e Ortiz (1973).

### ***Tomodon***

O gênero *Tomodon* apareceu pela primeira vez em Duméril & Bribon, 1853. Duméril, Bribon & Duméril (1854) posteriormente descreveram *Tomodon dorsatum*, *Tomodon lineatum* e *Tomodon ocellatus*. O táxon *To. lineatum* passou à lista sinonímica de *Conophis lineatus* (Wallach et al., 2014). Boulenger (1886) separou *To. dorsatus* de *To. ocellatus* pela ausência de loreal e 17 fileiras de escamas na primeira, alterando a nomenclatura do epíteto específico de *To. dorsatum* Duméril, Bribon & Duméril, 1854 para *To. dorsatus*.

Peters (1882) descreveu *Opisthoplus degener*, o qual foi sinonimizado à *To. dorsatus* por Boulenger (1896). Günther (1858) examinou um exemplar de *To. dorsatus* do Rio de Janeiro e o diagnosticou por: escamas dorsais em fileiras oblíquas, nasal única e longa, cabeça triangular, corpo alongado, coloração oliva com duas bandas marrons longitudinais ao longo do corpo e da cauda. Vanzolini (1947) descreveu *Aproterodon clementi* baseado em dois espécimes identificados como *To. dorsatus* do Rio Grande do Sul, distinguindo-a pela extrema redução do maxilar, forma das presas, forma simplificada do pterigóide e palatino, e pela dentição mandibular. Hoge (1959) redescreveu *O. degener* e a diagnosticou pela ausência de dentes maxilares (fora a presa). O mesmo autor sinonimizou *A. clementi* com *O. degener*, porém não diferenciou *To. dorsatus*. Peters & Orejas-Miranda (1970) mantiveram a classificação de Hoge (1959), com *O. degener* válido, separando o último de *To. dorsatus* pelo maxilar extremamente reduzido, sem dentes anteriores às presas sulcadas aumentadas. Cechin (1989) analisou exemplares identificados como *O. degener* e encontrou uma variação de zero a dois no número de dentes maxilares pré-dialemais em uma mesma ninhada, registrando portanto uma variação de zero a cinco dentes maxilares em *To. dorsatus*. Dessa

maneira a característica diagnóstica de *O. degener* passou a ser uma variação de *To. dorsatus*, sendo o primeiro alocado na sinonímia do último (Cechin, 1989).

### ***Pseudotomodon***

Leybold (1873) descreveu *Pelias trigonatus* com base em um exemplar de Mendoza, Argentina. Koslowsky (1896) descreveu pela primeira vez o gênero *Pseudotomodon* e a espécie *Pseudotomodon mendozinus*. Peracca (1897) descreveu *Pseudotomodon crivelli* diagnosticando-o como um tipo intermediário entre *Tomodon* e *Philodryas*. Amaral (1929) considerou o táxon de Leybold como uma subespécie de *Tomodon ocellatus* (*To. ocellatus trigonatus*). Bailey (1970) desconsiderou essa subespécie e sinonimizou *P. mendozinus* e *P. crivelli* à *Pseudotomodon trigonatus*, tornando o gênero monotípico.

### ***Gomesophis e Ptychophis***

O gênero *Ptychophis* e a espécie *Pt. flavovirgatus* foram descritos por Gomes (1915) com base em um exemplar de Santa Catarina, Brasil. Lema (1967) descreveu *Paraptychophis meyeri* com base em um único exemplar, diferenciando-a de *Pt. flavovirgatus* (em parênteses) por: ausência de diastema (presente); dentes maxilares 17 (17+2); cabeça distinta do pescoço (levemente distinta); olhos menores; e uma pré-ocular (duas). Hoge & Romano (1969) sinonimizaram o táxon de Lema (1967) ao de Gomes (1915) indicando que as diferenças encontradas são apenas uma variação de *P. flavovirgatus* (Porto & Caramaschi, 1988).

Por sua vez, *Gomesophis brasiliensis* foi descrita como *Tachymenis brasiliensis* por Gomes (1918), sendo posteriormente alocada no gênero monotípico *Gomesophis* e separada de *Tachymenis* por características como formato e tamanho do osso pterigóide, formato da pupila e fórmula dentária (Hoge & Mertens, 1959). Prudente (1993) revisou o gênero, utilizando dados morfométricos, merísticos, cranianos, hemipenianos e de história natural. Com base nos caracteres analisados a autora relacionou *G. brasiliensis* com o gênero *Tachymenis* (Prudente, 1993).

Gonzalez et al. (2014) descreveram a variação morfológica populacional de *G. brasiliensis* e *P. flavovirgatus*. Os autores sugeriram que a semelhança morfológica desses dois táxons, relacionada às características adaptativas de uso de habitats aquáticos, é indicativa da proximidade filogenética dos mesmos, e citam que tais características foram utilizadas como justificativas para a sinonimização dos mesmos, proposta na tese de Franco (2000).

### ***Calamodontophis***

Gênero descrito por Amaral (1935) como *Calamodon paucidens*, sendo posteriormente alterado para *Calamodontophis* por tratar-se de um nome previamente ocupado (Amaral, 1963). Amaral (1935) relacionou o seu novo gênero com *Tomodon*, distinguindo-o pelo

menor diâmetro da região cervical e cefálica em relação ao corpo. Posteriormente, Bailey (1966a) reavaliou a descrição de Amaral (1935), fornecendo a seguinte diagnose corrigida e ampliada: 7+2 dentes maxilares, seis dentes palatinos e 10 pterigóideos; 135 ventrais; escama cloacal dividida; 32 subcaudais; sete supralabiais (3<sup>a</sup> e 4<sup>a</sup> em contato com olho); nasal inteira; escamas dorsais lisas com 15 fileiras contínuas e uma fosseta apical.

Pagini & Lema (1987) encontraram o segundo exemplar da espécie e corrigiram e complementaram, por sua vez, o trabalho de Bailey (1966a). Estes autores identificaram também uma característica importante, a coloração escura (preta) da mucosa oral e cloacal (Pagini & Lema, 1987; Franco et al., 2006). Franco et al. (2006) descreveram a segunda espécie, *C. ronaldoi*, a partir de dois exemplares do Paraná; e a diferenciaram de *C. paucidens* pelo padrão de coloração dorsal na primeira, com a presença de uma linha longitudinal dorsal clara, uma mancha escura da comissura da boca até a região gular, e uma mancha preta nas parietais (Franco et al., 2006).

Outros poucos trabalhos forneceram informações desse gênero extremamente raro, sendo toda a informação restrita a poucos exemplares (Franco et al., 2001; Carreira & Meneguel, 2004; Carreira et al., 2005; Carreira & Lombardo, 2008; Carreira & Maneyro, 2015).

## 6. CONCLUSÕES

- A tribo Tachymenini foi recuperada como monofilética, sustentada por alto suporte de dados morfológicos e moleculares, sendo a viviparidade a única sinapomorfia da tribo;
- Não foi encontrado suporte para o posicionamento da tribo dentro de Xenodontinae;
- O uso combinado de dados morfológicos e moleculares foi fundamental para o entendimento das relações filogenéticas da tribo;
- Com base no levantamento de dados morfológicos, as seguintes decisões taxonômicas foram propostas para Tachymenini, anteriormente às análises filogenéticas: sinonimização de *Thamnodynastes ceibae* à *Thamnodynastes dixonii*; sinonimização de *Tachymenis elongata* à *Pseudalsophis elegans*; alocação de *Thamnodynastes hypoconia* como sinônimo júnior de *Thamnodynastes strigatus*; *Thamnodynastes nattereri* considerada como espécie plena, sendo necessária a designação de um neótipo; e descrição de *Thamnodynastes phoenix* sp. nov. para as populações de *Thamnodynastes* do Cerrado e Caatinga da região central e Nordeste do Brasil;
- As análises filogenéticas de dados moleculares e morfológicos permitiram as seguintes conclusões:
  - 1) O gênero *Thamnodynastes* é restrito para as espécies do grupo *pallidus* (*Th. pallidus*, *Th. sertanejo*, *Th. longicaudus* e uma quarta espécie não descrita) e *Th. lanei*;
  - 2) O gênero *Dryophylax* é revalidado para alocar todas as espécies de *Thamnodynastes* com 19 fileiras de dorsais (quilhadas ou lisas), além de *Thamnodynastes chimanta* e *Thamnodynastes duida*, com 17 dorsais;
  - 3) As espécies *Th. duida*, *Th. corocoroensis*, *Th. marahuaquensis*, *Th. ramonriveroi* e *Th. yavi*, apesar de não terem sido incluídas nas análises filogenéticas por carência de dados disponíveis, são alocadas junto às espécies presumidamente mais próximas (*Th. paraguanae*, *Th. gambotensis*, *Th. dixonii* e *Th. chimanta*) e, portanto, posicionadas tentativamente no gênero *Dryophylax*;
  - 4) *Thamnodynastes* sp. (complexo “*hypoconia*” *sensu* Cei et al., 1992) é também alocada no gênero *Dryophylax*, e duas espécies são reconhecidas para o que anteriormente era considerado como “*Thamnodynastes hypoconia*”: *Dryophylax* sp.1 e *Dryophylax* sp.2, da região Sul do Brasil e Argentina e da região central do Brasil, respectivamente;
  - 5) O gênero *Mesostes* é revalidado para abrigar as espécies de *Thamnodynastes* do grupo *strigatus* (*Th. rutilus* e *Th. strigatus*);

6) *Thamnodynastes* sp. nov. (aff. *strigatus*), de um enclave de área aberta na Amazônia Peruana, é tentativamente alocada no gênero *Mesostes*, pendente da disponibilidade de mais dados;

7) *Tachymenis affinis* é alocada em um gênero a parte, Gen. Nov. 1, com base em características hemipenianas e cranianas, e pelo seu posicionamento nas árvores filogenéticas;

8) *Tomodon ocellatus* e *Pseudotomodon trigonatus* são alocadas no gênero *Tachymenis*, com alto suporte molecular e morfológico;

9) O gênero *Tachymenis* é dividido em dois grupos bem sustentados por dados moleculares e morfologia hemipeniana: clado *peruviana* (*Ta. peruviana*, *Ta. ocellata* e *Ta. trigonata*) e clado *chilensis* (*Ta. chilensis* e *Ta. attenuata*);

10) *Tachymenis tarmensis* é mantida dentro do gênero *Tachymenis*, porém seu posicionamento está ainda pendente da disponibilidade de dados;

11) *Tomodon orestes* é alocada em um gênero a parte, Gen. Nov. 2, este mais proximamente relacionado ao gênero *Calamodontophis*;

12) O gênero *Tomodon* fica restrito para *Tomodon dorsatus*, diagnosticado por características cranianas e de morfologia externa;

- Para os 33 táxons da tribo Tachymenini anteriormente válidos, 14 são mantidos, 17 são realocados de gênero e dois são invalidados;
- A nova composição de Tachymenini passa a abranger 10 gêneros e 35 espécies: *Calamodontophis paucidens*, *Calamodontophis ronaldoi*, *Gomesophis brasiliensis*, *Ptychophis flavovirgatus*, *Tachymenis attenuata*, *Tachymenis chilensis*, *Tachymenis ocellata* **nov. comb.**, *Tachymenis peruviana*, *Tachymenis tarmensis*, *Tachymenis trigonata* **nov. comb.**, Gen. Nov. 1 *affinis* **nov. comb.**, *Thamnodynastes lanei*, *Thamnodynastes longicaudus*, *Thamnodynastes pallidus*, *Thamnodynastes sertanejo*, *Dryophylax almae* **nov. comb.**, *Dryophylax chaquensis* **nov. comb.**, *Dryophylax chimanta* **nov. comb.**, *Dryophylax corocoroensis* **nov. comb.**, *Dryophylax dixonii* **nov. comb.**, *Dryophylax duida* **nov. comb.**, *Dryophylax gambotensis* **nov. comb.**, *Dryophylax marahuaquensis* **nov. comb.**, *Dryophylax nattereri* **nov. comb.**, *Dryophylax paraguanae* **nov. comb.**, *Dryophylax phoenix* sp. nov. **nov. comb.**, *Dryophylax ramonriveroi* **nov. comb.**, *Dryophylax* sp.1 **sp. nov.**, *Dryophylax* sp.2 **sp. nov.**, *Dryophylax yavi* **nov. comb.**, *Mesostes rutilus* **nov. comb.**, *Mesostes strigatus* **nov. comb.**, *Mesostes* **sp. nov.**, *Tomodon dorsatus* e Gen. Nov. 2 *orestes* **nov. comb.**;

- Além dessas novas propostas classificatórias, as análises filogenéticas permitiram reconhecer três complexos de espécies crípticas em Tachymenini: *Dryophylax nattereri*, *Dryophylax* sp. (complexo “*hypoconia*” *sensu* Cei et al., 1992) e *Mesostes strigatus*;
- Cinco outras espécies candidatas são elencadas para a tribo: duas no complexo de *Dryophylax* sp. (complexo “*hypoconia*” *sensu* Cei et al., 1992), uma para o complexo de *Dryophylax nattereri*, uma no complexo de *Mesostes strigatus* e uma quarta espécie de *Thamnodynastes* do grupo *pallidus*;
- A diversidade dentro de Tachymenini, especialmente para o gênero *Thamnodynastes* (*lato sensu*), é ainda subestimada, e maiores esforços são necessários para melhor diagnosticar as linhagens evolutivas crípticas recuperadas dentro dos gêneros *Dryophylax* e *Mesostes*;

## 7. RESUMO

Apesar do crescente aporte de informações na sistemática das serpentes Neotropicais, impulsionado pelo desenvolvimento de técnicas moleculares, as relações evolutivas intra e intertribais da subfamília Xenodontinae ainda são incipientes, e o posicionamento de gêneros e espécies de várias de suas tribos é desconhecido. A tribo Tachymenini (Dipsadidae, Xenodontinae) abriga sete gêneros e 33 espécies válidas, amplamente distribuídas na América do Sul, e representadas por um complexo histórico taxonômico e uma diversidade subamostrada. O presente projeto visou estudar as relações evolutivas de Tachymenini, de modo a testar as hipóteses de relacionamento entre seus gêneros e espécies em um contexto integrativo, e assim validar mudanças taxonômicas. Todos os táxons válidos de Tachymenini foram examinados, sendo este o trabalho mais abrangente para a tribo. Foram realizadas análises filogenéticas de Máxima Parcimônia, Máxima Verossimilhança e Bayesiana, a partir da codificação de 70 caracteres morfológicos e do sequenciamento de três genes mitocondriais e três nucleares. As análises filogenéticas recuperaram Tachymenini como monofilética e seus gêneros mais especiosos, *Tachymenis*, *Thamnodynastes* e *Tomodon*, polifiléticos. Dois novos gêneros e quatro novas espécies são propostas, três espécies são sinonimizadas e dois outros gêneros são revalidados, resultando em uma nova classificação com 10 gêneros e 35 espécies para a tribo. Ainda, três complexos de espécies crípticas foram recuperados, o que aumentaria a diversidade de Tachymenini em pelo menos quatro novas espécies. O uso de dados morfológicos e moleculares combinados foi fundamental para o melhor entendimento das relações entre os gêneros da tribo, e para o estabelecimento de caracteres diagnósticos. Outros tipos de abordagens, além de complementação de lacunas amostrais, tanto morfológicas quanto moleculares, são necessárias em estudos sistemáticos futuros de Tachymenini e outros grupos de xenodontíneos.

## 8. ABSTRACT

In spite of the incoming flow of information regarding the systematics of Neotropical snakes, largely driven by the innovation of new techniques for molecular data, the evolutionary relations among members of the subfamily Xenodontinae are incipient, and the phylogenetic status of several genera and species are still unknown. The tribe Tachymenini (Dipsadidae, Xenodontinae) is composed by seven genera and 33 species widely distributed throughout South America, and characterized by a complex taxonomic history and a hidden diversity. This project aimed to study the phylogenetic relations of Tachymenini, testing the evolutionary hypotheses of relationships among its genera and species in an integrative approach, and to further validate taxonomic changes. All Tachymenini taxa were analyzed in the most comprehensive study of the tribe. Maximum Parsimony, Maximum Likelihood and Bayesian analysis were performed using 70 morphological characters, three mitochondrial and three nuclear genes. Phylogenetic analysis recovered Tachymenini as monophyletic, and its most speciose genera, *Tachymenis*, *Thamnodynastes* and *Tomodon*, as polyphyletic. Two new genera and four new species are proposed, three species are synonymized, and two other genera are resurrected, resulting in a new composition of 10 genera and 35 species for the tribe. Nevertheless, three cryptic species complexes were recovered, which would increase the diversity for Tachymenini in at least four other species. The combined use of morphological and molecular data was fundamental for a better understanding of the genera relationships, and for the establishment of diagnostic characters for the taxa. Other approaches, along with the improvement of morphological and molecular data deficiencies, are necessary in future systematic studies of Tachymenini and other Xenodontinae.

## 9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abuys, A. 1986. The snakes of Surinam, Part XV, Subfamily Xenodontinae (genera *Tantilla*, *Thamnodynastes*, and *Tripanurgos*). **Litteratura Serpenti**, 6(3): 107–116.
- Akmentins, M. S.; Vaira, M. 2010. Reptilia, Squamata, Dipsadidae, *Tomodon orestes* Harvey and Muñoz, 2004: Distribution extension, new country record. **Check List**, 6(2): 248-249.
- Akmentins, M. S.; Pereyra, L. C. 2010. *Thamnodynastes chaquensis* Bergna y Alvarez, 1993 (Squamata, Dipsadidae). Primer Registro Para La Provincia De Jujuy (República Argentina). **Cuad. Herpetol.**, 24(11): 63-64.
- Albuquerque, N. R.; D'Agostini, F. M. 2000. Análise comparativa do crânio de *Imantodes cenchoa* Linnaeus 1758 e *I. lentiferus* Cope 1894 (Serpentes, Colubridae). **Bol. Mus. Par. Emilio Goeldi, Zool.**, 16(2): 135-151.
- Albuquerque, N. R.; Lema, T. 2008. Taxonomic revision of the Neotropical water snake *Hydrops triangularis*. **Zootaxa**, 1685:55-66.
- Amaral, A. 1926. Notas de ophiologia. 1ª nota de ophiologia. Sobre a invalidez de um gênero e algumas espécies de ofídios sul-americanos. **Rev. Mus. Paulista**, 14:17-33.
- Amaral, A. 1929. Contribuição ao conhecimento dos ophídios do Brasil. IV. Lista remissiva dos ophídios do Brasil. **Mem. Inst. Butantan**, 4: 102.
- Amaral, A. 1930. Studies of neotropical Ophidia XVI. Two new snakes from Central Colombia. **Bull. Antiv. Inst. Am.**, 4:27-28.
- Amaral, A. 1935. Contribuição ao conhecimento dos ophídios do Brasil. VII. Novos gêneros e espécies de colubrídeos opistoglyphos. **Mem. Inst. Butantan**, 9: 203-206.
- Amaral, A. 1944. Notas sobre a ofiologia neotrópica e brasílica. IX. Formas de boigineos de recente registro. **Pap. Avul. Zool.**, 5: 65-74.
- Amaral, A. 1963. Herpetological note. **Copeia**, 3: 580.
- Amaral, A. 1978. Serpentes do Brasil. Iconografia Colorida. 2a Ed. Melhoramentos EDUSP, São Paulo, 247 pp.
- 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(4): 1-35.
- Angarita M. O.; Montes-Correa, A. C.; Renjifo, J. M. 2015. Amphibians and reptiles of an agroforestry system in the Colombian Caribbean. **Amph. Rept. Conserv.**, 8(20): 19-38.
- Araújo, C.O.; Condez, T. H.; Bovo, R. P.; Centeno, F. C.; Luiz, A. M. 2010. Anfíbios e

- répteis do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), SP: um remanescente de Mata Atlântica do Sudeste do Brasil. **Biota Neotrop.**, 10(4): <http://www.biotaneotropica.org.br/v10n4/pt/abstract?inventory+bn01710042010>.
- Arevalo, E.; Davis, S. K.; Sites, J. W. J. 2009. Mitochondrial DNA Sequence Divergence and Phylogenetic Relationships among Eight Chromosome Races of the *Sceloporus grammicus* Complex ( Phrynosomatidae ) in Central Mexico. **Syst. Biol.**, 43: 387–418.
- Avila, L. J. 2009. Reptilia, Squamata, Dipsadidae, *Pseudotomodon trigonatus* (Leybold, 1873): Distribution extension. **Check List**, 5(3): 391-393.
- Bailey, J. R. 1966a. A redescription of the snake *Calamodontophis paucidens*. **Copeia**, 4:885-6.
- Bailey, J. R. 1966b. Modes of evolution in new world opisthophis snakes. **Mem. Inst. Butantan**, 53: 67-72.
- Bailey, J. R. 1967. The Synthetic Approach to Colubrid Classification. **Herpetologica**, 23(2): 155-161.
- Bailey, J. R. 1970. *Pseudotomodon*. Pp. 256. In **Catalogue of the Neotropical Squamata, Part I: Snakes**. J. A. Peters and B. Orejas-Miranda (eds.). Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Bailey, J. R. 1981. Notes on the genus *Thamnodynastes*. 1º Simpósio Internacional sobre Serpentes em Geral e Artrópodos Peçonhentos, Sao Paulo, Brazil. Abstract.
- Bailey, J. R.; Thomas, R. A.; Silva Jr. N. J. 2005. A revision of the South American genus *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae, Tachymenini). I. Two new species of *Thamnodynastes* from Central Brazil and adjacent areas, with redefinition of and neotype designation for *Thamnodynastes pallidus* (Linnaeus, 1758). **Phyllomedusa**, 4(2): 83-101.
- Bailey, J. R.; Thomas, R. A. 2007. A revision of the South American snake genus *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes: Colubridae, Tachymenini). II. Three new species from northern South America, with further descriptions of *Thamnodynastes gambotensis* Pérez-Santos and Moreno and *Thamnodynastes ramonriveroi* Manzanilla and Sánchez. **Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat.**, 166: 7-27.
- Barbour, T. 1915. A new snake from Southern Peru. **Proc. Biol. Soc. Wash.**, 28:149-150.
- Bauer, A. M.; Parham, J. F.; Brown, R. M.; Stuart, B. L.; Grismer, L.; Papenfuss, T. J.; Böhme, W.; Savage, J. M.; Carranza, S.; Grismer, J. L.; Wagner, P.; Schmitz, A. Ananjeva, N.; Inger, R. F. 2011. Availability of new Bayesian-delimited gecko names

- and the importance of character-based species descriptions. **Proc. R. Soc. B.**, 278: 490-492.
- Bellagamba, P. J.; Vega, L. E. 1996. *Thamnodynastes hypoconia*. Distribution. **Herp. Rev.**, 27(1):36.
- Bellairs, A.; Kamal, A. M. 1981. The chondocranium and the development of the skull in recent reptiles. Pp 1-263. In: **Biology of the Reptilia, Vol.11, Morphology** F. C. Gans and T. S. Parsons (eds.). Academic Press, London.
- Bellini, G. P.; Arzamendia, V.; Giraud, A. R. 2013. Ecology of *Thamnodynastes hypoconia* In Subtropical–Temperate South America. **Herpetologica**, 69(1): 67–79.
- Bellini, G. P.; Giraud, A. R.; Arzamendia, V. 2014. Comparative ecology of three species of *Thamnodynastes* (Serpentes, Dipsadidae) in subtropical-temperate **South Am. J. Herpetol.**, 24: 87–96.
- Bernarde, P. S.; Albuquerque, S.; Barros, T. O.; Turci, L. C. B. 2012. Snakes of Rondônia State, Brazil. **Biota Neotrop.**, 12(3): <http://www.biotaneotropica.org.br/v12n3/en/abstract?inventory+bn00412032012>.
- Bernarde, P. S.; Kokobum, M. N. C.; Marques, O. 2000a. Utilização de hábitat e atividade em *Thamnodynastes strigatus* (Günther, 1858) no sul do Brasil (Serpentes, Colubridae). **Bol. Mus. Nac., N.S., Zool.**, 428: 1-8.
- Bernarde, P. S.; Moura-Leite, J. C.; Machado, R. A.; Kokobum, M. N. C. 2000b. Diet of The Colubrid Snake, *Thamnodynastes strigatus* (Günther, 1858) From Paraná State, Brazil, With Field Notes On Anuran Predation. **Rev. Brasil. Biol.**, 60(4): 695-699.
- Bernardo, P. H.; Machado, F. A.; Murphy, R. W.; Zaher, H. 2012. Redescription and morphological variation of *Oxyrhopus clathratus* Duméril, Bibron and Duméril, 1854 (Serpentes: Dipsadidae: Xenodontinae). **South Am. J. Herpetol.**, 7(2): 134-148.
- Bergna, S.; Alvarez, B. 1993. Descripción de una nueva especie de *Thamnodynastes* (Reptilia: Serpentes, Colubridae) del nordeste argentino. **Facena**, 10: 5-18.
- Bickford, D.; Lohman, D. J.; Sodhi, N. S.; Ng, P. K.; Meier, R.; Winker, K.; Ingram, K. K.; Das, I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. **Trends Ecol. Evol.**, 22: 148–155.
- Bizerra, A. F.; Marques, O. A. V.; Sazima, I. 2005. Reproduction and feeding of the colubrid snake *Tomodon dorsatus* from southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, 26: 33-38.
- Blackburn, D. G. 1985. Evolutionary Origins of Viviparity in the Reptilia. II. Serpentes, Amphisbaenia, and Ichthyosauria. **Amphibia-Reptilia**, 6: 259-291.
- Bogert, C. M. 1947. The status of the genus *Leptodrymus* Amaral, with comments on

- modifications of colubrid premaxillae. **Am. Mus. Nov.**, 1352:1-14.
- Boos, H. 2001. **The snakes of Trinidad & Tobago**. Texas A&M Univ. Press, College Station. 328 pp.
- Bouckaert, R.; Heled, J.; Kühnert, D.; Vaughan, T.; Wu, C-H.; Xie, D.; Suchard, M. A.; Rambaut, A.; Drummond, A. J. 2014. BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. **PLoS Comput. Biol.**, 10(4): e1003537. doi:10.1371/journal.pcbi.1003537.
- Boulenger, G. A. 1885. A list of Reptiles and Batrachians from the Province Rio Grande do Sul, Brazil, sent to the Natural History Museum by Dr. H. von Ihering. **Ann. Mag. Nat. Hist.**, serie 5, 15: 191-196.
- Boulenger, G. A. 1886. A synopsis of the Reptiles and Batrachians of the Province Rio Grande do Sul, Brazil. **Ann. Mag. Nat. Hist.**, serie 5, 18: 423-445.
- Boulenger, G. A. 1896. **Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Vol.III**. London, British Museum (Natural History), xiv + 727 pp.
- Brongersma, L. D. 1940. Snakes from the leeward group, Venezuela and Eastern Colombia. Pp. 115-137. In: P. W. Hummelinck. **Studies on the fauna of Curacao, Aruba, Bonaire and the Venezuelan Islands**. M. Nijhoff, The Hague. 2 vols.
- Burbrink, F. 2005. Inferring the phylogenetic position of *Boa constrictor* among the Boinae. **Mol. Phylog. Evol.**, 34: 167–180.
- Burbrink, F. T.; Lawson, R.; Slowinski, J. B. 2000. Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): a critique of the subspecies concept. **Evolution**, 54: 2107–2118.
- Cacivo, P. M. 1997. *Thamnodynastes hypocoenia*. Distribution. **Herp. Rev.**, 28(3): 160.
- Cadle, J. E. 1984a. Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes: I. South American xenodontines. **Herpetologica**, 40: 8-20.
- Cadle, J. E. 1984b. Molecular systematics of xenodontine colubrid snakes. III. Overview of xenodontine phylogeny and the history of New World snakes. **Copeia**, 1984: 641-652.
- Cadle, J. E. 1984c. Molecular systematics of xenodontine colubrid snakes. III. Overview of xenodontine phylogeny and the history of New World snakes. **Copeia**, 1984(3): 641-652.
- Cadle, J. E. 1988. **Phylogenetic relationships among advanced snakes. A molecular perspective**. Univ. California Publ. Zoo., 119i-x + 1-77.

- Cadle, J. E. 1994. The Colubrid radiation in Africa (Serpentes: Colubridae): phylogenetic relationship and evolutionary patterns based on immunological data. **Zool. J. Linn. Soc.**, 110: 103-140.
- Cadle, J. E.; Greene, H. W. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. Pp. 281-293. In: **Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspective**. R. E. Ricklefs and D. Schluter (eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- Camargo, A.; Morando, M.; Avila, L. J.; Sites, J. W. 2012. Species delimitation with ABC and other coalescent-based methods: A test of accuracy with simulations and an empirical example with lizards of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae). **Evolution**, 66: 2834–2849.
- Carreira, S.; Brazeiro, A.; Camargo, A.; Rosa, I.; Canavero, A.; Maneyro, R. 2012. Diversity of reptiles of Uruguay: knowledge and information gaps. **Bol. Soc. Zool.**, Uruguay (2<sup>a</sup> época), 21 (1-2): 9-29.
- Carreira, S.; Lombardo, I. 2008. The Hemipenis and External Morphology of a New Specimen of *Calamodontophis paucidens* (Amaral, 1935) (Serpentes: Colubridae, Dipsadinae, Tachymenini) from Uruguay. **Herp. Rev.**, 39(3): 282–283.
- Carreira, S.; Maneyro, R. 2015. **Lista Roja de los Anfibios y Reptiles del Uruguay**. Una evaluación del estado de conservación de la herpetofauna de Uruguay sobre la base de los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. Dirección Nacional de Medio Ambiente, Montevideo. 64 pp.
- Carreira, S.; Meneghel, M. D. 1999. Datos de comportamiento de *Calamodontophis paucidens* (Amaral, 1935) (Squamata, Ophidia) en cautiverio. V Congreso Latinoamericano de Herpetología. **Publ. Extra, Mus. Nat. Hist. Nat., Montevideo**, 50:44.
- Carreira, S.; Meneghel, M. D. 2004. Morfología externa de ejemplares uruguayos de *Calamodontophis paucidens* (Amaral, 1935) (Squamata, Ophidia). **Bol. Soc. Zool.**, Uruguay, 2a. época, 14:32-35.
- Carreira, S.; Meneghel, M. D.; Achaval, F. 2005. Reptiles de Uruguay. Sección Zoología Vertebrados. Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay. 639 pp.
- Carrillo de Espinoza, N.; Icochea, J. 1995. Lista taxonómica preliminar de los reptiles vivientes del Perú. **Publ. Mus. Hist. Nat. Univ. Mayor San Marcos** (A, Zool) 49: 1-27.
- Castoe, T. A.; de Koning, A. P. J.; Kim, H.; Gu, W.; Noonan, B. P.; Naylor, G.; Jiang, Z. J.;

- Parkinson, C. L.; Pollock, D. D. 2009. Evidence for an ancient adaptive episode of convergent molecular evolution. **PNAS**, 106(22): 8986–8991.
- Cei, J. M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, puna y pampas. **Boll. Mus. Reg. Scien. Nat. Torino.**, Monografía XIV. 949 pp.
- Cei, J. M.; Bergna, S.; Alvarez, B. 1992. Nueva combinación para el género *Thamnodynastes* (Serpentes, Colubridae) de Argentina. **Facena**, 9:123-134.
- Cechin, S. T. Z. 1989. *Opisthoplus degener* Duméril, Bribon & Duméril, 1854, um sinônimo sênior de *Tomodon dorsatus* Peters, 1882 (Serpentes, Colubridae, Tachymeninae). **Com. Mus. Ciênc. PUC-RS, sér. Zool.**, 2(11): 203-210.
- Centeno, F. C., Sawaya, R. J.; Marques, O. A. V. 2008. Snake assemblage of Ilha de São Sebastião, southeastern Brazil: comparison to mainland. **Biota Neotrop.** 8(3): <http://www.biotaneotropica.org.br/v8n3/en/abstract?article+bn00608032008>.
- Chávez, G. 2012. *Tachymenis affinis* Boulenger, 1896 (Squamata: Colubridae): Distribution extension in Peru. **Herpetotropicos**, 7(1-2): 31-33.
- Coelho, R. D. F.; Souza, K.; Weider, A. G.; Pereira, L. C. M.; Ribeiro, L. B. 2013. Overview of the distribution of snakes of the genus *Thamnodynastes* (Dipsadidae) in northeastern Brazil, with new records and remarks on their morphometry and pholidosis. **Herp. Notes**, 6:355-360.
- Cole, C. J.; Townsend, C. R.; Reynolds, R. P.; MacCulloch, R. D.; Lathrop, A. 2013. Amphibians and reptiles of Guyana, South America: illustrated keys, annotated species accounts, and a biogeographic synopsis. **Proc. Biol. Soc. Was.**, 125(4): 317-620.
- Conrad, J. L. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.**, 310: 182 pp.
- Cope, E. D. 1860. Catalogue of the Colubridae in the Museum of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, with notes and descriptions of new species. Part 2. **Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.**, 1864:166-181.
- Cope, E. D. 1887. Synopsis of the Batrachia and Reptilia obtained by H. II. Smith, in the Province of Mato Grosso, Brazil. **Proc. Am. Philos. Soc.**, 24: 44-60.
- Cope, E. D. 1892. The osteology of the Lacertilia. **Proc. Am. Philos. Soc.**, 13:185-221.
- Cope, E. D. 1895. The classification of the Ophidia. **Trans. Am. Zool. Soc.** (Series 2) (1894), 18(3): 186-219.
- Cordeiro, C. L.; Hoge, A. R. 1973. Contribuição ao conhecimento das serpentes do estado de Pernambuco. **Mem. Inst. Butantan**, 37: 261-290.

- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. **Curr. Ornithol.**, 1: 159–187.
- Cundall, D.; Irish, F. 2008. The snake skull. Pp. 349-692. In: **Biology of the Reptilia, Vol. 20, Morphology** H. C. Gans, A. S. Gaunt, and K. Adler (eds.). Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, NY.
- Curcio, F. F.; Nunes, P. M. S.; Harvey, M. B.; Rodrigues, M. T. 2011. Redescription of *Apostolepis longicaudata* (Serpentes: Xenodontinae) with Comments on Its Hemipenial Morphology and Natural History. **Herpetologica**, 67: 318–331.
- Davis, J. I.; Nixon, K. C. 1992. Populations, genetic variation, and the delimitation of phylogenetic species. **Syst. Biol.**, 41: 421–435.
- Despax, R. 1910. Mission géodésique de l'Équateur. Collections recueillies par M. le Dr. Rivet. Liste des ophidiens et descriptions des espèces nouvelles. (Note préliminaire). **Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris**, 16: 368-376.
- DiPietro, D. O.; Alcalde, L.; Williams, J. D. 2014a. New cranial characters in the tribe Hydropsini (Serpentes: Dipsadidae: Xenodontinae). **Acta Herpetol.**, 9(1): 1-14.
- DiPietro, D. O.; Alcalde, L.; Williams, J. D. 2014b. Nasal cartilages, hyobranchial apparatus, larynx, and glottal tubes in four species of Hydropsini (Serpentes: Dipsadidae: Xenodontinae). **Vertebrate Zool.**, 64(1):103-111.
- Dixon, J. R. 1980. The Neotropical colubrid snake genus *Liophis*: The generic concept. **Milwaukee Publ. Mus. Contr. Biol. Geol.**, 31: 1–40.
- Dixon, J. R.; Soini, P. 1977. The reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos Region, Peru. II. Crocodylians, turtles, and snakes. **Milwaukee Public Museum, Contr. Biol. Geol.**, 12: 1-91.
- Dixon, J. R.; Soini, P. 1986. **The reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos Region, Peru. Part 1, Lizards and amphisbaenians. Part 2, Crocodylians, turtles and snakes.** Milwaukee Public Museum, Milwaukee. 154 pp.
- Domingos, F. M. C. B.; Colli, G. R.; Lemmon, A.; Lemmon, E. M.; Beheregaray, L. B. 2016 (2017). In the shadows: Phylogenomics and coalescent species delimitation unveil cryptic diversity in a Cerrado endemic lizard (Squamata: *Tropidurus*). **Mol. Phylog. Evol.**, 107: 455-465. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2016.12.009>.
- Donoso-Barros, R. 1961. The Reptiles of the Lund University Chile Expedition. **Copeia**, 4:486-488.
- Donoso-Barros, R. 1962. Los ofidios chilenos. **Not. Mem. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile**, 66: 3-8.
- Donoso-Barros, R. 1966. **Reptiles de Chile.** Santiago: Univ. Chile, 458 pp.

- Donoso-Barros, R. 1970. Catálogo herpetológico chileno. **Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile**, 31: 49-124.
- Dowling, H. G. 1951. A proposed method of expressing scale reductions in snakes. **Copeia** 1951: 131-134.
- Dowling, H. G. 1967. Hemipenes and Other Characters in Colubrid Classification. **Herpetologica**, 23(2):138-142.
- Dowling, H. G.; Duellman, W. E. 1978. **Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories**. Herpetological Information Search Systems Publications, New York. vii + 240 pp.
- Dowling, H. G.; Hass, C. A.; Hedges, S. B.; Highton, R. 1996. Snake relationships revealed by slow evolving proteins: a preliminary survey. **J. Zool.**, 240: 1-28.
- Dowling, H. G.; Highton, R.; Maha, G. C.; Maxson, L. R. 1983. Biochemical evaluation of colubrid snake phylogeny. **J. Zool.**, 201: 309-329.
- Duméril, A. M. C.; Bribon, G.; Duméril, A. 1854. **Erpétologie générale ou histoire naturelle complete des reptiles**. Paris, Librairie Encyclopédique de Roret, v.7.
- Dunn, E. R. 1922. Two new South American snakes. **Proc. Biol. Soc. Washington**, 35: 219-220.
- Dunn, E. R. 1928. A tentative key arrangement of the American genera of Colubridae. **Bull. Antivenim Inst. Amer.**, 2: 18-24.
- Estes, R.; de Queiroz, K.; Gauthier, J. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. Pp. 119–281 In: **Phylogenetic relationships of the lizard families**. R. Estes and G. Pregill (eds.). Stanford University Press, Palo Alto, CA.
- Ferrarezzi, H. 1993a. **Sistemática filogenética de *Elapomorphus*, *Phalotris* e *Apostolepis* (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae)**. Dissertação (Mestrado) Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. São Paulo, 276 pp.
- Ferrarezzi, H. 1993b. Nota sobre o gênero *Phalotris* com revisão do grupo *nasutus* e descrição de três novas espécies (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). **Mem. Inst. Butantan**, 55 (supl.1): 21-38.
- Ferrarezzi, H. 1994. Uma sinopse dos gêneros e classificação das Serpentes (Squamata) II. Família Colubridae. Pp. 81-91. Em: **Herpetologia no Brasil, 1**. Nascimento, L. B. et al. (eds.). PUC-MG. Fundação Biodiversitas e Fundação Ezequiel Dias, Belo Horizonte.
- Figuroa, A.; McKelvy A. D.; Grismer L. L.; Bell C. D.; Lailvaux, S. P. 2016. A Species-Level Phylogeny of Extant Snakes with Description of a New Colubrid Subfamily and Genus. **PLoS ONE** 11(9): e0161070. doi:10.1371/journal.pone.0161070.

- Fitzinger, L. 1843. **Sistema Reptilium**. Fasciculus Primus. Amblyglossae. Braumüller et Seidel Bibliopolas, Vienna. vi + 106 pp.
- Fortes, V. B.; Lucas, E. M.; Caldart, V. M. 2010. Reptilia, Serpentes, Dipsadidae, *Gomesophis brasiliensis* (Gomes, 1918): Distribution extension in state of Santa Catarina, Brazil. **Check List**, 6 (3): 414-415.
- Franco, F. L. 2000 (1999). **Relações filogenéticas entre os gêneros da tribo Tachymenini Bailey, 1967 (Serpentes, Colubridae)**. Tese (Doutorado). Departamento de Biociências da Universidade de São Paulo. São Paulo, 252 pp.
- Franco, F. L.; Ferreira, T. G. 2002. Descrição de uma nova espécie de *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae) do nordeste brasileiro, com comentários sobre o gênero. **Phyllomedusa**, 1(2): 57-74.
- Franco, F. L.; Ferreira, T. G. 2003. Ocorrência de *Thamnodynastes strigatus* (Serpentes, Colubridae) no Escudo das Guianas, estados do Pará e Roraima, Brasil. **Phyllomedusa**, 2(2): 117-19.
- Franco, F. L.; Cintra, L. A. C.; Lema, T. 2006. A new species of *Calamodontophis* Amaral, 1963 (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae) from Southern Brazil. **South Am. J. Herpetol.**, 1(3): 218-226.
- Franco, F. L.; Ferreira, T. G.; Marques, O. A. V.; Sazima, I. 2003. A new species of hood-displaying *Thamnodynastes* (Serpentes: Colubridae) from the Atlantic forest in southeast Brazil. **Zootaxa**, 334: 1-7.
- Franco, F. L.; Salomão, E. L.; Borges-Martins, M.; Di-Bernardo, M.; Meneghel, M. D.; Carreira, S. 2001. New records of *Calamodontophis paucidens* (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae) from Brazil and Uruguay. **Cuad. Herp.**, 14: 155-159.
- França, F. G. R.; Araújo, A. F. B. 2006. The conservation status of snakes in central Brazil. **South Am. J. Herpetol.**, 1(1): 25-36.
- Frazzetta, T. H. 1966. Studies on the morphology and function of the skull in the Boidae (Serpentes). **J. Morph.**, 118: 217-296.
- Fujita, M. K.; Leache, A. D. 2011. A coalescent perspective on delimiting and naming species: a reply to Bauer et al. **Proc. R. Soc. B**, 278: 493–495.
- Fujita, M. K.; Leache, A. D.; Burbrink, F. T.; McGuire, J. A.; Moritz, C. 2012. Coalescent-based species delimitation in an integrative taxonomy. **Trends Ecol. Evol.**, 27, 480–488.
- Gallardo, J. 1972. Observaciones biológicas sobre una falsa yarará, *Tomodon ocellatus* Duméril, Bribon et Duméril. **Neotropica**, 18: 57-63.

- Gallardo, F. B.; Stazonelli, J. C.; Baldo, J. 2014. Ampliación del rango de distribución de *Tomodon orestes* Harvey y Muñoz, 2004 (Serpentes: Dipsadidae) para el territorio argentino. **Cuad. Herpetol.**, 28(2):1-3.
- Gans, C. 1964. A redescription of, and geographic variation in, *Liophis miliaris* Linné, the common water snake of southeastern South America. **Am. Mus. Novit.**, 2178: 1–58.
- García-Díez, T.; González-Fernández, J. E. 2013. The reptile type specimens preserved in the Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC) of Madrid, Spain. **Zootaxa**, 3619 (1):46-58.
- Gauthier, J. A.; Kearney, M.; Maisano, J. A.; Rieppel, O.; Behlke, A. D. B. 2012. Assembling the Squamate Tree of Life: Perspectives from the Phenotype and the Fossil Record. **Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.**, 53(1): 3–308.
- Gatesy, J.; O’Leary, M. A. 2001. Deciphering whale origins with molecules and fossils. **Trends Ecol. Evol.**, 16: 562-570.
- Ghizoni, Jr. I. R.; Kunz, T. S.; Cherem, J. J.; Bérnils, R. S. 2009. Registros notáveis de répteis de áreas abertas naturais do planalto e litoral do estado de Santa Catarina, sul do Brasil. **Biotemas**, 22(3): 129-141.
- Girard, C. F. 1854. Abstract of a report to Lieut. James M. Gilliss, U.S.N., upon the Reptiles collected during the U.S.N. Astronomical Expedition to Chili. **Proc. Acad. Nat. Sc. Philad.**, VII: 226.
- Girard, C. F. 1855. **Contributions to the fauna of Chile.** Report to Lieut. James M. Gilliss, U. S. N., upon the fishes collected by the U. S. Naval Astronomical Expedition to the southern hemisphere during the years 1849-50-51-52. Washington. 1858, 2 vols., 42 pls.
- Giraudó, A. R. 1996. Geographic distribution. *Thamnodynastes chaqueensis* (Chaco Coastal House snake. Paraguay: Neembucu. **Herp. Rev.**, 27(4):215.
- Giraudó, A. R.; Scrocchi, G. J. 2002. Argentinian snakes: an annotated checklist. **Smith. Herpetol. Info. Ser.**, 132:1–53.
- Giraudó, A. R.; Vidoz, F.; Arzamendia, V.; Nenda, S. J. 2012. Distribution and natural history notes on *Tachymenis chilensis chilensis* (Schlegel, 1837) (Reptilia: Serpentes: Dipsadidae) in Argentina. **Check List**, 8(5): 919–923.
- Goloboff, P. A.; Farris, J. S.; Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, 24: 774–786.
- Gomes, J. F. 1915. Contribuição para o conhecimento dos ofídios do Brasil. Descrição de quatro espécies novas e um novo gênero de opistógliofos. **An. Paul. Med. Cir.**, 4: 121–

129.

- Gomes, J. F. 1918. Contribuição para o conhecimento dos ofídios do Brasil III. Descrição de duas espécies novas. **Mem. Inst. Butantan**, 1: 57–83.
- Gonzalez, R. C.; Prudente, A. L. C.; Franco, F. L. 2014. Morphological variation of *Gomesophis brasiliensis* and *Ptychophis flavovirgatus* (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae). **Salamandra**, 50(2): 85-98.
- Gorzula, S.; Ayarzagüena, J. 1995 (1996). Dos nuevas especies del género *Thamnodynastes* (Serpentes: Colubridae) de los tepuyes de la Guayana Venezolana. **Publ. Asoc. Amigos Doñana**, 6: 1-17.
- Grazziotin, F. G.; Zaher, H.; Murphy, R. W.; Scrocchi, G.; Benavides, M. A.; Zhang, Y.; Bonatto, S. L. 2012. Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. **Cladistics**, 1: 1-23.
- Greene, H. W.; Jaksic, F. M. 1993. The feeding behavior and natural history of two Chilean snakes, *Philodryas chamissonis* and *Tachymenis chilensis* (Colubridae). **Rev. Chil. Hist. Nat.**, 65: 485– 493.
- Groombridge, B. C. 1979. On the vomer in Acrochordidae (Reptilia: Serpentes), and its cladistic significance. **J. Zool. Lond.**, 189: 559-567.
- Guedes, T. B. 2010. Geographic Distribution. *Thamnodynastes almae*. **Herp. Rev.**, 41 (2): 245.
- Guedes, T. B.; Nogueira, C.; Marques, O. V. A. 2014. Diversity, natural history, and geographic distribution of snakes in the Caatinga, Northeastern Brazil. **Zootaxa**, 3863: 1–93.
- Guerreiro, A.; Baldoni, J. C.; Brigada, A. M. 2005. Herpetofauna de Sierra de Las Quijadas (San Luis, Argentina). **Gayana**, 69(1): 6-9.
- Günther, A. 1858. **Catalogue of Colubrine snakes of the British Museum**. London, I – XVI, 1-281.
- 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.
- Hammer, Ø.; Harper, D. A. T.; Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. **Palaeontologia Electronica**, 4(1): 9. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Harvey, M. B.; Embert, D. 2008. Review of Bolivian Dipsas (Serpentes: Colubridae) with comments on other South American species. **Herp. Monog.**, 22:54–105.
- Harvey, M. B.; Muñoz, A. 2004. A new species of *Tomodon* (Serpentes: Colubridae) from

- high elevations in the Bolivian Andes. **Herpetologica**, 60(3): 364-372.
- Hebert, P. D.; Penton, E. H.; Burns, J. M.; Janzen, D. H.; Hallwachs, W. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the Neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. **PNAS**, 101(41): 14812-14817.
- Heise, P. J.; Maxson, L. R.; Dowling, H. G.; Hedges, S. B. 1995. Higher level snake phylogeny inferred from mitochondrial DNA sequences of 12S rRNA and 16S rRNA genes. **Mol. Biol. Evol.**, 12, 259–265.
- Heled, J.; Drummond, A. J. 2010. Bayesian inference of species trees from multilocus data. **Mol. Biol. Evol.**, 27(3): 570-80.
- Hillis, D. M.; Wiens, J. J. 2000. Molecules versus morphology in systematics: Conflicts, artifacts, and misconceptions. Pp. 1–19. In: **Phylogenetic analysis of morphological data**. J. J. Wiens (ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Hoge, A. R. 1952 (1953). Notas erpetológicas. Revalidação de *Thamnodynastes strigatus* (Günther, 1858). **Mem. Inst. Butantan**, 24(2): 157-172.
- Hoge, A. R. 1959 (1957/58). Note sur la position systematique de *Opisthophis degener* Peters, 1882 et *Leimadophis regina macrosoma* Amaral 1935 (Serpentes). **Mem. Inst. Butantan**, 28: 67-72.
- Hoge, A. R.; Mertens, R. 1959. Eine neue Gattung opisthogypher Nattern aus Brasilien. **Senck. Biol.**, 40(5/6): 241-43.
- Hoge, A. R.; Romano, S. A. 1969. Nota sobre *Siphlophis* e *Ptychophis*. **Ciênc. Cult.**, 21: 454.
- Hoogmoed, M. S. 1982. Snakes of the Guianan region. **Mem. Inst. Butantan**, 16:219-254.
- Huelsenbeck, J. P.; Ronquist, F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. **Bioinformatics**, 17: 754-5.
- Jackson, K. 2003. The evolution of venom-delivery systems in snakes. **Zool. J. Linn. Soc.**, 137: 227-354.
- Jan, G. 1863. Enumerazione Sistemica degli ofidi appartenenti al grupo Coronellidae. **Arch. Zool. Anat. Fisiol.**, 2 (2): 215-330.
- Jan, G.; Sordeli, F. 1866. **Iconographie Générale des Ophidiens**. Milano, livr. 18, pl. 16, livr.19, pl. 1.
- Jenner, J. V. 1981. **A Zoogeographic study and the taxonomy of the Xenodontine colubrid snakes**. Tese (Doutorado) New York University.
- Jenner, J. V.; Dowling, H. G. 1985. Taxonomy of American xenodontine snakes: the tribe Pseudoboini. **Herpetologica**, 41:161-172.

- Jorge, J. S.; Freire, E. M. X. 2011. Geographic Distribution. *Thamnodynastes almae*. **Herp. Rev.**, 42: 396.
- Joventino, I. J.; Ribeiro, S. C.; Melo, J. C. L. 2009. Geographic distribution: *Thamnodynastes almae*. **Herp. Rev.**, 40: 238.
- Katoh, K.; Misawa, K.; Kuma, K.; Miyata, T. 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. **Nucleic Acids Res.**, 30: 3059–3066.
- Kearse, M.; Moir, R.; Wilson, A.; Stones-Havas, S.; Cheung, M.; Sturrock, S.; Buxton, S.; Cooper, A.; Markowitz, S.; Duran, C.; Thierer, T.; Ashton, B.; Mentjies, P.; Drummond, A. 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. **Bioinformatics**, 28(12), 1647-1649.
- Kelly, C. M. R.; Baker, N. P.; Villet, M. H. 2003. Phylogenetics of advanced snakes (Caenophidia) based on four mitochondrial genes. **Syst. Biol.**, 52: 439–459.
- Kitching, I. J.; Forey, P. L.; Humphries, C. J.; Williams, D. M. 1998. **Cladistics**. Oxford, Oxford University Press, 2nd ed. 228 pp.
- Klackzko, J.; Montingelli, G. G.; Zaher, H. 2014. A combined morphological and molecular phylogeny of the genus *Chironius* Fitzinger, 1826 (Serpentes: Colubridae). **Zool. J. Linn. Soc.**, 2014: 1-12.
- Kochva, E. 1978. Oral glands of the reptilia. Pp. 43–161. In: **Biology of the Reptilia, Vol. 8, Physiology B**. C. Gans and K. A. Gans (eds.), Academic Press, London, U.K.,
- Kochva, E.; Wollberg, M. 1970. The salivary glands of Aparallactinae (Colubridae) and the venom glands of *Elaps* (Elapidae) in relation to the taxonomic status of this genus. **Zool. J. Linn. Soc.**, 49:217-224.
- Koslowsky, J. 1896. Sobre algunos reptiles de Patagonia y otras regiones Argentinas. **Rev. Mus. La Plata**, 7: 448-457.
- Kornacker, P. M. 1999. **Checklist and key to the snakes of Venezuela**. PaKo-Verlag, Rheinbach, Germany, 270 pp.
- Kraus, F.; Brown, W. M. 1998. Phylogenetic relationships of colubrid snakes based on mitochondrial DNA sequences. **Zool. J. Linn. Soc.**, 122: 455-487.
- Lanfear, R.; Calcott, B.; Ho, S. Y. W.; Guindon, S. 2012. PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. **Mol. Biol. Evol.**, 29: 1695–1701.
- Langebartel, D. A. 1968. The hyoid and its associated muscles in snakes. **Illinois Biol.**

- Monogr.**, 38: 1-156.
- Laporta-Ferreira, I. L.; Salomão, M. G.; Sawaya, P. 1986. Biologia de *Sibynomorphus* (Colubridae – Dipsadinae) – reprodução e hábitos alimentares. **Rev. Bras. Biol.**, 46(4): 793-799.
- Laporta-Ferreira, I. L.; Salomão, M. G.; Sawaya, P.; Puerto, G. 1988. Mecanismo de tomada de alimento por serpentes tropicais moluscófagas (*Sibynomorphus newiedi* e *Sibynomorphus mikanii*) adaptações morfofisiológicas do esqueleto cefálico. **Bol. Fisiol. Anim.** São Paulo, 12:81-88.
- Lawson, R.; Slowinski, J. B.; Crother, B. I.; Burbrink, F. T. 2005. Phylogeny of the Colubroidea (Serpentes): new evidence from mitochondrial and nuclear genes. **Mol. Phylog. Evol.**, 37, 581–601.
- Lehr, E. 2002. **Amphibien und Reptilien in Peru**. Die Herpetofauna entlang des 10. Breitengrades von Peru: Arterfassung, Taxonomie, ökologische Bemerkungen und biogeographische Beziehungen. Dissertation, Natur- und Tier-Verlag, Naturwissenschaft, Münster, Germany, 208 pp.
- Lema, T. 1967. Novo gênero e espécie de serpente opistoglifodonte do Brasil meridional (“Colubridae”, “Colubrinae”). **Iheringia (Zool)**, 35: 61-67.
- Lema, T.; Deiques, C. H. 1992. Contribuição ao conhecimento da “cobra espada d’água”, *Ptychophis flavovirgatus* Gomes, 1915 (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae, Tachymenini). **Com. Mus. Ciênc., PUC-RS** (série zool), 5 (6): 55-83.
- Lenk, P.; Kalyabina, S.; Wink, M.; Joger, U. 2001. Evolutionary relationships among the true vipers (Reptilia: Viperidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. **Mol. Phylog. Evol.**, 19: 94–104.
- Leybold, F. 1873. **Excursion a las Pampas Argentinas. Hojas de mi diario**. Imprenta “Nacional”, Calle de La Moneda Núm. 46. Santiago, Chile. 108 pp.
- Lewis, P. O. 2001. A Likelihood Approach to Estimating Phylogeny from Discrete Morphological Character Data. **Syst. Biol.**, 50(6): 913–925.
- Lombard, E. R. 1986. Morphometrics of the ectopterygoid in advanced snakes (Colubroidea): a concordance of shape and phylogeny. **Biol. J. Linn. Soc.**, 27: 133-164.
- Lönnberg, E. 1896. Linnean type-specimens of birds, reptiles, batrachians, and fishes in the Zoological Museum of the R. University in Upsala. **Bihang Till Koeniger Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar**, 22(4): 1-45.
- Losos, J. B; Hillis, D. M.; Greene, H. W. 2012. Who Speaks with a Forked Tongue? State-of-the-art molecular and morphological phylogenies for lizards differ fundamentally.

- Evolution**, 338: 1428-1429.
- Maddison, W. P.; Maddison, D. R. 2014. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis**. Version 3.0. <http://mesquiteproject.org>.
- Manzanilla, J.; Sánchez, D. 2005 (2004). Una nueva especie de *Thamnodynastes* (Serpentes: Colubridae) del Macizo del Turimiquire, noreste de Venezuela. **Mem. Fund. La Salle de Cienc. Nat.**, 161-162: 61-75.
- Marques, R.; Tinôco, M. S.; Rödder, D.; Browne-Ribeiro, H. C. 2013. Distribution extension of *Thamnodynastes pallidus* and new records within the distribution of *Erythrolamprus reginae*, *Imantodes cenchoa* and *Siphlophis compressus* (Serpentes, Dipsadidae) for the north coast of Bahia, Brazil. **Herpetol. Notes**, 6: 529-532.
- Marx, H.; Rabb, G. B. 1972. Phyletic analysis of fifty characters of advanced snakes. **Fieldiana, Zool.**, 63: 1-321.
- Masiero, R. L. 2006. **Filogenia morfológica do gênero *Xenodon* Boie 1827 (Serpentes, Xenodontinae)**. Dissertação (Mestrado). Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. São Paulo, 149 pp.
- McCulloch, R. D.; Lathrop, A.; Kok, P. J.; Ernst, R.; Kalamandeen, M. 2009. The genus *Oxyrhopus* (Serpentes: Dipsadidae: Xenodontinae) in Guyana: morphology, distributions and comments on taxonomy. **Pap. Avul. Zool.**, 49(36): 487-495.
- McDowell, S. B. 1986. The architecture of the corner of the mouth of colubroid snakes. **J. Herpetol**, 20(3), p. 353-407.
- McDowell, S. B. 1987. Systematics. Pp. 3-50. In: **Snakes: ecology and evolutionary biology**. R. A. Seigel, J. T. Collins and S. S. Novak (eds.). Macmillan Publishing Company, New York.
- Medina-Rangel, G. F. 2013. Cambio estacional en el uso de los recursos de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatosá, Departamento del Cesar (Colombia). **Caldasia**, 35(1): 103-122.
- Melgarejo, A. R. 2003. Serpentes peçonhentas do Brasil. Pp. 33-61. Em: **Animais Peçonhentos no Brasil. Biologia, Clínica e Terapêutica dos Acidentes**. J. L. C. Cardoso *et al.*, (eds.). Sarvier, São Paulo.
- Meyen, F. J. F. 1834. Reise um die Erde in den Jahren, 1830, 31, und 32. Von Dr. F. J. F. Meyen. Berlin, 1834. (**Voyage round the World in the years 1830, 31, and 32. By Dr. F. J. F. Meyen**. Berlin, 1835). 2 vols. 4to.
- Mikan, J. C. 1820. Delectus florae at faunae brasiliensis. – Viena, Typ. Antonii traus. 47p. 24pls.

- Miller, M. A.; Pfeiffer, W.; Schwartz, T. 2014. in **Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)**. (New Orleans, LA, 2014), pp. 1-8.
- Miranda M. E.; Couturier, G. A. 1981. Una nueva subespecie de "Tachymenis peruviana" Wiegmann, 1835 (ophidia, Boigidae) para la Argentina. **Mus. Arg. Cienc. Nat., Zool.**, 10:79-83.
- Montingelli, G. G. 2004. Anatomia comparada das serpentes dos gêneros *Ahaetulla*, *Oxybelis*, *Thelotornis*, *Uromacer* e *Xenoxybelis* (Serpentes: Colubridae) e a evolução do focinho afilado nos colubrídeos. Dissertação (Mestrado). Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. São Paulo, 118 pp.
- Motte, M.; Núñez, K.; Cacciali, P. Brusquetti, F.; Scott, N.; Aquino, A. L. 2009. Categorización del estado de conservación de los anfibios y reptiles de Paraguay. **Cuad. Herpetol.**, 23 (1): 5–18.
- Moura, M. R.; Motta, A. P.; Fernandes, V. D.; Feio, R. N. 2012. Herpetofauna from Serra do Brigadeiro, an Atlantic Forest remain in the state of Minas Gerais, Southeastern Brazil. **Biota Neotrop.** 12(1): <http://www.biotaneotropica.org.br/v12n1/en/abstract?inventory+bn01012012012>
- Moura-Leite, J. C. 2001. **Sistemática e Análise Filogenética das Serpentes da Tribo Xenodontini (Bonaparte, 1845) (Colubridae, Xenodontinae)**. Tese (Doutorado). Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 158 pp.
- Mulcahy, D.; Beckstead, T. H.; Sites, J. 2011. Molecular systematics of the Leptodeirini (Colubroidea, Dipsadidae) revisited: species tree analyses and multi-locus data. **Copeia**, 3: 407–417.
- Myers, C. W.; Donnelly, M. A. 1996. A new herpetofauna from Cerro Yaví, Venezuela: First results of the Robert G. Goelet American Museum-Terramar expedition to the northwestern Tepuis. **Am. Mus. Novit.**, 3172: 1-56.
- Myers, C. W.; Hoogmoed, M. S. 1974. Zoogeographic and taxonomic status of the South American snake *Tachymenis surinamensis* (Colubridae). **Zoölog. Med., Leiden**, 48 (17): 187-194.
- Myers, C. W.; Mcdowell, S. B. 2014. New Taxa And Cryptic Species Of Neotropical Snakes (Xenodontinae), With Commentary On Hemipenes As Generic And Specific Characters. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.**, 385, 112 pp.
- Nixon, K. C.; Wheeler, Q. D. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. **Cladistics**, 6: 211–223.
- Nóbrega, R. P.; Montingelli, G. G.; Trevine, V.; Franco, F. L.; Vieira, G. H. C.; Costa, G. C.;

- Mesquita, D. O. 2016. Morphological variation within *Thamnodynastes pallidus* (Linnaeus, 1758) (Serpentes: Dipsadidae: Xenodontinae: Tachymenini). **Herp. J.**, 26: 165-174.
- Noonan, B. P.; Chippindale, P. T. 2006. Vicariant origin of malagasy reptiles supports late cretaceous antarctic land bridge. **Am. Nat.**, 168: 730–741.
- Nori, J.; Gómez, J. M. D.; Leynaud, J. C. 2011. Biogeographic regions of Central Argentina based on snake distribution: evaluating two different methodological approaches. **J. Nat. Hist.**, 45:17-18: 1005-1020.
- Nunes, P. M. S. 2006. **Filogenia da tribo Hydropsini baseada em caracteres morfológicos (Serpentes: Xenodontinae)**. Dissertação (Mestrado). Departamento de Biociências da Universidade de São Paulo. São Paulo, 130 pp.
- Oguiura, N.; Ferrarezzi, H.; Batistic, R. F. 2010. Cytogenetics and molecular data in snakes: a phylogenetic approach. **Cytogenet. Genome Res.**, 127:128–142.
- Oliveira, J. L.; Borges, M.; Marques, O. A. V. 2003. *Gomesophis brasiliensis* (NCN): Reproduction and diet. **Herp. Rev.**, 34 (3): 251-252.
- Oliveira, L. 2013. **Especializações glandulares, musculares e dentárias dos dipsadíneos "goo-eaters" (Serpentes: Dipsadinae) associadas à ingestão de suas presas**. Tese (Doutorado), Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro. Rio Claro 212 pp.
- Oliveira, L.; Jared, C.; Prudente, A. L. C.; Zaher, H.; Antoniazzi, M. M. 2008. Oral glands in dipsadinae “goo-eater” snakes: Morphology and histochemistry of the infralabial glands in *Atractus reticulatus*, *Dipsas indica*, and *Sibynomorphus mikanii*. **Toxicon**, n. 51: 898-913.
- Ortiz, J. C. 1973. Étude sur le statut taxonomique de *Tachymenis peruviana* Wiegmann et *Tachymenis chilensis* (Schlegel) (Serpentes: Colubridae). **Bull. Mus. Nat. Hist. Natur.**, 146:1021-1039.
- Padial, J. M.; Miralles, A.; De la Riva, I.; Vences, M. 2010. The integrative future of taxonomy. **Front. Zool.**, 7: 16.
- Pagini, E.; Lema T. 1987. Reencontro de *Calamodontophis paucidens* (Amaral, 1935) e contribuição ao conhecimento do gênero e espécie (Serpentes, Colubridae, Tachymeninae). **Com. Mus. Ciênc. PUC-RS**, Porto Alegre, 47:195-208.
- Parker, H. W. 1935. The frogs, lizards and snakes of British Guiana. **Proc. Zool. Soc.**, 1935: 505-530.
- Passos, P.; Fernandes, R.; Bérnills, R. S.; Moura-Leite, J. C. 2010. Taxonomic revision of the

- Brazilian Atlantic Forest *Atractus* (Reptilia: Serpentes: Dipsadidae). **Zootaxa**, 2364: 1-63.
- Pefaur, J. E.; Davila, J.; Lopwz, E.; Nuñez, A. 1978. Distribucion y clasificacion de los reptiles del departamento de Arequipa. **Bull. Inst. Fr.**, 7(1-2): 129-139.
- Peracca, M. G. 1897. Sopra un nuovo genere di colubride opistóglifo dela Repubblica Argentina. **Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino**, 12(278): 1-2.
- Pérez-Santos, C.; Moreno, A. G. 1989. Una nueva especie de *Thamnodynastes* (Serpentes: Colubridae) en el norte de Colombia. **Boll. Mus.Reg. Scien. Nat., Torino**, 7(1): 1-9.
- Pesantes, O. S. 1994. A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. **J. Herpetol.**, 28: 93-95.
- Peters, W. 1882. Über *Opisthoplus degener*, eine neue Gattung und Art der Schlangen mit ganz eigenthümlicher Bezaehlung. **Sitzungsbericht Akademien Wissenschaften zu Berlin**, 52: 1147-1150.
- Peters, J. A. 1960. The snakes of Ecuador. Check list and key. **Bull. Mus. Comp. Zool.**, 112(9): 491-541.
- Peters, J. A. 1964. **Dictionary of Herpetology**. Hafner, New York. vii + 392 pp.
- Peters, J. A.; Orejas-Miranda, B. 1970. Catalogue of Neotropical Squamata. Part 1. Snakes. **Bull. Unit. States Nat. Mus.**, 297: 1-347.
- Philippi, R. A. 1899. Sobre las serpientes de Chile. **Ann. Univ. Chile**, 104: 715-725.
- Pinna, M. G. G. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, 7:367-394.
- Pinou, T.; Vicario, S.; Marschner, M.; Caccone, A. 2004. Relict snakes of North America and their relationships within caenophidia, using likelihood-based Bayesian methods on mitochondrial sequences. **Mol. Phylog. Evol.**, 32: 563–574.
- Pook, C. E.; Wüster, W.; Thorpe, R. S. 2000. Historical biogeography of the Western Rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus viridis*), inferred from Mitochondrial DNA sequence information. **Mol. Phylog. Evol.**, 15: 269–282.
- Porto, M.; Caramaschi, U. 1988. Notes on the Taxonomic status, Biology, and distribution of *Ptychophis flavovirgatus* Gomes, 1915 (Ophidia, Colubridae). **Rev. Bras. Biol.**, 60 (4): 471-475.
- Prado, A. 1942. Serpentes do gênero *Dryophylax*, com a descrição de uma nova espécie. **Ciência**, México, 3(7): 204-205.
- Prado, A. 1943. Notas ofiológicas 15. Serpentes do gênero *Dryophylax*, com a redescricao de uma nova espécie. **Mem. Inst. Butantan**, 17:1-4.

- Prado, A. 1947. Notas ofiológicas. Descrição do alótipo de *Dryophylax rutilus* Prado, 1942. **Mem. Inst. Butantan**, 20:189-192.
- Prudente, A. L. C. 1993. **Revisão do gênero *Gomesophis* Hoge et Mertens (1959), com algumas considerações sobre a tribo Tachymenini (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae)**. Dissertação (Mestrado). Faculdade de Biociências, PUC. Porto Alegre, 142 pp.
- Prudente, A. L. C.; Brandão, R. 1998. A. Geographic Distribution. *Gomesophis brasiliensis*. **Herp. Rev.**, 29(2): 112.
- Pyron, R. A.; Burbrink, F. T.; Colli, G. R.; Montes de Oca, A. N.; Vitt, L. J.; Kuczynski, C. A.; Wiens, J. J. 2011. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. **Mol. Phylog. Evol.**, 58: 329–342.
- Pyron, R. A.; Burbrink, F. T.; Wiens, J. J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. **BMC Evol. Biol.**, 13: 93.
- Pyron, R. A.; Hendry, C. R.; Chou, V. M.; Lemmon, E. M.; Lemmon, A. R.; Burbrink, F. T. 2014. Effectiveness of phylogenomic data and coalescent species-tree methods for resolving difficult nodes in the phylogeny of advanced snakes (Serpentes: Caenophidia). **Mol. Phylog. Evol.**, 81: 221–231.
- R Core Team 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rambaut, A.; Drummond, A. 2007. **Tracer ver. 1.4**. Program available at <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Ravaoarimanana, I. B.; Tiedmann, R.; Montagnon, D.; Rumpler, Y. 2004. Molecular and cytogenetic evidence for cryptic speciation within a rare endemic Malagasy lemur, the Northern Sportive Lemur (*Lepilemur septentrionalis*). **Mol. Phyl. Evol.**, 31: 440-448.
- Rivas, G. A.; Molina, C. R.; Ugueto, G. N.; Barros, T. R.; Barrio-Amorós, C. L.; Kok, P. J. 2012. Reptiles of Venezuela: an updated and commented checklist. **Zootaxa**, 3211: 1–64.
- Reeder, T. W.; Townsend, T. M.; Mulcahy, D. G.; Noonan, B. P.; Wood, P. L. Jr.; Sites, J. W. Jr.; Wiens, J. J. 2015. Integrated Analyses Resolve Conflicts over Squamate Reptile Phylogeny and Reveal Unexpected Placements for Fossil Taxa. **PLoS ONE**, 10(3): 1-22. e0118199. doi:10.1371/journal.pone.0118199.
- Roberto, I. J.; Ribeiro, S. C.; Melo, J. C. L. 2009. Geographic Distribution. *Thamnodynastes almae*. **Herp. Rev.**, 40: 239.

- Romer, A. S. 1956. **Osteology of the Reptiles**. University of Chicago Press, Chicago. 772 pp.
- Roze, J. A. 1958. Los reptiles de Chimanta Tepui (Estado Bolivar, Venezuela) colectados por la expedición botánica del Chicago Natural History Museum. **Acta Biol. Venez.**, 2(25): 299-314.
- Roze, J. A. 1966. **La taxonomía y zoogeografía de los ofidios en Venezuela**. Universidad Central de Venezuela. Ediciones de la Biblioteca. 133 pp.
- Ruane, S.; Bryson Jr. R. W.; Pyron R. A.; Burbrink, F. T. 2014. Coalescent Species Delimitation in Milksnakes (Genus *Lampropeltis*) and Impacts on Phylogenetic Comparative Analyses. **Syst. Biol.**, 63(2): 231–250.
- Santos, Jr. A. 2009. **Revisão Taxonômica do Grupo de *Taeniophallus occipitalis* e o Relacionamento Filogenético da Tribo Echinantherini (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae)**. Tese (Doutorado). Departamento de Zoologia, PUC, Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 241 pp.
- Savitzky, A. H. 1979. **The origin of the New World proteroglyphous snakes and its bearing on the study of venom delivery systems in snakes**. Tese (Doutorado). University of Kansas, Lawrence.
- Sazima, I. 1989. Feeding behavior of the snail-eating snake, *Dipsas indica*. **J. Herpetol.**, 23: 464-468.
- Scartozzoni, R. S; Marques, O. A. V. 2004. Sexual dimorphism, reproductive cycle, and fecundity of the water snake *Ptychophis flavovirgatus* (Serpentes, Colubridae). **Phyllomedusa**, 3(1): 69-71.
- Schlegel, H. 1837. **Essai sur la Physionomie des Serpents**, II. La Haye, 606 pp.
- Schmidt, K. P.; Walker, W. F. Jr. 1943a. Peruvian snakes from the University of Arequipa. **Zool. Ser. Field Mus. Nat. History**, 24 (26): 279-296.
- Schmidt, K. P.; Walker, W. F. Jr. 1943b. Snakes of the Peruvian coastal region. **Zool. Ser. Field Mus. Nat. History**, 24 (27): 297-324.
- Schwartz, A.; Henderson, R. W. 1991. Amphibians and Reptiles of the West Indies. Descriptions, Distributions, and Natural History. University of Florida Press, 727 p.
- Schuh, R. T.; Brower, A. V. Z. 2009. **Biological Systematics. Principles and applications**. 2nd ed. Cornell University Press. 311 pp.
- Scrocchi, G. J. 1997. Acerca de la localidad tipo de *Bothrops ammodytoides* Leybold (Serpentes, Viperidae) y *Pseudotomodon trigonatus* (Leybold) (Serpentes: Colubridae). **Cuad. Herp.**, 11(1-2): 69-70.

- Scrocchi, G. J.; Abdala, C. S.; Nori, J.; Zaher, H. 2010. **Reptiles de La Provincia de Río Negro, Argentina**. 1ed. Viedma, Fondo Editorial Rionegrino, 252 pp.
- Scrocchi, G. J.; Moreta, J. C.; Kretzschmar, S. 2006. Serpientes del Noroeste Argentino. Fundación Miguel Lillo. 174p.
- Sereno, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, 23: 565-587.
- Silva, E. P. 2010. **Revisão taxonômica de um grupo de serpentes da Mata Atlântica: *Tropidodryas Fitzinger, 1843* (Serpentes, Dipsadidae)**. Dissertação (Mestrado). Faculdade de Biociências, PUC. Porto Alegre, 90 pp.
- Silva, Jr. N. J.; Cintra, C. E. D.; Silva, H. L. R.; Costa, M. C.; Souza, C. A.; Pachêco Jr. A. A.; Gonçalves, F. A. 2009. Herpetofauna, Ponte de Pedra Hydroelectric Power Plant, states of Mato Grosso and Mato Grosso do Sul, Brazil. **Check List**, 5(3): 518-525.
- Silveira, A. L. 2006. Geographic Distribution. *Thamnodynastes longicaudus*. **Herp. Rev.**, 37 (3): 243.
- Silveira, A. L.; Cotta, G. A. 2006. Geographic Distribution. *Thamnodynastes sertanejo*. **Herp. Rev.**, 37: 364.
- Shine, R. 1994. Sexual dimorphism in snakes revisited. **Copeia**, 2:326-346
- Slowinski, J. B.; Lawson, R. 2002. Snake Phylogeny: evidence from nuclear and mitochondrial genes. **Mol. Phylog. Evol.**, 24: 194–202.
- Song, J.; Parenti, L. R. 1995. Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstration of bone, cartilage, and nerves. **Copeia**, 1995: 114-118.
- Stamatakis, A. 2014. RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies. **Bioinformatics**, 1-2.
- Stamatakis, A.; Hoover, P.; Rougemont, J. 2008. A rapid bootstrap algorithm for the raxml web servers. **Syst. Biol.**, 57(5), 758–771.
- Taub, A. M. 1966. Ophidian cephalic glands. **J. Morphol.**, 118:529-542.
- Taub, A. M. 1967. Systematic implications from the labial glands of the Colubridae. **Herpetologica**, 23: 145-148.
- Torstrom, S. M.; Pangle, K. L.; Swanson, B. J. 2014. Shedding subspecies: The influence of genetics on reptile subspecies taxonomy. **Mol. Phylog. Evol.**, 76:134–143.
- Tschudi, J. J. Von 1845. Untersuchungen iiber die Fauna Peruana. **Herpetologie**. St. Gallen, Scheitlin und Zollikofer, pp. 1-80, pis. 1-12.
- Tucker, D. B; Colli, G. R.; Giugliano, L. G.; Hedges, S. B.; Hendry, C. R.; Lemmon, E. M.; Lemmon, A. R.; Sites, Jr. J. W.; Pyron, R. A. 2016. Methodological congruence in

- phylogenomic analyses with morphological support for teiid lizards (Sauria: Teiidae). **Mol. Phylog. Evol.**, 103: 75–84
- Underwood, G. 1967. A contribution to the classification of snakes. Trustees of the British Museum (Natural History), Londres. 117 p.
- Underwood, G. 2002. On the rictal structures of some snakes. **Herpetologica**, 58:1-17.
- Underwood, G. Kochva, E. 1993. On the affinities of the burrowing asps *Atractaspis* (Serpentes: Atractaspididae). **Zool. J. Linn. Soc.**, 107:3:64.
- Uzzel, T. 1973. A revision of lizards of the genus *Prionodactylus*, with a new genus for *P. leucostictus* and notes on the genus *Euspondylus* (Sauria, Teiidae). **Postilla**, 159:1–67.
- Vaidya, G.; Lohman, D. J.; Meier, R. 2011. SequenceMatrix: Concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. **Cladistics**, 27: 171–180.
- Valenzuela-Dellarossa, G.; Núñez, H.; Heibl, C.; Ortiz, J. C. 2010. Reptilia, Serpentes, Colubridae, *Tachymenis* Wiegmann, 1836: Latitudinal and altitudinal distribution extension in Chile. **Check List**, 6(1): 5–6.
- Vanzolini, P. E. 1947. Sobre um gênero e espécie de colubrídeo opistóglifo. **Pap. Avul. Zool.**, 8(14): 181-187.
- Vanzolini, P. E. 1948. Notas sobre os ofídios e lagartos da Cachoeira de Emas, no município de Pirassununga, Estado de São Paulo. **Rev. Bras. Biol.**, Rio de Janeiro 8(3): 377–400.
- Vanzolini, P. E. 1986. Addenda and corrigienda to the Catalogue of the Neotropical Squamata. **Smithson. Herpetol. Info. Service**, 70: 1-26.
- Vanzolini, P. E.; Costa, A. M. M. R.; Vitt, L. J. 1980. Répteis das Caatingas. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 161 p.
- Vega, L. E.; Bellagamba, P. J. 1994. Reptiles de la Reserva de usos múltiples caleta de Los Loros, Río Negro, Argentina. **Cuad. Herpetol.**, 8(1): 141-145.
- Vellard, J. 1955. Propriétés venimeuses de *Tachymenis peruviana* Wiegmann. **Folia Biol. Andina**, 1: 1-14.
- Vidal, N.; Delmas, A. S.; David, P.; Cruaud, C.; Couloux, A.; Hedges, S. B. 2007. The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. **C. R. Biologies**, 330: 182–187.
- Vidal, N.; Dewynter, M.; Gower, D. J. 2010. Dissecting the major American snake radiation: A molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). **C. R. Biologies**, 333: 48–55.

- Vidal, N.; Kindl, S. G.; Wong, A.; Blair Hedges, S. 2000. Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. **Mol. Phylog. Evol.**, 14: 389-402.
- Vidal, N.; Hedges, S. B. 2002. Higher-level relationships of caenophidian snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. **C. R. Biologies**, 325: 987–995.
- Wagler, J. 1824. **Serpetum brasiliensium species novae**. Monachii: Frac. Seraph. Hübschmann. Vii + 75 pp.
- Wagler, J. 1830. **Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugthiere und Vögel**. München, J.G. CotT. vi + 354p., 9 pl.
- Wallach, V; Williams, K. L.; Boundy, J. 2014. Snakes of the world: A catalogue of living and extinct species. Taylor & Francis Group, 1227 p.
- Walker, W. F. 1945. A study of the snake *Tachymenis peruviana* Wiegmann and its allies. **Bull. Mus. Comp. Zool.** 96: 1-56.
- Werner, F. 1898. Die Reptilien und Batrachier der Sämmling Plate. **Zoologischer Jarbuk Supp.** 4: 244-278, pl.13-14.
- Werner, F. 1901. Reptilien und Batrachier aus Peru und Bolivien. **Abh. Ber.K. Zool. Anthr. Ethn. Mus. Dresden**, 9:9.
- Werner, F. 1904. Hamburger Magalhensische Sammelreise. **Reptilien und Batrachier**: 1-21, 1 pl.
- Wiegmann, A. F. A. 1835. Beitrage zur Zoologie, Gesammelt suf einer Reise um die Erde von F. J. F. Meyen. Abhandl. 7, Amphibien. **N. Acta. Ac. Leop. Carol.**, 17: 183-268.
- Wiens, J. J. 2004. The Role of Morphological Data in Phylogeny Reconstruction. **Syst. Biol.**, 53(4): 653–661.
- Wiens, J. J. 2009. Paleontology, phylogenomics, and combined-data phylogenetics: can molecular data improve phylogeny estimation for fossil taxa?. **Syst. Biol.**, 58:87–99.
- Wiens, J. J.; Kuczynski, C. A.; Townsend, T.; Reeder, T. W.; Mulcahy, D. G.; Sites Jr. J. W. 2010. Combining Phylogenomics and Fossils in Higher-Level Squamate Reptile Phylogeny: Molecular Data Change the Placement of Fossil Taxa. **Syst. Biol.**, 59(6): 674–688.
- Wilcox, T. P.; Zwickl, D. J.; Heath, T. A.; Hillis, D. M. 2003. Phylogenetic relationships of the Dwarf Boas and a comparison of Bayesian and bootstrap measures of phylogenetic support. **Mol. Phylog. Evol.**, 25: 361–371.
- Yuki, R. N.; Santos, R. M. 1996. Snakes from Marajó and Mexiana islands, Pará state, Brazil. **Bol. Mus. Par. Emilio Goeldi, Zool.**, 12:41-53.

- Zaher, H. 1994a. Comments on the evolution of the jaw adductor musculature of snakes. **Zool. J. Linn. Soc.**, 111: 339-384.
- Zaher, H. 1994b. **Phylogénie des Pseudoboini et évolution des Xenodontinae sud-américains (Serpentes: Colubridae)**. Tese (Doutorado). Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.
- Zaher, H. 1996. A new genus and species of Pseudoboine snake, with a revision of the genus *Clelia* (Serpentes, Xenodontinae). **Mus. Reg. Sci. Nat. Boll.** (Turin), 14: 289-337.
- Zaher, H. 1997. Description of the cephalic muscles and gland morphology of *Clelia plumbea* and three presumably related species (Serpentes, Xenodontinae). **Pap. Avul. Zool.**, 40(2): 17-63.
- Zaher, H. 1999. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemimpenes. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.**, 240: 1-168.
- Zaher, H.; Grazziotin, F. G.; Cadle, J. E.; Murphy, R. W.; Moura-Leite, J. C.; Bonatto, S. L. 2009a. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South America xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. **Pap. Avul. Zool.**, 49:115–153.
- Zaher, H.; Barbo, F. E.; Martínez, P. S.; Nogueira, C.; Rodrigues, M. T.; Sawaya R. J. 2009b. Reptiles from São Paulo State: current knowledge and perspectives. **Biota Neotrop.** 11(1a): <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n1a/en/abstract?inventory+bn0051101a2011>.
- Zaher, H.; Prudente, A. L. C. 2003. Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes: Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. **Herp. Rev.**, 34 (4): 295-302.
- Zar, J. H. 2010. **Biostatistical Analysis**. 5th ed. Prentice Hall, 944 p.