

Universidade de São Paulo  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Diversificação de espécies e da morfologia em serpentes da família Viperidae:  
padrões e processos**

*Species and morphological diversification in snakes of the family Viperidae: patterns  
and processes*

**Laura Rodrigues Vieira de Alencar**



São Paulo  
2016

## RESUMO

A diversidade de espécies e fenotípica pode variar consideravelmente entre grupos taxonômicos e ao longo do tempo em uma mesma linhagem. O estudo de tais variações tornou-se um dos principais objetivos da biologia evolutiva fornecendo informações importantes a respeito dos possíveis mecanismos que regulam a biodiversidade. Dessa forma, o objetivo geral da presente tese foi investigar os padrões da diversificação de espécies e da morfologia em um grupo cosmopolita de serpentes, a família Viperidae, e os potenciais processos subjacentes. Primeiramente, (1) reconstruímos as relações filogenéticas e estimamos os tempos de divergência entre as linhagens da família Viperidae utilizando uma abordagem Bayesiana. (2) Aplicando um método recentemente desenvolvido (BAMM), exploramos como as taxas de especiação e extinção variaram ao longo da radiação do grupo inferindo os possíveis processos reguladores. Por fim, (3) analisamos se a evolução do tamanho do corpo e as taxas de especiação variam nos diferentes habitats ocupados pelos viperídeos (terrestres vs arborícola). Nesta tese geramos a filogenia molecular de viperídeos mais completa até o momento utilizando sequências para 11 genes mitocondriais e nucleares abrangendo 79% das espécies viventes (264 terminais) e todos com exceção de um gênero. De maneira geral, foi possível obter relações filogenéticas robustas para o grupo com a maioria dos gêneros sendo monofilética. Os tempos de divergência obtidos indicam que os viperídeos começaram a diversificar em meados do Paleoceno tardio/meio do Eoceno inferindo idades um pouco mais tardias que o encontrado em estudos anteriores. Durante a radiação do grupo, um aumento nas taxas de especiação parece ter ocorrido durante a diversificação dos crotalíneos (pit vipers) em decorrência não só da evolução das fossetas loreais mas também como resultado de mudanças geológicas e climáticas na Ásia e da invasão do novo mundo. Após este rápido aumento inicial, as taxas de especiação desaceleraram em direção ao presente. Por fim, os resultados aqui apresentados indicam que apesar dos habitats arborícolas limitarem a evolução morfológica nos viperídeos, a evolução da arborealidade parece não afetar as taxas de especiação que permanecem similares entre linhagens arborícolas e terrestres. Isto sugere dois cenários: (1) a especiação acontece de forma independente das mudanças morfológicas nos viperídeos; ou (2) o isolamento geográfico seria um mecanismo importante na diversificação de linhagens arborícolas contrabalançando decréscimos nas oportunidades de especiação possivelmente relacionados às pressões seletivas impostas pelo ambiente arborícola. A presente tese contribui para entendermos mais sobre como evoluíram os viperídeos ao longo dos seus ~50 milhões de anos. Além de propor cenários e hipóteses a serem futuramente explorados com os viperídeos, elaboramos uma discussão ampla e conceitual a respeito dos possíveis mecanismos por trás da diversificação de espécies e da morfologia que poderiam também ser contemplados para outros grupos de organismos. Portanto, a

presente tese contribui não só para entendermos os mecanismos que geram e mantêm a diversidade de serpentes, mas também para enriquecer a discussão dos mecanismos que geram e mantêm a biodiversidade como um todo.

## ABSTRACT

Species and phenotypic diversity may vary considerably between taxonomic groups and through time for a given lineage. The study of such variation became one of the main goals of evolutionary biology and provides important information related to the possible mechanisms regulating biodiversity. The general goal of the present thesis was to investigate the patterns of species and morphological diversification in a cosmopolitan group of snakes, the family Viperidae, and the potential underlying processes. First, (1) we estimated the phylogenetic relationships and divergence times between lineages of the family Viperidae using a Bayesian approach; then we (2) applied a recently developed method (BAMM) to explore how speciation and extinction rates varied during the radiation of the group suggesting possible underlying processes. Finally, (3) we analyzed if body size evolution and speciation rates showed distinct patterns among vipers occurring in different habitats (terrestrial vs arboreal). Herein we generated the most complete molecular phylogeny for vipers until this moment using sequences from 11 mitochondrial and nuclear genes comprising 79% of extant species (264 terminals) and all except one genus. In general, we were able to recover well supported phylogenetic relationships with most genera being monophyletic. Divergence time estimates suggested that vipers started to diversify around the late Paleocene/middle Eocene finding older ages than previous studies. During the group radiation, an increase in speciation rates seems to have occurred during the diversification of crotalines (pit vipers) not only due to the evolution of loreal pits but also as a result of climatic and geological changes in Asia and the invasion of the New World. After this rapid initial increase, speciation rates decelerated toward the present. Lastly, the results presented here suggest that although arboreal habitats constrain morphological evolution in vipers the evolution of arboreality does not seem to affect speciation rates, which remain similar among arboreal and terrestrial lineages. Our results suggest two distinct scenarios: (1) speciation could be independent of morphological evolution in vipers; or (2) geographic isolation would be an important mechanism underlying species diversification in arboreal lineages offsetting decreases in speciation opportunities potentially related to the selective pressures imposed by the arboreal environment. The present thesis contribute to increase our understanding about how vipers evolved during their ~50 million years. In addition to providing scenarios and hypotheses to be further explored with vipers, we elaborated a broad and conceptual discussion about the possible mechanisms underlying species and morphological diversification that might apply to other groups of organisms. Therefore, this thesis comprises a contribution that goes beyond the understanding of mechanisms generating and maintaining the diversity of snakes, but will hopefully enrich the discussion of mechanisms that generate and maintain biodiversity as a whole.

O contraste no número de espécies entre os diferentes grupos de organismos constitui um dos padrões mais notáveis e intrigantes da diversidade biológica (Alfaro et al. 2009, Rabosky et al., 2013). Tais diferenças podem, dentre outros fatores, ser explicadas pelas diferentes taxas de diversificação (especiação menos extinção) associadas a cada grupo (Alfaro et al., 2009, Rabosky, 2014). Apesar de diferenças nas taxas médias de diversificação estarem por muitas vezes associadas a riqueza de espécies nos grupos atuais, tanto as taxas de especiação quanto as de extinção podem variar consideravelmente ao longo do tempo (e.g. Rabosky et al., 2014, Silvestro et al., 2015). Diversos são os mecanismos que poderiam explicar tais variações temporais (e.g. Glor, 2010, Losos and Mahler, 2010, Moen and Morlon, 2014). A invasão de novas áreas e o surgimento de inovações chave (Simpson, 1953), a competição por recursos (Silvestro et al., 2015) ou alterações bruscas no clima (Moen and Morlon, 2014), são citados como fatores que poderiam alterar as taxas de especiação e extinção de um dado grupo.

Assim como a diversidade de espécies, a diversidade fenotípica também pode variar consideravelmente entre grupos e ao longo do tempo. Entretanto, um grupo rico em espécies não necessariamente é também diverso fenotipicamente (e.g. *Plethodon*, Kozak et al., 2006) e vice-versa. De fato, a diversificação fenotípica e de espécies podem fornecer informações importantes a respeito dos possíveis mecanismos geradores de biodiversidade. Por exemplo, as famosas “radiações adaptativas” (see Glor, 2010, Losos and Mahler, 2010) estão frequentemente associadas a uma “explosão” tanto de espécies quanto de morfologia após a colonização de novas áreas ou zonas adaptativas (Simpson, 1953). Esta “explosão” é comumente relacionada à hipótese das oportunidades ecológicas (Schluter, 2000), onde as populações ocupam diferentes nichos culminando na formação de diversas espécies. Entretanto, existem situações em que a invasão de uma nova zona adaptativa (Simpson, 1953) limita ao invés de impulsionar a diversificação morfológica (e.g. Collar et al., 2009). Por fim, certos grupos podem ser considerados como radiações “não adaptativas” onde sugere-se que eventos de vicariância sucessivos podem ter culminado na formação de espécies com pouca variação morfológica (Kozak et al., 2006, Rundell and Price, 2009).

Para entendermos como evolui a biodiversidade é muito importante conhecer e entender a história filogenética das diferentes linhagens que a compõe. As árvores filogenéticas permitem que pesquisadores explorem mais profundamente a origem da diversidade biológica vivente e extinta, bem como os seus possíveis mecanismos reguladores. A partir da década de 80, o “pensamento filogenético” (“phylogenetic tree thinking”, Losos, 2011) tornou evidente a importância de incorporar as relações filogenéticas das espécies em inúmeras linhas de pesquisa. A filogenética

deixou de ser área exclusiva da sistemática passando também a ser interesse de outras áreas como a ecologia. Desde então, inúmeros foram os trabalhos descrevendo métodos visando incorporar uma perspectiva filogenética nas análises evolutivas, como o clássico trabalho de Felsenstein (1985). Atualmente é praticamente impossível publicar um trabalho comparativo (e.g. comparações entre espécies) sem utilizar uma abordagem filogenética (Losos, 2011). Essa crescente necessidade de se obter filogenias levou ao aumento tanto na disponibilidade de sequências moleculares como de métodos filogenéticos e comparativos. Hoje, é possível baixar sequências diretamente de bases de dados públicas (e.g. GenBank) e gerar árvores filogenéticas rapidamente para muitos grupos de estudos (e.g. Pearse and Purvis, 2013). Além disso, existem métodos que prometem inserir na filogenia táxons sem sequências moleculares usando apenas informações de hierarquia taxonômica (e.g. Jetz et al. 2012, mas ver crítica em Rabosky, 2015).

Apesar de toda a sua importância, as árvores filogenéticas muitas vezes são mal-interpretadas (Baum, 2014, Omland, 2014) e nos últimos anos diversos trabalhos foram publicados com o intuito de esclarecer alguns dos problemas conceituais (e.g. Baum et al., 2005, Baum e Smith, 2013, ver referências em Baum, 2014). Como frisado por Omland (2014) “Most biologists need not know how various phylogenetic algorithms work, but all biologists should know what trees represent and how trees inform our understanding of the process of evolution”. Apesar disso, dada a aparente rapidez com que filogenias podem ser geradas, muitas vezes estas deixam de ser o foco principal de um estudo tornando-se item da sua metodologia. No entanto, a utilização das filogenias apenas como uma ferramenta metodológica não pode esconder o seu principal objetivo e significado, além da real complexidade que existe na sua elaboração, nas decisões e nos cuidados que devem ser tomados por parte dos pesquisadores. Acima de tudo a filogenia é uma hipótese, e todo o trabalho que baseia-se nesta hipótese pode conter grandes deficiências se a árvore filogenética também as tiverem ou se não for bem interpretada. Assim, torna-se extremamente importante dedicar especial atenção à filogenia que está sendo usada no trabalho, cuidado esse por muitas vezes ignorado.

Entender os processos que moldam a biodiversidade depende também da habilidade em explorar as possíveis relações entre a evolução biológica e os padrões históricos (Sauquet et al., 2012). Para tal, integrar o uso de fósseis com filogenias moleculares incorporando dessa forma informações sobre a idade de um ou mais nós da filogenia, representa um passo importante nessa direção. Como resultado, datar uma filogenia significa converter seus comprimentos de ramo para o tempo geológico absoluto (em milhões de anos, e.g. Hedges and Kumar, 2009), sendo possível conhecer os tempos de divergência entre as linhagens. Trabalhos recentemente publicados elaboram estratégias para a escolha dos pontos de calibração (e.g. fósseis, eventos biogeográficos) como forma de diminuir o risco de incluir erros nas datações das filogenias (e.g. Parham et al., 2012,

Sauquet et al., 2012). Além das calibrações em si, a escolha dos *priors* ou idades mínimas e máximas das calibrações são fonte de erros potenciais e também devem ser investigadas com cuidado (Ho and Phillips 2009). Dessa forma, calibrar a filogenia em relação ao tempo é também passo crucial em trabalhos com perspectivas evolutivas (Sauquet et al., 2012).

Sendo o objetivo geral desta tese explorar os padrões por trás da diversificação de espécies e da morfologia em serpentes da família Viperidae e os possíveis processos que geram estes padrões, dedicamos o primeiro capítulo a reconstruir relações filogenéticas robustas entre as linhagens do grupo. Para tal, usamos um método filogenético Bayesiano integrando sequências moleculares de bases públicas e inéditas para 79% das espécies que compõe a família. Cabe ressaltar que uma curadoria cuidadosa foi realizada após a obtenção dos dados moleculares. Esta curadoria se mostrou importante devido à erros inerentes a grandes bases de dados. Além disso, utilizando fósseis, datamos tais relações filogenéticas o que permitiu também investigarmos as divergências entre as linhagens do grupo ao longo do tempo geológico (Capítulo I). De posse da filogenia datada, exploramos a dinâmica de diversificação que caracterizou a radiação evolutiva dos viperídeos (Capítulo II). Especificamente, o segundo capítulo foca em como e por que as taxas de especiação e extinção variaram ao longo do tempo nesta família de serpentes. Por fim, dado que o fenótipo pode sugerir possíveis paisagens adaptativas nas quais as linhagens diversificaram, analisamos se a evolução do fenótipo e as taxas de especiação dos viperídeos apresentam padrões similares em linhagens ocupando um mesmo habitat porém distintos entre eles (Capítulo III).

### *Modelo de estudo*

A família Viperidae representa um dos grupos mais notáveis de serpentes do mundo, por sua alta diversidade de espécies (329 espécies), sua ampla distribuição (Uetz e Hosek, 2014), seu mecanismo complexo de inoculação de veneno (Kardong e Lavin-Murcio, 1993) e por sua grande importância médica (Wüster et al., 2008). Fazem parte dessa família serpentes conhecidas pelo público em geral como as cascavéis e jararacas. Acredita-se que o grupo tenha se originado na Ásia ou na África e atualmente ocorre tanto no Velho quanto no Novo Mundo (Greene, 1997, Wüster et al., 2008). Os viperídeos apresentam grande variação no número de espécies que compõe suas diferentes linhagens. A subfamília Viperinae, restrita ao Velho Mundo, possui em torno de 98 espécies, enquanto Crotalinae, amplamente distribuída no Velho e Novo Mundo, possui em torno de 232 espécies. Mais dramática ainda é a diferença na riqueza de espécies entre crotalíneos e sua subfamília irmã, Azemiopinae, a qual compreende apenas duas espécies restritas ao sudeste asiático. A alta riqueza da subfamília Crotalinae é frequentemente associada a eventos que potencialmente levaram a um aumento da formação de novas espécies como o surgimento da

fosseta loreal, característica exclusiva deste grupo, e a invasão do Novo Mundo (Greene, 1997, Burbrink et al., 2012).

Além da grande variação na riqueza de espécies, os viperídeos também impressionam pela diversidade em sua ecologia. Espécies deste grupo ocorrem nas maiores latitudes e altitudes já registradas para qualquer outra serpente: acima de 65° N em *Vipera berus* e 47° S em *Bothrops ammodytoides*, e até 4800 m de altitude em *Gloydius himalayanus* no Nepal e 4570 m em *Crotalus triseriatus* no México; Maritz et al., *in review*). Abrangem espécies tanto ovíparas quanto vivíparas (Fenwick et al., 2012) e possuem uma dieta extremamente ampla incluindo, por exemplo, mamíferos, répteis, anfíbios, aves e invertebrados, sendo algumas espécies mais generalistas que outras (Greene, 1997, Martins et al., 2002). A maior parte das espécies é principalmente terrestre, mas linhagens associadas ao ambiente arborícola surgiram em pelo menos oito gêneros (ver Capítulo III). Por ser um grupo excepcionalmente heterogêneo tanto no número de espécies que compõe cada linhagem quanto em relação à ecologia, a família Viperidae é um ótimo modelo para explorar os padrões e processos envolvidos na diversificação de espécies e da morfologia em serpentes.



## REFERÊNCIAS

---

- Alfaro, M.E., Santini, F., Brock, C., Alamillo, H., Dornburg, A., Rabosky, D.L., Carnevale, G., Harmon, L.J., 2009. Nine exceptional radiations plus high turnover explain species diversity in jawed vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 13410-13414.
- Baum, D.A., 2014. Phylogenetics and the history of life, in: Losos, J.B, Baum, D.A. Futuyma, D.J, Hoekstra, H.E., Lenski, R.E., Moore, A.J., Peichel, C.L., Schluter, D., Whitlock, M.C. (Eds.), *The Princeton guide to evolution*, The University of Princeton Press.
- Baum, D.A., Smith, S.D., 2013. *Tree Thinking: An Introduction to Phylogenetic Biology*. Roberts & Company.
- Baum, D.A., Smith, S.D., Donovan, S.S., 2005. The tree-thinking challenge. *Science* 310: 979–980.
- Burbrink, F.T., Chen, X., Myers, E.A., Brandley, M.C., Pyron, R.A., 2012. Evidence for determinism in species diversification and contingency in phenotypic evolution during adaptive radiation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 279(1748), 4817-4826.
- Collar, D.C., O'Meara, B.C., Wainwright, P.C., Near, T.J., 2009. Piscivory limits diversification of feeding morphology in Centrarchid fishes. *Evolution* 63(6), 1557-1573.
- Felsenstein, J., 1985. Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist* 125(1), 1-15.
- Fenwick, A.M., Greene, H.W., Parkinson, C.L., 2012. The serpent and the egg: unidirectional evolution of reproductive mode in vipers?. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 50(1), 59-66.
- Glor, R.E., 2010. Phylogenetic insights on adaptive radiation. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41, 251-270.
- Greene, H.W., 1997. *Snakes: the evolution of mystery in nature*. The University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Hedges, S. B., Kumar, S. (Eds.). 2009. *The timetree of life*. Oxford University Press.
- Ho, S.Y.W., Phillips, M.J., 2009. Accounting for Calibration Uncertainty in Phylogenetic Estimation of Evolutionary Divergence Times. *Systematic Biology* 58, 367-380.
- Jetz, W., Thomas, G.H., Joy, J.B., Hartmann, K., Mooers, A.O., 2012. the global diversity of birds in space and time. *Nature* 491, 444-448.
- Kardong, K.V., Lavin-Murcio, P.A., 1993. Venom delivery of snakes as high-pressure and low-pressure. *Copeia* 1993(3), 644-650.
- Kozak, K.H., Weisrock, D.W., Larson, A., 2006. Rapid lineage accumulation in a non-adaptive radiation: phylogenetic analysis of diversification rates in eastern North American woodland salamanders (Plethodontidae: *Plethodon*). *Proceedings of the Royal Society of London B*

273, 539-546.

- Losos, J.B., 2011. Convergence, adaptation and constraint. *Evolution* 65(7), 1827-1840.
- Losos, J.B., Mahler, D.L., 2010. Adaptive radiation: the interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation, in: Bell, M., Futuyma, D., Eanes, W., Levinton, J. (Eds.), *Evolution since Darwin: the first 150 years*. Sinauer, Sunderland, pp. 381-420.
- Maritz, B., Penner, J., Martins, M., Crnobrnja-Isailovic, J., Spear, S., Alencar, L.R.V., Rodriguez, J.S., Messenger, K., Clark, R.W., Soorae, P., Luiselli, L., Jenkins, C., Greene, H.W., *In review*. Identifying global priorities for the conservation of vipers. *Biological Conservation*.
- Martins, M., Marques, O.A.V., Sazima, I., 2002. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*, in: Schuett, G.W., Hoggren, M., Douglas, M.E., Greene, H.W. (Eds.), *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, pp: 307-328.
- Moen, D., Morlon, H., 2014. Why does diversification slow down?. *Trends in Ecology & Evolution* 29, 190-197.
- Omland, K.E., 2014. Interpretation of Phylogenetic Trees, in: Losos, J.B, Baum, D.A. Futuyma, D.J, Hoekstra, H.E, Lenski, R.E., Moore, A.J., Peichel, C.L., Schluter, D., Whitlock, M.C. (Eds.), *The Princeton guide to evolution*, The University of Princeton Press.
- Parham, J.F., Donogue, P.C.J., Bell, C.J., Calway, T.D., Head, J.J., Holroyd, P.A., Inoue, J.G., Irmis, R.B., Joyce, W.G., Ksepka, D.T., Patané, J.S.L., Smith, N.D., Tarver, J.E., Van Tuinen, M., Yang, Z., Angielczyk, K.D., Greenwood, J.M., Hipsley, C.A., Jacobs, L., Makovicky, P.J., Müller, J., Smith, K.T., Theodor, J.M., Warnock, R.C.M., Benton, M.J., 2012. Best practices for justifying fossil calibrations. *Systematic Biology* 61, 346-359.
- Pearse, W.D., Purvis, A., 2013. phyloGenerator: an automated phylogeny generation tool for ecologists. *Methods in Ecology and Evolution* 4(7), 692-698.
- Rabosky, D., 2014. Automatic detection of key innovations, rate shifts, and diversity-dependence on phylogenetic trees. *Plos One* 9, e89543.
- Rabosky, D.L., 2015. No substitute for real data: phylogenies from birth-death polytomy resolvers should not be used for many downstream comparative analyses. [arXiv:1503.04978](https://arxiv.org/abs/1503.04978)
- Rabosky, D.L., Donnellan, S.C., Grundler, M., Lovette, I.J., 2014a. Analysis and visualization of complex macroevolutionary dynamics: an example from Australian scincid lizards. *Systematic Biology* 63, 610-627.
- Rabosky, D.L., Santini, F., Eastman, J., Smith, S.A., Sidilaukas, B., Chang, J., Alfaro, M.E., 2013. Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. *Nature Communications* 4, 1958.

- Rundell, R.J., Price, T.D., 2009. Adaptive radiation, nonadaptive radiation, ecological speciation and nonecological speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 24(7), 394-399.
- Schluter, D., 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press, Oxford.
- Silvestro, D., Antonelli, A., Salamin, N., Quental, T.B., 2015. The role of clade competition in the diversification of North American canids. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112, 8684-8689.
- Sauquet, H., Ho, S.Y.W., Gandolfo, M.A., Jordans, G.J., Wilf, P., Cantrill, D.J., Bayl, M.J., Bromham, L., Brown, G.K., Carpenter, R.J., Lee, D.M., Murphy, D.J., Sniderman, J.M.K., Udovicic, F., 2012. Testing the impact of calibration on molecular divergence times using a fossil-rich group: the case of *Nothofagus* (Fagales). *Systematics Biology* 61, 289-313.
- Simpson, G. G., 1953. *The major features of evolution*. Columbia University Press, New York.
- Uetz, P., Hosek, J., 2014. The reptile database. Available from <http://www.reptile-database.org>, accessed at November, 2014.
- Wüster, W., Peppin, L., Pook, C.E., Walker, D.E., 2008. A nesting of vipers: phylogeny and historical biogeography of the Viperidae (Squamata: Serpentes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49(2), 445-459.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

---

Usando informações das espécies viventes, os capítulos que compõe a presente tese visaram explorar quais os padrões que caracterizaram a radiação dos viperídeos, buscando entender os possíveis processos responsáveis por moldar tais padrões ao longo dos seus ~50 milhões de anos:

- Utilizando sequências de 11 genes nucleares e mitocondriais para 264 espécies de viperídeos (79% de todas as espécies viventes), foi possível reconstruir relações filogenéticas robustas para diferentes clados que compõe o grupo. Os tempos de divergência obtidos indicam que o grupo deve ter começado a diversificar em meados do Paleoceno tardio/meio do Eoceno inferindo idades pouco mais tardias que o encontrado em estudos anteriores. Além disso, as idades estimadas permitiram estabelecer possíveis conexões entre a diversificação do grupo e determinadas mudanças geológicas e climáticas que ocorreram na Terra há milhões de anos atrás.
- A radiação dos viperídeos foi marcada por eventos importantes como, por exemplo, o surgimento das fossetas loreais na subfamília Crotalinae. Os resultados obtidos nesta tese indicam que um aumento nas taxas de especiação envolvendo parte do clado dos crotalíneos ocorreu provavelmente em decorrência não só da evolução das fossetas loreais mas também como resultado da expansão das florestas do sudeste asiático e da invasão do novo mundo. Após este rápido aumento nas taxas de especiação, porém, estas passam a desacelerar em direção ao presente. Com base em nossos resultados propomos um cenário para explicar como deve ter acontecido esta rápida multiplicação de linhagens e o porquê da sua desaceleração.
- A interação com diferentes habitats também pode afetar a dinâmica de diversificação de um grupo. Durante sua evolução, os viperídeos ocuparam diversos habitats incluindo o habitat arborícola. O ambiente arborícola parece impor pressões seletivas importantes nas linhagens de serpentes em geral e, os resultados aqui sugerem que nos viperídeos, a evolução morfológica foi de fato diferente nas linhagens arborícolas quando comparadas àquelas ocorrendo em habitats terrestres. Entretanto, a conquista do habitat arborícola que parece ter limitado a evolução morfológica dos viperídeos não parece ter afetado as suas taxas de especiação. Com esses resultados, relacionamos os padrões macroevolutivos encontrados com diferentes e plausíveis mecanismos de especiação que seriam importantes em gerar espécies nos diferentes habitats, concluindo que: (1) a especiação pode acontecer

independente de mudanças morfológicas nos viperídeos, ou (2) o isolamento geográfico pode ter sido o mecanismo de especiação predominante entre os viperídeos arborícolas.

O presente trabalho contribuiu para desvendar como se deu a evolução de um dos grupos de serpentes mais notáveis do mundo, os viperídeos. Indo além, ressaltamos a importância de entendermos mais sobre árvores filogenéticas para podermos integrar o uso destas em trabalhos de ecologia evolutiva. Nossa abordagem nos permitiu recuperar padrões e inferir processos que moldaram a radiação dos viperídeos e que poderiam possivelmente ter moldado a diversificação de outros grupos de organismos. Além disso, nossos resultados sugerem cenários e hipóteses a serem futuramente explorados e que deverão contribuir ainda mais para melhor entendermos os padrões e mecanismos que geram e mantêm a biodiversidade.