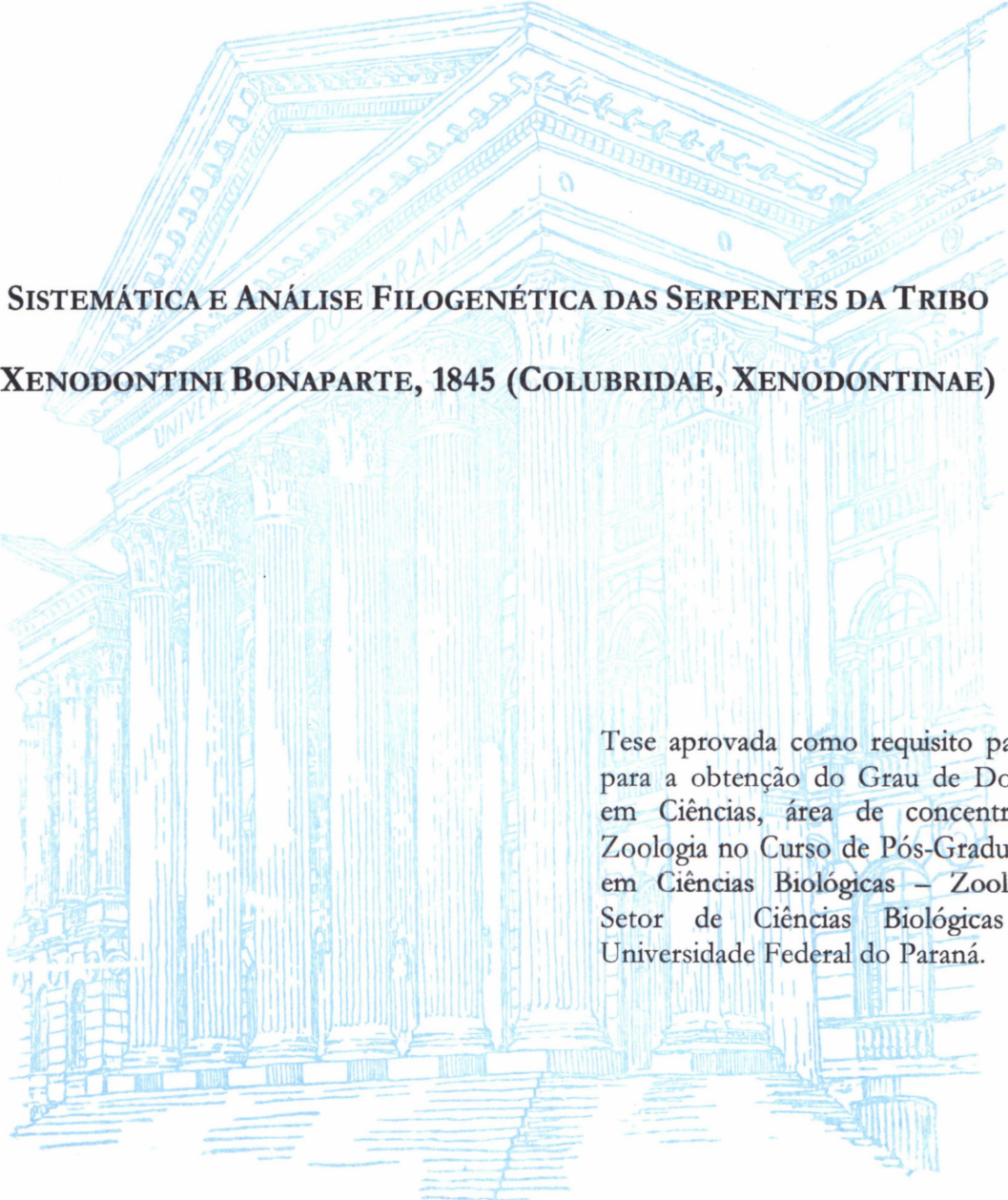


JULIO CESAR DE MOURA-LEITE



**SISTEMÁTICA E ANÁLISE FILOGENÉTICA DAS SERPENTES DA TRIBO
XENODONTINI BONAPARTE, 1845 (COLUBRIDAE, XENODONTINAE)**

Tese aprovada como requisito parcial para a obtenção do Grau de Doutor em Ciências, área de concentração Zoologia no Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

**CURITIBA
2001**

JULIO CESAR DE MOURA-LEITE

**SISTEMÁTICA E ANÁLISE FILOGENÉTICA DAS SERPENTES DA TRIBO
XENODONTINI BONAPARTE, 1845 (COLUBRIDAE, XENODONTINAE)**

Tese aprovada como requisito parcial
para a obtenção do Grau de Doutor
em Ciências, área de concentração
Zoologia no Curso de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas – Zoologia,
Setor de Ciências Biológicas da
Universidade Federal do Paraná.

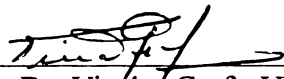
**CURITIBA
2001**

**SISTEMÁTICA E ANÁLISE FILOGENÉTICA DAS SERPENTES DA TRIBO
XENODONTINI BONAPARTE, 1845 (COLUBRIDAE, XENODONTINAE)**

por

Júlio César de Moura Leite

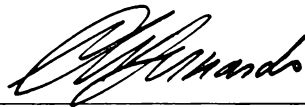
Tese aprovada como requisito parcial para a obtenção do Grau de Doutor em Ciências, área de concentração Zoologia no Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores



Dr. Vinalto Graf - UFPR



Dr. Augusto Shinya Abe - UNESP



Dr. Marcos Di Bernardo - PUCRS



Dra. Danúcia Urban - UFPR



Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo - UFPR

ÍNDICE GERAL

AGRADECIMENTOS	iii
RESUMO GERAL	v
INTRODUÇÃO.....	vi
CAPÍTULO I – O DESENVOLVIMENTO DA SISTEMÁTICA OFIOLÓGICA E O ESTADO ATUAL DO CONHECIMENTO SOBRE A TRIBO XENODONTINI BONAPARTE, 1845 (COLUBRIDAE, XENODONTINAE)	1
Referências Bibliográficas.....	28
CAPÍTULO II – MICRO-ORNAMENTAÇÃO DE ESCAMAS DORSAIS EM SERPENTES DA TRIBO XENODONTINI (COLUBRIDAE)	
Introdução	46
Material e Métodos	47
Resultados	50
Discussão	53
Referências Bibliográficas	56
CAPÍTULO III – ANÁLISE FILOGENÉTICA DAS SERPENTES DA TRIBO XENODONTINI BONAPARTE, 1845 (COLUBRIDAE, XENODONTINAE)	
Introdução	66
Material e Métodos	67
Resultados	72
Discussão	94
Referências Bibliográficas	101
CAPÍTULO IV – A POSIÇÃO SISTEMÁTICA DE <i>Liophis amarali</i> WETTSTEIN, 1929, COM A DESCRIÇÃO DE UM NOVO GÊNERO PARA A REGIÃO NEOTROPICAL (SERPENTES, COLUBRIDAE).	
Introdução	126
Material e Métodos	127
Resultados	128
Discussão	140
Referências Bibliográficas	146

AGRADECIMENTOS

Esta tese foi desenvolvida durante um período muito difícil de minha vida. Tenho a certeza de que, não fossem o apoio e o estímulo constantes de meus familiares, amigos e colegas, esta tese não teria sido concluída.

Todos os agradecimentos ao Prof. Vinalto Graf e o Dr. Hussam Zaher seriam poucos. Ao Prof. Vinalto agradeço pela segura orientação e por ter sempre acreditado em meu trabalho. Após tantos anos de convívio (vão-se vinte anos desde a minha entrada na UFPR!), descobri que, por trás do profissional que sempre respeitei, esconde-se um ser humano formidável. Ao Hussam, companheiro de herpetologia de tantos anos, cuja inquestionável competência profissional foi fundamental para o resultado dessa empreitada, sou imensamente grato pela forma com que “vestiu a camisa” da minha tese, destinando-me preciosas horas em São Paulo e oferecendo toda a infraestrutura disponível para que esta finalmente saísse.

Ao Curso de Pós- Graduação do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, meus sinceros agradecimentos pela oportunidade de poder realizar esta tese. Gostaria de agradecer de forma especial ao meu professor assessor, Dr. Walter Boeger, pelo apoio demonstrado no decorrer do curso. Aos professores e colegas, pelo saudável e produtivo convívio durante o desenvolvimento das disciplinas e nas temíveis “semanas-dos-doutorandos”.

Ao Departamento de Zoológico da Prefeitura Municipal de Curitiba, por facilitar a minha vida de funcionário público enquanto desenvolvia minha tese. Especialmente à Profa. Gilda Tebet, minha chefe no Museu de História Natural Capão da Imbuia, por ter me apoiado esse tempo todo. Aos demais amigos do Museu, pelo companheirismo.

Ao Coordenador do Curso de Biologia da Pontifícia Universidade Católica do Paraná, Prof. Waldemar Ens, pela compreensão nos momentos em que precisei me ausentar das atividades docentes daquela Universidade.

Aos curadores das coleções herpetológicas consultadas no decorrer deste trabalho, pelo acesso aos acervos e empréstimo de exemplares: Dra Ana Lucia da Costa Prudente (MPEG, Belém), Dr. Marcos Di-Bernardo (PUCRS, Porto Alegre), Dr. Francisco Luís Franco (Instituto Butantan, São Paulo); Dr. Marcelo Soares, (MNRJ, Rio de Janeiro); Dr. Antonio Jorge S. Argôlo (Centro de Pesquisas do Cacau, Ilhéus); ao Argôlo, também pela generosa cessão de informações e diapositivos de "*Liophis*" *amarali*. Ao Dr. Hans Grillitsch (Naturhistorisches Museum Wien) pelo envio de diapositivos do exemplar-tipo dessa espécie. À Dra. Daura Eiras e equipe (Centro de Microscopia Eletrônica da UFPR) e ao Sr. Paulo Brixel (LACTEC), pelo auxílio técnico nas análises de micro-ornamentação de escamas.

Aos meus queridos amigos: Ana Prudente (Aninha), Wolmar Wosiacki e Giovanna Montingelli pela calorosa acolhida em minhas idas a São Paulo; Magno Segalla, pelas fotografias que ilustram esta tese; Cláudia Pinotti, pelos desenhos; Renato Bérnils, Sérgio Morato, Fernando Straube, Michel Miretzki, Paulinho Labiak, Amazonas Chagas Jr., Beto Urben Filho e toda a turma da "toca" pelas produtivas discussões e pelo constante estímulo; Leny C. Milléo Costa e Marta Luciane Fischer pelo companheirismo. Filipão da USP, pelo inestimável auxílio na preparação de diafanizações. A todos aqueles que de alguma forma colaboraram para a conclusão deste trabalho, meus mais sinceros agradecimentos.

À minha mãe Dirce e aos meus irmãos Mague, Gugo e Pati, pelo estímulo e pensamento positivo, que me ajudaram a não perder o rumo no meio do caminho. Finalmente, de maneira muito especial, à minha querida esposa Rita e ao meu filho Athon, pelo amor e carinho em dias difíceis, e pela paciência durante as minhas (muitas) ausências.

RESUMO GERAL

A Tribo Xenodontini BONAPARTE,1845 (Serpentes, Colubridae) é um grupo neotropical que atualmente abrange seis gêneros reconhecidos: *Erythrolamprus* WAGLER,1830 *Liophis* WAGLER,1830, *Lystrophis* COPE,1885, *Umbrivaga* ROZE,1964, *Waglerophis* ROMANO & HOGE,1973 e *Xenodon* BOIE,1827. Uma introdução ao estudo sistemático do grupo, bem como uma revisão da literatura existente, são apresentados no primeiro capítulo. O segundo capítulo divulga os resultados obtidos na pesquisa de padrões de micro-ornamentação de escamas dorsais em serpentes da Sub-Família Xenodontinae, com ênfase na Tribo Xenodontini. No terceiro capítulo, uma hipótese de relacionamento filogenético para a Tribo Xenodontini é apresentada, a partir da análise comparativa de 41 caracteres da morfologia externa, história natural, hemipênis e anatomia craniana para 31 espécies pertencentes a todos os gêneros de Xenodontini, com exceção de *Umbrivaga* e nove grupos externos (outros xenodontíneos). Uma primeira implementação da análise filogenética resultou em 1605 árvores mais parcimoniosas, com 127 passos (CI= 0,378; RI= 0,736). Uma análise posterior, utilizando-se de ponderação sucessiva (“successive weighting”), resultou em 78 árvores mais parcimoniosas (CI= 0,624; RI= 0,896). Para ambas as implementações são fornecidas árvores de consenso estrito. A monofilia da Tribo Xenodontini é sustentada por uma sinapomorfia: a presença de discos apicais no hemipênis. A partir dos resultados acima expostos, são corroboradas as seguintes modificações taxonômicas: a sinonimização de *Waglerophis* e *Thalesius* a *Xenodon*; a revalidação de *Lygophis* Fitzinger, 1843; e a retirada de *Liophis amarali* Wettstein, 1930 do gênero *Liophis*. No quarto capítulo, um novo gênero é descrito para esta serpente.

INTRODUÇÃO

As serpentes constituem uma linhagem bem sucedida de Squamata. Isto pode ser evidenciado pelo grande número de espécies existentes (cerca de 3000) e por sua ampla distribuição geográfica (CADLE, 1988; KEOGH, 1988). Embora o monofiletismo desse grupo seja reconhecido há muito tempo (BELLAIRS & UNDERWOOD, 1951; UNDERWOOD, 1967), suas relações filogenéticas dentro de Squamata são enigmáticas, dada a condição altamente derivada em relação aos demais escamados (ZAHER & RIEPPEL, 1999).

As chamadas serpentes “avançadas”, ou Colubroidea formam um grupo cujo monofiletismo é bem suportado (DESSAUER *et al.*, 1987; CADLE, 1987). Este grupo de serpentes é organizado em quatro famílias: Atractaspidae, Colubridae, Elapidae e Viperidae (MCDOWELL, 1987; GREENE, 1997). Destas, Colubridae é a família que abriga maior número de gêneros e espécies. No entanto, existem evidências de origem molecular de que esta família seja parafilética (KRAUS & BROWN, 1998).

Os Colubridae apresentam ampla distribuição geográfica (GREENE, 1997). Em relação ao novo mundo, os colubrídeos são arranjados em três grandes sub-grupos: os Colubrinae, os Natricinae e os Xenodontinae (VIDAL *et al.*, 2000). Os Xenodontinae formam um grupo muito diversificado, estando restrito às Américas (incluindo as Antilhas). No entanto, existem evidências de que esta sub-família não seja um grupo monofilético (CADLE, 1984 a,b,c; 1985).

As serpentes do Novo Mundo têm há muito atraído a atenção dos pesquisadores. A filosofia tipológica, que influenciou decisivamente na taxonomia realizada no século XIX e início do século XX, deixou como herança a proliferação de espécies descritas com base em um número

limitado de caracteres morfológicos – folidose, coloração e dentição maxilar - que, com o tempo, mostraram-se apenas como variações intraespecíficas (individuais, sexuais ou ontogenéticas). Com o tempo, o reconhecimento dessas variações tornou inevitável a sinonimização de vários táxons, aumentando significativamente o número de nomes disponíveis na literatura. Apenas como um exemplo representativo, as serpentes do "complexo" *Liophis/Leimadophis/Lygophis* (atualmente reunidos sob o gênero *Liophis* Wagler) compõem um conjunto de cerca de 75 formas (espécies e subespécies) reconhecidas atualmente, para as quais quase 300 nomes disponíveis constam na literatura (DIXON, 1980).

A maioria dos esquemas classificatórios mais antigos empregava alguns poucos caracteres (ver p. ex., DUMÉRIL **et al.**, 1854; BOULENGER, 1894). A falta de um conceito genérico uniforme também contribuiu para perpetuar sérios problemas taxonômicos na maioria dos grupos herpetológicos. Muitos gêneros eram inconsistentes e mal definidos, descritos pobremente com base em poucos caracteres. Com o advento da sistemática filogenética, o procedimento tradicional de autoritarismo taxonômico, exercido por alguns especialistas de renome em suas áreas, foi, pouco a pouco, dando lugar a um fórum de discussão aberta e irrestrita das evidências empregadas através da formulação de hipóteses filogenéticas testáveis. As classificações e decisões taxonômicas supra-específicas passaram a representar exclusivamente as hierarquias de grupo resultantes de análises filogenéticas empregando o maior número de evidências empíricas possíveis [ver HENNIG (1966), ELDREDGE E CRACRAFT (1980), WILEY (1981), FARRIS (1983), RIEPPEL (1988) para uma discussão detalhada dos métodos e filosofia da sistemática filogenética]. Esta mudança no pensamento sistemático em Biologia Evolutiva precipitou o renascimento dos estudos de anatomia comparada. Mais recentemente, métodos moleculares ou imunológicos (especialmente a eletroforese de proteínas e fixação de micro-complemento) têm sido muito

úteis no esclarecimento das relações de parentesco entre as serpentes, com grande ênfase nos estudos moleculares que aplicam os métodos filogenéticos de parcimônia nas análises de sequências nucleotídicas de genes nucleares e mitocondriais (SWOFFORD & OLSEN, 1990).

Apesar dos esforços em obter novos caracteres para o esclarecimento das relações entre espécies neotropicais e do refinamento dos métodos de análise, a sistemática supra-específica das serpentes ainda encerra muitos pontos obscuros e controversos (vide ZAHER, 1999; POUGH *et al.*, 2001). A partir dos trabalhos de caráter compreensivo de Cope e Boulenger no final do século XIX, diferentes arranjos foram propostos para os colubrídeos neotropicais, dividindo este grupo em famílias, “séries”, subfamílias e tribos sob diferentes critérios.

Com o desenvolvimento da sistemática filogenética, o centro das discussões passou a ser a verificação do monofiletismo dos grupos previamente definidos pela sistemática tradicional e o desenvolvimento de hipóteses de relações filogenéticas entre categorias taxonômicas supraespecíficas.

Neste contexto, os colubrídeos do Novo Mundo tornaram-se alvo de diversos trabalhos que têm por objetivo elucidar as relações de parentesco entre os diversos táxons e testar desta maneira as hipóteses de monofiletismo previamente sugeridas para alguns componentes desta fauna (CADLE, 1984a,b; CROTHER, 1995; ZAHER, 1999; VIDAL *et al.*, 2000). De especial interesse são as hipóteses de monofiletismo das sub-famílias Dipsadinae e Xenodontinae (ZAHER, 1999; CAMPBELL & SMITH, 1998). Especificamente, dentro da Sub-Família Xenodontinae, algumas tribos reconhecidas pela sistemática tradicional, tais como os Nothopsini, Elapomorphini, Pseudoboini e Tachymenini, foram re-avaliadas à luz da metodologia cladística (SAVITZKI, 1974; FERRAREZZI, 1994; ZAHER, 1994; FRANCO, 2000). Dentro da irradiação dos Xenodontinae, a Tribo Xenodontini também foi logo

reconhecida como um grupo natural, graças à presença de discos apicais nas extremidades dos lobos do hemipênis – uma característica derivada que parecia ser exclusiva da tribo – (DIXON, 1980). Entretanto, apesar de sua aparente homogeneidade, a tribo Xenodontini nunca foi alvo de estudo filogenético detalhado. Esta tribo compreende seis gêneros neotropicais – *Erythrolamprus* Wagler, 1830, *Liophis* Wagler, 1830, *Lystrophis* Cope, 1885, *Umbrivaga* Roze, 1964, *Waglerophis* Romano & Hoge, 1973, *Xenodon* Boie, 1827 – e representa o objeto de estudo do presente trabalho. Com exceção de *Umbrivaga*, cujas espécies encontram-se restritas à Amazônia Ocidental, estes gêneros têm ampla distribuição na América do Sul. Os gêneros *Erythrolamprus*, *Liophis* e *Xenodon* também estão presentes na América Central continental, com algumas espécies de *Liophis* alcançando ou representando elementos endêmicos de diversas ilhas das Pequenas Antilhas (SCHWARTZ & HENDERSON, 1991).

O presente trabalho tem como objetivo principal fornecer novas informações a respeito da sistemática e da evolução das serpentes da Tribo Xenodontini e encontra-se estruturado da seguinte maneira: o **Capítulo I** fornece uma revisão do conhecimento sistemático existente sobre as espécies dos gêneros *Erythrolamprus*, *Liophis*, *Lystrophis*, *Umbrivaga*, *Waglerophis* e *Xenodon*. O **Capítulo II** explora os resultados obtidos na pesquisa de padrões de micro-ornamentação de escamas dorsais em serpentes da Sub-Família Xenodontinae, com ênfase na Tribo Xenodontini; o **Capítulo III** apresenta uma hipótese filogenética, baseada na análise de dados morfológicos, para a maioria das espécies pertencentes a essa tribo, propondo um reajuste das composições taxonômicas genéricas no intuito de representar a hierarquia histórica sugerida pela análise filogenética prévia; o **Capítulo IV** fecha este estudo, com a descrição de um novo gênero de serpente neotropical, como resultado da análise filogenética apresentada aqui.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BELLAIRS A.A. & UNDERWOOD, G. 1951. The origin of snakes. **Biol. Rev.** **26**: 193-237.
- BOULENGER, G. A. 1894. **Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History).Vol.2.** London, Trustees of the British Museum, xi + 382 p.
- CADLE, J. E. 1984a. Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes: I. South American xenodontines. **Herpetologica**, **40** (1): 8-20.
- _____. 1984b. Molecular systematics of neotropical xenodontine snakes: II. Central American xenodontines. **Herpetologica**, **40** (1): 21-30.
- _____. 1984c. Molecular systematics of xenodontine colubrid snakes. III. Overview of xenodontinae phylogeny and the history of New World snakes. **Copeia**, 641-652.
- _____. 1988. Phylogenetic relationships among advanced snakes. A molecular perspective. **Univ. California Publ. Zool.**, **119**: i-x + 1-77.
- CAMPBELL, J.A. & SMITH, E. N. 1998. A new genus and species of colubrid snake from the Sierra de las Minas of Guatemala. **Herpetologica** **54** (2): 207-220.
- CROTHER, B.I. & HILLIS, D.M. 1995. Nuclear ribosomal DNA restriction sites, phylogenetic information, and the phylogeny of some xenodontine (Colubridae) snakes. **J. Herpetol.** **29** (2): 316-320.
- DESSAUER, H.C.; CADLE, J.E. & LAWSON, R. 1987. Patterns of snake evolution suggested by their proteins. **Fieldiana: Zool. N.S.** **34**: 1-34.
- DIXON, J.R. 1980. The Neotropical colubrid snake genus *Liophis*. The generic concept. **Milwaukee Publ. Mus. Contrib. Biol. Geol.** **31**: 1-40.
- DUMÉRIL, A.M.C., BIBRON, G. & DUMÉRIL, A. 1854. **Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles.** Paris, Librairie Encyclopedique de Roret.

- FARRIS, J.A. 1983. The logical basis of phylogenetic inference. *Advances in Cladistics* 2: 7-36.
- FERRAREZZI, H. 1993. Nota sobre o gênero *Phalotris* com revisão do grupo *nasutus* e descrição de três espécies novas (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). **Mem. Inst. Butantan**, 55: 21-38.
- GREENE, H.W. 1997. **Snakes: The Evolution of Mystery in Nature**. Berkeley, Univ. California Press.
- HENNIG, W. 1968. **Elementos de una Sistemática Filogenética**. Eudeba, Buenos Aires.
- KEOGH, J.S. 1988. Molecular phylogeny of elapid snakes and a consideration of their biogeographic history. **Biol. J. Linn. Soc.** 63: 177-203.
- KRAUS, F. & BROWN, W.M. 1998. Phylogenetic relationships of colubroid snakes based on mitochondrial DNA sequences. **Zool. J. Linn. Soc.** 62: 421-442.
- MCDOWELL, S.B. 1987. Snake systematics. p. 3-50, *In*: SEIGEL, R.A.; COLLINS, J.T. & NOVAK, Eds., **Snakes: Ecology and Evolutionary Biology**. New York, Mcmillan Co.
- RIEPEL, O. 1988. **Fundamentals of Comparative Biology**. Basel, Birkhäuser Verlag, 202 p.
- SAVITZKY, A. 1974. **The relationships of the xenodontine snakes related to *Ninia***. M.Sc. Dissertation, 64 p.
- SCHWARTZ, A. e HENDERSON, R. W., 1991. **Amphibians and Reptiles of the West Indies. Description, distributions, and Natural History**. University of Florida Press, Gainesville.
- SWOFFORD, D.L. & OLSEN, G. J. 1990. Phylogeny reconstruction. p. 411-500, *In*: HILLIS, D.M. & MORITZ, C. Eds. **Molecular Systematics**. Sunderland, Sinauer Assoc.
- UNDERWOOD, G. 1967. **A contribution to the classification of snakes**. London, Trustees of the British Museum, i-x + 179 p.

- VIDAL, N.; KINDL, S. G.; WONG, A. & HEDGES, S.B. 2000. Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. **Mol. Phyl. Evol.** **14** (3): 389-402.
- WILEY, E. O. 1981. **Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics.** New York, J. Wiley and Sons,
- ZAHER, H. 1994. **Phylogénie des Pseudoboïni et évolution des Xenodontinae sud-américains (Serpentes, Colubridae).** Thèse, Docteur en Sciences, Mus. Hist. Nat. Paris, vol1, xii+ 205 p.
- ZAHER, H. 1999. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of Colubroid hemipenes. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.**, **240**: 1-168.
- ZAHER, H. & RIEPPEL, O. 1999. The phylogenetic relationships of *Pachyrhachis problematicus*, and the evolution of limblessness in snakes (Lepidosauria, Squamata). **C. R. Acad. Sci. Paris (Sci. de la Terre et des Planètes)** **329**: 831-837.

CAPÍTULO I - O DESENVOLVIMENTO DA SISTEMÁTICA OFIOLÓGICA E O ESTADO ATUAL DO CONHECIMENTO SOBRE A TRIBO XENODONTINI BONAPARTE, 1845 (COLUBRIDAE, XENODONTINAE).

As primeiras descrições de espécies relacionadas à Tribo Xenodontini datam do século XVIII, a partir do que, sob influência da filosofia tipológica, foram descritas numerosas espécies, muitas das quais se encontram hoje sinonimizadas.

A décima edição do *Sistema Naturae* de LINNAEUS (1758) determina o início da taxonomia contemporânea, com o estabelecimento e formalização de uso de categorias hierárquicas. Baseado na nomenclatura binominal, o sistema linneano proporcionou o estabelecimento de normas universais de nomenclatura zoológica (ICZN, 1986), sendo internacionalmente adotado por causa da sua objetividade e operacionalidade (ver PAPAVERO, 1994). À época de Linnaeus, ainda eram poucas as espécies de serpentes conhecidas no Novo Mundo. Segundo o amplo conceito genérico estabelecido por aquele autor, todos os colubrídeos foram alocados no gênero *Coluber* [o sistema considerava apenas quatro gêneros de serpentes; KITCHELL JR. & DUNDEE (1994)]. São de Linnaeus as descrições de várias espécies atualmente incluídas no gênero *Liophis*, estas são: *Coluber cobella* (= *L. cobellus*), *C. corallinus* (= *L. triscalis*), *C. domicella* (= *L. poecilogyrus*); *C. jaculatrix* (= *L. lineatus*), *C. lineatus*, *C. miliaris*, *C. minervae*, *C. reginae*, *C. triscalis*, *C. typhlus*. Além dessas espécies, foram descritas *C. severus* (= *Xenodon*) e *C. minervae*, um táxon **incertae sedis** segundo MICHAUD & DIXON (1987). Na 12ª edição do *Sistema Naturae*, foram acrescentadas outras espécies novas de colubrídeos, entre elas *C. aesculapii* (= *Erythrolamprus*) e *C. agilis* (= *E. aesculapii*).

Trabalhos posteriores mantiveram as espécies de colubrídeos com morfologia “generalizada” dentro do gênero *Coluber*, apresentando descrições de novos gêneros apenas

para as espécies mais diferenciadas (LACÉPÈDE, 1788; BROGNIART, 1800; OPPEL, 1810; MERREM, 1820; CUVIER, 1829; DUMÉRIL, 1806).

A publicação do tratado *Érpetologie Générale* por André Marie Constant Duméril, Gabriel Bibron e, mais tarde, Auguste Duméril, marca uma nova fase no desenvolvimento da taxonomia herpetológica, com descrições bem mais detalhadas. Nesse trabalho, é dada especial ênfase aos diversos tipos de dentição maxilar nas serpentes. Os colubrídeos estão organizados em *Agyphodontes* ou *Azemiophides* e *Opistoglyphes* ou *Aphobérophides* (DUMÉRIL & BIBRON, 1844; DUMÉRIL, BIBRON & DUMÉRIL, 1854). Paralelamente, e também utilizando o tipo de dentição maxilar como principal critério de classificação, BONAPARTE (1845; 1850; 1852; **apud** ZAHER, 1991) apresentou um sistema em que a “*Tribus Inocu?*” da “*Ordo Ophidi?*” (serpentes não peçonhentas) era dividida em diversos grupos supra-genéricos. No trabalho de 1845, é cunhado o nome *Xenodontina*, como um dos sub-grupos da família dos *Heterodontidae*. Mais tarde (1850, 1852), esses dois grupos são considerados distintos, arranjados sob a família *Colubridae*, sem uma justificativa explícita (ZAHER, 1991).

Em meados do século XIX, o Museu Britânico iniciou a publicação de vários catálogos de suas coleções herpetológicas. Esses catálogos tinham caráter compreensivo, incluindo espécies não representadas nas coleções inglesas, motivo pelo qual tornaram-se obras de referência para a taxonomia de serpentes. GÜNTHER (1858) publicou o catálogo dos *Colubrines* (incluindo *Elapidae*). Seguindo as idéias vigentes na época, este autor organizou as espécies segundo a foliose e o tipo de dentição maxilar. Entretanto, as diagnoses para os gêneros e grupos supra-genéricos são muito pobres. Em seu catálogo, Günther arranja as espécies atualmente incluídas na tribo *Xenodontini* em três diferentes famílias: *Coronellidae* (*Coronella*, *Liophis* e *Erythrolamprus*), *Natricidae* (*Xenodon*) e *Dryadidae* (*Dromicus*).

Um pouco mais tarde, JAN & SORDELLI (1860-1881) publicariam sua magnífica *Iconographie Générale*, considerada por VANZOLINI (1977; p. 88) como a “coleção do homem (pesquisador) pobre”, dada a excelência dos desenhos de Sordelli. O sistema de Jan, personalístico e não-ortodoxo, contou com as opiniões da maioria dos melhores herpetólogos

da época (VANZOLINI, **op.cit.**). Nessa obra, os atuais Xenodontini foram incluídos na Família Coronellidae, subfamílias Rhinaspidae (onde espécies atualmente alocadas em *Lystrophis* foram incluídas pelo autor no gênero *Heterodon*), Coronellinae (*Liophis*, *Erythrolamprus*) e Xenodontinae (*Xenodon*).

No final do século XIX, a influência dos herpetólogos Edward Drinker Cope, nos Estados Unidos, e George Albert Boulenger, na Inglaterra, determinou o surgimento da moderna sistemática herpetológica. BOULENGER (1893-96), em seu *Catalogue of the Snakes in the British Museum*, apresentou uma classificação ortodoxa, baseada essencialmente em caracteres de foliose, padrão de coloração e dentição maxilar (somente alguns caracteres osteológicos foram empregados). O catálogo é uma obra de grande importância até os dias de hoje e influenciou enormemente o desenvolvimento da sistemática ofiológica, graças à sua objetividade, clareza e abrangência. Nessa obra, os Xenodontini encontram-se agrupados na Subfamília Colubrinae (áglifos): *Dromicus*, *Liophis*, *Xenodon*, *Lystrophis*, *Aporophis*, *Rhadinaea* e Dipsadomorphinae (opistóglifos): *Erythrolamprus*.

Foi precisamente Cope quem determinou novo fôlego à pesquisa sistemática do grupo através da análise de novos caracteres anatômicos, tais como a morfologia hemipeniana e anatomia pulmonar, apresentados em uma série de trabalhos sobre a classificação das serpentes, publicados entre 1893 e 1900. Em sua *Analytical Table* (COPE, 1886), a maior parte dos Xenodontini encontrava-se ainda organizada dentro dos *coronellines*, (com status de subfamília), sob os gêneros *Xenodon*, *Liophis*, *Opheomorphus*, *Aporophis* (este descrito por Cope anos antes), *Dromicus* e *Lystrophis*. Dentro daquela concepção, o gênero *Erythrolamprus* foi alocado em outra subfamília (Scytalinae), por apresentar os dentes maxilares posteriores sulcados (dentição opistóglifa). Já no *Prodromus*, esboço do sistema que seria desenvolvido nos anos seguintes, grandemente baseado na morfologia hemipeniana, COPE (1893) apresenta a Família Xenodontidae, então caracterizada pela presença de sulco espermático bifurcado (*sulcus double*). Esta família foi por sua vez dividida, de acordo com a dentição maxilar, em Xenodontinae (áglifas) e Scytalinae (opistóglifas). No ano seguinte, em seu trabalho intitulado

Classification of Snakes (COPE, 1894), este autor enfatiza a presença de discos apicais no hemipênis das espécies dos gêneros *Xenodon*, *Liophis*, *Opheomorphus*, *Aporophis*, *Dromicus*, *Lystrophis* e *Erythrolamprus*, cunhando o termo **Disciferi** para espécies com essa estrutura. Pela primeira vez, um hemipênis discado é ilustrado em um trabalho (*Opheomorphus alticolus* = *Liophis reginae sensu* DIXON, 1980). Mais uma vez, o gênero *Erythrolamprus* foi considerado à parte dos demais gêneros, sendo alocado entre os Scytalinae por apresentar dentição opistóglifa.

Já a obra *Classification of the Ophidia* (COPE, 1895) apresenta modificações substanciais no sistema apresentado pelo autor em 1894, a partir de análises mais acuradas de estruturas pulmonares e principalmente da morfologia hemipeniana, que se encontra profusamente ilustrada nessa obra. Cope restringiu a utilização do táxon Xenodontinae para gêneros áglifos com discos apicais no hemipênis, alocando os demais gêneros americanos dentro da subfamília Dromicinae. Foi também criada a Família Dipsadidae para agrupar os colubrídeos com dentição opistóglifa, sendo erigida uma nova subfamília, Erythrolamprinae, para abrigar *Erythrolamprus* e *Lygophis*, separando estes gêneros dos Scytalinae pela presença de discos apicais e ausência de cálices na porção apical do hemipênis. Nessa obra, aparece nitidamente a preocupação de estabelecer um sistema coerente não apenas com os caracteres morfológicos estudados até o momento, mas também com a distribuição geográfica dos táxons. Em obra póstuma, COPE (1900) amplificou e modificou o seu sistema sem, no entanto, apresentar modificações em relação ao grupo aqui estudado.

Os Xenodontíneos

A partir do trabalho revisivo de DUNN (1928), os colubrídeos do Novo Mundo passaram a ser geralmente alocados em três subfamílias distintas: Colubrinae, Natricinae e Xenodontinae (DOWLING & DUELLMAN, 1978; DOWLING, *et al.*, 1983; McDOWELL, 1987; FERRAREZZI, 1994; ZAHER, 1999). No entanto, arranjos alternativos foram

propostos (AMARAL, 1930 a, b; 1937; 1978; DOWLING, 1967; UNDERWOOD, 1967; SMITH *et al.*, 1977).

DUNN (1928) reconheceu o grupo dos xenodontíneos (sob o nome “Ophiinae”) como formado exclusivamente por colubrídeos americanos. No entanto, este grupo foi reconhecido com base na bifurcação do sulco espermático do hemipênis, que pode hoje ser considerada uma condição plesiomórfica e, desta maneira, inadequada para a sua diagnose (ZAHER, 1999).

Autores procuraram organizar os gêneros de xenodontíneos em tribos, sob diferentes pontos de vista, mas com a morfologia do hemipênis como fonte preponderante de caracteres para decisões de cunho taxonômico (DOWLING, 1967; 1975; DOWLING & DUELLMAN, 1978; DOWLING *et al.*, 1983; JENNER, 1981; JENNER & DOWLING, 1985; FERRAREZZI, 1994). No entanto, interpretações ultra-simplificadas de estruturas hemipenianas levaram por vezes a discordâncias a respeito da correta alocação de alguns gêneros (ZAHER, 1999).

Por outro lado, o reconhecimento de dois grandes grupos entre os xenodontíneos é sustentado por caracteres morfológicos (reinterpretação mais acurada de caracteres hemipenianos), imunológicos (fixação de micro-complemento) e bioquímicos (análise de proteínas do soro). A estes grupos dá-se atualmente o status de subfamílias – Dipsadinae e Xenodontinae (tomada em sentido estrito), que correspondem grosseiramente aos grupos setentrional e meridional de xenodontíneos (“northern and southern groups”) propostos por JENNER (1981) e aos clados centro- e sul-americanos reconhecidos por CADLE (1984 a, b).

Os Xenodontinae *stricto sensu* têm sido arrançados em um número variável de tribos. Algumas dessas tribos são consideradas grupos monofiléticos [Elapomorphini FERRAREZZI (1993; 1994); Pseudoboini - BAILEY (1967), JENNER (1981), JENNER & DOWLING (1985), ZAHER (1994; 1996); Tachymenini – BAILEY (1967), FRANCO (2000); Xenodontini - DOWLING & DUELLMAN (1978), DIXON (1980), MYERS (1986)].

O reconhecimento da Tribo Xenodontini como um grupo natural

A Tribo Xenodontini agrupa atualmente os gêneros *Erythrolamprus* Wagler, *Liophis* Wagler, *Lystrophis* Cope, *Umbrivaga* Roze, *Waglerophis* Romano & Hoge e *Xenodon* Boie. Distribui-se por toda a América do Sul e parte da América Central, incluindo as Antilhas (PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970; MAGLIO, 1970; SCHWARTZ & HENDERSON, 1991). Como dito anteriormente, esta tribo é há muito aceita como um grupo monofilético sustentado por uma característica morfológica derivada do hemipênis, a presença de discos lisos nas extremidades apicais dos lobos (DOWLING & DUELLMAN, 1978; JENNER, 1981; DOWLING et al., 1983; JENNER & DOWLING, 1985; FERRAREZZI, 1994; ZAHER, 1999). Este caráter foi inicialmente observado por COPE (1894; 1895) em espécies dos gêneros *Aporophis* e *Opheomorphus* (hoje na sinonímia de *Liophis*), *Xenodon*, *Lystrophis* e *Erythrolamprus*. Nesses trabalhos, Cope dissecou e descreveu os hemipênis de várias espécies, atentando para a importância sistemática deste órgão. Descreveu pela primeira vez a ornamentação característica de Xenodontini (hemipênis espinhoso, bilobado e com discos apicais). No entanto, Cope deu ênfase maior ao tipo de dentição na definição dos grupos de colubrídeos, motivo pelo qual alocou *Erythrolamprus* nos "Glyphodonta", enquanto os demais gêneros foram associados aos "Agliphodonta". Apesar dos trabalhos do Cope terem demonstrado a utilidade da morfologia hemipeniana para a sistemática, classificações posteriores (p. ex., AMARAL, 1930a,b; 1937) desconsideraram os caracteres hemipenianos, optando por um sistema mais conservador. O reconhecimento de um grupo natural de xenodontíneos com disco apical no hemipênis só ocorreu na década de 60, quando DOWLING (1967) atribuiu-lhes o status de tribo. Posteriormente, DOWLING & DUELLMAN (1978) apresentaram uma diagnose e um "check-list" das espécies alocadas na tribo proposta por DOWLING (1967). O esquema classificatório de Dowling e Duellman para a tribo Xenodontini é seguido em diversos trabalhos posteriores (JENNER, 1981; JENNER &

DOWLING, 1985) e corroborado por dados imunológicos (fixação de micro-complemento; CADLE, 1984 a, b, c).

MYERS (1986) acrescenta um caráter de cunho comportamental, o achatamento defensivo da região do pescoço, como uma provável sinapomorfia de Xenodontini. No entanto, este caráter está também presente em muitos outros grupos de colubrídeos (CARPENTER & FERGUSON, 1977).

Mais recentemente, FERRAREZZI (1993) e ZAHER (1994), trabalhando, respectivamente, com a filogenia de Elapomorphini e Pseudoboini, aceitaram o monofilétismo de Xenodontini.

DIXON (1980) apresentou o seu ponto de vista (baseado explicitamente na sua experiência pessoal com o grupo) sobre a filogenia dos Xenodontini. Os dados imunológicos levantados por CADLE (1984a) corroboraram a formação de um clado incluindo *Liophis*, *Erythrolamprus*, *Waglerophis* e *Xenodon*. O mesmo aconteceu com dados obtidos a partir da análise de genes mitocondriais (RNA ribossomal 12S e 16S) (VIDAL *et al.*, 2000). Já o estudo filogenético baseado inteiramente em caracteres da musculatura cefálica (MORO, 1999) mostrou-se em grande parte incongruente com dados imunológicos, moleculares e de morfologia hemipeniana, agrupando táxons há muito reconhecidos como pertencentes a linhagens diversas (por exemplo, colocando *Hydrodynastes* e *Psomophis* dentro do gênero *Liophis*). Entretanto, este estudo baseou-se em uma pequena amostragem de espécies de alguns gêneros de xenodontíneos, o que deve ter contribuído na elaboração destes resultados pouco plausíveis.

Seguramente, o maior problema dentro dos Xenodontini é o relacionamento entre "superespécies", espécies e subespécies do gênero *Liophis* Wagler, 1830. Este gênero abrange atualmente 40 espécies reconhecidas, muitas delas com subespécies mal definidas. Virtualmente todas as espécies e subespécies são definidas com base em caracteres de folidose e coloração, que fornecem pouca informação filogenética. Além disso, existem evidências de que este gênero seja um agrupamento merofilético (MOURA-LEITE, 1994). Além de *Liophis*

ser definido essencialmente por caracteres plesiomórficos, agrupa grande parte das espécies de Xenodontini, com características morfológicas (merísticas e morfométricas) bastante variáveis (DIXON, 1980; MYERS, 1986). Posto isso, é provável que vários gêneros incluídos na sinonímia de *Liophis* tenham seu status genérico confirmado após uma análise cladística da tribo (especialmente *Leimadophis* Fitzinger, 1843; *Dromicus* Bibron, 1843 e *Lygophis* Fitzinger, 1843).

Visto o exposto acima, conclui-se que a Tribo Xenodontini necessita ser investigada quanto ao relacionamento intragrupo (relações interespecíficas e intergenéricas) já que alguns dos gêneros que compõem esta tribo parecem estar definidos com base em caracteres plesiomórficos que devem ser revistos. O grande número de espécies envolvidas e a dimensão da área geográfica em questão inviabilizaram a inclusão de todas as espécies de Xenodontini na análise filogenética apresentada no Capítulo III. Entretanto, o número de espécies analisado (47% do total de espécies reconhecidas) é adequado para abordar de forma objetiva as relações interespecíficas e intergenérica dos Xenodontini, tendo faltado somente representação do gênero *Umbrivaga*, para o qual não houve exemplar disponível nas coleções estudadas.

A seguir, é apresentada uma revisão da literatura existente para cada um dos gêneros associados à Tribo Xenodontini.

1. Gênero *Erythrolamprus* Wagler, 1830

O gênero *Erythrolamprus* WAGLER é atualmente composto por seis espécies: *E. aesculapii* (LINNAEUS, 1758) – espécie-tipo, com quatro subespécies reconhecidas - *E. a. aesculapii*, *E. a. monozona* Jan, 1863, *E. a. tetrazona* Jan, 1863 e *E. a. venustissimus* (Wied, 1821); *E. bizona* Jan, 1863; *E. guentheri* Garman, 1883; *E. mimus* (Cope, 1868), com três subespécies reconhecidas: *E. m. mimus*, *E. m. impar* Schmidt, 1936 e *E. m. micrurus* Dunn & Bailey, 1939; *E. ocellatus* Peters, 1868; e *E. pseudocoralis* Roze, 1959. Distribui-se de Honduras até o sul do Brasil (PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970; VANZOLINI, 1986). Este gênero é essencialmente

definido pela tendência de apresentar dentição opistoglifodonte (dentes pós-diastemais sulcados) e padrão de coloração “coral” em anéis transversais inteiros e coloridos (PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970; ROZE, 1959). A presença de dentes pós-diastemais sulcados ou acanalados é uma característica variável dentro das espécies de *Erythrolamprus*. Segundo ROZE (*op.cit.*), este gênero é o exemplo mais ilustrativo da condição polimórfica áglifo/opistóglifo entre os colubrídeos. O padrão de colorido "coral" (anéis vermelhos, pretos e brancos) é reconhecidamente um reflexo da relação mimética das espécies deste gênero com o modelo presente nas “corais verdadeiras” do gênero *Micrurus* (MARQUES & PUORTO, 1991), e por isso deve ser interpretado com cautela, do ponto de vista filogenético. A existência de outros "mímicos" (corais falsas) pertencentes a outras tribos, subfamílias e mesmo de uma outra família (Aniliidae), mostra a ocorrência de notáveis convergências (POUGH et al., 1988). Da mesma maneira, é necessária uma análise cuidadosa da tendência a apresentar dentição do tipo opistóglifa, que pode estar relacionada à dieta ofiófaga, característica deste gênero (MARQUES & PUORTO, 1994), uma vez que a influência da dieta sobre a morfologia das estruturas tróficas do crânio das serpentes é conhecida (CAMILLERI & SHINE, 1990). A presumível relação mimética entre *Erythrolamprus* e *Micrurus* foi estudada por MERTENS (1956). Mais tarde, EMSLEY (1966) relacionou o padrão de coloração de *E. ocellatus* (em que o tradicional padrão anelado é substituído por manchas ocelares) à ausência do modelo *Micrurus* na ilha de Tobago. WICKLER (1968), POUGH (1988) e CAMPBELL & LAMAR (1989) reforçaram os argumentos a favor das relações miméticas entre corais verdadeiras e falsas. SAZIMA & ABE (1991) estudaram de maneira comparativa a ecologia e o comportamento defensivo de várias espécies de corais verdadeiras e falsas, concluindo que tanto convergência quanto afinidades filogenéticas podem estar relacionadas às semelhanças encontradas entre elas. No mesmo ano, MARQUES & PUORTO (1991) investigaram o polimorfismo de *E. aesculapii*, obtendo grande correlação entre os diferentes padrões desta espécie e os padrões de duas espécies simpátricas de *Micrurus* (*M. frontalis* e *M. corallinus*), corroborando a hipótese de mimetismo entre as espécies. MARQUES & PUORTO (1994) estudaram posteriormente o comportamento

alimentar e a dieta de *E. aesculapii*, confirmando o caráter eminentemente ofiófago desta espécie. Este caráter pode ser considerado uma novidade evolutiva em Xenodontini, bem como a hipertrofia da glândula de Duvernoy, caráter este também registrado por aqueles autores, e diretamente relacionado ao hábito alimentar.

Histórico taxonômico: WAGLER (1830) descreve o gênero *Erythrolamprus* para abrigar as espécies *Coluber aesculapii* Linnaeus, 1758, *C. agilis* Linnaeus, 1758 e *C. venustissimus* Wied, 1821, baseado em caracteres foliódicos e de coloração. As espécies *C. agilis* e *C. venustissimus* são atualmente consideradas sinônimas de *E. aesculapii*. O polimorfismo apresentado por esta espécie determinou a descrição de vários táxons distintos. FITZINGER (1843) descreve *Erythrophis*, designando como espécie tipo *Erythrolamprus venustissimus* (Wied). Este gênero não seria utilizado posteriormente por nenhum autor. Um pouco mais tarde, DUMÉRIL, BIBRON & DUMÉRIL (1854) descrevem três novas espécies: *Erythrolamprus milberti*, *E. intricatus* e *E. baupertuisi* (todas sinônimos de *E. aesculapii*). No catálogo do Museu Britânico, GÜNTHER (1858) apresenta a variação encontrada em *Erythrolamprus venustissimus* (= *E. aesculapii*) como uma série de variedades ("A", "B", "C" e "D"). COPE (1860) descreve *E. albopustulatus* (= *E. aesculapii*). JAN (1863) revisa a espécie *E. aesculapii* e considera a existência de seis subespécies. A seguir, PETERS (1868) descreve a espécie *E. ocellatus* (considerada atualmente como espécie válida). No mesmo ano, COPE (1868) descreve a espécie *Opheomorphus mimus* (= *Erythrolamprus mimus*, espécie também considerada válida). GARMAN (1883) descreve a espécie *E. guentheri* (válida atualmente) para a "variedade D" de *E. venustissimus* em GÜNTHER (1858). Posteriormente, SCHMIDT (1936) descreve *Erythrolamprus aesculapii impar* (= *E. mimus impar*). DUNN & BAILEY (1939) revisam o gênero e elevam *E. aesculapii bizona* Jan à categoria de espécie. Realocaram *Opheomorphus mimus* Cope em *Erythrolamprus*, reconhecendo três subespécies: *E. m. mimus*, *E. m. impar* (realocação de *E. aesculapii impar* Schmidt) e *E. m. micrurus*, descrita como nova naquela oportunidade. MACHADO (1945) atesta a presença de *E. aesculapii monozona* para o Estado do Rio de Janeiro, Brasil, reconhecendo duas outras subespécies como também ocorrentes no Brasil:

E.a.[aesculapii] e *E. a. venustissima*. Alguns anos depois, MERTENS (1956), em trabalho sobre as relações miméticas entre as cobras corais, reconhece como válida a subespécie *E. aesculapii tetrazona* Jan. ROZE (1959) revisa o gênero para a Venezuela, descrevendo duas novas espécies: *E. pseudocorallus* e *E. baileyi* (= *E. a. aesculapii*). HOGE & LANCINI (1960) mencionam a possível sinonímia entre *E. baupertuisi* e *E. a. aesculapii*, endereçando para estudos futuros a confirmação desta hipótese. Alguns anos após, EMSLEY (1966) estuda exemplares de *E. ocellatus* da ilha de Tobago, concluindo ser este táxon melhor alocado como uma subespécie válida de *E. aesculapii*. PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970) reconhecem seis espécies, uma com cinco e outra com três subespécies, e apresentam chaves de identificação para as mesmas. CUNHA & NASCIMENTO (1980), confirmando as suspeitas de HOGE & LANCINI (1960), sinonimizam *E. baupertuisi* com *E. a. aesculapii*. ABUYS (1983) revisa o gênero para o Suriname, descrevendo os exemplares de *E. aesculapii* daquele país. CAMPBELL & LAMAR (1989) questionam a sinonímia entre *E. baupertuisi* e *E. a. aesculapii*, com base na análise de caracteres morfológicos, coloração e escutelação. ABUYS (1990) descreve um exemplar que não se encaixa nas diagnoses das espécies atualmente aceitas, sugerindo que a mesma possa pertencer a um novo táxon. HARDY JR. & BOOS (1995) revisam o gênero para Trinidad e Tobago, revalidando *E. ocellatus* com base na análise de caracteres morfológicos, coloração e isolamento geográfico. Várias obras enfocando faunas regionais oferecem redescritões das espécies de *Erythrolamprus*, como por exemplo ROZE (1966), CUNHA & NASCIMENTO (1978; 1993), PÉREZ-SANTOS & MORENO (1988; 1991), CEI (1993).

Morfologia hemipeniana: ZAHER (1999) sintetiza as referências constantes na literatura e apresenta descrições comparativas da morfologia hemipeniana das espécies do gênero.

Anatomia craniana: DIXON (1930) apresenta uma ilustração do crânio de *E. aesculapii*

Citogenética: São conhecidos os cariótipos de *E. aesculapii* e *E. bizona*, ambas com número diplóide de 28 cromossomos (BEÇAK & BEÇAK, 1969; GUTIÉRREZ **et al.**, 1985). Em *E. bizona*, os cromossomos sexuais são sub-metacêntricos, sendo W menor que Z.

2. Gênero *Liophis* Wagler, 1830

O gênero *Liophis* Wagler (espécie-tipo *Coluber cobella* Linnaeus), segundo a conceituação atual, engloba 75 táxons com status específico ou subespecífico, distribuídas desde as Antilhas e América Central continental até o sul da América do Sul (MAGLIO, 1970; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970; DIXON, 1980). A história do gênero *Liophis* (**sensu lato**) é extremamente complexa e confusa, tendo sido descritos quase 300 táxons (espécies e subespécies) nos últimos 240 anos. Os táxons atualmente aceitos estão listados na Tabela 1.

DIXON (1980; 1989) foi o grande revisor da taxonomia do gênero *Liophis*. Dada a complexidade do problema, oriunda da profusão de táxons disponíveis na literatura, o autor optou por alocar todos os Xenodontini com morfologia generalizada em um só gênero, estabelecendo grupos de espécies com base em caracteres foliódóticos e de coloração. Assim, *Liophis* passou a abrigar as espécies relacionadas aos gêneros *Liophis* (**sensu stricto**), *Leimadophis* Fitzinger, 1843, *Lygophis* Fitzinger (**partim**), 1843 e *Dromicus* Bibron (**partim**), que eram os gêneros então aceitos naquela época. Naquele momento, a postura de Dixon foi “estratégica”, uma vez que as diagnoses desses gêneros eram pobres e falíveis. Isso pode ser visto com clareza ao utilizar-se as chaves dicotômicas do catálogo de PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970). Como uma revisão meticulosa das centenas de espécies e subespécies descritas está fora do escopo deste projeto, são aqui apresentadas somente as principais referências bibliográficas anteriores à revisão de DIXON (1980) – ou seja, aquelas que apresentam as descrições ou informações sistemáticas importantes sobre os gêneros colocados na sinonímia de *Liophis*. Em seguida, é apresentado o levantamento da literatura publicada após esta obra referencial.

Tabela I. Espécies e subespécies de *Liophis* WAGLER, 1830 correntemente aceites.

Táxon	Autor	Grupo de espécies / afinidades
<i>Liophis almadensis</i>	(Wagler, 1824)	Grupo viridis
<i>L. andinus</i>	Dixon, 1983	Grupo reginae
<i>L. anomalus</i>	(Günther, 1858)	Grupo anomalus
<i>L. atraventer</i>	Dixon & Thomas, 1985	Grupo viridis
<i>L. breviceps breviceps</i>	Cope, 1860	Grupo cobellus
<i>L. b. canama</i>	Roze, 1957	Grupo cobellus
<i>L. carajacensis</i>	Cunha, Nascimento & Ávila-Pires, 1985	Grupo viridis
<i>L. ceii</i>	Dixon, 1991	<i>L. almadensis</i>
<i>L. cobellus cobellus</i>	(Linnaeus, 1758)	Grupo cobellus
<i>L. c. dytiscus</i>	Dixon, 1983	Grupo cobellus
<i>L. c. taeniogaster</i>	Jan, 1863	Grupo cobellus
<i>L. c. trebbani</i>	Roze, 1958	Grupo cobellus
<i>L. cursor</i>	Lacépède, 1789	Grupo cursor
<i>L. dilepis</i>	Cope, 1862	Grupo lineatus
<i>L. elegantissimus</i>	(Koslowy, 1895)	Grupo anomalus
<i>L. epinephelus epinephelus</i>	Cope, 1862	Grupo reginae
<i>L. e. albiventris</i>	Jan, 1863	Grupo reginae
<i>L. e. bimaculatus</i>	Cope, 1899	Grupo reginae
<i>L. e. fraseri</i>	Boulenger, 1894	Grupo reginae
<i>L. e. juvenalis</i>	Dunn, 1937	Grupo reginae
<i>L. e. lamonae</i>	Dunn, 1944	Grupo reginae
<i>L. e. opisthoacenus</i>	Boulenger, 1908	Grupo reginae
<i>L. e. pseudocobellus</i>	Peracca, 1914	Grupo reginae
<i>L. festae</i>	Peracca, 1897	Grupo taeniurus
<i>L. flavifrenatus</i>	(Cope, 1862)	Grupo lineatus
<i>L. frenatus</i>	(Werner, 1909)	Grupo cobellus
<i>L. guentheri</i>	Peracca, 1897	Grupo viridis
<i>L. jaegeri jaegeri</i>	(Günther, 1858)	Grupo viridis
<i>L. j. coralliventris</i>	(Boulenger, 1894)	Grupo viridis
<i>L. janaleae</i>	Dixon, 2000	Grupo taeniurus
<i>L. juliae juliae</i>	(Cope, 1879)	Grupo cursor
<i>L. j. copeae</i>	Parker, 1936	Grupo cursor
<i>L. j. mariae</i>	Barbour, 1914	Grupo cursor
<i>L. lineatus</i>	(Linnaeus, 1758)	Grupo lineatus

Tabela I. Espécies e subespécies de *Liophis WAGLER, 1830* correntemente aceites (continuação).

Táxon	Autor	Grupo de espécies / afinidades
<i>L. longiventris</i>	Amaral, 1925	Grupo cobellus
<i>L. m. aryalleanae</i>	Dixon, 1985	Grupo viridis
<i>L. melanotus melanotus</i>	(Shaw, 1802)	
<i>L. m. laman</i>	Dixon & Michaud, 1992	
<i>L. m. neso</i>	Dixon & Michaud, 1992	
<i>L. meridionalis</i>	(Schenkel, 1901)	
<i>L. militaris militaris</i>	Linnaeus, 1758	Grupo lineatus
<i>L. m. chrysostrabus</i>	(Cope, 1868)	Grupo militaris
<i>L. m. amazonicus</i>	(Dunn, 1922)	Grupo militaris
<i>L. m. merremii</i>	(Wied, 1821)	Grupo militaris
<i>L. m. mossoroensis</i>	Hoge & Lima-Verde, 1972	Grupo militaris
<i>L. m. orinus</i>	(Griffin, 1914)	Grupo militaris
<i>L. m. semilanceus</i>	(Cope, 1862)	Grupo militaris
<i>L. m. intermedius</i>	Henle-K & Ehl, 1991	Grupo militaris
<i>L. ornatus</i>	(Garman, 1887)	Grupo cursor
<i>L. paucidens</i>	(Hoge, 1953)	Grupo lineatus
<i>L. perfuscus</i>	Cope, 1862	Grupo cursor
<i>L. poecilognus poecilognus</i>	(Wied, 1825)	Grupo viridis
<i>L. p. caesus</i>	(Cope, 1862)	Grupo viridis
<i>L. p. schotti</i>	(Schlegel, 1837)	Grupo viridis
<i>L. p. sublineatus</i>	Cope, 1860	Grupo viridis
<i>L. portoricensis portoricensis</i>	Henderson	
<i>L. p. anegadae</i>	Schwartz	
<i>L. problematicus</i>	Myers, 1986	<i>L. williamsi</i> ; Incertae sedis
<i>L. reginae reginae</i>	(Linnaeus, 1758)	Grupo reginae
<i>L. r. semilineatus</i>	(Wagler, 1824)	Grupo reginae
<i>L. r. macrostomus</i>	(Amaral, 1935)	Grupo reginae
<i>L. r. zweifelti</i>	(Roze, 1959)	Grupo reginae
<i>L. sagittifer sagittifer</i>	(Jan, 1863)	Grupo sagittifer afim de lineatus
<i>L. s. modestus</i>	(Koslowky, 1896)	Grupo sagittifer afim de lineatus
<i>L. taeniurus</i>	Tschudi, 1845	Grupo taeniurus
<i>L. torrenicola</i>	Donnelly & Myers, 1991	
<i>L. triscalis</i>	(Linnaeus, 1758)	Grupo cursor
<i>L. typhlus typhlus</i>	(Linnaeus, 1758)	Grupo viridis
<i>L. t. brachyurus</i>	(Cope, 1887)	Grupo viridis
<i>L. t. elaeoides</i>	(Griffin, 1916)	Grupo viridis

Tabela I. Espécies e subespécies de *Liophis WAGLER, 1830* correntemente aceites (continuação).

Táxon	Autor	Grupo de espécies / afinidades
<i>L. vanzolini</i>	Dixon, 1985	Grupo anomalus
<i>L. viridis viridis</i>	Günther, 1862	Grupo viridis
<i>L. v. prasinus</i>	Jan & Sordelli, 1866	Grupo viridis
<i>L. viti</i>	Dixon, 2000	Grupo taeniurus
<i>L. williamsi</i>	(Roze, 1958)	Grupo reginae? ; L. problematicus?

FITZINGER (1843) apresenta vários gêneros novos de serpentes. Seis deles são baseados em espécies atualmente associadas a *Liophis*: *Opheomorphus* (espécie-tipo *Coluber miliaris* Linnaeus), *Leimadophis* (espécie-tipo *Coronellā almadensis* Wagler), *Pariopeltis* (espécie-tipo *Coluber triscalis* Linnaeus), *Pseudophis* (espécie-tipo *Xenodon schotti* Schlegel), *Calophis* (espécie-tipo *Coluber cursor* Lacépède) e *Lygophis* (espécie-tipo *Herpetodryas lineatus* Schlegel, 1837 = *Coluber lineatus* Linnaeus, 1758). Apesar das descrições destes gêneros nunca terem sido publicadas (VANZOLINI, 1977), os nomes são considerados disponíveis por apresentarem indicação (designação de espécies-tipo). COPE (1863) descreve o gênero *Rhadinaea*. O mesmo autor (COPE, 1878) apresenta a descrição original do gênero *Aporophis*. BOULENGER (1894) redescreve os gêneros *Liophis* Wagler, *Rhadinaea* Cope e *Aporophis* Cope, onde aloca as espécies até então descritas e atualmente incluídas em *Liophis*. BOULENGER (1894) provavelmente desconhecia ou não aceitava os gêneros criados por FITZINGER (1843), pois não existem referências a estes em nenhum lugar da sua obra. O gênero *Dromicus* Bibron, no entender de Boulenger, não abrigava nenhuma espécie atualmente relacionada a *Liophis*. AMARAL (1927) chama a atenção para esta omissão de BOULENGER (1894), revalidando e rearranjando *Leimadophis* Fitzinger. Neste trabalho, também sinonimiza *Rhadinaea* Cope em *Liophis* Wagler. AMARAL (1930a,b) rearranja as espécies constantes em BOULENGER (1894), sinonimizando *Aporophis* Cope a *Lygophis* Fitzinger (por prioridade). Da mesma maneira, agrupa as espécies listadas por Boulenger em *Dromicus* e *Liophis* num único gênero, *Leimadophis* Fitzinger. Considerou também *Rhadinaea* Cope sinônimo de *Liophis* Wagler. DUNN (1932; 1944) redefine *Leimadophis*, *Liophis* e *Lygophis* pela presença/ausência de diástema no maxilar, presença/ausência de fossetas apicais em escamas dorsais e pelo padrão de desenho dorsal, considerando *Rhadinaea* um gênero válido. AMARAL (1944) discute as características até então utilizadas para diagnosticar aqueles gêneros, reafirmando sua posição sobre o assunto

(AMARAL,1930a,b), "estimulando, desse modo, outros investigadores a esclarecer o assunto por meio de minuciosa revisão". PETERS (1963) demonstra que a presença de diástema maxilar, empregada por DUNN (1932) para diferenciar *Liophis* e *Leimadophis* é inviável para este fim, dada a variabilidade intraespecífica por ele verificada na espécie-tipo de *Liophis*. PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970) consideram válidos os gêneros *Dromicus*, *Leimadophis*, *Liophis* e *Lygophis*. MAGLIO (1970) revisa os xenodontíneos das Antilhas, definindo grupos de espécies de acordo com caracteres morfológicos externos, osteologia craniana e morfologia dos hemipênis. Um desses grupos ("melanotus group") incluía os Xenodontini das Antilhas. A presença de discos apicais nos lobos do hemipênis é considerado por MAGLIO (1970) como forte evidência das relações dessas espécies com aquelas do complexo *Leimadophis/ Dromicus*. Na oportunidade, sugere sinonimizar esses dois táxons, devendo então prevalecer o nome *Dromicus* Bibron por prioridade. MYERS (1974) revisou e redefiniu *Rhadinaea* Cope, mostrando ser este um grupo distante de *Liophis/Leimadophis/Lygophis/Dromicus*. CUNHA & NASCIMENTO (1976) revisam as espécies de *Liophis* ocorrentes na região leste do Pará. HOGE, ROMANO & CORDEIRO (1977) analisam o status de *Leimadophis poecilogyrus amazonicus*, aceitando a proposta de MAGLIO (1970) de sinonímia de *Leimadophis* Fitzinger em *Dromicus* BIBRON. DIXON & MARKEZICH (1979) revalidam e redescrevem *Liophis taeniurus* TSCHUDI. DIXON (1980) redefine *Liophis* Wagler, ao qual sinonimiza *Lygophis* Fitzinger, *Leimadophis* Fitzinger e *Dromicus* Bibron. O mesmo autor (DIXON, 1981) revisa as espécies de *Liophis* das Pequenas Antilhas, redescrevendo *L. ornatus* (GARMAN), *L. cursor* (LACÉPÈDE), *L. perfuscus* (Cope), *L. triscalis* (Linnaeus) e *L. juliae* (Cope). DIXON & THOMAS (1982) redefinem *Liophis sagittifer* (Jan), passando *Rhadinaea modesta* Koslowsky para o status de subespécie da mesma. DIXON (1983a) revisa *Liophis etinephelus* Cope e reduz à categoria de subespécies desta *L. bimaculatus* Cope, *L. albiventris* Jan, *L. pseudocobella* Peracca e *L.*

fraseri Boulenger. DIXON (1983b) define o "grupo *Liophis cobella*", no qual agrupa *L. cobella* Linnaeus, *L. breviceps* Cope, *L. frenatus* (Werner) e *L. longiventris* Amaral. DIXON (1983c) reavalia o status de *Liophis miliaris*, que já havia sido revisado por GANS (1964), passando *L. amazonicus* (Dunn), *L. chrysostomus* (Cope) e *L. mossoroensis* Hoge & Lima-Verde à categoria de subespécies da mesma. *L. purpurans* é sinonimizada a *L. miliaris*. DIXON (1983d) revisa *Liophis reginae* (Linnaeus) e *L. williamsi* (Roze), descrevendo como espécie nova *L. andinus*. CUNHA, NASCIMENTO & ÁVILA-PIRES (1983) descrevem *Liophis carajasensis*. ABUYS (1984a,b) , desconhecendo ou não aceitando o trabalho de DIXON (1980), descreve as espécies associadas a *Leimadophis*, *Liophis* e *Lygophis* ocorrentes no Suriname. MIRANDA & COUTURIER (1984) revisam *Liophis typhlus* para a Argentina, questionando as subespécies até então aceitas. DIXON (1985a) revisa *Liophis anomalus* (Günther) e *L. elegantissimus* Koslowsky, descrevendo também uma espécie nova afim destas, *L. vanzolinii*. DIXON (1985b) descreve *L. maryellenae*. No mesmo ano DIXON & THOMAS (1985) descrevem *Liophis atraventer*. MYERS (1986) descreve uma nova espécie, *Liophis problematicus*, discutindo de forma crítica a inadequação do conceito genérico de *Liophis*. DIXON (1987) revisa as "espécies verdes" de *Liophis*: *L. typhlus*, *L. jaegeri*, *L. viridis* e *L. guentheri*. MICHAUD & DIXON (1987) revisam o "complexo *Liophis lineatus*" (*L. lineatus* (Linnaeus), *L. flavifrenatus* (Cope), *L. meridionalis* (Schenkel), *L. dilepis* (Cope) e *L. paucidens* (HOGE)). LEMA (1989), independentemente, revisa e descreve as espécies deste complexo ocorrentes no nordeste do Brasil. DIXON (1989) publica um "check-list", com chaves dicotômicas e mapas de distribuição para as espécies de *Liophis*, sintetizando os dados apresentados em trabalhos anteriores. CABRERA (1991) apresenta dados complementares à descrição de *Liophis vanzolinii*. DIXON (1991) revisa *Liophis abradensis* (Wagler), descrevendo na oportunidade uma nova espécie, *L. ceii*. DIXON & MARKEZICH (1992) reavaliam a taxonomia e variação geográfica de *Liophis poecilogyrus*

(Wied), reconhecendo a existência de quatro subespécies: *L. p. poecilogyrus*, *L. p. caesius* (Cope), *L. p. schotti* (Schlegel) e *L. p. sublineatus* (Cope). DIXON & MICHAUD (1992) revisam *L. melanotus* (Shaw), descrevendo duas novas subespécies: *L. m. lamari* e *L. m. nesos*. DIXON (2000) descreve duas espécies novas, procedentes do noroeste da América do Sul, *L. janaleeae* e *L. vitti*, afins de *L. taeniurus*.

Morfologia hemipeniana: ZAHER (1999) sintetiza as referências constantes na literatura e apresenta descrições comparativas das espécies do gênero. OUTEIRAL *et al.* (1995) ilustram o hemipênis de *Liophis typhlus*.

Anatomia craniana: FABIÁN-BEURMANN (1970) descreve a osteologia craniana de *Liophis miliaris*. Mais tarde, a mesma autora (FABIÁN-BEURMANN, 1973; 1975) compara, respectivamente, a anatomia craniana de *L. miliaris*, *L. anomalus* e *L. jaegeri* e de *Leimadophis poecilogyrus* a *Leimadophis almadensis*. MORO (1994) compara a musculatura cefálica das espécies *L. sagittifer*, *L. guentheri* e *L. poecilogyrus*. A mesma autora fornece dados sobre a musculatura de várias espécies do gênero (MORO, 1999).

Citogenética: *Liophis miliaris* e *L. epinephelus* têm número cromossômico diplóide igual a 28 (BEÇAK & BEÇAK, 1969; GUTIÉRREZ *et al.*, 1985). Em *L. miliaris*, o cromossomo sexual W é acrocêntrico, um pouco menor do que o Z.

3. Gênero *Lystrophis* Cope, 1885

O gênero *Lystrophis* é caracterizado pela presença de um focinho muito curto e elevado, em que o escudo rostral tem forma de âncora, projetando-se para trás até o ponto de sutura entre os pré-frontais e o frontal, separando os escudos internasais. A presença de um número pequeno de dentes maxilares, bem como a existência de escudos sub-caudais pares, o

diagnosticam em relação a *Heterodon* Latreille, muito similar na morfologia externa e padrões de coloração (WEAVER, JR., 1965; OREJAS-MIRANDA, 1966; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970; HOGE et al., 1975). Seis espécies são atualmente alocadas no gênero *Lystrophis*: *L. dorbignyi* (Dum., Bibr. & Dum., 1854), espécie-tipo, com quatro subespécies descritas: *L. d. dorbignyi* (Dum., Bibr. & Dum., 1854), *L. d. chacoensis* Lema, 1994, *L. d. orientalis* Lema, 1994 e *L. d. uruguayensis* Lema, 1994; *L. histricus* (Jan,1863); *L. matogrossensis* Scrocchi & Cruz, 1993; *L. nattereri* (Steindachner,1867); *L. pulcher* (Jan,1863) e *L. semicinctus* (Dum., Bibr. & Dum., 1854). Este gênero distribui-se da região central da Argentina até o sudeste do Brasil, Bolívia, Paraguai e Uruguai (OREJAS-MIRANDA, 1966; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970; SCROCCHI & CRUZ, 1993).

O gênero *Lystrophis* é criado por COPE (1885) para alocar as espécies sul-americanas de *Heterodon* Latreille. O conceito de DUMÉRIL et al. (1854) sobre *Heterodon* incluía espécies ocorrentes na América do Norte, América do Sul e Madagascar, sendo baseado inteiramente em caracteres morfológicos externos e dentição. Essa opinião é seguida por autores subseqüentes na descrição de espécies sul-americanas similares (JAN, 1863; STEINDACHNER, 1867). A extraordinária semelhança entre as espécies, especialmente entre aquelas presentes no Novo Mundo, leva PETERS (1953) a afirmar que “as diferenças entre *Heterodon* e *Lystrophis* são basicamente superficiais e que a distinção de *Lystrophis* [como um gênero à parte] foi mantida por causa da grande separação geográfica”. Ambos os gêneros apresentam, além da semelhança na morfologia, padrão de coloração e proporções corporais, um focinho muito curto e acuminado (com a escama rostral modificada), e similaridades cranianas – maxilares muito curtos, com poucos dentes, dispostos de forma dicranteriana. Estas similaridades poderiam ser explicadas por duas hipóteses alternativas: convergência ou relacionamento filogenético (OREJAS-MIRANDA, 1966). Três características morfológicas –

a presença de glândulas adrenais muito desenvolvidas, a morfologia particular da musculatura do tronco e a posição relativa do músculo **adductor mandibulae externus superficialis**; e uma característica biológica – dieta essencialmente anurófaga – são apresentadas por SMITH (1964) como fortes evidências de proximidade filogenética entre *Lystrophis*, *Xenodon* e *Heterodon* (e talvez *Lioheterodon*). Baseado nisso, UNDERWOOD (1967) discute detalhes da anatomia craniana desses gêneros de forma comparada, resumindo o conhecimento anatômico existente e concordando com esse arranjo. Apesar da grande similaridade morfológica observada entre *Lystrophis* e *Heterodon*, evidências favoráveis à hipótese de convergência originam-se do estudo acurado da morfologia e ornamentação hemipenianas, iniciado por COPE (1900) e utilizado por DUNN (1928) para colocar esses gêneros em diferentes subgrupos da Sub-Família Ophiinae (=Xenodontinae), em função das diferenças apresentadas na ornamentação apical do hemipênis (respectivamente, discado e capitado). Esquemas classificatórios posteriores consideram *Heterodon* e *Lystrophis* em distintos grupos de Xenodontinae (DOWLING & DUELLMAN, 1978; JENNER, 1981; JENNER & DOWLING, 1985). Dados imunológicos apresentados por CADLE (1984c; 1988) vieram corroborar o distanciamento filogenético entre as espécies desses gêneros. Enquanto uma análise abrangente do relacionamento dos gêneros de Xenodontinae não é realizada (o que envolve o teste de monofiletismo da maioria das tribos reconhecidas), *Heterodon* deve ser mais propriamente incluído como um Xenodontinae *incertae sedis*. Por outro lado, *Lystrophis* apresenta características morfológicas e anatômicas (especialmente da anatomia craniana e ornamentação hemipeniana) que atestam sua alocação dentro da Tribo Xenodontini. Evidências de que o gênero *Lystrophis* representa um grupo monofilético são apresentadas por MORO (1999), baseadas na análise da musculatura craniana.

Histórico Taxonômico: FITZINGER (1826) apresenta o novo táxon *Rhinostoma nasua* (= *Lystrophis dorbignyi*). No entanto, por não ser acompanhado de uma descrição, definição ou indicação, este nome é considerado *nomem nudum* (VANZOLINI, 1977). DUMÉRIL *et al.* (1854) descrevem *Heterodon dorbignyi* e *H. semicinctus*. GÜNTHER (1858) mantém em seu catálogo estas espécies sob o gênero *Heterodon*. JAN (1863) descreve *Heterodon histricus* e *H. pulcher*. Estas espécies são ilustradas na iconografia de JAN & SORDELLI (1860-1881). STEINDACHNER (1864) menciona um exemplar de *H. histricus* coletado por Natterer no interior do Brasil, com características que o diferenciam do tipo. Mais tarde (STEINDACHNER, 1867), utiliza-o como tipo de uma espécie nova, *Heterodon nattereri*. COPE (1885) cria o gênero *Lystrophis* para abrigar as espécies sul-americanas outrora associadas a *Heterodon* Latreille. A diagnose desse gênero é baseada na escutelação do corpo e em sua distribuição geográfica (sul-americana, em contraposição a *Heterodon*, com três espécies norte-americanas). BOULENGER (1894) considera *L. nattereri* um sinônimo de *L. histricus* e *L. pulcher* sinônimo de *L. semicinctus*, no que é seguido por diversos autores (AMARAL, 1930b, c; 1937). MÜLLER (1928) descreve a subespécie *L. semicinctus weiseri*, que é invalidada logo a seguir por AMARAL (1930 a). LEMA (1961) estuda a variação das manchas dorsais em *L. dorbignyi*, denotando o polimorfismo existente. BAILEY (1962) apresenta o problema nomenclatural causado pela prioridade de *Rhinostoma*. Em função desse impasse, encaminha proposta para a comissão de nomenclatura zoológica propondo a manutenção do gênero *Lystrophis*. Esta moção é aprovada (INT. COMM. ZOOLOG. NOM., 1964), suprimindo a utilização de *Vipera (Rhinostoma) nasua* Wagler, 1830, sinônimo sênior de *L. dorbignyi* Dum., Bibr. & Dum. OREJAS-MIRANDA (1966) efetua a primeira revisão do gênero, redescrivendo as espécies *L. dorbignyi*, *L. histricus* e *L. semicinctus*, ocorrentes no Uruguai. PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970) apresentam chaves de identificação, sinonímia e

distribuição geográfica para as espécies do gênero. HOGE *et.al* (1975) revalidam *L. nattereri* Steindachner, com base em caracteres folidóticos, de coloração e de osteologia craniana. CEI (1986) fornece redescritões para as espécies ocorrentes no norte e nordeste da Argentina. VIÑAS & OLMEDO (1988) apresentam a variação cromática em exemplares de *L. histricus* procedentes da Argentina. SCROCCHI & CRUZ (1993) efetuam uma revisão das espécies de *Lystrophis*, descrevendo uma nova espécie, *L. matogrossensis* e revalidando *L. pulcher* Jan. LEMA (1994) considera a existência de subespécies para *Lystrophis dorbignyi*.

Morfologia hemipeniana: ZAHER (1999) sintetiza as referências constantes na literatura e apresenta descrições comparativas das espécies do gênero.

Anatomia craniana: MORO (1999) apresenta caracteres da musculatura craniana para todas as espécies do gênero.

Citogenética: Dados sobre o cariótipo de *Lystrophis* não foram encontrados na literatura.

4. Gênero *Umbrivaga* Roze, 1964

O gênero *Umbrivaga* ROZE, 1964 foi definido com base em caracteres folidóticos, padrão de desenho e na posição peculiar dos dentes pós-diastemais e pré-maxilar projetados para trás (ROZE, 1964). Como foi dito acima, nem a folidose nem o padrão de coloração fornecem dados suficientes para a reconstrução de filogenias e, em função de sua grande plasticidade, são muitas vezes mal interpretados sob a perspectiva filogenética. O mesmo pode-se dizer da dentição. Conclui-se que o status genérico de *Umbrivaga* merece também ser reavaliado.

O gênero *Umbrivaga* Roze é composto por três espécies bastante raras: *U. mertensi* Roze, 1964, a espécie tipo; *U. pyburni* Markezich & Dixon, 1979 e *U. pygmaea* (Cope, 1868). Distribui-se apenas no norte da América do Sul, na Venezuela, no Equador e na Colômbia (PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970; MARKEZICH & DIXON, 1979).

Histórico Taxonômico: COPE (1868) descreve *Liophis pygmaeus*. Mais tarde, BOULENGER (1894) redescreve a espécie, mantendo a alocação genérica dada por COPE. ROZE (1964) descreve *Umbrivaga mertensi*, fornecendo diagnose e chave para espécies potencialmente confundíveis, então relacionadas aos gêneros *Leimadophis* Fitzinger e *Urotheca* Bibron. MARKEZICH & DIXON (1979) revisam *Umbrivaga*, descrevendo uma espécie nova, *U. pyburni*. Com base em opinião emitida por Myers, alocam *Liophis pygmaeus* Cope no gênero *Umbrivaga*.

Morfologia hemipeniana: Foram descritos os hemipênis de *U. mertensi* (ROZE, 1964) e *U. pyburni* (MARKEZICH & DIXON, 1979).

Anatomia craniana: São conhecidos apenas dados sobre a morfologia dos ossos pré-maxilar, maxilar, palatino e pterigóide (ROZE, 1964; MARKEZICH & DIXON, 1979).

Citogenética: Dados sobre o cariótipo de *Umbrivaga* não foram encontrados na literatura.

5. Gênero *Waglerophis* Romano & Hoge, 1973

O gênero *Waglerophis* Romano & Hoge, 1973 foi criado para abrigar a espécie *Xenodon merremii*. Dos gêneros relacionados em Xenodontini, este é seguramente o mais bem definido por fundamentar-se em características da musculatura e osteologia cefálicas e hemipenianas que conferem à espécie uma morfologia muito distinta da encontrada nas espécies de *Xenodon*,

pretensamente o grupo-irmão de *Waglerophis*. No entanto, em função deste último gênero ser monotípico, os caracteres diagnósticos devem ser revistos através de uma análise global que envolva todos os Xenodontini, pois aparentemente as características derivadas de *W. merremii* correspondem apenas a autapomorfias, que não necessariamente justificam a validade desse gênero. *Waglerophis merremii* é uma espécie restrita à América do Sul, onde ocorre das Guianas até o centro da Argentina (PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970). Apresenta comportamento peculiar de intimidação, descrito por AMARAL (1934) e mais tarde analisado em maior detalhe por LAVILLA et al. (1979).

Histórico taxonômico: WAGLER (1824) descreve o gênero *Ophis* e sua espécie-tipo, *O. merremii*. FITZINGER (1826) a aloca no gênero *Xenodon* Boie. GÜNTHER (1858) considera esta espécie sinônima de *Xenodon rhabdocephalus* Wied [sic]. O mesmo autor, alguns anos depois (GÜNTHER, 1863) descreve *Xenodon irregularis*. BOULENGER (1894) considera *Ophis merremii* uma espécie válida do gênero *Xenodon*, sinonimizando nela *X. irregularis* Günther. BACQUÉ (1906) descreve *Trigonocephalus flavescens* e *T. alternatus binocularius* (= *W. merremii*). A espécie é mantida no gênero *Xenodon* até o início da década de 70, quando é criado o gênero *Waglerophis* Romano & Hoge, 1973, em função da grande divergência morfológica e anatômica apresentada por *X. merremii* em relação às outras espécies. ZAHER (1999: 40), com base na morfologia hemipeniana e musculatura craniana, discute a estreita relação entre esses gêneros, advertindo que a manutenção do gênero *Waglerophis* implicaria no parafiletismo de *Xenodon*.

Morfologia Hemipeniana: ZAHER (1999) sintetiza as referências constantes na literatura e apresenta uma descrição e ilustrações do hemipênis.

Anatomia craniana: O aparelho de mordedura (musculatura e ossos cefálicos) bastante particular de *W. merremii* chamou a atenção de vários pesquisadores. E.G. BOULENGER (1915) mostra a existência de um maxilar verticalmente móvel nessa espécie. HAAS (1931) apresenta uma ilustração e discute a musculatura cefálica. ANTHONY & SERRA (1949; 1951) e ANTHONY (1955) descrevem detalhadamente a anatomia cefálica dessa espécie.

Citogenética: O número diplóide de *W. merremii* corresponde a 30. O cromossomo W é metacêntrico e um pouco menor que o cromossomo Z (BEÇAK & BEÇAK, 1969).

6. Gênero *Xenodon* Boie, 1827

O gênero *Xenodon* Boie conta atualmente com cinco espécies: *X. severus* Linnaeus, 1758 (espécie-tipo); *X. bertholdi* Jan, 1863; *X. guentheri* Boulenger, 1894; *X. newwiedii* Günther, 1863; *X. rabdocephalus* (Wied, 1824), esta com duas subespécies: *X. r. rabdocephalus* e *X. r. mexicanus* Smith, 1940. Este gênero distribui-se desde o México até a Argentina, a leste dos Andes (PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970).

Histórico taxonômico: WIED (1824) descreve *Coluber rabdocephalus* (= *Xenodon*) e *C.[oluber] saurocephalus* (= *X. severus*). BOIE (1827) descreve o gênero *Xenodon*, espécie-tipo *Coluber severus* Linnaeus. SCHLEGEL (1837) propõe a emenda *X. rhabdocephalus* (para *rabdocephalus*). GÜNTHER (1858) reconhece oito espécies para o gênero *Xenodon*. JAN (1863) descreve *Xenodon bertholdi*. GÜNTHER (1863) descreve *X. newwiedii*. PETERS (1864) descreve *X. angustirostris* (= *X. rabdocephalus*). COPE (1868) descreve *X. suspectus* (= *X. rabdocephalus*) e apresenta emenda para *X. newwiedii* (*X. newwiedii*). PETERS (1880) descreve *Xenodon punctatus*. COPE (1885) descreve a espécie *X. bipraeoculis* (= *X. rabdocephalus*). COPE (1893) descreve o gênero *Acanthophallus*, determinando como espécie-tipo *X. colubrinus* GÜNTHER. BOULENGER (1894) considera a existência de seis espécies de *Xenodon*. Nesse trabalho, *X. rabdocephalus* WIED é considerado um composto (parte *X. colubrinus*, parte *X. merremii*). A emenda feita por COPE (1868) é desconsiderada por BOULENGER (1894); *X. punctatus* Peters é transferida para o gênero *Pseudoxyrhopus* Günther e uma nova espécie, *X. guentheri*, é descrita. LUTZ & MELLO (1922) descrevem a espécie *X. hemileucurus* (= *X. newwiedii*). WERNER (1924) descreve *Procteria viridis* (= *Xenodon werneri*). SMITH (1940) descreve a espécie *X. mexicanus*. SCHMIDT (1941) revisa *X. rabdocephalus* e considera *X. mexicanus* Smith como subespécie da primeira. TAYLOR (1951) redescrive *X. bertholdi* Jan. HOGE (1958)

revisa *X. punctatus* Werner e transfere-a para o gênero *Sordellina* Procter. EISELT (1963) aloca *Procteria viridis* Werner em *Xenodon*, propondo o epíteto específico *X. weneri*, em decorrência de *X. viridis* estar pré-ocupado por *Xenodon viridis* Dum., Bibr. & Dum., 1854 (= *Macropisthodon plumbicolor* Cantor *sensu* BOULENGER, 1894). PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970) apresentam chaves de identificação para as espécies até então reconhecidas, não incluindo *X. weneri* Eiselt, por desconfiar que possa ser sinônimo de *X. suspectus* Cope. ROMANO & HOGE (1973) retiram *X. merremii* do gênero, criando o gênero monotípico *Waglerophis* para acomodar esta espécie. GASC & RODRIGUES (1980) confirmam a validade de *X. weneri*, citando sua ocorrência para a Guiana Francesa. DIXON (1983e) sinonimiza *X. suspectus* Cope a *X. r. rabdocephalus* (Wied). ABUYS (1986) redescreve *X. r. rabdocephalus* (Wied), *X. severus* (Linnaeus) e *X. weneri* Eiselt com base em exemplares do Suriname. YUKI (1993), baseando-se exclusivamente em caracteres hemipenianos, designa um gênero novo, *Thalesius*, para acomodar *X. weneri*.

ZAHER (1999) discute os caracteres diagnósticos de *Thalesius* e argumenta a favor da sinonimização desse gênero com *Xenodon*.

Morfologia Hemipeniana: ZAHER (1999) sintetiza os dados existentes na literatura, apresenta descrição detalhada e ilustração do hemipênis.

Anatomia craniana: dados sobre a musculatura mandibular são apresentados por HAAS (1931) e UNDERWOOD (1967). ROMANO & HOGE (1973) ilustram o crânio de *X. severus*.

Citogenética: São conhecidos os cariótipos de duas espécies: *X. neuwiedii* tem número diplóide de cromossomos igual a 30, sendo os cromossomos sexuais metacêntricos, W menor do que Z (BEÇAK & BEÇAK, 1969); *X. rabdocephalus* tem número diplóide igual a 34, com o cromossomo sexual Z submetacêntrico e o cromossomo W metacêntrico, um pouco menor que o Z (GUTIÉRREZ *et al.*, 1985).

Referências Bibliográficas

- ABUYS, A. 1983. The snakes of Surinam, part 8: Subfamily Xenodontinae (Genera *Erythrolamprus*, *Helicops*, and *Hydrodynastes*. **Litt. Serp.** 3(6): 203-212.
- _____. 1984a. The snakes of Surinam, part 9: Subfamily Xenodontinae (Genera *Hydrops*, *Imantodes*, and *Leimadophis*. **Litt. Serp.** 4(2): 63-74.
- _____. 1984b. The snakes of Surinam, part 10: Subfamily Xenodontinae (Genera *Leptodeira*, *Liophis*, and *Lygophis*. **Litt. Serp.** 4(5/6): 160-171.
- _____. 1986. The snakes of Surinam, part 16: Subfamily Xenodontinae (Genera *Waglerophis*, *Xenodon*, and *Xenopholis*. **Litt. Serp.** 6(5): 181-192.
- _____. 1990. An unknown *Erythrolamprus* from Surinam. **Litt. Serp.** 10 (5): 198-205.
- AMARAL, A. 1927. Sobre os nomes genéricos de ophídios, *Liophis* WAGLER, 1830 e *Leimadophis* FITZINGER, 1843. **Rev. Mus. Paulista** 15: 75-78.
- _____. 1930 a. Contribuição ao conhecimento dos ophídios do Brasil. IV. Lista remissiva dos ophídios do Brasil. **Mem. Inst. Butantan** 4 (1929): 71-125.
- _____. 1930 b. Estudos sobre ophídios neotrópicos. XVIII. Lista remissiva dos ophídios da região neotropical. **Mem. Inst. Butantan** 4 (1929): 129-271.
- _____. 1934. Curiosos hábitos e particularidades da boipeva (*Xenodon merremii* : Colubridae). **Bol. Biol** (N.S.) 2 (1): 1-3.
- _____. 1937. Contribuição ao conhecimento dos ophídios do Brasil. VIII. Lista remissiva dos ophídios do Brasil. **Mem. Inst. Butantan** 10 (1935/1936): 87-162.
- _____. 1944. Notas sobre a ofiologia neotropical e brasileira. 7. Formas de colubríneos de recente registro. **Papéis Avulsos Depto. Zool. S. Paulo** 5(7): 49-60.

- _____. 1978. **Serpentes do Brasil- Iconografia Colorida (Brazilian Snakes- A Color Iconography)**. São Paulo, Universidade de São Paulo/ Ed. Melhoramentos, 247 p.
- ANTHONY, J. 1955. Essai sur l'évolution anatomique de l'appareil venimeux des ophidiens. **Ann.Sc. Nat.** (Zool.-11e.ser.) **17**: 7-53.
- _____. & SERRA, R.G. 1949. Sur une particularité remarquable de l'appareil de la morsure chez une serpent aglyphe de l'Amérique tropicale, "*Xenodon merremii*". **Rev. Bras. Biol.** **9**(2):153-160.
- _____. & _____. 1951. Anatomie de l'appareil de la morsure chez *Xenodon merremii* B., serpent aglyphe de l'Amérique tropicale. **Arq. Mus. Nac. Rio de Janeiro** **42**: 21-47.
- BACQUÉ, 1906. Trois trigonocéphales du Paraguay. **Rev.Mus.La Plata** **12**: 111-119.
- BAILEY, J.R. 1962. *Lystrophis* Cope, 1885 (Reptilia); proposed validation under the plenary powers.Z.N. (S.)1484. **Bull. Zool. Nomencl.** **19** (3):164-169.
- _____. 1967. The synthetic approach to colubrid classification. **Herpetologica** **23** (2): 155-161.
- BEÇAK, W. & BEÇAK, M.L. 1969. Cytotaxonomy and chromosomal evolution in Serpentes. **Cytogenetics** **8**: 247-262.
- BIBRON, G. 1843. Reptiles, in DE LA SAGRA, R. **Histoire Physique, politique et naturelle de l'île de Cuba**. xviii + 242 p., atlas. Paris: Arthus Bertrand (1838-1843).
- BOIE, F. 1827. Über Merrem's Versuch eines Systems der Amphibien, Marburg,1820. Erste Lieferung: Ophidier. **Isis von Oken** **20**: 508-566.
- BONAPARTE, C. L. 1845. Specchio generale dei Sistemi Erpetologico ed Amphibiologico. *In*: Atti della sesta riunione degli scienziati Italiani, tenuta in Milano nel Settembre del MDCCCXLIV. Milano, Luigi di Giacomo Pirola: 376-378. (apud. ZAHER, 1991)
- _____. 1850. Conspectus Systematum Herpetologiae et Amphibiologiae. Lugdune Batavorum, Brill: 1 planche. (apud. ZAHER, 1991)

- _____. 1852. *Conspectus Systematum Herpetologiae et Amphibiologiae*. **Nuov. Ann. Sci. nat., Bologna**, sér. 3, 5: 89-96. (**apud**. ZAHER, 1991)
- BOULENGER, E. G. 1915. On a colubrid snake (*Xenodon*) with a vertically movable maxillary bone. **Proc. Zool. Soc. London**, 1915: 83-85.
- BOULENGER, G.A. 1893-96. **Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History)**. 3 volumes. London: Trustees of the British museum.
- _____. 1894. **Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History).Vol.2**. London, Trustees of the British Museum, xi + 382 p.
- BROGNIART, A.1800. Essai d'une classification naturelle des reptiles. **Bull. Sci. Soc. Philomat.** 11 (2) (35): 81-82, (36): 89-91, pl. (an 8). (**apud**. ZAHER, 1991)
- CABRERA, M.R. 1991. Novedades y comentarios sobre la corologia de *Liophis vanzolinii* (Serpentes: Colubridae). **Bol. Asoc. Herpetol. Argent.** 7 (2): 20-21.
- CADLE, J. E. 1984a. Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes: I. South American xenodontines. **Herpetologica** 40 (1): 8-20.
- _____. 1984b. Molecular systematics of neotropical xenodontine snakes: II. Central American xenodontines. **Herpetologica** 40 (1): 21-30.
- _____. 1984c. Molecular systematics of xenodontine colubrid snakes. III. Overview of xenodontinae phylogeny and the history of New World snakes. **Copeia** 1984: 641-652.
- _____. 1988. **Phylogenetic relationships among advanced snakes. A molecular perspective**. Univ. California Publ. Zool., 119: i-x + 1-77.
- _____. 1994. The colubrid radiation in Africa (Serpentes: Colubridae): phylogenetic relationship and evolutionary patterns based on immunological data. **Zool. J. Linn. Soc.** 110: 103-140.
- CAMILLERI, C. & SHINE, R. 1990. Sexual dimorphism and dietary divergence: differences in trophic morphology between male and female snakes. **Copeia** 1990 (3): 649-658.

- CAMPBELL, J.A. & LAMAR, W.W. 1989. **The venomous reptiles of Latin America.**
Ithaca, Comstock Publs.Assoc., 425 p.
- CARPENTER, C.C. & FERGUSON, G.W. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. **In: GANS, C. & TINKLE, D.W.(Eds.). *Biology of the Reptilia*, vol. 7.** London, Academic Press, p.335-554.
- CEI, J. M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. **Monog. Mus. Reg. Sci. Nat. Monogr. (Turin) 14:** 1-949.
- COPE, E.D. 1860. Catalogue of the Colubridae in the Museum of the Academy of Natural Sciences in Philadelphia, with notes and descriptions of new species, Part 2. **Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1860:** 241-266.
- _____. 1863. Descriptions of new American Squamata, in the museum of the Smithsonian Institution, Washington. **Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1863:**100-106.
- _____. 1868. An examination of the Reptilia and Batrachia obtained by the Orton Expedition to Ecuador and the Upper Amazon, with notes on other species. **Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 20:** 96-140.
- _____. 1877. Synopsis of the cold blooded vertebrates procured by Prof. James Orton during the exploration of Peru in 1876-77. **Proc. Amer. Phil. Soc., 17:** 33-49.
- _____. 1885. Twelfth contribution to the herpetology of Tropical America. **Proc. Amer. Phil. Soc. 22:** 167-194,pl.
- _____. 1886. An analytical table of the genera of snakes. **Proc. Amer. Phil. Soc. 23:** 479-499.
- _____. 1893 Prodnomus of a new system of the non-venomous snakes. **Amer. Nat. 27:** 477-483.
- _____. 1894. The classification of snakes. **Amer. Nat. 28:** 831-844, pls. 27-28.

- _____. 1895. The classification of the Ophidia. **Trans. Amer. Phil. Soc. (N.S.)** 18 (2): 186-219, pls. 14-33.
- _____. 1900. The crocodylians, lizards and snakes of North America. **Rep. U.S. Nat. Mus. 1898:** 153-1270, 36 pls.
- CUNHA, O.R. & NASCIMENTO, F.P. 1976. Ofídios da Amazônia. 9. O gênero *Liophis* Wagler, 1830, na região leste do Pará (Ophidia, Colubridae). **Bol. Mus. Paraense E. Goeldi (Zool.)** 85: 1-32, 2 pls.
- _____. & _____. 1978. Ofídios da Amazônia. As cobras da região leste do Pará. **Publ. Avulsas Mus. Par. E. Goeldi** 31: 1-218.
- _____. & _____. 1980. Ofídios de Roraima e notas sobre *Erythrolamprus bauperthuisii* Duméril, Bibron & Duméril, 1854, sinônimo de *Erythrolamprus aesculapii aesculapii* (Linnaeus, 1758). **Bol. Mus. Paraense Emilio Goeldi, N.S.(Zool.)** 102: 21 p., 1 pl.
- _____. & _____. 1993. Ofídios da Amazônia. As cobras da região leste do Pará. **Bol. Mus. Paraense E. Goeldi** 9 (1): 1-191.
- _____; _____. & ÁVILA-PIRES, T.C.S. 1985. Os répteis da área de Carajás, Pará, Brasil (Testudines e Squamata). 1. **Publicações Avulsas Museu Par. E. Goeldi**, 40: 9-92.
- CUVIER, G. 1829. **Le règne animal distribué d'après son organisation, nouvelle édition, Tome II.** Xv + 406 pp. Paris: Déterville, Crochard. (apud. ZAHER, 1991)
- DI-BERNARDO, M. 1991. **Estudo revisivo de *Natrix melanostigma* Wagler, 1824, com a revalidação de *Echinanthera* Cope, 1894 e análise cladística dos táxons afins (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae).** Porto Alegre, 222 p., Dissertação, Mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.
- DIXON, J.R. 1980. The Neotropical colubrid snake genus *Liophis*. The generic concept. **Milwaukee Publ. Mus. Contrib. Biol. Geol.** 31: 1-40.

- _____. 1981. The Neotropical snake genus *Liophis*: the Eastern Caribbean complex. **Copeia** 1981(2): 296-304.
- _____. 1983a. Systematics of the Latin America snake, *Liophis epinephelus* (Serpentes, Colubridae). **Adv. Herpetol. Evol. Biol.** 1: 132-149.
- _____. 1983b. The *Liophis cobella* Group of the neotropical colubrid snake genus *Liophis*. **J. Herpetol.** 17 (2): 149-165.
- _____. 1983c. Taxonomic status of the South-American snakes *Liophis miliaris*, *L. amazonicus*, *L. chrysostomus*, *L. mossoroensis* and *L. purpurans* (Colubridae:Serpentes). **Copeia** 1983(3): 791-802.
- _____. 1983d. Systematics of *Liophis reginae* and *L. williamsi* (Serpentes: Colubridae), with a description of a new species. **Ann. Carnegie Mus.** 52(6):113-138.
- _____. 1983e. Taxonomic status of the brazilian colubrid snake, *Xenodon suspectus* Cope. **Texas J. Sci.** 35(3): 257-260.
- _____. 1985a. A review of *Liophis anomalus* and *Liophis elegantissimus*, and the description of a new species (Serpentes: Colubridae). **Copeia** 1985 (3): 565-573.
- _____. 1985b. A new species of the colubrid snake genus *Liophis* from Brazil. **Proc. Biol. Soc. Washington** 98: 295-302.
- _____. 1987. Taxonomy and geographic variation of *Liophis typhlus* and related "green" species of South America (Serpentes, Colubridae). **Ann. Carnegie Mus.** 56 (8): 173-191.
- _____. 1989. A key and checklist to the neotropical snake genus *Liophis* with country lists and maps. **Smiths. Herpetol. Inf. Serv.** 79: 1-28 + 12 mapas.
- _____. 1991. Geographic variation and taxonomy of *Liophis almadensis* (Wagler) (Serpentes:Colubridae), and description of a new species of *Liophis* from Argentina and Bolivia. **Texas J. Sci.** 43 (3): 225-236.

- _____. 2000. Ecuadorian, Peruvian, and Bolivian Snakes of the *Liophis taeniurus* complex with descriptions of two new species. **Copeia**, **2000** (2): 482-490.
- _____ & MARKEZICH, A. 1979. Rediscovery of *Liophis taeniurus* Tschudi (Reptilia, Serpentes, Colubridae) and its relationship to other Andean colubrid snakes. **J. Herpetol.** **13** (3): 317-320.
- _____ & _____. 1992. Taxonomy and geographic variation of *Liophis poecilogyrus* (Wied) from South America (Serpentes:Colubridae). **Texas J. Sci.** **44** (2): 131-166.
- DIXON, J.R. & MICHAUD, E.J. 1992. Shaw's black backed snake (*Liophis melanotus*) (Serpentes: Colubridae) of Northern South America. **J. Herpetol.** **26**(3): 250-259.
- DIXON, J.R. & THOMAS, R.A. 1982. The status of the Argentine colubrid snakes *Liophis sagittifer* and *L. trifasciatus*. **Herpetologica** **38** (3): 389-395.
- _____ & _____. 1985. A new species of South American water snake (Genus *Liophis*) from Southeastern Brazil. **Herpetologica** **41** (3): 259-262.
- DONNELLY, M.A. & MYERS, C.W. 1991. Herpetological results of the 1990 Venezuelan Expedition to the summit of Cerro Guaiquinima, with new tepui reptiles. **Amer. Mus. Novitat.** **3017**: 1-54.
- DOWLING, H. G. 1967. Hemipenis and other characters in colubrid classification. **Herpetologica**, **23** (2): 138-142.
- _____. 1975. The Neartic snake fauna. In H. G. Dowling (ed.), 1974 yearbook of herpetology: 191-202. New York: Herpetol. Inf. Search Syst.
- _____. & DUELLMAN, W.E. 1978. Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories. New York: Herpetol. Inf. Search Syst.
- _____; HIGHTON, R.; MAHA, G. C. & MAXSON, L. R. 1983. Biochemical evaluation of colubrid snake phylogeny. **J. Zool. (London)**, **201**: 309-329.

- DUMÉRIL, A. M. C. 1806. **Zoologie analytique, ou méthode naturelle de classification des animaux**. Paris, Allais: I-xxxii + 1- 345. (apud. ZAHER, 1991)
- _____; BIBRON, G. & DUMÉRIL, A. 1854. **Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles**. Paris, Librairie Encyclopedique de Roret.
- DUNN, E. R. 1928. A tentative key and arrangement of the American genera of Colubridae. **Bull. Antiven. Inst. Am.** 2 (1): 18-24.
- _____. 1932. The colubrid snakes of the Greater Antilles. **Copeia**,1932(8): 89-92.
- _____.1944. A revision of the Colombian snakes of the genera *Leimadophis*, *Lygophis*, *Liophis*, *Rhadinaea* and *Pliocercus*, with a note on Colombian *Coniophanes*. **Caldasia** (Bogota), 2:479-495.
- _____. & BAILEY, J.R. 1939. Snakes from the Uplands of the Canal Zone and of Darien. **Bull. Mus. Comp. Zool.** 86:1-22.
- EISELT, J. 1963. Zur Kenntnis der colubriden Schlangengattungen *Procteria* und *Xenodon*. **Ann. Naturhist. Mus. Wien** 66: 279-282.
- EMSLEY, M.G. 1966. The status of the snake *Erythrolamprus ocellatus* Peters. **Copeia** 1966 (1): 128-129.
- FABIÁN-BEURMANN, M.E. 1970. Estudo anatômico de *Liophis miliaris* (L.,1758). **Iheringia (Zool.)** 39: 3-18.
- _____. 1973. Contribuição ao conhecimento da osteologia craniana de *Liophis* Wagler. **Iheringia(Zool.)** 42:14-24.
- _____. 1975. Sobre a osteologia craniana de *Leimadophis almadensis* (Wagler,1824) e *Leimadophis poecilogyrus* (Wied,1825). Serpentes- Colubridae. **Iheringia (Zool.)** 46:3-10.

- FERRAREZZI, H. 1993. Nota sobre o gênero *Phalotris* com revisão do grupo *nasutus* e descrição de três espécies novas (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). **Mem. Inst. Butantan**, **55**: 21-38.
- FERRAREZZI, H. 1994. Uma sinopse dos gêneros e classificação das serpentes (Squamata): II. Família Colubridae. *In*: **Herpetologia no Brasil**, **1**, Belo Horizonte, PUC-MG. Fundação Biodiversitas & Fundação Ezequiel Dias. p. 81-91.
- FITZINGER, L. 1826. **Neue Classification der Reptilien nach ihren natürlichen Verwandtschaften nebst einer Verwandtschafts-Tafel und einem Verzeichnisse der Reptilien-Sammlung des K. K. zoologischen Museums zu Wien**. 66 pp. Wien: J. G. Heubner.
- FITZINGER, L. 1843. **Systema Reptilium. Fasciculus primus, Amblyglossae**. Vienna: Braumüller et Seidel [reprint by the Society for the Study of Amphibians and Reptiles].
- FRANCO, F.L. 2000. **Relações filogenéticas entre os gêneros da Tribo Tachymenini Bailey, 1967 (Serpentes, Colubridae)**. São Paulo, Univ. de São Paulo, Tese de Doutorado, xv+252p.
- GANS, C. 1964. A redescription of, and geographic variation in, *Liophis miliaris* Linné, the common water snake of Southeastern South America. **Amer. Mus. Novitates** **2178**: 1-58.
- GARMAN, S. 1883. The reptiles and batrachians of North America. Part 1. Ophidia-Serpentes. **Mem. Mus. Comp. Zool.** **8** (3): xxx + 185 p., 10 pls.
- GASC, J.P. & RODRIGUES, M.T. 1980. Liste préliminaire des serpents de la Guyane Française. **Bull. Mus. natn. Hist. Nat. Paris** (4A) **2**: 559-598.
- GÜNTHER, A. 1858. Catalogue of the colubrine snakes in the collection of the British Museum. London, Trustees of the British Museum, xvi + 281 p.

- _____. 1863. On new species of snakes in the collection of the British Museum. **Ann. Mag. Nat. Hist.** (3) 11:20-25.
- GUTIERREZ, J. M. ; SOLORZANO, A. & CERDAS, L. 1985. Estudios cariologicos de cinco especies de serpientes costarricenses de la familia Colubridae. **Rev. Biol. Trop.** 32 (2) : 263-267
- HAAS, G. 1931. Über die Morphologie der Kiefern Muskulatur und die Schädelmechanik einiger Schlangen. **Zool. Jahrb. Anat. Jena** 45: 333-416.
- HARDY JR., J.D. & BOOS, H. A. E. 1995. Snakes of the genus *Erythrolamprus* (Serpentes: Colubridae) from Trinidad and Tobago, West Indies. **Bull. Maryland Herpetol. Soc.** 31 (3): 158-190.
- HOGUE, A.R. 1958. Die systematische Stellung von *Xenodon punctatus* PETERS 1880 und *Philodryas taeniatus* Hensel 1868. **Mitt. Zool. Mus. Berlin**, 34: 49-56.
- _____; CORDEIRO, C.L. & ROMANO, S.A.R.W.L. 1975. Posição taxonômica de *Lystrophis nattereri* (Steindachner). [Serpentes, Colubridae]. **Mem. Inst. Butantan** 39: 37-50.
- _____; ROMANO, S.A.R.W.L. & CORDEIRO, C.L. 1977. Posição nomenclatural de *Leimadophis poecilogyrus amazonicus* Amaral [Serpentes: Colubridae]. **Mem. Inst. Butantan** 40/41: 75-78.
- _____ & LANCINI, A.R. 1960. Notas sobre la ubicación de la tierra típica de varias especies de "serpentes" colectadas por M. Beaufour en la "Côte Ferme" y en la "Province de Venezuela". **Bol. Mus. Ci. Nat. (Caracas)** 6/7:58-62.
- _____ & LIMA-VERDE, J.S. 1972. *Liophis mossoroensis* nov.sp. do Brasil (Serpentes: Colubridae). **Mem. Inst. Butantan** 36:215-220.
- ICZN. 1964. *Lystrophis* Cope, 1855 (Reptilia): validated under the plenary powers. **Bull. Zool. Nomencl.** 21 (2): 101-103.

- _____. 1986. **International Code of Zoological Nomenclature**. London, International Trust for Zoological nomenclature / British Museum (Natural History), xx + 338 p.
- JAN, G. 1863. Enumerazione sistematica degli ofidi appartenenti al gruppo Coronellidae. **Arch.Zool.Anat.Fisiol.** 2 (2):213-330.
- _____. & SORDELLI, F. 1860-1881. Iconographie générale des ophidiens. 3 vols., 50 livr., 300 pls. Milan: chez les auteurs. Londres: Baillière Tindall and Cox. Paris: J. B. Baillière et Fils. Madrid: C. Bailly-Baillière. (1860-1881).
- _____. & _____. 1866. Iconographie générale des ophidiens. Milan, vol. 1(livr.15-17).
- JENNER, J. 1981. **A Zoogeographic study and the taxonomy of the Xenodontinae colubrid snakes**. Ph. D. Dissertation, New York University.
- _____ & DOWLING, H. G. 1985. Taxonomy of American Xenodontinae snakes: The tribe Pseudoboini. **Herpetologica** 41: 161-172.
- KITCHELL JR., K. & DUNDEE, H.A. 1994. A trilogy on the herpetology of Linnaeus's Systema Naturae X. **Smiths. Herpetol. Inf. Serv.** 100: 1-61.
- LACÉPÈDE, B.G.E.L., comte de. 1788. **Historie naturelle des quadrupèdes ovipares et des serpents. Tome premier.** i-viii + 1- 651, 1 planche. (apud. ZAHER, 1991)
- _____. **Historie naturelle des serpents. Tome second.** i-xiv + 1-480, 1 planche.
- LAVILLA, E.O.; SCROCCHI, G.J. & TERÁN, E.M.T.1979. Sobre algunos aspectos del comportamiento en cautiverio de *Xenodon merremii* (WAGLER)(Ophidia: Colubridae). **Acta Zool. Lilloana** 35: 287-293.
- LEMA, T. 1961. Notas sobre os répteis do Estado do Rio Grande do Sul - Brasil. 10. Estudo das marcas vertebrais de *Lystrophis dorbignyi* (Dum., Bibr. & Dum.) e descrição de um exemplar anômalo. **Iheringia (Zool.)** 17: 11-14.

- _____. 1985. Melanismo em serpentes do gênero *Lygophis* Fitzinger, 1843 (Serpentes, Colubridae), no Nordeste do Brasil. **Iheringia (Zool.)** **65**: 31-40.
- _____. 1989. Serpentes do complexo *Liophis lineatus* (Linnaeus, 1758) no Brasil Nordeste (Serpentes, Colubridae: Colubrinae). **Acta Biol. Leopoldensia** **11(2)**: 251-271.
- _____. 1994. Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul. **Comun. Mus. Ciênc. Tecnol. PUCRS**, série Zool., Porto Alegre **7**: 41-50.
- LINNAEUS, C. 1758. **Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus 1. Editio Decima, reformata.** Holmii: Laurentii Salvii, 824 p.
- LUTZ, A. & MELLO, O. 1922. Contribuição para o conhecimento dos ophidios do Brasil. Descrição de um novo gênero e de duas novas espécies de colubrídeos aglyphos. **Fol. Med. (Rio de Janeiro)** **3**: 97-98.
- MACHADO, O. 1945. Variedade rara de *Erythrolamprus aesculapii* encontrada no Estado do Rio. **Bol. Inst. Vital Brazil** **5 (2)**: 77-78.
- MAGLIO, V. 1970. West Indian Xenodontine colubrid snakes: their probable origin, phylogeny, and zoogeography. **Bull. Mus. Comp. Zool.** **141 (1)**: 1-53.
- MARQUES, O.A.V. & PUORTO, G. 1991. Padrões cromáticos, distribuição e possível mimetismo em *Erythrolamprus aesculapii* (Serpentes, Colubridae). **Mem. Inst. Butantan** **53 (1)**: 127-134.
- _____ & _____. 1994. Dieta e comportamento alimentar de *Erythrolamprus aesculapii*, uma serpente ofiófaga. **Rev. Brasil. Biol.** **54(2)**: 253-259.
- MARKEZICH, A.L. & DIXON, J.R. 1979. A new South American species of snake and comments on the genus *Umbrivaga*. **Copeia** **1979(4)**: 698-701.

- McDOWELL, S. 1987. Systematics: *In*: Seigel, R. A., Collins, J. T. and Novak, S. S. (Ed.), **Snakes: Ecology and evolutionary biology**. Macmillan Publishing Company, New York. pp. 3-50.
- MERREM, B. 1820. Versuch eines Systems der Amphibien. Marburg, Johann Christian Krieger: i-xxiv + 1-379, 1 planche. (**apud**. ZAHER, 1991)
- MERTENS, R. 1956. Das problem der Mimikry bei Korallenschlangen. **Zool. Jahrb. (Syst)**, **84** (6): 541-576.
- MICHAUD, E.J. & DIXON, J.R. 1987. Taxonomic revision of the *Liophis lineatus* Complex (Reptilia: Colubridae) of Central and South America. **Milwaukee Public Mus. Contrib. Biol. Geol.** **71**:1-26.
- ____ & _____. 1989. Prey items of 20 species of the neotropical colubrid snake genus *Liophis*. **Herp.Review** **20**(2): 39-41.
- MIRANDA M.E. & COUTURIER, G.A.1984. Consideraciones taxonomicas en torno a *Liophis typhlus* (LINNAEUS),1758 (Serpentes, Colubridae) en la Argentina. **Historia Natural (Corrientes)** **4** (23): 225-228.
- MORO, S. A.1994. Musculatura craneal de tres especies del genero *Liophis* (Serpentes: Colubridae). **Cuad. Herp.** **8** (2): 201-214.
- _____. 1999. Relaciones filogeneticas de Xenodontinae (Serpentes) neotropicales basadas em musculatura craneal. **Cuad. Herp.** **13** (1/2): 19-35.
- MOURA-LEITE, J.C. 1994. **Alocação genérica e redescrção de *Rhadinaea obtusa* COPE, 1863 (Serpentes: Colubridae)**. Curitiba, 114 p., Dissertação, Mestrado, Universidade Federal do Paraná.
- MÜLLER, L. 1928. Herpetologische Mitteilungen. **Zool. Anz.** **77**: 61-84.

- MYERS, C.W. 1974. The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of New World snakes. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.** **153** (1):1-262.
- _____. 1986. An enigmatic new snake from the Peruvian Andes, with notes on the Xenodontini (Colubridae: Xenodontinae). **Amer. Mus. Novit.** **2853**: 1-12.
- OPPEL, M. 1810. Mémoire sur la classification des Reptiles. Ordre II. Reptiles à écailles. Section II. Ophidiens. **Ann. Mus. Hist. Nat.** **16**: 254-295.
- OREJAS-MIRANDA, B.R. 1966. The snake genus *Lystrophis* in Uruguay. **Copeia** **1966** (2): 193-205.
- OUTEIRAL, A. B.; QUEIROZ, A. N.; YUKI, V.L.F. & YUKI, R.N. 1995. Ocorrência de *Liophis typhlus* (Linnaeus, 1758) no nordeste do Brasil (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae, Xenodontini). **Biociências**, Porto Alegre, **3** (2): 223-229.
- PAPAVERO, N. 1994. **Fundamentos práticos de taxonomia zoológica (coleções, bibliografia, nomenclatura)**. São Paulo, Edit. Unesp.
- PEREZ-SANTOS, C.& MORENO, A.G. 1988. Ofidios de Colombia. **Museo Regionale Di Scienze Naturali Monografie (Turin)** **6**: 1-576.
- _____ & _____. 1991. Serpientes de Ecuador. **Museo Regionale Di Scienze Naturali Cataloghi (Turin)** **11**: 1-538.
- PETERS, W. 1864. Über einige neue Säugerthiere, Amphibien, und Fische. **Monatsber.Akad.Wiss.Berlin** **1864**: 381-399.
- _____. 1868. Über einige neue oder weniger bekannte Amphibien. **Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1868**: 640-642.
- _____. 1880. Über neue oder weniger bekannte Amphibien des Berliner Zoologischen Museums. **Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1880**: 217-224, 2 pls.

- PETERS, J.A. 1953. A fossil snake of the genus *Heterodon* from the Pliocene of Kansas. **J. Paleo.** **27**(3): 328-331.
- _____. 1963. Taxonomic notes on Ecuadorian snakes. **Beitr. Neotrop. Fauna** **3** (1): 57-67.
- _____ & OREJAS-MIRANDA, B. 1970. Catalogue of Neotropical Squamata. Part 1. Snakes. **Bull. U. S. Nat. Mus.** **297**:xi+347 p.
- POUGH, F.H. 1988. Mimicry and related phenomena. In: GANS, C. & HUEY. **Biology of the Reptilia**, vol.16. London, Academic Press, p. 153-234.
- ROMANO, S.A.R.W. & HOGE, A.R. 1972 [1973]. Notas sobre *Xenodon* e *Ophis*. **Mem. Inst. Butantan** **36**: 209-214.
- ROZE, J.S. 1959. El género *Erythrolamprus* Wagler (Serpentes, Colubridae) en Venezuela. **Acta Biol.Venezuel.** **2** (35):523-534.
- _____. 1964. The snakes of the *Leimadophis-Urotheca-Liophis* complex from Parque Nacional Henri Pittier (Rancho Grande), Venezuela, with a description of a new genus and species (Reptilia, Colubridae). **Senck.Biol.** **45** (3-5): 533-542.
- SAZIMA I. & ABE, A.S. 1991. Habits of five brazilian snakes with coral-snake pattern, including a summary of defensive tactics. **Stud. Neotrop. Fauna and Environm.** **26**(3): 159-164.
- SCHLEGEL, H. 1837. **Essai sur la physionomie des serpens. Vol. 1.** Amsterdam, M.H. Schonekat, xxviii + 251 p.
- SCHMIDT, K.P. 1936. New amphibians and reptiles from Honduras in the Museum of Comparative Zoology. **Proc. Biol. Soc. Washington** **49**:43-50.
- SCHREIBER, G. 1950. Análise do polimorfismo em "Boipeva" (*Xenodon Merremii* Wagl. - Oph. Colubr.)[sic]. **Rev. Univ. Minas Gerais** (Belo Horizonte), **8**: 35-46 + 7 pls.

- SCHROCCHI & CRUZ, 1993. Description of a new species of the genus *Lystrophis* Cope and a revalidation of *Lystrophis pulcher* (Jan, 1863) (Serpentes; Colubridae). **Papéis Avulsos Zool.** (São Paulo) **38** (10): 171-186.
- SCHWARTZ, A. & HENDERSON, R. 1991. **Amphibians and reptiles of the West Indies: descriptions, distributions and natural history.** Gainesville: Univ. Florida Press.
- SMITH, H.M. 1940. Descriptions of new lizards and snakes from Mexico and Guatemala. **Proc. Biol. Soc. Washington** **53**:55-64.
- _____. 1964. Revival of Bonaparte's subfamily Heterodontidae of colubrid snakes. **Herpetologica** **19**: 288-291.
- _____; SMITH, R. B. & Sawin, H. L. 1977. A summary of snake classification (Reptilia, Serpentes). **J. Herpetol.** **11**: 115-121.
- STEINDACHNER, F. 1867. Herpetologische Notizen. **Sitzungber. Akad. Wiss. Wien**, **55** (1): 265-273, pls. 1-3.
- TAYLOR, E.H. 1951. A brief review of the snakes of Costa Rica. **Univ. Kansas Sci. Bull.** **34** (1): 3-188.
- UNDERWOOD, G. 1967. **A contribution to the classification of snakes.** London, Trustees of the British Museum, i-x + 179 p.
- VANZOLINI, P.E. 1977. **An annotated bibliography of the land and fresh-water reptiles of South America (1758-1975). v. 1 (1758-1900).** São Paulo, Univ. S. Paulo, iv+186 p.
- _____. 1986. Addenda and corrigenda to the Catalogue of Neotropical Squamata. **Smiths. Herpetol. Inf. Serv.** **70**: 1-25.
- VIDAL, N.; KINDL, S. G.; WONG, A. & HEDGES, S.B. 2000. Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. **Mol. Phyl. Evol.** **14** (3): 389-402.

- VIÑAS, M. & OLMEDO, E. V. 1988. Sobre *Lystrophis histricus* (Jan) em la Argentina (Serpentes, Colubridae). **Revta. Mus. Argent. Cienc. Nat. Bernardino Rivadavia, Zool.** **15** (1): 1-6.
- WAGLER, J. 1824. **Serpentum brasiliensium species novae ou Histoire naturelle des espèces nouvelles de serpens, recueillies et observées pendant le voyage dans l'intérieur du Brésil dans les années 1817,1818,1819,1820, executé par ordre de Sa Majesté le roi de Bavière, publiée par Jean de Spix,..., écrite d'après les notes du voyageur par Jean Wagler.** Monachii:Franc.Seraph.Hübschmann, viii + 75 p., 26 pls.
- _____. 1830. **Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugthiere und Vögel.** München, Stuttgart und Tübingen: J.G. Cotta, vi + 354p., 9 pls.
- WEAVER, W. G. JR., 1965. The cranial anatomy of the hog-nosed snakes (*Heterodon*). **Bull. Florida State Mus.** **9**: 275-304.
- WERNER, F. 1924. Neue oder wenig bekannte Schlangen aus dem Naturhistorischen Staatsmuseum in Wien. **Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien** (1) **133**: 29-56.
- WICKLER, W. 1968. **Mimicry in Plants and Animals.** Weidenfelden and Nicolson, London.
- YUKI, V.L.F. 1993. Realocação genérica de *Xenodon werneri* Eiselt,1963 (Serpentes: Colubridae). **Comun.Mus.Ciênc.PUCRS** Porto Alegre **53**: 39-47.
- ZAHER, H. 1991. **La musculature adductrice de la mandibule de quelques Xenodontinae et ses implications phylogénétiques (Serpentes: Colubridae).** Dissertação de Mestrado, Université Paris 7, 86 pp.
- _____. 1994. **Phylogénie des Pseudoboïni et évolution des Xenodontinae sud-américains (Serpentes, Colubridae).** Thèse, Docteur en Sciences, Mus. Hist. Nat. Paris, vol1, xii+ 205 p., 69 pls.

- _____. 1996. A new genus and species of Pseudoboine snake, with a revision of the genus *Clelia*. **Boll. Museo Regionale Scienze Naturali, Torino, 14:** 289-337.
- _____. 1999. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of Colubroid hemipenes. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 240:** 1-168.

CAPÍTULO II - MICRO-ORNAMENTAÇÃO DE ESCAMAS DORSAIS EM SERPENTES DA TRIBO XENODONTINI (COLUBRIDAE).

Introdução

A variação na micro-ornamentação de escamas de serpentes tem chamado a atenção de pesquisadores desde que trabalhos pioneiros, desenvolvidos em meados do século XIX denotaram a sua importância para a taxonomia (para uma revisão desses trabalhos, ver PRICE, 1982). PICADO (1931), trabalhando principalmente com viperídeos neotropicais, demonstrou a variação existente com fotografias tomadas a partir de preparações microscópicas simples e de baixa resolução. A análise de escamas de diversas espécies de elapídeos e colubrídeos também mostrou variação significativa sob o microscópio óptico (FERREIRA & SILVA, 1983). O surgimento dos equipamentos eletrônicos, primeiramente os de transmissão e posteriormente os de varredura impulsionaram o desenvolvimento da pesquisa microscópica. HOGE & SOUZA-SANTOS (1953) foram os primeiros a utilizar a microscopia eletrônica de transmissão no estudo de escamas de serpentes. Esses autores apresentaram a existência de morfotipos diferenciados de ornamentação para várias espécies neotropicais. O próprio HOGE (1958) utilizou a micro-ornamentação de escamas como um dos argumentos para a alocação de *Philodryas taeniatus* Hensel sob um novo gênero, *Ditaxodon*. SILVEIRA (1961) adaptou a técnica de replicação em carbono para analisar moldes de escamas de serpentes. DOWLING *et al.* (1972), comentando resultados preliminares, atestaram o potencial desse tipo de análise para estudos de cunho filogenético. Este potencial viria a ser confirmado por estudos posteriores (THOMAS & DIXON, 1977; HOGE & ROMANO-HOGE, 1982; PRICE, 1982; 1987; 1989; PRICE & KELLY, 1989; STILLE, 1987; TORIBA & FUJIMAKI,

1997; BEYERLEIN, 1998; RIBEIRO *et al.*, 2001). Em relação às serpentes neotropicais da Sub-Família Xenodontinae, nenhum trabalho de caráter compreensivo foi realizado até o momento, havendo poucas informações disponíveis na literatura (HOGE & SOUZA-SANTOS, 1953; HOGE, 1958; THOMAS & DIXON, 1977; HOGE & ROMANO-HOGE, 1982; RIBEIRO *et al.*, 2001). No que tange à Tribo Xenodontini, só se conhece a micro-ornamentação de *Waglerophis merremii* (SILVEIRA, 1961) e *Lystrophis nattereri* (pranchas em HOGE & ROMANO-HOGE, 1982), *Lystrophis dorbignyi*, *L. histricus* e *L. semicinctus*, além de *Xenodon colubrinus* (= *X. rabdocephalus*) (morfotipos citados em tabela por PRICE & KELLY, 1989). Este trabalho objetiva descrever os morfotipos de micro-ornamentação de escamas dorsais apresentados pelas espécies da Tribo Xenodontini e compará-los aos morfotipos observados em outros grupos de xenodontíneos sul-americanos.

Material e Métodos

Foram analisadas escamas de 47 espécies de serpentes da Sub-Família Xenodontinae, pertencentes aos seguintes grupos: Tribo Xenodontini (**sensu** DOWLING & DUELLMAN, 1978 e FERRAREZZI, 1995): *Erythrolamprus aesculapii*, *Liophis abmadensis*, *L. anomalus*, *L. dilepis*, *L. flavifrenatus*, *L. frenatus*, *L. guentheri*, *L. jaegeri*, *L. lineatus*, *L. meridionalis*, *L. miliaris*, *L. poecilogyrus*, *L. reginae*, *L. sagittifer*, *L. typhlus*, *L. viridis*, *Lystrophis dorbignyi*, *Waglerophis merremii*, *Xenodon guentheri*, *X. newwiedi*, *X. rabdocephalus*, e *X. severus*. Tribo Pseudoboini (**sensu** BAILEY, 1967 e ZAHER, 1996): *Boiruna maculata*, *Clelia rustica*, *C. plumbea*, *Drepanoides anomalus*, *Oxyrhopus clathratus*, *O. melanogenys*, *O. petola*, *O. rhombifer*, *O. trigeminus*, *Pseudoboa haasi*, *Rhachidelus brazilii* e *Siphlophis longicaudatus*. Tribo Philodryadini **stricto sensu** (ZAHER, 1999): *Philodryas arnaldoi*, *P. olfersii*, *P. patagoniensis*; *Pseudablades agassizii*. Tribo Elapomorphini (**sensu** FERRAREZZI, 1993;

1994): *Phalotris bilineatus*, *P. lativittatus*, *P. lemniscatus*, *P. mertensi*. Tribo Tachymenini (**sensu** FRANCO, 1999): *Thamnodynastes strigatus*, *T. hypoconia*, *Tomodon dorsatus*, *Ptychophis flavovirgatus*. Xenodontinae **incertae sedis** : *Psomophis obtusus*, *P. genimaculatus*.

Para tanto, utilizou-se exemplares tombados nas seguintes coleções herpetológicas: Museu de História Natural Capão da Imbuia, Curitiba (MHNCI); Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (MCP); e Instituto Butantan, São Paulo (IB). Os espécimes utilizados encontram-se listados no Anexo I. Foram também utilizadas informações constantes da literatura (HOGE, 1958 para *Ditaxodon taeniatus*, THOMAS & DIXON, 1977 para *Philodryas* e *Tropidodryas*; HOGE & ROMANO-HOGE, 1982 para *Lystrophis nattereri*; PRICE & KELLY, 1989 para *Lystrophis* spp. e *Xenodon rabdocephalus*).

Foram realizadas no total nove sessões de microscopia, as três primeiras no Setor de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal do Paraná e as demais no Instituto de Tecnologia para o Desenvolvimento (LACTEC). Como escamas de diferentes regiões do corpo em Squamata podem apresentar variações morfológicas significativas (STEWART & DANIEL, 1973), convencionou-se utilizar somente escamas da fileira vertebral retiradas da região média do tronco de exemplares adultos. Antes da análise comparativa, foi realizado um experimento piloto com algumas espécies, objetivando detectar variações de cunho intra-específico e sexual. Para tanto, foram retiradas amostras de escamas de espécimes adultos machos e fêmeas de diferentes procedências, para várias espécies. Para *Erythrolamprus aesculapii*, caracterizada pelo colorido aposemático, foram verificadas escamas localizadas nas diferentes bandas de coloração vermelha, preta e branca, uma vez que a microestrutura das escamas pode interferir na coloração apresentada (MONROE & MONROE, 1968). A região da escama observada e fotografada corresponde sempre à região entre a extremidade distal e o centro

geométrico da escama (padrão apical), uma vez que é comum a presença de mais de um morfotipo em uma mesma escama, na forma de uma transição entre as regiões basal e apical (PRICE & KELLY, 1989).

O estrato córneo de escamas vertebrais das serpentes (fixadas em formol e conservadas em álcool) foi retirado com auxílio de pinça com ponta espatulada e imerso em solução de álcool a 70 %. A seguir, passou por um processo de desidratação por série de álcoois a 80%, 90% e 100%, em tempos iguais no período de 24h. Em seguida, o material passou por uma imersão em xilol e foi montado em suportes metálicos para microscópio eletrônico de varredura, com auxílio de fita adesiva dupla-face. Na seqüência, os suportes com o material biológico foram submetidos à metalização com uma camada de cerca de 150 Å de ouro. Devido à fragilidade do material, evitou-se submeter as amostras ao tratamento de ponto crítico. As amostras foram então observadas sob Microscópio Eletrônico de Varredura Philips, modelo XL30, sendo documentadas em filme fotográfico e arquivos de imagem digitalizada. Os morfotipos observados foram registrados em ampliações de 2000 a 6000 vezes. A orientação das fotos neste trabalho corresponde sempre ao eixo longitudinal da escama (extremidade apical para cima). As fotografias e os arquivos de imagem encontram-se depositados em coleção especial do laboratório de herpetologia do MHNCI. Fotografias e arquivos de imagens foram utilizados para a descrição dos morfotipos encontrados. A nomenclatura adotada para os morfotipos de ornamentação é baseada em PRICE (1982); adaptações são devidamente informadas quando da descrição dos morfotipos.

Resultados

O experimento piloto não revelou nenhum tipo de variação sexual ou ontogenética para as espécies *Liophis miliaris*, *Xenodon newwiedii* e *Erythrolamprus aesculapii*. Escamas retiradas de regiões com diferentes cores em *E. aesculapii* também não mostraram diferenças com relação à micro-ornamentação existente. Foi, no entanto, verificada grande variação de cunho interespecífico, podendo ser reconhecidos os seguintes morfotipos para as escamas dorsais de Xenodontini:

Equinado (“echinate” de Price; Figura 1): caracterizado pela presença de séries de projeções pontiagudas espiniformes geralmente sub-iguais, mas às vezes de tamanhos variados, as quais se fundem pela região basal, formando fileiras transversais paralelas. De uma maneira geral, podem ser reconhecidas duas variações desse morfotipo: **equinado proeminente** (adaptação à nomenclatura de Price; Figura 1A, 1B), onde as projeções pontiagudas formam espinhos achatados que sobressaem em relação à base da escama. Estes espinhos mostram-se sub-iguais e dispostos em fileiras mais ou menos regulares, alojados sobre um retículo complexo. Este padrão foi observado nas espécies *Liophis jaegeri* e *Liophis viridis*. **Equinado rebaixado** (adaptação à nomenclatura de Price; Figura 1C, 1D), onde as projeções pontiagudas são pouco pronunciadas em relação ao fundo, cuja única ornamentação visível são pequenas depressões dispostas longitudinalmente. Na região basal dos espinhos, tendem a formar-se profundas fossas de cada lado, entre espinhos contíguos. Este morfotipo caracteriza as escamas de *Liophis miliaris* e *L. frenatus*.

Em relação às demais Tribos estudadas, obteve-se os seguintes resultados: o padrão equinado proeminente foi também observado em Elapomorphini (*Phalotris lativittatus*, *P.*

mertensi) e Pseudoboini (*Clelia plumbea*, *C. rustica*, *Drepanoides anomalus*, *Oxyrhopus clathratus*, *O. petola*, *O. trigeminus*, *Pseudoboa haasi*, *Siphlophis longicaudatus*). Na maioria das espécies, estes espinhos mostram-se sub-iguais e dispostos em fileiras mais ou menos regulares, sobre um fundo liso (Figuras 5 A, 5B). A presença de padrão equinado rebaixado também foi evidenciada em Pseudoboini (*Oxyrhopus rhombifer*, *Boiruna maculata*, *Rhachidelus brazili*) e Elapomorphini (*Phalotris lemniscatus* e *Apostolepis assimilis*). PRICE (1982) reconheceu variações do padrão equinado (como “equino-reticulado” e “equinulado”). Estas variações foram, no entanto, pobremente definidas no trabalho acima citado, que também não apresenta ilustrações. Por este motivo, optou-se por utilizar o termo equinado de uma forma generalista para morfotipos que originam espinhos.

2) Reticulado (“reticulate” de Price; Fig.2): caracterizado pela presença de cristas anastomosadas e arranjas longitudinalmente, formando uma rede. Este morfotipo apresenta diversas variações, especialmente em relação ao comprimento e orientação das cristas, em que as cristas são longas, tendendo a formar linhas paralelas, sendo que algumas se anastomosam formando uma rede. Este morfotipo foi encontrado nas espécies *Liophis sagittifer*, *L. almadensis*, *Lystrophis dorbignyi* e *Xenodon guentheri*. Aparentemente, o morfotipo apresentado por *Lystrophis nattereri* (microfotografia em HOGE & ROMANO-HOGE,1982) é reticulado. Nas espécies *L. dorbignyi* e *X. guentheri* as papilas são longas e paralelas, se anastomosando principalmente pela porção basal (Figuras 2 A, 2B). Já em *Liophis almadensis* e *L. sagittifer*, aparece um alto grau de anastomose e as cristas são de tamanhos variados (Figuras 2C, 2D). Este padrão foi detectado somente em espécies da Tribo Xenodontini.

3) Papilado (“papillate” de Price; Figura 3): caracterizado pela presença de filamentos relativamente curtos, se comparados com as cristas do morfotipo reticulado, livres em sua porção apical e interligados pela base em séries transversais mais ou menos regulares. Este

morfotipo foi registrado para diversas espécies (*Erythrolamprus aesculapii*, *Liophis poecilogyrus*, *L. reginae*, *L. guentheri*, *L. typhlus*, *Waglerophis merremii*, *Xenodon neuwiedi*, *X. rabdocephalus* e *X. severus*). Em *Liophis guentheri*, *L. typhlus* e *Xenodon severus*, as papilas têm a forma de hastes retas, geralmente encimadas por protuberâncias arredondadas. Estas papilas encontram-se assentadas sobre um extenso retículo, interligando-se pela base através de alças arredondadas (Figura 3 A,B,C). As espécies *W. merremii* e *X. neuwiedi* apresentam cristas mais curtas e tendendo a se agrupar em pares, com a aproximação da porção apical das papilas contíguas, aos pares, em fileiras transversais à escama (Figura 3D). Na espécie *X. rabdocephalus*, os pares de papilas fundem-se na extremidade apical, que também é encimada por uma protuberância arredondada. Já em *Liophis poecilogyrus*, *L. reginae* e *Erythrolamprus aesculapii*, as papilas encontram-se mais adensadas, sendo perceptíveis pelo menos duas camadas de papilas superpostas sobre um retículo extenso.

O padrão papilado foi também verificado nas espécies de *Psomophis*. Apesar de muito semelhante ao encontrado em *Liophis*, *Xenodon* e *Waglerophis*, nas espécies deste gênero as papilas não se encontram arranjadas em fileiras regulares.

4) Fasciculado (aqui descrito pela primeira vez; Figura 4): este morfotipo é caracterizado pela formação de papilas longas, orientadas longitudinalmente em relação ao eixo principal da escama, que se anastomosam e tendem a formar colunas principais paralelas (fascículos) em direção ao ápice da escama. Caracteriza as espécies *Liophis anomalus*, *L. dilepis*, *L. flavifrenatus*, *L. lineatus*, *L. meridionalis* e *L. paucidens*. Em *Liophis anomalus*, *L. flavifrenatus*, *L. lineatus* e *L. meridionalis* as cristas formadas paralelamente são mais distantes entre si (cerca de 10 µm em *L. anomalus* e *L. meridionalis*; Figura 4 A). Nas demais espécies, as cristas estão mais próximas entre si (em torno de 4 a 5 µm; Figura 4 B, C). As papilas nesse grupo são tão longas e anastomosadas que as suas extremidades não são perceptíveis, entrando umas por baixo das

outras (Figura 4 D). Este padrão não foi observado em outros grupos de xenodontíneos analisados. Deve ser notado que a formação de colunas paralelas ao eixo longitudinal da escama aparece em Philodryadini, em *Pseudablabe agszizii*, *Philodryas offersii* e *P. patagoniensis*, segundo este trabalho; *P. aestivus*, *P. baroni*, *P. mattogrossensis* e *P. nattereri* **apud** THOMAS & DIXON (1977); e *Ditaxodon taeniatus* **apud** HOGE (1958); e também em Tachymenini (*Ptychophis flavovirgatus*, *Thamnodynastes hypoconia*, *T. strigatus*, *Tomodon dorsatus*). No entanto, apesar do padrão geral apresentado ser muito semelhante, uma análise mais detalhada mostra diferenças significativas, sendo aqui chamada de padrão cristado. Em *Philodryas* e *Pseudablabe*, as papilas que se projetam nas colunas tendem a se fundir completamente. As papilas localizadas nas áreas inter-colunares anastomosam-se longitudinalmente e são mais curtas (em relação ao que é observado nas espécies de *Liophis*), de maneira que podem ser vistas suas extremidades. Estas papilas tendem a se agrupar aos pares, tocando-se pela extremidade apical (Figura 5 C). Em *Tomodon dorsatus* e *Thamnodynastes hypoconia* as papilas também convergem para colunas paralelas, mas as papilas permanecem bem evidentes e individualizadas. As papilas da região inter-colunar anastomosam-se por alças arredondadas, convergindo para alças maiores que ligam colunas contíguas (Figura 5 D).

Discussão

A importância do estudo de padrões de micro-ornamentação em escamas para a sistemática e filogenia de Squamata (principalmente para lagartos) tem sido constantemente citada (RUIBAL, 1968; PRICE, 1982; PETERSON, 1984; PETERSON & BEZY, 1985; HARVEY & GUTBERLET, 1995). Os padrões apresentados, apesar de muito variáveis entre si, são espécie-específicos, o que os torna potencialmente úteis no esclarecimento de relações filogenéticas (SMITH *et al.*, 1982). Isto é demonstrado em trabalhos que utilizaram o padrão de

micro-ornamentação de escamas em decisões de caráter taxonômico, como na diagnose de *Tropidodryas* em relação a *Philodryas* (THOMAS & DIXON, 1977) e de *Ditaxodon* em relação a *Conophis* (HOGE, 1958). Por outro lado, em alguns grupos de Squamata, a variação intra-específica pode ser grande o suficiente para impedir a utilização desses caracteres em estudos taxonômicos e filogenéticos (COLE & VAN DEVENDER, 1976). Recentemente, HARVEY & GUTBERLET (2000) obtiveram bons resultados na utilização deste tipo de caracteres no estudo filogenético dos lagartos Tropidurini.

A maioria dos trabalhos sobre micro-ornamentação de escamas restringe-se à pesquisa da morfologia de escamas dorsais. Isto é particularmente verdadeiro para as serpentes (PRICE, 1982). HARVEY & GUTBERLET (2000) enfatizam a importância de se examinar, em estudos sobre a micro-ornamentação em lagartos, escamas de várias regiões do corpo na busca de caracteres de valor taxonômico ou filogenético. Acredita-se que isso possa também ser verdadeiro para as serpentes. Este trabalho concentrou-se na análise de escamas dorsais, em função da limitação na disponibilidade de uso dos equipamentos de microscopia eletrônica. Dada essa limitação, os resultados aqui apresentados devem ser vistos como preliminares, no sentido de estabelecer o direcionamento de pesquisas futuras.

PRICE (1982), em trabalho abrangente, enfocando a pesquisa de dezenas de espécies de serpentes, relacionadas a diferentes grupos taxonômicos, verificou a possível correlação dos padrões apresentados com preferências das espécies em relação à ocupação do ambiente. Na oportunidade, o autor concluiu não existir uma relação direta entre ambiente ocupado e padrão de ornamentação de escamas. Observando-se os resultados desse trabalho, fica evidente a limitação nos caminhos evolutivos possíveis para as estruturas envolvidas na ornamentação das escamas, com notáveis casos de paralelismos entre espécies. Com exceção do padrão fasciculado, todos os padrões observados se adequam à classificação de PRICE (1982)

Os resultados obtidos demonstram a grande variabilidade existente na micro-ornamentação de escamas dorsais em Xenodontini, em que pese a relativa estabilidade dos padrões apresentados dentro das tribos Philodryadini (THOMAS & DIXON, 1977; dados inéditos neste trabalho), Elapomorphini e Pseudoboini (dados inéditos neste trabalho). O padrão fasciculado, desconhecido para outras serpentes, sustenta o monofilétismo do grupo *Liophis lineatus*. Os demais padrões não mostram uma correlação evidente com os gêneros ou grupos de espécies de Xenodontini aceitos atualmente. O padrão equinado parece ser o mais comum em Colubridae (PRICE & KELLY, 1989). Sem dúvida nenhuma, este é o padrão menos elaborado de ornamentação dentre os aqui apresentados. Dentro dos Xenodontinae, o padrão equinado é observado em Pseudoboini, Elapomorphini e algumas espécies de *Liophis*, na Tribo Xenodontini. Poderia-se supor que este fosse o padrão primitivo para as espécies desta tribo, tendo depois evoluído para padrões mais elaborados. No entanto, dentro de Xenodontini, o padrão equinado ocorre em poucas espécies (*L. viridis*, *L. jaegeri*, *L. miliaris* e *L. frenatus*) e poderia surgir secundariamente a partir da simplificação de um padrão papilado. *Liophis miliaris* e *L. frenatus* podem ser consideradas semi-aquáticas (DIXON, 1983; SAZIMA & HADDAD, 1992). Dessa maneira a redução da micro-ornamentação nas escamas poderia ser uma forma de otimizar a locomoção em ambiente aquático. No entanto, as informações disponíveis até o momento inviabilizam o estabelecimento de uma hipótese consistente. Para tanto, aguarda-se uma maior resolução da hipótese filogenética para os Xenodontini apresentada no Capítulo IV desta Tese.

Referências Bibliográficas

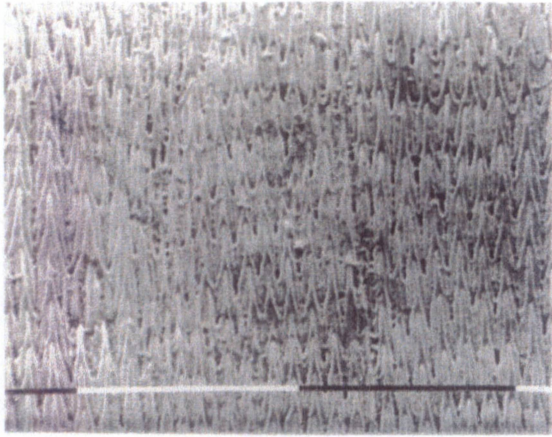
- BAILEY, J.R. 1967. The synthetic approach to colubrid classification. **Herpetologica** 23 (2): 155-161.
- BEYERLEIN, P. 1998. Studies on the significance of microdermatoglyphics in viperid systematics. I. The microdermatoglyphics of desert vipers (Squamata: Serpentes: Viperidae). **Herpetozoa** 11 ½:79-86.
- BURSTEIN, N.K.; LARSEN, K. & SMITH, H. 1974. A preliminary survey of dermatoglyphic variation in the lizard genus *Sceloporus*. **J. Herpetol.** 8: 359-369.
- COLE, C. J. & VAN DEVENDER, T.R. 1976. Surface structure of fossil and recent epidermal scales from North American lizards of the genus *Sceloporus* (Reptilia, Iguanidae). **Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.** 156:453-513.
- DIXON, J. R. 1983. The *Liophis cobella* group of the neotropical snake genus *Liophis*. **J. Herpetol.** 17 (2): 149-165.
- DOWLING, H.G. & DUELLMAN, W.E. 1978. **Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories**. New York: Herpetol. Inf. Search Syst.
- _____, I. GILBOA, D. E. GENNARO, AND J. F. GENNARO. 1972. Microdermatoglyphics: a new tool for reptile taxonomy. **Herpetol. Rev.** 4: 200.
- FERRAREZZI, H. 1993. Nota sobre o gênero *Phalotris* com revisão do grupo *nasutus* e descrição de três espécies novas (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). **Mem. Inst. Butantan**, 55: 21-38.
- _____. 1994. Uma sinopse dos gêneros e classificação das serpentes (Squamata): II. Família Colubridae. *In: Herpetologia no Brasil*, 1, Belo Horizonte, PUC-MG. Fundação Biodiversitas & Fundação Ezequiel Dias. p. 81-91.

- FRANCO, F.L. 1999. **Revisão das espécies do gênero *Sibynomorphus* (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae)**. Tese de Doutorado, Univ. de São Paulo.
- HARVEY, M. B. & GUTBERLET JR., R. L. 1995. Microstructure, evolution, and ontogeny of scale surfaces in cordylid and gerrhosaurid lizards. **J. Morphol.** **226**: 121-139.
- ____ & _____. 2000. A phylogenetic analysis of the tropidurine lizards (Squamata: Tropiduridae), including new characters of squamation and epidermal microstructure. **Zool. J. Linn. Soc.** **128**: 189-233.
- HOGUE, A. R. 1958. Die systematische Stellung von *Xenodon punctatus* Peters, 1880 und *Philodryas taeniatus* Hensel, 1868. **Mitt. Zool. Mus. Berlin** **34**: 49-56.
- ____ & ROMANO-HOGUE, S. A. R. 1982. Notes on micro and ultrastructure of “oberhäutchen” in Viperioidea. **Mem. Inst. Butantan**, **44/45**: 81-118.
- ____ & SOUZA-SANTOS, P. 1953. Submicroscopic structure of “stratum corneum” of snakes. **Science** **118**: 410-411.
- MONROE, E.A. & MONROE, S.E. 1968. Origin of iridescent colors on the indigo snakes. **Science** **159**: 97-98.
- PETERSON, J. A. 1984. The microstructure of the scale surface in Iguanid lizards. **J. Herpetol.**, **18** (4): 437-467.
- ____ & BEZY, R. L. 1985. The microstructure and evolution of scale surfaces in xantusiid lizards. **Herpetologica** **41**: 298-324.
- PICADO, C. 1931. Epidermal microornaments of the Crotalinae. **Bull. A.I.A.**, **4** (1):104-105.
- PRICE, R.M. 1982. Dorsal snake scale microdermatoglyphics: ecological indicator or taxonomic tool? **J. Herpetol.** **16** (3): 294-306.

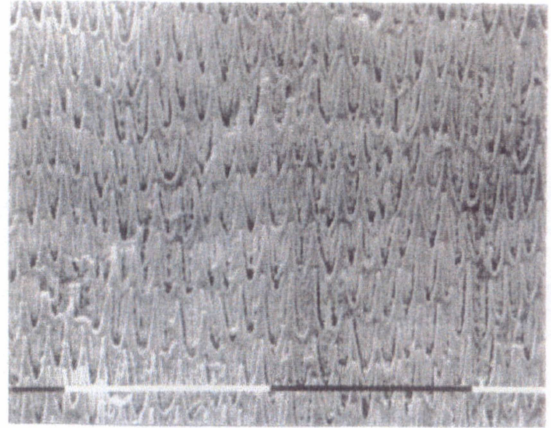
- _____. 1987. Microdermatoglyphics: suggested taxonomic affinities of the viperid genera *Azemiops* and *Pseudocerastes*. **The Snake**, **19**: 47-50.
- _____. 1989. A unified microdermatoglyphic analysis of the genus *Agkistrodon*. **Snake** **21**: 90-100.
- _____ & KELLY, P. 1989. Microdermatoglyphics: basal patterns and transition zones. **J. Herpetol.**, **23**: 244-261.
- RIBEIRO, S. L. B.; D'AGOSTINI, F. M. & LEMA, T. 2001. Microdermatografia das escamas dorsais de *Oxyrhopus rhombifer* Dum. Bibr. et Dum., 1854 (Serpentes, Xenodontini). I. Simp. Bras. Herpetol., **resumos**.
- RUIBAL, R. 1968. The structure of the surface of lizard scales. **Copeia** **1968** (4): 698-703.
- SAZIMA, I. & HADDAD, C.F.B. 1992. Répteis da Serra do Japi: notas sobre história natural. P. 212-236, *In*: MORELLATO, L. P. C. (Org.). **História Natural da Serra do Japi**. Campinas, Ed. Unicamp/ Fapesp.
- SILVEIRA, M. 1961. Uma técnica de réplica de carbono aplicável ao estudo do "stratum corneum" das escamas de serpentes. **Ci. Cult.**, São Paulo, **13**: 79-85.
- STEWART, G. and R. S. DANIEL. 1975. Microornamentation of lizard scales: Some variations and taxonomic correlations. **Herpetologica** **31**:117.
- STILLE, B. 1987. Dorsal scale microdermatoglyphics and rattlesnake (*Crotalus* and *Sistrurus*) phylogeny (Reptilia: Viperidae: Crotalinae). **Herpetologica** **1987**:98-104
- THOMAS, R. A. & DIXON, J.R. 1977. A new systematic arrangement for *Philodryas serra* (Schlegel) and *Philodryas pseudoserra* Amaral (Serpentes, Colubridae). **Pearce- Sellards Series** **27**:1-20.
- TORIBA, M. & FUJIMAKI, N. 1997. Microdermatoglyphics of asian pit vipers. **Abstracts 3rd World Congress of Herpetology**, Prague: 51.

ZAHER, H. 1996. A new genus and species of Pseudoboine snake, with a revision of the genus *Clelia*. **Boll. Museo Regionale Scienze Naturali**, Torino, **14**: 289-337.

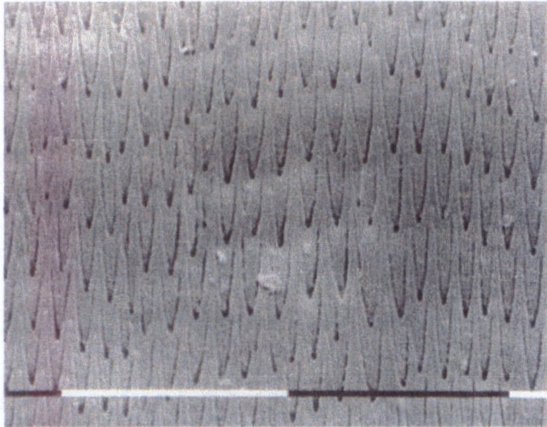
_____. 1999. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of Colubroid hemipenes. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.**, **240**: 1-168.



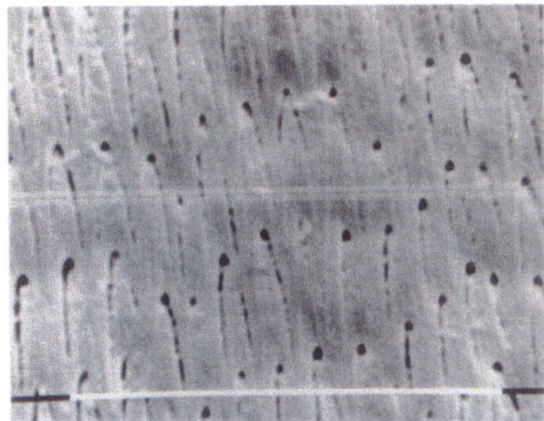
A



B

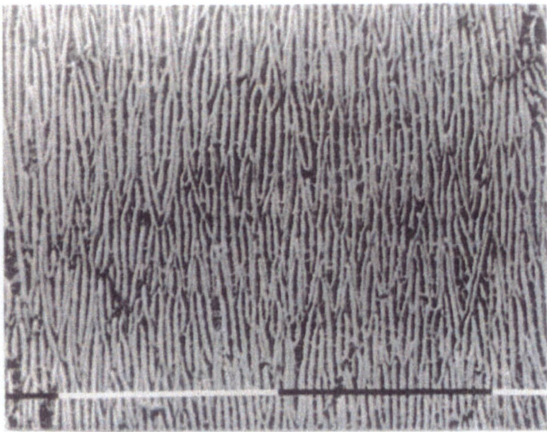


C

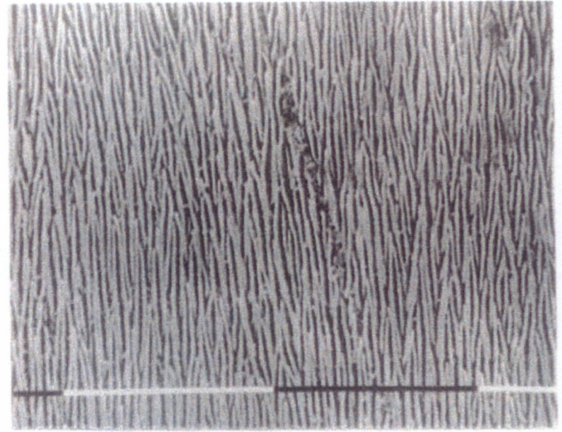


D

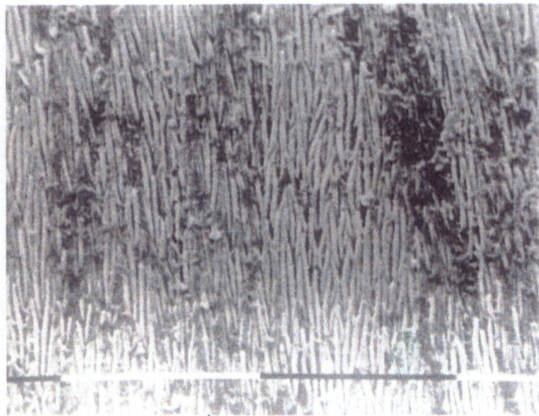
Figura 1. Microornamentação de escamas em Xenodontini, padrão equinado. A, *Liophis viridis* (MHNCI.6055); B, *Liophis jaegeri* (MHNCI.7542); C, *Liophis miliaris* (MHNCI.7615); D, *Liophis frenatus* (MHNCI.8271). Escala: 10 μ m.



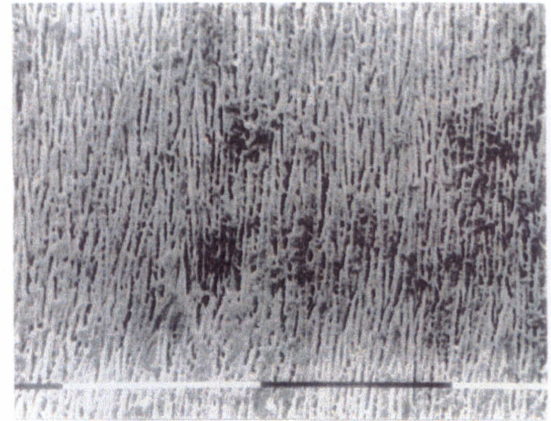
A



B

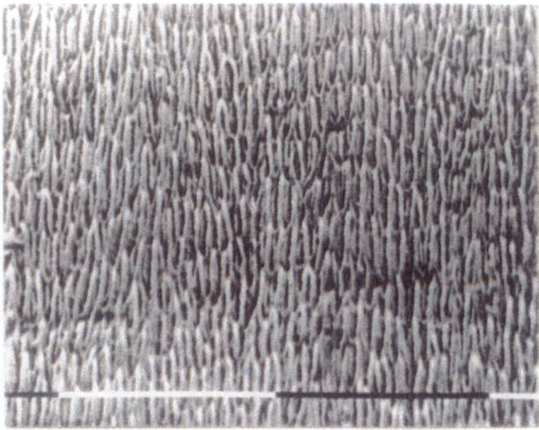


C

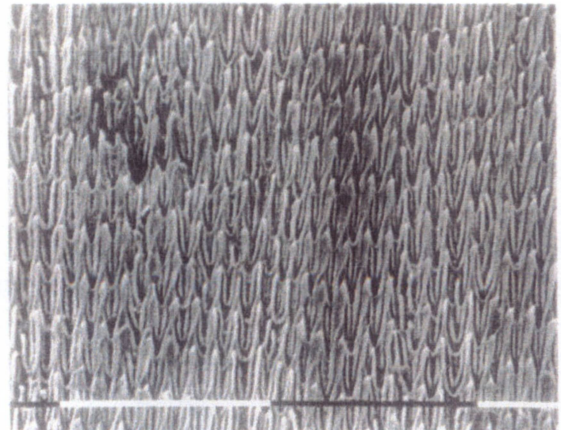


D

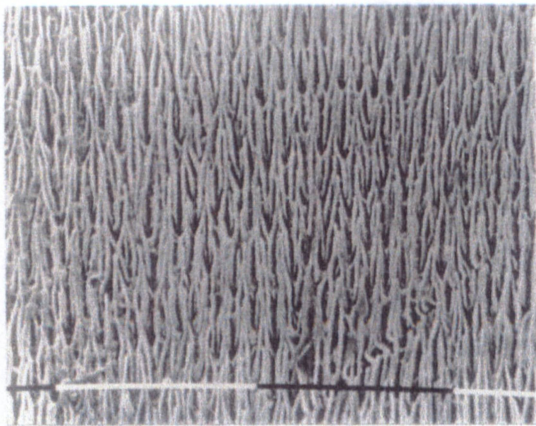
Figura 2. Microornamentação de escamas em Xenodontini, padrão reticulado. A, *Lystrophis dorbignyi* (MHNCI 6029); B, *Xenodon guentheri* (MHNCI 4740); C, *Liophis saggitifer* (MHNCI 4074); D, *Liophis almadensis* (MHNCI 4465). Escala: 10 μ m.



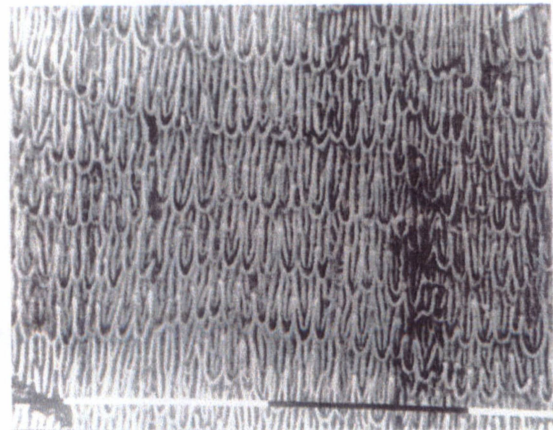
A



B

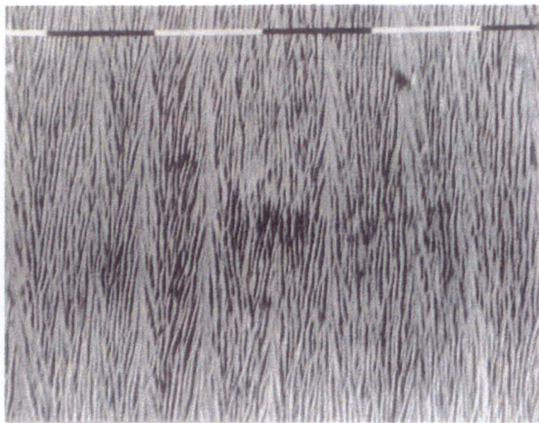


C

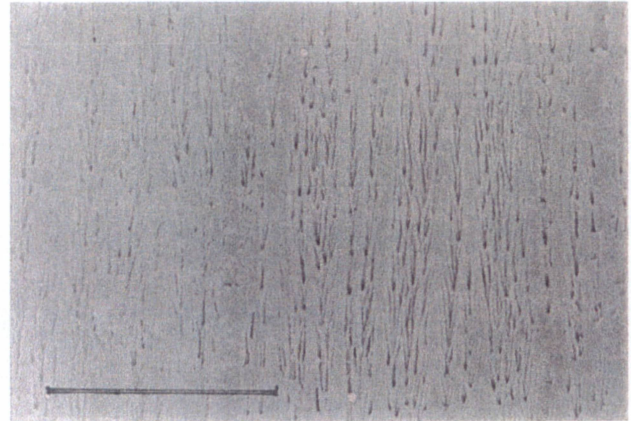


D

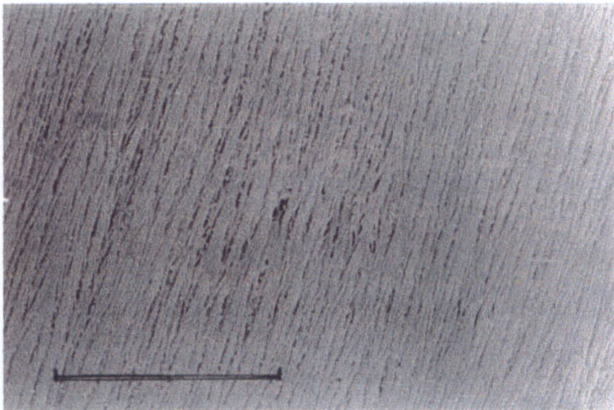
Figura 3. Microornamentação de escamas em Xenodontini, padrão papilado. A, *Liophis guentheri* (MHNCI 2352); B, *Liophis typhlus* (MHNCI 7576); C, *Waglerophis merremii* (MHNCI7749); D, *Xenodon severus* (MHNCI 4538). Escala: 10 μm .



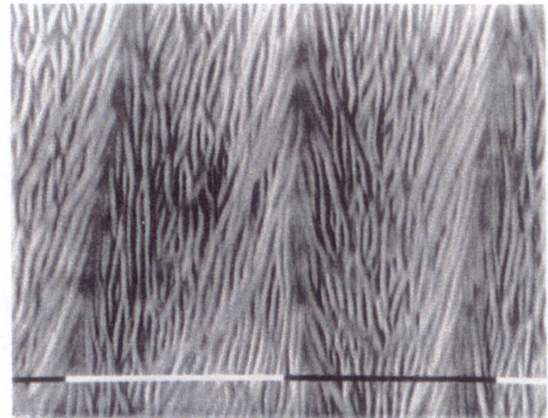
A



B



C



D

Figura 4. Microornamentação de escamas em Xenodontini, padrão fasciculado. A, *Liophis meridionalis* (MHNCI 6368); B, *Liophis lineatus* (IB 4765); C, *Liophis dilepis* (IB 4803); D, detalhe da crista longitudinal em *Liophis meridionalis*. Escala: 10 μ m.

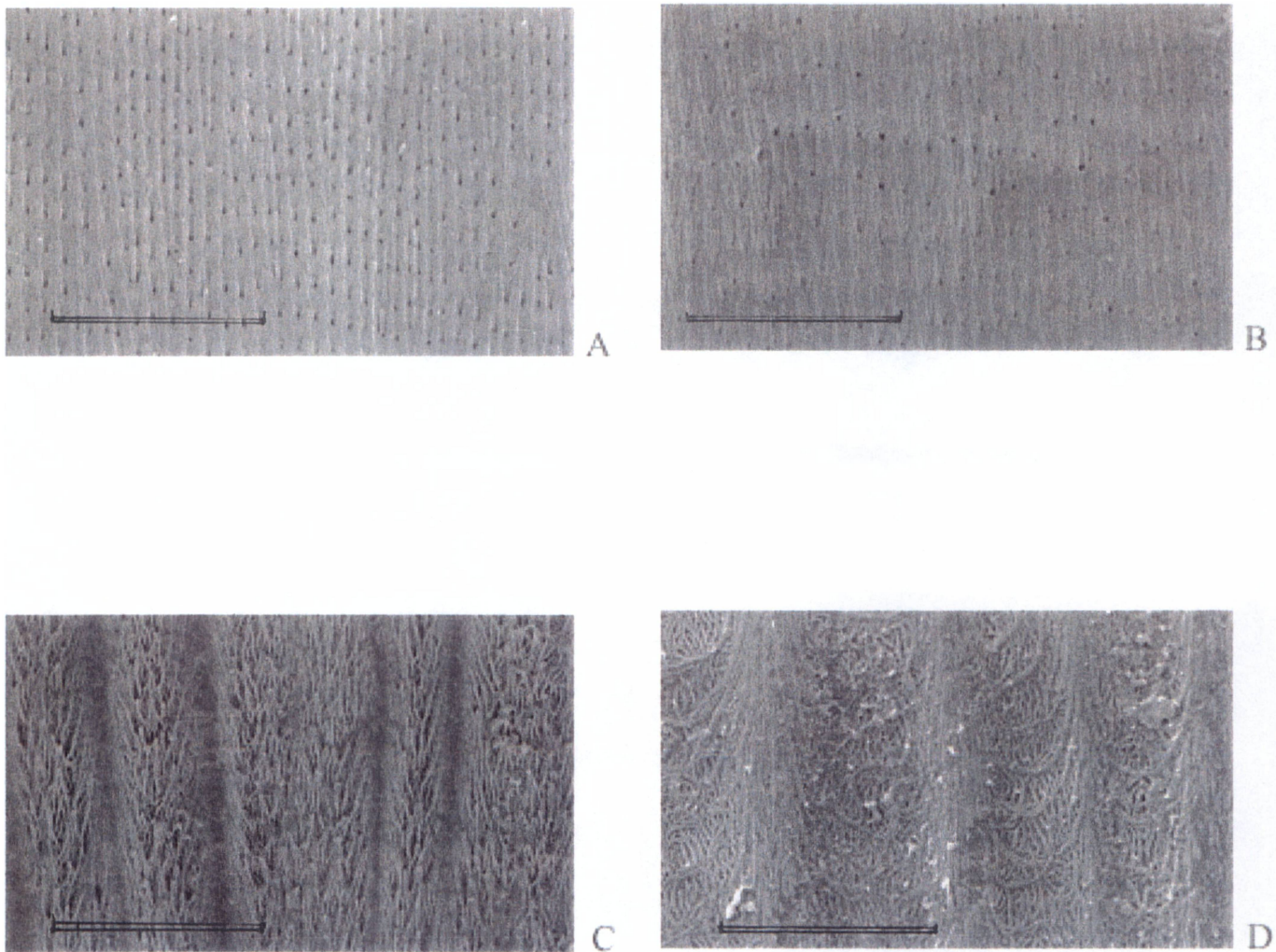


Figura 5. Padrões de microornamentação observados em alguns grupos de Xenodontinae. A, equinado, em *Oxyrhopus trigeminus* (MHNCI 6621); B, equinado, *Phalotris lemniscatus* em (MHNCI 3149); C, cristado, em *Phylodrias patagoniensis* (MHNCI 7120); D, cristado, em *Tomodon dorsatus* (MHNCI 4428). Escala: 10 μm .

ANEXO I

Lista dos exemplares examinados:

Tribo Xenodontini: *Erythrolamprus aesculapii* MHNCI 8214, *Liophis almadensis* MHNCI 4465, 7952; *L. anomalus* MHNCI 4910, *L. dilepis* MHNCI 3876, IB 48093; *L. flavifrenatus* MHNCI 605, *L. frenatus* MHNCI 8271, *L. guentheri* MHNCI 2352, *L. jaegeri* MHNCI 4195, 7542, 4870, 4649; *L. lineatus*, IB 17659; *L. meridionalis*, *L. miliaris* MHNCI 1167, 6923, 7497, 7615, 8998; *L. poecilogyrus* MHNCI 2615, 3170, 3171, 3552, 5149, 5830, 7183, 7507; *L. reginae* MHNCI 7105, 7271, 8274; *L. sagittifer* MHNCI 2256; *L. typhlus* MHNCI 3098, 7576; *L. viridis* MHNCI , *Lystrophis dorbignyi* MHNCI 2273, 6029, MCP 2273; *Waglerophis merremii* MHNCI 7777, 8295, 7749, 9006; *Xenodon guentheri* MHNCI 4740, 6082, 7264; *X. neuwiedi* MHNCI 1276, 7942, 1604; *X. rabdocephalus* MHNCI 4577, e *X. severus* MHNCI 4538, 4791. **Tribo Pseudoboini:** *Boiruna maculata* MHNCI 764, *Clelia rustica* MHNCI 2735, *C. plumbea* MHNCI 8961; *Drepanoides anomalus* MHNCI 8184; *Oxyrhopus clathratus* MHNCI 3727, *O. melanogenys* MHNCI 4537, *O. petola* MHNCI 2373, *O. rhombifer* MHNCI 6526, *O. trigeminus* MHNCI 6621, *Pseudoboa haasi* MHNCI 8481; *Rhachidelus brazili* e *Siphlophis longicaudatus* MHNCI 8344. **Tribo Philodryadini:** *Philodryas arnaldoi* MHNCI 3444; *P. olfersii* MHNCI 9912, *P. patagoniensis* MHNCI 7120; *Pseudablables agassizi* MHNCI 7314. **Tribo Elapomorphini:** *Apostolepis assimilis* MHNCI 748; *Phalotris bilineatus* MHNCI 4915; *P. lativittatus* MHNCI 4482; *P. lemniscatus* MHNCI 3149, *P. mertensi* MHNCI 8227. **Tribo Tachymenini** *Thamnodynastes strigatus* MHNCI 5339, *T. hypoconia* MHNCI 6336, *Tomodon dorsatus* MHNCI 4428; *Ptychophis flavovirgatus* MHNCI 3490. **Xenodontinae incertae sedis:** *Psomophis obtusus* MHNCI 6384; *P. genimaculatus* MHNCI 6705.

CAPÍTULO III - ANÁLISE FILOGENÉTICA DAS SERPENTES DA TRIBO XENODONTINI BONAPARTE, 1845 (COLUBRIDAE, XENODONTINAE)

INTRODUÇÃO

A Tribo Xenodontini agrupa os gêneros *Erythrolamprus* Wagler, *Liophis* Wagler, *Lystrophis* Cope, *Umbrivaga* Roze, *Waglerophis* Romano & Hoge e *Xenodon* Boie. Distribui-se por toda a América do Sul e parte da América Central, incluindo as Antilhas (PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970; MAGLIO, 1970; SCHWARTZ & HENDERSON, 1991). Uma característica morfológica existente no hemipênis - a presença de discos lisos nas extremidades apicais dos lobos - sustenta o monofiletismo deste grupo (DOWLING & DUELLMAN, 1978; JENNER, 1981; DOWLING *et al.*, 1983; JENNER & DOWLING, 1985; FERRAREZZI, 1994; ZAHER, 1999). MYERS (1986) acrescenta um caráter de cunho comportamental - a capacidade de achatamento defensivo da região anterior do tronco - como uma provável sinapomorfia de Xenodontini. No entanto, este caráter está também presente em muitos outros grupos de colubrídeos, incluindo outras tribos de xenodontíneos (CARPENTER & FERGUSON, 1977). Dados imunológicos levantados por CADLE (1984) corroboraram a formação de um clado incluindo *Liophis*, *Erythrolamprus*, *Waglerophis* e *Xenodon*. Dados obtidos a partir da análise de genes mitocondriais (RNA ribossomal 12S e 16S) (VIDAL *et al.*, 2000) também sustentam o monofiletismo dos Xenodontini.

Apesar de contar com uma boa hipótese de monofiletismo, pouco se sabe sobre as relações intra-grupo, especialmente com relação às "superespécies", espécies e subespécies do gênero *Liophis* Wagler, 1830. Este gênero abrange atualmente 41 espécies reconhecidas, muitas delas com subespécies mal definidas. Este trabalho visa investigar a Tribo Xenodontini quanto ao relacionamento intragrupo (relações interespecíficas e intergenéricas).

MATERIAL E MÉTODOS

Para este trabalho, foram estudados exemplares de serpentes depositados nas instituições listadas a seguir: Centro de Estudos e Pesquisas do Cacau, Ilhéus (CEPEC/CEPLAC); Departamento de Toxicologia e Farmacologia da Secretaria de Estado da Saúde de Mato Grosso do Sul, Campo Grande; Departamento de Zoologia de Vertebrados, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay (ZVC); Hussam Zaher, coleção particular (HZ); Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB/USP); Instituto Butantan, São Paulo (IB); Instituto Vital Brazil, Niterói (IVB); Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (MCN); Museo Nacional de Historia Natural (MHNM), Montevideo, Uruguay; Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (MCP); Museu de História Natural Capão da Imbuia, Curitiba (MHNCI); Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas, Campinas (ZUEC), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro (MNRJ); Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém (MPEG); Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina (MZUEL); Museum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN); Museum of Natural History, University of Kansas (KU).

Escolha das espécies empregadas na análise

O principal critério para escolha das espécies incluídas nesta análise foi a representatividade de todos os gêneros e espécies de Xenodontini disponíveis. Com exceção de *Liophis*, os gêneros de Xenodontini apresentam uma diversidade específica relativamente baixa.

Todos os gêneros dessa tribo foram analisados. Para *Umbrivaga*, no entanto, apenas dois exemplares (um de *U. pygmaea* e um de *U. pyburni*) estiveram disponíveis, mas não foi obtida a autorização para dissecação, por se tratar de material muito raro em coleções. Com isso, este gênero não pôde ser incluído na análise, uma vez que a maioria dos caracteres empregados são osteológicos. Para *Liophis*, o gênero mais especioso da tribo, adotou-se um segundo critério, o de amostrar todos os grupos de espécies possíveis, reconhecidos na literatura (DIXON, 1980; 1989; CEI, 1993).

Levantamento, análise e preparação do material estudado

Foram estudados caracteres da osteologia craniana, musculatura e sistema glandular cefálico, micro-ornamentação de escamas, folidose, padrão de colorido, história natural e comportamento.

A busca de caracteres da morfologia externa utilizáveis na análise filogenética seguiu os métodos tradicionais de contagem de escamas (folidose), definição do padrão de desenho e colorido e de mensurações tradicionais (VANZOLINI, 1980). Os dados foram obtidos a partir da análise direta dos animais disponíveis e complementados com dados existentes na literatura.

Os dados empregados para a codificação dos caracteres de história natural e comportamental (capacidade de achatamento do tronco e dieta) foram obtidos diretamente da literatura e complementados com observações de campo originais para algumas espécies.

Os caracteres musculares e glandulares foram basicamente retirados da literatura (ZAHER, 1994, 1999) e confirmados em alguns exemplares nos quais a musculatura e as glândulas cefálicas ainda encontravam-se disponíveis para análise. O material osteológico craniano foi preparado através de dois métodos: 1) tratamento por larvas de *Dermestes* sp.; 2)

diafanização e coloração dos ossos e cartilagens (SONG & PARENTI, 1995). Os caracteres hemipenianos foram observados exclusivamente em órgãos manualmente evertidos e preenchidos com ágar ou gel de petróleo, de acordo com os métodos apresentados por MANZANI & ABE (1988) e PESANTES (1994). Hemipênis de algumas espécies (*Liophis epinephelus*, *L. viridis*, *Lystrophis nattereri*, *L. pulcher*, *L. semicinctus* e *Xenodon werneri*) não estiveram disponíveis para a análise. Entretanto, para *X. werneri* foram empregadas ilustração e descrição existentes em YUKI (1993) e dados fornecidos por H. Zaher (comun. pess.). Todo o material anatômico utilizado nesta análise encontra-se listado no Anexo I.

Caracteres referentes à ornamentação do *stratum corneum* de escamas dorsais foram observados em microscópio eletrônico de varredura, de acordo com os procedimentos tradicionais de extração, desidratação, montagem e metalização, apresentados em detalhe no capítulo II desta tese. Foram observados os padrões de micro-ornamentação apresentados pelas espécies de Xenodontini. Escamas das espécies *Liophis amarali*, *L. epinephelus*, *L. juliae*, *L. semicinctus* e *X. werneri* não foram observadas, uma vez que o *stratum corneum* dos exemplares analisados não estava em boas condições.

Análise Filogenética

A hipótese de filogenia aqui apresentada baseia-se nos princípios e métodos da sistemática filogenética, desenvolvidos a partir das idéias de HENNIG (1966). Para tanto, construiu-se uma matriz básica de dados, com os estados de caráter codificados numericamente com o auxílio do programa MacClade 3.0 (MADDISON & MADDISON, 1992). Esta matriz contou com 40 táxons e 41 caracteres. Os estados de caracteres observados foram arranjados em caracteres binários ou multiestados não ordenados (34 binários e 7

multiestados não ordenados), representando hipóteses de homologia primária a serem testadas através da análise de parcimônia (HENNIG, 1960; WILEY, 1981). Os caracteres multiestados foram todos considerados não ordenados porque faltaram evidências ontogenéticas que esclarecessem a direção de transformação dos estados envolvidos.

Os estados de caracteres foram polarizados por meio de comparação com grupo externo (WATROUS & WHEELER, 1981; FARRIS, 1982; MADDISON *et al.*, 1984). Não é conhecida uma hipótese bem sustentada de grupo-irmão para a Tribo Xenodontini. Por esta razão, todos os táxons reconhecidos como grupos externos funcionais foram incluídos na matriz de caracteres, no intuito de testar o monofiletismo dos Xenodontini, oferecendo às hipóteses de polaridade de caracteres um contexto mais globalmente parcimonioso (NIXON & CARPENTER, 1993). Desta forma, foram empregados como grupos externos as tribos de Xenodontinae que apresentam hipóteses de monofiletismo bem sustentada e alguns táxons genéricos importantes para a análise (*Heterodon*, *Hydrodynastes* e *Psomophis*). Foram escolhidas as Tribos Elapomorphini (*sensu* FERRAREZZI, 1993, 1994), Pseudoboini (*sensu* ZAHER, 1996, 1999), Tachymenini (*sensu* FRANCO, 1999), além das tribos Alsophiini, Hydropsini e Philodryadini, tomadas em sentido estrito, segundo ZAHER (1999) e ZAHER & VIDAL (dados não publicados). Em casos de variação de um caráter dentro de um grupo externo, este caráter foi tratado como polimórfico na matriz de dados. A polarização não foi realizada *a priori*, seguindo o princípio da parcimônia global (“overall parsimony”), pois polarizações apriorísticas podem levar a resultados errôneos (NIXON & CARPENTER, 1993).

De maneira a refinar a busca de árvores mais parcimoniosas, foram usados métodos computacionais. Para tanto, utilizou-se o programa PAUP 3.1.1 (SWOFFORD, 1993), rodado em equipamento MacIntosh da empresa Apple. A rotina escolhida foi a busca heurística do tipo “stepwise addition”, com 10 réplicas, realizadas de maneira randômica, combinada ao

algoritmo de permutação de ramos (“branch swapping”). A análise do tipo “stepwise addition” inicia-se com uma árvore formada por três táxons. A esta árvore é então adicionado um quarto táxon e das árvores obtidas é selecionada a mais curta. Em seguida, é adicionado um quinto táxon e o processo continua, até que todos os táxons sejam incluídos. Ao final, obtém-se a árvore mais curta originada das combinações de árvores obtidas após a inclusão do último táxon. O desenvolvimento de réplicas visa garantir a localização da árvore mais parcimoniosa, uma vez que o início do processo se dá de maneira randômica (ao acaso). A permutação de ramos foi efetuada pelo processo de bissecção e reconexão (“tree bisection and reconnection”). Neste processo, realizado somente naquelas árvores com menor número de passos, a árvore resultante é dividida em duas, e as duas sub-árvores reconectadas pela junção de um par de ramos de cada sub-árvore, sob todas as combinações possíveis, até que a árvore mais curta seja encontrada. Como forma de aumentar o grau de resolução, procedeu-se uma busca sob ponderação sucessiva (“successive weighting”), em que os caracteres sofrem um processo de pesagem, de 1 a 10, de acordo com seu índice de consistência reescalado (rc) (os caracteres totalmente homoplásticos recebem peso igual a zero; os caracteres que ainda apresentam homoplasia mas mantêm alguma similaridade sustentada como sinapomorfia terão um peso proporcional ao seu grau de homoplasia; i.e., quanto mais consistente o caráter, maior peso é a ele atribuído). Finalmente, dado o grande número de árvores resultantes, optou-se por efetuar uma análise de consenso. Para tanto, foi escolhido o método do consenso estrito, por ser a alternativa mais ortodoxa e conservativa. Visando testar as diferentes possibilidades de otimização do cladograma, os dados foram analisados em ACCTTRAN (“accelerating transformation optimization”), método que favorece o aparecimento de convergências e em DELTRAN (“delaying transformation optimization”), o qual favorece o aparecimento de reversões (SWOFFORD & MADDISON, 1987). Como medidas de parcimônia, foram

utilizados o comprimento de árvore, o índice de consistência (KLUGE & FARRIS, 1969) e o índice de retenção (FARRIS, 1989).

RESULTADOS

Descrição dos Caracteres Empregados

Foram levantados 41 caracteres para 40 táxons. Os caracteres foram agrupados de acordo com o tipo de dados. Os caracteres 1 a 5 dizem respeito à foliose e ao padrão de coloração; os caracteres 6 e 7 correspondem a aspectos comportamentais e da história natural das espécies; os caracteres 8 a 37 foram dizem respeito à anatomia, hemipeniana (8 a 14) e craniana (15 a 37). Finalmente, os caracteres 38 a 41 referem-se à micro-ornamentação de escamas dorsais. Dos caracteres levantados, 34 são binários e 7 são multiestados. A seguir é apresentada uma descrição de cada um dos caracteres empregados na análise filogenética, de maneira a esclarecer a variação observada entre os Xenodontini e nos grupos externos funcionais. A variação dos caracteres é sumarizada na Tabela I.

Caracteres de coloração e morfologia externa

1. Disposição das fileiras de escamas vertebral e paravertebrais: (0) dispostas em fileiras normais, semelhantes às fileiras dos flancos; (1) imbricadas em fileiras oblíquas, diferenciadas das fileiras dos flancos.

Este caráter foi utilizado por PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970) para diagnosticar as espécies de *Xenodon* (incluindo *Waglerophis*). A diferenciação na disposição das fileiras vertebral e paravertebrais não está relacionada a alguma diferenciação no formato das escamas, cuja morfologia é similar àquela apresentada pelas escamas das fileiras laterais, mas sim ao maior grau de imbricamento observado. Este caráter é observado em *Waglerophis merremii* e em todas as espécies de *Xenodon*, sendo mais facilmente visualizado nas espécies *W. merremii*, *X. severus* e *X. rabdocephalus*. Em todos os grupos externos, as escamas vertebral e paravertebrais estão dispostas em fileiras normais.

2. Padrão de coloração dorsal verde uniforme: (0) ausente; (1) presente.

A presença de coloração verde homogênea em Squamata geralmente está ligada aos hábitos arborícolas ou sub-arborícolas. Em relação às serpentes, isto é particularmente verdade nos Colubrinae (por exemplo, *Chironius*, *Oxybelis*, *Leptophis*). Dentro de Xenodontinae, relativamente poucas espécies apresentam coloração verde. Este é o caso de algumas espécies de *Philodryas* (*P. aestivus*, *P. offersii*, *P. viridissimus* – AMARAL, 1978), e dentro de Xenodontini, em *Xenodon weneri* e em seis espécies de *Liophis* (*L. atriventer*, *L. guentheri*, *L. jaegeri*, *L. maryellenae*, *L. typhlus*, e *L. viridis* – DIXON, 1987). *Xenodon weneri* apresenta uma tonalidade esverdeada que não pode, no entanto, ser considerada verde homogêneo. Esta espécie apresenta notável convergência em relação a *Bothriopsis bilineatus*, uma espécie simpátrica de viperídeo. A suspeita da presença de relações miméticas entre *Xenodon* / *Waglerophis* e *Bothrops* já foi apresentada anteriormente (SAZIMA, 1992). Entretanto, deve-se considerar que *X.*

wernerii é uma espécie terrestre (STARACE, 1998) ao passo que *Bothriopsis bilineatus* é claramente arbórea (CAMPBELL & LAMAR, 1989). Com relação ao gênero *Liophis*, o padrão verde de coloração levou DIXON (1987) a reconhecer o grupo particular das *Liophis* verdes (“green species”).

3. Padrão de coloração em faixas longitudinais regulares e largas: (0) ausente; (1) presente.

O padrão aqui considerado é a presença de pelo menos três faixas largas longitudinais escuras (do marrom ao cinza-escuro) sobre um fundo mais claro (do cinza-claro ao bege). Este tipo de coloração pode ser considerado comum dentro de Xenodontinae, ocorrendo em várias espécies (por exemplo, *Alsophis* spp., *Philodryas nattereri*, *Ditaxodon taeniatus*, *Psomophis* spp., *Darlingtonia haetiana*, *Conophis* spp.). Nos Xenodontini, este padrão lineado foi utilizado no reconhecimento de um gênero, *Lygophis* Fitzinger, abrigando as espécies *L. dilepis*, *L. flavifrenatus*, *L. lineatus*, *L. meridionalis* e *L. paucidens*. Apesar do gênero ter sido sinonimizado com *Liophis* por DIXON (1980), este grupo de espécies continuou sendo reconhecido posteriormente (grupo *Liophis lineatus*; MICHAUD & DIXON, 1987). Padrões lineados são também reconhecíveis em espécies de *Liophis* ocorrentes no Caribe (*L. cursor*, *L. triscalis*; DIXON, 1981). Uma tendência à formação de linhas longitudinais pode ser vista nas espécies do grupo *anomalus* (*L. anomalus*, *L. elegantissimus* e *L. vanzolinii*). No entanto, o padrão apresentado por estas espécies não é distinto da descrição acima mencionada (faixas largas). Por este motivo, considerou-se o caráter como ausente no grupo *anomalus*. Também não foi aqui considerada a presença de faixas escuras estreitas que eventualmente podem aparecer lateralmente na região posterior do tronco e na cauda de algumas espécies (por exemplo, *L.*

poecilogyrus, *L. reginae*, *L. almadensis*). Esta última característica está sujeita a grande variação intra-específica e não parece estar relacionada a padrões lineados regulares.

Padrões lineados geralmente são encontrados em espécies de répteis e anfíbios de áreas abertas, com predomínio de gramíneas. Por este motivo, acredita-se que poderiam desempenhar a função de camuflagem. Isto parece ser particularmente verdadeiro para uma espécie polimórfica de anuro, *Eleutherodactylus coqui*, em que exemplares encontrados em campos tendem a apresentar faixas longitudinais, enquanto aqueles coletados dentro da floresta apresentam padrões manchados, irregulares (POUGH et al., 1993 p.19).

4. Padrão juvenil diferente do padrão adulto na região do pescoço, tendendo a formar colar nugal bem definido: (0) ausente; (1) presente.

A variação padronal ontogenética está presente em gêneros de Pseudoboini (*Boiruna*, *Clelia*, *Pseudoboa* – ZAHER, 1986), mas é incomum entre os outros Xenodontinae. Dentro de Xenodontini, padrões diferenciados de jovens e adultos foram descritos para *Liophis miliaris* (GANS, 1964; DIXON, 1983a), *Liophis poecilogyrus* (DIXON & MARKEZICH, 1992) e para as espécies do grupo *cobella* (*L. breviceps*, *L. cobella*, *L. frenatus*, *L. longiventris* e *L. torrenicola* – DIXON, 1983b; DONNELLY & MYERS, 1991). De uma maneira geral, pode ser reconhecida uma coloração de fundo muito mais escura no jovem e a tendência de formação de um colar nugal claro (persistente no adulto em *L. torrenicola*), a despeito das variações encontradas no padrão apresentado pelos adultos dessas espécies.

5. Escama rostral modificada, separando os escudos nasais: (0) ausente; (1) presente.

Este caráter diz respeito à presença de uma grande escama rostral em forma de âncora, expandindo-se para a região dorsal anterior da cabeça e penetrando entre os escudos nasais, atingindo os pré-frontais através de uma quilha médio-dorsal. Caracteriza as espécies do gênero *Lystrophis* (OREJAS-MIRANDA, 1966). Uma característica parecida pode ser notada em *Heterodon*, mas neste último gênero há uma tendência de fragmentação das escamas na região compreendida entre os pré-frontais e a rostral. Argumentos a favor do estreito relacionamento entre *Lystrophis* e *Heterodon* existem na literatura (SMITH, 1964). No entanto, a presença de características similares em espécies distantes tanto filogenética quanto geograficamente, como é o caso dos gêneros africanos *Liobeterodon* e *Rhamphiophis* (OREJAS-MIRANDA, 1966) reforçam a hipótese de convergência.

Caracteres de comportamento/ história natural

6. Capacidade de achatamento do tronco, pelo menos no terço anterior do corpo: (0) ausente; (1) presente.

O achatamento dorso-ventral do corpo é encontrado em muitas espécies de serpentes (CARPENTER & FERGUSON, 1977). Entre os Xenodontinae, pode ser encontrado entre os Tachymenini (gênero *Tomodon*), *Hydrodynastes*, *Heterodon* e em várias espécies da Tribo Xenodontini. A habilidade de achatamento do terço anterior do corpo dorso-ventralmente em exposições de caráter defensivo foi citada por MYERS (1986) como uma sinapomorfia de Xenodontini. MYERS (1986) argumenta que devem ser reconhecidas como diferentes o hábito

de achatar apenas a região anterior (o que seria incomum) e o achatamento de todo o tronco. Com exceção de *Heterodon* e de *Hydrodynastes*, apenas os Xenodontini seriam reconhecidos por este tipo de comportamento, o que reforçaria a hipótese de monofiletismo desse último grupo. Deve, no entanto, ser levado em consideração que pelo menos duas espécies (*Xenodon guentheri* e *Waglerophis merremii*) têm a capacidade de achatar toda a região do tronco, e não apenas o terço anterior, segundo verificações do autor.

7. Dieta essencialmente anurófaga: (0) ausente; (1) presente.

Informações sobre dieta são sempre sujeitas a questionamentos. Podem estar vinculadas a observações realizadas em cativeiro (quando a oferta alimentar pode forçar situações de predação muitas vezes improváveis na natureza) que, na maioria das vezes, são casuais, representando opiniões particulares não fundamentadas em procedimentos experimentais rígidos confirmados por material registrado em museus (por exemplo, muitas das informações apresentadas em AMARAL, 1978). Eventualmente, dados sobre a alimentação e comportamento alimentar são obtidos a partir de observações na natureza. De uma maneira geral, a fonte mais confiável de obtenção de dados dessa natureza consiste na dissecação do trato digestivo de exemplares coletados (MARQUES & PUORTO, 1994). Como muitas vezes há opiniões contraditórias sobre a dieta de determinadas espécies, foram aqui adotados três critérios: 1) priorizar informações da literatura explicitamente baseados em dissecações; 2) não considerar *a priori* uma dieta como “anurófaga” ou “ofiófaga”, mas sim “principalmente anurófaga” e “principalmente ofiófaga”, desde que a maioria dos itens registrados seja composta de anfíbios anuros e serpentes, respectivamente; 3) considerar como generalistas apenas aquelas espécies para as quais não parece predominar um item específico na dieta. Entre as espécies de Xenodontini, há um predomínio de dietas anurófagas (DIXON, 1980;

VITT, 1983; MICHAUD & DIXON, 1989; CEI, 1993). *Liophis atriventer* se alimenta de ovos de anfíbios (DIXON, 1985). Por outro lado, *Erythrolamprus* é conhecido por preda serpentes e anfisbenas (MARQUES & PUORTO, 1994) Com exceção de *L. juliae* (predominantemente anurófaga), as demais espécies de *Liophis* do Caribe têm nos lagartos o item alimentar principal (HENDERSON & BOURGEOIS, 1993). *Liophis almadensis*, *L. flavifrenatus* e *L. reginae* são consideradas espécies generalistas (CUNHA & NASCIMENTO, 1978; 1993; CEI, 1993). Dados sobre a dieta das espécies estudadas são encontrados em DIXON & SOINI, 1986; SAZIMA & HADDAD (1992); MARTINS & OLIVEIRA (1998), DUELLMAN (1978) VITT (1983); MICHAUD & DIXON (1989); e CEI (1993).

Caracteres hemipenianos

8. Presença de discos apicais no hemipênis (Fig. 1 C): (0) ausente; (1) presente.

A formação de discos lisos na região apical do hemipênis de colubrídeos neotropicais foi descoberta por COPE (1894,1895) e têm sido considerada a característica principal para o reconhecimento da Tribo Xenodontini como grupo monofilético (DOWLING & DUELLMAN, 1978; JENNER, 1981; DOWLING et al, 1983; JENNER & DOWLING, 1985; FERRAREZZI, 1994). Todas as espécies de Xenodontini aqui analisadas apresentaram discos apicais, com exceção de *Liophis amarali*. A condição observada em *Xenodon werneri* foi aqui interpretada como presença de discos apicais extremamente reduzidos. Os discos apicais podem ser considerados estruturas não usuais para os hemipênis de serpentes. No entanto, algumas espécies de *Oxyrhopus* (Tribo Pseudoboini) apresentam a extremidade dos lobos nua, de forma semelhante aos discos observados nos Xenodontini (ZAHER & CARAMASCHI, 1992). Apesar da semelhança, as áreas nuas nas extremidades dos lobos do hemipênis em

Oxyrhopus não encontram similar nos demais Pseudoboini, uma tribo com boa hipótese de monofiletismo. Por este motivo, ZAHER (1994) considera o aparecimento de discos apicais em Xenodontini e de áreas nuas similares em *Oxyrhopus* como eventos independentes.

9. Formato do hemipênis: (0) corpo alongado, com bifurcação do sulco espermático na base (Fig. 4); (1) corpo bulboso, com bifurcação do sulco espermático na região mediana do corpo do hemipênis (Fig. 2).

Na análise do formato geral do hemipênis, deve-se estar atento para não haver supervalorização ou má interpretação da variação observada. Variação intraespecífica existe, podendo ser comum em alguns grupos (ZAHER & PRUDENTE, 1999). Além disso, aspectos inerentes à preparação do órgão (PESANTES, 1994) podem interferir no formato, dificultando a interpretação. Especialmente os hemipênis que foram fixados parcialmente evertidos tendem a modificar sua forma original quando preparados (obs. pess.). Desta maneira, torna-se difícil a distinção entre variação intraespecífica e artefatos de preparação, especialmente quando o material analisado já se encontrava previamente preparado.

Hemipênis relativamente longos com o sulco espermático bifurcando próximo à base são encontrados na maioria dos Xenodontinae. Todos os grupos externos aqui utilizados apresentam esta característica, com exceção de Tachymenini e Elapomorphini, onde o hemipênis pode ser alongado ou não e o sulco espermático bifurca distalmente à base (ZAHER, 1999). Na amostra de Xenodontini aqui analisada, foram verificadas as duas formas básicas. Hemipênis alongados com sulco espermático bifurcando próximo à base foram observados nas espécies de *Liophis* do grupo *lineatus*, *L. amarali*, *L. sagittifer*, *Xenodon rabdocephalus*, *X. werneri* e *Waglerophis merremii*. Foi registrada grande variação intraespecífica nas espécies *Liophis lineatus*, *L. dilepis* e *L. flavifrenatus*, em que o hemipênis mostrou-se ora em

formato clavado (tornando-se mais volumoso da base em relação ao ápice dos lobos), ora alongado com espessura regular (sem tornar-se mais volumoso na região dos lobos). Os hemipênis de corpo bulboso tenderam a mostrar menor variação com relação ao formato geral, podendo ser mais ou menos curvados no meio do corpo. De qualquer maneira, em nenhuma instância uma mesma espécie mostrou variação suficiente com relação ao formato geral do hemipênis, que oferecesse alguma margem de dúvida com relação à codificação inequívoca do seu estado de caráter.

10. Forma dos lobos: (0) hemipênis levemente bilobado, com o sulco interlobular (bifurcação dos lobos) reduzido ou ausente (Fig. 4); (1) lobos bem individualizados, porém relativamente curtos, sulco interlobular profundo (Fig. 5); (2) lobos extremamente longos, bem maiores que o corpo do hemipênis, dando ao órgão o formato bifurcado (Fig. 1, 3B).

Os Xenodontinae tendem a apresentar hemipênis bilobados, com lobos bem individualizados. No entanto, em alguns grupos aparece a redução drástica no tamanho dos lobos e mesmo hemipênis em condição simples (monolobados). Dentro da Tribo Elapomorphini, *Apostolepis* pode apresentar órgãos simples ou levemente bilobados; em *Elapomorphus* os lobos são bem individualizados; já em *Phalotris* há grande variação interespecífica. Em Tachymenini, os lobos são caracteristicamente pouco bilobados (ZAHER, 1999).

Em Xenodontini, a forma dos lobos apresenta grande variação. Nos *Liophis* do grupo *lineatus*, *L. anomalus* e *L. sagittifer*, os lobos são muito pequenos e o sulco interlobular geralmente ausente. Quando presente, é muito curto. A posição dos discos apicais em relação aos lobos é variável em *L. lineatus*, *L. meridionalis* e *L. dilepis*, podendo ser lateralizados

(ocupando as faces externas dos lobos, opostos entre si) ou localizados na extremidade apical de cada lobo. Isto pode ser interpretado como variação intraespecífica. No entanto, como alguns hemipênis analisados haviam sido preparados por terceiros, não é descartada a hipótese de ser tal variação um artifício de preparação.

11. Espinhos intra- sulcais : (0) ausentes; (1) presentes.

Os espinhos intra-sulcais aparecem na região do hemipênis compreendida entre os ramos originados da bifurcação do sulco espermático (ZAHER, 1999). Em Xenodontini, diferenciam-se dos demais espinhos por serem um pouco maiores. Nos grupos externos, este caráter é variável dentro de Pseudoboini e Alsophiini, e ausente nos demais. Dentro de Xenodontini, os espinhos intra-sulcais estão presentes em todas as espécies observadas, com exceção de *Xenodon severus*, *X. rabdocephalus*, *X. werneri* e *Waglerophis merremii*. Os espinhos intra-sulcais apresentam grande variabilidade em relação ao tamanho e número, especialmente entre as espécies de *Liophis*. Os espinhos mostram-se particularmente grandes nas espécies relacionadas ao grupo *lineatus*.

12. Regiões infladas no lado não sulcado, porção proximal: (0) ausentes; (1) presentes.

Este caráter foi originalmente descrito por ZAHER (1999) para algumas espécies de *Liophis*. As regiões infladas situadas no lado não sulcado, porção proximal, concentram parte dos espinhos laterais. Estas estruturas foram observadas em várias espécies de *Liophis* e em *Erythrolamprus aesculapii*, estando ausentes no grupo *Liophis lineatus* (com exceção de *L. paucidens*) e nos demais gêneros de Xenodontini.

13. Franja bem desenvolvida na margem dos discos apicais: (0) ausente; (1) presente (Fig. 1C).

A franja aqui considerada consiste em uma dobra larga e conspícua existente na margem dos discos apicais, observada somente em *Xenodon rabdocephalus* e *Waglerophis merremii*.

14. Espinhos longos circundando todo o lobo em fileiras longitudinais: (0) ausentes; (1) presentes (Fig. 1C).

Esta característica só aparece nos Xenodontini com marcado alongamento dos lobos. Os espinhos são arranjados em várias fileiras longitudinais e podem ser observados em *Xenodon rabdocephalus* e *Waglerophis merremii*.

Caracteres Cranianos

15. Sulcos longitudinais nos dentes maxilares pós-diastemais (opistoglifia): (0) presentes; (1) ausentes.

A dentição opistóglifa está presente na maioria dos grupos externos utilizados, com exceção de *Hydrodynastes*, *Heterodon* e *Psomophis*. Dentro de Xenodontini, este estado é citado somente para as espécies de *Erythrolamprus*.

16. Formato do processo nasal do pré-maxilar: (0) pontiagudo (Fig. 6A); (1) levemente arredondado (Fig. 6B); (2) bem arredondado (Fig. 6C).

Este caráter foi utilizado por CUNDALL (1981) no estudo do gênero *Opheodrys*. Mostrou-se muito variável entre os grupos externos. Foi considerado não comparável em Elapomorphini, cujo pré-maxilar encontra-se profundamente modificado em função do hábito fossorial. Dentro da Tribo Xenodontini, o processo é sempre bem arredondado em *Lystrophis* e *Erythrolamprus* e variável nas espécies de *Xenodon* e *Liophis*.

17. Processos palatinos do pré-maxilar: (0) bem individualizados e separados, extremidades divergentes (Fig. 7A, B); (1) fusionados em grande parte, extremidades convergentes (Fig. 7C, D).

Os processos palatinos do pré-maxilar originam-se na extremidade póstero-ventral deste osso, onde contactam o vômer de forma independente (divergente) ou convergem para um contato mais ou menos extenso, tendendo a fundir-se medialmente. Processos palatinos divergentes ocorrem na maioria das espécies dos grupos interno e externos. Entre os grupos externos, é variável em Hydropsini e Philodryadini e é considerado não comparável em *Heterodon*. Dentro do grupo interno, processos com tendência à fusão medial são vistos em uma espécie de *Liophis* (*L. viridis*), em *Lystrophis*, com exceção de *L. dorbignyi*, *Waglerophis merremii* e nas espécies de *Xenodon*, com exceção de *X. neuwiedii* e *X. werneri*.

18. Concavidade na face anterior do Pré-maxilar: 0, ausente (Fig. 6 A, B; 1, presente (Fig. 6 C).

Este caráter está representado em poucas espécies. Nos grupos externos, ocorre somente em *Psomophis*. Em *Heterodon*, este caráter foi considerado não comparável. Dentro do grupo interno, o estado (1) foi observado somente em quatro espécies (*L. amarali*, *L. cobella*, *L. frenatus* e *Erythrolamprus aesculapii*). Em *L. miliaris* este caráter é variável, ocorrendo os dois estados.

19. Contato entre o processo nasal do pré-maxilar e o nasal: (0) pouco extenso, apenas se tocam; (1) contato curto, com pequena área de sutura; (2) contato extenso.

A condição da sutura entre o processo nasal do pré-maxilar e o nasal foi utilizada por CUNDALL (1981) no estudo do gênero *Ophedrys*. Dentro do grupo interno, *Liophis epinephelus* e *X. werneri* mostram contato pouco extenso. Este estado foi também verificado nos Tachymenini. Uma pequena área de sutura foi observada na maioria das espécies de *Liophis*, *Xenodon severus* e *Erythrolamprus aesculapii*, além dos grupos externos Philodryadini, Alsophiini e *Psomophis*. Já as espécies de *Lystrophis*, além de *Xenodon guentheri*, *X. rabdocephalus* e *Waglerophis merremii* apresentam área de sutura bastante extensa.

20. Projeções pontiagudas nos processos maxilares do pré-maxilar, direcionadas para trás: (0) ausentes; (1) presentes (Fig. 6B, 7 A).

Na maioria das espécies estudadas, os processos maxilares do pré-maxilar não originam expansões para trás. Entre os grupos externos, este caráter é variável nos Tachymenini e é considerado não comparável em *Heterodon*. No grupo interno, o estado (1) foi observado em *Lystrophis nattereri*, *Waglerophis merremii* e nas espécies de *Xenodon* (com exceção de *X. guentheri* e *X. werneri*), além de três espécies de *Liophis* (*L. amarali*, *L. lineatus* e *L. sagittifer*). Na maioria das

espécies do grupo interno, estes processos são engrossados e bem desenvolvidos, originando-se aproximadamente no meio do comprimento dos processos maxilares. Já em *Liophis amarali*, estes processos são muito mais frágeis e originam-se próximos à extremidade, conferindo aos processos maxilares aspecto bifurcado.

21. Processo na região ventral posterior do pré-frontal: (0) ausente; (1) pequeno e agudo; (2) bem desenvolvido para trás, em forma de “L”.

Este caráter apresentou grande variação dentro do grupo interno. Na maioria dos grupos externos e entre as espécies do grupo interno, predominou a presença de processos pequenos e agudos (estado 1). Em Hydropsini, o caráter foi considerado variável. *Heterodon* possui processo bem desenvolvido, em forma de “L”, o que também foi visto em espécies do gênero *Xenodon* (*X. guentheri*, *X. rabdocephalus*, *X. severus*), em *Lystrophis mattogrossensis* e algumas espécies do gênero *Liophis* (*L. amarali*, *L. anomalus*, *L. lineatus*, *L. meridionalis*, *L. paucidens*, *L. sagittifer* e *L. typhlus*). Apenas em uma espécie (*Lystrophis pulcher*), este processo foi considerado ausente.

22. Processo póstero-ventral do nasal: (0) situado em plano inferior à lâmina vertical do nasal (Fig. 9 A); (1) situado no mesmo plano do corpo do nasal (Fig.9 B).

O osso nasal desenvolve uma lâmina vertical, que se estende para trás em direção ao frontal na forma de um processo póstero-ventral, que pode estar situado no mesmo plano da lâmina vertical ou deslocado para baixo. Esta variação foi observada por CUNDALL (1981) no estudo das relações intra-genéricas em *Ophedrys*. O processo póstero-ventral do nasal está situado em plano inferior à lâmina vertical na maioria dos grupos externos (com exceção de Alsophiini) e é variável em Hydropsini. Em *Heterodon*, foi considerado não comparável. Dentro do grupo interno, ocorreram ambos os estados. Em *Liophis*, este caráter é bem variável.

Erythrolamprus apresenta o processo posterior do nasal no mesmo plano do corpo do osso. Todas as espécies de *Xenodon* e *Waglerophis* têm o processo desenvolvendo-se para baixo, em um plano inferior ao corpo do nasal. Em *Lystrophis* (grupo interno) e *Heterodon*, o nasal adquire formato peculiar, em decorrência do encurtamento da cabeça e modificações na região rostral. Por este motivo, para estes táxons o caráter foi considerado não comparável.

23. Formato dos “processos alares” do nasal: (0) grosseiramente triangulares, afilando-se gradualmente em direção à extremidade anterior (Fig. 11 A, B); (1) arredondados, com um afilamento brusco na metade anterior (Fig. 11 C, D).

A condição mais comum observada entre as espécies do grupo interno é a presença de processos alares afilando-se gradualmente em direção à região anterior. A presença de um afilamento brusco na região anterior dos processos alares do nasal é, no entanto, observada em todas as espécies analisadas dos gêneros *Waglerophis*, *Lystrophis* e *Xenodon* (exceto em *X. newwiedi*). Nos grupos externos também predominou o estado (0), sendo o estado (1) observado somente em *Hydropsini*.

24. Metade ventral do postorbital: (0) reta e curta; (1) curva e longa.

O postorbital é um osso afilado e curto, composto por uma metade dorsal suturada ao parietal lateralmente e uma metade ventral livre, compondo a margem posterior da órbita. A metade ventral do osso é relativamente reta e curta em todos os grupos externos e na maioria das espécies do grupo interno, exceto nas espécies dos gêneros *Xenodon* e *Waglerophis* e em *Liophis almadensis*, onde a metade ventral assume uma forma bastante recurvada e longa (especialmente em *Waglerophis*), marginando a órbita tanto posteriormente quanto ventralmente.

25. Lâmina lateral no pré-frontal: (0) ausente (Fig. 8 F); (1) presente (Fig 8 C, D).

O osso pré-frontal sutura-se com o frontal em sua região antero-lateral e compõe a margem anterior da órbita. Geralmente, desenvolve uma lâmina de tamanho e formato variáveis, como uma expansão anterior da face lateral do osso. A lâmina lateral está presente na maioria dos táxons estudados. Dentro do grupo interno, a condição ausente (0) é verificada somente em *Lystrophis nattereri* e nas espécies de *Xenodon* (com exceção de *X. neuwiedi* que apresenta lâmina lateral similar à encontrada em *Erythrolamprus* e em todas as espécies de *Liophis* estudadas). A lâmina está ausente em Pseudoboini, Elapomorphini, Hydropsini e *Heterodon* e presente nos demais grupos externos

26. Processo ântero-dorsal no quadrado: 0, ausente; 1, presente.

O quadrado é o osso responsável pela articulação do conjunto mandibular com a caixa craniana. Geralmente apresenta um processo ântero-dorsal muito desenvolvido. Esta condição está presente em todos os grupos externos e na maioria das espécies do grupo interno. O processo ântero-dorsal do quadrado está ausente em *Lystrophis mattogrossensis*, *Waglerophis merremii* e algumas espécies de *Xenodon* (*X. severus*, *X. rabdocephalus* e *X. werneri*).

27. Projeção lateral do conjunto esfenóide sob a órbita: (0) ausente ou pouco evidente; (1) presente evidente.

O conjunto esfenóide é composto pela fusão dos ossos paraesfenóide e basisfenóide; este conjunto está localizado na região ventral do crânio e tem a forma alongada, alargando-se em direção à região posterior. Este conjunto pode ou não desenvolver uma asa lateral, de maneira a bordear a base da órbita. Esta projeção lateral está presente na metade dos grupos externos (Philodryadini, *Heterodon*, *Psomophis*, Tachymenini) e ausente nos demais. Dentro dos Xenodontini, encontra-se ausente em apenas um pequeno número de espécies (*Liophis amarali*, *L. anomalus*, *L. dilepis*, *L. flavifrenatus*, *L. lineatus* e *L. paucidens*).

28. Comprimento relativo do conjunto frontal/parietal versus conjunto nasal/pré-maxilar: (0) conjunto frontal/parietal muito mais comprido que o conjunto pré-maxilar/nasal; (1) conjunto frontal/parietal equivalente em tamanho ao conjunto pré-maxilar/nasal, ou levemente maior.

Esta relação é uma forma de verificar o encurtamento da cabeça que ocorre em algumas espécies de Xenodontini. O encurtamento da cabeça (quando o conjunto frontal/parietal equivale ao conjunto pré-maxilar/nasal em comprimento) está presente somente nas espécies estudadas de *Lystrophis*, não tendo sido registrado nos demais gêneros do grupo interno. Dentre os grupos externos, apenas *Heterodon* apresentou esta característica.

29. Tamanho relativo dos dentes pós-diaستمais: (0) do mesmo tamanho ou pouco maiores que os demais; (1) bem maiores que os demais.

Os dentes maxilares posteriores diferenciados caracterizam a dentição do xenodontíneos. Geralmente são maiores e separados dos dentes anteriores por um diástema de tamanho

variável. Na maioria das espécies, esses dentes são pouco maiores que os anteriores, ou mesmo apresentam o dobro do seu tamanho. Já nas espécies de *Lystrophis*, *Xenodon* e em *Waglerophis merremii*, são muito maiores, alcançando três vezes ou mais o comprimento dos maiores dentes pré-diaستمais.

30. Forame orbitale magnum: (0) pequeno, restrito à região posterior da órbita pela expansão vertical dos frontais em direção ao esfenóide; (1) grande, sem expansão dos frontais para baixo.

Na maioria das espécies analisadas o osso frontal desenvolve uma expansão ventral muito extensa que atinge a margem superior dos paraesfenóides, restringindo o forâmen óptico à região posterior da órbita. Esta condição foi verificada em todos os grupos externos (exceto em Elapomorphini, considerado não comparável) e na maioria das espécies do grupo interno. No entanto, na maioria das espécies de *Liophis* do grupo *lineatus* (*sensu* MICHAUD & DIXON, 1987) – *L. flavifrenatus*, *L. lineatus*, *L. meridionalis*, *L. paucidens* – além da espécie *L. anomalus*, o frontal não forma uma projeção ventral acentuada, o que determina um forâmen óptico maior e expandido para a frente, por sobre a margem superior do paraesfenóide.

31. Número de dentes maxilares pré-diaستمais (número máximo conhecido): (0) 12 dentes ou mais; (1) 9 dentes ou menos.

A condição mais comum dentre os xenodontíneos é a presença de mais de 11 dentes maxilares. Esta condição é observada em todos os grupos externos, com exceção de *Heterodon*. Em Tachymenini, no entanto, esta condição é variável, existindo espécies com redução no número de dentes maxilares. No grupo interno, isto se repete, com exceção das espécies dos

gêneros *Lystrophis*, *Xenodon* e em *Waglerophis merremii*. Nesses grupos, o maxilar sofre grande redução em seu comprimento, refletindo no baixo número de dentes.

32. Comprimento do quadrado / comprimento do crânio: (0) comprimento do quadrado atingindo até 40% do comprimento total do crânio; (1) comprimento do quadrado 45% ou mais do comprimento do crânio.

O comprimento do quadrado mostrou-se bastante variável dentro dos grupos externos analisados, sendo curto (estado 0) em *Psomophis* e Elapomorfini, e longo (estado 1) em *Heterodon* e Tachymenini. Dentro do grupo interno, é relativamente curto em *Erythrolamprus* e *Liophis*, e muito longo em *Lystrophis*, *Waglerophis* e *Xenodon*.

33. Formato da lâmina lateral do pré-frontal: (0) pouco desenvolvida, aguda (Fig. 8 D); (1) pouco desenvolvida, arredondada; (2) bem desenvolvida (Fig. 8, A).

A lâmina lateral do pré-frontal não está presente em todas as espécies (vide caráter 25). Quando presente, pode ser bem desenvolvida, como uma grande extensão arredondada na margem anterior da face lateral desse osso, ou pouco desenvolvida, de forma mais ou menos arredondada ou mais pontiaguda. A condição pouco desenvolvida, aguda (estado 0) é verificada nas espécies de *Lystrophis* (*L. nattereri* não apresenta lâmina lateral), em *Erythrolamprus aesculapii* e em parte das espécies de *Liophis* (*L. amarali*, *L. cobella*, *L. epinephelus*, *L. paucidens*, *L. saggitifer* e *L. viridis*). Dentre os grupos externos, ocorre em *Hydrodynastes*, *Psomophis* e Tachymenini. A lâmina lateral também é pouco desenvolvida, porém com forma mais arredondada (estado 1) em *Xenodon neuwiedi*, em parte das espécies de *Liophis* (*L. almadensis*, *L. anomalus*, *L. dilepis*, *L. frenatus*, *L. jaegeri*, *L. juliae*, *L. miliaris*, *L. poecilogyrus*, *L. reginae*, *L. typhlus*).

A lâmina lateral é bem desenvolvida em *Liophis flavifrenatus*, *L. lineatus* e *L. meridionalis*, condição esta verificada nos grupos externos Philodryadini e Alsophiini.

34. Processos da lâmina lateral do pré-frontal: (0) Lâmina lateral do pré-frontal com apenas um processo anterior (Fig 8D); (1) lâmina lateral do pré-frontal com mais de um processo anterior (Fig. 8C).

A lâmina lateral do pré-frontal origina eventualmente um ou mais processos na região anterior. Nos grupos externos em que aparece este caráter, o processo é sempre simples (único). Este também é caso para a maioria das espécies do grupo interno. Somente as espécies *Liophis frenatus*, *L. jaegeri* e *L. miliaris* apresentam mais de um processo na região anterior da lâmina.

35. Crista pré-orbital no frontal: (0) ausente (Fig. 10 A, 12 A); (1) presente, formando articulação secundária (Fig. 10 B); (2) presente, como elemento principal de sustentação (Fig. 12 B).

O osso frontal articula-se ântero-lateralmente com o pré-frontal. Esta articulação adota variadas formas. Na maioria das espécies de xenodontíneos, esta articulação é extensa, sendo a crista pré-orbital responsável por uma articulação secundária. Esta condição (1) é observada em todos os grupos externos e na maioria das espécies do grupo interno. A crista desempenha o papel principal na articulação com o pré-frontal em *Waglerophis merremii* e nas espécies de *Xenodon*. A crista está ausente nas espécies de *Liophis* do grupo *lineatus* (sensu MICHAUD & DIXON, 1987). Em *L. paucidens* este caractere não pôde ser codificado, em função do material analisado estar danificado.

36. Músculo *cervicomandibularis* estendendo-se até o ligamento quadrato-maxilar: (0) ausente; (1) presente.

A expansão do sítio de inserção do músculo *cervicomandibularis* através da margem dorsal do ligamento quadrato-maxilar, anteriormente à cápsula quadrato-mandibular, foi recentemente considerada por ZAHER (1999) como uma sinapomorfia de *Waglerophis*, *Xenodon* e *Lystrophis*.

37. Zona de inserção dos complexos musculares *spinalis capitis* e *semispinalis cervicis*: (0) restrita aos ossos supraoccipital e exoccipital; (1) inserindo-se na porção lateral-posterior do parietal.

Segundo Zaher (comun. pess.), o estado 1 está presente somente no gênero *Lystrophis* (*L. dorbignyi*, *L. semicinctus* e *L. mattogrossensis*), não sendo observado nos demais gêneros de Xenodontini e nos grupos externos.

Micro-ornamentação de escamas

Os caracteres 38 a 41 originaram-se do estudo comparativo de micro-ornamentação de escamas que compõe o Capítulo II desta tese. Naquele capítulo são descritos os padrões abaixo mencionados. Escamas das espécies *Liophis amarali*, *L. cobella*, *L. epinephelus*, *L. juliae*, *Lystrophis pulcher*, *L. semicinctus* e *Xenodon werneri*, além da Tribo Alsophiini e de *Heterodon* não puderam ser analisadas.

38. Padrão de micro-ornamentação de escamas equinado: 0, ausente; 1, presente proeminente; 2, presente rebaixado.

Este padrão é apresentado por Pseudoboini e Elapomorphiini dentre os grupos externos, de forma proeminente. No grupo interno, é apresentado por poucas espécies de *Liophis* (*L. jaegeri*, *L. viridis*). A variação rebaixada do padrão de ornamentação equinado é compartilhada por *Liophis frenatus* e *L. miliaris*.

39. Padrão de micro-ornamentação de escamas reticulado: 0, ausente; 1, presente.

Este padrão foi verificado apenas nas espécies *Lystrophis nattereri*, *Xenodon guentheri* e *Waglerophis merremii*.

40. Padrão de micro-ornamentação de escamas papilado: (0) ausente; (1) presente.

Este caráter está presente em algumas espécies de *Liophis* (*L. almadensis*, *L. poecilogyrus*, *L. reginae*, *L. saggitifer*, *L. typhlus* e *L. viridis*), *Lystrophis dorbignyi*, *Erythrolamprus aesculapii*, *Xenodon neuwiedi*, *X. severus* e *X. rabdocephalus*. Nos grupos externos, é observada em *Psomophis*.

41. Padrão de micro-ornamentação de escamas fasciculado: 0, ausente; 1, presente.

Este padrão é observado somente nas espécies *Liophis anomalus* e nas espécies de *Liophis* do grupo *lineatus* (sensu MICHAUD & DIXON, 1987), além de Philodryadini.

DISCUSSÃO

Uma análise preliminar foi realizada, empregando todos os grupos externos. Esta análise posicionou *Heterodon* dentro do clado dos Xenodontini. Apesar da proximidade deste gênero a *Xenodon* e *Waglerophis* ter sido advogada (SMITH, 1964; UNDERWOOD, 1967), existem fortes evidências morfológicas (ZAHER, 1999), imunológicas (CADLE, 1984) e moleculares (VIDAL et al., 2000) de que esta hipótese esteja incorreta. Os limites impostos pelos dados empregados na análise filogenética apresentada aqui impossibilitam a abordagem crítica deste problema que só poderá ser resolvido, com a implementação de uma análise de evidência total (KLUGE, 1991) que incluiria o conjunto dos dados morfológicos e moleculares disponíveis. Por esta razão, uma nova análise filogenética foi realizada onde *Heterodon* foi excluído da lista de taxons terminais.

Entretanto, os resultados desta segunda análise continuam apontando para o parafiletismo dos Xenodontini já que *Liophis amarali* apresenta-se como grupo-irmão de *Psomophis*, fora do clado formado pelos outros Xenodontini. Isto resulta do procedimento de análise escolhido, com a polarização sendo realizada *a posteriori* (“global parsimony analysis”), o que favorece o teste de monofiletismo do grupo interno na análise, através da inclusão de todos os grupos externos funcionais como terminais da matriz (KLUGE, 1995).

Esta primeira implementação resultou em 1605 árvores mais parcimoniosas, com 127 passos (CI= 0,378; RI= 0,736). A árvore de consenso estrito está ilustrada na Figura 13. Em seguida, visando refinar os resultados da análise, foram realizadas 3 implementações de ponderação sucessiva (“successive weighting”), as quais resultaram em 78 árvores mais parcimoniosas (CI= 0,624; RI= 0,896). A árvore de consenso estrito está ilustrada na Figura 14. A hipótese resultante da implementação de ponderação sucessiva é a seguir apresentada, de

maneira a mostrar as sinapomorfias que sustentam cada um dos clados resultantes e as séries de transformação dos caracteres utilizados nesta análise

A monofilia da Tribo Xenodontini (Clado 1) está corroborada por uma sinapomorfia: a presença de discos apicais no hemipênis (8.1).

O gênero *Liophis* é considerado polifilético, com a exclusão de *L. amarali* do grupo interno e a divisão das demais espécies em três diferentes grupos. A relação de grupo-irmão entre *L. amarali* e *Psomophis* encontra-se sustentada pelo formato arredondado do processo nasal e da presença de concavidade anterior no pré-maxilar (16.2; 18.1).

O primeiro clado formado por espécies do gênero *Liophis* corresponde às espécies do grupo *lineatus* (*sensu* MICHAUD & DIXON, 1987), além de *L. anomalus* e *L. sagittifer* (clado2). Este clado está sustentado pela presença de lobos do hemipênis levemente bilobados (10.1). O clado 3 reúne (*L. anomalus* (*L. paucidens*, *L. lineatus*, *L. meridionalis* (*L. dilepis*, *L. flavifrenatus*))) e está sustentado pela presença de um *foramen orbitale magnum* pequeno (30.1) e pela presença de um padrão fasciculado de micro-ornamentação de escamas dorsais (41.1). O clado 4 corresponde ao grupo *lineatus* (*sensu* MICHAUD & DIXON, 1987) e é caracterizado pelo padrão de coloração (3.1). O clado 5 indica *L. paucidens* como grupo-irmão das demais espécies do grupo *lineatus*, as quais compartilham a lâmina lateral do pré-frontal bem desenvolvida. O clado formado por *L. dilepis* e *L. flavifrenatus* (clado 6) encontra-se sustentado pelo compartilhamento do formato agudo no processo póstero-ventral no pré-frontal (21.1)

O segundo clado de *Liophis* (clado 7) inclui cinco espécies, arranjadas segundo a seguinte topologia: (*L. viridis* (*L. juliae* (*L. jaegeri* (*L. frenatus*, *L. miliaris*))). Este clado está sustentado pelo padrão equinado de escamas (38.1). O clado 8 encontra-se sustentado pela presença de lâmina lateral pouco desenvolvida e arredondada no pré-frontal (33.1). O clado 9 sustenta-se através da presença de regiões infladas no lado não-sulcado do hemipênis (12.1) e da presença de mais

de um processo anterior na lâmina lateral do pré-frontal (34.1). O agrupamento de *L. miliaris* e *L. frenatus* (clado 10) está sustentado pela variação ontogenética de colorido (4.1), formato arredondado do processo nasal do pré-maxilar (16.3) e padrão de ornamentação de escamas equinado rebaixado (38.2).

O terceiro grupo de espécies de *Liophis* (clado 11) é o menos resolvido. Este grupo também inclui *Erythrolamprus aesculapii*, e seu monofiletismo é fracamente sustentado, já que todos os caracteres utilizados na definição dos sub-grupos formados (clados 12, 13 e 14) são muito pouco consistentes.

O clado 15 agrupa as espécies de *Lystrophis* e *Xenodon*, e é bem sustentado por cinco sinapomorfias: contato extenso entre o pré-maxilar e o nasal (19.1); dentes pós-diaستمais muito grandes (29.1); número baixo de dentes maxilares pré-diaستمais (31.1); quadrado muito comprido em relação ao comprimento do crânio (32.1); e pela extensão do músculo *cervicomandibularis* até o ligamento quadrato-maxilar (36.1). O monofiletismo do gênero *Lystrophis* (clado 16) também encontra-se bem sustentado por dois caracteres : a presença de escama rostral modificada (5.1) e a equivalência no comprimento dos conjuntos frontal/parietal e pré-maxilar/ nasal (28.1). A resolução intra-grupo não foi possível. Uma relação de grupo-irmão entre *L. dorbignyi* e as demais espécies do gênero (clado 17) é fracamente sustentada por caracteres pouco consistentes.

O gênero *Xenodon* é considerado parafilético em relação a *Waglerophis*, uma vez que *Waglerophis merremii* aparece enraizado dentro do clado formado pelas espécies de *Xenodon*. Este componente (clado 18) encontra-se bem resolvido, apresentando a seguinte topologia: (*neuwiedi* (*guentheri* (*severus* (*rabdocephalus* (*wernerii*, *merremii*))))). Este clado é sustentado pelos seguintes caracteres: fileiras dorsais de escamas oblíquas (1.1); região distal do postorbital longa e curva (24.1); e crista pré-orbital presente como elemento principal de sustentação do pré-

frontal (35.2) . A espécie *X. newwiedii* aparece como o grupo-irmão das demais espécies, as quais compartilham (clado 19) os seguintes caracteres: processos palatinos do pré-maxilar convergentes (17.1); processo póstero-ventral do pré-frontal expandido (21.2); Processos alares do nasal afilando-se bruscamente na região anterior (23.1); e a ausência de lâmina lateral no pré-frontal (25.0). O clado 20 é sustentado pela perda de espinhos intra-sulcares (11.0), presença de projeções posteriores no pré-maxilar (20.1) e pela ausência de processo ântero-dorsal no quadrado (26.0). O clado 21 é bem sustentado e baseia-se no compartilhamento dos seguintes caracteres hemipenianos: corpo do hemipênis alongado (9.0); lobos do hemipênis extremamente longos (10.2); e espinhos longos circundando os lobos do hemipênis (14.1). Finalmente, a estreita relação entre *Xenodon werneri* e *Waglerophis merremii* (clado 22) é fracamente apoiada por uma reversão na forma do processo póstero-ventral do pré-frontal (21.1).

CONCLUSÕES

A partir da análise realizada, pôde-se chegar às seguintes conclusões:

1. O gênero *Liophis sensu lato* é considerado polifilético;
2. A espécie *Liophis amarali* não está relacionada aos Xenodontini;
3. O gênero *Lygophis* Fitzinger deve ser revalidado, para abrigar as espécies do grupo *lineatus* (*sensu* MICHAUD & DIXON, 1987), além de *L. anomalus*.
4. As relações entre as demais espécies de *Liophis* e entre estas e *Erythrolamprus* permanecem não resolvidas, demandando novos estudos.
5. O gênero *Waglerophis* Romano & Hoge deve ser sinonimizado a *Xenodon* Boie.
6. *Thalesius* Yuki deve ser sinonimizado a *Xenodon* Boie.

Taxonomia Proposta

A partir dos resultados acima expostos, fica claro que modificações taxonômicas devem ser propostas, de maneira a tornar a taxonomia de Xenodontini logicamente consistente com o padrão filogenético existente. Ao se propor as modificações abaixo, adotou-se uma postura mais conservativa, ao levar em consideração apenas os resultados obtidos na primeira implementação e mantidos após a ponderação sucessiva

Tribo Xenodontini Bonaparte, 1845, Gênero-Tipo: *Xenodon* Boie, 1824

Erythrolamprus Wagler, 1830:187

Sinonímia: *Erythrophis* Fitzinger, 1843:25

Composição: *E. aesculapii* (Linnaeus, 1766); *E. bizona* Jan, 1863; *E. guentheri* Garman, 1883; *E. mimus* (Cope, 1868); *E. ocellatus* Peters, 1868; *E. pseudocorallus* Roze, 1959.

Distribuição: Honduras até o sul do Brasil.

Liophis Wagler, 1830

Sinonímia: *Opheomorphus* Fitzinger, 1843:25; *Pariopeltis* Fitzinger, 1843:25; *Pseudophis* Fitzinger, 1843; *Calophis* Fitzinger, 1843; *Leimadophis* Fitzinger, 1843:26; *Dromicus* Bibron, 1843; *Limadophis* Agassiz, 1847:210, *Ophiomorphus* Cope, 1862:75.

Composição: *L. almadensis* (Wagler, 1824); *L. andinus* Dixon, 1983; *L. atriventer* Dixon & Thomas, 1985; *L. breviceps* Cope, 1860; *L. carajasensis*, Cunha, Nascimento e Ávila-Pires, 1985; *L. ceii* Dixon, 1991; *L. cobella* (Linnaeus, 1758), *L. cursor* Lacépède, 1789; *L. elegantissimus* (Koslowky, 1895); *L. epinephelus* Cope, 1862; *L. festae* Pracca, 1897; *L.*

frenatus (Werner, 1909); *L. guentheri* Peracca, 1897; *L. jaegeri* (Gunther, 1858); *L. janaleeae* Dixon, 2000; *L. juliae* (Cope, 1879); *L. longiventris* Amaral, 1925; *L. maryellenae* Dixon, 1985; *L. melanotus* (Shaw, 1802); *L. miliaris* (Linnaeus, 1758); *L. ornatus* (Garman, 1887); *L. perfuscus* Cope, 1862; *L. poecilogyrus* (Wied, 1825); *L. portoricensis* (Henderson), *L. problematicus* Myers, 1986; *L. reginae* (Linnaeus, 1758); *L. sagittifer* Jan, 1863); *L. taeniurus* Tschudi, 1845; *L. torrenicola* Donnelly & Myers, 1991; *L. triscalis* (Linnaeus, 1758); *L. typhlus* (Linnaeus, 1758); *L. vanzolinii* Dixon, 1985; *L. viridis* Günther, 1862; *L. vitti* Dixon, 2000; *L. williamsi* (Roze, 1958).

Distribuição: Antilhas e América Central continental até o sul da América do Sul.

Lygophis Fitzinger, 1843: 26 – gênero revalidado

Sinonímia: *Aporophis* Cope, 1878:34, Espécie-tipo: *Coluber lineatus* Linnaeus.

Composição: *L. anomalus* (Günther, 1858); *L. dilepis* Cope, 1862; *L. flavifrenatus* Cope, 1862; *L. lineatus* (Linnaeus, 1758); *L. meridionalis* (Schenkel, 1901); *L. paucidens* Hoge, 1953.

Distribuição: América do Sul a leste dos Andes.

Lystrophis Cope, 1826:193

Sinonímia: *Rhinostoma* Fitzinger, 1826:101

Composição: *Lystrophis dorbignyi* (Dum., Bibr. & Dum., 1854); *L. histricus* (Jan,1863); *L. matogrossensis* Scrocchi & Cruz, 1993; *L. nattereri* (Steindachner,1867); *L. pulcher* (Jan,1863); *L. semicinctus* (Dum., Bibr. & Dum., 1854).

Distribuição: América do Sul, da região central da Argentina até o sudeste do Brasil, Bolívia, Paraguai e Uruguai.

Umbrivaga Roze, 1964:533

Composição: *U. mertensi* Roze,1964; *U. pyburni* Markezich & Dixon,1979; *U. pygmaea* (Cope,1868).

Distribuição: Noroeste da América do Sul, na Venezuela, Equador, Colômbia e Brasil.

Xenodon Boie, 1827: 293

Sinonímia: *Ophis* Wagler: 47; *Acantophallus* Cope, 1893:482; *Waglerophis* Romano e Hoge, 1973; *Thalesius* Yuki, 1993.

Composição: *X. severus* Linnaeus, 1758; *X.bertholdi* Jan, 1863; *X.guentheri* Boulenger, 1894; *X. neunwiedii* Günther, 1863; *X. rabdocephalus* (Wied, 1824); *X. merremii* (Wagler, 1824); *X. weneri* Eiselt, 1963.

Distribuição: do México até a Argentina, a leste dos Andes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMARAL, A .1978. **Serpentes do Brasil- Iconografia Colorida (Brazilian Snakes- A Color Iconography)**. São Paulo, Universidade de São Paulo/ Ed. Melhoramentos, 247 p.
- CADLE, J. E. 1984. Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes: I. South American xenodontines. **Herpetologica** 40 (1): 8-20.
- CAMPBELL, J.A. & LAMAR, W.W. 1989. **The venomous reptiles of Latin America**. Ithaca, Comstock Publ.Assoc., 425 p.
- CARPENTER, C.C. & FERGUSON, G.W. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. In: GANS, C. & TINKLE, D.W.(Eds.). **Biology of the Reptilia**, vol. 7. London, Academic Press, p.335-554.
- CEI, J. M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. **Monog. Mus. Reg. Sci. Nat. Monogr. (Turin) 14**: 1-949.
- COPE, E. D. 1894. The classification of snakes. **Amer. Nat.** 28: 831-844, pls. 27-28.
- _____. 1895. The classification of the Ophidia. **Trans. Amer. Phil. Soc. (N.S.) 18** (2): 186-219, pls. 14-33.
- CUNDALL, D. 1981. Cranial osteology of the colubrid genus *Ophiodrys*. **Copeia**, 1981 (2): 353-371.
- CUNHA, O. R. & NASCIMENTO, F. P., 1978. Ofídios da Amazônia. As cobras da região leste do Pará. **Publ. Avulsos Mus. Par. E. Goeldi 31**: 1-218.
- ____ & _____. 1993. Ofídios da Amazônia. As cobras da região leste do Pará. **Bol. Mus. Paraense E. Goeldi 9** (1): 1-191.

- DIXON, J.R. 1980. The Neotropical colubrid snake genus *Liophis*. The generic concept. **Milwaukee Publ. Mus. Contrib. Biol. Geol. 31**: 1-40.
- _____. 1981. The Neotropical snake genus *Liophis*: the Eastern Caribbean complex. **Copeia 1981(2)**: 296-304.
- _____. 1983a. Taxonomic status of the South-American snakes *Liophis miliaris*, *L. amazonicus*, *L. chrysostomus*, *L. mossoroensis* and *L. purpurans* (Colubridae:Serpentes). **Copeia 1983(3)**: 791-802.
- _____. 1983b. The *Liophis cobella* Group of the neotropical colubrid snake genus *Liophis*. **J. Herpetol. 17 (2)**: 149-165.
- _____. 1985. A new species of the colubrid snake genus *Liophis* from Brazil. **Proc. Biol. Soc. Washington 98**: 295-302.
- _____. 1987. Taxonomy and geographic variation of *Liophis typhlus* and related "green" species of South America (Serpentes, Colubridae). **Ann. Carnegie Mus. 56 (8)**: 173-191.
- _____. 1989. A key and checklist to the neotropical snake genus *Liophis* with country lists and maps. **Smiths. Herpetol. Inf. Serv. 79**: 1-28 + 12 mapas.
- _____ & MARKEZICH, A.1992. Taxonomy and geographic variation of *Liophis poecilogyrus* (Wied) from South America (Serpentes:Colubridae). **Texas J. Sci. 44 (2)**: 131-166.
- _____ & SOINI, P.1986. The reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos Region, Peru. **Milwaukee Publ. Mus., Wisconsin.**
- DONNELLY, M.A. & MYERS, C.W. 1991. Herpetological results of the 1990 Venezuelan Expedition to the summit of Cerro Guaiquinima, with new tepui reptiles. **Amer. Mus. Novitat. 3017**: 1-54.
- DOWLING, H.G. & DUELLMAN, W.E. 1978. Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories. New York: Herpetol. Inf. Search Syst.

- ____ ; HIGHTON, R.; MAHA, G. C. & MAXSON, L. R. 1983. Biochemical evaluation of colubrid snake phylogeny. **J. Zool. (London)**, 201: 309-329.
- DUELLMAN, W.E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonia Ecuador. **Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 65**: 1-352.
- FARRIS, J.S. 1982. Outgroups and parsimony. **Syst. Zool.**, 31: 328-334.
- FARRIS, J. S., 1989. The retention index and the rescaled consistency index. **Cladistics**, 5: 417-419.
- FERRAREZZI, H. 1994. Uma sinopse dos gêneros e classificação das serpentes (Squamata): II. Família Colubridae. *In*: **Herpetologia no Brasil, 1**, Belo Horizonte, PUC-MG. Fundação Biodiversitas & Fundação Ezequiel Dias. p. 81-91.
- FRANCO, F.L. 2000. **Relações filogenéticas entre os gêneros da Tribo Tachymenini Bailey, 1967 (Serpentes, Colubridae)**. São Paulo, Univ. de São Paulo, Tese de Doutorado, xv+252p.
- GANS, C. 1964. A redescription of, and geographic variation in, *Liophis miliaris* Linné, the common water snake of Southeastern South America. **Amer. Mus. Novitates 2178**: 1-58.
- HENDERSON, R. W. & BOURGEOUIS, R.W. 1993. Notes on the diets of West Indian *Liophis* (Serpentes, Colubridae). **Carib. J. Sci.** 29 (3/4): 253-254.
- HENNIG, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. Chicago, Univ. Illinois Press, 263 p.
- JENNER, J. 1981. **A Zoogeographic study and the taxonomy of the Xenodontinae colubrid snakes**. Ph. D. Dissertation, New York University.
- ____ & DOWLING, H. G. 1985. Taxonomy of American Xenodontinae snakes: The tribe Pseudoboïni. **Herpetologica** 41: 161-172.

- KLUGE, A. G. 1991. Boine phylogeny and research cycles. **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan**, **178**: 1-58.
- _____. 1995. Cladistic relationships of sphaerodactylid lizards. **Amer. Mus. Novit.** **3139**: 1-23.
- _____. & FARRIS, 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. **Syst. Zool.**, **18**: 1-32.
- MADDISON W.P. & MADDISON, D.R. 1992. **Mc Clade: analysis of phylogeny and character evolution**. Version 3.0. Sinauer Assoc.
- _____; DONOGHUE, M.J. & MADDISON, D.R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. **Syst. Zool.**, **33**: 83-103.
- MAGLIO, V. 1970. West Indian Xenodontine colubrid snakes: their probable origin, phylogeny, and zoogeography. **Bull. Mus. Comp. Zool.** **141** (1): 1-53.
- MANZANI, P. R. & ABE, A. S. 1988. Sobre dois métodos novos de preparo do hemipênis de serpentes. **Mem. Inst. Butantan**, **50** (1): 15-20, 1988.
- MARQUES, O. A. V. & PUERTO, G. 1994. Dieta e comportamento alimentar de *Erythrolamprus aesculapii*, uma serpente ofiófaga. **Rev. Brasil. Biol.** **54**(2): 253-259.
- MARTINS, M. & OLIVEIRA, M. E. 1998. Natural History of snakes of the Manaus region, Central Amazonia. **Herpetol. Nat. Hist.**, **6** (2): 78-150.
- MICHAUD, E.J. & DIXON, J.R. 1987. Taxonomic revision of the *Liophis lineatus* Complex (Reptilia: Colubridae) of Central and South America. **Milwaukee Public Mus. Contrib. Biol. Geol.** **71**:1-26.
- ____ & _____. 1989. Prey items of 20 species of the neotropical colubrid snake genus *Liophis*. **Herp.Review** **20**(2): 39-41.
- MYERS, C. W. 1986. An enigmatic new snake from the Peruvian Andes, with notes on the Xenodontini (Colubridae: Xenodontinae). **Amer. Mus. Novit.** **2853**: 1-12.

- NIXON, K. C. & CARPENTER, J. M. 1993. On outgroups. **Cladistics**, **9**: 413-426.
- OREJAS-MIRANDA, B. R. 1966. The snake genus *Lystrophis* in Uruguay. **Copeia** **1966** (2): 193-205.
- PESANTES, O.S. 1994. A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. **J. Herpetol.** **28**: 93-95.
- PETERS, J.A & OREJAS-MIRANDA, B. 1970. Catalogue of Neotropical Squamata. Part 1. Snakes. **Bull. U. S. Nat. Mus.** **297**:xi+347 p.
- POUGH, F.H. ; HEISER, J. B. & MC FARLAND, W. N. 1993. **A Vida dos Vertebrados**. São Paulo, Atheneu.
- SAZIMA, I. 1992. Natural history of the jararaca pitviper, *Bothrops jararaca*, in Southeastern Brazil. In: CAMPBELL, J. A.. & BRODIE JR., E.D. (Eds.), **Biology of Pit Vipers**. _____ & HADDAD, C.F.B. 1992. Répteis da Serra do Japi: notas sobre história natural. p. 212-236, In: MORELLATO, L. P. C. (Org.). **História Natural da Serra do Japi**. Campinas, Ed. Unicamp/ Fapesp.
- SCHWARTZ, A. & HENDERSON, R. 1991. **Amphibians and reptiles of the West Indies: descriptions, distributions and natural history**. Gainesville: Univ. Florida Press.
- SMITH, H. M. 1964. Revival of Bonaparte's subfamily Heterodontidae of colubrid snakes. **Herpetologica** **19**: 288-291.
- SONG, J. & PARENTI, L. R. 1995. Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstration of bone, cartilage, and nerves. **Copeia**, **1995** (1): 114-118.
- STARACE, F. 1998. **Guide des serpents et amphisbènes de Guyane**. Guadeloupe, IbisEds.
- SWOFFORD, D. L. 1993. **PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony**. version 3.1.1. Champaign, Ill. Nat. Hist. Survey.

- _____ & MADDISON, W.P. 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. **Math. Biosci.**, **87**: 199-229.
- UNDERWOOD, G. 1967. **A contribution to the classification of snakes**. London, Trustees of the British Museum, i-x + 179 p.
- VANZOLINI, P. E.; VITT, L. J. & RAMOS-COSTA, A. M. 1980. **Répteis das Caatingas**. Rio de Janeiro, Acad. Bras. Ciências.
- VIDAL, N.; KINDL, S. G.; WONG, A. & HEDGES, S. B. 2000. Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. **Mol. Phyl. Evol.** **14** (3): 389-402.
- WATROUS, L. E. & WHEELER, Q. D. 1981. The out-group comparison method of character analysis. **Syst. Zool.** **30**: 1-11.
- WILEY, E. O. 1981. **Phylogenetics. The theory and Practice of Phylogenetic Systematics**. New York, J. Wiley and Sons.
- YUKI, V. L. F. 1993. Realocação genérica de *Xenodon werneri* Eiselt, 1963 (Serpentes: Colubridae). **Comun. Mus. Ciênc. PUCRS**, Porto Alegre **53**: 39-47.
- ZAHER, H. 1994. Phylogénie des Pseudoboïni et évolution des Xenodontinae sud-américains (Serpentes, Colubridae). Paris, Dissertação, Doutorado. Vol.1: 205 p., Vol.2: 69
- _____. 1996. A new genus and species of Pseudoboïne snake, with a revision of the genus *Clelia*. **Boll. Museo Regionale Scienze Naturali**, Torino, **14**: 289-337.
- _____. 1999. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of Colubroid hemipenes. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.**, **240**: 1-168.
- _____ & CARAMASCHI, U. 1992. Sur le statut taxinomique d'*Oxyrhopus trigeminus* et *O. guibei* (Serpentes, Xenodontinae). **Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.** **14**: 805-827.

Tabela I. Matriz de caracteres utilizados na análise filogenética da Tribo Xenodontini.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Liophis almadensis</i>	0	0	0	0	0	?	1	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>Liophis amarali</i>	0	0	0	?	0	?	1	0	0	0	0	0	?	0	1
<i>Liophis anomalus</i>	0	0	0	0	0	?	1	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Liophis cobella</i>	0	0	0	1	0	?	1	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>Liophis dilepis</i>	0	0	1	0	0	?	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Liophis epinephelus</i>	0	0	0	0	0	1	?	1	?	?	?	?	0	0	1
<i>Liophis flavifrenatus</i>	0	0	1	0	0	?	1	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Liophis frenatus</i>	0	0	0	1	0	?	1	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>Liophis jaegeri</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>Liophis juliae</i>	0	0	0	0	0	?	?	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Liophis lineatus</i>	0	0	1	0	0	?	1	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Liophis meridionalis</i>	0	0	1	0	0	?	?	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Liophis miliaris</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>Liophis paucidens</i>	0	0	1	0	0	?	?	1	0	1	1	1	0	0	1
<i>Liophis poecilogyrus</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>Liophis reginae</i>	0	0	0	0	0	?	1	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>Liophis sagittifer</i>	0	0	0	0	0	?	1	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Liophis typhlus</i>	0	1	0	0	0	?	1	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>Liophis viridis</i>	0	1	0	0	0	?	1	1	?	?	?	?	?	?	1
<i>Lystrophis dorbignyi</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Lystrophis semicinctus</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	1
<i>Lystrophis nattereri</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	1
<i>Lystrophis mattogrossensis</i>	0	0	0	0	1	1	?	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Lystrophis pulcher</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	1
<i>Xenodon guentheri</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Xenodon neuwiedii</i>	1	0	0	0	0	?	1	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Xenodon severus</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Xenodon rabdocephalus</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	1
<i>Xenodon werneri</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	1
<i>Waglerophis merremii</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	2	0	0	1	1	1
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0
<i>Pseudoboini</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	?	0	0	0	0
<i>Elapomorhini</i>	0	0	?	0	0	0	0	0	?	1	0	0	?	0	0
<i>Hydropsini</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0
<i>Philodryadini s.s.</i>	0	?	?	0	0	?	?	0	0	1	0	0	?	0	0
<i>Alsopiiini s.s.</i>	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	?	0	?	0	?
<i>Hydrodynastes</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	?	0	0
<i>Heterodon</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	?	0	1
<i>Psomophis</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	?	0	1
<i>Tachymenini</i>	0	0	0	0	0	?	?	0	?	?	0	0	?	0	0

Tabela I. Matriz de caracteres utilizados na análise filogenética da Tribo Xenodontini

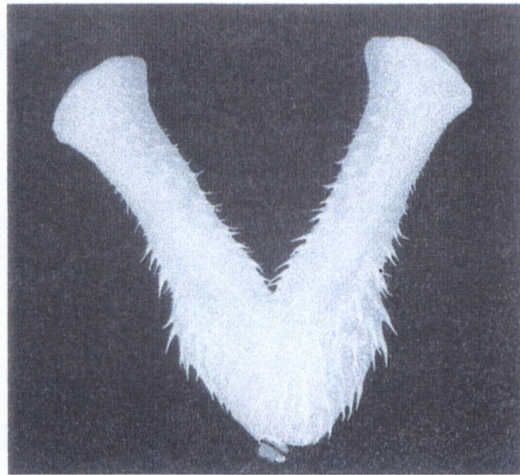
(continuação).

	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
<i>Liophis almadensis</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Liophis amarali</i>	2	0	1	1	1	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Liophis anomalus</i>	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Liophis cobella</i>	2	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Liophis dilepis</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Liophis epinephelus</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Liophis flavifrenatus</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Liophis frenatus</i>	2	?	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Liophis jaegeri</i>	1	0	0	?	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Liophis juliae</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Liophis lineatus</i>	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Liophis meridionalis</i>	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Liophis miliaris</i>	2	0	?	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Liophis paucidens</i>	0	0	0	1	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Liophis poecilogyrus</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Liophis reginae</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Liophis sagittifer</i>	1	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Liophis typhlus</i>	1	0	0	1	0	2	1	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Liophis viridis</i>	0	1	0	1	0	?	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Lystrophis dorbignyi</i>	2	0	0	2	0	1	?	1	0	1	1	1	1	1	0
<i>Lystrophis semicinctus</i>	2	1	0	2	0	1	?	1	0	1	1	1	1	1	0
<i>Lystrophis nattereri</i>	2	1	0	2	1	1	?	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Lystrophis mattogrossensis</i>	2	1	0	2	?	2	?	1	?	1	0	1	1	1	0
<i>Lystrophis pulcher</i>	2	1	0	2	0	0	?	1	0	1	1	1	1	?	0
<i>Xenodon guentheri</i>	2	1	0	2	0	2	0	1	1	0	1	1	0	1	0
<i>Xenodon neuwiedii</i>	1	0	0	2	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>Xenodon severus</i>	1	1	0	1	1	2	0	1	1	0	0	1	0	1	0
<i>Xenodon rabdocephalus</i>	0	1	0	2	1	2	0	1	1	0	0	1	0	1	0
<i>Xenodon werneri</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0
<i>Waglerophis merremii</i>	0	1	0	2	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	2	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0
Pseudoboini	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Elapomorhini	?	0	0	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	?
Hydropsini	0	?	0	?	0	?	?	1	0	0	1	0	0	0	0
Philodryadini s.s.	1	?	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0
Alsophiini s.s.	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Hydrodynastes</i>	2	0	0	2	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Heterodon</i>	?	?	?	2	?	2	?	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Psomophis</i>	2	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0
Tachymenini	0	0	0	0	?	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0

Tabela I. Matriz de caracteres utilizados na análise filogenética da Tribo Xenodontini

(continuação).

	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41
<i>Liophis almadensis</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Liophis amarali</i>	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?
<i>Liophis anomalus</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Liophis cobella</i>	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?
<i>Liophis dilepis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Liophis epinephelus</i>	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?
<i>Liophis flavifrenatus</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Liophis frenatus</i>	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0
<i>Liophis jaegeri</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0
<i>Liophis juliae</i>	0	0	1	0	1	0	0	?	?	?	?
<i>Liophis lineatus</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Liophis meridionalis</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Liophis miliaris</i>	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0
<i>Liophis paucidens</i>	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1
<i>Liophis poecilogyrus</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Liophis reginae</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Liophis sagittifer</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Liophis typhlus</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Liophis viridis</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Lystrophis dorbignyi</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>Lystrophis semicinctus</i>	1	1	0	0	1	1	1	?	?	?	?
<i>Lystrophis nattereri</i>	1	1	?	?	1	?	?	0	1	0	0
<i>Lystrophis mattogrossensis</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Lystrophis pulcher</i>	1	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?
<i>Xenodon guentheri</i>	1	1	?	?	2	1	0	0	1	0	0
<i>Xenodon neuwiedii</i>	1	1	1	0	2	1	0	0	0	1	0
<i>Xenodon severus</i>	1	1	?	?	2	1	0	0	0	1	0
<i>Xenodon rabdocephalus</i>	1	1	?	?	2	1	0	0	0	1	0
<i>Xenodon werneri</i>	1	1	?	?	2	1	0	?	?	?	?
<i>Waglerophis merremii</i>	1	1	?	?	2	1	0	0	1	0	0
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Pseudoboini	0	?	?	0	1	0	?	1	0	0	0
Elapomorhini	0	0	?	?	1	0	0	1	0	0	0
Hydropsini	0	?	?	?	1	0	0	0	0	0	0
Philodryadini s.s.	0	?	2	0	1	0	0	0	0	0	1
Alsophiini s.s.	0	?	2	0	1	0	0	?	?	?	?
Hydrodynastes	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Heterodon	1	1	?	?	1	0	0	?	?	?	0
Psomophis	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Tachymenini	?	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0



A



B



C

Figura 1. Hemipênis de *Waglerophis merremii* (MHNCI. MR). A, lado sulcado; B, lado não sulcado; C, detalhe de um dos lobos, mostrando o disco apical (seta afilada) e fileiras paralelas de espinhos circundando o lobo (setas largas).

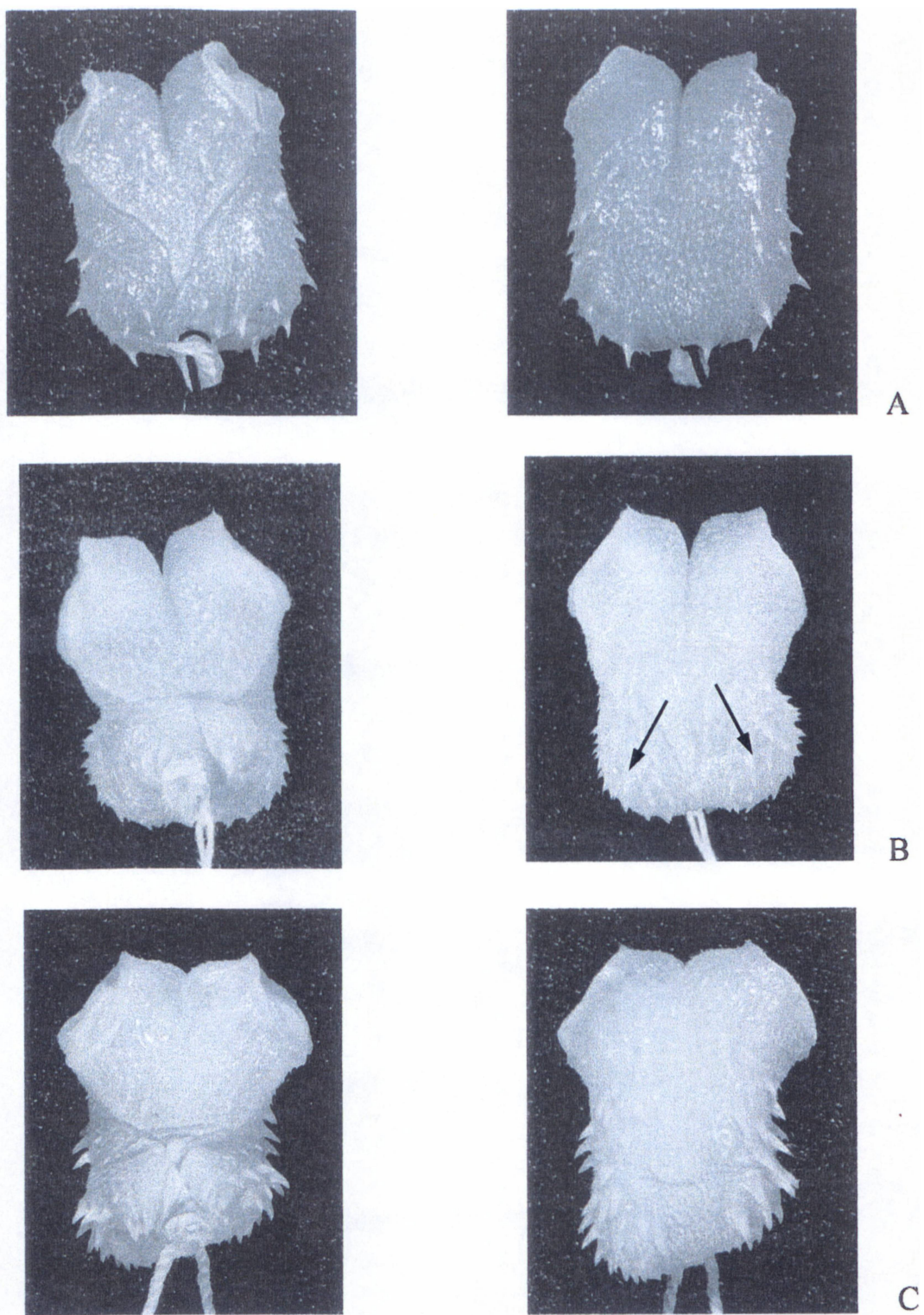
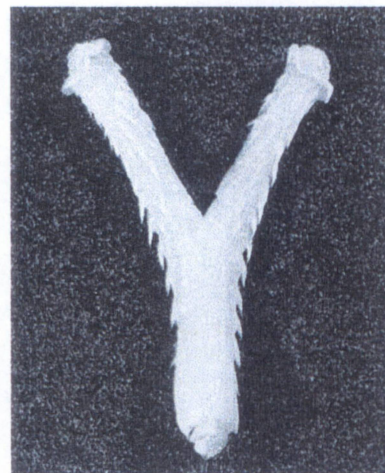
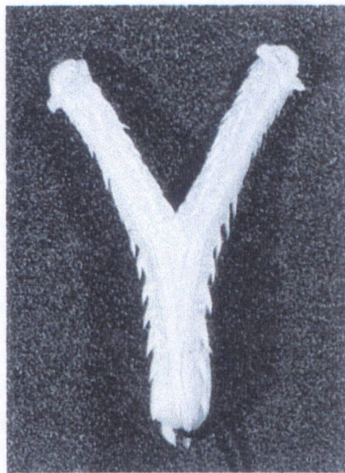


Figura 2. Hemipênis de A, *Lystrophis dorbignyi* (MCP 2603); B, *Erythrolamprus aesculapii* (MPEG 17490); C, *Liophis poecilogyrus* (MHNCI 6245). Lados sulcado (à esquerda) e não sulcado (à direita). Setas indicam a formação de região inflada, onde se alojam os espinhos maiores.



A



B



C

Figura 3. Hemipênis de A, *Xenodon severus* (MPEG 4072); B, *Xenodon rabdocephalus* (MHNCI 4577); C, *Xenodon guentheri* (MHNCI 766). Lados sulcado (à esquerda) e não sulcado (à direita).

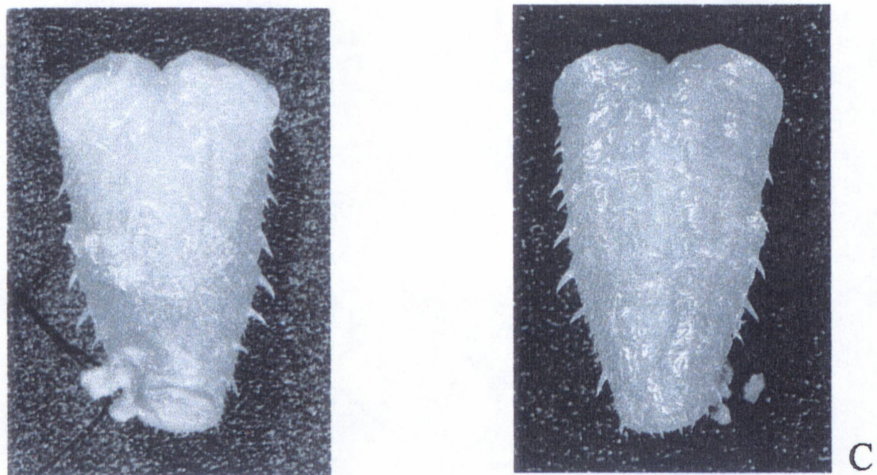
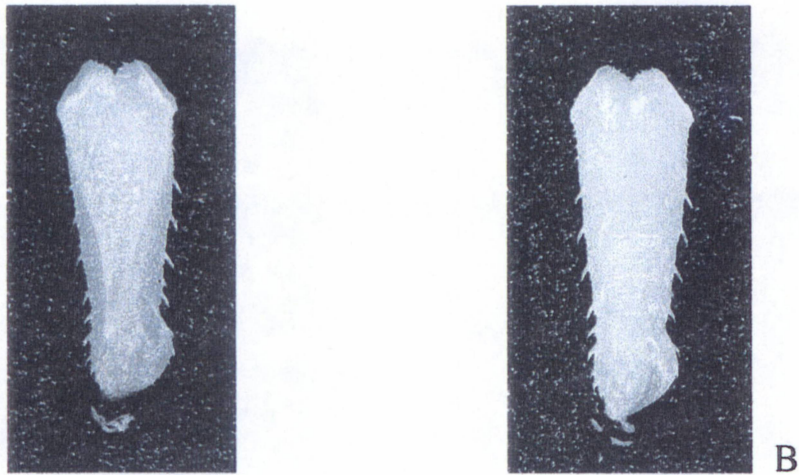
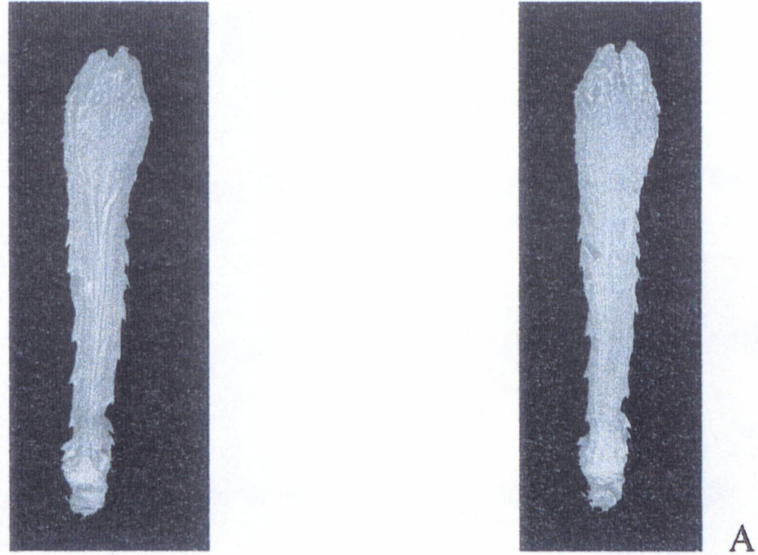
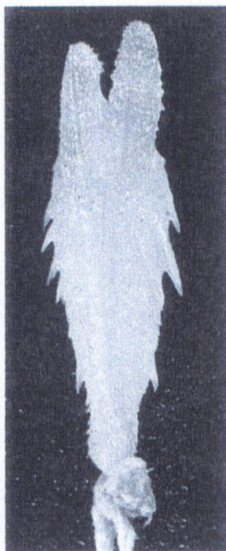


Figura 4. Hemipênis de A, *Liophis lineatus* (IB 25753); B, *Liophis paucidens* (IBUSP/CN 193); C, *Liophis anomalus* (MHNCI 4910). Lados sulcado (à esquerda) e não sulcado (à direita).



A



B

Figura 5. Hemipênis de A, *Liophis jaegeri* (MHNCI.3029); B, "*Liophis*" *amarali* (IB 43050). Lados sulcado (à esquerda) e não sulcado (à direita).

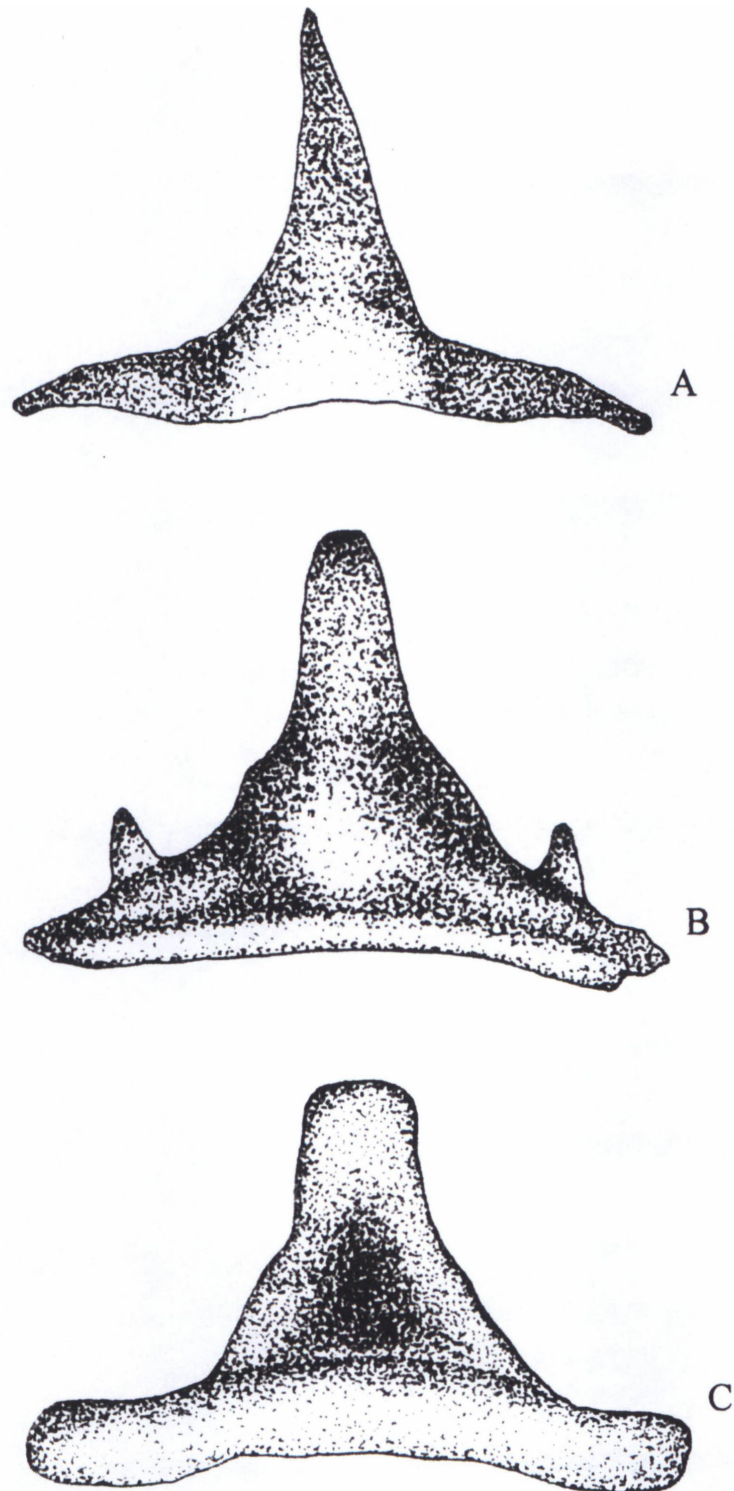


Figura 6. Pré-maxilar em vista anterior. A, *Liophis lineatus* (IB 53751); B, *Liophis sagittifer* (IBUSP,s/n); C, *Liophis frenatus* (MHNCI.4875).

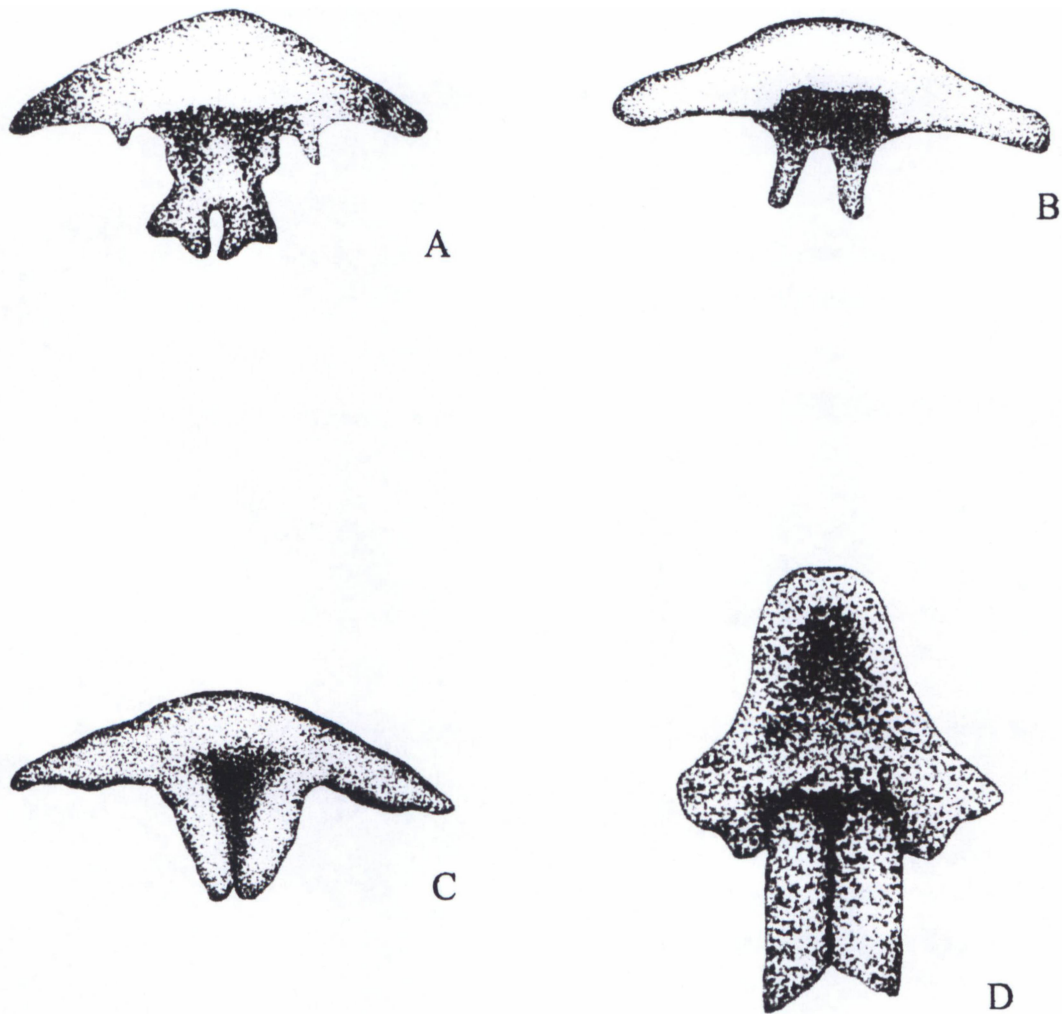


Figura 7. Pré-maxilar em vista ventral. A, *Liophis lineatus* (IB 53751); B, *Liophis miliaris* (IBUSP 2862); C. *Xenodon severus* (MPEG 3284); D, *Lystrophis semicinctus* (MNRJ 4002).

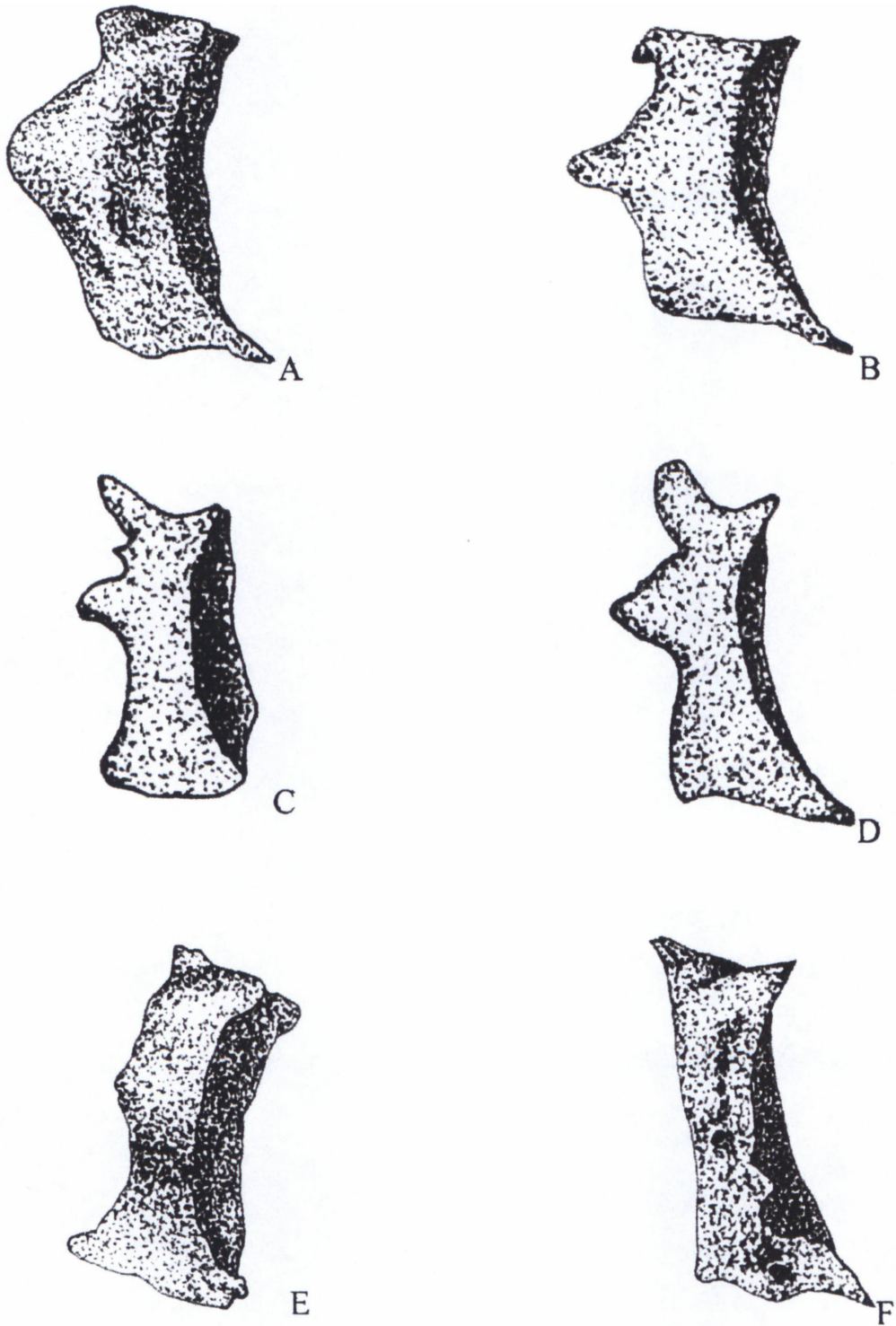


Figura 8. Pré-frontal em vista lateral. A, *Liophis meridionalis* (MHNCI 6368); B, *Liophis paucidens* (IB 1225); C, *Liophis jaegeri* (MCP 6298); D, *Liophis reginae* (MHNCI 8365); E, *Waglerophis merremii* (MHNCL. MR); F, *Xenodon rabdocephalus* (MPEG 9243).

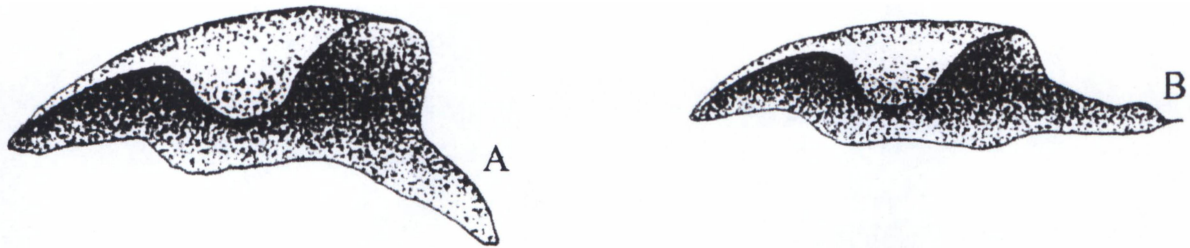


Figura 9. Nasal em vista lateral. A, Processo póstero-ventral situado em plano inferior à lâmina vertical do nasal; B, situado no mesmo plano do corpo do nasal (esquemático).

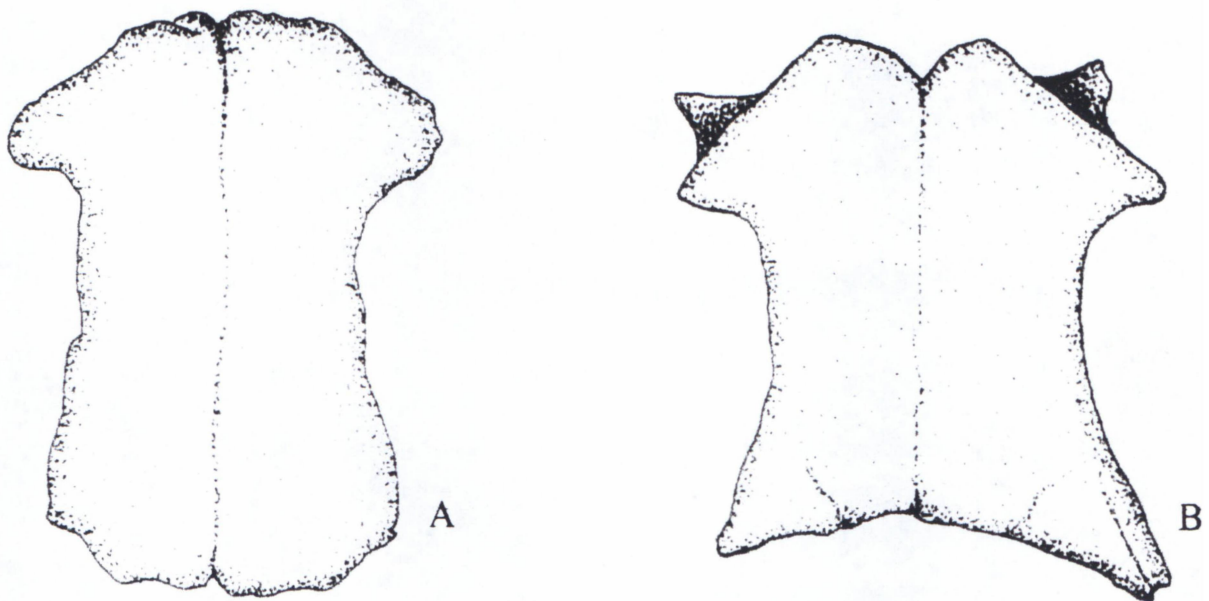


Figura 10. Frontal em vista dorsal. A, *Liophis meridionalis* (IB 43457); B, *Liophis sagittifer* (IBUSP s/n).

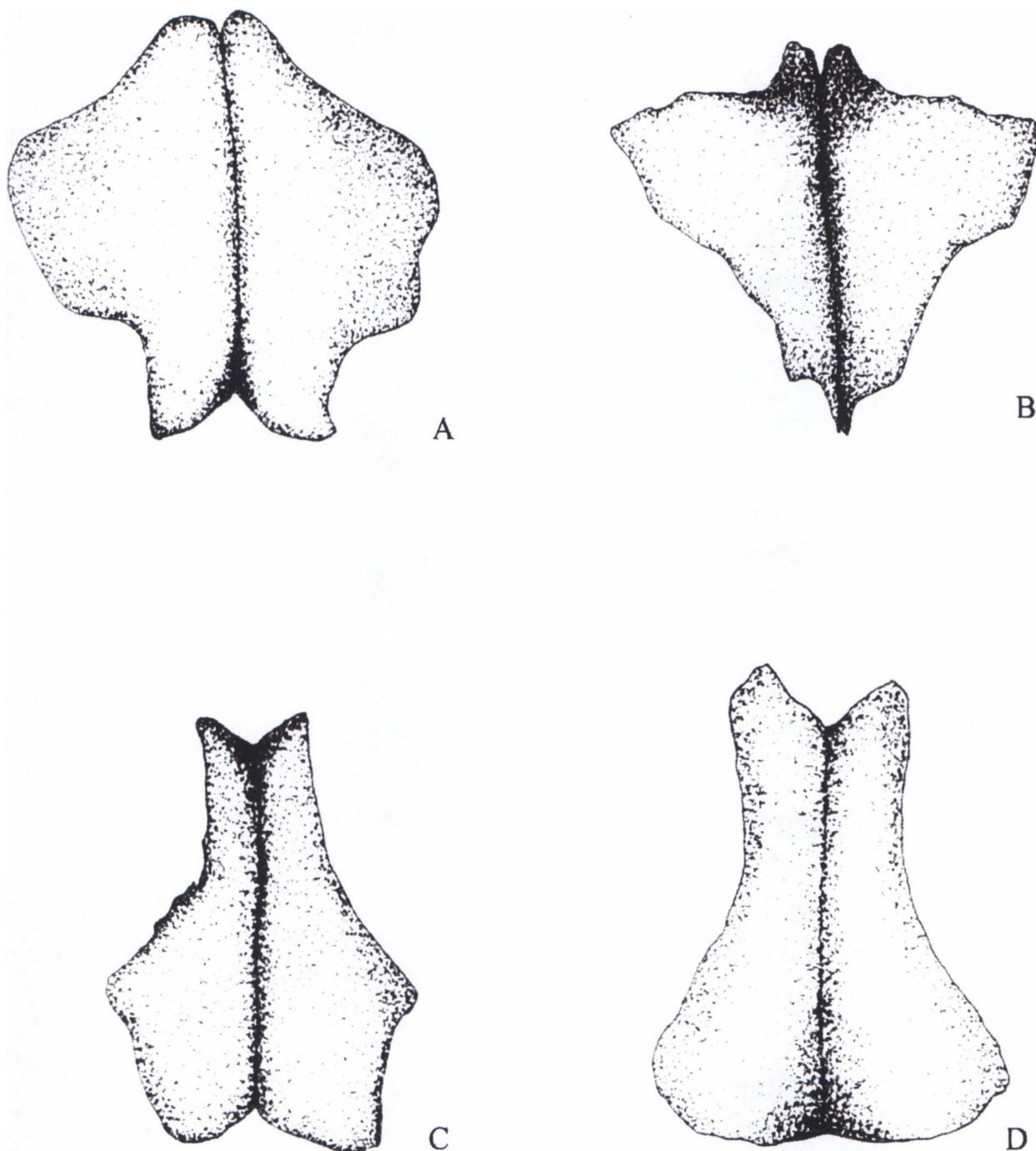


Figura 11. Nasais em vista dorsal. A, *Liophis miliaris* (MHNCI 6249); B, *Xenodon guentheri* (MHNCI 6082); C, *Erythrolamprus aesculapii* (IB 22215); D, *Lystraphis nattereri* (IB 3202).

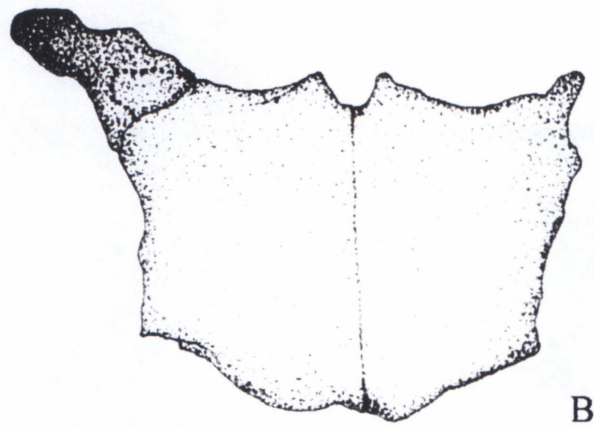
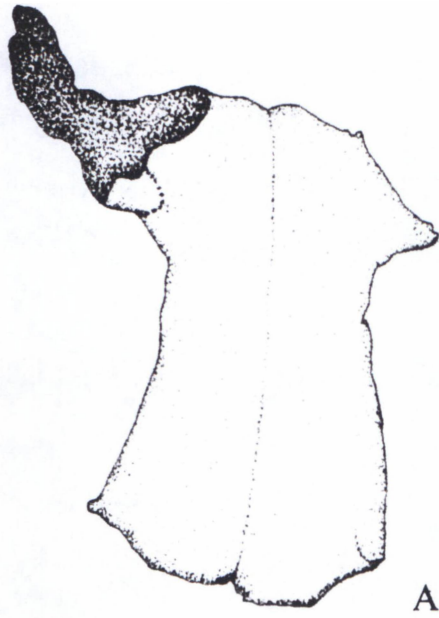


Figura 12, Tipos de sutura entre o pré-frontal e o frontal. A, *Liophis meridionalis* (IB 43457); B, *Xenodon severus* (MPEG 3284).

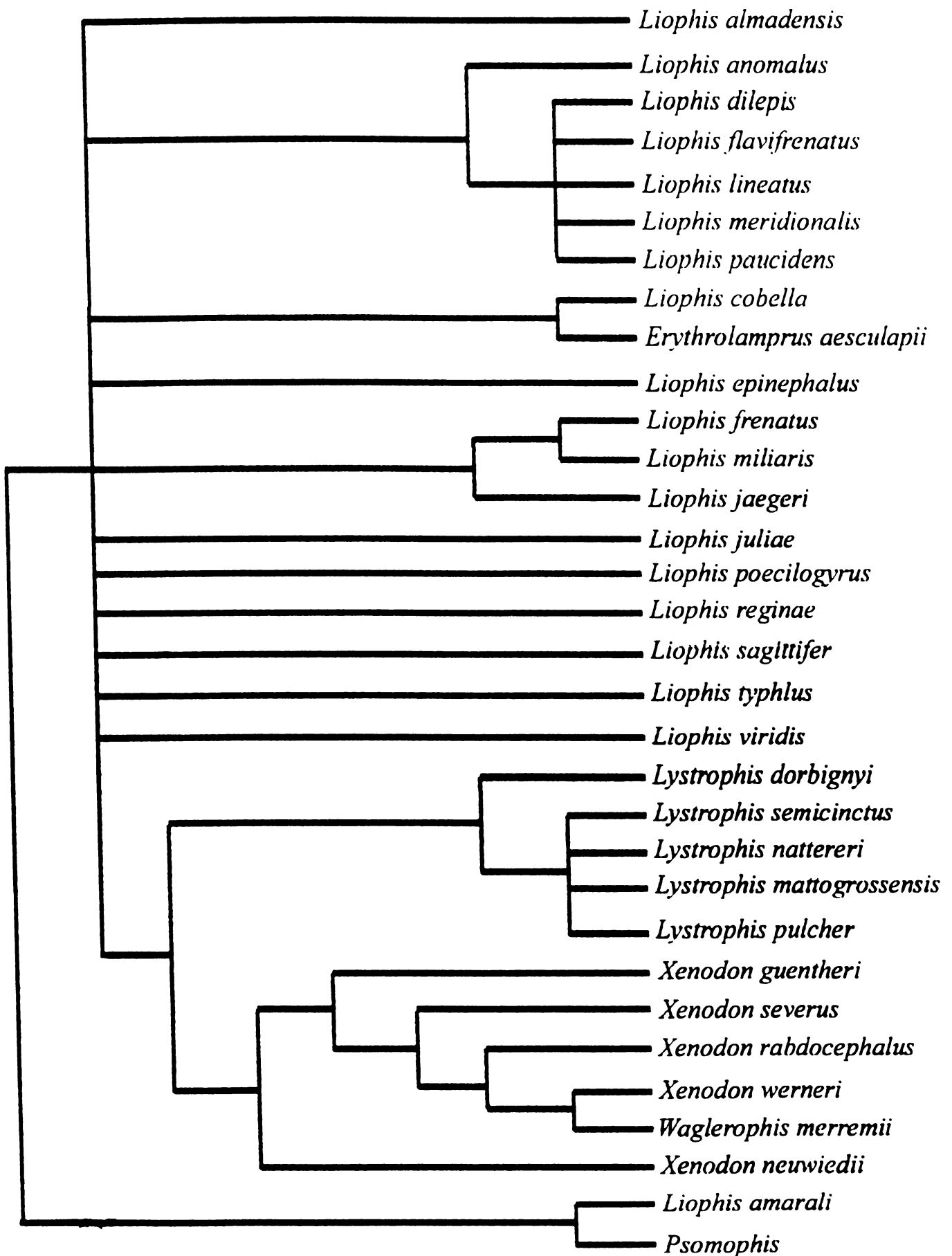


Figura 13. Consenso sobre o resultado obtido após a primeira implementação (1605 árvores, 127 passos, CI= 0,378; RI= 0,736).

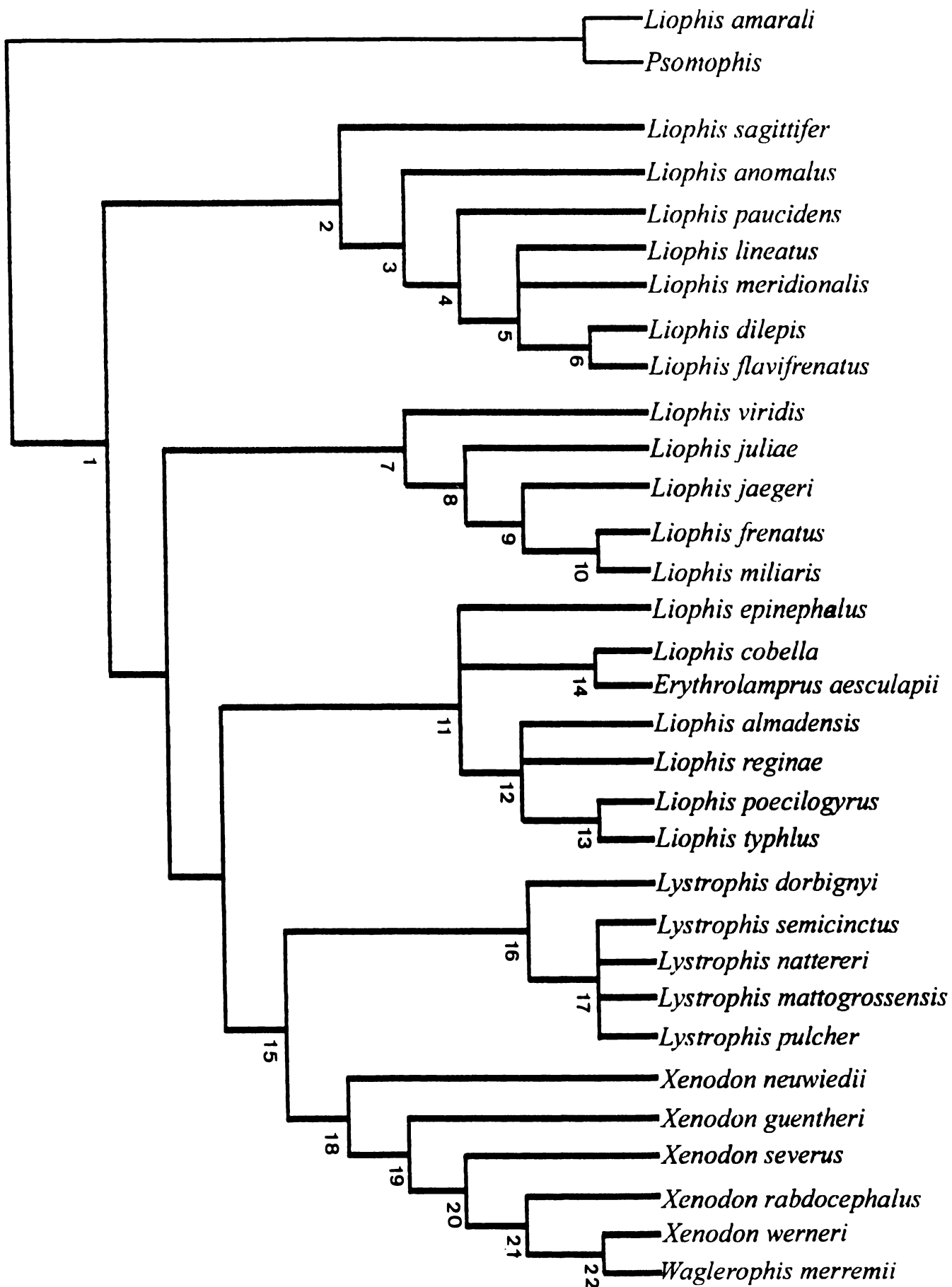


Figura 14. Consenso sobre o resultado obtido após implementações de ponderação sucessiva (78 árvores, CI= 0,624; RI= 0,896). A numeração dos nós corresponde à apresentada na discussão.

ANEXO I

Material analisado (s = crânios preparados a seco; d, crânios diafanizados; h, hemipênis)

Erythrolamprus aesculapii : IB 22215 (s), 53187 (s), IB/USP (MRT) 475 (d); MHNCI 1614 (d), 1815 (d), 2952 (d), 4725 (s), 7222 (d), MNHN 1990.4326 (d), MPEG 2025 (d), MPEG 17480, MPEG 3969 (h), MPEG 1457 (h). *Liophis almadensis* : IB 54603 (d), MHNCI 7952 (s), MHNCI 7345(h), MHNCI 6520 (h), MHNCI 7572 (h). *Liophis amarali* : IB 43050 (d), MNRJ 2997 (s). *Liophis anomalus* : IB 8070 (s), 8534 (s), 10187 (s), MCP 3643 (d), 6072 (d), MCP 7387 (h), MCP 5659 (h), MCP 2399 (h), MHNCI 4910 (h). *Liophis cobellus* : IB 1051 (s), 1490 (s), MPEG 19328 (h). *Liophis dilepis* : IB 48093 (d), IB 52084 (h), IB 52096 (h), IB, 52097 (h). *Liophis epinephelus* : KU 75707 (d). *Liophis flavifrenatus* : IB 1661 (s), 18045 (s), MCP 6376 (d), 8682 (d), MHNCI 6753 (h), MHNCI 6459 (h), MCP 6241 (h). *Liophis frenatus* : MHNCI 909 (d), 4875 (s), MHNCI 2647 (h), MHNCI 2943 (h), MHNCI 7887 (h). *Liophis jaegeri* : IB 1232 (s), MCP 6298 (s), MCP 4649 (d), MHNCI 3029 (h), MHNCI 3957 (h), 2144 (h), MHNCI 5823 (h). *Liophis juliae* : KU 268639 (d). *Liophis lineatus* : IB.8842 (s), 25753 (s), 53751 (d), IB 13756 (h), IB 17659 (h), IB 25753 (h), MPEG 482 (h). *Liophis meridionalis* : IB 43457 (s), MHNCI 6368 (s), MHNCI 6368 (h). *Liophis miliaris* : IB/USP (CP) 2862 (d), MNRJ 4499 (d), MHNCI 6249 (s), MHNCI 6585 (h), MHNCI 4971 (h), MHNCI 1103 (h), MHNCI 219 (h), MHNCI 1104 (h), MHNCI 4918 (h), MHNCI 3796 (h). *Liophis paucidens* : IB 1225 (s); 1226 (s); 10448 (s). IB/USP 093. *Liophis poecilogyrus* : IB 5093 (d), MHNCI 4391 (s), MHNCI 5834 (d), MHNCI 6215 (h), MHNCI 2379 (h). *Liophis reginae* : MHNCI 8365 (s). MHNCI 9740 (h), MHNCI 8359 (h), MPEG 16832 (h), MPEG 204 (h). *Liophis sagittifer* : IB/USP s/ε., MHNCI 697 (h). *Liophis typhlus* : IB. 392 (s), 3155M (s), 10516 (s), MHNCI 7576 (d). *Liophis viridis* IB 1210 (s). *Lystrophis dorbignyi*:

MCP.949 (s), 3644 (d), MCP 2603 (h), MCP 3644 (h). *Lystrophis mattogrossensis* : IB 25618 (s), MHNCI 9971 (h). *Lystrophis nattereri* : IB 3202 (s), 17293 (s). *Lystrophis pulcher* : IB 214 (s). *Lystrophis semicinctus* : MNRJ 4002 (s). *Waglerophis merremii* : MHNCI 3214 (s), 2321(s), s/n (s), s/n (s). *Xenodon guentheri* : MHNCI 766 (d), 1195 (s), 6082 (s), s/n (s), MNRJ s/n, MHNCI 766 (h); MHNCI 2250 (h); MHNCI 1098 (h); (d)*Xenodon neuwiedi*. MHNCI 942 (s), MHNCI 1278 (d), MHNCI 4975 (s) MHNCI 857 (h); MHNCI 7893 (h); MHNCI 5892 (h); MHNCI 2471 (h). *Xenodon rabdocephalus* : IB 54253 (d), MPEG 7057 (d), MPEG 9243 (s), MHNCI 4577 (h). *Xenodon severus* : MHNCI, MPEG. 3969 (h); MPEG 3284 (s), *Xenodon werneri* : MNRJ 4783 (d).

Alsophis antillensis : MNHN 1993.1616 (d). *Alsophis portoricensis* : RT10179 (d). *Alsophis rigersmai* : MNHN 1991.440 (d). *Alsophis vudii* MPMH 22048 (d). *Apostolepis assimilis* : MHNCI 904 (d). *Apostolepis erythronota* IB 53657 (d). *Boiruna maculata* IB 53290 (d), 53393 (d). *Clelia plumbea* : IB 49305 (s); IVB 598 (s). *Clelia rustica* : IB 32622 (s); IVB 146 (s). *Drepanoides anomalus* MNHN s/n (d). *Elapomorphus quinquelineatus* : IB 29433 (d). *Helicops carinicaudus* : MNRJ 4299 (d). *Helicops infrataeniatus* : MHNCI s/n (s), 8476 (d), 9965 (d). *Helicops leopardinus* MNRJ 3999 (d). *Heterodon nasicus* AC 1955.65 (s). *Hydrodynastes gigas* : MHNCI (s); IB 41973 (d). *Hydrodynastes bicinctus*. MNRJ 4495 (d). *Hydrops triangularis* : IB 51924 (d). *Oxyrhopus guibei* : IB/USP 2466 (d); HZ 004 (d). *Oxyrhopus trigeminus* HZ 005 (d). *Phalotris mertensi* : IB 53686 (d). *Phalotris reticulatus* : MHNCI 336 (d). *Philodryas aestivus* : IB 54407 (d). *Philodryas chamissonis* UC s/n. *Philodryas mattogrossensis* : IB/USP s/n. *Philodryas offersii* : CEPEC 645 (d); MHNCI 9910 (s), 9914 (d). *Philodryas nattereri* : IB 48404 (d). *Philodryas patagoniensis*. IB/USP (CP) 2490 (d); MHNCI 6875 (s); MNHN 1991.211 (d). *Philodryas psammophideus* : MNHN 1991.429 (d). *Philodryas viridissimus* : MNHN 1980.1353 (d). *Pseudoeryx pucatilis* : IB 51924 (d). *Psomophis obtusus* : MHNCI 6384 (s); MCN 5051, 5054. *Psomophis genimaculatus* : IB 36434 (s);

ZUEC 1158 (s). *Siphlophis longicaudatus*: IB 54244 (d). *Tomodon dorsatus*: MHNCI 7169 (d), s/n (s).

Thammodynastes strigatus: MHNCI 9879 (d), s/n (s) *Tropidodryas striaticeps*: IB/USP (CP) 2250 (d).

CAPÍTULO IV – A POSIÇÃO SISTEMÁTICA DE *Liophis amarali* WETTSTEIN, 1930, COM A DESCRIÇÃO DE UM NOVO GÊNERO PARA A REGIÃO NEOTROPICAL (SERPENTES, COLUBRIDAE).

INTRODUÇÃO

O gênero *Liophis* Wagler, 1824 foi por muitos anos tratado como um depósito de colubrídeos neotropicais terrestres, com morfologia generalizada (MYERS & CADLE, 1994). Cerca de 140 espécies e subespécies foram descritas sob esse gênero. Esse número dobra se considerarmos os nomes relacionados a *Liophis* somados àqueles descritos nos gêneros *Dromicus*, *Leimadophis* e *Lygophis* (hoje na sinonímia de *Liophis*) (DIXON, 1980, 1989). Após o trabalho revisivo de DIXON (1980), alguns grupos de espécies que não se encaixavam adequadamente dentro do conceito genérico de *Liophis* foram revisados (DI-BERNARDO, 1992; MOURA-LEITE, 1994; MYERS & CADLE, 1994).

WETTSTEIN (1930) descreveu *Liophis amarali* baseado em um espécime adulto procedente de “Bello Horizonte, Staat Minas Gerais, Brasilien”. A descrição é curta e apresenta o alto número de escamas subcaudais e o padrão de coloração como as características diagnósticas para esta espécie. PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970) ampliaram a distribuição geográfica conhecida para “Bahia, Minas Gerais, Paraná e Santa Catarina, Brasil”. Estes autores mantiveram a espécie dentro do gênero *Liophis*. Alguns anos depois, MYERS (1974) afirmou ser necessária uma verificação do status genérico dessa espécie. DIXON (1980:4), ao revisar as espécies do gênero *Liophis*, considerou *L. amarali* como *incertae sedis*. No entanto, no mesmo trabalho (p.20), o autor afirma “*L. amarali* is a *Rhadinaea* (its species relationships has not been determined at this time)...”. Dados referentes à morfologia

hemipeniana ou anatomia craniana não eram então conhecidos. Neste trabalho, teve-se a oportunidade de analisar todos os exemplares dessa rara espécie depositados em coleções.

Foi elaborada uma hipótese filogenética (ver Capítulo III) para a maioria das espécies da tribo Xenodontini, onde o gênero *Liophis* é apontado como um agrupamento polifilético de espécies das quais *Liophis amarali* aparece claramente como um taxon externo ao clado formado pela tribo Xenodontini. Os resultados desta análise filogenética bem como o estudo de todos os exemplares existentes mostraram que a espécie em questão não pode ser adequadamente alocada no gênero *Liophis* Wagler, *Rhadinaea* Cope ou qualquer outro gênero de xenodontíneos sul-americanos, justificando o estabelecimento de um gênero novo para acomodar *Liophis amarali*.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram analisados os onze espécimes de *L. amarali* depositados em coleções (ver lista abaixo). Comentários a respeito do exemplar-tipo são baseados em informações e diapositivos coloridos enviados pelo curador da coleção herpetológica do Museu de História Natural de Viena, Dr. Heinz Grillitsch. Para a descrição dos caracteres folidóticos, seguiu-se basicamente MYERS & CADLE (1994) e CAMPBELL & SMITH (1998). A descrição da coloração em vida foi baseada em duas fotografias tomadas por A. J. S. Argôlo. Dados morfométricos foram tomados em milímetros. As contagens de dentes maxilares foram realizadas, sempre que possível, no maxilar direito. A sexagem foi realizada através de uma incisão médio-ventral na seção proximal da cauda. Para a descrição da morfologia hemipeniana, foram analisados quatro hemipênis (IB 43050; CEPLAC 197; MHNCI 2185, 2365), evertidos de acordo com o método de PESANTES (1994) e preenchidos com agar, de acordo com MANZANI & ABE (1988). A

descrição da morfologia e ornamentação do hemipênis seguiu DOWLING & SAVAGE (1960), MYERS (1974) e ZAHER (1999). Desenhos foram feitos mediante o uso de microscópio estereoscópico equipado com câmara clara. Para descrições anatômicas, um espécime (IB 43050) foi inteiramente diafanizado e corado, utilizando-se o método de SONG & PARENTI (1995). Foi também analisado um crânio seco, incompleto e danificado (MNRJ 2997). A descrição dos crânios é sempre baseada (exceto quando indicado no texto) nestes dois exemplares, e segue principalmente MAGLIO (1970), CUNDALL (1981), SZYNDLAR (1991) e MYERS & CADLE (1994).

Exemplares analisados: Gênero novo *amarali*, comb.nov. **BRAZIL: BAHIA:** Ilhéus (CEPLAC.197,198; MNRJ.R.2997); **SÃO PAULO:** Caraguatatuba (IB.43050, 46701); **PARANÁ:** Alexandra (IB.9907); Paranaguá (IB.18670); sem localidade exata, mas possivelmente Paranaguá, Ilha do Mel, de acordo com Renato S. Bérnils (MHNCI.2365); **SANTA CATARINA:** Itapoá (MHNCI.2185); "Santa Luzia e Araújos" (MNRJ.R.1818).

RESULTADOS

Gênero Novo 1

Espécie-tipo: *Liophis amarali* Wettstein, 1930, aqui designado.

Diagnose e Definição: Xenodontíneo pequeno e esguio (comprimento total até 650 mm) da Floresta Atlântica da América do Sul. Provavelmente criptozóica, com uma cauda relativamente longa e fina (26-34% do comprimento total) com um escudo agudo terminal. Cabeça longa, distinta do tronco, levemente achatada dorso-ventralmente. Focinho arredondado. Olhos com pupilas redondas. Corpo elíptico em corte transversal. Alto número de ventrais (>165) e de subcaudais (>100). Escamas dorsais lisas, sem fossetas apicais,

arranjadas em 17 fileiras no meio do corpo, geralmente reduzindo para 15 fileiras posteriormente, pela fusão da 3ª. e 4ª. fileiras laterais. Padrão de coloração distinto: topo da cabeça marrom, com duas faixas laterais marrom-escuro originando-se na ponta do focinho e cruzando os olhos. Estas faixas fragmentam-se na região temporal, originando uma série de manchas escuras, arredondadas, de cada lado do tronco, as quais vão gradualmente se apagando até desaparecer completamente a uma distância de duas cabeças do occipital. A partir daí, o dorso assume a coloração bege imaculada. Região mental e ventre claros de cor creme, com ou sem pontuações marrom escuras. Hemipênis bilobado, semicapitado, com sulco espermático profundamente bifurcado, com orientação centrolineal em direção ao ápice de cada lobo. Corpo do hemipênis espinhoso, com espinhos laterais alongados. Lobos muito pequenos, levemente assimétricos, ornamentados com papilas arranjadas em pequenos cálices. Pré-maxilar incomum, com os processos maxilares bifurcados nas extremidades. A combinação de caracteres acima descrita é suficiente para distinguir *Gen. Nov. amarali* de todos os outros gêneros de xenodontíneos neotropicais conhecidos.

Gen. Nov. amarali, comb. nov.

Holótipo: NMW 23107, procedente de “Bello Horizonte, Staat Minas Gerais, Brasilien” (vide comentários em Discussão).

Diagnose: igual à do gênero, monotípico. *Gen. Nov. amarali* pode, à primeira vista, ser confundida com algumas espécies parcialmente simpátricas. Esta difere das espécies de *Taeniophallus* pelo alto número de subcaudais (111-126 contra um máximo de 94 em *T. bilineatus* – dados extraídos de DI-BERNARDO & LEMA, 1990). Existe uma semelhança superficial entre o padrão de colorido cefálico e as manchas dorsais em *Gen. Nov. amarali* e *Taeniophallus occipitalis*, como ilustrado por MYERS (1974:p.48) e DI-BERNARDO (1992: Fig. 9). No entanto, *Gen. Nov. amarali* apresenta manchas dorsais que evanescem em direção à cauda, até

desaparecerem completamente antes da metade do corpo. Além disso, *Gen. Nov. amarali* apresenta 17 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo (contra 15 de *T. occipitalis* – MYERS, 1974) e maior número de subcaudais (111 a 126 contra 62 a 84 em *T. occipitalis*, segundo DI-BERNARDO, *in litt.*).

Gen. Nov. amarali é facilmente distinguida de todas as espécies de *Echinanthera* pelo seu padrão de colorido, com exceção de *E. undulata*, espécie também caracterizada por padrão de colorido escuro e manchado (DI-BERNARDO, 1992). No entanto, *Gen. Nov. amarali* apresenta maior número de subcaudais (81 a 95 em *E. undulata*, de acordo com DI-BERNARDO, *in litt.*) e redução no número de fileiras de escamas dorsais na região posterior do corpo (*E. undulata* não apresenta redução). Ademais, *E. undulata* apresenta um par de manchas arredondadas claras na região occipital, as quais não são vistas em *P. amarali* (DI-BERNARDO, 1992).

Descrição: Esta descrição está baseada na observação dos 11 exemplares conhecidos, exceto quando indicado no texto. Espécie de pequeno porte, com cauda longa e fina. Comprimento máximo observado em machos 633 mm (comprimento rostro-anal 470 mm, comprimento da cauda 163 mm); na única fêmea da amostra, 407 mm (comprimento rostro-anal 277, comprimento da cauda 130 mm). Proporção entre cauda e corpo variando de 0,259 a 0,339, média 0,309, desvio padrão 0,032 (n=8). Corpo elíptico em corte transversal. Cabeça distinta do tronco, levemente comprimida dorso-ventralmente. Comprimento da cabeça / comprimento total igual 0,026 a 0,028, média 0,027, desvio padrão 0,0008 (n=7). Olho de tamanho mediano, cabendo 1,9 a 2 vezes no comprimento do focinho (medido da extremidade anterior do escudo rostral até a margem anterior da órbita). Pupila redonda.

Folidose: Rostral grande, 1,89 a 2,57 vezes mais larga do que alta, visível de cima. Narina larga, ovalada, localizada dentro do escudo pré-nasal. Pós-nasal maior que o pré-nasal.

Uma dobra de tecido cobre a maior parte de cada narina, que origina uma pequena abertura apenas na margem anterior. Loreais geralmente fusionadas com pré-frontais (n=9). Um espécime (IB 188670) com loreais quadrangulares, pouco mais largas do que altas. Pré-oculares 1/1 e pós-oculares 2/2, a superior cerca de duas vezes maior que a inferior. Supraoculares grandes, se estendendo para trás dos olhos por sobre as pós-oculares. Temporais em número muito variável, 2+2/2+2 (n=5), 2+1/2+1 (n=2), 3+3/3+3 (n=1), 2+1/2+2 (n=1) ou 1+1/1+1 (n=1). Parietais marginadas por 3 (n=4) ou 4 (n=6) escamas temporais. Frontal aproximadamente hexagonal (n=9) ou pentagonal (n=1), com o comprimento variando de 1,64 a 2,11 vezes a sua largura. Comprimento do frontal 1,06 a 1,27 vezes a distância entre este escudo e a ponta do focinho. Comprimento dos parietais 1,18 a 1,5 vezes o comprimento do frontal. Internasais quadrangulares, tão largos quanto longos. Pré-frontais (fusionados com loreais) levemente maiores do que os internasais. Supralabiais sempre 8/8, com 4ª e 5ª (n=5), 4ª e 5ª/ 3ª, 4ª e 5ª (n=3) ou 3ª, 4ª e 5ª (n=2) adentrando à órbita. A 6ª supralabial é sempre a maior. Infralabiais 9/9 (1-4) (n=7), 10/10 (1-5) (n=2) ou 10/9 (1-4) (n=1). Dois pares de pós-mentuais com o primeiro par menor 0,87 a 0,93 vezes o comprimento do segundo par. As escamas do segundo par de mentuais divergem posteriormente e entre elas há a intromissão de escamas gulares, que formam três fileiras entre as pós-mentuais e a primeira ventral. Escamas dorsais lisas, sem fossetas apicais, em 17/17/15 fileiras (n=7) ou sem redução (n=1). A redução ocorre entre a 2ª e 3ª fileiras dorsais (3ª e 4ª no exemplar IB 46701), ao nível das ventrais 98ª a 129ª. Fileira vertebral indiferenciada das demais dorsais. Escamas dorsais do terço anterior do corpo muito alongadas tornando-se mais curtas em direção a cauda. Ventrais 165 a 185 (média=174,455; desvio padrão 6,056). Subcaudais 111 a 126 (média=117,125; desvio padrão 5,111; n=8 com caudas completas).

Dentição: Dentes maxilares 15+2 a 18+2 (n=7); dentes mandibulares 23 a 25 (n=4).

Padrão de coloração (Figuras 1 e 2): Essa descrição está baseada em espécimes fixados em formol e conservados em álcool a 70° G.L. Cor de fundo de dorso bege homogêneo. Dorso da cabeça totalmente marrom claro, da ponta do focinho até as margens posteriores das parietais, formando nesta região uma mancha vertebral clavada em um tom de marrom mais claro, a qual se estende por cerca de 7 a 8 escamas dorsais. Essa mancha é marginada por pequenos pontos marrom escuros, irregulares e é cruzada por uma linha vertebral clara, de cor bege que se homogeneiza com a coloração de fundo para trás. Um par de faixas marrom escuras estende-se lateralmente à cabeça, começando na ponta do focinho atravessando os olhos e chegando à comissura bucal, ocupando a margem superior das supralabiais. A íris mantém o padrão de faixa visto na região do *canthus rostralis*. Região dorsal do tronco com 2 séries laterais de 4 a 11 manchas arredondadas ou quase quadrangulares, marrom escuras, as quais vão se dissipando até desaparecer completamente, ainda no 1° quarto do corpo. Margem inferior das supralabiais, superfície inferior da cabeça e ventre claros, de cor creme, com ou sem pontos marrons esparsos.

Uma variação interessante é encontrada no padrão de colorido dessa espécie (Figura 2). Espécimes provenientes do nordeste do Brasil apresentam padrão um tanto diferente daqueles provenientes do sul e sudeste brasileiros. Além disso, o exemplar-tipo mostra um padrão intermediário entre as duas sub-amostras acima citadas. Na sub-amostra procedente do sul e sudeste (estados de Santa Catarina, Paraná e São Paulo), as manchas látero-dorsais encontradas na região anterior do tronco são maiores, mais numerosas (7 a 8) e de formato quase quadrangular. A região ventral (incluindo a margem inferior das supralabiais e o ventre) são claros e imaculados. Por outro lado, a sub-amostra do nordeste (três espécimes de Ilhéus, Bahia) mostram apenas 3 ou 4 manchas mais arredondadas ou ovaladas, que são substituídas para trás por manchas menores, as quais tendem a formar uma linha irregular e quebrada, a

qual gradualmente desaparece antes de atingir 25% do tronco. Nesses espécimes, as suturas entre as primeiras três supralabiais são invadidas por projeções das faixas laterais marrons que cruzam os olhos. Da mesma maneira, o mento e o ventre encontram-se salpicados por pontuações marrons irregulares. Um dos espécimes (MNRJ 2997) apresenta duas linhas conspícuas de pontos marrons nas margens externas das ventrais, que desaparecem um pouco antes da região cloacal. Além disso, as pontuações internas tendem a formar um segundo par de fileiras mediais. Os outros dois espécimes (CEPLAC 197,198), apesar da formação de tênues linhas de pontos nas margens das ventrais, apresentam a maior parte das pontuações distribuídas irregularmente sobre as escamas ventrais e subcaudais.

O exemplar-tipo (Figura 1B, C) tem o padrão dorsal de coloração semelhante àquele verificado na sub-amostra da Bahia, mas tem o ventre imaculado como os exemplares da sub-amostra meridional, denotando um padrão intermediário. Isto pode representar um exemplo de variação clinal, mas como a amostra é muito pequena, esta hipótese carece de verificação.

A coloração em vida (a partir de exame de fotografias) pouco difere daquela apresentada por animais conservados.

Morfologia hemipeniana (Figura 3): o hemipênis de *Gen. Nov. amarali* é bilobado, semicapitado e semicaliculado, relativamente pequeno (8 a 9% do comprimento da cauda). Estão presentes grandes espinhos laterais, os quais são bem desenvolvidos e arranjados em duas fileiras. O sulco espermático divide-se na região proximal do corpo do hemipênis, com cada ramo correndo em direção ao ápice dos lobos de forma centrolinear. Lobos muito pequenos, assimétricos, sendo o lobo medial levemente mais curto (0,25 a 0,28 do comprimento total do hemipênis) do que o lobo lateral (0,31 a 0,33). Comprimento dos lobos pouco menos do que o dobro de sua largura (0,41 a 0,45). Cada capítulo é formado por pequenos cálices papilados, baixos e mal-definidos, sendo restrito às superfícies sulcada e

lateral dos lobos. A margem externa de cada lobo é ornamentada com 3 a 5 papilas muito grandes e calcificadas. As superfícies medial e não-sulcada dos lobos são quase completamente nuas, formando porém uma fileira de 2 a 3 papilas alinhadas verticalmente na região proximal dos lobos, entre as superfícies não sulcada e medial. O corpo do hemipênis é ornamentado com espinhos na superfície não sulcada e na superfície sulcada fora da área intra-sulcar. Estes espinhos diminuem de tamanho em direção à região proximal, a qual é coberta por diminutos espinhos.

Morfologia craniana (Figuras 4 e 5): Crânio levemente achatado dorso-ventralmente, com as superfícies dorsal e ventral ovaladas, com fenestra óptica grande, emarginada pelo frontal e pelo parietal, ventralmente limitadas pelo complexo esfenóide. O frontal origina uma crista que margeia a fenestra óptica posteriormente. Pré-maxilar (Figura 4 A) com a superfície anterior larga e côncava, com um processo nasal achatado, apenas contactando a extremidade ântero-dorsal dos nasais. Processos transversais (maxilares) relativamente compridos, formando uma barra única, transversal e basal, reforçada por um suporte central em direção à superfície externa do processo ascendente. Os processos transversos originam em suas extremidades processos menores, direcionados para trás, longos e finos, muito frágeis, podendo ser vistos apenas no exemplar diafanizado. Nasais (Figura 4 B) aproximadamente retangulares em vista lateral, com lâmina vertical alongada e afilada anteriormente, apenas tocando o pré-maxilar. Largura dos processos laterais cerca de 40% o seu comprimento. Os nasais são separados anteriormente por um entalhe em forma de “V”. Processo póstero-ventral muito pequeno e delicado. Pré-frontal comprido e estreito, originando um processo anterior arredondado. O forâmen lacrimal é grande e situado anteriormente. Processo anterior (lacrimal) bem desenvolvido. O pré-frontal do crânio seco apresenta um forâmen pequeno e arredondado na superfície lateral, próximo à base. Frontal longo e estreito, mais largo

anteriormente, onde contata o pré-frontal, originando uma emarginação sobre as órbitas. Fenestra óptica ovalada e pequena, situada entre a borda pósterio-ventral do frontal, o complexo esfenóide e o parietal. O frontal desenvolve-se muito ventralmente, repousando sobre as cristas dos sulcos trabeculares. Parietal liso, relativamente curto e largo, trapezoidal em vista dorsal, com um sulco dorsal na linha médio-sagital. Cristas dorso-laterais não acentuadas. Crista postorbital origina um processo pronunciado, que sustenta o pós-orbital. Uma expansão do parietal separa o pós-orbital e o frontal. Pós-orbital (Figura 4 C) achatado e curto, com a metade ventral estendendo-se verticalmente para baixo. Supratemporal estreito e pequeno, quase tocando a sutura proótico/ parietal anteriormente. A superfície articular quadrado/ supratemporal cobre quase um terço do supratemporal. Este osso estende-se posteriormente em direção à margem posterior da crista lateral do exoccipital. Supraoccipital com cristas fracamente desenvolvidas, em forma de “V”, deprimidas posteriormente. A metade posterior origina uma crista médio-sagital que atinge a sutura entre os exoccipitais. Maxilar comprido e recurvado, com 15 a 18 dentes pré-diaستمais, sub-iguais, seguidos por um curto diastema e dois dentes maiores, não sulcados. Pterigóides com 24 dentes sub-iguais (1 crânio), dispostos em cerca de 70% desse osso, da extremidade anterior até o ponto de sutura com o ectopterigóide. Borda mediana levemente recurvada, com uma projeção para a sutura com o ectopterigóide. Um a crista dorsal é visível sobre a extremidade posterior, que é côncava. Ectopterigóide com um processo espatulado curto e largo. Palatino com 12 dentes (um crânio), originando um processo maxilar no plano transversal, um pouco atrás da extremidade anterior desse osso. O processo coanal é bem desenvolvido e curvado para baixo, quase tocando o paraesfenóide. Complexo esfenóide longo, largo posteriormente. Paraesfenóide origina um processo cultriforme comprido e reto, que se estende até a extremidade anterior do vômer. Canais vidianos sobre o basisfenóide, simétricos, correndo

quase que paralelamente. Forâmens posteriores alojados nas margens póstero-laterais do basisfenóide. Proótico com forâmens trigeminais anterior (= “V2”, ou “saída do ramo maxilar do trigêmeo” de SZYNDLAR, 1991) e posterior (= “V3” daquele autor), aproximadamente do mesmo tamanho, o último originando um profundo sulco para baixo (“VII”, ou “sulco para o ramo palatino do nervo facial” em SZYNDLAR, 1991). Este sulco atinge a margem pósterolateral do basisfenóide. Um par de forâmens simpáticos pode ser visto, sendo que o anterior (“V4” ou “forâmen para a re-entrada do ramo *constrictor internus dorsalis* do nervo trigêmeo”, em SZYNDLAR, 1991) é ventral ao forâmen trigeminal anterior, e o posterior está localizado entre o forâmen simpático anterior e o sulco formado pelo forâmen trigeminal posterior. Exoccipital e basioccipital lisos, sem cristas pronunciadas. *Columella auris* quase do mesmo comprimento do osso pós-orbital. Quadrado (Figura 4D, E) achatado, grosseiramente triangular, com processo ântero-dorsal reduzido. Dentário longo e afilado, com forâmen mental situado entre o 8º e o 9º dentes, sobre a superfície lateral. Osso composto da mandíbula com um proceso retroarticular relativamente curto; crista pré-articular proeminente; crista surangular direcionada dorso-lateralmente, formando uma fossa mandibular longa. Esplénial longo e fino, com um forâmen localizado póstero-medialmente. Angular com a forma aproximada de um triângulo alongado, com um forâmen situado ântero-medialmente.

Distribuição (Figura 6): Com exceção da localidade-tipo, *Gen. Nov. amarali* é conhecida apenas de localidades inseridas no Domínio Atlântico (AB’SABER, 1978), de Ilhéus, no extremo sudeste do Estado da Bahia, até a costa catarinense, nas proximidades da Ilha de Santa Catarina. A distribuição conhecida para a espécie corresponde de uma maneira geral à distribuição da porção atlântica da “Floresta Ombrófila Densa”, que se estende do nordeste ao sul do Brasil e é caracterizada pela pluviosidade alta e bem distribuída (0 a 66 dias

secos) e temperaturas relativamente altas (em média 25° C – VELOSO *et al.*, 1991). Todas as localidades de coleta estão abaixo dos 100 m de altitude.

Comentários acerca da localidade-tipo: WETTSTEIN (1930) cita claramente a origem, doador e data de doação do espécime tipo: “Bello Horizonte, Staat Minas Geraës, Brasilien; leg. P. Blanchardt, 1929”. O Município de Belo Horizonte (19° 55’S, 43° 56’W; 1000 m s.n.m.) está localizado a cerca de 400 km da costa, dentro do contexto da Floresta Estacional Semidecidual, mas em área ecotonal em relação às savanas do Brasil Central, ou “cerrados” (BRASIL, 1988; VELOSO *et al.*, 1991). Estas características ambientais contrastam em muito com aquelas registradas para as outras localidades de coleta de *Gen. Nov. amarali*, ou seja, as formações aluviais e de terras baixas da floresta atlântica. Quando da descrição original da espécie, Wettstein diz que “esse espécime é parte de uma pequena remessa de serpentes brasileiras enviadas ao Museu de História Natural de Viena, por cortesia da Embaixada Austríaca no Rio de Janeiro, enviada em maio de 1929.”¹ Suspeita-se que um erro de procedência do material possa ter ocorrido, e o espécime-tipo pode ter sido na verdade coletado em outra localidade, talvez no Estado do Rio de Janeiro. O Dr. Heinz Grillitsch (*in litt.*) informou que apenas outro exemplar (identificado como *Bothrops atrox*) fazia parte da remessa enviada em 1929 ao Museu de Viena, também doado por P. Blanchardt e procedente de Belo Horizonte, Minas Gerais. Por outro lado, aquele curador alertou para o baixo nível de confiabilidade das localidades de coleta de exemplares mais antigos, os quais não foram coletados por profissionais. Há suspeitas de que a localidade registrada possa ser simplesmente o lugar onde tenha sido comprado. Um caso similar foi

¹ Das exemplar stammt aus einer kleinen Sendung brasilianischer Schlangen, welche das Wiener Naturhistorisches Museum durch die freundliche Vermittlung der Osterreichischen Gesandtschaft in Rio de Janeiro im May 1929 erhalten hat.

apresentado por BOKERMANN (1966, p.50) para *Hyla fuscomarginata* A. Lutz, 1925, uma espécie conhecida apenas da planície costeira do sudeste brasileiro, cujas localidades-tipo são “São Paulo e Belo Horizonte”.

Outros comentários sobre a distribuição: O espécime MNRJ 1818 procede de uma localidade registrada como “Santa Luzia e Araújos, SC”. Com base no material geográfico disponível (VANZOLINI & PAPAVERO, 1969; BRASIL, 1972; SANTA CATARINA, 1986), nenhum topônimo com essa grafia exata foi localizado. Por outro lado, foram localizadas cinco localidades denominadas “Santa Luzia” no Estado de Santa Catarina, localizadas nos seguintes municípios: Barra Velha (26° 31’S, 48° 48’W), Brusque (27° 09’S, 48° 53’W), Camboriú (27° 05’S, 48° 44’W), Porto Belo (27° 13’S, 48° 46’W) e Santo Amaro da Imperatriz (27° 38’S, 48° 46’W). Apesar do problema da localização exata do topônimo, estas localidades são todas muito próximas umas das outras e apresentam características orográficas similares (terras baixas entre 0 e 100 m s.n.m. – BRASIL, 1972).

Habitat: A distribuição geográfica conhecida para *Gen. Nov. amarali* parece estar associada a duas formas de paisagens atlânticas sucessionais: as florestas de terras baixas e florestas de encostas. As florestas costeiras de planície estendem-se do sudeste da Bahia até o limite entre os estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (LAMEGO, 1940). Este tipo de paisagem tem diversas denominações e é tratado sob diferentes abordagens na literatura. Como exemplos, podem ser citadas as denominações “restinga subxerófila” (MAACK, 1968), “dunas interiores (psamófitas, xeromorfas e mesófitas) ou restinga” (STELLFELD, 1949), “vegetação de dunas – restinga” (KLEIN, 1984), “sub-formações psamófitas e de mata costeira” (HERTEL, 1959) e “florestas de planícies costeiras” (KUNIYOSHI & RODERJAN,

1987). Esta paisagem é caracterizada pela vegetação psamófila, esclerofítica, formando assembléias de plantas arbustivas e herbáceas em áreas mais úmidas, e florestas esclerofíticas ou pantanosas, dependendo das condições ecológicas regionais (KUHLMANN, 1977; ALONSO, 1977). Na faixa costeira do sul da Bahia (onde está situada a cidade de Ilhéus), é evidente a similaridade florística com a hiléia amazônica, com árvores altas e de troncos grossos (VELOSO, 1946; KUHLMANN, 1977). No sudeste brasileiro, as “restingas” se alternam com faixas mais úmidas e têm largura variável, de uns poucos metros até quilômetros (ALONSO, 1977). Entre Ilha Grande (cerca de 23° S) no Estado do Rio de Janeiro e a Ilha de São Sebastião (cerca de 24° S) no Estado de São Paulo, a costa brasileira é acidentada e montanhosa, onde a vertente oriental da Serra do Mar atinge o oceano (MOREIRA & CAMELIER, 1977). REBOUÇAS-SPIEKER (1974, p.199) comenta que a escarpa da Serra do Mar é particularmente abrupta em São Paulo. Especialmente no litoral norte ela se aproxima muito do mar em vários pontos, originando pequenas baías entre esses pontos (“praias de tombo”). Este é o caso para a localidade “Caraguatatuba”. A presença de *Gen. Nov. amarali* nessa localidade sugere que a distribuição da espécie pode estar também associada à floresta atlântica Montana, conhecida como Floresta Ombrófila Densa e caracterizada pela riqueza de espécies vegetais, organizada em vários estratos, com numerosas trepadeiras, epífitas, pteridófitas e palmeiras (KUHLMANN, 1977). A transição entre a vegetação costeira e as florestas de encosta no sul do Brasil é complexa e assume diferentes aspectos, de acordo com as condições topográficas e edáficas locais (KLEIN, 1984). Alexandra, no Estado do Paraná, e “Itapoá/Garuva”, no limite entre os estados do Paraná e de Santa Catarina são localidades situadas em zonas de transição entre florestas Montana e de planície.

Notas sobre História Natural: Até onde se sabe, *Gen. Nov. amarali* é uma espécie diurna que se alimenta de anfíbios. O conteúdo estomacal de um exemplar (MNRJ 2997)

revelou patas posteriores de um exemplar de *Scinax* sp (Anura: Hylidae). A. J. S. Argôlo (comum.pess.) informou ter coletado a espécie durante o dia, no solo, em área de Floresta Atlântica alterada. Isso indica que a espécie possa ter hábitos terrestres ou mesmo criptozóicos. Por outro lado, a possibilidade do animal ter vindo ao solo juntamente com plantas epífitas recém caídas não pode ser descartada.

DISCUSSÃO

Apesar dos vários trabalhos referentes à sistemática dos xenodontíneos neotropicais (**sensu lato**), as relações filogenéticas entre os gêneros ainda apresentam muitos pontos obscuros. As evidências levam ao reconhecimento de duas linhagens principais, os dipsadíneos (Clado Centro-Americano de CADLE, 1984 e CADLE & GREENE, 1993; FERNANDES, 1995) e os xenodontíneos **sensu stricto** (ZAHER, 1999; Clado Sul-Americano de CADLE, 1984 e CADLE & GREENE, 1993). Apesar de estes grupos estarem bem definidos com base na morfologia e em evidências moleculares, alguns gêneros permanecem como **incertae sedis**. O hemipênis de *Gen. Nov. amarali* é claramente o de um Xenodontinae **sensu stricto**. ZAHER (**op.cit.**) considera duas sinapomorfias para esse grupo: a presença de espinhos grandes laterais ao corpo hemipeniano e a presença de duas regiões disitintamente ornamentadas nos lobos. Já as relações entre os gêneros de xenodontíneos permanecem obscuras. Várias tribos foram reconhecidas na literatura (DOWLING, 1975; DOWLING & DUELLMAN, 1978; JENNER, 1981; DOWLING **et al.**, 1983; JENNER & DOWLING, 1985; ZAHER, 1999). Algumas delas têm fortes evidências de monofiletismo (Elapomorphini - FERRAREZZI, 1993;1994; Xenodontini – DUNN, 1929; DOWLING & DUELLMAN, 1978; JENNER & DOWLING,

1981; MYERS, 1986; e Pseudoboini – BAILEY, 1967; ZAHER, 1994, 1999; Hydropsini – ZAHER, 1999).

Outros grupos de espécies são possivelmente monofiléticos. Algumas outras tribos reconhecidas na literatura ainda devem ser consideradas como *sedes mutabilis* até que evidências mais sólidas de seu monofiletismo estejam disponíveis. Este é o caso dos Nothopsini (= Diaphorolepidini), Philodryadini e Alsophiini (ZAHER, 1999).

A Tribo Elapomorphini inclui os gêneros *Apostolepis*, *Elapomorphus* e *Phalotris*. Estes gêneros são caracterizados por notáveis adaptações morfológicas ao hábito fossório (por exemplo, a redução do número de placas cefálicas). Seu monofiletismo é também sustentado por diversos caracteres anatômicos. FERRAREZZI (1993;1994) cita entre as sinapomorfias de Elapomorphini o envolvimento dorsal dos frontais pelo processo ântero-lateral do parietal, quase excluído da órbita, que é reduzida; e duas características foliódicas, a presença de placa nasal única e de apenas uma supra-labial anterior. ZAHER (1999: 46) cita outras 4 sinapomorfias: as fibras dorsais do músculo **adductor mandibulae externus superficialis** formam um “U” em volta da glândula de Duvernoy e as fibras ventrais inserem-se na fascia da glândula; o músculo retractor quadrati é hipertrofiado; o **músculo adductor mandibulae externus superficialis** encontra-se deslocado para trás, revelando a glândula de Harder dorsalmente; o ligamento **quadrato-maxillaris** encontra-se reduzido ou ausente. Todos estes caracteres não são observados em *Gen. Nov. amarali*, que apresenta um conjunto de mais conservativo de características. A morfologia hemipeniana em Elapomorphini é muito variável (ZAHER, 1999), mas nunca similar à encontrada em *Gen. Nov. amarali*. Este grupo também apresenta dentição opistóglifa. Por estes motivos, uma relação próxima entre *Gen. Nov. amarali* e os Elapomorphini não é sustentável.

A Tribo Pseudoboini inclui os gêneros *Boiruna*, *Clelia*, *Drepanoides*, *Oxyrhopus*, *Phimophis*, *Pseudoboa*, *Rhachidelus*, *Siphlophis*, e *Tripanurgos* (BAILEY, 1967; ZAHER, 1994, 1999). Todos esses gêneros caracterizam-se por apresentar tamanho médio a grande, e dentição maxilar opistóglifa. ZAHER (1994, 1996, 1999) lista diversas sinapomorfias para este grupo, entre elas a variação ontogenética no padrão de colorido e quatro caracteres hemipenianos. Estas sinapomorfias dizem respeito a particularidades na ornamentação dos lobos (ZAHER, 1999, p. 45): “(1) presença de um par de bolsas caliculares na região medial dos lobos (“lobular crotches”); (2) espinhos laterais maiores estendendo-se sobre as cristas lobulares; (3) cristas lobulares infladas, pelo menos em sua região basal; (4) hemipênis levemente ou profundamente bicaliculado e bicapitado (JENNER & DOWLING, 1985).” O hemipênis de *Gen. Nov. amarali* não apresenta nenhuma destas características, sendo claramente semicaliculado e semicapitado, com cristas lobulares “normais” e sem bolsas caliculares. Por este motivo, uma relação estreita entre *Gen. Nov. amarali* e os Pseudoboini também parece pouco sustentada.

A Tribo Tachymenini foi estabelecida por BAILEY (1967) para agrupar um conjunto de serpentes vivíparas e opistóglifas, incluídas nos gêneros *Calamodontophis*, *Gomesophis*, *Pseudotomodon*, *Ptychophis*, *Tachymenis*, *Thamnodynastes*, e *Tomodon*. Afora a viviparidade, que pode representar uma sinapomorfia para um táxon mais inclusivo (*Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx* também o são) – em outras palavras, os Hydropsini **sensu** ZAHER, 1999 (**nec** Hydropsini de DOWLING & DUELLMAN, 1978) - nenhuma outra evidência corrobora a monofilia do grupo. Por esta razão, a tribo foi considerada como *incertae sedis* entre os xenodontíneos por ZAHER (1999). Este grupo encontra-se em estudo por F. L. Franco (com. pess.). De qualquer maneira, estas serpentes geralmente têm hemipênis semelhantes aos dos dipsadíneos, ou seja, levemente bilobados com o sulco espermático bifurcando na base do capítulo (ZAHER, 1999). Os gêneros *Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx* mostram adaptações à vida aquática e têm morfologia

hemipeniana que foge do padrão mais comum dos xenodontíneos (ZAHER, 1999). Nada se sabe sobre a forma de reprodução de *Gen. Nov. amarali*, mas tanto a morfologia externa quanto hemipeniana são muito diferentes das apresentadas pelos Tachymenini e Hydropsini.

A Tribo “Philodryadini” foi estabelecida por JENNER (1981) para agrupar os gêneros *Ditaxodon*, *Philodryas*, *Platyinion* (= *Philodryas*, de acordo com THOMAS & FERNANDES, 1996) e *Pseudablbes*. Este grupo foi redefinido por FERRAREZZI (1994) para receber *Tropidodryas* (originalmente alocado por Jenner dentro dos Pseudoboini). ZAHER (1999) incluiu neste grupo o gênero *Xenoxylbelis*, pela similaridade da morfologia hemipeniana, hipótese sustentada pela filogenia baseada em dados moleculares apresentada por VIDAL et al. (2000). Todos os taxons alocados nestes grupo apresentam cálices corporais bem desenvolvidos no hemipênis, um caráter totalmente ausente em *Gen. Nov. amarali*.

A Tribo “Nothopsini”, proposta por SAVITZKY (1974) e redefinida por FERRAREZZI (1994), agrupa os gêneros *Diaphorolepis*, *Emmochliophis*, *Nothopsis*, *Synophis* e *Xenopholis*. Pode ser caracterizada pela presença de hipapófises nas vértebras posteriores do tronco. A placa pré-frontal é única (fragmentada em *Nothopsis*), e o hemipênis apresenta-se levemente bilobado ou bilobado sem capitação, o que levou ZAHER (1999) a considerar este agrupamento de espécies como *incertae sedis* entre os xenodontíneos. De qualquer maneira, nenhuma dessas características é observada em *Gen. Nov. amarali*.

Os demais colubrídeos que merecem atenção são alguns gêneros continentais de Xenodontinae, **incertae sedis** dentro da subfamília e os “alsofíneos” do Caribe e das Galápagos.

Entre os gêneros sul-americanos de xenodontíneos cuja proximidade com o *Gen. Nov.* pode ser suspeitada estão *Sordellina*, *Echinanthera*, *Taeniophallus*, *Psomophis*, *Uromacerina* e *Saphenophis*. Os primeiros três gêneros foram considerados Xenodontinae **lato sensu** e os

últimos três *incertae sedis*, baseado em evidência da morfologia hemipeniana (ZAHER, 1999). *Sordellina*, um gênero monotípico, é caracterizado por um tronco e cauda relativamente curtos, baixo número de subcaudais e por apresentar um hemipênis fracamente bilobado (HOGE, 1958; ZAHER, 1999). *Echinanthera* e *Taeniophallus* têm hemipênis unilobados e unicaliculados, que podem ser não-capitados (*Echinanthera*, *Taeniophallus*, *partim*), levemente (*T. affinis*) ou profundamente unicapitados (*T. ocipitalis*). Nestes gêneros, uma área inter-espinal nua invade o capítulo, sobre o lado não sulcado. Apesar da morfologia externa muito similar entre *Gen. Nov. amarali* e *Echinanthera* + *Taeniophallus*, a morfologia hemipeniana é muito diferente, e uma relação filogenética próxima parece improvável.

O gênero *Uromacerina* é monotípico. A observação da morfologia geral apresentada por *U. ricardinii*, uma espécie arborícola de pequeno porte e com cauda longa (LEMA, 1973; CUNHA & NASCIMENTO, 1982), traz suspeitas com relação à proximidade filogenética com *Gen. Nov. amarali*. O hemipênis apresenta-se semicaliculado e semicapitado, com lobos relativamente curtos como o do gênero aqui descrito (ZAHER, 1999). No entanto, os espinhos laterais são extremamente grandes, característica esta não apresentada por *Gen. Nov. amarali*. *Saphenophis* e *Psomophis* também são gêneros caracterizados por espécies de pequeno porte, superficialmente similares a *Gen. Nov. amarali*. Ambas, no entanto, possuem lobos bem desenvolvidos no hemipênis, similarmente ao que acontece com os “alsofíneos” das Galápagos (ZAHER, 1999). Estas serpentes apresentam caudas relativamente curtas e baixo número de subcaudais; além disso, em *Psomophis* o osso pré-maxilar apresenta formato muito característico e não usual (MYERS, 1969; 1973; MOURA-LEITE, 1994; MYERS & CADLE, 1994).

Três gêneros ocorrentes na América do Norte, *Heterodon*, *Manolepis* e *Conophis*, foram recentemente reconhecidos como pertencentes ao clado dos Xenodontinae (CADLE, 1984; ZAHER, 1999). Destes, as espécies de *Heterodon* formam um grupo homogêneo, com

características morfológicas e cranianas peculiares. Os demais gêneros apresentam hemipênis com espinhos corporais organizados em franjas, característica essa não observada em *Gen. Nov. amarali*. Uma relação entre a espécie aqui estudada e estes gêneros parece também descartada.

A sistemática dos “alsofíneos” ocorrentes no Caribe é caótica. São atualmente reconhecidos sete gêneros: *Alsophis*, *Antillophis*, *Arrhyton*, *Darlingtonia*, *Hypsirhynchus*, *Ialtris* e *Uromacer*. Este grande grupo foi inicialmente revisado por DUNN (1932), que reconheceu a existência de pelo menos três sub-grupos. MAGLIO (1970) procurou organizar as espécies em diferentes assembléias, de acordo com a morfologia hemipeniana (verificada *in situ*) e caracteres osteológicos cranianos. Os dados de Maglio, possibilitaram a organização dos alsofíneos do Caribe em quatro sub-grupos. Uma dessas assembléias (grupo *melanotus*) está claramente ligada aos Xenodontini sul-americanos (DIXON, 1980). Por outro lado, autores sustentaram o monofiletismo desse grupo (DOWLING & DUELLMAN, 1978; JENNER, 1981; JENNER & DOWLING, 1986; CADLE, 1985). Há, no entanto, evidências moleculares de que o conceito genérico destas serpentes deva ser radicalmente modificado (CROTHER, 1999). Da mesma maneira, através da morfologia hemipeniana, podem ser reconhecidos vários grupos de espécies, que não correspondem à organização genérica atual. ZAHER (1999) reconhece a existência de sete diferentes assembléias para as espécies atualmente alocadas nos gêneros *Alsophis*, *Antillophis*, *Arrhyton* e *Darlingtonia*. Um desses grupos seria formado por *Arrhyton exiguum*, *Antillophis parvifrons* e *Darlingtonia haetiana*, que compartilham uma interessante característica hemipeniana, a presença de uma fileira de grandes papilas organizadas verticalmente na região medial (“lobular crotch”) e proximal dos lobos (ZAHER, op. cit., fig. 20). Esta fileira de papilas diferenciadas é muito similar à aqui descrita para *Gên. Nov. amarali*. Esta característica, no entanto, não é compartilhada com nenhum gênero sul-americano, tendo sido considerada uma sinapomorfia putativa das espécies caribenhas acima citadas. Os

resultados apresentados por ZAHER (1999) para a irradiação de xenodontíneos do Caribe foram corroborados na filogenia molecular apresentada por VIDAL *et al.* (2000).

Baseado nos dados comparativos acima apresentados, pode-se concluir que, com base no conhecimento atual, é difícil estabelecer com segurança as relações filogenéticas de *Gen. Nov. amarali* com os demais xenodontíneos. Ainda que a morfologia hemipeniana a aproxime mais de espécies caribenhas do que de espécies sul-americanas, esta similaridade pode sempre ser o resultado de convergência. Os resultados de uma análise filogenética da tribo Xenodontini, incluindo vários grupos externos representando a diversidade dos Xenodontinae sul-americanos, apontaram para uma posição filogenética de *amarali* externa à irradiação da tribo Xenodontini, como grupo irmão do gênero *Psomophis*. Este resultado sustenta a criação de um gênero novo para acomodar esta espécie. Entretanto, a resolução escolhida para os taxons terminais que formam o conjunto de grupos externos está configurada para uma análise da tribo Xenodontini, sendo inapropriada para testar de forma acurada as relações filogenéticas de *amarali* dentro da irradiação dos Xenodontinae. Desta forma, a sua posição de grupo irmão do gênero *Psomophis* deve ser tomada com cautela. O *Gen. Nov. amarali* permanece assim como *incertae sedis* dentro da Sub-Família Xenodontinae, até que as relações filogenéticas entre os diferentes grupos de xenodontíneos sul-americanos venha a ser esclarecida.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AB'SABER, A. N. 1978. Os domínios morfo-climáticos do Brasil. **Paleoclimas**, 1: 1-15.

ALONSO, M. T. A. 1977. Vegetação. p. 91-118, **in**: Brasil. Fundação IBGE. **Geografia do Brasil. 3. Região Sudeste**. Rio de Janeiro, Sergraf/IBGE.

- BAILEY, J. R. 1967. The synthetic approach to colubrid classification. **Herpetologica** **23** (2): 155-161.
- BOKERMANN, W. C. A. 1966. **Lista anotada das localidades tipo de anfíbios brasileiros**. São Paulo, Serviço de Documentação – RUSP, 181p.
- BRASIL.1972. **Mapa do Brasil ao Milionésimo**. Rio de Janeiro, IBGE.
- BRASIL.1988. **Mapa Fitogeográfico do Brasil**. Rio de Janeiro, Fundação IBGE.
- CADLE, J. E. 1984. Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes: I. South American xenodontines. **Herpetologica** **40** (1): 8-20.
- _____ & GREENE, H. J. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. p. 281-296, **in**: RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D. (Eds.) **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. Univ. Chicago Press.
- CAMPBELL, J. A. & SMITH, E. N. 1998. A new genus and species of colubrid snake from the Sierra de las Minas of Guatemala. **Herpetologica** **54** (2): 207-220.
- CROTHER, B.I. 1999. Phylogenetic relationships among West Indian Xenodontine snakes (Serpentes: Colubridae) with comments on the phylogeny of some mainland xenodontines. **Contemporary Herpetol.** **2**: 1-22.
- CUNDALL, D. 1981. Cranial osteology of the colubrid snake genus *Opheodrys*. **Copeia**, **1981** (2): 353-371.
- CUNHA, O. R. & NASCIMENTO, F.P. 1982. Ofídios da Amazônia, 16. A espécie *Uromacerina ricardinii* (Peracca, 1897) na Amazônia Oriental (Leste do Pará) (Ophidia: Colubridae). **Bol. Mus. Paraense E. Goeldi (Zool.)** **113**:1-9.

- DI-BERNARDO, M. 1992. Revalidation of the genus *Echinanthera* Cope, 1894, and its conceptual amplification (Serpentes, Colubridae). **Comun. Mus. Ciênc. PUCRS 5 (13):** 225-256.
- ____ & LEMA, T. 1990. O gênero *Rhadinaea* no Brasil meridional. 4. *Rhadinaea bilineata* (Fischer, 1885) (Serpentes, Colubridae). **Acta Biol. Leopoldensia 12 (2):** 359-392.
- DIXON, J.R. 1980. The Neotropical colubrid snake genus *Liophis*. The generic concept. **Milwaukee Publ. Mus. Contrib. Biol. Geol. 31:** 1-40.
- ____. 1989. A key and checklist to the neotropical snake genus *Liophis* with country lists and maps. **Smiths. Herpetol. Inf. Serv. 79:** 1-28 + 12 mapas.
- DOWLING, H. G. 1975. The Neartic snake fauna. In H. G. Dowling (ed.), **1974 yearbook of herpetology:** 191-202. New York: Herpetol. Inf. Search Syst.
- ____ & DUELLMAN, W.E. 1978. **Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories.** New York: Herpetol. Inf. Search Syst.
- ____; HIGHTON, R.; MAHA, G. C. & MAXSON, L. R. 1983. Biochemical evaluation of colubrid snake phylogeny. **J. Zool. (London), 201:** 309-329.
- ____ & SAVAGE, J.M. 1960. A guide to snake hemipenes: a survey of basic structure and systematic characteristics. **Zoologica (New York) 45 (1):** 17-28 + 3 pls.
- DUNN, E. R. 1928. A tentative key and arrangement of the American genera of Colubridae. **Bull. Antiven. Inst. Am. 2 (1):** 18-24.
- ____. 1932. The colubrid snakes of the Greater Antilles. **Copeia, 1932(8):** 89-92.
- FERNANDES, R. 1995. **Phylogeny of the dipsadine snakes.** Tese de doutorado, Univ. Texas at Arlington, 115 p.

- FERRAREZZI, H. 1993. Nota sobre o gênero *Phalotris* com revisão do grupo *nasutus* e descrição de três espécies novas (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). **Mem. Inst. Butantan**, **55**: 21-38.
- _____. 1994. Uma sinopse dos gêneros e classificação das serpentes (Squamata): II. Família Colubridae. *In*: **Herpetologia no Brasil**, **1**, Belo Horizonte, PUC-MG. Fundação Biodiversitas & Fundação Ezequiel Dias. p. 81-91.
- HERTEL, R. J. G. 1959. Esboço fito-ecológico do litoral centro do Estado do Paraná. **Forma et Functio** (Curitiba), **1**(6):47-78.
- HOGUE, A. R. 1958. Die systematische stellung von *Xenodon punctatus* Peters, 1880 und *Philodryas taeniatus* Hensel, 1868. **Mitt. Zool. Mus. Berlin** **34**: 49-56.
- JENNER, J. 1981. **A Zoogeographic study and the taxonomy of the Xenodontinae colubrid snakes**. Ph. D. Dissertation, New York University.
- _____. & DOWLING, H. G. 1985. Taxonomy of American Xenodontinae snakes: The tribe Pseudoboini. **Herpetologica** **41**: 161-172.
- KLEIN, R. M. 1984. Aspectos dinâmicos da vegetação do sul do Brasil. **Sellowia**, **36**:5-54.
- KUHLMANN, E. 1977. Vegetação. p. 85-110, *in*: Brasil. Fundação IBGE. **Geografia do Brasil. 5. Região Nordeste**. Rio de Janeiro, Sergraf/IBGE.
- KUNIYOSHI, Y. S. & RODERJAN, C. V. 1987. **Vegetação. Formações Florestais do Brasil**. Curitiba, Instituto de Florestas, iii+19p.
- LAMEGO, A. R. 1940. Restingas na costa do Brasil. **Bol. Div. Geol. Mineral.** (Rio de Janeiro), **96**: 1-63.
- LEMA, T. 1973. Ocorrência de *Uromacerina ricardinii* (Peracca, 1897) no Rio Grande do Sul e contribuição ao conhecimento dessa rara serpente (Ophidia, Colubridae). **Iheringia (Zool.)** **44**: 64-73.

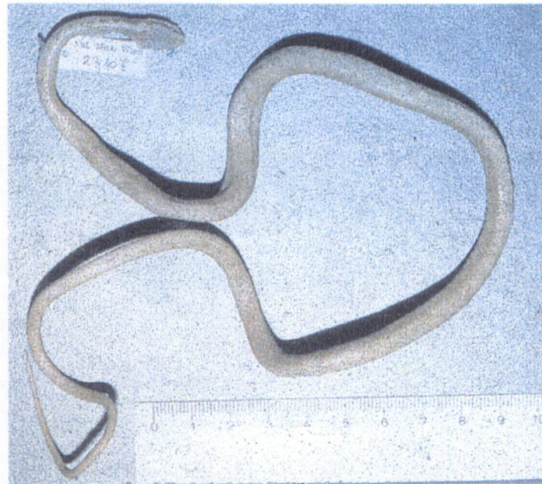
- MAACK, R. 1968. **Geografia Física do Estado do Paraná**. Curitiba, Banco de Desenvolvimento do Paraná/ Universidade Federal do Paraná/ Instituto de Biologia e Pesquisas Tecnológicas, 350 p.
- MAGLIO, V. 1970. West Indian xenodontine colubrid snakes: their probable origin, phylogeny, and zoogeography. **Bull. Mus. Comp. Zool.**, **141**(1): 1-53.
- MANZANI, P. R. & ABE, A. S. 1988. Sobre dois novos métodos de preparo do hemipênis de serpentes. **Mem. Inst. Butantan**, **50**(1): 15-20.
- MOURA-LEITE, J. C. 1994. **Alocação genérica e redescrição de *Rhadinaea obtusa* Cope, 1863 (Serpentes: Colubridae)**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 114 p.
- MYERS, C. W. 1969. South american snakes related to *Lygophis boursieri*: a reappraisal of *Rhadinaea antioquiensis*, *Rhadinaea trifasciata*, *Coronella whymperi*, and *Liophis atahualpae*. **Amer. Mus. Novit.** **2385**: 1-27.
- _____. 1973. A new genus for Andean snakes related to *Lygophis boursieri* and a new species (Colubridae). **Amer. Mus. Novitates**, **2522**: 1-37.
- MYERS, C.W. 1974. The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of new world snakes. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.** **153** (1): 1-262.
- MYERS, C.W. 1986. An enigmatic new snake from the Peruvian Andes, with notes on the Xenodontini (Colubridae: Xenodontinae). **Amer. Mus. Novit.** **2853**: 1-12.
- _____. & CADLE, J.E. 1994. A new genus for South American snakes related to *Rhadinaea obtusa* Cope (Colubridae) and resurrection of *Taeniophallus* Cope for the “*Rhadinaea*” *brevirostris* group. **Amer. Mus. Novitates**, **3102**: 1-33.
- MOREIRA, A. A. N. & CAMELIER, C. 1977. Relevô. p. 1-50, in: Brasil Fundação IBGE. **Geografia do Brasil. 3. Região Sudeste**. Rio de Janeiro, Sergraf/IBGE.

- PESANTES, O. S. 1994. A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. **J. Herpetol.**, **28**: 93-95.
- PETERS, J. A. & OREJAS-MIRANDA, B. 1970. Catalogue of Neotropical Squamata. Part 1. Snakes. **Bull. U. S. Nat. Mus.** **297**: xi+347 p.
- REBOUÇAS-SPIEKER, R. 1974. Distribution and differentiation of animals along the coast and in continental islands of the State of São Paulo, Brasil. 2. Lizards of the genus *Mabuza* (Sauria, Scincidae). **Papéis Avulsos Zool.** (São Paulo), **28**(12):197-240+7pls.
- RIZZINI, C. T. 1977. **Tratado de Fitogeografia do Brasil. Vol.2. Aspectos Sociológicos e Florísticos.** São Paulo, Edusp/Hucitec, 374 p.
- SANTA CATARINA .1986. **Mapa político do Estado de Santa Catarina.** Florianópolis, Governo do Estado de Santa Catarina, escala 1:500.000.
- SAVITZKY, A. H.1974. **The relationships of the xenodontine colubrid snakes related to *Ninia*.** MSc. Thesis, 64 p.
- SONG, J. & PARENTI, L. R. 1995. Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstration of bone, cartilage, and nerves. **Copeia**, **1995** (1): 114-118.
- STELLFELD, C. 1949. Fitogeografia Geral do Estado do Paraná. **Arq. Mus. Paranaense** (Curitiba), **7**:309-349+14 pls.
- SZYNDLAR, Z. 1991. Ancestry of the grass snake (*Natrix natrix*): paleontological evidence. **J. Herpetol.** **25** (4): 412-418.
- THOMAS, R. A. & FERNANDES, R. 1996. The systematic status of *Platyinion lividum* Amaral, 1923 (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). **Herpetologica** **52** (2): 271-275.
- VANZOLINI, P. E. & PAPAVERO, N. 1969. **Guia dos topônimos existentes na Carta do Brasil ao Milionésimo.** São Paulo: Fapesp.

- VELOSO, H. P. 1946. A vegetação no Município de Ilhéus, Estado da Bahia. I. Estudo sinecológico das áreas de pesquisas sobre a febre amarela silvestre realizada pelo S.E.P.F.A. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, **44**(1):13-103.
- ____ & KLEIN, R.M. 1961. As comunidades e associações vegetais da mata pluvial do Sul do Brasil. **Sellowia**, **13**:205-260.
- VELOSO, H.P.; RANGEL FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema natural**. Rio de Janeiro, Fundação IBGE, 123 p.
- VIDAL, N.; KINDL, S. G.; WONG, A. & HEDGES, S. B. 2000. Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. **Mol. Phyl. Evol.** **14** (3): 389-402.
- WETTSTEIN, O. 1930. Eine neue colubride Schlange aus Brasilien. **Zool. Anz.** **88**: 93-94.
- ZAHER, H. 1994. **Phylogénie des Pseudoboini et évolution des Xenodontinae sud-américains (Serpentes, Colubridae)**. Paris, Dissertação, Doutorado. Vol.1: 205 p., Vol.2: 69 pls.
- ____. 1996. A new genus and species of Pseudoboine snake, with a revision of the genus *Clelia*. **Boll. Museo Regionale Scienze Naturali**, Torino, **14**: 289-337.
- ____. 1999. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of Colubroid hemipenes. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.**, **240**: 1-168.



A

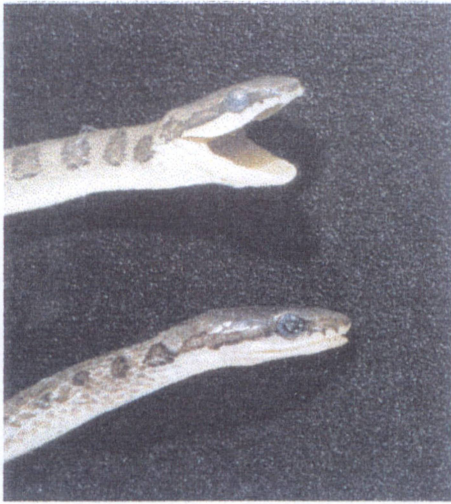


B



C

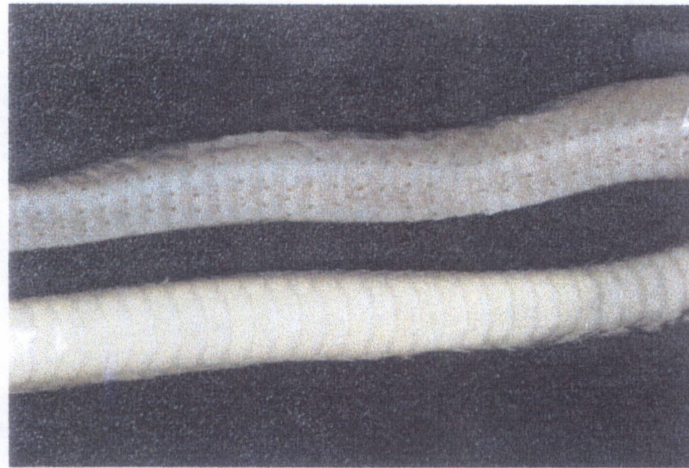
Figura 1. Padrão de coloração em *Gên. n. amarali* (Wettstein, 1930). A. Espécime fotografado vivo em Ilhéus, Bahia (CEPEC.197) Foto:A.J.S. Argôlo; B, holótipo (NMW 23107); C, detalhe da cabeça e região anterior do tronco do holótipo (B e C, reproduções de diapositivos tomados por H. Grillitsch).



A



B



C

Figura 2. Padrão de coloração em *Gên. n. amarali*. Em cima, exemplar procedente de Ilhéus, Bahia (CEPEC.197); em baixo, exemplar procedente de Itapoá, Santa Catarina (MHNCI 2185). A e B, vistas lateral e dorsal da cabeça e terço anterior do tronco, respectivamente; C, coloração ventral no meio do corpo (Fotos: M.V. Segalla).

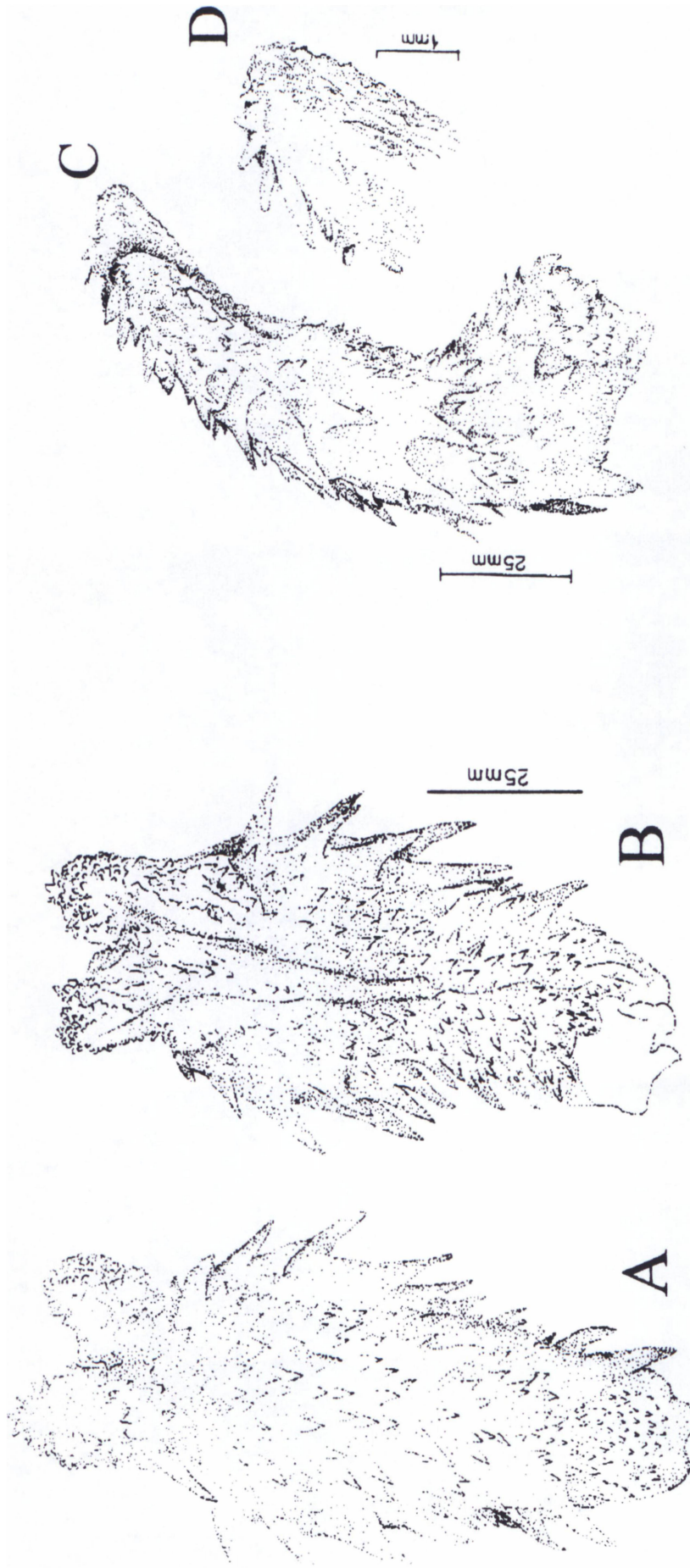


Figura 3. Hemipênis de Gên. n. *amarali* (CEPEC 197). A, lado não sulcado; B, lado sulcado; C, em vista lateral; D, detalhe do lobo.

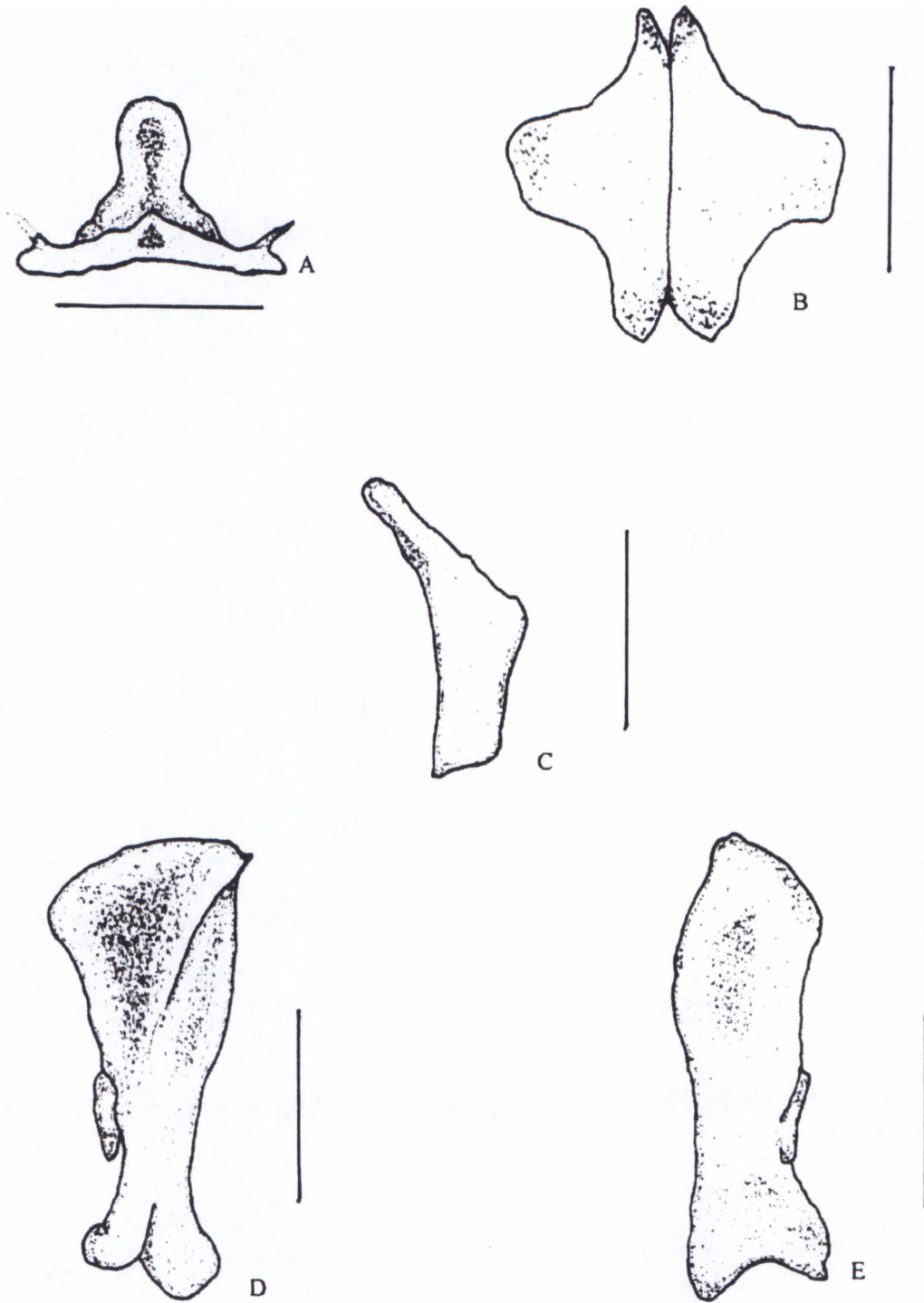


Figura 4. Crânio de *Gên. n. amarali* (IB 43050). A, pré-maxilar em vista anterior; B, nasais em vista dorsal; C, postorbital esquerdo em vista lateral; D, quadrado em vista externa; E, quadrado em vista interna (escala = 1mm).

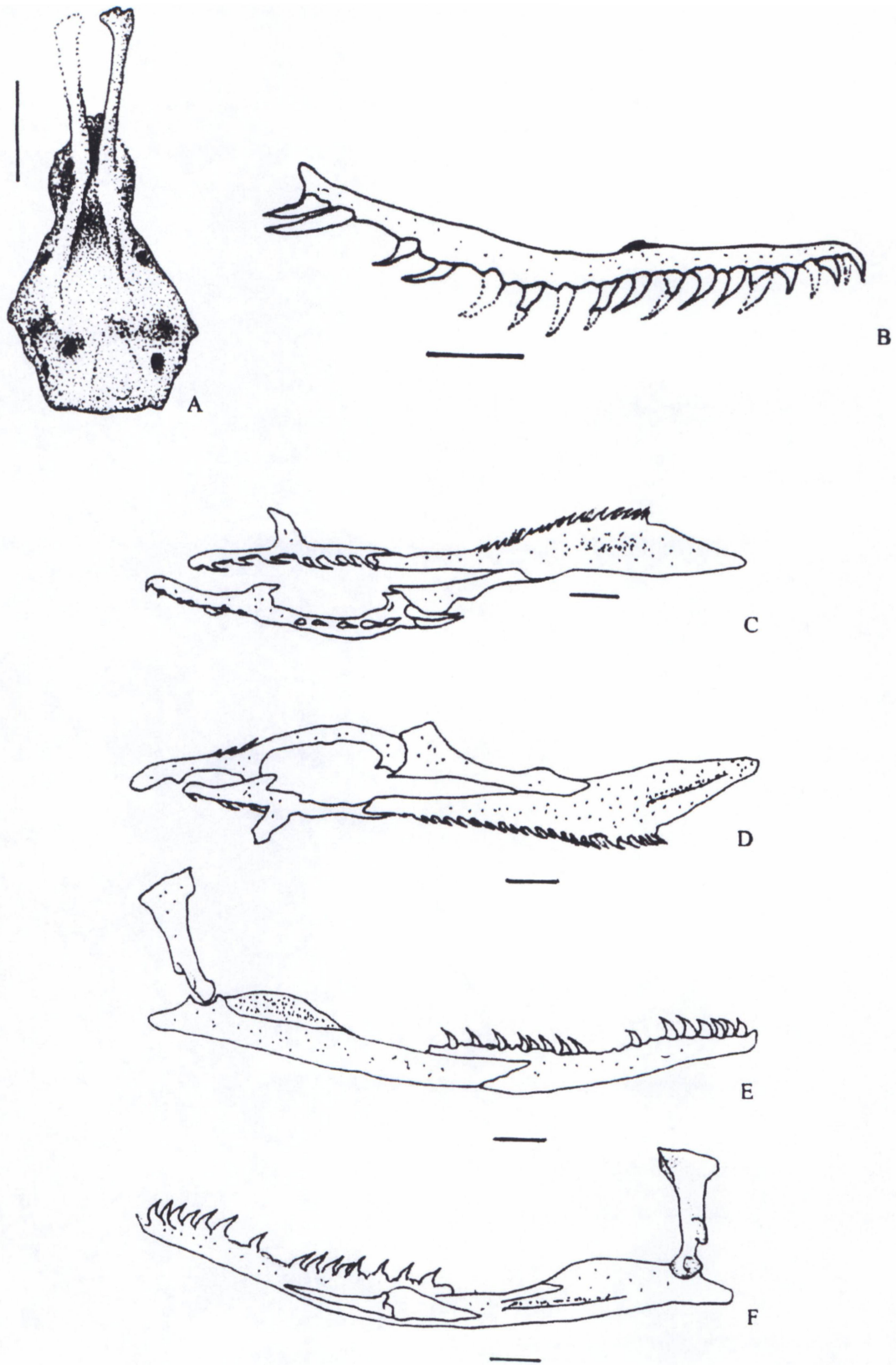


Figura 5. Crânio de Gê.n. n. *amarali* (IB 43050). A, complexo esfenóide em vista ventral; B, maxilar direito em vista externa; C, maxilar, palatino, pterigóide e ectopterigóide em vista ventral; D, os mesmos ossos em vista dorsal. E, mandíbula em vista externa; F, mandíbula em vista interna (escala = 1mm).

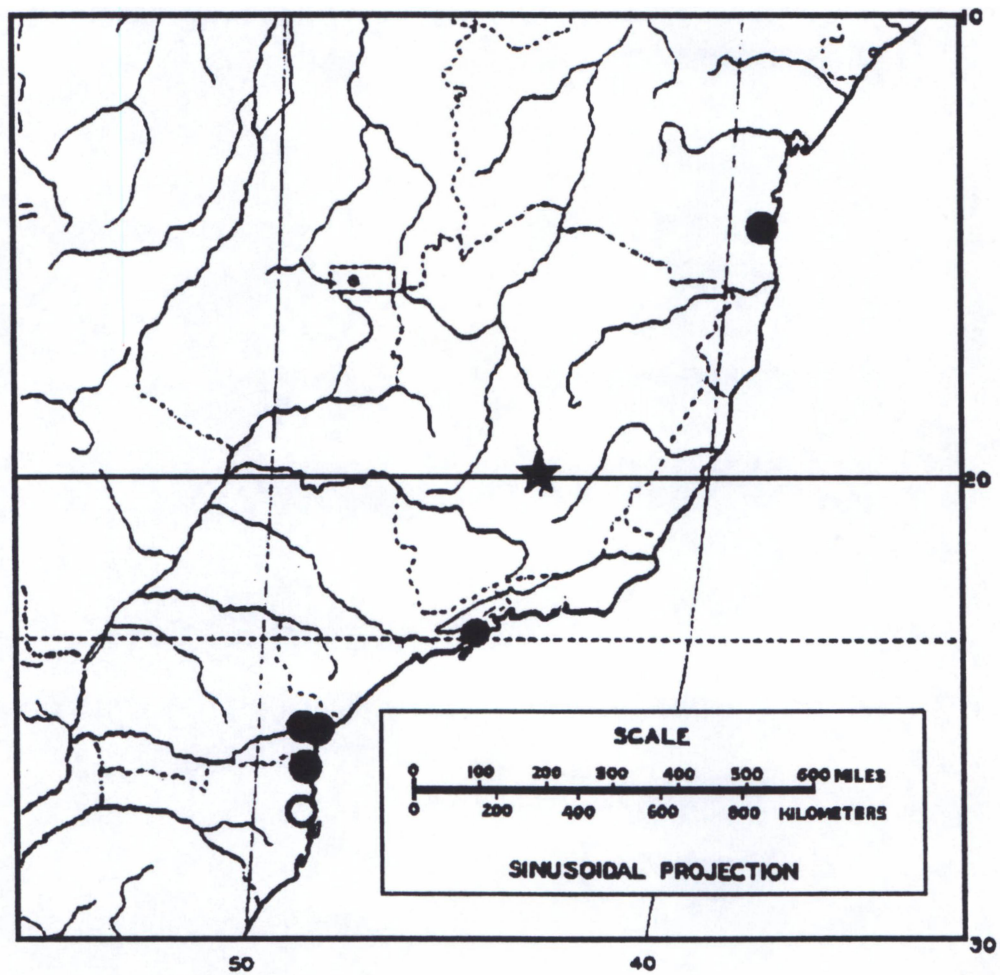


Figura 6. Distribuição de *Gen. n. amarali*. A estrela representa a localidade tipo. Círculos representam outras localidades. O círculo vazio representa a região onde quatro diferentes topônimos com o nome "Santa Luzia" foram localizados.