

unesp 

CAMPUS DE SÃO JOSÉ DO RIO PRETO

Evolução dos hábitos de vida das serpentes da tribo Tachymenini

Sistemática
Evolução

Cristian Alexandro Gomes

DOUTORADO

PÓS GRADUAÇÃO
EM BIOLOGIA ANIMAL

Biologia
Estrutural





UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Campus de São José do Rio Preto

Cristian Alexandro Gomes

Evolução dos hábitos de vida das serpentes da tribo Tachymenini

São José do Rio Preto
2016

Cristian Alexandro Gomes

Evolução dos hábitos de vida das serpentes da tribo Tachymenini

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Financiadora: FAPESP - Proc 2013/02913-3

Orientador: Prof^o. Dr^o. Otavio Augusto Vuolo Marques

São José do Rio Preto
2016

Gomes, Cristian Alexandro.

Evolução dos hábitos de vida das serpentes da tribo
Tachymenini / Cristian Alexandro Gomes. -- São José do Rio
Preto, 2016

71 f. : il., tabs.

Orientador: Otavio Augusto Vuolo Marques

Tese (doutorado) – Universidade Estadual Paulista "Júlio de
Mesquita Filho", Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Ecologia animal. 2. Cobra – Morfologia. 3. Cobra –
Comportamento. 4. Cobra – Evolução. I. Universidade Estadual
Paulista "Júlio de Mesquita Filho". Instituto de Biociências, Letras e
Ciências Exatas. II. Título.

CDU – 598.12

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca do IBILCE
UNESP - Câmpus de São José do Rio Preto

Cristian Alexandro Gomes

Evolução dos hábitos de vida das serpentes da tribo Tachymenini

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Financiadora: FAPESP - Proc 2013/02913-3

Comissão Examinadora

Prof^o. Dr^o. Otavio Augusto Vuolo Marques
Instituto Butantan – São Paulo
Orientador

Prof. Dr. Márcio Roberto de Costa Martins
USP – São Paulo

Prof^a. Dr^a. Laura Rodrigues Vieira de Alencar
USP – São Paulo

Prof^a. Dr^a. Bianca Von Muller Berneck
UNESP – Rio Claro

Prof. Dr. Wagner André Pedro
UNESP – Araçatuba

São José do Rio Preto
30 de agosto de 2016

RESUMO

A tribo Tachymenini possui grande diversidade morfológica, no uso do habitat e em seus hábitos alimentares. Por esse motivo o grupo demonstra ser um objeto de estudo de grande importância para a ecologia comparativa. Este estudo avalia os atributos ecológicos de vários táxons associada à filogenia reconstruir a história evolutiva do grupo, identificando caracteres ancestrais. Foram coletados dados morfológicos, merísticos, alimentares e reprodutivos das 13 espécies (*Calamodontophis paucidens*; *Gomesophis brasiliensis*; *Pseudotomodon trigonatus*; *Ptychophis flavovirgatus*; *Tachymenis peruviana*; *Thamnodynastes hypoconia*; *T. lanei*; *T. nattereri*; *T. pallidus*; *T. rutilus*; *T. strigatus* e *Tomodon dorsatus*). Para tanto foram obtidos dados da literatura e de coleções herpetológicas brasileiras e do exterior. Por meio da otimização de caracteres foi possível reconhecer a evolução de padrões morfológicos, merísticos, bem como definir a dieta da maioria das espécies estudadas.

Palavras-chave: Serpentes. Tachymenini. Ecomorfologia. Evolução. Dieta.

ABSTRACT

The Tachymenini tribe has great diversity on the morphology, habitat use and feeding habits. For this reason, the group proves to be a very important object of study for comparative ecology. This study evaluates the ecological attributes of various taxa and associate them to phylogeny to reconstruct the evolutionary history, identifying ancestral characters of the tribe. Morphological, meristic, feeding and reproductive data were collected for 13 species (Calamodontophis paucidens; Gomesophis brasiliensis; Pseudotomodon trigonatus; Ptychophis flavovirgatus; Tachymenis peruviana; Thamnodynastes hypoconia; T. lanei, T. nattereri, T. pallidus, T. rutilus, T. strigatus and Tomodon dorsatus). Therefore, we obtained data from the literature and many herpetological collections from South America. Through the character optimization was possible to recognize the evolution of morphological and meristic patterns, also define the diet of most species studied.

Keywords: Snakes. Tachymenini. Ecomorphology. Evolution. Diet.

Sumário	pg
Agradecimentos	9
Introdução geral	11
Capítulo 1 - Morphological variation in Tachymenini snakes	14
Abstract	15
Resumo	16
Introduction	17
Material and methods	18
Results	19
Discussion	20
Referencies	23
Appendix	29
Capítulo 2 - Evolução morfológica e ecológica em serpentes da tribo Tachymenini	38
Resumo	39
Introdução	40
Material e métodos	42
Resultados	
Morfologia	44
Hábitos alimentares	51
Uso de hábitat	52
Uso de substrato	53
Discussão	54
Referências	61

Agradecimentos

A pós-graduação é um período de diversas complicações, dentre eles: problemas com bolsas, dificuldades na elaboração do trabalho, imprevistos e acredito que o mais frequente é questionamento pessoal. **Será que eu fiz a escolha certa?** Nesses quatro anos, posso dizer que essa pergunta passou dezenas de vezes na minha cabeça, e acredito que ela seja recorrente a diversos alunos. São nesses momentos que o apoio e a conversa com determinadas pessoas pode auxiliar tanto no desenvolvimento do trabalho, como possibilita uma injeção de ânimo para seguir em frente.

Entretanto, por mais que esse período tenha sido complicado, ao seu término obtive um grande crescimento e conhecimento profissional e pessoal. Conheci diversas pessoas e algumas se tornaram minhas grandes amigas. Conheci lugares, tanto no Brasil como no exterior, armazenei histórias, risadas e fotos. Nessas lembranças descubro que sou imensamente grato por ter escolhido esse caminho, é por esse motivo que utilizo esse espaço para agradecer as pessoas que me ajudaram na conclusão desta etapa.

Inicialmente agradeço à Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) por conceder o auxílio financeiro do processo número 2013/02913-3. A verba concedida permitiu a visitação a diversas coleções herpetológicas na América do Sul, possibilitando assim a coleta de dados contidos nesse trabalho.

Aos diversos curadores e técnicos das coleções, sendo elas brasileiras ou do exterior. Esses profissionais permitiram que o material preservado fosse utilizado para o avanço na pesquisa herpetológica. Sendo minha única ressalva perante a algumas instituições que não permitem a dissecação do material depositado, prática que inviabiliza e desencoraja diversos estudos relacionados à dieta e reprodução, acarretando a alteração do foco deste trabalho.

Aos pesquisadores que publicaram seus trabalhos ao longo dos anos e possibilitaram uma base de dados que é fonte de informações, não só para esse trabalho, mas para diversos outros já realizados e em desenvolvimento. Espero que meu conhecimento e resultados obtidos possam auxiliar a outros pesquisadores e acrescentar novas informações na atual base de dados científica.

Aos colegas e amigos do Laboratório de Ecologia e Evolução (LEEV), nesse ambiente de trabalho, pude conhecer varias pessoas carrego no meu coração. Com sua amizade e companheirismo tivemos diversas discussões sobre assuntos relacionados à pesquisa, minha e a dos demais. E em momentos de maior descontração nossa amizade também proporcionou risadas, alegrias e conversas que possibilitaram sobrepor os problemas pessoais e profissionais. A todos, muito obrigado.

Agradeço a minha família que, ao longo dessa jornada de 10 anos desde a graduação ficou ao meu lado, pelo suporte dado a esse filho que escolheu uma carreira de grande desgaste e pouco reconhecimento profissional. Obrigado pelo investimento que foi realizado em mim, tanto na forma de ajuda monetária, como cultural. Posso dizer que todas as minhas escolhas profissionais e pessoais, bem como a construção

do meu caráter é devido a essas pessoas que tanto amo. Espero ter me tornado um filho tão bom quanto vocês desejaram.

À minha namorada, embora tenha lhe conhecido apenas nessa parte final. Você é uma pessoa a qual tenho imenso apreço e carinho. Que nossos caminhos continuem cruzados, para termos ainda mais momentos de amizade, cumplicidade e suporte de um ao outro.

Finalizo esse agradecimento dizendo que, embora seja impossível parar de aprender, é chegado o momento de me dedicar não somente ao estudo. A pesquisa científica deixou de ser um sonho da graduação, tornando-se uma realidade amarga, complicada e desvalorizada. Não abrirei mão de tudo que fiz e aprendi, nem descarto a possibilidade de voltar a trabalhar em um laboratório de pesquisa, entretanto outras urgências são necessárias para garantir um futuro próspero para mim e as pessoas da minha vida.

Introdução

Serpentes são vertebrados cosmopolitas, não sendo encontradas apenas nos polos, altas altitudes e fundo de oceanos (Greene, 1997). Tais animais possuem diferentes características ecológicas e morfológicas, as quais permitem essa ampla distribuição (Greene, 1997). Ecologicamente as serpentes diferem em aspectos alimentares, estratégias reprodutivas e substrato utilizado (Mushinsky, 1987; Shine 194). Além de diferenças interespecíficas, existem variações intra-específicas, geralmente associadas à ontogenia, (Martins *et al.*, 2002) e ao dimorfismo sexual, (Shine, 1994). O dimorfismo sexual é frequente entre as serpentes e os sexos podem diferir entre si no tamanho da cabeça, robustez, comprimento do corpo e cauda e o número de vértebras (Shine, 1993, 2000; Shine e Madsen, 1994).

Devido aos vários estudos de história natural de serpentes realizados no Brasil hoje é possível reconhecer padrões e tendências em várias linhagens, sobretudo de aspectos morfológicos e de hábitos alimentares. Porém, alguns grupos filogenéticos ainda necessitam ser melhor estudados a fim de reconhecer com maior segurança os padrões e variações. No Brasil, a família Xenodontinae é composta por 12 tribos (Costa e Bérnils, 2015), das quais algumas foram relativamente bem estudados (*e.g.* Andrade e Silviano, 1996; Bizerra, *et al.*, 2005; Hartmann e Marques, 2005; Pizzatto, *et al.*, 2008 a, b). Entre as serpentes que não foram intensamente estudadas quanto a sua história natural está a tribo Tachymenini, composta por 35 espécies alocadas em sete gêneros (Bailey, 1967; Grazziotin *et al.*, 2012; Uetz e Hošek, 2016). No Brasil essa tribo possui cinco gêneros distribuídos no território (*Calamodontophis*, *Gomesophis*, *Ptychophis*, *Thamnodynastes* e *Tomodon*), já os gêneros *Pseudotomodon* e *Tachymenis* apenas ocorrem em outros países da América do Sul (Argentina, Chile, Peru e Bolívia) (Franco e Ferreira, 2002; Harvey e Muñoz, 2004;

Scartozzoni e Marques, 2004; Franco *et al.*, 2006; Bailey e Thomas, 2007; Ghizoni-Jr *et al.*, 2009; Valenzuela-Delarossa *et al.*, 2010).

As serpentes da tribo Tachymenini possuem tamanho mediano, nas quais a maioria das espécies apresenta comprimento do tronco inferior a 500 milímetros (Walker, 1945; Franco *et al.*, 2000; Franco e Ferreira, 2012; Gonzalez *et al.*, 2014). Apenas três espécies possuem tamanho superior: *Gomesophis brasiliensis*, *Thamnodynastes chaquensis* e *T. strigatus* (Franco e Ferreira, 2012; Cleveland e Ferreira, 2009; Gonzalez *et al.*, 2014). Embora pouco estudado, algumas espécies apresentaram dimorfismo sexual para características morfológicas (e.g. *Thamnodynastes hypoconia* e *Tomodon dorsatus*, Bellini *et al.*, 2013; Bizerra *et al.*, 2005, respectivamente).

Quanto a dieta, a maioria das serpentes da tribo Tachymenini é composta predominantemente por vertebrados ectotérmicos (anuros e lagartos) (Greene e Jaksic, 1992; Myers e Donnelley, 1996; Bailey e Thomas, 2007), sendo que algumas espécies (e.g. *Thamnodynastes strigatus*) podem preda animais endotérmicos (roedores) (Bernarde *et al.*, 2000; Ruffato *et al.*, 2003; Winkler *et al.*, 2011). Algumas poucas espécies se alimentam de invertebrados, como *Gomesophis* que ingere anelídeos (Oliveira *et al.*, 2003) e os representantes dos gêneros *Calamodontophis* e *Tomodon* que predam moluscos (Franco *et al.*, 2006; Bizerra *et al.*, 2005). Quanto ao tipo de substrato, parece existir grande variação no grupo, sendo os hábitos aquático, terrícola, semi-arborícola e arborícola descritos para essas serpentes (Greene e Jaksic, 1992; Franco *et al.*, 2003; Franco *et al.*, 2006; Ghizoni-Jr *et al.*, 2009).

Trabalhos filogenéticos recentes ilustram superficialmente as relações desse grupo com outras linhagens de Xenodontinae (e.g. Grazziotin *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013), sendo que uma abordagem filogenética mais robusta está sendo desenvolvida (Trevine, com. pess.). Estudos que avaliam as relações ecológicas e a filogenia

permitem identificar as possíveis relações entre os hábitos e a morfologia, reconstruindo assim a história evolutiva do grupo. Estudos com esse enfoque foram desenvolvidos com diversas linhagens de serpentes sul-americanas (e.g. Viperidae, Martins *et al.*, 2001; Boidae, Pizzato *et al.*, 2007; Hydropsini, Scartozzoni, 2009; Pseudoboini, Alencar, 2010, 2013).

Este trabalho foi dividido em dois capítulos em formato de artigos, no capítulo 1 descreve a variação morfológica de sete espécies da tribo Tachymenini, verificando a presença de dimorfismo sexual. No capítulo 2 ilustra a evolução dos caracteres morfológicos e ecológicos na tribo, utilizando para isso hipóteses filogenéticas descritas na literatura.

Morphological variation in Tachymenini snakes

Abstract

We evaluate the morphological and meristical variation between males and females on seven species of the tribe Tachymenini: *Pseudotomodon trigonatus*; *Tachymenis peruviana*; *T. chilensis*; *Thamnodynastes chaquensis*; *T. hypoconia*; *T. strigatus* and *Tomodon ocellatus*. Only *Pseudotomodon trigonatus* did not presented sexual dimorphism in any variable analyzed. Excepting for *Tachymenis peruviana*, males of the remaining species had longer tails than females. Both sexes of *T. peruviana* and *Thamnodynastes strigatus* had similar number of subcaudal scales on the tail, the remaining species presented sexual dimorphism on this character. All males had greater number of ventral scales than females. On three species (*Thamnodynastes chaquensis*, *T. hypoconia* and *Tomodon ocellatus*) females had larger heads compared to males. Longer tails on males could be associated to this part of the body accommodate the sexual organ. Sexual dimorphism on head size could represent a diet difference between males and females.

Resumo

Nós avaliamos a variação morfológica e merística entre machos e fêmeas em sete espécies da tribo Tachymenini: *Pseudotomodon trigonatus*; *Tachymenis peruviana*; *T. chilensis*; *Thamnodynastes chaquensis*; *T. hypoconia*; *T. strigatus* e *Tomodon ocellatus*. Apenas *Pseudotomodon trigonatus* não apresentou dimorfismo sexual em nenhuma das variáveis analisadas. Com exceção de *Tachymenis peruviana*, machos das demais espécies tinham caudas mais longas que as fêmeas. Ambos os sexos de *T. peruviana* e *Thamnodynastes strigatus* tiveram número semelhante de escamas subcaudais na cauda, as espécies restantes apresentaram dimorfismo sexual para este caráter. Todos os machos apresentaram maior número de escamas ventrais do que as fêmeas. Em três espécies (*Thamnodynastes chaquensis*, *T. hypoconia* e *Tomodon ocellatus*) fêmeas possuíam cabeças maiores em comparação com os homens. Caudas mais longas em machos poderiam estar associadas à esta parte do corpo acomodar o órgão reprodutor. Dimorfismo sexual no tamanho da cabeça pode representar uma diferença de dieta entre machos e fêmeas.

Introduction

Morphological variation on vertebrates is subject of various studies. Differences occur between species or sexes and could be attributed to many evolutionary causes (Darwin, 1874; Ghiselin, 1974). Although snakes are elongated limbless, many differences in stoutness, body size, proportion in the size of the head or tail have been verified between species and sexes (Shine, 1993; Shine *et al.*, 1999; Martins *et al.* 2001; Scartozzoni and Marques, 2004; Bizerra *et al.*, 2005; Gonzalez *et al.*, 2014). These morphological differences could be associated to microhabitat use or reproductive strategies (Shine, 1991; King 1993; Bernarde *et al.*, 2000; Liu *et al.* 2012, Alencar *et al.*, 2013).

Body size variation on snakes could be better analyzed considering a monophyletic tribe (e.g. Martins *et al.*, 2001, Alencar *et al.*, 2013). Although the phylogeny of the Tachymenini tribe is not completely resolved, some evolutionary hypotheses are available to the group (see Grazziotin *et al.*, 2012 and Pyron *et al.*, 2013). It is composed by 35 species allocated on seven genus (Bailey, 1967; Grazziotin *et al.*, 2012; Uetz e Hošek, 2016), five of them is distributed on Brazil (*Calamodontophis*, *Gomesophis*, *Ptychophis*, *Thamnodynastes* e *Tomodon*), the remaining (*Pseudotomodon* e *Tachymenis*) occurs only on others countries form South America (Franco and Ferreira, 2002; Harvey and Muñoz, 2004; Franco *et al.*, 2006; Bailey and Thomas, 2007; Valenzuela-Delarossa *et al.*, 2010; Costa and Bérnils, 2015). This tribe is an interesting object of study due to the apparent intra- and interspecific variation in morphological characters (Walker, 1945; Greene and Jaksic, 1992; Scartozzoni and Marques, 2004; Bellini *et al.*, 2014).

Information on Tachymenini comprise the description of new species and geographic distribution (e.g. Franco and Ferreira, 2002; Franco *et al.*, 2003; Franco *et al.*, 2006; Akmentins and Vaira, 2010; Guedes, 2010; Avila *et al.*, 2012). Detailed

studies on ecology are restricted to few species (e.g. Bizerra *et al.*, 2005; Bellini *et al.*, 2013; Bellini *et al.*, 2014) and significant part of ecological data in this tribe arises mainly from inventory studies (e.g. Leynald and Bucher, 1999; Carreira *et al.*, 2005; Araujo and Almeida-Santos, 2011).

Tachymenini snakes usually feed on ectothermic vertebrates (amphibians and lizards) (Greene and Jaksic, 1992; Myers and Donnelley, 1996; Bailey and Thomas, 2007). Nevertheless, the species *Gomesophis brasiliensis* feeds on earthworms (Oliveira *et al.*, 2003) and the genus *Calamodontophis* and *Tomodon* feed on mollusks (Franco *et al.*, 2006; Bizerra *et al.*, 2005). Great variation on substrate use have already been reported for this tribe, comprising aquatic, terrestrial, sub-arboreal and arboreal species (e.g. *Gomesophis brasiliensis*, *Tachymenis chilensis*, *Calamodontophis paucidens* and *Thamnodynastes longicaudus*, respectively, Greene and Jaksic, 1992; Franco *et al.*, 2003; Franco *et al.*, 2006; Ghizoni-Jr. *et al.*, 2009).

In this study we collected data on seven species of Tachymenini aiming to identify the existence of intraspecific (sexual dimorphism) and interspecific variation on body measurements.

Material and Methods

A minimum of 20 specimens of each species, from both sexes, was analyzed. Due to the rarity of specimens in herpetological collections, we studied seven species: *Pseudotomodon trigonatus*; *Tachymenis peruviana*; *T. chilensis*; *Thamnodynastes chaquensis*; *T. hypoconia*; *T. strigatus* e *Tomodon ocellatus*. *Tomodon dorsatus* was not revised due to the recent study on natural history of Bizerra *et al.* (2005).

We analyzed 787 specimens from seven different species of the tribe Tachymenini from 13 collections: Universidade Federal de Alfenas (LMZ); Fundação Nacional Ezequiel Dias (FUNED); Coleção Zoológica da Universidade de Goiás (UFG); Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUMB); Coleção Científica de

Herpetología – Univates (ZHUMCN); Museo de Historia Natural de Montevideo (MHNM); Colección de Zoología Vertebrados (ZVC-R); Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN); Museo de La Plata (MLP); Instituto Nacional de Limnología (INALI); Universidad Nacional del Nordeste (UNNEC); Colección Herpetológica del Instituto Nacional de Microbiología (CENAI); Fundación Miguel Lillo (FML).

The follow morphological data were obtained to investigate the sexual dimorphism and morphological variation between species: head length (HL); head height (HH); head width (HW); eye diameter (ED) (to the nearest 0.1mm); snout-vent length (SVL); tail length (TL); trunk length (TRL = SVL – HL); circumference (Circ) (to the nearest 1.0mm); mass (M) (to the nearest 1g); number of ventral scales (Vent) and number of subcaudal scales (Scau). Degree of sexual size dimorphism (SSD) was calculated according to the formulae proposed by Gibbons and Lovich (1991) and Shine (1994): $1 - \text{mean adult SVL of the larger sex} / \text{mean adult SVL of the smaller sex}$. Negative values correspond to males larger than females (Shine, 1994).

The mean SVL, M, Circ, Vent and Scau of both sexes were compared with t-test or Kruskal-Wallis (Zar, 1999). We used one-way analyses of covariance (ANCOVA) to test for differences in TL, HL, HH, HW and ED between sexes (factors), with SVL, TRL, and HL as covariates, been TRL used for all head variables, to eliminate allometric effects (Zar, 1999). Statistical analyses were done with the software Statistica 8 (StatSoft, Inc. 2007). All variables were tested for normality prior to analyses.

Results

Morphological variations tables can be found on appendix 2.

Pseudotomodon trigonatus did not present sexual dimorphism for all variables analyzed (Table 1). *Tachymenis chilensis* presented sexual dimorphism for six variables (SVL, TL, HL, Vent, Scau and M), being males larger than females (Table 2)

and *T. peruviana* showed sexual dimorphism only in the number of ventral scales (Vent), males with more scales than females (Table 3). Males of *Thamnodynastes chaquensis* presented the largest relative tail length and more ventral and subcaudal scales than females. On the other hand, females had largest head (HL and HW) (Table 4). *Thamnodynastes hypoconia* showed significant difference for all variables but two (HH and M). Males presented larger SVL, TL, ED, Vent and Scau. On the other hand, females had larger heads (HL and HW) and more robust bodies (Circ) (Table 5). Sexual dimorphism in *T. strigatus* was evident in two variables, TL and Vent, and males were the largest sex (Table 6). *Tomodon ocellatus* presented great morphological variation between males and females. Females were the larger sex for two variables, body circumference and head length. On the other hand males had larger SVL, TL Vent and Scau (Table 7). For two variables (HW and HH) p was nearly significant ($p=0.06$), and females had slightly larger heads than males.

Although all the species analyzed had negative degree of SSD values, most were very close to zero. Only the species *Tachymenis chilensis* and *Tomodon ocellatus* possessed values >-0.10 (Table 8).

Discussion

Pseudotomodon trigonatus is the only species that does not present sexual dimorphism in the variables analyzed. This is also reflected on the degree of SSD value which is closer to zero. Grazziotin *et al.* (2012) proposed that *P. trigonatus* is a sister-species of *Tachymenis peruviana*. Accordingly, we found absence of sexual dimorphism in almost all variables of *T. peruviana* (only number of ventral scales differ in this species). Similarly the two sister species has SSD close to zero. On the other hand, another species of the genus (*T. chilensis*) has dimorphism for six variables, evidencing that males and females are very morphologically distinct. The lowest and

highest value of degree of SSD in *T. peruviana* and *T. chilensis*, respectively, reinforce the difference between these species.

Two species analyzed from the genus *Thamnodynastes* had similarities on sexual dimorphism. Females of both species (*T. chaquensis* and *T. hypoconia*) presented larger heads compared to males, on the other hand males have greater number of ventral scales compared to females. All males of the species of *Thamnodynastes* analyzed had larger tails and great number of ventral scales. Although we analyzed only three species of the genus, it is possible that the morphological characteristics founded to the variables tail length and number of ventral scales could be extended to the species of *Thamnodynastes*, studies increasing the number of species are needed to support this affirmation. Data presented here confirm some of those reported by Bellini *et al.* (2014), who found sexual dimorphism in head length of *T. chaquensis* and *T. hypoconia*, but not in *T. strigatus*. Concerning the degree of SSD, this genus possesses little variation, since the smallest value was -0.04, and the highest, -0.07, another indicative that males have larger bodies. The values of degree of SSD observed on this study diverge from those observed on Bellini *et al.* (2014), which were closer to zero positive (0.0002, -0.0035 and 0.082 for *T. chaquensis*, *T. hypoconia* and *T. strigatus*, respectively). We believe that such difference is caused due to the sample of Bellini comprehends a population restricted of South America (Argentina, Uruguai and South Brazil) while our analyses expands this sample to some populations on Brazil.

As in *Tomodon dorsatus*, *T. ocellatus* presents sexual dimorphism both in body and tail size. Both species present males with longer tails, although, males of *T. ocellatus* have larger bodies compared to *T. dorsatus* (Bizerra *et al.*, 2005). The SSD for *T. dorsatus* is positive, due to females' larger body (Bizerra *et al.*, 2005). On the other hand, *T. ocellatus* presents negative SSD value, similarly to other Tachymenini. This divergence in body size of males of different species could indicate different

reproduction strategies for these species. Female's larger body on snakes are initially associated with fecundity, bigger bodies allocate more offspring (Parker and Plummer, 1987; Shine, 1993, 1994). On the other hand, many studies correlate larger bodies on males with negative values of degree of SSD and males combat ritual during the mating season.

Therefore, species which show such behavior would be those with larger males, and consequently, negative SSD values (Shine, 1978, 1994). In certain species (e.g. *Crotallus* ssp, *Pseudechis porphyriacus* and *Boiga irregularis*) males display the combat behavior in order to get a chance to copulate with the female (Gibbons, 1972; Shine *et al.* 1981; Greene and Mason, 2000; *cf.* Shine 1978). All species analyzed herein present negative SSD value, ranging from -0.04 to -0.22. Combat ritual has been reported for many species with similar values (e.g. *Pantherophis obsoletus*; *Zamenis longissimus*; *Lampropeltis calligaster*, Shine, 1994). We suppose that this behavior is spread for many of Tachymenini snakes. However, until presently, there has not been reported such behavior in this tribe and remains unrecorded for the Xenodontinae. (Bizerra *et al.*, 2005, Pizzatto *et al.*, 2008).

The number of ventral scales is not more than 160. The number of ventral scales correspond to the number of vertebrae on most snakes (Klauber, 1956; Saint Girons, 1978; Lindell *et al.*, 1993). The quantity of vertebrae can influence ecological aspects, such as locomotion and diet (Jayne, 1985; Lindell *et al.*, 1993; Kelley *et al.*, 1997). The greater number of vertebrae on snakes assists on the constriction of prey, making possible more body twists (Jayne, 1985; Lindell *et al.*, 1993). However the tribe Tachymenini is composed by opisthogyphous snakes (Bailey, 1967; Franco 2000) and do not use constriction to kill their prey. We believe that this low variation of ventral scales, and consequently vertebrae, are associated to a better locomotion on the distribution sites, dense forests and flooded areas (Jayne and Bennet, 1990; Lindell, 1994).

In three species of Tachymenini females have larger heads compared to males (*Thamnodynastes chaquensis*, *T. hypoconia* and *Tomodon ocellatus*). Differences in head size between sexes may be a consequence of diet divergence (Shine, 1991). Females of the viper snake *Agkistrodon piscivorus* have larger heads and feed of larger preys, such as anurans and lizards, while males eat flat preys, as fishes (Vincent *et al.*, 2004). Even though we could not corroborate this hypothesis, we suggest that females of Tachymenini may eat bigger preys due to their larger heads.

Most species of Tachymenini presented sexual dimorphism on TL, males have longer tails. Only for *P. trigonatus* and *T. peruviana* this divergence was not present. Larger tails on males may be related to the necessity of store the copulatory organ, which can be easily housed on longer tails (King, 1989). Another hypothesis is the correlation of mating successes, specimens with smaller tails or loss of some part had some disadvantage compared to males with intact tails (Shine *et al.*, 1999).

References

Akmentins, M.S. and Vaira, M. 2010. Reptilia, Squamata, Dipsadidae, *Tomodon orestes* Harvey and Muñoz, 2004: Distribution extension, new country record. Check list 6: 248-249.

Alencar, L.R.V.; Gaiarsa, M.P. and Martins, M. 2013. The Evolution of Diet and Microhabitat use in Pseudoboine Snakes. South American Journal of Herpetology 8: 60-66.

Araujo, C.O. and Almeida-Santos, S.M. 2011. Herpetofauna de um remanescente de cerrado no estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Biota Neotropica 11: 47-62.

Avila, L.J.; Morando, M. and Belver, L.C. 2012. *Tachymenis chilensis* Schegel, 1837 (Reptilia: Squamata: Dipsadidae). New record and geographic distribution map. Cuadernos de Herpetologia 26: 103-104.

Bailey, J.R. and Thomas, R.A. 2007. A revision of the South American snake genus *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes: Colubridae, Tachymenini). II. Three new species from northern South America, with further descriptions of *Thamnodynastes gambotensis* Pérez-Santos and Moreno and *Thamnodynastes ramonriveroi* Manzanilla and Sánchez. Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales 166: 7-27

Bernarde, P.S. Kokubum, M.N.C. and Marques, O.A.V. 2000. Utilização de hábitat e atividade *Thamnodynastes strigatus* (Gunther, 1858) no Sul do Brasil (Serpentes, Colubridae). Boletim do Museu Nacional 428: 1-8.

Bellini, G.P.; Arzamendia, V. and Giraud, A.R. 2013. Ecology of *Thamnodynastes hypoconia* in Subtropical–Temperate South America. Herpetologica 69: 67-79.

Bellini, G.P.; Giraud, A.R. and Arzamendia, V. 2014. Comparative ecology of three species of *Thamnodynastes* (Serpentes, Dipsadidae) in subtropical-temperate South America. Herpetological Journal 24: 87-96.

Bizerra, A.; Marques, O.A.V. and Sazima, I. 2005. Reproduction and feeding of the colubrid snake *Tomodon dorsatus* from south-eastern Brazil. Amphibia-Reptilia 26: 33-38.

Carreira, S. Meneguel, M and Achaval, F. 2005. Reptiles de Uruguay. Universidad de la República D.I.R.A.C., Montevideo. 639pp.

Costa, H.C. and Bérnils, R.S. (org.). 2014. Brazilian reptiles: List of species. Version 2014. Available at <http://www.sbherpetologia.org.br/>. Sociedade Brasileira de Herpetologia. Downloaded on 03/12/2015.

Darwin, C. 1874. The descent of man and selection in relation to sex. Murray: London.

Franco, F.L.; Salomão, E.L.; Borges-Martins, M.; Di-Bernardo, M.; Meneghel M.D. and Carreira, S. 2000. New records of *Calamodontophis paucidens* (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae) from Brazil and Uruguay. Cuadernos de Herpetologia. 14: 155-159.

Franco, F.L. and Ferreira, T.G. 2002. Descrição de uma nova espécie de *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae) do nordeste brasileiro, com comentários sobre o gênero. Phyllomedusa 1: 57-74.

Franco, F.L.; Ferreira, T.G.; Marques, O.A.V. and Sazima, I. 2003. A new species of hood-displaying *Thamnodynastes* (Serpentes: Colubridae) from the Atlantic forest in southeast Brazil. Zootaxa 334: 1-7.

Franco, F.L.; Cintra, L.A.C. and Lema, T. 2006. A new species of *Calamodontophis amaral*, 1963 (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae) from southern Brazil. South American Journal of Herpetology 1: 218-226.

Ghiselin, M.T. 1974. The economy of nature and the evolution of sex. University of California Press, Berkeley.

Ghizoni-Jr, I.R.; Kunz, T.S.; Cherem, J.J. and Bérnils, R.S. 2009. Registros notáveis de répteis de áreas abertas naturais do planalto e litoral do Estado de Santa Catarina, sul do Brasil. Biotemas 22: 129-141.

Gibbons, J.W. 1972. Reproduction, growth and sexual dimorphism in the Canebrake Rattlesnake (*Crotallus horridus atricaudatus*). Copeia 1972, 222-227.

Gibbons, J.W. and Lovich, J.E. 1991. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). Herpetologica Monographs 4: 1-29.

Gonzalez, R.C.; Prudente, A.L.C and Franco, F.L. 2014. Morphological variation of *Gomesophis brasiliensis* and *Ptychophis flavovirgatus* (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae). Salamandra 5: 85-98.

Grazziotin, F.G.; Zaher, H.; Murphy, R.W; Scrocchi, G.; Benavidesf, M.A.; Zhang, Y.P. and Bonatto, S.L. 2012. Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. Cladistics 28: 437-459.

Greene, H.W. and Jaksic, F.M. 1992. The feeding behavior and natural history of two Chilean snakes, *Philodryas chamissonis* and *Tachymenis chilensis* (Colubridae). Revista Chilena de Historia Natural 65: 485-493.

Greene, H.W. and Mason, R.T. 2000. Courtship mating and male combat of the brown tree snake *Boiga irregularis*. Herpetologica 55: 166-175.

Guedes, T.B. 2010. Geographic distribution: *Thamnodynastes almae*. Herpetological Review 41: 245.

Harvey, P.H. and Pagel, M.D. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford: Oxford University Press.

Jayne, B.C. 1985. Swimming in constricting (*Elaphe g. guttata*) and nonconstricting (*Nerodia fasciata pictiventris*) colubrid snakes. Copeia 1: 195-208.

Jayne, B.C. and Bennett, A.F. 1990. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. Evolution 44: 1204-1229.

Kelley, K.C.; Arnold, S.J. and Gladstone, J. 1997. The effects of substrate and vertebral number on locomotion in the garter snake *Thamnophis elegans*. Functional Ecology 11: 18-198.

King, R.B. 1989. Body size variation among island and mainland snake populations. *Herpetologica* 45: 84-88.

Klauber, L. 1956. Rattlesnakes. Their habits, life histories, and influence on mankind. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.

Leynand, G.C. and Bucher, E.H. 1999. La fauna de serpentes del Chaco Sudamericano: diversidad, distribucion geografica y estado de conservacion. *Miscelanea* 98: 1-45.

Lindell, L.E.; Forsman, A. and Merilä, J. 1993. Variation in number of ventral scales in snakes: effects on body size, growth rate and survival in the adder, *Vipera berus*. *Journal of Zoology* 230: 101-115.

Lindell, L.E. 1994. The evolution of vertebral number and body size in snakes. *Functional Ecology* 8: 708-719.

Liu, Y.; Ding, L.; Lei, J.; Zhao, E. and Tang, Y. 2012. Eye size variation reflects habitat and daily activity patterns in colubrid snakes. *Journal of Morphology* 273: 883-893.

Martins, M.; Araujo, M.S.; Sawaya, R.J. and Nunes, R. 2001. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). *Journal of Zoology* 254: 529-538.

Myers, C.W. and Donnelly, M.A. 1996. A New Herpetofauna from Cerro Yaví, Venezuela: First Results of the Robert G. Goelet American Museum-TERRAMAR Expedition to the Northwestern Tepuis. *American Museum Novitates* 3172: 1-56.

Oliveira, J.L.; Borges, M. and Marques, O.A.V. 2003. *Gomesophis brasiliensis*. Reproduction and diet. *Herpetological Review* 34: 251.

Pizzatto, L.; Jordão, R. S.; Marques, O. A. V. 2008 a. Overview of Reproductive Strategies in Xenodontini (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae) with New Data for *Xenodon neuwiedii* and *Waglerophis merremii*. Journal of Herpetology 42: 153-162.

Pyron, R.A.; Burbrink, F.T. and Wiens, J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. BMC Evolutionary Biology 13: 93.

Saint Girons, H. 1978. Morphologie externe comparée et systématique des Viperes d'Europe (Reptilia, Viperidae). Revue Suisse Zoologie 85: 565-595.

Scartozzoni, R.R. and Marques, O.A.V. 2004. Sexual dimorphism, reproductive cycle, and fecundity of the water snake *Ptychophis flavovirgatus* (Colubridae, Xenodontinae). Phyllomedusa 3: 69-71.

Shine, R. 1978. Sexual size dimorphism and male combat in snakes. Oecologia 33: 269-278.

Shine, R.; Grigg, G.C.; Shine, T.G. and Harlow, P. 1981. Mating and Male combat in Australian Blacksnakes, *Pseudechis porphyriacus*. Journal of Herpetology 15: 101-107.

Shine, R. 1991. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. The American Naturalist 138: 103-122.

Shine, R. 1994. Sexual dimorphism in snakes revised. Copeia 2: 326-346.

Shine, R.; Olsson, M.M.; Moore, I.T.; LeMaster, M.P. and Mason, R.T. 1999. Why do male snakes have longer tails than females? Proceedings of the Royal Society Series B 266: 2147-2151.

Vincent, S.E.; Herrel, A. and Irschick, D.J. 2004. Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Zoology* 264: 53-59.

Walker, W.F. 1945. A study of the snake, *Tachymenis peruviana* Weimann and its allies. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 96: 1-76.

Zar, J.R. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, New Jersey, 875 pp.

Appendix

List of specimens examined

LMZ: 51, 52, 53, 88, 113, 129, 139, 273, 331, 382, 384, 388, 389, 390, 392, 393, 394;
FUNED: 239, 241, 242, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 525, 681, 744, 762, 780, 845, 867, 907, 990, 991, 1089, 1200, 1603, 3029; **UFG:** 131, 285, 286, 287, 291, 656; **CHUMB:** 25691, 25693, 25694, 26473, 28156, 29789, 29799, 29800, 29801, 29802, 29803, 40945, 50809, 50884, 52072, 52073, 59562, 59563, 59567, 59568, 59569, 61134; **ZHUMCN:** 24, 34, 36, 122, 129, 150, 153; **MHNM:** 73, 121, 560, 773, 1019, 1020, 1021, 1022, 1023, 1024, 1089, 1640, 1714, 1871, 1872, 1873, 1874, 1875, 1876, 1877, 1878, 1879, 1902, 1904, 1905, 2524, 2966, 2967, 2968, 2969, 2970, 2971, 2972, 2973, 2974, 2975, 2976, 2977, 2978, 2979, 2980, 2981, 2982, 3052, 3053, 3608, 3615, 5668, 5670, 5674, 5678, 5691, 5696, 5709, 5710, 5784, 5949, 5966; **ZVC-R:** 3, 24, 27, 47, 94, 150, 155, 159, 160, 168, 223, 448, 455, 460, 483, 547, 548, 549, 636, 772, 773, 778, 790, 806, 822, 949, 1128, 1206, 1387, 1617, 1732, 1816, 2042, 2088, 2775, 2924, 2925, 3280, 3281, 3282, 3283, 3284, 3285, 3286, 3287, 3288, 3320, 3552, 3553, 3554, 3561, 3642, 3907, 3911, 3915, 3925, 3926, 3927, 3928, 3929, 3930, 3931, 3932, 3932, 3933, 3934, 3935, 3936, 3937, 3938, 3939, 3940, 3972, 3991, 4019, 4024, 4108, 4317, 4415, 4483, 4502, 4565, 4566, 4629, 4694, 4758, 4868, 4869, 4888, 4921, 4926, 4940, 5017, 5094, 5204, 5270, 5271, 5405, 5414, 5440, 5457, 5462, 5476, 5488,

5489, 5500, 5540, 5541, 5563, 5616, 5629, 5642, 5643, 5644, 5645, 5710, 5747, 5794, 5996, 5997, 6014, 6102, 6103, 6153, 6218, 6219, 6278, 6282, 6303, 6433, 6491, 6499, 6646; **MACN**: 72-1, 72-2, 72-3, 99-1, 99-2, 370-1, 370-2, 464, 562-1, 562-2, 722-1, 722-2, 722-3, 934, 1095, 1136, 1256, 1348, 1349, 1373, 1843, 1894, 1948, 2143, 2369, 2692, 2768, 2770, 2832, 2969, 3240-1, 3240-2, 3345-1, 3345-2, 3458, 3468, 3494, 3539, 3665, 4858-1, 4858-2, 5083, 5456, 8493, 8527, 8977-1, 8977-2, 9332, 9333, 9395, 12904, 12905, 12906, 13773, 14317, 14318, 14319, 14320, 14321, 14323, 14324, 14325, 14332, 15313, 15314, 16969, 17552, 17613, 17614, 20435, 20544, 21165, 23561, 24443, 24717, 24807, 24977, 25158, 25831, 26074, 26075, 2701-1, 2701-2, 2701-3, 2701-4, 2701-5, 2701-6, 27607, 27611, 27668, 27669, 27953, 27954, 27991, 27992, 28014, 28015, 28222, 28225, 28266, 28601, 29106, 29403, 30268, 30269, 31358, 32197, 32382, 33429, 34208, 34484, 34566, 34631, 34633, 35452-1, 35452-2, 35854, 37359, 37372, 37607, 37608, 37609, 37610, 37612, 37615, 37616, 37617, 37618, 37619, 37620, 37621, 37622, 37623, 37624, 38884, 38885, 38886, 40079, 40080, 40081, 40082, 41545, 45802, 45803, 45804, 45865; **MLP**: 15, 16, 17, 103, 106, 112, 114, 115, 118, 121, 122, 123, 125, 127, 162, 168, 169, 170, 172, 181, 263, 297, 298, 299, 313, 319, 320, 396, 397, 399, 400, 402, 409, 413, 414, 415, 420, 425, 427, 428, 429, 430, 432, 436, 437, 478, 479, 485, 495, 497, 509, 515, 530, 555, 587, 588, 617, 716, 718, 722, 723, 724, 745, 830, 831, 832, 833, 834, 845, 868, 893, 959, 1505, 1523, 1531, 1536, 1558, 1560, 1596, 1597, 1606, 1607, 1613, 1653, 1679, 1691, 1694, 1699, 1761, 1761, 1777, 1778, 1779, 1780, 1785, 1793, 1856, 1857, 1880, 1887, 1888, 1894, 1894, 1895, 1895, 1896, 1909, 1931, 1932, 1933, 1934, 1935, 1940, 1943, 1950, 1994, 3565, 5009, 5026, 5027, 5028, 5030, 5031, 5032, 5033, 5034, 5035, 5100, 5101, 5263, 5264, 5269, 5318, 5509, 5556, 5559, 5589, 5602, 5603, 5678, 5680, 5692, 5718, 5719, 5762, 5763, 5840, 5949, 5992, 6017, 6018; **INALI**: 44, 93, 125, 511, 541, 542, 552, 653, 778, 780, 1035, 1042, 1060, 1204, 1250, 1459, 1561, 1571, 1572, 1573, 1574, 1575, 1576, 1577, 1578, 1579, 1580, 1581, 1588, 1655, 1776, 1780, 2121, 2145, 2215, 2240, 2244, 2247, 2471, 2535, 2782, 2839, 2899, 2911, 2988, 3112, 3180,

3190, 3217, 3235, 3246, 3257, 3258, 3422, 3957, 3983, 3985, 4113, 4222, 4232, 4235, 4244, 4251, 4302, 4310, 4362, 4397, 4399, 4419, 4427, 4429, 4447, 4482, 4506, 4525, 4631, 4695, 4719, 4742, 4747, 4748, 4804, 4821, 5459, 5478, 5518, 5533, 5557, 5590, 5592; **UNNEC**: 41, 329, 415, 434, 435, 436, 437, 439, 440, 443, 492, 569, 983, 991, 5635, 5636, 6172, 6173, 6174, 6898, 7127, 7936, 8931, 10467; **CENAI**: 1246, 1247, 1248, 1254, 1327, 1343-1, 1343-2, 1372, 1797, 1812, 1821, 1848, 1858, 1895, 1917, 1929, 1957, 1958, 1959, 2017, 2142, 2231, 2305, 2461, 2495-1, 2495-2, 2495-3, 2495-4, 2495-5, 2497, 2539, 2548, 2604, 2639, 2831, 3026, 3049, 3050, 3147, 3250, 3400, 3491, 3511, 3578; **FML**: 23585.

Analysis of morphological variation

Table 1: Morphologic variation on *Pseudotomodon trigonatus* (mean \pm standard variation) n=30, 13 females and 17 males.

	Male	Female	Test
SVL	323 \pm 67mm (230 – 451mm)	308 \pm 64mm (240 – 415mm)	$t=-0.609$; $p=0.54$
TL	55 \pm 12mm (37 – 71mm)	51 \pm 13mm (34 – 74mm)	$F=0.535$; $p=0.47$
HL	15.26 \pm 2.43mm (11.80 – 19.95mm)	14.93 \pm 1.93mm (12.31 – 17.98mm)	$F=0.099$; $p=0.75$
HW	8.11 \pm 1.49mm (5.66 – 10.88mm)	8.01 \pm 1.01mm (6.44 – 9.77mm)	$F=0.012$; $p=0.91$
HH	5.59 \pm 1.21mm (3.75 – 7.71mm)	5.78 \pm 0.82mm (4.42 – 6.98mm)	$F=2.665$; $p=0.11$
ED	2.23 \pm 0.34mm (1.72 – 2.73mm)	2.21 \pm 0.39mm (1.71 – 2.88mm)	$F=0.166$; $p=0.68$
Ven	149 \pm 4 (142 – 157)	148 \pm 4 (142 – 156)	$t=-0.154$; $p=0.87$
Scau	40 \pm 4 (36 – 45)	37 \pm 6 (26 – 45)	$t=-1.815$; $p=0.08$
M	18 \pm 10 g (4 – 38 g)	20 \pm 13 g (5 – 47 g)	$t=0.401$; $p=0.69$
Circ	27 \pm 7mm (17 – 38mm)	29 \pm 7mm (20 – 41mm)	$t=0.923$; $p=0.36$

Table 2: Morphological variation of *Tachymenis chilensis*, (mean \pm standard variation)

n=45, 19 females and 26 males.

	Male	Female	Test
SVL	438\pm71mm (290 – 551mm)	358 \pm 55mm (285 – 465mm)	$t=-4.062$; $p<0.001$
TL	85\pm14mm (61 – 105mm)	63 \pm 8mm (55 – 80mm)	$F=9.396$; $p=0.004$
HL	17.65\pm2.45mm (11.53 – 22.07mm)	16.63 \pm 1.55mm (14.44 – 20.67mm)	$F=7.769$; $p=0.008$
HW	8.60 \pm 1.52mm (6.57 – 11.13mm)	7.64 \pm 1.50mm (5.47 – 10.77mm)	$F=0.006$; $p=0.93$
HH	6.62 \pm 1.04mm (4.91 – 8.44mm)	6.32 \pm 0.93mm (5.17 – 7.51mm)	$F=0.871$; $p=0.35$
ED	2.17 \pm 0.37mm (1.49 – 2.99mm)	2.12 \pm 0.28mm (1.45 – 2.58mm)	$t=-0.485$; $p=0.62$
Ven	158\pm5 (145 – 164)	152 \pm 4 (145 – 161)	$t=-4.368$; $p<0.001$
Scau	45\pm2 (42 – 48)	41 \pm 3 (35 – 45)	$t=-5.378$; $p<0.001$
M	44\pm24 g (9 – 87g)	29 \pm 17 g (8 – 62 g)	$Z=-2.010$; $p=0.04$
Circ	37 \pm 10mm (22 – 57mm)	33 \pm 7mm (21 – 45mm)	$t=-1.500$; $p=0.14$

Values in bold presented sexual dimorphism.

Table 3: Morphological variation of *Tachymenis peruviana*, (mean \pm standard variation)

n=20, 5 females and 14 males.

	Male	Female	Test
SVL	408 \pm 64mm (242 – 510mm)	380 \pm 84mm (269 – 507mm)	$t=0.779$; $p=0.44$
TL	88 \pm 21mm (51 – 113mm)	73 \pm 9mm (60 – 86mm)	$F=2.665$; $p=0.12$
HL	18.14 \pm 1.91mm (17.08 – 22.34mm)	16.56 \pm 1.70mm (14.21 – 17.18mm)	$F=2.656$; $p=0.12$
HW	8.20 \pm 1.38mm (3.72 – 9.34mm)	8.04 \pm 0.93mm (6.52 – 8.99mm)	$F=2.429$; $p=0.06^*$
HH	6.66 \pm 0.87mm (4.61 – 7.84mm)	5.83 \pm 1.30mm (3.89 – 7.25mm)	$F=1.949$; $p=0.18$
ED	2.41 \pm 0.48mm (1.61 – 3.49mm)	2.26 \pm 0.33mm (1.87 – 2.59mm)	$t=0.635$; $p=0.53$
Ven	156\pm6 (145 – 170)	149 \pm 5 (142 – 155)	$t=2.070$; $p=0.05$
Scau	49 \pm 7 (41 – 65)	44 \pm 3 (40 – 48)	$Z=1.469$; $p=0.14$
M	35 \pm 12 g (12 – 58 g)	35 \pm 13 g (14 – 47 g)	$t=0.013$; $p=0.98$
Circ	35 \pm 5mm (26 – 41mm)	35 \pm 10mm (25 – 48mm)	$t=-0.173$; $p=0.86$

Values in bold presented sexual dimorphism. Asterisk (*) indicates nearly significant value.

Table 4: Morphological variation of *Thamnodynastes chaquensis*, (mean \pm standard variation) n=65, 33 females and 32 males.

	Male	Female	Test
SVL	425 \pm 90mm (250 – 580mm)	407 \pm 73mm (249 – 549mm)	$t=-0.866$; $p=0.38$
TL	122\pm30mm (76 – 174mm)	101 \pm 22mm (51 – 146mm)	$F=20.011$; $p<0.001$
HL	21.45 \pm 3.64mm (14.04 – 28.08mm)	22.86\pm3.83mm (14.53 – 29.09mm)	$F=9.277$; $p=0.003$
HW	10.91 \pm 2.36mm (6.61 – 14.25mm)	12.15\pm3.10mm (6.33 – 18.48mm)	$F=3.953$; $p=0.05$
HH	8.14 \pm 1.95mm (4.83 – 11.75mm)	7.75 \pm 1.76mm (5.37 – 11.54mm)	$F=0.003$; $p=0.95$
ED	3.45 \pm 0.57mm (2.66 – 4.44mm)	3.43 \pm 0.60mm (2.48 – 4.55mm)	$t=-0.139$; $p=0.88$
Ven	146\pm8 (118 – 166)	143 \pm 5 (133 – 158)	$Z=-2.545$; $p=0.01$
Scau	64\pm5 (54 – 75)	55 \pm 4 (48 – 63)	$Z=-5.584$; $p<0.001$
M	40 \pm 24 g (6 – 127 g)	45 \pm 23 g (9 – 105 g)	$Z=1.044$; $p=0.29$
Circ	36 \pm 9mm (19 – 52mm)	40 \pm 13mm (18 – 66mm)	$t=1.187$; $p=0.24$

Values in bold presented sexual dimorphism.

Table 5: Morphological variation of *Thamnodynastes hypoconia*, (mean \pm standard variation) n=257, 144 females and 113 males.

	Male	Female	Test
SVL	398\pm69mm (245 – 555mm)	372 \pm 66mm (242 – 540mm)	Z=-2.866; p=0.004
TL	134\pm26mm (79 – 194mm)	117 \pm 23mm (61 – 179mm)	F=33.054; p<0.001
HL	17.11 \pm 2.24mm (12.22 – 26.53mm)	17.09\pm2.32mm (11.05 – 22.99mm)	F=5.700; p=0.01
HW	7.87 \pm 1.38mm (6.26 – 11.36mm)	7.97\pm1.44mm (5.43 – 12.18mm)	F=5.612; p=0.01
HH	6.18 \pm 0.99mm (4.05 – 8.34mm)	6.09 \pm 1.03mm (4.15 – 8.48mm)	F=1.372; p=0.24
ED	2.93\pm0.44mm (1.92 – 4.11mm)	2.81 \pm 0.43mm (1.91 – 3.79mm)	t=-2.210; p=0.02
Ven	150\pm7 (113 – 166)	146 \pm 5 (134 – 160)	Z=-5.588; p<0.001
Scau	73\pm5 (62 – 86)	65 \pm 6 (50 – 79)	t=-9.156; p<0.001
M	24 \pm 11 g (6 – 50 g)	27 \pm 15 g (6 – 90 g)	Z=1.324; p=0.18
Circ	28 \pm 5mm (18 – 47mm)	31\pm9mm (15 – 58mm)	Z=3.255; p=0.001

Values in bold presented sexual dimorphism.

Table 6: Morphological variation of *Thamnodynastes strigatus*, (mean \pm standard variation) n=78, 31 females and 47 males.

	Male	Female	Test
SVL	480 \pm 104mm (310 – 768mm)	458 \pm 107mm (339 – 795mm)	Z=-1.067; p=0.28
TL	148\pm30mm (91 – 204mm)	128 \pm 18mm (110 – 158mm)	F=16.234; p<0.001
HL	24.86 \pm 3.88mm (16.78 – 29.91mm)	25.24 \pm 4.35mm (17.16 – 32.36mm)	F=0.144; p=0.70
HW	12.77 \pm 2.67mm (8.44 – 18.90mm)	12.92 \pm 3.18mm (7.22 – 18.95mm)	F=0.323; p=0.57
HH	8.74 \pm 1.54mm (5.39 – 11.83mm)	9.61 \pm 2.35mm (6.40 – 13.08mm)	F=2.912; p=0.09
ED	3.28 \pm 0.67mm (2.04 – 5.12mm)	3.28 \pm 0.54mm (2.64 – 4.70mm)	t=0.001; p=0.99
Ven	144\pm9 (132 – 189)	139 \pm 11 (129 – 188)	Z=-3.109; p=0.001
Scau	65 \pm 4 (56 – 72)	59 \pm 5 (51 – 70)	t=0.755; p=0.52
M	66 \pm 41 g (12 – 195 g)	66 \pm 35 g (14 – 150 g)	Z=0.423; p=0.67
Circ	45 \pm 14mm (23 – 84mm)	52 \pm 17mm (25 – 75mm)	t=0.191; p=0.86

Values in bold presented sexual dimorphism.

Table 7: Morphological variation in *Tomodon ocellatus*, (mean \pm standard variation)

n=114, 60 females and 54 males.

	Male	Female	Test
SVL	371\pm74mm (230 – 515mm)	335 \pm 58mm (241 – 501mm)	$t=2.863$; $p=0.005$
TL	65\pm12mm (44 – 90mm)	48 \pm 8mm (34 – 67mm)	$F=134.53$; $p<0.001$
HL	16.31 \pm 2.29mm (11.56 – 21.11mm)	16.42\pm1.97mm (11.65 – 22.19mm)	$F=5.060$; $p=0.02$
HW	8.01 \pm 1.30mm (6.14 – 12.22mm)	8.09 \pm 1.10mm (5.62 – 10.04mm)	$F=3.457$; $p=0.06^*$
HH	6.29 \pm 1.07mm (4.61 – 8.57mm)	6.35 \pm 0.98mm (5.38 – 8.56mm)	$F=3.407$; $p=0.06^*$
ED	2.29 \pm 0.36mm (1.68 – 2.99mm)	2.27 \pm 0.26mm (1.69 – 3.09mm)	$t=0.462$; $p=0.64$
Ven	143\pm5 (134 – 158)	141 \pm 5 (132 – 154)	$t=1.909$; $p=0.05$
Scau	36\pm3 (33 – 44)	30 \pm 4 (24 – 45)	$Z=7.158$; $p<0.001$
M	29 \pm 15 g (9 – 72 g)	31 \pm 15 g (8 – 75 g)	$Z=-0.603$; $p=0.54$
Circ	32 \pm 7mm (20 – 49mm)	35\pm9mm (14 – 57mm)	$t=-2.194$; $p=0.03$

Values in bold presented sexual dimorphism. Asterisk (*) indicate nearly significant value

Table 8: Values of sexual size dimorphism (SSD) for the tribe Tachymenini

Species	SSD
<i>Pseudotomodon trigonatus</i>	-0.05
<i>Tachymenis chilensis</i>	-0.22
<i>T. peruviana</i>	-0.04
<i>Thamnodynastes chaquensis</i>	-0.04
<i>T. hypoconia</i>	-0.07
<i>T. strigatus</i>	-0.05
<i>Tomodon ocellatus</i>	-0.11

Evolução morfológica e ecológica em serpentes da tribo Tachymenini

Resumo

Foram analisados os padrões evolutivos morfológicos e ecológicos de doze espécies de serpentes da tribo Tachymenini, esses dados foram avaliados com base em duas propostas filogenéticas disponíveis na literatura. A dieta dessa tribo supostamente aumenta de complexidade ao longo do processo evolutivo, inicialmente são descritas espécies se alimentando de invertebrados, sendo que no clado mais terminal as espécies se alimentam de vertebrados endotérmicos. Algumas variáveis morfológicas parecem serem conservativas para alguns gêneros, como o tamanho e proporção da cauda em *Thamnodynastes*. O ancestral possivelmente apresentava tamanhos morfológicos reduzidos, embora para algumas variáveis ocorra um caráter ambíguo.

Introdução

Serpentes são vertebrados que possuem ampla distribuição no globo, não sendo encontradas apenas nos polos, altas altitudes e fundo de oceanos (Greene, 1997). Além de apresentarem ampla distribuição, esses animais ocupam diferentes microhabitats podendo viver no meio subterrâneo, terrestre, arbóreo ou aquático. A morfologia das serpentes muitas vezes está associada ao substrato predominante que ocupam (Pizzatto *et al.*, 2007). Tais características morfológicas incluem o formato do corpo, o tamanho de cabeça e dos olhos (*e.g.* serpentes arborícolas possuem corpo alongado e delgado; olhos grandes em serpentes estão associados atividade diurna e hábitos arborícolas Pizzatto, 2007; Liu *et al.*, 2012, respectivamente).

Além do substrato, a morfologia pode estar relacionada à dieta de algumas serpentes, de forma que, características do corpo, da cauda, do crânio ou do olho podem auxiliar o encontro ou subjugação de presas (Strüssmann e Sazima, 1990, Liu *et al.*, 2012). Ao longo da história evolutiva das serpentes surgiram especializações morfológicas destinadas à captura e subjugação de determinado tipo de presa (Pough e Groves, 1983; Vitt, 1983). Por essas características podemos classificar serpentes em dois tipos principais, generalistas (possuem ampla diversificação na sua dieta) e especialistas (comendo um único ou poucos tipos de presas) (Mushinsky, 1987). Devido a essa ampla variação esses répteis podem se alimentar de invertebrados (moluscos, anelídeos e artrópodes) ou vertebrados (peixes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos) (Mushinsky, 1987).

Para melhor compreender a relação entre a ecologia e a morfologia alguns estudos mapearam tais informações em hipóteses filogenéticas disponíveis na literatura (Pizzatto *et al.*, 2007; Kohlsdorf *et al.*, 2008; Alencar *et al.*, 2013). A avaliação comparativa utilizando hipóteses filogenéticas possibilita a elaboração de teorias evolutivas e limitar generalizações ecológicas. Serpentes da tribo Pseudoboini, por exemplo, frequentemente utilizam o substrato arbóreo, sendo que espécies no qual

esse hábito é mais frequente sua alimentação é composta por ovos de lagartos ou lagartos (Alencar *et al.*, 2013)

A subfamília Xenodontinae é a linhagem mais diversa de serpentes na América do Sul (Cadle e Greene, 1993). Esta subfamília inclui diversos grupos monofiléticos, dentre os quais podemos reconhecer a tribo Tachymenini, composta por 35 espécies alocadas em sete gêneros (Bailey, 1967; Graziotin *et al.*, 2012; Uetz e Hošek, 2016). Cinco gêneros (*Calamodontophis*, *Gomesophis*, *Ptychophis*, *Thamnodynastes* e *Tomodon*) ocorrem no Brasil, ao passo que dois (*Pseudotomodon* e *Tachymenis*) são encontrados somente em outros países da América do Sul (Argentina, Chile, Peru e Bolívia) (Franco e Ferreira, 2002; Harvey e Muñoz, 2004; Franco *et al.*, 2006; Ghizoni-Jr *et al.*, 2009; Valenzuela-Delarossa *et al.*, 2010; Costa e Bérnils, 2015).

A dieta da maioria das serpentes da tribo Tachymenini é composta predominantemente por vertebrados ectotérmicos (anuros e lagartos) (Greene e Jaksic, 1992; Myers e Donnelley, 1996; Bailey e Thomas, 2007), sendo que algumas espécies (e.g. *Thamnodynastes strigatus*) podem preda animais endotérmicos (roedores) (Bernarde *et al.*, 2000; Ruffato *et al.*, 2003; Winkler *et al.*, 2011). Algumas poucas espécies se alimentam de invertebrados, como *Gomesophis* que ingere anelídeos (Oliveira *et al.*, 2003) e os representantes dos gêneros *Calamodontophis* e *Tomodon* que predam moluscos (Franco *et al.*, 2006; Bizerra *et al.*, 2005). Quanto ao tipo de substrato, parece existir grande variação no grupo, sendo os hábitos aquático, terrícola, semi-arborícola e arborícola descritos para essas serpentes (Greene e Jaksic, 1992; Franco *et al.*, 2003; Franco *et al.*, 2006; Ghizoni-Jr *et al.*, 2009).

Estudos relacionando história natural e filogenia permitem identificar as possíveis relações entre os hábitos e a morfologia, reconstruindo assim a história evolutiva do grupo. Estudos com esse enfoque foram desenvolvidos com diversas linhagens de serpentes sul-americanas (e.g. Viperidae, Martins *et al.*, 2001; Boidae,

Pizzatto *et al.*, 2007; Hydropsini, Scartozzoni, 2009; Pseudoboini, Alencar, 2010, 2013). A grande diversidade morfológica, no uso do ambiente e nos hábitos alimentares e a existência de hipóteses filogenéticas para a tribo Tachymenini (*cf.* Vidal *et al.*, 2010; Graziotin *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013) torna esse grupo interessante para estudos em ecologia comparativa.

O objetivo do presente estudo foi analisar e explorar a história evolutiva da morfologia e ecologia das serpentes da tribo Tachymenini.

Material e métodos

Foram examinados 787 espécimes pertencentes a 12 espécies da tribo Tachymenini provenientes de 13 coleções zoológicas: Universidade Federal de Alfenas (LMZ); Fundação Nacional Ezequiel Dias (FUNED); Coleção Zoológica da Universidade de Goiás (UFG); Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUMB); Coleção Científica de Herpetologia – Univates (ZHUMCN); Museo de Historia Natural de Montevideo (MHNM); Colección de Zoología Vertebrados (ZVC-R); Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN); Museo de La Plata (MLP); Instituto Nacional de Limnología (INALI); Universidad Nacional del Nordeste (UNNEC); Colección Herpetológica del Instituto Nacional de Microbiología (CENAI); Fundación Miguel Lillo (FML).

Para cada espécime foram coletados os seguintes dados morfológicos e merísticos: comprimento rostro-cloacal (CRC); comprimento da cauda (CC); comprimento da cabeça (CCab); largura da cabeça (LCab); altura da cabeça (ACab); diâmetro do olho (DO); robustez (Rob); número de escamas ventrais (Vent) e número de escamas subcaudais (Scau). Os espécimes foram medidos com o auxílio de régua milimetrada com precisão de 1 mm e paquímetro com precisão de 0,1 mm. Adicionalmente foram utilizados dados na literatura. Os dados ecológicos coletados para as espécies foram dieta, uso de habitat e substrato. As informações para essas

variáveis ecológicas são provenientes da literatura, com exceção da dieta que foi suplementada com dados provenientes de animais depositados em coleções herpetológicas. Todas as variáveis ecológicas foram separadas em categorias, para a dieta referente ao filo a qual as presas pertencem (e.g. Annelida, Mollusca); o uso de habitat quanto à área de distribuição da serpente (vegetação densa, vegetação esparsa e alagado/charco); e o uso de substrato quanto ao micro-habitat (aquático, terrícola, arborícola).

Para explorar a história evolutiva dos caracteres morfológicos, dieta e de hábito de vida foram utilizadas duas propostas filogenéticas, derivadas dos estudos de Grazziotin *et al.*, (2012) e Pyron *et al.*, (2013), as hipóteses filogenéticas foram modificadas a fim de solucionar as politomias, quando presentes. No estudo de Grazziotin *et al.*, (2012) foram propostas três hipóteses filogenéticas, todas provenientes do mesmo conjunto de dados, alterando apenas o método aplicado: máxima parcimônia (MP) e máxima *likelihood* (ML), associadas à homologia dinâmica (DH) e o alinhamento múltiplo (MA). A hipótese filogenética resultante da metodologia ML MA foi utilizada neste estudo devido ao seu maior grau de confiança (Grazziotin *et al.*, 2012).

O estudo de Grazziotin *et al.*, (2012) inclui 11 espécies das 35 espécies descritas de Tachymenini incluindo *Calamodontophis paucidens*; *Gomesophis brasiliensis*; *Pseudotomodon trigonatus*; *Ptychophis flavovirgatus*; *Tachymenis peruviana*; *Thamnodynastes hypoconia*; *T. nattereri*; *T. pallidus*; *T. rutilus*; *T. strigatus* e *Tomodon dorsatus*. Devido a duplicação de duas espécies (*T. peruviana* e *T. pallidus*) apenas os táxons provenientes de Vidal *et al.*, (2010) foram mantidos nas hipóteses filogenéticas. O estudo de Pyron *et al.*, (2013) também inclui 11 espécies: *Calamodontophis paucidens*; *Gomesophis brasiliensis*; *Pseudotomodon trigonatus*; *Ptychophis flavovirgatus*; *Tachymenis peruviana*; *Thamnodynastes hypoconia*; *T. lanei*; *T. pallidus*; *T. strigatus* e *Tomodon dorsatus*.

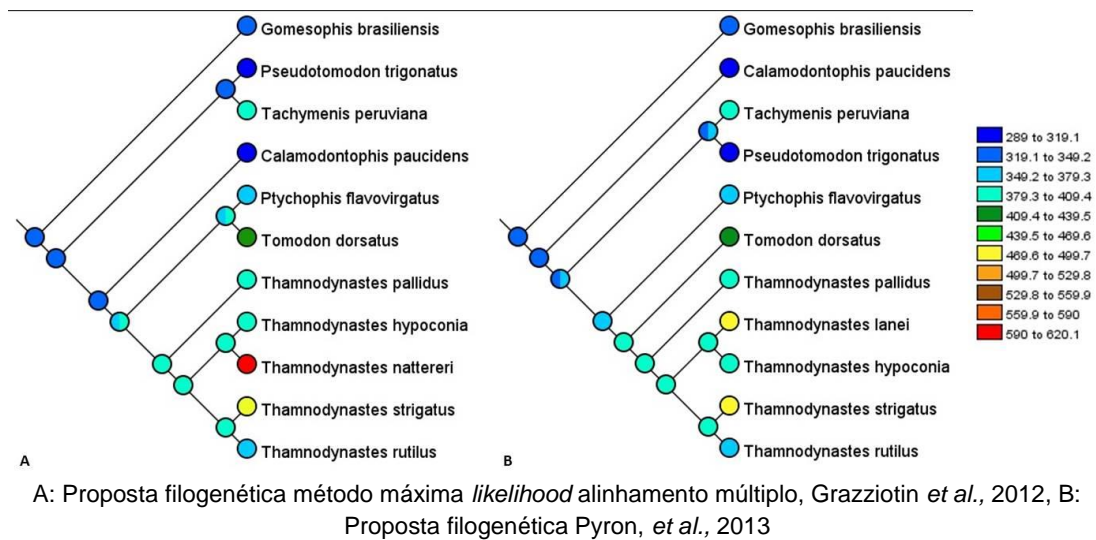
Utilizando o programa Mesquite foram inseridas filogenias e uma matriz de dados contínuos contendo a média dos valores obtidos para todos os caracteres morfológicos de cada espécie (CRC, CC, Propc, Vent, Scau, Ccab, Lcab, Acab, Circ, DO). A proporção da cauda (Propc) foi obtida pela fórmula $(CC/CT \times 100)$ onde CC é o comprimento da cauda e CT o comprimento total do espécime (CRC+CC). Também foram analisados dados ecológicos (dieta, substrato e hábitat) e por serem dados discretos foram classificados em multi-estado: Dieta (0-annelida; 1-mollusca; 2-amphibia; 3-sauria; 4-peixes; 5-rodentia); substrato (0-aquático; 1-terrácola; 2-arborícola;); hábitat (0-vegetação densa; 1-vegetação esparsa; 2-alagado/charco). A reconstrução do estado ancestral para a matriz de dados contínuos foi realizada por meio de análise de parcimônia linear, já a matriz de dados discretos foi analisada por parcimônia não ordenada.

Resultados

Morfologia

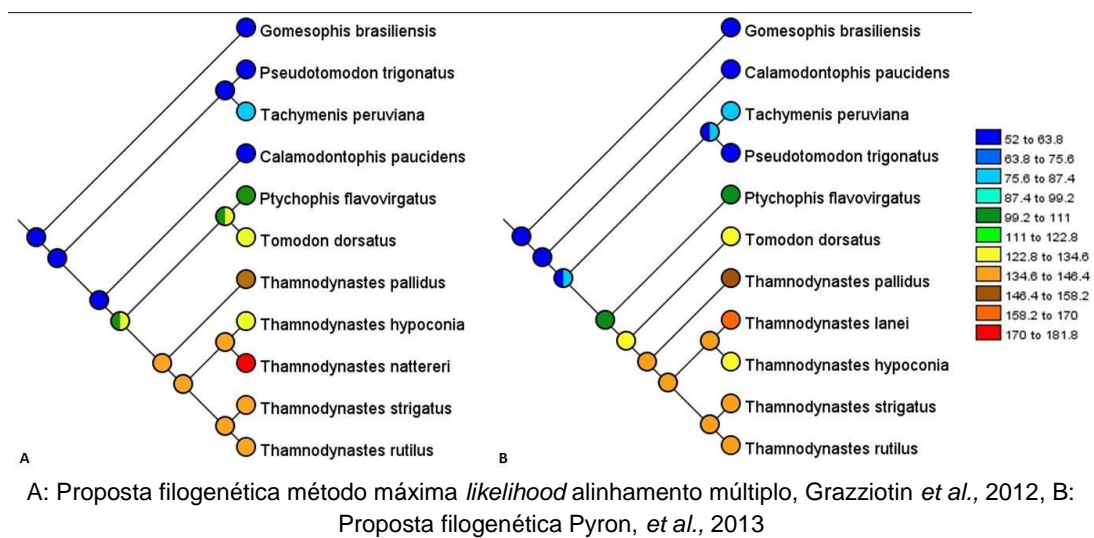
Em relação ao CRC, ambas as propostas filogenéticas indicam que o ancestral apresentava pequeno porte corporal, com comprimento entre 320 e 350 mm (Figura 1). *Gomesophis brasiliensis* parece reter o tamanho ancestral. As espécies dos ramos mais próximos de *G. brasiliensis* apresentam pequena redução no tamanho (e.g. *Pseudotomodon trigonatus* e *Calamodontophis paucidens*) ou pequeno acréscimo (e.g. *Tachymenis peruviana*). As árvores apontam a existência de um clado mais derivado com aumento no tamanho do corpo das espécies, sendo as espécies *Tomodon dorsatus* e *Thamnodynastes strigatus* com incrementos medianos e *T. nattereri* com grande aumento no comprimento corporal.

Figura 1: Otimização de caracteres da variável comprimento rostro cloacal



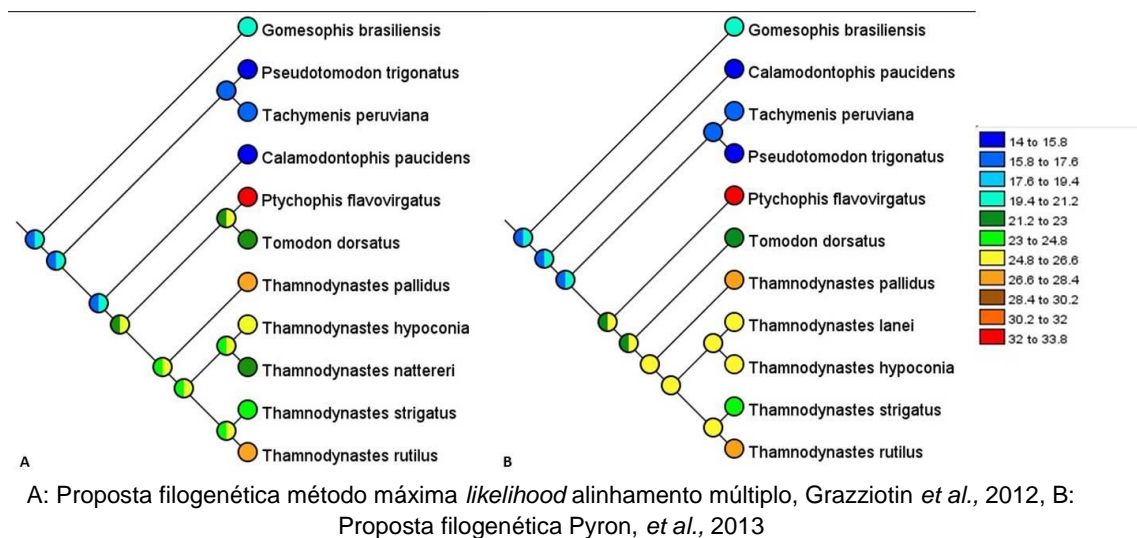
Os dados do tamanho da cauda são similares aos obtidos para o tamanho corporal, tendo as espécies próximas da base possuindo tamanho similar ao ancestral e um ramo contendo as espécies com maior tamanho de cauda (Figura 2).

Figura 2: Otimização de caracteres para a variável comprimento da cauda



Quanto à proporção da cauda a proposta filogenética de Grazziotin e a de Pyron possuem resultados similares. Nessas propostas há sempre um ramo contendo espécies com cauda proporcionalmente mais curta (entre 14 e 17% do corpo) e outro contendo espécies com cauda maiores (com mais de 21% do tamanho corporal). Porém, a espécie mais basal, *Gomesophis brasiliensis*, não fica inserida em nenhum dos extremos, possuindo proporção entre 19 e 21% de cauda (Figura 3). As análises indicam que *Ptychophis flavovirgatus* sofreu o maior incremento no tamanho relativo da cauda. Embora na filogenia de Grazziotin *et al.*, (2012) essa espécie seja irmã de *Tomodon dorsatus* tal característica não é compartilhada.

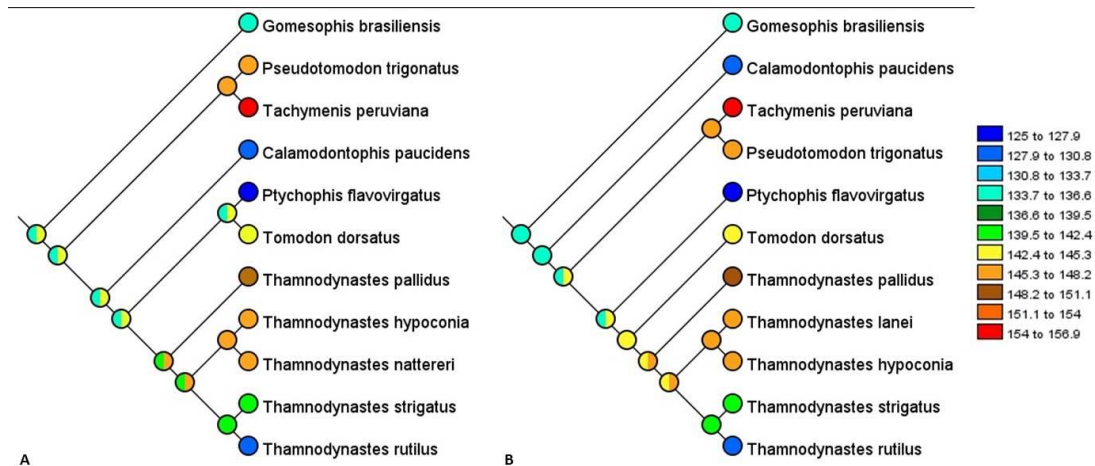
Figura 3: Otimização de caracteres para a variável proporção da cauda



Nas duas hipóteses filogenéticas a disposição das espécies quanto ao caráter de escamas ventrais se deu de forma heterogênea, tendo ramos possuindo tanto espécies com maior número de escamas quanto menores. Aparentemente o número de escamas sofreu incrementos e diminuições ao longo de toda a história evolutiva do caráter. Na proposta de Grazziotin *et al.*, (2012) apenas o ramo que contém as espécies do gênero *Thamnodynastes* é minimamente conservativo, embora *T. rutilus* apresente os menores valores do ramo (Figura 4). Na proposta de Pyron *et al.*, (2013)

o ramo que possui maior quantidade de espécies também apresenta grande variação no número de escamas ventrais (e.g. *Ptychophis flavovirgatus* -125 e *T. pallidus* -149).

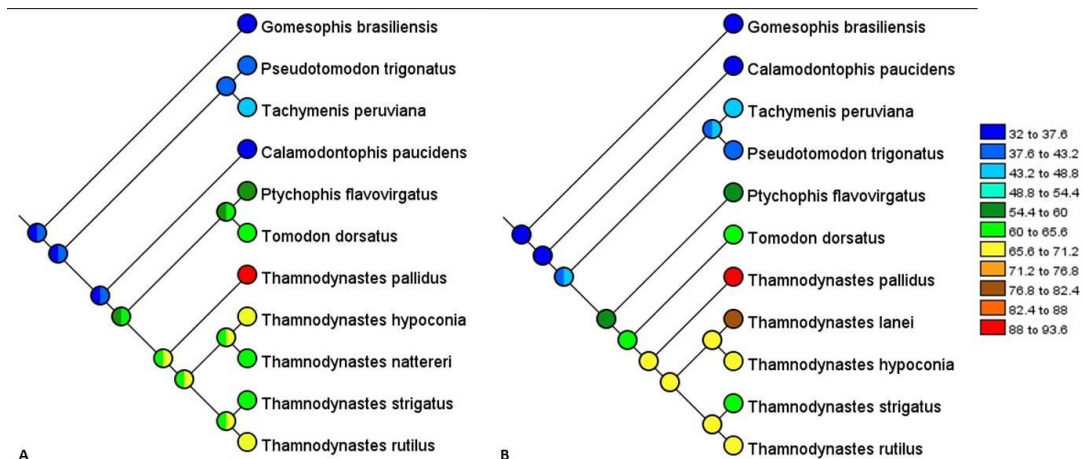
Figura 4: Otimização de caracteres para o número de escamas ventrais



A: Proposta filogenética método máxima *likelihood* alinhamento múltiplo, Grazziotin *et al.*, 2012, B: Proposta filogenética Pyron, *et al.*, 2013

Para ambas as hipóteses filogenéticas é possível identificar ramos característicos em relação ao número de escamas subcaudais, tendo espécies com menor número de escamas ao lado de outro com número mais elevado (Figura 5). No ramo que consiste do agrupamento das espécies *Ptychophis flavovirgatus*, *Tomodon dorsatus* e do gênero *Thamnodynastes* nenhuma serpente apresentou escamas subcaudais em quantidade inferior a 55, para as demais espécies os valores não ultrapassam 45. *Thamnodynastes pallidus* destoa desse padrão, pois sofreu incremento no número dessas escamas, tendo o maior número registrado entre os Thachymenini analisados.

Figura 5: Otimização de caracteres para o número de escamas subcaudais

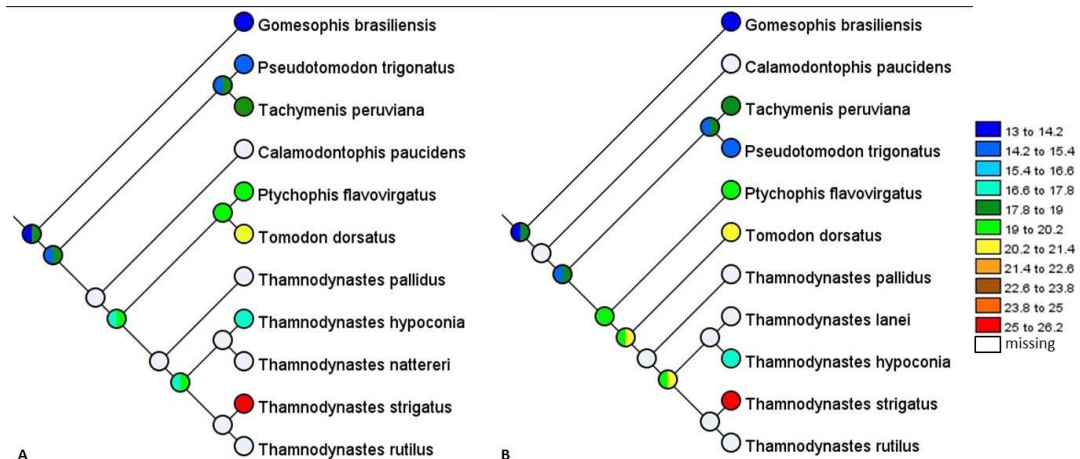


A: Proposta filogenética método máxima *likelihood* alinhamento múltiplo, Grazziotin *et al.*, 2012, B: Proposta filogenética Pyron, *et al.*, 2013

Embora para os caracteres morfológicos apresentados a seguir possam dados ausentes para algumas espécies, é possível identificar alguns padrões.

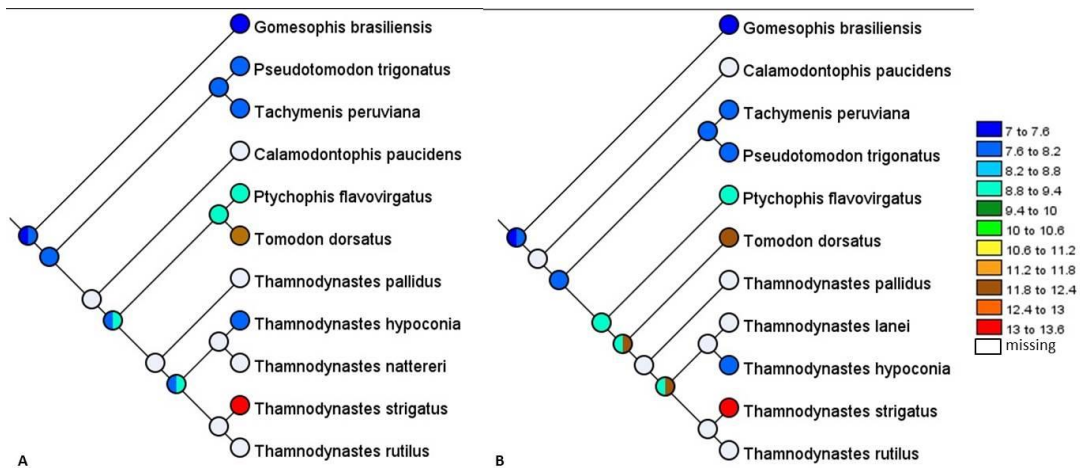
Todas as variáveis relacionadas a medida da cabeça (Ccab, Lcab e Acab) possuem padrões similares, sendo então analisadas em conjunto. As análises sugerem que o tamanho da cabeça do ancestral era menor e posteriormente o seu tamanho foi sofrendo incremento ao longo do processo evolutivo (Figuras 6, 7 e 8). Entretanto, a espécie *Thamnodynastes hypoconia* que está disposta em um ramo posterior apresenta tamanho menor de cabeça. Por outro lado, *T. strigatus* é a espécie que possui o maior incremento no comprimento da cabeça. *Tomodon dorsatus* também apresentou os maiores valores com relação à altura da cabeça.

Figura 6: Otimização de caracteres para a variável comprimento da cabeça



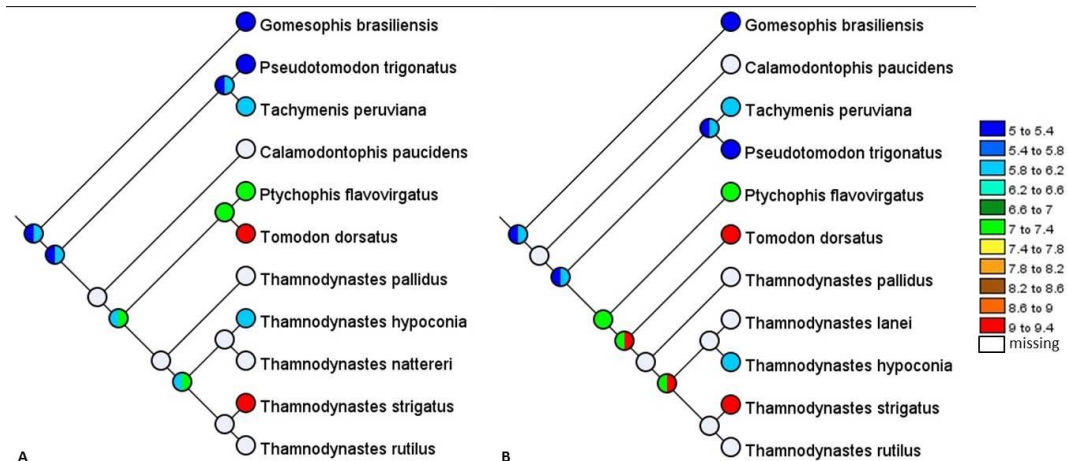
A: Proposta filogenética método máxima *likelihood* alinhamento múltiplo, Grazziotin *et al.*, 2012, B: Proposta filogenética Pyron, *et al.*, 2013

Figura 7: Otimização de caracteres para a variável largura da cabeça



A: Proposta filogenética método máxima *likelihood* alinhamento múltiplo, Grazziotin *et al.*, 2012, B: Proposta filogenética Pyron, *et al.*, 2013

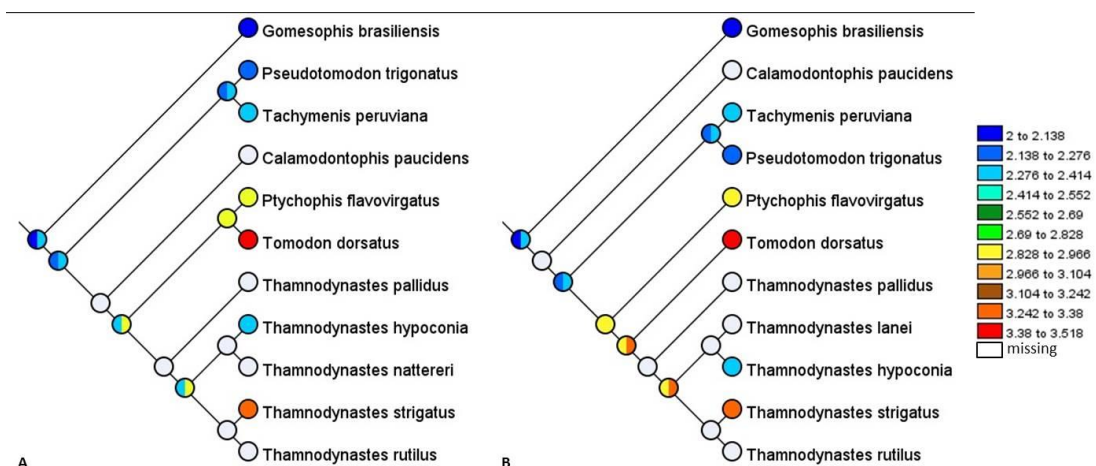
Figura 8: Otimização de caracteres para a variável altura da cabeça



A: Proposta filogenética método máxima *likelihood* alinhamento múltiplo, Grazziotin *et al.*, 2012, B: Proposta filogenética Pyron, *et al.*, 2013

O diâmetro do olho aparenta ser bastante conservativo, todas as espécies possuem tamanhos entre 2 e 3 centímetros, variando apenas valores milimétricos. Analisando essas variações identificou-se dois grupos, um ramo com tamanhos menores de olhos e outro com olhos um pouco maiores. Nos ramos com olhos maiores *Tomodon dorsatus* sofreu o maior acréscimo e *Thamnodynastes hypoconia* sofreu redução (Figura 9).

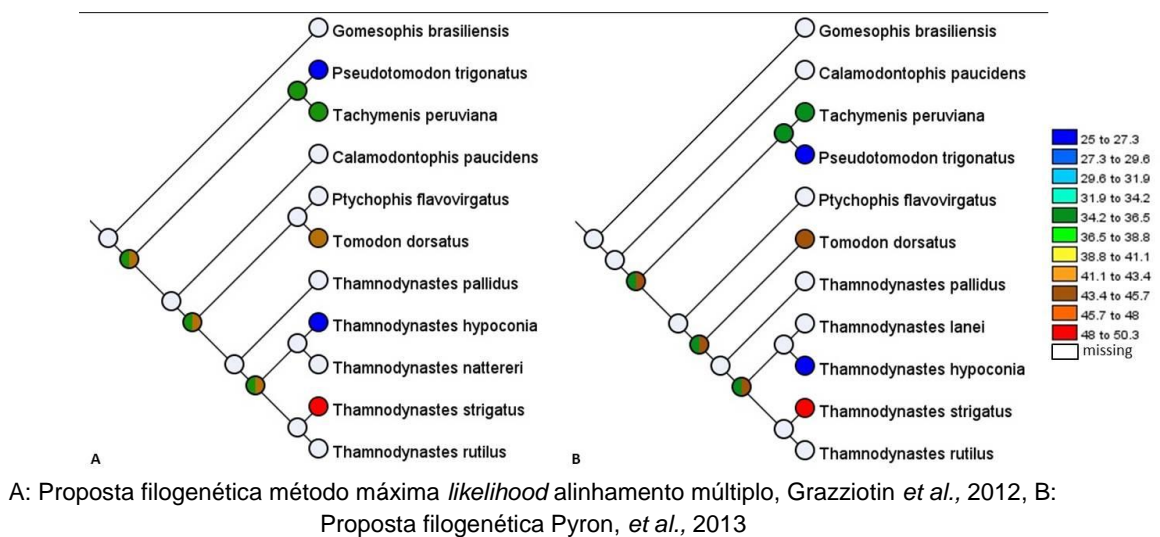
Figura 9: Otimização de caracteres para a variável diâmetro do olho



A: Proposta filogenética método máxima *likelihood* alinhamento múltiplo, Grazziotin *et al.*, 2012, B: Proposta filogenética Pyron, *et al.*, 2013

A robustez do corpo no grupo aparenta possuir um padrão heterogêneo nas árvores filogenéticas, tendo espécies mais delgadas tanto em ramos próximo a base quanto no ramo distal (*Pseudotomodon trigonatus* e *Thamnodynastes hypoconia*). O ramo que compreende o gênero *Thamnodynastes* possui os extremos da amostra, com duas modificações: *T. hypoconia* tornou-se a espécie mais delgada e *T. strigatus* a mais robusta (Figura 10). A espécie *Tomodon dorsatus* possui valores intermediários, estando disposta no meio das propostas filogenéticas.

Figura 10: Otimização de caracteres para a variável robustez

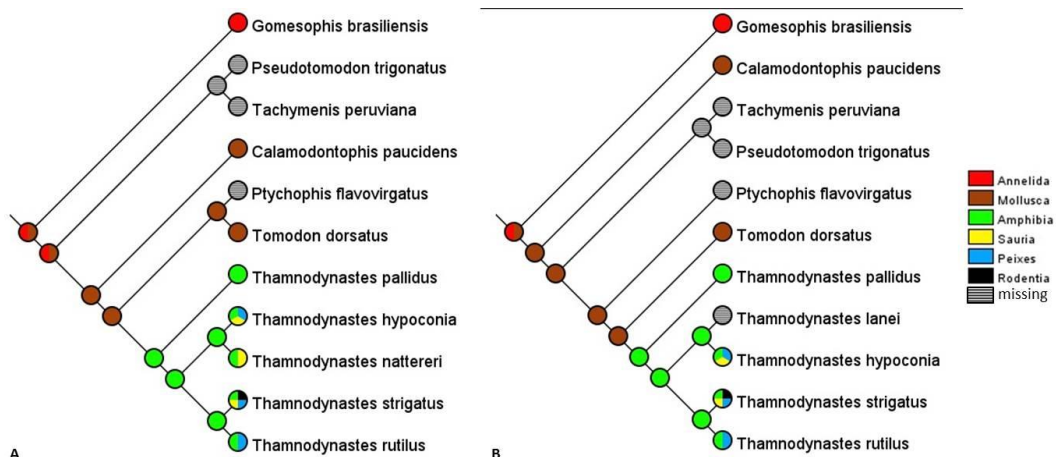


Hábitos alimentares

A otimização referente aos dados discretos (dieta, substrato e habitat) se mostraram defasadas quanto ao ramo contendo as espécies *Tachymenis peruviana* e *Pseudotomodon trigonatus*, uma vez que essas espécies não possuem dados disponíveis. Tal déficit de informações foi ocasionado pela escassez de exemplares das espécies em coleções herpetológicas. Entretanto, os demais clados foram analisados.

Gomesophis brasiliensis, a espécie mais basal, é a única especializada em anelídeos e nos demais grupos predomina o uso de vertebrados, sobretudo anfíbios anuros. Nas hipóteses filogenéticas propostas as espécies malacófagas não foram alocadas no mesmo ramo, estando mais próximas apenas na filogenia de Grazziotin *et al.*, (2012) (Figura 11), sendo *Calamodontophis paucidens* uma espécie externa ao ramo que contém *Tomodon dorsatus*. As espécies do gênero *Thamnodynastes* utilizam a maior diversidade de itens alimentares e foram alocados no ramo mais distal da filogenia, caminhando para uma complexidade alimentar ao longo do processo evolutivo. *Thamnodynastes strigatus* sofreu uma derivação uma vez que passou a incluir presas endotérmicas (roedores) em sua dieta.

Figura 11: Otimização de caracteres para a variável dieta



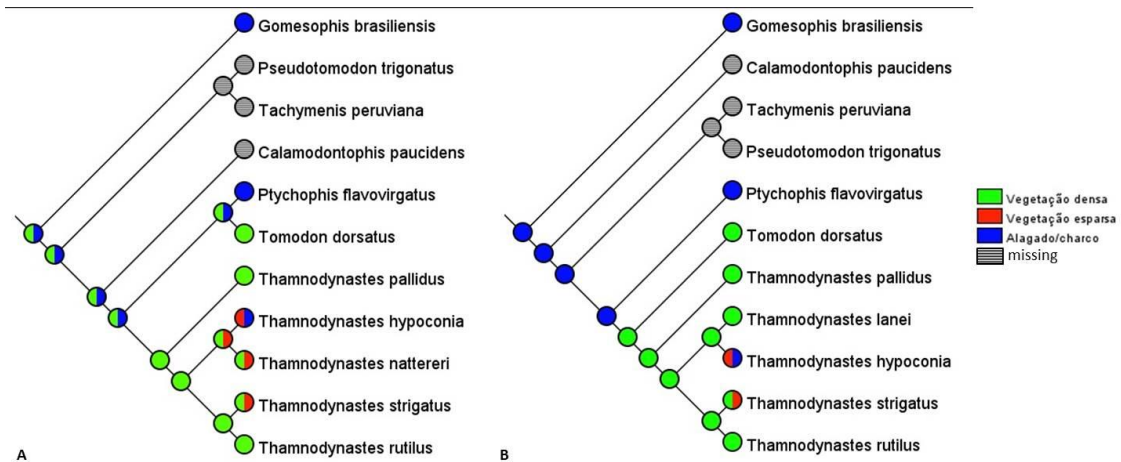
A: Proposta filogenética método máxima *likelihood* alinhamento múltiplo, Grazziotin *et al.*, 2012, B: Proposta filogenética Pyron, *et al.*, 2013

Uso de hábitat

Segundo a proposta de Pyron *et al.*, (2013) o uso de hábitat alagados ou de charcos é ancestral, uma vez que *Gomesophis brasiliensis* e *Ptychophis flavovirgatus* compartilham desta condição. Já a proposta de Grazziotin *et al.*, (2012) o ancestral se mostrou ambíguo, uma vez que essa espécie é irmã de *Tomodon dorsatus*, que habita vegetação densa. A utilização de vegetação esparsa ocorreu pelas espécies

Thamnodynastes hypoconia e *T. nattereri*, tendo essa característica surgido duas vezes, nesse ramo e na espécie *T. strigatus* (Figura 12).

Figura 12: Otimização de caracteres para a variável habitat

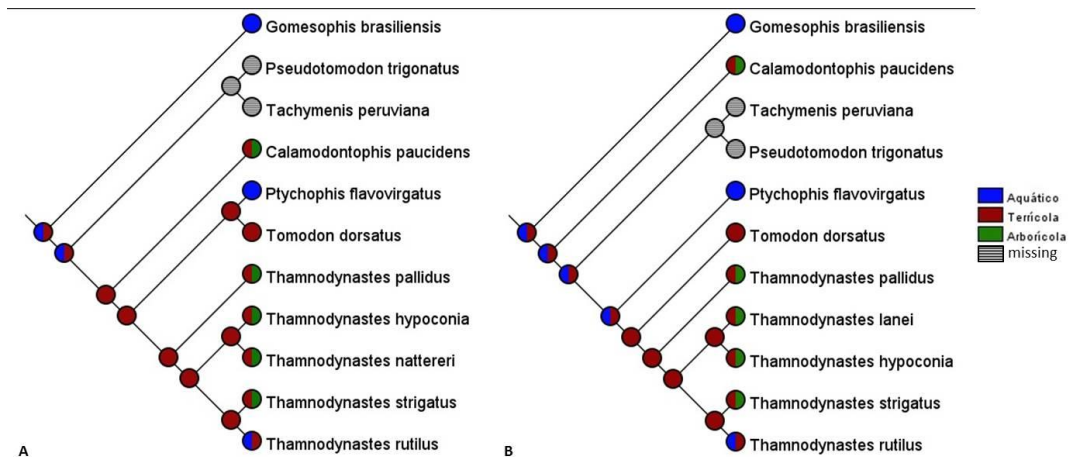


A: Proposta filogenética método máxima *likelihood* alinhamento múltiplo, Grazziotin *et al.*, 2012, B: Proposta filogenética Pyron, *et al.*, 2013

Uso de substrato

Devido ao fato das serpentes poderem utilizar mais de um substrato diversas espécies apresentaram mais de um hábito. Apenas três espécies utilizam um único substrato: *Gomesophis brasiliensis* e *Ptychophis flavovirgatus* são estritamente aquáticas, ao passo que *Tomodon dorsatus* é terrícola. O ancestral da tribo possivelmente utilizava tanto o ambiente aquático quanto o terrícola (Figura 13). Em nenhuma das hipóteses filogenéticas as espécies estritamente aquáticas (*P. flavovirgatus* e *G. brasiliensis*) são alocadas no mesmo ramo ou próximas. Foi encontrada uma recorrência dos hábitos terrícolas e arborícolas para o gênero *Thamnodynastes*, com exceção à *T. rutilus* utilizando o ambiente aquático e terrícola.

Figura 13: Otimização de caracteres para a variável substrato



A: Proposta filogenética método máxima *likelihood* alinhamento múltiplo, Grazziotin *et al.*, 2012, B: Proposta filogenética Pyron, *et al.*, 2013

Discussão

A proposta de Grazziotin *et al.*, (2012) não tenha sido tão consistente, a mesma possui pontos importantes que podem ser observados. Diversas características descritas aparentam não terem sido herdadas do ancestral compartilhado com a tribo irmã proposta na hipótese filogenética (Philodryadini). Essa tribo é caracterizada por apresentar espécies que se alimentam principalmente de vertebrados endotérmicos (roedores e aves) e por utilizarem o ambiente terrícola e arbóreo (Hartmann e Marques, 2005). Assim, considerando a hipótese de Grazziotin *et al.*, (2012) seria necessário que o ancestral de Tachymenini sofresse modificações e passasse a se alimentar de invertebrados e utilizar o ambiente aquático, e posteriormente o estado revertesse ao do grupo externo.

Já a hipótese filogenética de Pyron *et al.*, (2013), aparenta ser a que melhor suporta os dados obtidos nesse estudo, considerando tanto as relações do grupo Tachymenini quanto as com outros dipsadídeos. Diversas características entre a tribo estudada e seu ancestral comum (tribo Hydropsini) são similares, principalmente

quando observamos as espécies basais de Tachymenini, tais como o hábito aquático e a dieta composta por vertebrados ectotérmicos. Embora seja uma presa eventual, o gênero *Helicops* também pode incluir anelídeos na dieta (cf. Strusman *et al.*, 2013), característica possivelmente herdada pela espécie *Gomesophis brasiliensis*. Outra característica que reforça essa relação entre as tribos é o modo reprodutivo, tanto Tachymenini como Hydropsini se reproduzem de forma vivípara (Aguiar e Di-Bernadro, 2005; Cunha e Nascimento, 1981; Scartozzoni, 2009; Braz, 2013). Embora algumas espécies de Hydropsini possuam ambos métodos reprodutivos (ovípara e vivípara) a viviparidade ocorre com maior frequência nas espécies (Scartozzoni, 2009; Braz, 2013).

Serpentes da tribo Tachymenini são em sua maioria de pequeno e médio porte, com espécies possuindo tamanho inferior a 700 mm de CRC (Walker, 1945; Carreira e Meneghel, 2003; Bailey *et al.*, 2005; Bizerra *et al.*, 2005; Cleveland e Ferreira, 2009; Bellini *et al.*, 2013; Coelho *et al.*, 2013; Gonzalez *et al.*, 2014). Quando analisado à luz da filogenia o tamanho das espécies aparenta ser conservativo, tendo um ancestral comum de tamanho pequeno (< 350 mm) e o tamanho corporal das serpentes aumentando ao longo do processo evolutivo. Para o gênero *Thamnodynastes* o tamanho corporal se mostrou conservativo, tendo a maioria das espécies estudadas comprimentos similares. É possível verificar um grande aumento corporal para *T. nattereri*, tal especialização poderia estar relacionada com o hábito mais arborícola da espécie (Hartmann *et al.*, 2009a, b; Costa *et al.*, 2010; Dorigo *et al.*, 2014). Serpentes que possuem corpo mais alongado e delgado tendem a possuir hábito arborícola (Lillywhite e Herderson, 1993). Embora *T. nattereri* seja encontrada tanto em substrato terrícola como arborícola (Marques *et al.*, 2001; Hartmann *et al.*, 2009a; 2009b; Moura, 2011; Dorigo *et al.*, 2014) sua morfologia indica que o uso da vegetação é mais recorrente para a espécie.

Assim como o comprimento do corpo, a cauda apresentou um padrão evolutivo similar, tendo o ancestral tamanho reduzido e sofrendo incrementos ao longo da filogenia. Tamanhos maiores de cauda (>100 mm) para a tribo Tachymenini surgiram principalmente no gênero *Thamnodynastes* (Walker, 1945; Carreira e Meneghel, 2003; Bailey *et al.*, 2005; Bizerra *et al.*, 2005; Cleveland e Ferreira, 2009; Bellini *et al.*, 2013; Coelho *et al.*, 2013; Gonzalez *et al.*, 2014). O tamanho da cauda pode sofrer influência de diversos fatores ecológicos, como reprodução, dieta e micro-habitat (Strüssmann e Sazima, 1990; Shine *et al.*, 1999; Sheehy *et al.*, 2016). Verificamos que a espécie *T. nattereri* possui a maior cauda entre as analisadas (Boulenger, 1896), tal fato pode estar relacionado com a utilização do substrato. Por ser uma serpente mais arborícola a cauda alongada pode melhorar seu desempenho nesse substrato, conforme descrito para outras espécies (Jayne e Bennett, 1989; Lindell, 1994; Pizzatto *et al.*, 2007; Jayne e Herrmann, 2011; Sheehy *et al.*, 2016). Embora as espécies da base da filogenia possuam similaridades com o grupo irmão, a tribo Hydropsini (e.g. o hábito aquático), o tamanho da cauda não é similar. Para a tribo Hydropsini as espécies possuem tamanhos relativos de cauda maiores (Scartozzoni, 2005). Possivelmente outras pressões, não relacionadas ao hábito, causaram a diminuição no tamanho relativo da cauda para as espécies *C. paucidens*; *G. brasiliensis* e *P. trigonatus*.

Como esperado, grande parte das espécies analisadas que possuem caudas mais alongadas também apresentaram cauda proporcionalmente maiores. As espécies mais próximas à base da filogenia possuem cauda reduzida tendo a proporção com o tamanho corporal não ultrapassando 17% (Walker, 1945; Franco *et al.*, 2000; Harvey e Muñoz, 2004; Gonzalez *et al.*, 2014). Embora a espécie *Ptychophis flavovirgatus* possua comprimento de cauda mediano, o tamanho relativo de cauda foi o maior entre todas as espécies (Gonzalez *et al.*, 2014). Assim, como as espécies do gênero *Helicops*, (grupo externo de Tachymenini) *P. flavovirgatus* possui tamanho relativo de cauda grande e hábitos aquáticos, indicando uma convergência

(Scartozzoni 2005). Uma hipótese que explicaria o elevado tamanho da cauda de *P. flavovirgatus* é o comportamento de esquadrihar. Tal comportamento predatório foi observado na espécie *Hydrodynastes gigas*, serpente semi-aquática que habita principalmente regiões alagadas do Pantanal brasileiro. Ela utiliza a cauda para movimentar a vegetação, facilitando assim o encontro de anfíbios (cf. Strüssmann e Sazima, 1990). Tal comportamento é proposto também para outra serpente batracófoga, *Echinanthera undulata*, (Strüssmann e Sazima, 1990; Gomes e Marques, 2012). A espécie *Thamnodynastes nattereri* apresentou o maior tamanho de cauda, entretanto a proporção com o corpo se mostrou mediana. Tal resultado pode ser justificado pelo fato da espécie também possuir elevado tamanho corporal (Boulenger, 1896).

Embora a disposição do número de escamas ventrais tenha sido heterogênea, a proposta de Pyron *et al.*, (2013) é mais consistente. As espécies próximas à base possuem menor quantidade de escamas, seguidas por um ramo com grandes quantidades de escamas ventrais e mais adiante um ramo contendo um incremento mais gradativo quanto a esse caráter. O número de escamas ventrais em serpentes está intimamente relacionado com a quantidade de vértebras, bem como o maior tamanho corporal (pleomerismo) (Klauber, 1956; Saint Girons, 1978; Lindell, 1994). Entretanto, algumas espécies não mantiveram tal relação. É o caso de *Thamnodynastes pallidus* que possui tamanho corporal mediano (< 400 mm), mas foi a espécie que apresentou maior quantidade de escamas ventrais (Franco e Ferreira, 2002; Bailey *et al.*, 2005). O número de vertebras pode influenciar em diversos fatores, sendo um deles a flexibilidade do tronco, a maior mobilidade em *T. pallidus* poderia auxiliar o deslocamento da espécie no ambiente aquático, ou na vegetação densa (Lindell, 1994; Kelley *et al.*, 1997; Shine, 2000; Damme, 2002). Por outro lado, *T. nattereri* possui o maior tamanho corporal < 600 mm, mas o número de vértebras é

similar ao de *T. strigatus*, a qual possui CRC menor (Boulenger, 1896; Franco e Ferreira, 2002).

Para a quantidade de escamas subcaudais ambas as hipóteses filogenéticas se mostraram conservativas. O ancestral comum das serpentes da tribo Tachymenini possivelmente possuía poucas escamas subcaudais. Com o aumento do tamanho da cauda, a quantidade de vértebras nessa região também sofreu incremento, indicando forte correlação entre essas variáveis. Assim, o pleomerismo para a cauda, diferentemente do observado para o número de escamas ventrais, é confirmado para as serpentes dessa tribo (Klauber, 1956; Saint Girons, 1978; Lindell, 1994). Apenas a espécie *T. nattereri* pode ter sofrido influência de outras variáveis, uma vez que a sua cauda é a maior entre as espécies estudadas, mas deve possuir pouca flexibilidade devido ao número mediano de vertebras (Boulenger, 1896). Possivelmente o número de vertebras na cauda é uma característica conservativa no gênero *Thamnodynastes* no qual as espécies irmãs são similares, ocorrendo apenas uma divergência em *T. pallidus*.

Existe uma pequena variação no tamanho do olho entre as espécies amostradas, indicando que essa variável é extremamente conservativa na tribo. A espécie *Tomodon dorsatus* apresentou o maior tamanho de olho entre as espécies analisadas, tal característica pode estar associada à dieta malacófaga. Sazima (1989) sugere que as serpentes *Dipsas indica* e *Sibynomorphus neuwiedii* possuem olhos protuberantes e maiores para facilitar a visualização de moluscos. Assim, as espécies malacófagas sul-americanas desenvolveram olhos grandes de modo convergente. O tamanho dos olhos também pode estar relacionado com o período de atividade das serpentes, uma vez que espécies diurnas tendem a ter olhos maiores comparados a serpentes noturnas (Liu *et al.*, 2012). O tamanho de olho da serpente *T. dorsatus* pode também sofrer influência de sua atividade diurna (Hauzman, 2014; Torello-Viera,

2014). *Thamnodynastes strigatus* também apresentou tamanho de olho grande, tendo sua atividade nos períodos vespertinos e crepuscular (Torello-Viera, 2014).

O tamanho da cabeça (comprimento, altura e largura) é conservativo para maior parte das espécies da tribo, mas algumas modificações são evidentes. As serpentes possuem uma série de adaptações cranianas que possibilitou uma grande abertura bucal, no entanto o tamanho da presa ingerida é limitado pelo tamanho do crânio de cada espécie (Forsman e Lindell, 1993; Dwyer e Kaiser, 1997; Cundall e Irish, 2008; Hampton, 2014; Hampton e Kalmus, 2014, Klaczko *et al.*, 2016). Entre os Tachymenini é possível constatar que a dieta está relacionada ao tamanho da cabeça das espécies. *Gomesophis brasiliensis* possui a menor cabeça entre as espécies e tem dieta especializada em anelídeos (Oliveira *et al.*, 2003). Por outro lado, *Thamnodynastes strigatus* possui o maior tamanho de cabeça, o que possivelmente permite ser a espécie mais eurifágica (Cundall e Irish, 2008; Klaczko *et al.*, 2016), incluindo diversos vertebrados ectotérmicos (peixes, anfíbios e lagartos) e até pequenos mamíferos (roedores) (Bernarde *et al.*, 2000; Ruffato *et al.*, 2003; Winkler *et al.*, 2011). Embora *Tomodon dorsatus* se alimente de moluscos o tamanho de sua cabeça é maior comparado a espécies que se alimentam de vertebrados (e.g. *T. hypoconia*). Devido a sua dieta malacófaga, a velocidade de ingestão de presas é de extrema importância para evitar o acúmulo de muco na boca da serpente (Bizerra *et al.*, 2005). Possivelmente modificações nos tamanhos dos ossos cranianos facilitem a velocidade de ingestão de presas por essas serpentes (*cf.* Gans, 1961).

A robustez, ou a circunferência do tronco, é outra característica que pode estar relacionada com a dieta das espécies (Camilleri e Shine 1990, Forsman, 1991; Pearson *et al.*, 2002). Nesse sentido, podemos ver uma nítida relação da espécie *Thamnodynastes strigatus* com a dieta, que é a mais diversificada e única que preda presas endotérmicas (Bernarde *et al.*, 2000; Ruffato *et al.*, 2003; Winkler *et al.*, 2011). A dieta de *T. hypoconia* também é ampla, não ingerindo apenas de presas

endotérmicas (Pombal, 2007; Moya e Mafferi, 2012; Bellini *et al.*, 2013), entretanto sua robustez é inferior à de *T. strigatus*. Tal divergência pode ser devida a ausência de roedores em sua dieta e pela ingestão de anfíbios de pequeno porte (*e.g. Scinax cardosoi*; *S. alter* e *Crossodactylus gaudichaudii*. Pombal, 2007; Moya e Mafferi, 2012; Bellini *et al.*, 2013)

Aparentemente o ancestral comum da tribo Tachymenini se alimentava de invertebrados, e a dieta dos representantes da tribo se ampliou ao longo do processo evolutivo (Greene e Jaksic, 1992; Myers e Donnelley, 1996; Bailey e Thomas, 2007). Uma parte significativa das espécies de Tachymenini apresenta maior especialização em sua dieta comparada a outras tribos (*e.g. Pseudoboia*nae, Hydropsini, Alencar *et al.*, 2013; Scartozzoni, 2009, respectivamente). Apenas os indivíduos do gênero *Thamnodynastes* possuem sua dieta formada por mais de um tipo de presa (Rocha e Vrcibrandic, 1998; Bernarde *et al.*, 2000; Ruffato *et al.*, 2003; Bellini *et al.*, 2013). Embora duas espécies (*Calamodontophis paucidens* e *Tomodon dorsatus*) possuam dieta malacófaga essas serpentes não foram alocadas no mesmo ramo em nenhuma das hipóteses filogenéticas (Grazziotin *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013). Devido a grande similaridade ecológica e de características morfológicas, acreditamos que exista equívoco nas atuais filogenias e que tais espécies sejam irmãs.

O uso de substrato pode ter se mantido do ancestral para as espécies basais de Tachymenini, uma vez que o grupo irmão (Hydropsini) – de acordo com hipótese de Pyron *et al.*, (2013) – é composto estritamente por serpentes de hábito aquático (Cunha e Nascimento, 1978; Martins e Oliveira, 1999). Ao longo do processo evolutivo o hábito passou a ser terrícola e arborícola para o gênero *Thamnodynastes* e se manteve conservativo para a maioria das espécies amostradas (Bernarde *et al.*, 2000; França e Araujo 2007; Hartmann *et al.*, 2009; Costa *et al.*, 2010).

O habitat aparenta ser conservativo para as espécies basais, as quais vivem em corpos d' água, assim como diversas espécies de Hydropsini (Cunha e Nascimento, 1978; Martins e Oliveira, 1999). Já o gênero *Thamnodynastes* amplia sua distribuição em áreas de vegetação densa, mantendo-se conservativa essa característica na maioria das espécies, embora algumas possam ocorrer em mais de um ambiente (Bernarde *et al.*, 2000; França e Araujo 2007; Hartmann *et al.*, 2009; Costa *et al.*, 2010).

Referências

Aguiar, L.F.S. e Di-Bernardo, M. 2005. Reproduction of the water snake *Helicops infrataeniatus* (Colubridae) in southern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 527-533

Alencar, L.R.V. 2010. Ecomorfologia em serpentes neotropicais: um estudo de caso com a tribo Pseudoboini. Universidade de São Paulo. São Paulo. Dissertação de mestrado.

Alencar, L.R.V.; Gaiarsa, M.P. e Martins, M. 2013. The Evolution of Diet and Microhabitat Use in Pseudoboine Snakes. *South American Journal of Herpetology* 8: 60-66.

Bailey, J.R. 1967. The synthetic approach to colubrid classification. *Herpetologica*, 23: 155-161.

Bailey, J.R.; Thomas, R.A.; e Silva-Jr, N.J. 2005. A revision of the South American snake genus *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae, Tachymenini). I. Two new species of *Thamnodynastes* from Central Brazil and

adjacent areas, with a redefinition of and neotype designation for *Thamnodynastes pallidus* (Linnaeus, 1758). *Phyllomedusa* 4: 83-101.

Bailey, J.R. e Thomas, R.A. 2007. A revision of the South American snake genus *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes: Colubridae, Tachymenini). II. Three new species from northern South America, with further descriptions of *Thamnodynastes gambotensis* Pérez-Santos and Moreno and *Thamnodynastes ramonriveroi* Manzanilla and Sánchez. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 166: 7-27.

Bellini, G.P.; Arzamendia, V. and Giraud, A.R. 2013. Ecology of *Thamnodynastes hypoconia* in Subtropical–Temperate South America. *Herpetologica* 69: 67-79.

Bernarde, P.S. Kokubum, M.N.C. and Marques, O.A.V. 2000. Utilização de hábitat e atividade *Thamnodynastes strigatus* (Gunther, 1858) no Sul do Brasil (Serpentes, Colubridae). *Boletim do Museu Nacional* 428: 1-8.

Bizerra, A.; Marques, O.A.V. and Sazima, I. 2005. Reproduction and feeding of the colubrid snake *Tomodon dorsatus* from south-eastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 33-38.

Boulenger, G.A. 1896. *Catalogue of snakes in British Museum, Volume III*. British Museum, London. 816pp.

Braz, H.B.P. 2013. *Evolução da viviparidade nas serpentes da tribo Hydropsini*. Universidade de São Paulo. São Paulo. Tese de doutorado.

Cadle, J.E. e Greene, H.W. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of neotropical snake assemblages, p. 281-293. In: *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives* Ricklefs, R.E.; Schluter, D. (eds.). University of Chicago Press, Chicago.

Camilleri, C. e Shine, R. 1990. Sexual dimorphism and dietary divergence: differences in trophic morphology between male and female snakes. *Copeia* 1990: 649-658.

Carreira, S. Meneguel, M and Achaval, F. 2005. Reptiles de Uruguay. Universidad de la República D.I.R.A.C., Montevideo. 639pp.

Cleveland, H.P.K.; Ferreira, V.L. 2009. Biologia reprodutiva de *Thamnodynastes chaquensis* Bergna e Alvarez, 1993 (Serpentes, Colubridae) no Pantanal de Miranda e Abobral, Corumbá, Mato Grosso do Sul. In: IV Congresso Brasileiro De Herpetologia, 2009, Pirenópolis. CD-ROM. Brasília: UNB.

Coelho, R.D.F; Souza, K.; Weider, A.G.; Pereira, P.C.M; e Ribeiro, L.B. 2013. Overview of the distribution of snakes of the genus *Thamnodynastes* (Dipsadidae) in northeastern Brazil, with new records and remarks on their morphometry and pholidosis. *Herpetology Notes* 6: 355-360.

Costa, H.C.; Pantoja, D.L.; Pontes, J.L. e Feio, R.N. 2010. Snakes of the Municipality of Viçosa, Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 10: 353-377.

Costa, H.C.; Bérnils, R.S. 2015. Répteis brasileiros: Lista de espécies 2015. *Herpetologia Brasileira* 4: 75-93.

Cundall, D., e Irish, F. 2008. The snake skull. p. 349-692. In Gans, C.; Gaunt, A.S. e Adler, K. (Eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 20, Morphology H. The Skull of Lepidosauria. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, USA.

Cunha, O.R. e Nascimento, F.P. 1978. Ofídios da Amazônia, X: as cobras da região Leste do Pará. *Publicações Avulsas do Museu Paranaense Emílio Goeldi* 31: 1-218.

Cunha, O.R. e Nascimento, F.P. 1981. Ofídios da Amazônia. XIII. Observações sobre a viviparidade em ofídios do Pará e Maranhão. (Ophidia: Aniliidae, Boidae, Colubridae e Viperidae). Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi 109: 1-20.

Damme, R.V. e Vanhooydonck, B. 2002. Speed versus manoeuvrability: association between vertebral number and habitat structure in lacertid lizards. Journal of Zoology 258: 327-334.

Dorigo, T.A.; Vrcibradic, D.; Borges-Junior, V.N.T. and Rocha, C.F.D. 2014. New records of anuran predation by snakes of the genus *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Colubridae: Dipsadinae) in the Atlantic rainforest of southeastern Brazil. Herpetology Notes 7: 261-264.

Dwyer, C.M.; e Kaiser, H. 1997. Relationship between skull form and prey selection in the thamnophiine snake genera *Nerodia* and *Regina*. Journal of Herpetology 31: 463-475.

Ford, N.B. e Burghardt, G.M. 1993. Perceptual mechanisms and the behavioral ecology of snakes. p. 117-164. In: Seigel, R.A.; Collins; J.T.; Novak; S.S. (Eds.). Snakes: Ecology and Evolutionary Biology. MacMillan Publishing Company, New York.

Forsman, A. 1991. Adaptive variation in head size in *Vipera berus* L. populations. Biological Journal of the Linnean Society 43: 281-296.

Forsman, A. e Lindell, L. E. 1993. The advantage of a big head: swallowing performance in adders, *Vipera berus*. Functional Ecology 7: 183-189.

França, F.G.R. e Araújo, A.F.B. 2007. Are there co-occurrence patterns that structure snake communities in Central Brazil? Brazilian Journal of Biology, 67: 33-40.

Franco, F.L.; Salomão, E.L.; Borges-Martins, M.; Di-Bernardo, M.; Meneghel M.D. and Carreira, S. 2000. New records of *Calamodontophis paucidens* (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae) from Brazil and Uruguay. Cuad. Herpetol. 14: 155-159.

Franco, F.L. e Ferreira, T.G. 2002. Descrição de uma nova espécie de *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae) do nordeste brasileiro, com comentários sobre o gênero. Phyllomedusa 1: 57-74.

Franco, F.L.; Ferreira, T.G.; Marques, O.A.V. and Sazima, I. 2003. A new species of hood-displaying *Thamnodynastes* (Serpentes: Colubridae) from the Atlantic forest in southeast Brazil. Zootaxa 334: 1-7.

Franco, F.L.; Cintra, L.A.C. e Lema, T. 2006. A new species of *Calamodontophis amaral*, 1963 (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae) from southern Brazil. South American Journal of Herpetology 1: 218-226.

Gans, C. 1961. The Feeding Mechanism of Snakes and Its Possible Evolution. American Zoologist 1: 217-227.

Gartner, G.E.A e Greene, H.W. 2008. Adaptation in the African egg-eating snake: a comparative approach to a classic study in evolutionary functional morphology. Journal of Zoology 275: 368-374.

Ghizoni-Jr, I.R.; Kunz, T.S.; Cherem, J.J. e Bérnils, R.S. 2009. Registros notáveis de répteis de áreas abertas naturais do planalto e litoral do Estado de Santa Catarina, sul do Brasil. Biotemas 22: 129-141.

Gomes, C.A. e Marques, O.A.V. 2012. Food habits, reproductive biology, and seasonal activity of the dipsadid snake, *Echinanthera undulata* (wied, 1824), from the Atlantic Forest in southeastern Brazil. South American Journal of Herpetology 7: 233-240.

Gonzalez, R.C.; Prudente, A.L.C and Franco, F.L. 2014. Morphological variation of *Gomesophis brasiliensis* and *Ptychophis flavovirgatus* (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae). *Salamandra* 5: 85-98.

Grazziotin, F.G.; Zaher, H.; Murphy, R.W; Scrocchi, G.; Benavidesf, M.A.; Zhang, Y.P. and Bonatto, S.L. 2012. Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics* 28: 437-459.

Greene, H.W. 1986. Natural history and evolutionary biology. p. 99-108. In Feder, M.E.; Lader, G. V. Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates. The University of Chicago Press, Chicago.

Greene, H.W. 1997. Snakes: the evolution of mystery in nature. University of California Press, Berkeley, 351 pp.

Greene, H.W. and Jaksic, F.M. 1992. The feeding behavior and natural history of two Chilean snakes, *Philodryas chamissonis* and *Tachymenis chilensis* (Colubridae). *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 485-493.

Hampton, P.M. 2014. Allometry of cranial morphology, gape size and ingestion performance in the banded watersnake (*Nerodia fasciata*) feeding on two types of prey. *Journal of Experimental Biology* 217: 472-478.

Hampton, P. e Kalmus, T. 2014. The allometry of cranial morphology and gape size in red-bellied mudsnakes (*Farancia abacura*). *Herpetologica*, 70: 290-297.

Hartmann, P.A.; Marques, O.A.V. 2005. Diet and habitat use of two sympatric species of *Philodryas* (Colubridae), in south Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 25-31.

Hartmann, P.F.; Hartmann, M.T. e Martins, M. 2009 a. Ecologia e história natural de uma taxocenose de serpentes no Núcleo Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, no sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 9: 173-184.

Hartmann, P.F.; Hartmann, M.T. e Martins, M. 2009 b. Ecology of a snake assemblage in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 49: 343-360.

Harvey, M.B. e Muñoz, A. 2004. A new species of *Tomodon* (Serpentes: Colubridae) from high elevations in the Bolivian Andes. *Herpetologica* 60: 364-372.

Hauzman E. 2014. Ecologia e evolução do sistema visual de serpentes Caenophidia: estudos comparativos da morfologia retiniana e genética de opsinas. Universidade de São Paulo. São Paulo. Tese de doutorado.

Jayne, B.C. e Bennett, A.F. 1990. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. *Evolution* 44: 1204-1229.

Jayne, B.C. e Herrmann, M.P. 2011. Perch size and structure have species-dependent effects on the arboreal locomotion of rat snakes and *Boa constrictors*. *The Journal of Experimental Biology* 214: 2189-2201.

Kelley, K.C.; Arnold, S.J. e Gladstone, J. 1997. The effects of substrate and vertebral number on locomotion in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Functional Ecology* 11: 18-198.

Klaczko, J.; Sherratt, E. e Setz, E.Z.F. 2016. Are diet preferences associated to skulls shape diversification in xenodontine snakes? *PLoS ONE* 11: 1-12.

Klauber, L. 1956. Rattlesnakes. Their Habits, Life Histories, and Influence on Mankind. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.

Kohlsdorf, T.; Grizante, M.B.; Navas, C.A. e Herrel, A. 2008. Head shape evolution in Tropidurinae lizards: does locomotion constrain diet? *Journal of Evolutionary Biology* 21: 781-790.

Lindell, L.E. 1994. The evolution of vertebral number and body size in snakes. *Functional Ecology* 8: 708-719.

Lillywhite, H.B. e Henderson, R.W. 1993. Behavioral and functional ecology of arboreal snakes. In: *Snakes: Ecology and evolutionary Biology*. Seigel, R.A.; Collins, J.T. e Novak, S.S. (Eds.), pp. 422-477. New York, MacMillan Publ. Co.

Liu, Y.; Ding, L.; Lei, J.; Zhao, E. e Tang, Y. 2012. Eye size variation reflects habitat and daily activity patterns in colubrid snakes. *Journal Of Morphology* 273: 883-893.

Marques, O.A.V.; Eterovic, A. e Sazima, I. 2001. *Serpentes da Mata Atlântica: guia ilustrado para a Serra do Mar*. Holos, Ribeirão Preto.

Marques, O.A.V.; Sazima, I. 2004. História Natural dos Répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins. p. 257-277. In: Marques, O. A. V.; Duleba, W. (Org.). *Estação Ecológica Juréia-Itatins: Ambiente Físico, Flora e Fauna*. Holos.

Marques, O.A.V.; Martins, M.; Develey, P.F.; Macarrão, A.; Sazima, I. 2012. The golden lancehead *Bothrops insularis* (Serpentes: Viperidae) relies on two seasonally plentiful bird species visiting its island habitat. *Journal of Natural History* 46: 885-895.

Martins, M.; Araújo, M.S.; Sawaya, R.J. e Nunes, R. 2001. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (Bothrops). *Journal of Zoology* 254:529–538.

Martins, M. e Oliveira M.E. 1999. Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonia, Brazil. *Herpetological Natural History* 6: 78-150.

Moura, R.M. 2011. *Herpetofauna da Serra do Brigadeiro, um remanescente de Mata Atlântica em Minas Gerais, Sudeste do Brasil*. Universidade Federal de Viçosa. Minas Gerais. Dissertação de mestrado.

Myers, C.W. and Donnelly, M.A. 1996. A New Herpetofauna from Cerro Yaví, Venezuela: First Results of the Robert G. Goelet American Museum-TERRAMAR Expedition to the Northwestern Tepuis. *American Museum Novitates* 3172: 1-56.

Mushinsky, H.R. 1987. Foraging ecology. p. 302-334. In: Seigel, R.A.; Collins, J.T.; Novak, S.S. *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. MacMillan Publishing Company, New York.

Oliveira, J.L.; Borges, M. and Marques, O.A.V. 2003. *Gomesophis brasiliensis*. Reproduction and diet. *Herpetological Review* 34: 251.

Oliveira, L.; Jared, C.; Prudente, A.L.C.; Zaher, H. e Antoniazzi, M.M. 2008. Oral glands in dipsadine “goo-eater” snakes: Morphology and histochemistry of the infralabial glands in *Atractus reticulatus*, *Dipsas indica*, and *Sibynomorphus mikanii*. *Toxicon* 51: 898-913.

Pearson, D.; Shine, R. e How, R. 2002. Sex-specific niche partitioning and sexual size dimorphism in Australian pythons (*Morelia spilota imbricata*). *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 113-125.

Pizzatto, L.; Almeida-Santos; S.M. e Shine, R. 2007. Life-history adaptations to arboreality in snakes. *Ecology* 88: 359-366.

Pizzatto, L.; Marques, O.A.V. e Martins, M. 2007. Ecomorphology of boine snakes, with emphasis on South American forms. Pp. 35-48, in Henderson, R.W., Powell, R. (Eds.), *Biology of the Boas and Pythons*. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain.

Pough, F.H.; Groves, J.D. 1983. Specialization of the body form and food habits of snakes. *Am. Zoologist*, 23: 443-454.

Pyron, R.A.; Burbrink, F.T. e Wiens, J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 13: 93.

Rocha, C.F.D. e Vrcibradic, D. 1998. Reptiles as predators of vertebrates and as preys in a restinga habitat of southeastern Brazil. *Journal of the Brazilian Association for Advancement of Science* 50: 364-368.

Ruffato, R.; Di-Bernardo, M. e Maschio, G.F. 2003. Dieta de *Thamnodynastes strigatus* (Serpentes, Colubridae) no sul do Brasil. *Phyllomedusa* 2: 27-34.

Saint Girons, H. 1978. Morphologie externe comparée et systématique des Viperes d'Europe (Reptilia, Viperidae). *Revue Suisse Zoologie* 85: 565-595.

Sazima, I. 1989. Feeding behavior of the snail-eating snake, *Dipsas indica*. *Journal of Herpetology* 23: 464-466.

Scartozzoni, R.R. e Marques, O.A.V. 2004. Sexual dimorphism, reproductive cycle, and fecundity of the water snake *Ptychophis flavovirgatus* (Colubridae, Xenodontinae). *Phyllomedusa* 3: 69-71.

Scartozzoni, R.R. 2005. Morfologia de serpentes aquáticas neotropicais: um estudo comparativo. Universidade de São Paulo. São Paulo. Dissertação de mestrado.

Scartozzoni, R.R. 2009. Estratégias reprodutivas e ecologia alimentar de serpentes aquáticas da tribo Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae). Universidade de São Paulo. São Paulo. Tese de doutorado.

Sheehy, C.M.; Albert, J.S. e Lillywhite, H.B. 2016. The evolution of tail length in snakes associated with different gravitational environments. *Functional Ecology* 30: 244-254.

Shine, R.; Olsson, M.M.; Moore, I.T.; LeMaster, M.P. and Mason, R.T. 1999. Why do male snakes have longer tails than females? *Proceedings of the Royal Society Series B* 266: 2147-2151.

Shine, R. 2000. Vertebral numbers in male and female snakes: the roles of natural, sexual, and fecundity selection. *J. Evol. Biol.* 13: 455–465

Strüssmann, C. e Sazima, I. 1990. Esquadrinhar com a cauda: uma tática de caça da serpente *Hydrodynastes gigas* no Pantanal, Mato Grosso. *Memórias do Instituto Butantan* 52: 57-61.

Strüssmann, C.; Brito, E.S. e Marques, O.A.V. 2013. What do water snakes eat? First report of predation by a Neotropical Hydropsini snake on giant earthworms (Glossoscolecidae). *Salamandra* 49: 48-50.

Torello-Viera, N.F. Atividade diária de dispadídeos neotropicais. Universidade Estadual Paulista. São Paulo. Dissertação de Mestrado.

Uetz, P. e Hošek, J. 2016. (eds.), *The Reptile Database*, <http://www.reptile-database.org>, accessed April 17, 2016.

Valenzuela-Dellarossa, G.; Núñez, H.; Heibl, C.; e Ortiz, J.C. 2010. Reptilia, Serpentes, Colubridae, *Tachymenis* Wiegmann, 1836: Latitudinal and altitudinal distribution extension in Chile. *Check List* 6: 5-6.

Vidal, N.; Dewynter, M. e Gower, D.J. 2010. Dissecting the major American snake radiation: A molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). *Comptes Rendus Biologies* 333: 48-55.

Vitt, L.J. 1983. Ecology of an anuran-eating guild of terrestrial tropical snakes. *Herpetologica* 39: 52-66.

Walker, W.F. 1945. A study of the snake, *Tachymenis peruviana* Weimann and its allies. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 96: 1-76.

Winkler, F.J.M.; Waltenberg, L.M.; Almeida-Santos, P.; Nascimento, D.S.; Vrcibradic, D. e Sluys, M.V. 2011. New records of anuran prey for *Thamnodynastes strigatus* (Günther, 1858) (Serpentes: Colubridae) in a high-elevation area of southeast Brazil. Herpetology Notes 4: 123-124.