

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 21/10/2023



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

Silara Fatima Batista

História Natural e Ecomorfologia de Serpentes da Tribo Xenodontini

São José do Rio Preto

2021

Silara Fatima Batista

História Natural e Ecomorfologia de Serpentes da Tribo Xenodontini

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

Financiadora: CAPES

Orientador: Prof. Dr. Otavio Augusto Vuolo Marques

Coorientador: Prof. Dr. Marcio Roberto Costa Martins

São José do Rio Preto

2021

B333h

Batista, Silara Fatima

História Natural e Ecomorfologia de Serpentes da Tribo
Xenodontini / Silara Fatima Batista. -- São José do Rio Preto, 2021
285 f. : il., tabs.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio
Preto

Orientador: Otavio Augusto Vuolo Marques

Coorientador: Marcio Roberto Costa Martins

1. História Natural. 2. Serpentes. 3. Ecologia. 4. Evolução. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Ins Biociências

Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Silara Fatima Batista

História Natural e Ecomorfologia de Serpentes da Tribo Xenodontini

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

Financiadora: CAPES

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Otavio Augusto Vuolo Marques
UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto
Orientador

Prof^a. Dr^a. Laura Rodrigues Vieira de Alencar
Clemson University – Biological Sciences

Prof^a. Dr^a. Roberta Azeredo Murta da Fonseca
UFMS – Câmpus Pantanal

Prof^a. Dr^a. Christine Strüssmann
UFMT – Faculdade de Medicina Veterinária

Prof^a. Dr^a. Julia Klaczko
UNB – Instituto de Biologia

São Paulo

21 de outubro de 2021

Às serpentes, que há anos dão propósito e alegrias à minha carreira!

Aos meus pais e ao Luiz Fernando, que sempre me apoiaram em tudo!

AGRADECIMENTOS

Esta tese não seria o que é, se não fossem as muitas mãos e cérebros que me auxiliaram ao longo dos últimos anos, seja efetivamente “botando a mão na massa”, me ajudando com coletas e análises, seja dando opiniões e “insights” valiosíssimos, seja dando um abraço ou uma mensagem de conforto e força, seja dividindo uma cerveja nos inúmeros churrascos e bares. Peço desculpas antecipadamente se esqueci de nomear alguém, mas agradeço do fundo do meu coração sua ajuda, mesmo que nos finalmente da escrita da tese (*i.e.*, cabeça explodindo), eu tenha pesarosamente esquecido.

Agradeço ao meu orientador, Otavio Marques, pelos anos de parceria. Agradeço também ao meu co-orientador, Marcio Martins, pela importante ajuda com o segundo capítulo. Agradeço à Thais Sasso, pela ajuda com os dados de história natural de Xenodontini e pela parceria no mesmo capítulo. Agradeço ao futuro co-autor do capítulo três, Diogo B. Provete. Diogo, você foi essencial para a construção desse trabalho! Muito obrigada pelas conversas, pelos e-mails trocados e pela compreensão e paciência com minha pouca sabedoria evolutiva! Agradeço à Stephanie Kломann, minha primeira orientanda oficial, pela parceria desde sempre e pelo empenho em publicar seu TCC! Aprendi com você, tanto quanto você aprendeu comigo! Agradeço também ao Rodrigo Scartozzonii, que forneceu dados importantes de *Erythrolamprus frenatus*, que geraram o já publicado capítulo quatro.

Agradeço IMENSAMENTE aos integrantes do quarteto fantástico do qual faço parte, Karina, Lucas e Natália. A amizade (irmandade), apoio, compreensão, disponibilidade e carinho de vocês foi e é essencial, não só durante esses anos que compartilhamos a pós-graduação, mas na vida toda. Obrigada por sempre estarem presentes e por perto e pelas incontáveis correções, sugestões e ajuda que damos nos trabalhos de cada um (quase orientadores um do outro, rs), que

tenho certeza que nos tornaram melhores pesquisadores. Obrigada pelas risadas, pelo compartilhamento de raiva e perrengues, sorvetes, McDonalds e churrascos, mas também de ideias, de abraços e colo! Tenho certeza que levarei nossa amizade e parceria para o resto da vida!

Karina, obrigada por ter se tornado uma das pessoas mais importantes da minha vida. Você é uma mulher, mãe, profissional, ser humano, extraterrestre e o que mais for, maravilhosa! Te admiro demais!

Lucas, obrigada por compartilhar tanto álcool quanto pudemos! Por compartilhar raivas, frustrações, e “pesos mortos”, mas também risadas, piadas ruins e desenhos toscos! Melhor companheiro de trabalho, rolês e vizinhança que eu poderia ter!

Naty, obrigada pela força de ser feminista, o que sei que muitas vezes já testou seu psicológico. Você provavelmente não sabe, mas foi uma das mulheres que me inspirou e abriu minha cabeça para a importância do movimento, na sociedade, e mais precisamente, na minha vida!

Agradeço aos amigos do LEEV, pela troca de ideias, risadas, cafés e compartilhamento de espaço limitado, rs. Obrigada especialmente à Mariana e Maria José, pela amizade, ajuda e troca de ideias. Obrigada também Igor, Sérgio, Juliana, Ingrid, Bruna e Serena, pela companhia e cafés. Agradeço à Marta, pelo empenho em deixar o laboratório brilhando, mesmo que isso implique em trocar tudo de lugar. Agradeço à diretora Selma, pelo apoio desde a primeira vez que coloquei os pés no Buta.

Agradeço especialmente à Brenda, minha ex co-orientanda de PAP, quase filha, que queria muito mas muito mesmo ser minha amiga haha! Obrigada pela ajuda com a coleta de dados nos anos iniciais, pelo companheirismo e dedicação em aprender mais sobre as nossas amadas Xenodontini e pela amizade e bom coração. Obrigada por ter me ajudado a ser uma orientadora melhor!

Agradeço também à Cris Pires, pela amizade de anos, companheirismo, e pelas conversas aleatórias no Whatsapp que nunca começam com “oi” nem terminam com “tchau”, porque nós não precisamos disso!

Agradeço muito às pessoas que me deram abrigo em algum momento dessa tese! O teto, disponibilidade e hospitalidade de vocês foi essencial. Obrigada Patrícia Marinho, pela hospedagem nos primeiros meses de doutorado, pela amizade, conversas e risadas, e por dividir sua cama comigo! Obrigada Marcela Brasil, por gentilmente conseguir morada de baixo custo e perto do Museu Nacional no Rio de Janeiro (algo quase impossível) com seus tios. Obrigada Davi Candiani, por me hospedar em Belo Horizonte, compartilhar ideias, conversas aleatórias e cerveja.

Agradeço imensamente aos curadores e técnicos das coleções científicas que consultei: Felipe Grazziotin (e anteriormente, Giuseppe Puerto) e Valdir Germano do Instituto Butantan; Claudio Nicoletti de Fraga, Juliana e Sâmela do Museu Biológico Melo Leitão; Giselle Cotta e Flávia, da FUNED; Paulo Christiano Anchietta Garcia da UFGM; Luciana Barreto Nascimento da PUCMG; Paulo Passos, Pedro e Manuela, do Museu Nacional; Hussan Zaher e Aline do MZUSP; Paulo Roberto Manzani da ZUEC; Gláucia Pontes da PUCRS; Roberto Oliveira da Fundação Zoobotânica; Márcio Borges Martins da UFRGS; Rogério Pereira Bastos e Natan Maciel da UFG; Gustavo Graciolli e Thomas da UFMS; Selma Torquato da UFAL; Antônio Jorge Suzart Argôlo do MZUESC; Pedro Carneiro da UFPI; Renato Gomes Faria e Debora da UFS; Fernanda Werneck do INPA; e Jorge Willians e Leandro Alcarde do Museo de La Plata. Agradeço especialmente ao Pedro Pinna, pelas conversas e informações sobre Xenodontini, e ao “Val”, pelos vários ensinamentos e cervejas compartilhadas ao longo dos anos no Buta.

Agradeço aos membros da banca de qualificação, Vanessa K. Verdade e André Eterovic pelos valiosos comentários e sugestões em minha aula de Ecologia de Comunidades, que com certeza influenciarão minha docência subsequente. Agradeço às mulheres “porretas” que

compuseram a banca de defesa: Laura Alencar, Roberta Murta-Fonseca, Julia Klaczko e Christine Strüssmann. E agradeço também as igualmente “porretas” mulheres que aceitaram compor a banca de defesa como suplentes: Daniela França, Leticia Suero e Selma Almeida-Santos. Foi intencional desde o início compor uma banca exclusivamente de mulheres, pois tenho certeza absoluta que temos pesquisadoras excepcionais e distintas na academia o suficiente para isso. Além disso, a união faz a força e se tem uma coisa que precisamos em uma academia essencialmente machista e cheia de “broderagem” entre homens, é de união e força!

Por fim, e não menos importante (na verdade, o agradecimento mais importante de todos), agradeço IMENSAMENTE aos meus pais, Geraldo e Maria José e ao meu noivo/marido/namorado/companheiro, Luiz Fernando. O apoio, força, companheirismo e compreensão de vocês foi e é essencial em minha vida, principalmente durante os conturbados anos de pós-graduação. Agradeço especialmente ao “Xuxu” pelo amor, amizade e companheirismo ao longo de mais de uma década, pela paciência nos meses finais do doutorado, e pelos socorros com desenhos e imagens, com o detalhismo que só você tem!

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, à qual agradeço.

“[...] – Gostaria que isso não tivesse acontecido na minha época – disse Frodo.
– Eu também – disse Gandalf. – Como todos os que vivemos nestes
tempos. Mas a decisão não é nossa. Tudo o que temos de decidir é o que
fazer com o tempo que nos é dado.”

O Senhor dos Anéis – A sociedade do Anel

John Ronald Reuel Tolkien (2002, p. 70)

RESUMO

A História Natural é uma das ciências mais antigas e é base para o entendimento da biologia dos organismos. Igualmente, investigar padrões ecomorfológicos entre espécies fornece importantes informações sobre o papel dos organismos no ambiente. Estudar tais aspectos em serpentes é especialmente interessante, pois são diversas morfológica e ecologicamente. Dessa forma, o objetivo geral desta tese foi investigar os padrões de História Natural e mais especificamente Ecomorfologia em um clado amplamente distribuído e diverso de serpentes Neotropicais, a tribo Xenodontini. Isso foi alcançado (1) pela coleta de dados sobre a História Natural das serpentes da tribo - incluindo tamanho do corpo, uso de habitat e substrato, comportamentos defensivos, padrões de atividade diária, dieta e reprodução - por meio da análise de espécimes de coleções científicas e revisão da literatura, com os dados sendo inventariados e resumidos; (2) o uso de Métodos Filogenéticos Comparativos, para estabelecer a relação entre dieta e micro-habitat com a forma do corpo, além das taxas de mudança evolutiva neste traço; e, finalmente, (3) descrevendo padrões de dieta e uso do habitat em *Erythrolamprus frenatus*. São fornecidos dados de História Natural para 74 das 75 espécies da tribo, embora para algumas, somente dados morfológicos ou observações anedóticas estavam disponíveis. Serpentes da tribo são morfológicamente diversas, com espécies que vão de 20 cm à mais de 1 metro de comprimento rostro-cloacal e são essencialmente batracófagas e terrestres, habitando tanto áreas abertas como florestadas. Entretanto, especializações alimentares como ofiofagia e piscivoria estão presentes, além do hábito aquático em algumas espécies. A maioria das espécies é diurna, e usa achatamento lateral e dorsal do corpo como estratégias defensivas. Fecundidade é positivamente associada com o tamanho, pois espécies maiores produzem ninhadas maiores. O ciclo reprodutivo é contínuo na maioria das espécies e o dimorfismo sexual é encontrado em 18 delas. O micro-habitat influencia a forma do corpo e da

cabeça, mas a dieta não. A posição das espécies nos filomorfoespaços sugere evolução direcional no gênero *Xenodon*, como resultado da exploração de oportunidades ecológicas, como o hábito criptozoico e de comer ovos de Squamata. Também há um aumento nas taxas de evolução morfológica no gênero. Adicionalmente, é relatado que *E. frenatus* preda peixes alongados, sendo aquática e encontrada dentro ou próximo de corpos d'água. De maneira geral, a História Natural das serpentes da tribo Xenodontini é diversa e revela que, mesmo para espécies relativamente conhecidas, pouco se sabe sobre como os padrões morfológicos e ecológicos evoluíram. Portanto, estudos em contexto ecológico e evolutivo, tanto inter e intraespecíficos, ainda são necessários. De forma geral, a presente tese evidencia a relevância de estudos de História Natural para as Ciências Biológicas, e enfatiza a importância das coleções científicas como fonte primária de dados.

Palavras-chave: Serpentes. Dipsadidae. Dieta. Micro-habitat. Evolução.

ABSTRACT

Natural History is one of the oldest sciences, and is the basis for understanding the biology of the organisms. Likewise, investigating ecomorphological patterns between species provides important information on the role of organisms in the environment. Studying such aspects in snakes is especially interesting, because they are both morphologically and ecologically diverse. Thus, the general objective of this thesis was to investigate the patterns of Natural History, and more specifically Ecomorphology in a widely distributed and diverse clade of Neotropical snakes, the tribe Xenodontini. This was achieved by (1) gathering data on the Natural History of the snakes of the tribe - including body size, habitat and substrate use, defensive behaviors, daily activity patterns, diet and reproduction – by analyzing specimens from scientific collections and reviewing the literature, with data being inventoried and summarized; (2) using Phylogenetic Comparative Methods, for stabilishing the relationship between diet and microhabitat with body shape, as well as the evolutionary rates shifts in this trait, and, finally, (3) describing diet patterns and habitat use in *Erythrolamprus frenatus*. We provide Natural History data for 74 of the 75 species in the tribe, although for some, only morphological data or anecdotal observations were available. Snakes of the tribe are morphologically diverse, with species ranging from 20 cm to more than 1 meter in snout-vent length, and are essentially batracophagous and terrestrial, inhabiting both open and forested areas. However, dietary specializations such as ophiophagy and piscivory are also present, as is the aquatic habit in some species. Most species are diurnal, and use hooding and body flattening as defensive strategies. Fecundity is positively associated to size, as larger species produce larger offspring. Microhabitat influences the shape of the body and the head, but diet does not. The position of species in phylomorphospaces suggests directional evolution in the genus *Xenodon*, as a result of the exploration of ecological opportunities, such as the cryptozoic habit and

feeding on Squamata eggs. There is ALSO an increase in morphological evolution rates in this genus. Additionally, is reported that *E. frenatus* preys on elongated fish, being aquatic and inhabiting waterbodies or surroundings. In general, the Natural History of snakes of the tribe Xenodontini is diverse, and reveals that, even for relatively well-known species, little is known about how morphological and ecological patterns evolved. Therefore, studies on ecological and evolutionary contexts, both interespecific and intraspecifically, are still needed. Overall, the present thesis evinces the importance of the Natural History for Biological Sciences, and emphasizes the importance of scientific collections as primary source of data.

Keywords: Snakes. Dipsadidae. Diet. Microhabitat. Evolution.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

CAPÍTULO II

Figure 1 – Summary of Natural History in snakes of the tribe Xenodontini.	195
---	-----

CAPÍTULO III

Figure 1 – 2B-PLS plot capturing the covariation between diet matrix and body and head shape.	205
---	-----

Figure 2 – Phylomorphospace for head shape variables built with the first two axes of the phylogenetic Principal Component Analysis, showing the distribution of species in the reduced space with the phylogeny superimposed.	206
--	-----

Figure 3 – 2B-PLS plot capturing the covariation between microhabitat use matrix and body and head shape.	207
---	-----

Figure 4 – Phylomorphospace for the body shape variables built with the first two axes of the phylogenetic Principal Component Analysis, showing the distribution of species in the reduced space with the phylogeny superimposed.	208
--	-----

Figure 5 – Phylogenetic tree showing the results of the tip-and node-level evolution rate estimated using ridge regression for the phylogenetic principal components of the body shape variables.	210
---	-----

Figure S1 – Ordination diagram showing the result of the Phylogenetic aligned Components Analysis (PaCA) for body shape variables.	270
--	-----

CAPÍTULO IV

Figure 1 – (A): A juvenile specimen of *Erythrolamprus frenatus* showing the extension of the bright red ventral colour onto lateral margins (Photo: Ivan Sazima); (B): view of the ventral side of a *E. frenatus* specimen deposited in Para La Tierra, Paraguay (Photo: Helen Pheasey); (C): specimen of *E. frenatus* moving on a river in UHE Rosana, municipality of Rosana, SP, Brazil (Photo: Giuseppe Puorto); (D): individual of *Synbranchus marmoratus*, prey of *E. frenatus* (Photo: Efraim Penãranda).

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO II

Tabela 1 – Summary of Natural History in snakes of the tribe Xenodontini.	191
---	-----

CAPÍTULO III

Table S1 – Range and mean for each body shape variable for 46 species of tribe Xenodontini.	224
Table S2 – Matrix of diet data. The number in each prey category represents the total of records of this prey, in diet of 41 species of the tribe Xenodontini.	227
Table S3 – Matrix of microhabitat use data. The number in each microhabitat category represents the total of records of this microhabitat use, for 45 species of the tribe Xenodontini.	230
Table S4 – Table S2 and S3 References.	232

CAPÍTULO IV

Table 1 – Substrate use of <i>Erythrolamprus frenatus</i> .	275
Table 2 – Voucher, sex, snout-vent length (SVL) and prey found in stomach from specimens analyzed.	276

SUMÁRIO

1	CAPÍTULO I: Introdução Geral	18
1.1	História Natural: Definição, Histórico, Importância e Perspectivas	18
1.2	Ecomorfologia: Definição, Relevância e Métodos Filogenéticos Comparativos	21
1.3	Serpentes da Tribo Xenodontini	23
1.4	REFERÊNCIAS	26
2	CAPÍTULO II: Natural History of snake of the tribe Xenodontini	29
2.1	Abstract	30
2.2	Introduction	32
2.3	Material and Methods	33
2.4	Results	36
2.5	Discussion	121
2.6	References	126
2.7	Appendix I	190
3	CAPÍTULO III: Body shape of Neotropical snakes (Tribe Xenodontini) is related with microhabitat use and phylogeny	196
3.1	Abstract	197
3.2	Introduction	199
3.3	Material and Methods	201
3.4	Results	205
3.5	Discussion	211
3.6	References	214
3.7	Supplementary Material	224

4	CAPÍTULO V: Food habits and substrate use by the South American xenodontine snake <i>Erythrolamprus frenatus</i>, with comments on its brightly-coloured venter	271
4.1	Introduction	272
4.2	Material and Methods	273
4.3	Results	274
4.4	Discussion	276
4.5	References	278
4.6	Appendix I	282
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	284

1. CAPÍTULO I: INTRODUÇÃO GERAL

*Este texto foi redigido em formato de Divulgação Científica.

1.1 *História Natural: Definição, Histórico, Importância e Perspectivas*

A História Natural é a descrição do que os organismos fazem em seus ambientes naturais. Mas há uma ampla gama de definições do termo, que pode ser mais sintética, como “ecologia e etologia descritivas”, ou mais detalhada como “onde os organismos estão e o que eles fazem em seus ambientes naturais”. O fato é que, independentemente da definição, a História Natural pode ser definida como uma das ciências mais antigas da humanidade, sendo essencialmente descritiva^{13,30}.

Podemos dizer que a História Natural remonta à Pré-História, uma vez que não é raro encontrarmos em pinturas rupestres desenhos e esquemas até bastante elaborados de fauna e flora. E isso é bastante compreensível do ponto de vista de sobrevivência, já que conhecer e acumular conhecimento sobre a fauna e flora certamente maximizava a sobrevivência dos primeiros hominídeos. Já durante a Antiguidade, o acúmulo de dados de História Natural puramente descritivos, incluindo anatomia, comportamento e hábitos dos animais era socialmente bem-visto, e muitos pensadores como Aristóteles contribuíam notavelmente com tais descrições^{14,19}.

Na Idade Moderna e Contemporânea, podemos dizer que houve um “boom” nos estudos de História Natural: Naturalistas famosos como Carl Linnaeus, Jean Baptiste-Lamarck, Alexander von Humboldt, Charles Darwin, Alfred Russel Wallace e muitos outros dedicaram a vida aos estudos de História Natural, acumulando milhares de informações anatômicas, morfológicas,

comportamentais, taxonômicas e ecológicas. Além disso, contribuíram notavelmente para a consolidação de teorias biológicas importantes, como a da evolução, proposta por Darwin, ou a da Biogeografia, da qual Wallace foi precursor¹⁹.

Apesar desse histórico, estudos ecológicos e evolutivos com formulação de hipóteses ou que utilizam técnicas avançadas como biologia molecular têm sido supervalorizados, em detrimento da História Natural, relegada por ser uma ciência essencialmente observacional e descritiva. Isso é bastante preocupante, uma vez que a História Natural fornece dados básicos e fundamentais para que ciências mais complexas como ecologia, evolução, biologia molecular ou genética possam seguir avançando, originando mais e mais perguntas sobre os padrões e processos que governam a biodiversidade^{1,7,19,30}.

Por exemplo, em um ensaio singular¹³, Harry W. Greene, um grande naturalista da atualidade, apontou ao menos quatro razões pelas quais a descrição e observação da natureza ainda se faz necessária: (1) uma vez que todo organismo reflete sua História Natural, um panorama geral sobre esta é essencial para estudar qualquer organismo; (2) a descoberta de novos organismos ou mesmo de novos traços frequentemente influencia as hipóteses a serem testadas, redirecionando a ciência a todo momento; (3) o conhecimento geral sobre os organismos desperta a curiosidade, característica crucial de todo cientista e fonte de financiamento à pesquisa pela sociedade geral; (4) dados descritivos sobre a ecologia e comportamento dos organismos são inerentes a todo e qualquer esforço de conservação e manejo natural. Ademais, a História Natural teve, e ainda tem, papel crucial na formação das coleções científicas, que são fonte inesgotável de conhecimento. Estas coleções são a chave para o sucesso a longo prazo das pesquisas em História Natural e biologia integrativa, fornecendo uma infinidade de informações para os mais diversos tipos de pesquisas científicas, sejam elas descritivas como a História Natural, ou não¹³.

Dessa forma, diversos pesquisadores proeminentes na área, tais como Harry. W. Greene, Robert R. Ricklefs, Laurie J. Vitt, Richard Bruce Bury e Mary E. Sunderland têm escrito ensaios e revisões em revistas científicas igualmente distintas, argumentando sobre a necessidade e importância da ciência voltar sua atenção, esforços e financiamentos para estudos de História Natural. A intenção é manter o arcabouço de informações biológicas regularmente renovado, e possibilitar que novas perguntas e hipóteses sejam formuladas. Adicionalmente, trabalhos recentes propõem parcerias e técnicas avançadas de informatização e compartilhamento de dados das coleções científicas, visando aumentar sua utilização e disponibilidade, bem como incrementar o volume de dados. Outros trabalhos investigam e quantificam as de revistas científicas que incentivam o depósito de material testemunho (isto é, os organismos utilizados na pesquisa em questão), argumentando que tal incentivo tem o poder de renovar e incrementar periodicamente o acervo das coleções científicas^{1,2,21}.

De todo modo, todo esse esforço tem um objetivo fundamental, uma pedra angular: chamar atenção da comunidade científica para a importância da História Natural como ciência fundamental, que subjaz todas as outras. Ou seja, se não estimularmos a investigação pura e descritiva dos organismos e suas relações com seus ambientes naturais, tais como as descrições da História Natural, avanços metodológicos ou intelectuais serão limitados em um futuro cada vez mais próximo. Uma maneira mais efetiva de fazer isso é estimulando alunos em nível de graduação a direcionarem suas pesquisas e/ou trabalhos de conclusão de curso para estudos de História Natural, utilizando acervos de coleções científicas em Museus e Universidades. Entretanto, para tal, é necessário que tais estudos sejam viabilizados e financiados com a mesma importância dos estudos de teste de hipóteses, e ao mesmo tempo, valorizados como resultados de impacto e publicados em revistas de grande alcance. Não obstante, o próprio material de estudo, ou seja, as

coleções científicas, precisam de um aporte imenso de valorização e recursos, dado que constituem ricas bibliotecas de conhecimento biológico^{16,27,28,29,30,35}.

O fato é que, para que isso seja alcançado, há um longo caminho a se percorrer. Este caminho passa pelo resgate da História Natural como ciência contemporânea, sendo creditada e apoiada de acordo; pela sua valorização científica, sendo novamente apreciada e aceita em revistas de bom impacto; e pela sua valorização cultural e social, sendo financiada e valorizada pelas agências de fomento, bem como pela população em geral, que sempre teve interesse nesse conhecimento. Basta iniciar uma conversa sobre animais com qualquer pessoa, seja um jovem ou um idoso, para ver os olhos brilharem de curiosidade e interesse!

Neste âmbito, o segundo capítulo desta tese, intitulado “Natural History of snakes of the tribe Xenodontini” tem por objetivo principal descrever padrões de História Natural das serpentes da tribo Xenodontini (melhor apresentada abaixo), discutindo a frequência de determinados hábitos, além de sumarizar as informações em listas de espécies, tabela e figura, onde os padrões são facilmente visualizados para cada espécie.

1.2 *Ecomorfologia: Conceitos, Relevância e Métodos Filogenéticos Comparativos*

Se por um lado a História Natural é uma ciência essencialmente descritiva, por outro, a Ecomorfologia é um ramo da Ecologia que pode ter outras abordagens, podendo testar hipóteses. A Ecomorfologia pode ser definida brevemente como a associação entre um determinado fator ecológico (dieta, uso do habitat, reprodução, etc.) com a morfologia dos organismos. Estudos ecomorfológicos tiveram início na década de 1950, e têm sido realizados principalmente com vertebrados, como aves, peixes, anfíbios e répteis. Contudo, seu foco inicial era observar e

mensurar padrões ecomorfológicos atuais e sua implicação no ambiente. Estudos ecomorfológicos podem sugerir, por exemplo, relações de causa e efeito, tais como associação entre tamanho e formato da cabeça e o alimento. Já foi constatado, por exemplo, em uma espécie de serpente, que os machos possuem a cabeça maior e alimentam-se de peixes alongados no plano vertical. Por outro lado, as fêmeas apresentam cabeça mais estreita e comprida, e alimentam-se de presas mais alongadas e/ou compridas, como outras serpentes³². Tais estudos, por sua vez, foram essenciais para a formulação de hipóteses ecológicas como aquelas relacionadas à partição de nicho ecológico, exclusão competitiva ou dimorfismo sexual^{17,25,34}. Entretanto, muitas vezes não é tão simples fazermos tais associações. Por exemplo, em um primeiro momento pode parecer que um determinado animal aquático não parece ter sua morfologia tão adequada àquele ambiente. Assim, deve-se levar em consideração a perspectiva evolutiva, ou seja, o morfotipo do organismo é selecionado ao longo do tempo por diversas pressões atuando em conjunto, tais como hábitat, disponibilidade de alimento, entre outros, que podem ter atuado no passado, e que, portanto, não as identificamos de imediato. Por esse motivo, quando analisamos um organismo, devemos levar em consideração todos esses fatores pretéritos^{3,4,5,6,10,15}.

Assim sendo, não podemos esquecer que as espécies não são unidades amostrais independentes. Isto é, parte da variação morfológica e ecológica de cada espécie é frequentemente devida à sua história evolutiva compartilhada com espécies aparentadas. Por exemplo, dentro de um mesmo gênero de espécies, é esperado que espécies mais próximas filogeneticamente sejam mais parecidas entre si, do que com aquelas mais distantes^{11,24}.

Para solucionar isso, podemos utilizar Métodos Filogenéticos Comparativos. Tais métodos podem ser definidos como testar as espécies em um quadro histórico, com o objetivo de elucidar os mecanismos na origem da diversidade da vida¹¹. Embora “pensar filogeneticamente” nos traços

ecológicos e morfológicos date desde Darwin, esse pensamento só foi melhor elaborado a partir da década de 1960, com o desenvolvimento de métodos estatísticos, sendo efetivamente impulsionado a partir de análises tais como os Contrastes Filogenéticos Independentes, desenvolvidas por Felsenstein na década de 1980¹¹. De maneira geral, tais métodos analisam a evolução de um determinado traço (ou sua variação em relação às outras espécies) a partir da covariância entre a matriz de traços entre espécies, e a matriz de distâncias filogenéticas, ou seja, os comprimentos dos ramos de uma árvore filogenética. Nos últimos anos, diversos outros métodos têm sido propostos, melhorando bastante a acurácia estatística e aumentando a gama de perguntas que podem ser respondidas^{11,15,20,24}.

Visto que nenhuma pergunta ecomorfológica pode ser respondida sem levar em conta a história evolutiva compartilhada entre as espécies, o terceiro capítulo dessa tese, intitulado “Body shape of Neotropical snakes (Tribe Xenodontini) is related with microhabitat use and phylogeny”, tem por objetivo principal responder às seguintes perguntas: (1) a dieta e o uso do hábitat pelas espécies de serpentes da tribo Xenodontini influenciam a morfologia destas?; e (2) especialização morfológica produz aumento nas taxas evolutivas deste traço? Tais perguntas são respondidas por meio da utilização de Métodos Filogenéticos Comparativos modernos, discutindo as implicações ecológicas das respostas e suas possíveis causas, com base no extenso arcabouço de informações de História Natural sobre estas serpentes, apresentado no segundo capítulo.

1.3 Serpentes da Tribo Xenodontini

A tribo Xenodontini é uma das 14 tribos de serpentes da família Dipsadidae. Esta família é dividida em duas subfamílias, Dipsadinae e Xenodontinae, e nesta está alocada a tribo Xenodontini.

Esse grupo de serpentes é considerado monofilético, ou seja, compartilham um ancestral comum e conta atualmente com três gêneros: *Lygophis*, *Xenodon* e *Erythrolamprus*, compostos oito, 12 e 55 espécies, respectivamente^{12,22,32}. Tal tribo possui ampla distribuição ao longo das Américas Central e do Sul, além de grande diversidade de hábitos de vida, com variações na dieta, uso do ambiente, forma do corpo, reprodução e comportamento defensivo^{12,22,23}.

Em relação à dieta, há espécies bastante generalistas quanto ao tipo de presa, predando anfíbios anuros, lagartos, peixes e ovos em diferentes proporções. Há, ainda, algumas poucas espécies que predam ocasionalmente mamíferos ou aves, presas consideradas “perigosas”, uma vez que oferecem maior risco de retaliação. Por outro lado, há espécies bastante especializadas, como a falsa coral *Erythrolamprus aesculapii*, que preda quase que exclusivamente outras serpentes sendo, portanto, considerada ofiófaga. Estas serpentes podem, inclusive, predar outras serpentes quase do próprio tamanho, utilizando-se de estratégias comportamentais durante a deglutição, fazendo com que a presa fique em zigue-zague dentro de seu estômago. Outra especialização alimentar presente em representantes da tribo Xenodontini é a preferência por sapos cururus do gênero *Rhinella*. Espécies do gênero *Xenodon* apresentam especialização no comportamento e na dentição para subjugar estes sapos. Não é incomum ver serpentes desse gênero abocanhando os sapos e virando-os, para que fiquem com a barriga voltada para cima. Essas serpentes possuem um dente mais desenvolvido na parte superior posterior da boca, e, com o sapo de barriga para cima, conseguem furar sua barriga. Dessa forma, além de evitar que o sapo apresente o comportamento defensivo de se inflar, o contato com as glândulas paratóides (secretores de toxinas, localizadas atrás dos olhos) é minimizado, aumentando, assim, a palatabilidade da presa^{8,9,18}.

Acerca do uso do ambiente, a maioria das serpentes da tribo é considerada terrestre ou semi-aquática, embora algumas espécies do gênero *Xenodon* possam também ser consideradas

criptozoicas, isso é, locomovem-se sob o folhiço ou em meio ao solo arenoso. No caso das serpentes terrestres, estas habitam os mais diversos micro-habitats, como o chão da floresta, pastos e áreas abertas, bem como ambientes pedregosos ou rupestres. Serpentes da tribo consideradas aquáticas ou semi-aquáticas são frequentemente encontradas dentro de cursos d'água ou próximo a estes, forrageando peixes ou anfíbios anuros.

A forma do corpo é outro aspecto bastante variável entre as espécies da tribo, apresentando desde espécies com mais de um metro de comprimento quando adultas, como *Xenodon severus*, até espécies diminutas com menos de 20 centímetros, como *Erythrolamprus torrenicola*. Além disso, o formato da cabeça pode variar bastante, como em algumas espécies do gênero *Xenodon*, popularmente conhecidas como “narigudas”, por possuírem uma escama diferenciada e pontuda na extremidade do focinho, que lembra um nariz empinado, apropriado para escavar.

O modo reprodutivo não é tão variável, uma vez que todas as espécies são consideradas ovíparas, ou seja, botam ovos. Contudo, a fecundidade, isto é, a quantidade ou tamanho dos ovos que são ovipostos, pode variar bastante em relação ao tamanho das espécies, já que fêmeas maiores costumam ter capacidade reprodutiva maior²⁶. Por fim, serpentes da tribo Xenodontini também apresentam alguma variação quanto ao comportamento defensivo frente a predadores, podendo achatar seu pescoço, num comportamento conhecido como “hooding”, ou achatar o corpo contra o chão. Ambos os comportamentos têm o objetivo de fazer com que a serpente pareça maior para o predador. Além disso, algumas espécies também expõem o ventre aposemático (que apresenta cores chamativas), numa tentativa de transmitir um alerta de perigo (“sou venenosa!”, ou “tenho gosto ruim!”) ao predador.

Dada toda essa variação, o objetivo principal dessa tese foi sumarizar e descrever novos dados de História Natural para as serpentes da tribo Xenodontini (como exposto no item 1.1), além

de investigar os padrões ecomorfológicos de dieta e uso do habitat pelas espécies, sob uma perspectiva filogenética comparativa (como exposto no item 1.2). Adicionalmente, no capítulo quatro, investigamos a variação alimentar e de uso do substrato em *E. frenatus*, uma espécie pouquíssima amostrada em coleções científicas, mas que exibe prevalências bem marcadas quanto ao uso do hábitat/substrato e item alimentar predominante na dieta.

1.4 REFERÊNCIAS

1. BAKKER, Freek T. et al. The Global Museum: Natural History collections and the future of evolutionary biology and public education. **PeerJ Preprints**, v. 7, 2019.
2. BALKE, Michael et al. Biodiversity into your hands-A call for a virtual global Natural History ‘metacollection’. **Frontiers in Zoology**, v. 10, n. 1, p. 1-9, 2013.
3. BARR, W. AndreW. Ecomorphology. **Methods in Paleoecology**, p. 339-349, 2018.
4. BETZ, Oliver. Ecomorphology: Integration of form, function, and ecology in the analysis of morphological structures. **Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie**, v. 15, p. 409-416, 2006.
5. BOCK, Walter J.; VON WAHLERT, Gerd. Adaptation and the form-function complex. **Evolution**, p. 269-299, 1965.
6. BOCK, Walter J. Concepts and methods in ecomorphology. **Journal of Biosciences**, v. 19, n. 4, p. 403-413, 1994.
7. BURY, R. Bruce. Natural History, field ecology, conservation biology and wildlife management: time to connect the dots. **Herpetological Conservation and Biology**, v. 1, n. 1, p. 56-61, 2006.
8. MICHAUD, E. J.; DIXON, J. R. Prey items of 20 species of the neotropical colubrid snake genus *Liophis*. **Herpetological Review**, v. 20, n. 2, p. 39-41, 1989.
9. DOS SANTOS JORDÃO, Rosana. **Estudo comparativo da alimentação e da reprodução de *Waglerophis merremii* e *Xenodon neuwiedii* (Serpentes: Colubridae)**. 1997. Tese de Doutorado.

10. FEILICH, Kara L.; LÓPEZ-FERNÁNDEZ, Hernán. When does form reflect function? Acknowledging and supporting ecomorphological assumptions. **Integrative and Comparative Biology**, v. 59, n. 2, p. 358-370, 2019.
11. GARAMSZEGI, László Zsolt (Ed.). **Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology: concepts and practice**. Springer, 2014.
12. GRAZZIOTIN, Felipe G. et al. Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. **Cladistics**, v. 28, n. 5, p. 437-459, 2012.
13. GREENE, Harry. W. Organisms in nature as a central focus for biology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 20, n. 1, p. 23-27, 2005.
14. KOHN, Alan J. Natural History and the necessity of the organism. **American Zoologist**, v. 29, n. 3, p. 1095-1103, 1989.
15. KOTRSCHAL, K. M.; MOTTA, P. J. Correlative, experimental, and comparative evolutionary approaches in ecomorphology. **Netherlands Journal of Zoology**, v. 42, n. 2-3, p. 400-415, 1991.
16. KRUPA, James J. The importance of naturalists as teachers & the use of Natural History as a teaching tool. **The American Biology Teacher**, v. 62, n. 8, p. 553-558, 2000.
17. LEISLER, B.; WINKLER, H. Results and concepts in the ecomorphology in birds. **Journal fur Ornithologie**, v. 132, n. 4, p. 373-425, 1991.
18. MARQUES, Otávio Augusto Vuolo; PUORTO, Giuseppe. Dieta e comportamento alimentar de *Erythrolamprus aesculapii*, uma serpente ofiófaga. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 54, n. 2, p. 253-259, 1994.
19. MARTINS, Marcio; ALENCAR, Laura R. V.; PRADO, Cynthia P. A.; ROSSA-FERES, Denise. A importância da História Natural para a Herpetologia. In: **Herpetologia Brasileira e Contemporânea**. TOLEDO, Luís Felipe (org). Sociedade Brasileira de Herpetologia, pp. 177-188, 2021.
20. MOEN, Daniel S. What determines the distinct morphology of species with a particular ecology? The roles of many-to-one mapping and trade-offs in the evolution of frog ecomorphology and performance. **The American Naturalist**, v. 194, n. 4, p. E81-E95, 2019.
21. MONFILS, Anna K. et al. Natural History collections: teaching about biodiversity across time, space, and digital platforms. **Southeastern Naturalist**, v. 16, n. sp10, p. 47-57, 2017.

22. MORAES, Leandro JCL et al. Systematics of the rare Amazonian genus *Eutrachelophis* (Serpentes: Dipsadidae), with an emended diagnosis for *Eutrachelophis papilio*. **Zoologischer Anzeiger**, v. 295, p. 191-204, 2021.
23. NOGUEIRA, Cristiano C. et al. Atlas of Brazilian snakes: verified point-locality maps to mitigate the Wallacean shortfall in a megadiverse snake fauna. **South American Journal of Herpetology**, v. 14, n. sp1, p. 1-274, 2019.
24. NUNN, Charles L. **The comparative approach in evolutionary anthropology and biology**. University of Chicago Press, 2011.
25. PERES-NETO, Pedro. Alguns métodos e estudos em ecomorfologia de peixes de riachos. **Oecologia Brasiliensis**, v. 6, n. 1, p. 7, 1999.
26. PIZZATTO, Ligia; MARQUES, Otavio AV. Interpopulational variation in reproductive cycles and activity of the water snake *Liophis miliaris* (Colubridae) in Brazil. **The Herpetological Journal**, v. 16, n. 4, p. 353-362, 2006.
27. RICKLEFS, Robert E. Naturalists, Natural History, and the Nature of Biological Diversity: (**American Society of Naturalists Address**). 2012.
28. SALVADOR, Rodrigo B.; CUNHA, Carlo M. Natural History collections and the future legacy of ecological research. **Oecologia**, v. 192, n. 3, p. 641-646, 2020.
29. SUNDERLAND, Mary E. Teaching Natural History at the Museum of Vertebrate Zoology. **The British Journal for the History of Science**, v. 46, n. 1, p. 97-121, 2013.
30. SUNDERLAND, Mary E.; KLITZ, Karen; YOSHIHARA, Kristine. Doing Natural History. **BioScience**, v. 62, n. 9, p. 824-829, 2012.
31. UETZ, Peter.; FREED, Paul; HOSEK, Jirí. (eds.). **The Reptile Database**. <http://www.reptile-database.org>. Acesso em: 30 de outubro de 2021.
32. VINCENT, Shawn E.; HERREL, Anthony; IRSCHICK, Duncan J. Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). **Journal of Zoology**, v. 264, n. 1, p. 53-59, 2004.
33. VITT, Laurie J. Walking the natural-history trail. **Herpetologica**, v. 69, n. 2, p. 105-117, 2013.
34. WAINWRIGHT, PETER C. Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems. **American Zoologist**, v. 31, n. 4, p. 680-693, 1991.
35. WESTGARTH-SMITH, A. R. Teaching Natural History in undergraduate biology courses. **Biologist**, v. 50, n. 3, p. 103, 2003.

5.5 References

- Beebe, W. (1946): Field notes on the snakes of Kartabo, British Guiana, and Caripito, Venezuela. *Zoologica* **31**:11-52.
- Bernini, F., Candioto, A., Nardi, P.A., Rossi, S., Razzetti, E. (2006): Reptiles in the diet of a *Oncorhynchus mykiss* (Osteichthyes: Salmonidae) naturalized population in Piedmont (N Italy). *Acta Herpetologica* **1**: 61-63.
- Brodie III, E.D. (1993): Differential avoidance of coral snake banded patterns by free-ranging avian predators in Costa Rica. *Evolution* **47**: 227-235.
- Brodie III, E.D., Janzen, F.J. (1995): Experimental studies of coral snake mimicry: generalized avoidance of ringed patterns by free-ranging avian predators. *Functional Ecology* **9**: 186-190.
- Dixon, J.R. (1989): A key and checklist to the neotropical snake genus *Liophis* with country lists and maps. *Smithsonian Herpetological Information Series* **79**:1–40.
- Fernandes, D.S., Germano, V.J., Fernandes, R., Franco, F.L. (2002): Taxonomic status and geographic distribution of the lowland species of the *Liophis cobella* group with comments on the species of the Venezuelan Tepuis (Serpentes, Colubridae). *Boletim do Museu Nacional* **481**: 1-14.
- Forlani, M.C., Bernardo, P.H., Haddad, C.F.B., Zaher, H. (2010): Herpetofauna do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* **10**: 265-309.
- França, R.C., Germano, C.E.S., França, F.G.R. (2012): Composition of a snake assemblage inhabiting an urbanized area in Atlantic Forest of Paraíba State, Northeast Brazil. *Biota Neotropica* **12**: 1-13.

- Giraud, A.R (2001): La diversidad de serpientes de la selva Paranaense y del Chaco húmedo (Argentina): Taxonomía, biogeografía y conservación. Corrientes: LOLA, 281 p.
- Graham, J.B., Baird, T.A. (1984): The transition to the air breathing in fishes: III. Effects of body size and aquatic hypoxia on the aerial gas exchange of the swamp eel *Synbranchus marmoratus*. Journal of Experimental Biology **108**: 357-375.
- Hartmann, P., Marques, O.A.V. (2005): Diet and habitat use of two sympatric species of *Philodryas* (Colubridae), in South Brazil. Amphibia-Reptilia **26**: 25-31.
- Marques, O.A.V., Eterovic, A.; Sazima, I. (2019): Serpentes da Mata Atlântica: Guia ilustrado para as florestas costeiras do Brasil. Cotia: Ponto A, 319 p.
- Marques, O.A.V., Eterovic, A., Nogueira, C.C., Sazima, I. (2015): Serpentes do cerrado: guia ilustrado. Holos, Ribeirão Preto, 205p.
- Marques, O.A.V., Sazima, I. (2004): História Natural dos Répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins. IN: Marques O.A.V., Duleba, W. (Eds.), Estação Ecológica Juréia-Itatins: Ambiente Físico, Flora e Fauna. Holos, Ribeirão Preto. p. 257-277.
- Marques, O.A.V., Souza, V.C. (1992): Nota sobre a atividade alimentar de *Liophis miliaris* no ambiente marinho (Serpentes, Colubridae). Revista Brasileira de Biologia **53**: 645-648.
- Marques, O.A.V., Muniz-da-Silva, D.F., Barbo, F.E., Travaglia, S.R., Maia, D.C., Almeida-Santos, S.M. (2014): Ecology of the Colubrid Snake *Spilotes pullatus* from the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. Herpetologica **70**: 407-416.
- Marques, O.A.V., Sawaya, R.J., Stender-Oliveira, F., França, F.G.R. (2006): Ecology of the colubrid snake *Pseudablabes agassizii* in south-eastern South America. Herpetological Journal **16**: 37-45.

- Martins, M. (1996): Defensive tactics in lizards and snakes: the potential contribution of the Neotropical fauna. IN: Del-Claro K (ed): Anais do XIV Encontro Anual de Etologia. Sociedade Brasileira de Etologia, Universidade Federal de Uberlândia, Brasil. p.185-199.
- Martins, M., Marques, O.A.V., Sazima, I. (2002): Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*. IN: Schuett G.W., Hoggren M., Douglas M.E., and Greene H.W. (Eds.): Biology of the Vipers. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain.
- Martins, M., Oliveira, M.E. (1999): Natural history of snakes in forests of the Manaus Region, Central Amazonia, Brazil. Herpetological Natural History **6**: 78–150.
- Neill, W.T. (1964): Taxonomy, natural history, and zoogeography of the Rainbow Snake, *Farancia erytrogramma* (Palisot de Beauvois). American Midland Naturalist **71**: 257-295.
- Orofino, R.P., Pizzato, L., Marques, O.A.V. (2010): Reproductive biology and food habits of *Pseudoboa nigra* (Serpentes, Dipsadidae) from Brazilian cerrado. Phyllomedusa **9**: 53-61.
- Pizzato, L.P. (2003): Reprodução de *Liophis miliaris* (Serpentes: Colubridae) no Brasil: influência histórica e variações geográficas. M.Sc. Thesis. Universidade Estadual de Campinas.
- Pfennig, D.W., Harcombe, W.R., Pfenig, K.S. (2001): Frequency-dependent Batesian mimicry. Nature **410**: 323.
- Reinert, H.K. (1993): Habitat selection in snakes. IN: Seigel, R.A., Collins, J.T. (Eds): Snakes: Ecology & Behavior. New York, McGraw-Hill Inc. p. 201-233.
- Richmond, N. D. (1945): The habits of the rainbow snake in Virginia. Copeia **1945**: 28-30.
- Sawaya, R.J., Marques, O.A.V., Martins, M. (2008): Composition and natural history of a cerrado snake assemblage at Itirapina, São Paulo state, southeastern Brazil. Biota Neotropica **8**: 129-151.

- Sazima, I. (1992): Natural history of the jararaca pitviper, *Bothrops jararaca*, in Southeastern Brazil. IN: Campbell, J.A. & Brodie Jr., E.D. eds. Biology of the Pitvipers. Texas, Selva Press, p. 199-216.
- Scartozzoni, R.R. (2009): Estratégias reprodutivas e ecologia alimentar de serpentes aquáticas da tribo Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae). PhD Dissertation. Universidade de São Paulo.
- Stender-Oliveira, F., Martins, M., Marques, O.A.V. (2016): Food habits and reproductive biology of tail-luring snakes of the genus *Tropidodryas* (Dipsadidae, Xenodontinae) from the Atlantic forest of eastern Brazil. *Herpetologica* **72**: 73-79.
- Vaz-Silva, W., Guedes, A.G., Azevedo-Silva, P.L., Gontijo, F.F., Barbosa, R.S., Aloísio, G.R., Oliveira, F.C.G. (2007): Herpetofauna, Espora Hydroelectric Power Plant, state of Goiás, Brazil. *CheckList* **3**: 338-345.
- Wallach, V., Willians, L.K., Boundy, J. (2014): Snakes of the World: A catalogue of living and extinct species. CRC Press, 1237p.
- Wüster, W., Allum, C.S.E., Bjargardóttir, I.B., Bailey, K.L., Dawson, K.J., Guenioui J., Lewis, J., McGurk, J., Moore, A.G., Niskanen, M., Pollard, C.P. (2004): Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proceedings Royal Society of London B* **271**: 2495-2499.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os capítulos que compõem essa tese exploraram a História Natural e Ecomorfologia das serpentes da tribo Xenodontini, tanto inter como intraespecificamente. Resumidamente:

- Quase a totalidade de espécies da tribo teve sua História Natural catalogada e sumarizada. As espécies da tribo podem ser categorizadas como: (1) Batracófagas, mas ofiofagia e piscivoria também estão presentes; (2) terrestres, mas com relevante número de espécies aquáticas/semi-aquáticas, além de algumas espécies com hábitos criptozoicos ou fossoriais; (3) habitantes de ambientes abertos e florestais; (4) diurnas; (5) morfologicamente diversas; e (6) com fecundidade variável, positivamente relacionada com o tamanho da fêmea. Tais padrões foram discutidos sob uma perspectiva comparativa, estabelecendo possíveis explicações para os mesmos.
- As hipóteses de relação entre história de vida e forma do corpo foram parcialmente confirmadas. O micro-habitat influencia o formato do corpo e da cabeça, mas a dieta não. Tal resultado pode ser decorrente do modelo evolutivo considerado (Movimento Browniano), que pode ter mascarado possíveis picos adaptativos nas taxas de evolução morfológica. Por outro lado, a posição das espécies nos filomorfoespaços sugere evolução direcional em algumas espécies do gênero *Xenodon*, o que é reforçado pelos hábitos alimentares e de uso do micro-habitat singulares nessas espécies, além de um aumento nas taxas de mudança evolutiva no clado.

- *Erythrolamprus frenatus* é uma espécie especialista em peixes alongados. Tal especialização reflete principalmente o micro-habitat ao qual está associada, já que é frequentemente encontrada dentro ou próxima de corpos d'água. Além disso, seu ventre colorido é discutido como uma possível estratégia defensiva no ambiente aquático, frente à pressão de predação exercida por peixes que se alimentam ocasionalmente de serpentes.

A presente tese contribuiu para consolidar a tribo Xenodontini com um grupo de serpentes diverso morfológica e ecologicamente, além de demonstrar que, mesmo em espécies conhecidas, extensivos levantamentos de dados fornecem novas percepções e possibilitam a discussão global de padrões da história de vida. Além disso, possibilitaram a compreensão da evolução na Tribo, a partir de dados oriundos do levantamento de História Natural. Dessa forma, estudos em História Natural e em Ecomorfologia são complementares e cruciais para o melhor entendimento da biodiversidade na Terra.