



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)

**Descrição e comparação do esqueleto axial da Família Boidae (Serpentes,
Alethinophidia)**

PAULO ROBERTO MACHADO FILHO

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências do Câmpus de Rio
Claro, Universidade Estadual
Paulista, como parte dos requisitos
para obtenção do título de Doutor
em Zoologia

**Janeiro
2020**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO MESQUITA FILHO”

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS – RIO CLARO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

(ZOOLOGIA)

PAULO ROBERTO MACHADO FILHO

DESCRIÇÃO E COMPARAÇÃO DO ESQUELETO AXIAL DA FAMÍLIA BOIDAE

(SERPENTES, ALETHINOPHIDIA)

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Zoologia

Orientador: Hussam El Dine Zaher

Rio Claro - SP

2020

M149d Machado Filho, Paulo Roberto
Descrição e comparação do esqueleto axial da Família Boidae
(Serpentes, Alethinophidia) / Paulo Roberto Machado Filho. -- Rio
Claro, 2020
170 p. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: Hussam El Dine Zaher

1. Zoologia. 2. Vertebrados. 3. Cobra. 4. Paleontologia. 5.
Anatomia comparada. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de
Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

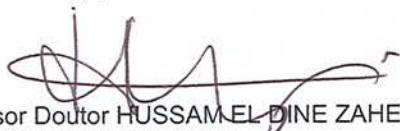
CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Descrição e comparação do esqueleto axial da Família Boidae (Serpentes, Alethinophidia)

AUTOR: PAULO ROBERTO MACHADO FILHO

ORIENTADOR: HUSSAM EL DINE ZAHER

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA), pela Comissão Examinadora:

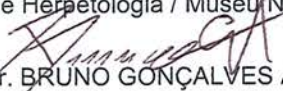


Professor Doutor HUSSAM EL DINE ZAHER
MUSEU PAULISTA DA USP

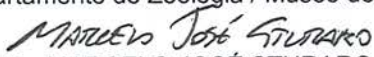
Prof. Dr. ROBERTA AZEREDO MURTA FONSECA
Campus do Pantanal / Universidade Federal do Mato Grosso do Sul



Prof. Dr. RODRIGO CASTELLARI GONZALEZ
Setor de Herpetologia / Museu Nacional do Rio de Janeiro



Prof. Dr. BRUNO GONÇALVES AUGUSTA
Departamento de Zoologia / Museu de Zoologia da USP



Prof. Dr. MARCELO JOSÉ STURARO
Campus Diadema / Universidade Federal de São Paulo

Rio Claro, 30 de janeiro de 2020

“Dedico esta tese a minha família, a minha mãe por ser uma mulher forte que criou dois filhos sozinha e nunca se deixou abater pelas dificuldades da vida. A minha irmã e meu cunhado pelo apoio e a minha filha, a minha motivação diária em tentar ser um homem melhor. Amo vocês”.

AGRADECIMENTOS

Ao Hussam Zaher pela orientação, amizade, sugestões para o crescimento profissional e pessoal, além de ter me dado a oportunidade de trabalhar com as vertebras deste maravilhoso grupo desprovido de patas.

Ao Alberto B. Carvalho (Beto) pela amizade, pelas sugestões no estudo de fósseis e nas orientações com os softwares de edição de imagem 3D, assim como, ter se desdobrado em cinco para conseguir digitalizar os espécimes para mim.

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

Ao “Smithsonian Institution” pela concessão do “Grant - The Smithsonian Short Term Visitor Program”. Ao Kevin de Queiroz pela supervisão e ao corpo técnico Addison Wynn, Esther Langan, Kenneth Tighe e Robert Wilson, pelo apoio.

Ao corpo técnico e curadores dos seguintes laboratórios: California Academy of Science (CAS), Field Museum of Natural History (FMNH – em especial ao Alan Resetar), Instituto Butantan (IBSP), Louisiana State University (LSUMZ), Museum of Vertebrate Zoology (MVZ), Museu de Zoologia da USP (MZUSP), Museo Nacional de Historia Natural (MNHNCu), Michigan State University Museum (MSUM), Museum of Zoology (UMMZ), University of Texas at Arlington Amphibian and Reptile Diversity Research Center (UTACV).

Ao Fausto Barbo, Leonardo Oliveira, Laura Alencar e Marco Sena, pelas sugestões durante as bancas de acompanhamento deste projeto, todas elas foram extremamente valiosas.

A Gabriela Sobral e Kristin Mahlow pelas sugestões e indicações de software de digitalização 3D, reconstrução e edição de imagens.

A Natália Rizzo Friol e Ernesto Aranda pelas sugestões e indicações de softwares para análises qualitativas e análises quantitativas.

Agradeço a Vivian Trevine, Rodrigo Castellari e Marco Sena, pelas longas conversas, ajudas, sugestões e puxões de orelha durante toda a minha vida na herpetologia que se iniciou lá em 2008. Este estudo não teria sido concluído e muito menos eu seria o profissional que sou hoje sem o apoio de vocês. Vocês são os irmãos que a vida me deu!

A Roberta A. M. Fonseca e Angele R. Martins, pelas conversas e sugestões para obtenção do Grant e acomodações em Washington-DC. Agradeço muito!

Ao Pedro Peloso e Silvia Pavan por terem me acomodado por alguns dias durante minha estadia em DC. Me ajudando com a bagagem (que ficou no Brasil enquanto eu fui!). Muito obrigado pela amizade e pelas sugestões na vida!

Ao Elias Araújo, Jéssica Colavite e Vinícius José por terem me ajudado em diferentes níveis durante a minha viagem a DC. Sem vocês esta viagem seria bem mais difícil.

Ao Délio Baêta e Ariadne Sabbag, pela ajuda em DC, conclusão desta tese, por todas as conversas e momentos de diversão. Obrigado pela amizade e por me deixarem sempre eu usar o quartinho de visitantes durante as minhas estadias em Rio Claro. A todos os amigos do sapólogos de “Hell Claro”: Amanda Santiago, Anyelet V. Aguilar, Fabio de Sá, João G. Riberio, Juliane Monteiro, Marcos T. Santos (Empada), Pedrão, Priscila Lemes e Thaiz Condez.

A Rose e Vanessa por sempre estarem à disposição e oferecido suporte técnico ao “Beto” na paleontologia. Assim como os colegas atuais e passados do laboratório de herpetologia e paleontologia do MZUSP: Ana Bottalo, Bruno Augusta, Bruno Navarro, Daniela França, Daniela Gennari, Ernesto Aranda, Felipe Grazziotin, Juan Camilo, Juan Hurtado, Leo Malagoli, Lucas, Natália Rizzo, Paola Sánchez, Roberta Graboski, Vivian Trevine e Rodolfo O. Santos.

A Dione Seripierri pela ajuda na obtenção de diversos artigos científicos, sem eles não teria a base para a construção desta tese.

A Aline Nory, Adriana Mezini, Adriano Maciel, Alexandre Veloso, André Girotti, Bruno Augusta, Bruno Chimba, Bruno Navarro, Carla Cassini, Cláudio Souza, Diego Santana, Giovanna Montingelli, Henrique C. Costa, Iberê Machado, Janaína Nunes, Jimmy Cabra, João Chavari, Lília Mariana Frassetto, Pereira, Luiz F. Moura, Marcelo Bellini, Marcelo Sturaro, Matheus Funayama, Paulo Goldoni, Pedro Peloso, Ricardo Guerra-Fuentes, Rodrigo Tinoco, Sarah Moreno, Tayane Azevedo, Thiago Pezzutti, Victor Dill, Vitor Abrahao e Yuji Lemos. Pela ajuda em vários níveis e momentos desta tese!!! Muito obrigado!!!

Ao Luiz “Iniesta” Felipe, Pedro Peloso, Rodrigo Castellari, Vivian Trevine e Victor Dill pelas sugestões com as análises filogenéticas. Em especial ao Rodrigo, Iniesta e Vivian pelas ajudas maçantes que me deram com as análises, programas e discussões!

A Jane C. F. de Oliveira, Rodrigo Castellari e Vivian Trevine, pela revisão desta tese; ela ficou muito melhor depois das sugestões de vocês! Jane, obrigado por me ajudar a “vender o meu peixe”. Muito obrigado pelo carinho e amizade trio!

Por fim, agradeço a todos os colegas brasileiros que, diante do desmonte sistemático de nossas agências de pesquisa, das tentativas insensatas de desmoralização das universidades públicas e centros de pesquisa, e do desrespeito com professores, pesquisadores e estudantes, jamais desistiram — e não desistirão — de lutar pela educação e pela ciência brasileiras. Que o senso de justiça e a perseverança nunca morram em nossos corações. ELE NÃO, ELE NUNCA, ELE JAMAIS.

“Quando tudo parecia perfeito, e que nada de mais glorioso poderia surgir, eis que agora sim a perfeição se apresenta! Perfeição! Per-fei-ção. Nada a acrescentar àquela maravilha das maravilhas. Era a perfeição. Ponto final. Um esqueleto de Eunectes murinus com per-fei-tís-si-mos no-ve me-tros! 9 metros! João não acreditava. Era o representante do Brasil. Deus! O Brasil mandara como representante não um rei, mas um autêntico deus. Uma sucuri de 9 metros. Com todas as costelas intactas, as vértebras irretocáveis, sem um arranhão, cabeça, mandíbula, todos os ossos conservados naquele verdadeiro Éden da ciência moderna. João pensou em Carolus Linnaeus, que havia de estar mais do que nunca honrado em ver sua classificação elevada ao estatuto de divindade. Sua taxonomia binária encontrando as mais espetaculares espécies, reavivando o infinito fôlego dos cientistas e teólogos em seu incomparável “Systema naturae.”

Índice

Resumo	1
Abstract	1
Introdução geral	2
Referências	5

Capítulo I Descrição vertebral dos representantes da Família Boidae (Serpentes, Henophidia)

Resumo	12
Abstract	13
Introdução	14
Material & Métodos.....	15
Sistemática e Nomenclatura Anatômica	15
Material analisado e abreviação das instituições	15
Imagens e softwares	17
Resultados	18
<i>Boa</i>	19
<i>Boa c. amarali</i>	20
<i>Boa c. constrictor</i>	22
<i>Boa c. occidentalis</i>	24
<i>Boa imperator</i>	26
Comparações entre as espécies e subespécies do gênero <i>Boa</i>	28
<i>Chilabothrus</i>	29
<i>Chilabothru angulifer</i>	31
<i>Chilabothru striatus</i>	32
Comparações entre as espécies do gênero <i>Chilabotrus</i>	34
<i>Corallus</i>	36
<i>Corallus annulatus</i>	37
<i>Corallus batesii</i>	39
<i>Corallus caninus</i>	42
<i>Corallus cookii</i>	44
<i>Corallus cropanii</i>	46
<i>Corallus hortulanus</i>	48
<i>Corallus ruschenbergerii</i>	50
Comparações entre as espécies do gênero <i>Corallus</i>	52
<i>Epicrates</i>	53
<i>Epicrates alvarezi</i>	55
<i>Epicrates assisi</i>	57
<i>Epicrates cenchria</i>	59
<i>Epicrates crassus</i>	60
<i>Epicrates maurus</i>	63

Comparações entre as espécies do gênero <i>Epicrates</i>	65
<i>Eunectes</i>	66
<i>Eunectes deschauenseei</i>	68
<i>Eunectes murinus</i>	69
<i>Eunectes notaeus</i>	71
Comparações entre as espécies do gênero <i>Eunectes</i>	73
Variação nas vertebrae cloacais e caudais	75
Discussão	76
Padrões vertebrais diagnósticos para a Família Boidae	76
Comparação entre os gêneros, espécies e subespécies e dimorfismo sexual.....	77
Conclusões	80
Referências	82

Capítulo II - Redescritção de *Corallus priscus* e a descrição de um novo táxon fóssil para a América do Sul (Serpentes, Henophidia)

Resumo	86
Abstract	87
Introdução	87
Material & Métodos.....	88
Material analisado e instituições	88
Nomenclatura e análises quantitativas	89
Análises filogenéticas	90
Dados morfológicos e moleculares	90
Análises combinadas	90
Resultados	91
<i>Corallus priscus</i>	91
Uma nova espécie fóssil para o gênero <i>Corallus</i>	94
<i>Corallus sp</i>	94
Análises filogenéticas	95
Discussão	96
Comparações e identificação	96
Análises filogenéticas	98
Conclusões	99
Referências	99

RESUMO

A coluna vertebral das serpentes apresenta grande variação morfológica ontogenética ou topográfica, inclusive em nível intraespecífico. Diversos estudos com enfoque osteológico objetivam descrever as formas vertebrais das serpentes atuais, reconhecendo caracteres que contenham informações filogenéticas utilizados para a comparação com o registro fóssil. A Família Boidae corresponde a um grupo importante no entendimento da história evolutiva das serpentes modernas e da sua diversificação. Diversos trabalhos abordam a morfologia vertebral dos bóideos atuais, porém, não se atentam a descrever em detalhes todas as características ali presentes. Tais descrições são importantes para a comparação entre as espécies atuais e o registro fóssil, definindo possíveis caracteres compartilhados e exclusivos entre os táxons. Esta tese está dividida em dois capítulos. O primeiro capítulo tem como objetivos fundamentais a análise e descrição dos caracteres morfológicos vertebrais a partir do material disponível da Família Boidae, comparando diferenças em nível inter e intraespecífico, e dimorfismo sexual dos caracteres osteológicos, comparando-os com outras famílias de serpentes. O segundo, tem como objetivo a redescrição do bóideo fóssil *Corallus priscus* a fim de detalhar o material disponível, baseando-se nas evidências vertebrais do primeiro capítulo. Geramos uma árvore filogenética combinando caracteres morfológicos e moleculares que serviu na análise da origem e a diversificação do gênero *Corallus* no continente americano.

Palavras chave: Anatomia comparada, cobras, fósseis, vertebrados.

ABSTRACT

The snake vertebral column presents great ontogenetic or intracolumnar morphological variation, including intraspecific changes. Several studies focused on osteology, aiming to describe the vertebral forms of current snakes, recognizing characters with phylogenetic information used for comparison with the fossil record. The Family Boidae is an important taxon for the understanding of the evolutionary history of modern snakes and their diversification. Several studies approach the vertebral morphology of boids species today, but fail to present detailed descriptions depicting all relevant characteristics. Such detailed descriptions are important for the comparison between current species and the fossil record, defining possible shared and exclusive characters between the taxa. This thesis is divided into two chapters. The first chapter presents analyses and description of vertebral morphological characters from the available material of the Family Boidae, evaluating inter and intraspecific variation, and sexual dimorphism of osteological characters, and comparing them with other

snake families. The second chapter aims to redescribe the fossil boid *Corallus priscus*, in order to itemize the description of the material, based on the vertebral evidence of the first chapter. From the redescription of this taxon, we generated a combined morphological and molecular phylogenetic tree aiming to provide information to understand the origin and diversification of the genus *Corallus* in the American continent.

Keywords: Comparative anatomy, snakes, fossils, vertebrates.

INTRODUÇÃO GERAL

A origem das serpentes atuais tem sido tema recorrente de debate. Alguns grupos de pesquisadores defendem que os representantes atuais das serpentes são descendentes do clado irmão de Mosasauria, lagartos marinhos extintos, enquanto outros pesquisadores defendem que as serpentes evoluíram a partir de lagartos terrestres que, provavelmente, forrageavam e viviam em galerias no solo ou na serapilheira (*e.g.* Rieppel, 1988a, b; Caldwell & Lee, 1997; Lee 1997, 1998; Lee & Caldwell, 1998, 2000; Zaher, 1998; Zaher & Rieppel, 1999a, b, 2000; Caldwell, 1999a, b; Lee et al., 1999; Rage & Escuillie, 2000; Coates & Ruta, 2000; Rieppel & Zaher, 2000a, b, 2001; Tchernov et al., 2000; Scanlon & Lee, 2002; Vidal & Hedges, 2002; Martill et al., 2015). Estudos recentes apresentaram uma compilação de diversas evidências (ecológicas, moleculares e morfológicas) que suportam a hipótese da ancestralidade terrestre para este grupo, incluindo o primeiro fóssil de serpente com quatro patas bem desenvolvidas, *Tetrapodophis amplexus* (Hsiang et al., 2015; Martill et al., 2015; Reeder et al., 2015). Lee et al. (2016) sugeriu, em comparação com répteis aquáticos, que *Tetrapodophis* apresenta características que apontam para um hábito de vida aquático. Entretanto, os autores também encontraram características para a vida fossorial e/ou criptozoica, não chegando a uma conclusão definitiva em relação ao hábito de vida deste importante fóssil.

Os registros mais antigos de serpentes datam do Mesozóico, a partir do Jurássico Médio, identificados através de partes craniais e pós-craniais (Cuny et al., 1990; Gardner & Cifelli, 1999; Caldwell et al., 1997; Lee et al., 1999; Rage, 2000; Tchernov et al., 2000; Caldwell & Albino, 2002; Apesteguía & Zaher, 2006; Longrich et al., 2012; Zaher & Scanferla, 2012; Caldwell et al., 2015). Dentre estes, os registros de ossos craniais de serpentes são pouco frequentes, uma vez que esta região é composta por estruturas frágeis, ao contrário das vértebras, ossos compactados e resistentes, frequentemente encontrados em melhor estado de conservação (Rage, 1987; Hoffstetter, 1938).

As serpentes possuem elevado número de vértebras, superando todos os tetrápodes viventes (Gans, 1975; Prange & Christman, 1976). Estes ossos apresentam alto nível de variação morfológica ontogenética ou intracolunar (LaDuke, 1991a, b). Esta plasticidade reflete convergências adaptativas na morfologia corporal dos diferentes táxons em relação ao seu estilo de vida (Martins & Oliveira, 1999; Pizzatto et al., 2007; Rodrigues, 2007), ou conservativa dentro de uma linhagem (Vitt & Valgilder, 1983; Pizzatto et al., 2007).

Vários trabalhos com enfoque osteológico, incluindo descrições vertebrais, tentam reconhecer caracteres que contenham informações filogenéticas, estes utilizados para a comparação com o registro fóssil (*e.g.*, Underwood, 1976; Kluge, 1991; Lee & Scalon, 2002; Head et al., 2009; Albino, 2011). Dentre os estudos para entender a história evolutiva dos grupos fósseis, os autores comparam seus estudos com as espécies atuais. Por exemplo, Albino (2011), a partir de comparações vertebrais do gênero fóssil *Pseudoepicrates* e do gênero atual *Boa*, chegou à conclusão de que ambos os gêneros possuem, como característica exclusiva dentre os Boidae, a presença de vértebras com forames paracotilares, pequenos canais nutritivos localizados na região anterior das vértebras, na borda anterior do zigósfeno, estrutura desenvolvida em serpentes como ponto de apoio extra das vertebbras. Mais recentemente, Onary & Hsiou (2018) reavaliaram a validade de *Pseudoepicrates*, incluindo este gênero dentro do gênero *Chilabothrus*, por compartilharem características exclusivas no zigósfeno, espinho neural e na lâmina lateral das vértebras.

Em outro estudo, informações da morfologia vertebral foram empregadas para descrever o boídeo fóssil *Titanoboa cerrejonensis*, do Paleoceno da Colômbia, sendo este filogeneticamente próximo à espécie atual *Boa constrictor* (Head et al., 2009). A descrição vertebral das espécies atuais teve importante função comparativa nos três casos supracitados, além de estabelecer relações filogenéticas entre os táxons.

A Família Boidae Gray, 1825 surgiu no continente Gondwana (Underwood, 1976; Austin, 2000; Vences et al., 2001; Burbrink, 2005; Noonan & Chippindale, 2006) e é uma família relativamente bem estudada, tanto em seus aspectos taxonômicos e relações filogenéticas, quanto biológicos e ecológicos (*e.g.* Underwood, 1976; Groombridge, 1979; McDowell, 1979; Branch, 1981; Kluge, 1991; Heise et al., 1995; Austin, 2000; Vences et al., 2001; Henderson 2002; Vidal & Hedges, 2002; Wilcox et al., 2002; Burbrink, 2005; Noonan & Chippindale, 2006; Pizzatto et al., 2007, 2009; Pizzatto & Marques, 2007; Reynolds et al., 2014).

Com base em estudos de caracteres morfológicos, a Família Boidae era tradicionalmente dividida em três subfamílias: Boinae Gray, 1825, Erycinae Bonaparte, 1831 e Pythoninae

Boulenger (1893) (Kluge, 1991, 1993a, b; Underwood, 1976; Underwood & Stimson, 1990). Em 1991, Kluge estudou as relações filogenéticas do grupo e reconheceu as três subfamílias com base em caracteres morfológicos externos e osteológicos, dos quais apenas dois são vertebrais.

Com enfoque na subfamília Boinae (*Acrantophis*, *Boa*, *Candoia*, *Chilabothrus*, *Corallus*, *Epicrates*, *Eunectes* e *Sanzinia*), Kluge (1991) definiu que o gênero Neotropical *Boa* é irmão do clado formado por *Acrantophis* e *Sanzinia*, gêneros endêmicos de Madagascar. Entretanto, Burbrink (2005), utilizando dados moleculares e reanalizando os caracteres utilizados por Kluge (1991), avaliou a posição filogenética de *Boa constrictor* entre os Boinae. O autor rejeitou a hipótese previamente proposta por Kluge (1991) de que o gênero *Boa* era relacionado com os gêneros *Acrantophis* e *Sanzinia* (hipótese sustentada com base na análise de apenas dois caracteres morfológicos), adotando a ideia de que o gênero em questão apresenta maior proximidade filogenética com os outros gêneros do Novo Mundo (*Chilabothrus*, *Corallus*, *Epicrates* e *Eunectes*), hipótese sustentada pela análise de cinco caracteres morfológicos. Burbrink (2005) sugeriu também que existia uma inconsistência na filogenia de Kluge (1991), ressaltando que mais da metade dos caracteres utilizados por este autor eram homoplásticos. Além disso, diversos estudos consideraram os pitonídeos do Velho Mundo distintos dos outros representantes da Família Boidae, o que levou alguns autores a elevarem a subfamília Pythoninae ao nível da família (Wilcox et al., 2002; Slowinski & Lawson, 2002; Lawson et al., 2004; Vidal & Hedges, 2004). Com base em diversos estudos baseados em dados moleculares, morfológicos e biogeográficos, a família foi redimensionada (Underwood, 1967; Kluge, 1991; Wilcox et al. 2002; Lawson et al. 2004; Burbrink 2005; Noonan & Chippindale 2006; Pyron et al., 2013; Reynolds et al., 2014).

Recentemente, Pyron et al. (2014), baseando-se nas informações dos trabalhos anteriores e nas regras do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN), elevaram todas as subfamílias da Família Boidae (Reynolds et al., 2014) ao nível de família.

Destas, a Família Boidae Gray, 1825 representa um complexo que compreende atualmente 36 espécies pertencentes a cinco gêneros: *Boa* Linnaeus, 1758 (cinco espécies e aproximadamente sete subespécies); *Chilabothrus* Duméril & Bibron, 1844 (13 espécies e 15 subespécies); *Corallus* Daudin, 1803 (nove espécies); *Epicrates* Wagler, 1830 (cinco espécies) e *Eunectes* Wagler, 1830 (quatro espécies), todos eles ocorrendo na região Neotropical (Pyron, 2014; Reynolds, 2014; Reynolds & Henderson, 2018).

Diversos trabalhos abordam a morfologia vertebral de espécies de boídeos “lato sensu” (Underwood, 1976; Kluge, 1991; Albino, 2011; Hsiou & Albino, 2009; Camolez & Zaher,

2010). Entretanto, estas descrições não compreendem todas as características vertebrais dos táxons atuais. A ausência de um estado de caráter atribuída a um gênero pode não representar a realidade para todas as suas espécies. Por exemplo, Underwood (1976) e Kluge (1991) apontam a ausência de forames paracotilares no gênero *Epicrates*. No entanto, Teixeira (2013) descreveu a presença destes forames em vértebras de *Epicrates crassus* e, devido à variação intraespecífica de caracteres vertebrais diagnosticados pelo autor, este sugere a análise de mais indivíduos de *E. cenchria*, para confirmar a presença nesta espécie também. É necessário que todas as espécies apresentem descrições detalhadas de suas vértebras assim como possíveis variações ontogenéticas e dimorfismo sexual, questões não abordadas na maioria dos trabalhos osteológicos. Tais descrições são importantes para a comparação entre as espécies atuais e com o registro fóssil, afim de definir possíveis caracteres compartilhados e exclusivos entre os táxons e possíveis estruturas que apresentem sinais filogenético as famílias (*sensu* Pyron et al., 2014).

Esta tese está dividida em dois capítulos. O primeiro capítulo tem como objetivos fundamentais a análise e descrição dos caracteres morfológicos vertebrais a partir do material disponível da Família Boidae, comparando diferenças em nível inter e intraespecífico, e dimorfismo sexual dos caracteres osteológicos, comparando-os com outras famílias de serpentes. O segundo tem como objetivo a redescrição do registro fóssil *Corallus priscus* afim de detalhar a descrição do material, baseando-se nas evidências vertebrais do primeiro capítulo, assim como, a descrição de uma nova espécie fóssil para o gênero. A partir da redescrição deste táxon, geramos uma árvore filogenética combinada de caracteres morfológicos e moleculares com o intuito de analisar os padrões evolutivos associados à diversificação do gênero *Corallus* no continente americano.

REFERÊNCIAS

- ALBINO, A. M. 1993. Snakes from the Paleocene and Eocene of Patagonia (Argentina): Paleoecology and coevolution with mammals. **Historical Biology**, Vol. 7, pp.51-69.
- ALBINO, A. M. 2011. Morfología Vertebral de *Boa constrictor* (Serpente: Boidae) y la Validez de Género Mioceno *Pseudoepicrates* Auffenberg, 1923. **Ameghiniana**, 48(1): 53-62.
- APESTEGUÍA, S.; ZAHER, H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. **Nature**, v. 440, p. 1037-1040.
- AUSTIN, C. C. 2000. Molecular phylogeny and historical biogeography of Pacific island boas (Candoia). **Copeia**, 2000:241–352.

- BRANCH, W. R. 1981. Hemipenes of the Madagascan *Boas*, *Acrantophis* and *Sanzinia*, with a Review of Hemipeneal Morphology in the Boinae. **Journal of Natural History**, 15 (1): 91 - 99.
- BURBRINK, F. T. 2005. Inferring the phylogenetic position of *Boa constrictor* among the Boinae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 34: 167-180.
- CAMOLEZ, T.; ZAHER, H. 2010. Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário brasileiro (Lepidosauria). **Arquivos de Zoologia**, 41.1: 1-96.
- CALDWELL, M. W. 1999a. Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 125: 115-147.
- CALDWELL, M. W. 1999b. Description and phylogenetic relationship of a new species of *Coniasaurus* Owen, 1850 (Squamata). **Journal of Vertebrate Paleontology**. 19: 438-455.
- CALDWELL, M.W.; ALBINO, A. 2002. Exceptionally preserved skeletons of the Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 22:861–866.
- CALDWELL, M. W.; LEE, M. S. Y. 1997. A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East. **Nature**, 386: 705-709.
- CALDWELL, M. W; NYDAM, R. L.; PALCI, A.; APESTEGUÍA, S. 2015. The oldest known snake form the middle Jurassic-Lower Cretaceous provide insights on snake evolution. **Nat. Commun.** 6:5996.
- COATES, M.; RUTA, M. 2000. Nice snake, shame about the legs. **Trends in Ecology and Evolution**, 15: 503-507.
- DIRKSEN, L.; W BÖHME 1998. Studien an Anakondas 1: Indizien für natürliche Bastardierung zwischen der Großen Anakonda (*Eunectes murinus*) und der Paraguay-Anakonda (*Eunectes notaeus*) in Bolivien, mit Anmerkungen zur Taxonomie der Gattung *Eunectes* (Reptilia: Squamata: Serpentes). **Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden**, 50 (4): 45-58.
- GANS, C. 1975. Tetrapod limblessness Evolution and functional corollaries. **American Zoologist**, 15 (2): 455-46.
- GARDNER, J. D; CIFELLI, R. L. 1999. A primitive snake from the Cretaceous of Utah. **Special Papers in Palaeontology**, 60:87-100.
- GROOMBRIDGE, B. C. 1979. Variations in morphology of the superficial palate of henophidian snakes and some possible systematic implications. **Journal of Natural History**. 13 (4): 447-475.
- HEAD, J. J.; BLOCH, J. I.; HASTINGS, A. K.; BOURQUE, J. R.; CADENA, E. A.; HERRERA, F. A.; POLLY, P. D.; JARAMILLO, C. A. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. **Nature**, 457(7230):715-717.

HEISE, P. J.; MAXSON, L. R.; DOWLING, H. G.; HEDGES, S. B. 1995. Higher-Level Snake Phylogeny inferred from Mitochondrial DNA Sequences of 12s rRNA and 16s rRNA Genes. **Molecular Biology and Evolution**, 12(2): 259-265.

HENDERSON, R. W. 2002. Neotropical treeboas. **Natural history of the *Corallus hortulanus* complex**. Brieger Publishing Co., Malabar, 228p.

HOFFSTETTER, R. 1938. Ophidiens fossilies. Bull. Soc. Linn. Lyon. 7, 230-4.

HSIOU, A. S.; ALBINO, A. M. 2009. Presence of the Genus *Eunectes* (Serpentes, Boidae) in the Neogene of Southwestern Amazonia, Brazil. **Molecular Biology and Evolution**. 43: 612-619.

HSIANG, A. Y.; FIELD, D. J., TIMOTHY, H. W.; BEHLKE, A. D. B.; DAVIS, B. M.; RACICOT. The origin of snakes: revealing the ecology, behavior, and evolutionary history of early snakes using genomics, phenomics, and the fossil record. **BMC Evolutionary Biology**, 15:87, 1-22p.

KLUGE, A. G. 1991. Boine Snake Phylogeny and Research Cycles. **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich**, 178: 1-58.

KLUGE, A.G., 1993a. Calabaria and the phylogeny of erycine snakes. **Zool. J. Linn. Soc.** 107, 293-351.

KLUGE, A.G., 1993b. Aspidites and the phylogeny of pythonine snakes. **Rec. Aust. Mus.** (Suppl.) 19, 1-77.

LADUKE TC. 1991a. Morphometric variability of the precaudal vertebrae of *Thamnophis sirtalis sirtalis* (Serpentes: Colubridae), and implications for the interpretation of the fossil record. Unpublished D. Phil. Thesis, City University of New York.

LADUKE, T. C. 1991b. The fossil snakes of Pit 91, Rancho La Brea, California. Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science, 424: 1-28.

LEE, M. S. Y. & SCANLON, J. D. 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. **Biological Reviews**, 77:333-401.

LAWSON, R., SLOWINSKI, J.B., BURBRINK, F.T. 2004. A molecular approach to discerning the phylogenetic placement of the enigmatic snake *Xenophidion schaeferi* among the Alethinophidia. **J. Zool. Lond.** 263, 285-294.

LEE, M. S. Y. 1997. The phylogeny of varanoid lizards and the affinities of snakes. **Philosophical Transaction of the Royal Society of London**, 352: 53-91.

LEE, M. S. Y. 1998. Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: toward a resolution of squamate phylogeny. **Biological Journal of the Linnean Society**, 65: 369-453.

LEE, M. S. Y.; CALDWELL, M. W. 1998. Anatomy and relationship of *Pachyrhachis problematicus*, a primitive snake with hindlimbs. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, 353: 1521-1552.

- LEE, M. S. Y.; BELL, G. L. J. R.; Scanlon, J. D. 1999. A second primitive marine snake: *Pachyophis woodwardi* from the Cretaceous of Bosnia Herzogewina. **Journal of Zoology**, 248: 509-520.
- LEE, M. S. Y.; CALDWELL, M. W. 2000. *Adriosaurus* and the affinities of mosasaurs, dolichosaurs and snakes. **Journal of Paleontology**, 74(5): 915-937.
- LEE, M. S. Y.; SCANLON, J. D. 2002. The Cretaceous marine squamate *Mesoleptos* and the origin of snakes. **Bull. Nat. Hist. Mus. Lon. (Zoo)**, 68(2): 131-42.
- LONGRICH, N. R.; BHULLAR, B. S.; GAUTHIER, J. A. 2012. A transitional snake from the Late Cretaceous period of North America. **Nature**, vol. 488, 205–208.
- MARTILL, D. M; TISCHLINGER, H.; LONGRICH, N. R. 2015. A four-legged snake from the Early Cretaceous of Gondwana. **Science**, 349(6246): 416-119.
- MARTINS, M.; OLIVEIRA, M. E. 1999. Natural history of snakes in forest of the Manaus region, Central Amazonia, Brazil. **Herpetological Natural History**, 6(2): 78-150.
- MCDOWELL, S. B. 1979. A Catalogue of the Snakes of New Guinea and the Solomons, with special reference to those in the Bernice P. Bishop Museum. Part III. Boinae and Acrochordoidea (Reptilia, Serpentes). **Journal of Natural History**. 13(1): 1-92.
- NOONAN, B.P.; CHIPPINDALE, P.T., 2006. Dispersal and vicariance. the complex evolutionary history of boid snakes. **Mol. Phylogenet. Evol.** 40, 347–358.
- ONARY, S.; HSIU, A. S. 2018. Systematic revision of the early Miocene fossil *Pseudoepicrates* (Serpentes: Boidae): implications for the evolution and historical biogeography of the West Indian boid snakes (*Chilabothrus*). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 184(2): 453-470.
- PIZZATTO, L.; MARQUES, O. A. V. 2007. Reproductive ecology of Boinae snakes with emphasis on Brazilian species and comparasion to phytons. South American **Molecular Biology and Evolution**, 2: 107-122.
- PIZZATTO, L.; MARQUES, O.A.V.; MARTINS, M. 2007. Ecomorphology of boine snakes, with emphasis on South American forms. p. 35– 48. In: Henderson R.W., Powell R. (Eds.). **Biology of the Boas and Pythons**. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain.
- PIZZATO, L.; MARQUES, O. A. V.; FACURE, K. 2009. Food habits of Brazilian boid snakes: overview and new data, with special reference to *Corallus hortulanus*. **Amphibia-Reptilia**, 30: 533-544.
- PRANGE, H. D.; CHRISTMA, S. P. 1976. The Allometrics of Rattlesnake Skeleton. **Copeia**, 3: 542-545.
- PROTHERO, D. R.; EMYR, R. J. 1996. **The Terrestrial Eocene-Oligocene Transition in North America**. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

PYRON, R. A.; BURBRINK, F. T.; WIENS, J.J. 2013. A phylogeny and updated classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. **BMC Evolutionary Biology**, 13: 93.

PYRON, R. A.; REYNOLDS, R.; GRAHAM, R.; BURBRINK, F. T. 2014. A Taxonomic Revision of *Boas* (Serpentes: Boidae). **Zootaxa**, 3846 (2): 249–260

RAGE, J. C. 1987. Fossil history. in Seigel, et al. eds. **Snakes, ecology and evolutionary biology**. New York, Macmillan, p51-76.

RAGE, J. C. 2000. Un nouveau serpent bipède du Cénomaniens (Crétacé). Implications phylétiques. Comptes rendus de l'Académie des **Sciences. Série II, Mécanique** [1620-7742], vol.330 (7), pag. 513.

RAGE, J. C. 2008. Fossil snakes from the Palaeocene of São José de Itaboraí, Brazil Part III. Ungaliophiinae, Booids incertae sedis, and Caenophidia. Summary, update and discussion of the snake fauna from the locality. **Palaeovertebrata**, Montpellier. 36 (1-4): 37–73, 12 fig.
 REEDER, T. W.; TOWNSEND, T. M.; MULCAHY, D. G.; NOONAN, B. P.; WOOD, P. L. Jr.; SITES, J. W. Jr.; WIENS, J. J. 2015. Integrated Analyses Resolve Conflicts over Squamate Reptile Phylogeny and Reveal Unexpected Placements for Fossil Taxa. **PLoS ONE**, 10(3): 1-22p.

REYNOLDS, R.G.; NIEMILLER, M. L.; HEDGES, S. B.; DORNBURG, A.; PUENTE-ROLON, A. R.; REVELL, J. L. 2013. Molecular phylogeny and historical biogeography of West Indian boid snakes (*Chilabothrus*). **Molecular Phylogenetics and Evolution**. Vol.68, 461–470.

REYNOLDS, R.G.; NIEMILLER, M. L.; REVELL, L. J. 2014. Toward a Tree-of-Life for the boas and pythons: Multilocus species-level phylogeny with unprecedented taxon sampling. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 71, p.201–213.

REYNOLDS, R. G.; HENDERSON, R. W. 2018. Boas of the World (Superfamily Booidae): A Checklist With Systematic, Taxonomic, and Conservation Assessments. 2018. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 162(1): 1-59.

RIEPPPEL, O. 1988a. The classification of the Squamata. In: BENTON, M. J.(ed.) The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. 1. Amphibians, reptiles, birds. Oxford: Clarendon Press, 261-293.

RIEPPPEL, O. 1988b. A review of the origin of snakes. **Evolutionary Biology**. Vol. 22: 37-130.

RIEPPPEL, O.; ZAHER, H. 2000a. The intramandibular joint in squamates, and the phylogenetic relationship of the fossil snake *Pachyrhachis problematicus* Haas. **Fieldiana (Geology)**, 507(43): 1-69.

RIEPPPEL, O.; ZAHER, H. 2000b. The braincase of mosasaurus and Varanus, and the relationship of snakes. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 129: 489-514.

RIEPPPEL, O.; ZAHER, H. 2001. Re-building the bridge between mosasaurs and snakes. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. **Abhandlungen**, v. 221, n.1, p. 111-132.

RODRIGUES, M. G. 2007. **Ecomorfologia e uso de recursos das espécies de *Chironius* (Serpentes: Colubridae) na Serra do Mar**. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal), Universidade Estadual Paulista, campus São José do Rio Preto – SP.

RODRÍGUEZ-ROBLES, J.A; STEWART, G. R. 2000. Mitochondrial DNA-Based Phylogeography of North American Rubber Boas, *Charina bottae* (Serpentes; Boidae). **Molecular Phylogenetic and Evolution**, Vol. 18 (2):227-237

SLOWINSKI, J. B.; LAWSON, R.2002. Snake phylogeny: evidence from nuclear and mitochondrial genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. Vol. 24, 194–202p.

TCHERNOV, E.; RIEPPEL, O.; ZAHER, H; POLCYN, M. J.; JACOBS, L. L. 2000. A fossil snake with limbs. **Science**, 287: 2010-2012.

TEIXEIRA, G. J. 2013. **Anatomia comparada dos Boinae (Serpentes, Boidae) sul-americanos - uma abordagem osteológica para fins aplicativos na Paleontologia de Vertebrados**. Monografia. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP. 66p.

UNDERWOOD, G., 1976. A systematic analysis of boid snakes. In: dABeallairs, A., Cox, C.B. (Eds.), **Morphology and Biology of Reptiles**. Linn. Soc. Symp. Ser., vol. 3. Academic Press, London, pp. 151–175.

UNDERWOOD, G., STIMSON, A.F., 1990. A classification of pythons (Serpentes, Pythoninae). **J. Zool. Lond.**, 221: 565–603.

VENCES, M., GLAW, F., KOSUCH, J., BOEHME, W.; VEITH, M. 2001. Phylogeny of South American and Malagasy boine snakes: Molecular evidence for the validity of Sanzinia and Acrantophis and biogeographic implications. **Copeia**, 1151–1154.

VIDAL, N.; HEDGES, S. B., 2004. Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. **Proc. R. Soc. Lond.**, 271, S226–S229.

VITT, L. J; VALGILDER, L. D. 1983. Ecology of a snake community in northeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, 4: 273-296.

WILCOX, T.P., ZWICKL, D.J., HEATH, T.A., HILLIS, D.M., 2002. Phylogenetic relationships of the dwarf boas and a comparison of Bayesian and bootstrap measures of phylogenetic support. **Mol. Phylogenet. Evol.** 25, 361–371.

ZAHER, H. 1998. The phylogenetic position of *Pachyrhachis* within snakes (Squamata, Serpentes). **Journal of Vertebrate Paleontology**, 18:1-3.

ZAHER, H.; RIEPPEL, O.1999a. The phylogenetic relationships of *Pachyrhachis problematicus*, and the evolution of limblessness in snakes (Lepidosauria, Squamata). **Comptes Rendus de L'Academie des Sciences Serie II Fascicule A-Sciences de la Terre et des Planetes**, França, 329: 831-837.

ZAHER, H.; RIEPPEL, O. 1999b. Tooth implantation and replacement in squamates, with special reference to mosasaur lizards and snakes. **American Museum Novitates**, 3271: 1-19.

ZAHER, H.; RIEPPEL, O. 2000. A brief history of snakes. **Herpetological Review**, 31(2):73-76.

ZAHER, H.; SCANFERLA, C. A. 2012. The skull of the Upper Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Smith-Woodward, 1901, and its phylogenetic position revisited. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 164, p. 194-238.

CAPÍTULO I

Descrição vertebral dos representantes da Família Boidae (Serpentes, Henophidia)

PAULO ROBERTO MACHADO-FILHO^{1,2} & HUSSAM ZAHER^{1,2*}

1. Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho (UNESP), Campus Rio Claro. Av. 24 A, 1515 - Jardim Vila Bela, Rio Claro - SP, 13506-900.

2. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Av. Nazaré, 481, Ipiranga, São Paulo – SP. 04263-000.

*email: hussam.zaher@gmail.com

RESUMO

A sistemática de serpentes utiliza diversos caracteres para a construção de hipóteses filogenéticas. A morfologia é amplamente utilizada, como a contagem de escamas e os caracteres anatômicos, que inclui informações de tecidos moles e osteológicos. Dentre as características utilizadas, a osteologia, contudo, dispõe, de modo geral, de pouca informação em relação aos caracteres vertebrais, principalmente de táxons atuais. Um grupo importante para o entendimento da irradiação das serpentes é a família Boidae, complexo que compreende atualmente 36 espécies pertencentes a cinco gêneros (*Boa*, *Chilabothrus*, *Corallus*, *Epicrates* e *Corallus*). Neste estudo, foram realizadas análises e descrições dos caracteres morfológicos vertebrais a partir do material disponível da Família Boidae, comparando diferenças em níveis inter e intraespecífico, dimorfismo sexual dos caracteres osteológicos, comparando-os com outras famílias de serpentes para compreender a diversidade morfológica vertebral do grupo. Foi utilizado a tomografia computadorizada (CtScan), análise menos invasiva e mais refinada, aliada a técnicas tradicionais de fotografia e análises quantitativas. Foram avaliadas 63 espécies de 30 gêneros. Além dos caracteres já descritos na literatura, descrevemos novas características para a Família Boidae e outras compartilhadas com as Famílias Pythonidae e parcialmente com Tropidophiidae e Aniliidae, assim como distintos de táxon inseridos em Henophidia. Na região pré-cloacal, distingue-se *Boa* e *Eunectes* por possuírem zigósfeno robusto e espinho neural estreito em relação aos outros gêneros, entre ambos. *Eunectes* possui um lóbulo na porção medial e lóbulos laterais arredondados, espinho mais estreito e baixo em relação a *Boa*. *Corallus* pode ser dividido em dois grupos, os que apresentam zigósfeno delgado, distinguindo-se de *Chilabothrus* e *Epicrates*, enquanto os de zigósfeno estreito distinguem-se de *Chilabothrus* por possuírem um cótilo com a porção ventral reta, lóbulo medial do zigósfeno mais largo espinho neural estreito com o afunilamento de suas extremidades. *Corallus* se distingue de *Epicrates* por possuírem espinho neural mais baixo e mais longo. *Epicrates* se diferencia de *Chilabothrus*

por possuir zigósfeno mais fino, hipapófise mais longa e estreita, espinho neural mais alto e em geral mais largo. O CTscan nos proporcionou complementar o conhecimento acerca da Família Boidae e seus táxons, além de identificar características compartilhadas dentre os Henophidia assim como diferenças entre eles e os Caenophidia.

Palavras chaves: Pós-cranio, osteologia, anatomia comparada, vertebras.

ABSTRACT

Snake taxonomy and systematics use several characters to construct phylogenetic hypotheses. Morphology is widely used, such as scale counting and anatomical characters, which include soft tissue and osteological information. Among the used characteristics, however, osteology generally has little information regarding vertebral characters, especially on current taxa. An important group for understanding snake irradiation is the Family Boidae, a complex that currently comprises 36 species belonging to five genera (*Boa*, *Chilabothrus*, *Corallus*, *Epicrates* and *Corallus*). In this study, analyses and descriptions of vertebral morphological characters were performed from the available material of Family Boidae, comparing differences in inter and intraspecific levels, sexual dimorphism of osteological characters, comparing them with other snake families to understand vertebral morphological diversity. We used computed tomography (CtScan), a less invasive and more refined analysis, combined with traditional photography techniques and quantitative analysis. Sixty-three species of 30 genera were evaluated. In addition to the characters already described in the literature, we described new ones for Boidae and others shared with the Pythonidae and partially with Tropidophiidae and Aniliidae. In the pre-cloacal region, *Boa* and *Eunectes* are distinguished by having robust zygosphenes and narrow neural spines in relation to the other genera. *Eunectes* has a lobe in the medial portion and rounded lateral lobes, narrower and lower spine in relation to *Boa*. *Corallus* can be divided into two groups, those with a thin zygosphenes, distinguished from *Chilabothrus* and *Epicrates*, and those with narrow zygosphenes, distinguished from *Chilabothrus* by a cutaway with a straight ventral portion medial lobe of the widest narrow neural spine with tapering of its extremities. *Corallus* is distinguished from *Epicrates* by having a lower and longer neural spine. *Epicrates* differs from *Chilabothrus* in that it has a thinner zygosphenes, a longer and narrower hipapophyse, a higher and generally wider neural spine. The CTscan provided us with complementary knowledge about the Family Boidae and its taxa, as well as identifying characteristics shared among the Henophidia as well as differences between them and the Caenophidia.

Keywords: Postcranial bones, osteology, comparative anatomy, vertebrae.

INTRODUÇÃO

A taxonomia e sistemática de serpentes tradicionalmente têm baseado suas teorias na utilização de diversos caracteres morfológicos, como a contagem de escamas e caracteres anatômicos, que incluem informações de tecidos moles a osteológicos para a construções de suas hipóteses (Underwood, 1967, 1976; Ferrarezzi, 1994; Ferrarezzi & Monteiro, 2001, Dowling & Duellmann, 1978; McDowell, 1987; Kluge, 1991, 1993; McDiarmid et al., 1999; Pough et al., 2001; Hutchins et al., 2003; Vitt & Caldwell, 2009; Zaher *et al.*, 2019). Dentre as características utilizadas, a osteologia, principalmente, a cranial, tem fornecido importante informações para a construção de hipótese de relacionamento filogenéticos dentre os grupos das serpentes (*e.g.* Lee & Scanlon, 2002; Snetkov & Orlov, 2017; Zaher *et al.*, 2019).

Contudo, estudos de anatomia e descrição vertebral, em relação ao uso de caracteres craniais, ainda são muito escassos, e menos comuns são os estudos que se baseiam exclusivamente na descrição de caracteres vertebrais, os quais não estejam diretamente relacionados a estudos de fósseis (LaDuke, 1991a). Nos últimos anos houve um aumento nos estudos relacionado ao tema, sendo o estudo vertebral incluído em trabalhos de taxonomia, assim como, em trabalhos exclusivamente descritivos de táxons atuais (Ikeda 2007; Machado, 2010; Teixeira, 2013; Pinto *et al.*, 2015; Snetkov & Orlov, 2017; Koch *et al.*, 2019). Entretanto ainda há uma carência de informações neste sentido, perdendo possivelmente informações taxonômicas ou filogenéticas, principalmente de táxons chave para o entendimento de caracteres vertebrais que possam ser compartilhados entre as serpentes.

Sabendo disso, um grupo importante para o entendimento da irradiação das serpentes é a família Boidae. A Família Boidae Gray, 1825 constitui uma irradiação da Infraordem Alethinophidia Nopsca, 1923, e compreende atualmente 36 espécies pertencentes a cinco gêneros: *Boa* Linnaeus, 1758 (cinco espécies e aproximadamente sete subespécies); *Chilabothrus* Duméril & Bibron, 1844 (13 espécies e 15 subespécies); *Corallus* Daudin, 1803 (nove espécies); *Epicrates* Wagler, 1830 (cinco espécies) e *Eunectes* Wagler, 1830 (quatro espécies), todos eles ocorrendo na região Neotropical (Pyron, 2014; Reynolds, 2014; Reynolds & Henderson, 2018).

Mesmo diante ao acúmulo de informações sobre a morfologia da Família, ainda existe uma lacuna nas informações vertebrais de diversos táxons (Teixeira, 2013; Onary & Hsiou, 2018). Este trabalho tem como um de seus objetivos fundamentais a análise e descrição dos

caracteres morfológicos vertebrais a partir do material disponível da Família Boidae, comparando diferenças em nível inter e intraespecífico, e dimorfismo sexual dos caracteres osteológicos, comparando-os com outras famílias de serpentes. Para avaliar tais características a anatomia vertebral foi analisada através de uma nova ótica, a tomografia computadorizada (CtScan). Este tipo de análises é menos invasivo e mais refinado, aliada a técnicas tradicionais, buscamos novas evidências morfológicas para a família, seus táxons e sua relação com outras famílias de serpentes, afim de responder as seguintes perguntas: As descrições anatômicas para a família refletem a morfologia da Família Boidae? Existem caracteres que podem ser informativos em estudos sistemáticos para as serpentes *latu sensu*?

MATERIAL E MÉTODOS

Sistemática e nomenclatura anatômica

Neste estudo utilizamos a classificação da Superfamília Booidea *sensu* Pyron *et al.* (2014), assim como os trabalhos de Reynolds *et al.* (2014) e Reynolds & Henderson *et al.* (2019). A terminologia empregada para as estruturas anatômicas seguiu os trabalhos de Auffenberg (1963), Albino & Carlini (2008), Hoffstetter & Gasc, 1969; LaDuke (1991 a,b), Lee & Scanlon (2002), Onary & Hsiou (2018), Rage (1984, 1998, 2001) (Figura 01; Apêndice I).

Material analisado e abreviação das instituições

Para descrição das características vertebrais dos representantes da Família Boidae, foram analisados 19 táxons das seguintes espécies e subespécies: *Boa constrictor* (*B. c. amarali* [N = 2], *B. c. constrictor* [N = 3] e *B. c. occidentalis* [N = 1]), *B. imperator* (N = 8), *Chilabothrus angulifer* (N = 4), *C. striatus* (N = 5), *Corallus annulatus* (N = 1), *C. batesii* (N = 3), *C. caninus* (N = 2), *C. cooki* (N = 4), *C. cropanii* (N = 1), *C. hortulanus* (N = 3), *C. ruschenbergerii* (N = 2), *Epicrates alvarezi* (N = 1), *E. assisi* (N = 1), *E. cenchria* (N = 2), *E. crassus* (N = 4), *E. maurus* (N = 1), *Eunectes deschauenseei* (N = 1), *E. murinus* (N = 3) e *E. notaeus* (N = 1).

Para estudos comparativos da morfologia vertebral, foram utilizados espécies das seguintes famílias: Acrochordidae (N = 1), Ahaetullidae (N = 1), Aniliidae (N = 1), Atractaspididae (N = 2), Calabariidae (N = 1), Calamariidae (N = 1), Candoiidae (N = 4), Charinidae (N = 3), Colubridae (N = 14), Dipsadidae (N = 44), Elapidae (N = 10), Erycidae (N = 1), Grayiidae (N = 2), Homalopsidae (N = 2), Lamprophiidae (N = 2), Loxocemidae (N = 2), Natricidae (N = 2), Pareidae (N = 1), Pythonidae (N = 14); Psammophiidae (N = 3),

Pseudoxyrhophiidae (N = 2), Sanziniidae (N = 6), Sibynophiidae (N = 1), Tropidophiidae: (N = 2), Viperidae (N = 7), Xenodermidae (N = 2).

Neste estudo foram utilizados exemplares das seguintes instituições: BMNH, The Natural History Museum, London; CAS California Academy of Science, San Francisco; FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago; IBSP, Instituto Butantan, São Paulo; LSUMZ, Louisiana State University, Baton Rouge; MVZ, Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley; MZUSP, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo; MNHNCu, Museo Nacional de Historia Natural Cubana, Havana; MSUM, Michigan State University Museum, Michigan; UMMZ, Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor; USNM, National Museum of Natural History, Washington; UTACV, University of Texas at Arlington Amphibian and Reptile Diversity Research Center, Arlington.

Para as análises descritivas e comparativas, foram utilizados apenas indivíduos adultos, a fim de evitar possíveis variações ontogenéticas, causados pela baixa ossificação ou variação na forma das estruturas (obs. pessoal). Definido a escolha dos indivíduos foram selecionadas vértebras pré-cloacais em intervalos de 20 vértebras, caso a vértebra selecionada estivesse deformada ou danificada a próxima seria selecionada, assim é possível acompanhar as variações morfológicas e aumentar o espectro em busca de estruturas pouco frequentes, *e.g.*, forames. Na região cloacal, existem dois tipos distintos de vértebras as com linfapófise articulada e as com linfapófises fixas. Foram selecionadas, quando possível, uma de cada. Por fim, na região caudal, foi utilizada uma vértebra em intervalos de dez vértebras, esta opção se fez necessário devido ao tamanho reduzido da cauda de algumas espécies.

Para as análises morfométricas foram tomadas as medidas de apenas um dos lados das vértebras, para a padronização da análise dos dados, uma vez que a assimetria, principalmente nos ângulos de inclinação da pré e pós-zigapófises, são comuns (vide próximo tópico – Imagens e Softwares). As medidas e análises foram baseados nos trabalhos de LaDuke (1991 a, b), Ikeda (2007) e Bochaton & Bailon (2018). Para as análises quantitativas foram obtidas as medias de: Altura (ZA) e largura (ZL) do zigósfeno (razão = ZA/ZL); Angulação da pré-zigapófises (PRAn); Angulação da pós-zigapófises (PZAn); Altura (ENA) e largura (ENL) do espinho neural, altura do “arco + corpo neural” (ACN-A) (razão= $ACN-A/ENA$); largura (PPZ-L) e comprimento (PPZL-C) do processo pré-zigapofiseal (razão= $PPZ-L/PPZL-C$); comprimento (CN) e largura (CNL) do corpo neural. (Apêndice I - Figura 02)

AN: Arco Neural; CN: Canal Neural; CO: Côndilo; CT: Cótilo; CV: Centro Vertebral; DP: Depressões Paracotilares; EN: Espinho Neural; EPZ: Espinho epizigapofiseal; FAPO: Faceta Articular Pós-zigapofiseal; FAPR: Faceta Articular Pré-zigapofiseal; FAZ: Face

Articular do Zigósfero; FC: Forâmen Central; FE: Forâmen Espinhal; FL: Forâmen lateral; FPC: Forâmen Paracotilar; FPRZ: Forâmen Pré-zigapofiseais; FPZ: Forâmen Parazigantrais; FV - Forâmen Subcentral; FZ: Forâmen Zigantral; HE: Hemapófises;

HP: Hipapófise; L: Linfapófise (LA: Linfapófise Articulada e LF: Linfapófise Fixa); PA: Paradiapófise (D - Diapófise e P - Parapófise); PAPR - Processo Acessório Pré-zigapofiseal; PL: Pleurapófises; PO: Pós-Zigapófise; PZ: Pré-Zigapófise; QH: Quilha hemal; SS: Sulco Subcentral; ZI: Ziganthro; ZG: Zigósfero.

Medidas referentes a escala de angulação e tamanho de espinho neural foram tratados em dois grupos de escalas distintos, originais deste estudo. Foram escolhidas classes de valores mais arbitrários possíveis (Tabela 01 – A e B).

Tabela 01: **A-** Diferentes classes de altura para o espinho neural. **B-** Diferentes classes de inclinação dos processos pré e pós-zigapofiseais. Colunas: Tamanho (%) = ENA/ACN-A; EN = Espinho Neural; In= Inclinação.

A	Tamanho (%)	Classes	B	Inclinação (Graus)	Classes
	0-20	EN-I		Abaixo de zero	Negativa
	21-40	EN-II		0	Neutra
	41-60	EN-III		0,1-5	In-I
	61-80	EN-IV		5,01-10	In-II
	81-100	EN-V		10,01-15	In-III
				15,99-20	In-IV
				Acima de 20,01	In-V

Imagens e softwares

O material utilizado foi segmentado de forma manual ou digitalmente utilizando o espécime completo, para isso foram produzidos dados e imagens 3D através de equipamento de microtomografia computadorizada de alta resolução (CTscan) Phoenix v|tome|x M - General Electric Company do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Para a obtenção das imagens em formato tradicional (2D), foi utilizado a Câmera fotográfica Nikon D-90 com as lentes Nikon SWM VR ED IF Micro 1:1 Ø62 e Nikon AF Micro Nikkor 105mm 1:2.80 G.

As imagens provenientes do CTscan foram analisadas e editadas em diferentes programas, devido a limitações de hardware. Os softwares utilizados foram: 3D Builder v.18.0.1931.0, Amira 6.4, Blender v2.8, Meshlab 64bits v.2016.12 e VG Studio Max v.2.2.680630 64bits. Para análise morfométricas das imagens em 3D (arquivos com extensão stl) foi utilizado o programa 3D Builder, enquanto para as imagens 2D, utilizou-se o programa tpsDig 232. Por fim, o tratamento das imagens, tanto aquelas em 2D quanto em 3D, foram realizados no programa Adobe Photoshop CC2017.

RESULTADOS

Descrição vertebral

Serpentes Linnaeus, 1758

Alethinophidia Nopcsa, 1923

Macrostromata Müller, 1831

Boidae Gray, 1825

Os representantes atuais da Família Boidae, possuem vertebras robustas mais largas do que compridas em toda a extensão da região pré-cloacal, cloacal e geralmente nas primeiras vértebras caudais (Apêndice I – Tabela 01). O EN, em geral, apresenta uma diminuição progressiva em sua altura, evidente do início da região pré-cloacal até o início da região caudal, variando da classe EN-II a classe EN-V, sendo a classe mais comum a do tipo EN-III. O CN apresenta a forma trilobado com os lóbulos inferiores maiores do o superior. O AN é arqueado, com constrição pré-condilar bem definida. O CT e o CO são estruturas complementares, sendo o CT mais alto e largo para o encaixe do CO e tanto o PZ como PO possuem ângulo mínimo de inclinação variando de classe negativa a classe de inclinação In-V, sendo os ângulos mais comuns variando entre o In-II e In-III. Os PPZ, de forma geral, são pouco desenvolvidos, as PA apresentam os limites da P e D muito bem definidos, sendo a diapófise abaulada e mais exteriorizada. Ao se aproximar da região cloacal a D é menos exteriorizada até que os limites não estejam mais bem definidos entre as duas estruturas, a homogeneidade máxima entre elas ocorre, geralmente, em uma das duas últimas vértebras antes da cloaca, na vértebra com LA não há limites da P e D definidos, sendo uma peça única.

Presença de FPC, um a muitos FPRZ, um a quatro FE, FL, um e dois FZ, um a muitos FPZ e FV presente deste a região pós-craniais, destes, os forames os FL, FZ e FV estão presentes de forma contínua na região pré-cloacal, contudo, podem variar sua presença nas vértebras cloacais e caudais. Por outro lado, a variação intracolunar é comum nos forames FPC, FPRZ, FE e FPZ, além disso aqui é descrito o FPL, forame encontrado entre as linfapófises e comum entre os representantes da família.

Por fim, nota-se que no canal neural através de um corte coronal em espécies digitalizadas, a porção inferior é mais largo que a porção superior nos espécimes analisados. Através de uma comparação direta com outras famílias de serpentes, foi possível identificar que tal característica é compartilhada com as famílias Tropidophiidae, com Pythonidae, e parcialmente com Aniliidae. Em contrapartida esta característica não é compartilhada com

Caenophidia, uma vez que ambos as porções têm a mesma espessura ou o canal superior é um pouco mais largo.

Boa Linnaeus, 1758

Região pré-cloacal: As vértebras do gênero *Boa* são robustas, com tamanho de CV variando entre 3,73 mm a 9,14 mm (Apêndice I – Tabela 01). Em vista anterior, o ZI é uma estrutura espessa e larga, as PA possuem limites entre P e a D bem definidos, sendo a parapófise abaulada e exteriorizada, tanto no início quanto no meio da região pré-cloacal, ao se aproximar da região cloacal a diapófise reduz de tamanho até que os limites não estejam mais bem definidos entre as duas estruturas. Numerosos FPZ em toda a região pré-cloacal. Em vista lateral, a face articular do ZI é mais larga do que alta na região anterior e posterior, havendo aumento em sua largura na região medial. A face articular da PZ é projetada anteriormente, sendo estreita no começo da região, esta estrutura progressivamente, torna-se comprida, estendendo-se desta forma até o final da região pré-cloacal. Em contrapartida, o PAPR está posicionado latero-anteriormente na PZ, sendo desenvolvido nas vértebras medias das subespécies *B. c. amarali* e *B. c. constrictor*, além disso, em ambas as subespécies a PA é mais visível em vista dorsal do que os outros táxons. Em vista ventral, com a redução no comprimento da HP, a QH é evidente entre a 60ª a 80ª vértebra, na região medial da pré-cloacal a porção caudal da estrutura torna-se mais dilatada, progressivamente se estreita até o final da região pré-cloacal. Presença de FPC, FPZ, do primeiro terço até o final desta região, ventralmente estão inseridos os FV, estes localizado no ponto de encontro entre o CO e a QH.

Região cloacal: Em vista anterior o ZI estreita progressivamente, a PZ está posicionada latero-dorsalmente em relação ao centro vertebral. Observa-se a presença de DP em ambos os lados do COT, inseridos nestas depressões, estão os FPC. Nas LF os FPC se deslocaram lateralmente e possuem maior calibre maior, em relação aos LF da região pré-cloacal. Em vista posterior nota-se os EPZ discretos nesta região, as PA não possuem divisões entre as sub-regiões, formando uma peça única e não foram registrados FV na região cloacal. Em vista dorsal, é possível observar ambas as barras das linfapófises. Ventralmente nota-se uma pressão lateral na hipapófise das LA, em posição cranial, neste local, estão inseridos os FV, estes forames posicionados no mesmo local nas LF, porém, sem a pressão lateral nesta estrutura.

Região caudal: Há uma redução significativa na altura do ZI em relação as regiões anteriores, o CN subtriangular possui a porção inferior comparativamente mais larga por toda a extensão caudal. As PL são curvadas lateralmente e direcionadas ventralmente, sendo a curvatura mais acentuada nas vertebrais mais distais. Observa-se a presença de DP em ambos os lados do cótilo e inseridos nestas depressões, estão os FPC. O CON, é complementar ao

COT, sendo o COT mais baixo e mais estreito (Apêndice I – Tabela A). Em vista lateral, o EN é mais (EN-II) alto no início da cauda e progressivamente reduz seu tamanho até final da região caudal (EN-I). Ainda lateralmente, a face articular do ZI é mais larga do que alta em toda a região cloacal e presença de FL, presente em um lado ou nos dois. Em vista dorsal as vértebras caudais iniciais e mediais são mais largas do que longas enquanto as distais são mais longas do que largas. Presença de FV em vértebras da região caudal.

Boa constrictor amarali (Stull, 1932)

Foram analisados dois espécimes de *Boa c. amarali* (tabela 2) (S1-Fig.1).

Tabela 2: Indivíduos de *Boa constrictor amarali* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
MZUSP 2737	248	1	5	50	304
MZUSP 5477	226	?	4	40	270

Região pré-cloacal: Em vista anterior, o ZI é mais largo no começo e fim da região pré-cloacal, estreita nas vértebras mediais com a lâmina superior convexa. No início da região pré-cloacal o CT é elipsoide, progressivamente, sua lâmina superior adquire a forma mais arredondada e a lâmina ventral sofre uma pressão latero-ventral em ambos os lados, esta pressão acaba por deformar a porção ventral, tornado a lâmina reta com a porção medial pontiaguda. No terço final a deformação é menos acentuada e a porção ventral tem forma arredondada nos locais de pressão, contudo, no indivíduo MZUSP 2737, as últimas vértebras do terço final as estruturas possuem forma globulares. Em vista posterior, enquanto o AN é mais arqueado e curto nas primeiras vértebras, nas vértebras da região posterior o achatamento dorsoventral é menos atenuado. Na lateral do arco há presença EPZ por toda a região pré-cloacal, estes espinhos são mais altos na região anterior, tornando-se mais baixos e longos progressivamente em direção a região posterior. Em vista lateral, os EN são mais altos do que largos, a lâmina anterior é dilatada em sua porção distal nas vértebras mediais, enquanto que a lâmina posterior é levemente inclinada para trás. As QH, possuem uma lâmina ventral reta inclinada para baixo nas vértebras da região medial, enquanto que nas vértebras da região posterior, a estrutura é côncava na porção anterior e sua extremidade caudal é mais evidente. Em vista dorsal a lâmina central do ZI é côncava com a presença de uma depressão medial, em forma de “V”, estando evidenciada na porção medial. Progressivamente a estrutura torna-se menos evidente estando quase ausente no terço final da região pré-cloacal. Por fim, em vista ventral, nota-se que a face

articular da pós-zigapófise se desloca sucessivamente lateralmente, sendo abaulada em sua extremidade lateral, possuindo as lâminas internas e posteriores curvas.

Região cloacal: Dos dois indivíduos analisados, apenas um apresentou LA (MZUSP 2737), enquanto no segundo espécime (MZUSP 14020), apresentou somente uma vértebra com paradiapófise única, características de vértebras para LA. Ambos os espécimes apresentaram LF. Em vista anterior a lâmina superior do ZI é convexa na LA enquanto que, nas vértebras com LF, ela pode ser convexa (MZUSP 14020), ou reta em seu centro com as extremidades direcionadas ventralmente (MZUSP 2737). O CT possui a extremidade superior mais arredondada e a lâmina ventral sofre pressão latero-ventral em ambos os lados, formando uma projeção direcionada ventralmente com a porção distal arredondada. As linfapófises são duas barras retilíneas direcionadas latero-ventralmente, sendo a porção final da barra superior direcionada ventralmente. Em vista posterior, o AN é extremamente arqueado devido ao achatamento dorsoventral. É possível observar uma pequena dilatação na base lateral do AN, ou seja, EPZ extremamente reduzidos nesta região. Em vista lateral nota-se que os EN são mais altos que largos e inclinados para frente, tanto nas vértebras com LA quanto nas com LF, além disso, possuem uma projeção no ápice da lâmina anterior. A hipapófise é inclinada caudalmente, com a lâmina anterior curvada e a posterior inclinada, tanto nas vértebras com LA como com LF. Em vista dorsal o ZI possui lóbulos laterais mais altas do que lóbulo central, com uma projeção sinuosa em sua porção medial. A FAPR é projetada latero-anteriormente, sendo mais comprida do que larga, com a lâmina lateral variando entre discreta ou evidentemente comprimida em sua região distal, dando um aspecto abaulado ou pontiagudo. O PAPR é pouco desenvolvido, e também, posicionado latero-anteriormente na PZ. No indivíduo MZUSP 2737, na LF, há um sulco na estrutura inferior com dois forames em cada extremidade, enquanto que no indivíduo MZUSP 14020 só há a presença do sulco. Por fim, em vista ventral, nota-se que a FAPO tem uma morfologia semelhante a região pré-zigapofiseal, onde há uma lâmina curva na região proximal na vértebra com LA e abaulada nas com LF.

Região caudal: Em vista anterior o ZI possui lâmina superior levemente convexa nas primeiras vértebras caudais e progressivamente deprimida até o final da cauda. O CT possui a forma arredondada na maior parte da cauda, sendo elipsoide a partir da região média da cauda. Em vista posterior, o AN é extremamente arqueado com a ausência dos EPZ na maioria das vértebras, entretanto em algumas vértebras é possível ver uma deformação que se assemelha ao espinho, e ausência de forames zigantrais em todos os indivíduos. Em vista lateral, os EN são mais altos do que largos no começo da região caudal e progressivamente tornam-se mais largos do que altos quanto mais próximo do final da cauda, além disso, possuem uma projeção no

ápice da lâmina posterior, presente apenas nas primeiras vertebrais caudais. As HE são direcionadas ventralmente, podendo estar inclinadas levemente para frente. Em vista dorsal o ZI possui lóbulos laterais mais altas do que o lóbulo central, o CO é parcialmente visível, sendo as laterais encobertas pelo AN. A face articular da PZ é projetada latero-anteriormente, sendo mais comprida do que larga, diminuindo progressivamente até o final da cauda. Os EPZ, quando presente, são pouco desenvolvidos nas primeiras vertebrais caudais e ausente a partir da região medial. Por fim, em vista ventral, nota-se que a face articular da pós-zigapófise tem uma morfologia semelhante a região pré-zigapofiseal, mais comprida do que larga.

Boa constrictor constrictor Linnaeus, 1758

Foram analisados três espécimes de *Boa c. constrictor* (tabela 3) (S1-Fig.2).

Tabela 3: Indivíduos de *Boa c. constrictor* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfa-pófises articuladas	Linfa-pófises fixas		
MZUSP 2553	227	?	2	31	260
MZUSP 5477	226	1	5	44	274
MZUSP 14134	237	1	3	39	280

Região pré-cloacal: Em vista anterior o ZI é mais largo no começo e fim da região pré-cloacal, e mais estreita nas vértebras mediais, a lâmina superior é convexa em toda a sua extensão. Nas primeiras vértebras, o CT é globular com as extremidades inferior levemente achatada, progressivamente a extremidade ventral sofre uma pressão latero-ventral em ambos os lados da estrutura. Na região medial esta pressão é menor, originando uma projeção medial direcionada ventralmente, progressivamente, esta pressão latero-ventral é menor e o CT assume uma forma levemente oval. Em vista posterior, o AN é menos arqueado e curto nas primeiras vértebras, progressivamente tornam-se mais atenuado nas vértebras da região posterior, além disso, os EPZ estão lateralizados por toda a extensão da região pré-cloacal. Nota-se que a diapófise está direcionada ventralmente nas primeiras vértebras, desloca-se latero-cranialmente sucessivamente até o terço final do corpo. Em vista lateral os EN são mais altos que largos e inclinadas para trás, as QH possuem uma lâmina ventral retilínea baixa nas vértebras da região média, enquanto que nas vértebras da região posterior a extremidade anterior é côncava com a extremidade posterior retilínea e direcionada ventralmente, progressivamente a QH desaparece e a hipapófise volta a desenvolver-se nas últimas vértebras, estando direcionada ventro-posteriormente com a base dilatada. Em vista dorsal observa-se que a lâmina central do ZI, é extremamente profunda com bordas altas, forma de um “V”, entre a 20ª e 40ª vértebras, tornam-

se levemente côncavas e por volta da 60ª a lâmina é retilínea até o final da região pré-cloacal. Por fim, em vista ventral, nota-se que as FAPO se deslocam progressivamente para a lateral, com este movimento a extremidade exterior torna-se mais nas últimas vértebras e a lâmina posterior que é inclinada latero-posteriormente assume o formato retilíneo.

Região cloacal: Dos três indivíduos apenas dois possuem LA (MZUSP 5477 e MZUSP 14134). Enquanto o indivíduo MZUSP 2553 apresentou somente uma vértebra com paradiapófise única, características de vértebras para LA. Por outro lado, os três espécimes apresentaram LF, o espécime MZUSP 2553 possui duas vértebras com a estrutura, o indivíduo MZUSP 14134 com três e o indivíduo MZUSP 5477 com cinco vértebras apresentando LF. Em vista anterior o ZI possui a lâmina superior convexa tanto na LA quanto nas LF (MZUSP 2553/MZUSP 14134), como reta (MZUSP 5477). O CT possui a extremidade superior mais arredonda com a lâmina ventral sofrendo uma pressão latero-ventral em ambos os lados, formando uma projeção arredondada. As linfapófises são direcionadas latero-ventralmente, a porção final da barra superior é direcionada ventralmente e a barra inferior desloca-se latero-ventralmente, de forma retilínea com a extremidade distal curvada latero-dorsalmente, São visíveis entre as linfapófises as HP estas longas e com região distal dilatada lateralmente. Em vista posterior, o AN é extremamente arqueado com pequenos resquícios dos espinhos epizigapofiseais, estes extremamente reduzidos nesta região, assim como vários FPZ e FPL. Em vista lateral EN são mais altos que largos e retos, tanto nas vértebras com LA quanto nas com LF, com exceção do indivíduo MZUSP 2553, que possui um EN inclinado para frente, além disso, os espinhos possuem uma projeção no ápice da lâmina anterior, em contrapartida a HP é inclinada para trás não ultrapassando o limite do CN. Em vista dorsal o ZI possui lâminas laterais mais altas do que a lâmina central, estas, com projeção sinuosa em posição medial, a FAPZ é projetada lateralmente, mais comprida do que larga, com a lâmina lateral variando entre pouco ou bastante comprimida em sua porção distal, dando um aspecto abaulado ou pontiagudo, não constando PAPR em sua lateral. No indivíduo MZUSP 14134, em ambas as linfapófises, há um sulco na estrutura inferior com dois forames em cada extremidade. Por fim, em vista ventral, nota-se que a face articular da pós-zigapófise possui lâmina curva na região proximal na vértebra com LA e abaulada nas com LF.

Região caudal: Em vista anterior, o zigósfeno possui lâmina superior é reta, CT globular, pleurapófises curvadas lateralmente e direcionadas ventralmente. Em vista posterior, o AN é arqueado no início da cauda, progressivamente a estrutura estreita-se menos arqueado, lateralmente, estão presentes os EPZ por quase toda a extensão da cauda. Em vista lateral EN são mais altos do que largos no começo da região caudal, progressivamente, tornam-se mais

largos do que altos. As hemapófises são direcionadas ventralmente, sendo algumas estruturas inclinada levemente a região cranial. Em vista dorsal o zigósforo possui lâminas reta no começo e meio da região caudal, tornando-se côncava no final, além desta estrutura a FAPZ também apresentou variação intracolunar, sendo mais comprida do que larga, essa diminuindo progressivamente até o final da cauda, em toda a sua extensão é projetada latero-anteriormente e com PPZ ausentes. Por fim, em vista ventral, nota-se que a FAPO é mais larga do que comprida nas primeiras vértebras caudais e progressivamente mais comprida do que larga quanto mais próximo a região apical.

Boa constrictor occidentalis Philippi, 1873

Foram analisados um espécime de *Boa c. occidentalis* (tabela 4) (S1-Fig.3).

Tabela 4: Indivíduo de *Boa c. occidentalis* analisado neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
IBSP 40105	244	1	5	36+N	280

Região pré-cloacal: Em vista anterior o ZI possui a lâmina superior convexa em toda a sua extensão, com as bordas levemente mais elevadas no meio do corpo, COT elipsoide nas primeiras vértebras, sucessivamente a lâmina ventral sofre uma pressão latero-ventral em ambos os lados da estrutura, sendo menos intensa na região medial enquanto que, no final da região pré-cloacal, esta pressão origina uma projeção medial direcionada ventralmente. Em vista posterior, o AN é levemente arqueado na região anterior e medial, enquanto que no final da região pré-cloacal a estrutura é arqueada, além disso, os EPZ são mais altos na região anterior e medial, tornando-se, progressivamente, mais baixos e longos. Em vista lateral o EN alcança valores da classe EN-II e no final da classe EN-III, mais altos que largos e alargando na região medial, sua lâmina posterior é inclinada para trás sendo mais inclinada no início e no meio da região pré-cloacal, progressivamente, torna-se menor na região final. A HP é inclinada para trás com estreitamento na região medial, reduzem-se as QH, estas possuem a lâmina ventral abaulada nas vértebras da região medial, enquanto que no terço final da região, a porção medial da estrutura é levemente côncava. Em vista dorsal, a lâmina central do zigósforo é côncava nas primeiras vértebras, progressivamente adquire a forma em “V”. Por fim, em vista ventral, nota-se que a face articular da pós-zigapófise desloca-se, progressivamente, para a lateral, a porção distal pode ser curvada ou pontiaguda e a lâmina posterior é levemente curvada.

Região cloacal: Em vista anterior o ZI possui a lâmina superior reta com as bordas levemente inclinadas ventralmente, tanto na LA quanto LF, o CT possui a extremidade superior abaulada enquanto na porção ventral há uma projeção direcionada ventralmente devido a uma pressão latero-ventral em ambos os lados da estrutura. As LA são mais robustas com a barra superior mais curta que a inferior, em relação as LF. Em vista posterior o AN é extremamente arqueado, com a presença de resquício dos espinhos epizigapofiseais, estes, extremamente reduzidos. Em vista lateral os EN são inclinados para frente, tanto nas vértebras com LA quanto as com LF, com a presença de uma projeção no ápice da lâmina anterior. A hipapófise é inclinada para trás, em relação ao centro, na vértebra com LA e apontada ventralmente nas vértebras com LF. Não foram observados FL nas vértebras cloacais. Em vista dorsal, o zigósforo é côncavo, contudo, nas vértebras com LF sua concavidade é disforme, o côndilo é completamente visível em toda extensão da região cloacal, a face articular da PZ, variou entre pouco ou bastante comprimida em sua região distal, dando um aspecto abaulado ou pontiagudo, esta variação ocorre devido à ausência de simetria bilateral no indivíduo, sendo o lado esquerdo da estrutura projetada latero-anteriormente, enquanto que do lado direito a estrutura está direcionada lateralmente. Os EPZ são discretos nas vértebras com presença de LA, posicionadas latero-anteriormente na PZ, e ausentes em vértebras com LF, variação semelhante, dos FE presente na vértebra com LA, apenas do lado esquerdo, e ausente nas vértebras com LF. Por fim, em vista ventral, as POZ são direcionadas lateralmente, tanto nas vértebras com LA como nas com LF. A lâmina anterior é curvada e a posterior, varia entre reta, inclinada anteriormente ou abaulada.

Região caudal: Em vista anterior o ZI possui a lâmina superior levemente convexa e ligeiramente deprimida nas extremidades, o COT possui a forma elipsoide e a PZ é posicionada latero-dorsalmente ou perpendicularmente em relação ao centro vertebral. Em vista posterior, o AN é extremamente arqueado devido ao achatamento dorsoventral e ausência de espinhos epizigapofiseais, também não foram observados forames zigantrais, em nenhum dos indivíduos. Em vista lateral, os EN são mais largos do que altos e direcionados anteriormente, as hemapófises são direcionadas ventralmente nas primeiras vértebras, próximo a 20ª vértebra, progressivamente desloca-se para trás. Em vista dorsal o ZI possui lâminas laterais mais altas em relação a porção medial, essa com uma projeção pontiaguda, a qual desaparece após a 20ª vértebra, enquanto o CN é completamente visível por toda extensão da região caudal. A face articular da PZ é projetada lateralmente, sendo mais comprida do que larga, com a presença de EPZ discretos e ausente a partir da 20ª vértebra. Por fim, em vista ventral, nota-se que a face articular da POZ é mais comprida do que larga.

Boa imperator Daudin, 1803

Foram analisados sete espécimes de *Boa imperator* (tabela 5) (S1-Fig.4).

Tabela5: Indivíduos de *Boa imperator* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras para em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
FMNH 22360	242	-	5	47	294
MVZ 40400	237	1	4	50	292
MVZ 40401	244	2	4	60	310
MVZ 82452	241	-	4	49	294
MVZ 172374	244	2	4	60	310
USNM 313858	240	-	4	12+N	256+N
USNM 523566	242	1	5	53	301

Região pré-cloacal: A média neste estudo é de 241 vértebras para a espécie. Em vista anterior o zigósfeno é uma estrutura espessa e larga, na maioria dos indivíduos, contudo a maioria dos espécimes apresentou um aumento na espessura após a 20ª vértebra. A lâmina superior do zigósfeno variou bastante entre os espécimes, podendo ser reta, côncava, convexa ou possuir uma depressão medial que se aprofunda sucessivamente até o final do corpo. Nas primeiras vértebras, o CT possui forma elipsoide, progressivamente a lâmina ventral sofre pressão latero-ventral em ambos os lados da estrutura, resultando em uma projeção medial direcionada ventralmente. Entretanto, no indivíduo USNM 313858, as vértebras de toda a região pré-cloacal possuem um CT globular com a porção ventral quase reta, enquanto no indivíduo USNM 523566 as vértebras possuem forma elipsoides, com exceção da região medial, que apresenta forte depressão latero-ventral na região inferior do CT. Ainda em vista anterior, no início da pré-cloacal, a pré-zigapófise pode ser posicionada lateralmente em relação ao centro vertebral ou inclinada latero-dorsalmente. Em vista posterior, o AN o achatamento dorsoventral é menos atenuado nas vértebras mediais e acentuado na região posterior. Na lateral do arco há EPZ mais altos na região anterior, progressivamente são mais baixos e longos em direção a região posterior, desaparecendo na maioria dos indivíduos entre a 60ª e 80ª vértebra ou conspícuos. Em vista lateral o EN direcionadas para trás, com a lâmina anterior possuindo uma projeção sinuosa medialmente no meio do corpo, enquanto que nas vértebras do último terço a sinuosidade desloca-se para a porção distal do espinho, na extremidade oposta as quilhas possuem uma lâmina ventral curvada, fazendo com que a região posterior da estrutura seja mais

alta, no final da região pré-cloacal a hipapófise volta a desenvolver-se, mais curta e direcionada ventralmente, não ultrapassando o limite do COT. Em vista dorsal nota-se o polimorfismo do zigósfeno, podendo ser côncava em toda a sua extensão, côncava no início do corpo e progressivamente profundidade em sua porção medial nas vertebrae do meio da região pré-cloacal. Por fim, em vista ventral, nota-se que a face articular POZ possui a lâmina distal retangular e progressivamente torna-se arredonda, sendo também curva a lâmina posterior.

Região cloacal: Dos sete indivíduos, quatro indivíduos apresentaram LA, dois com linapófises e dois com a estrutura presente apenas em um dos lados. Outros três indivíduos não possuem a estrutura. Por outro lado, todos os espécimes apresentaram LF, sendo que, dois dos espécimes apresentaram cinco vértebras com LF e outros cinco indivíduos com quatro pares de LF. Sendo a média quatro LF para a espécie. Em vista anterior, a lâmina superior do ZI pode ser retilíneas, retilínea no centro e as extremidades direcionadas ventralmente, convexas ou côncavas. Foi constatado polimorfismo na forma do COT, podendo ser globular, elipsoide ou com a extremidade superior mais arredonda e a porção ventral pontiaguda. Em vista posterior, o AN variou entre arqueado e extremamente arqueado, com espinhos epizigapofiseais discretos. Em vista lateral os EN podem estar direcionados dorsalmente como inclinados para frente, assim como, as HP variaram entre estruturas direcionadas ventralmente ou inclinada para trás. O ZI também apresenta variação interespecífica, podendo a estrutura ser côncavo ou com um lóbulo medial presente, ou apresentar variação intraespecífica, onde as vértebras com LA apresentam morfologia côncava e na vértebra com LF o lóbulo medial está presente na estrutura (MVZ 82452). A FAPZ é projetada tanto anteriormente como latero-anteriormente, com a lâmina lateral variando entre pouco ou bastante comprimida em sua região distal, dando um aspecto abaulado ou pontiagudo e ausência de FPV na região cloacal. Por fim, em vista ventral, nota-se que a FAPO as estruturas estão direcionadas lateralmente, tanto nas vértebras com LA como nas com LF. A lâmina anterior é curvada e a posterior, varia entre reta, inclinada anteriormente ou abaulada.

Região caudal: A média é de 53 vértebras caudais para a espécie. Em vista anterior o ZI apresentou ampla variação morfológica na lâmina superior, essa podendo ter os lóbulos laterais mais altos (FMNH 22360 e MVZ 82452), lóbulos mais baixos (MVZ 40400, MVZ 40401 e MVZ 172374) ou vértebras iniciais com lóbulos laterais altos e no meio da região caudal os lóbulos são mais baixos (USNM 313858). O COT possui a forma elipsoide, com exceção do indivíduo MVZ 82452, que apresentou a estrutura globular, por outro lado, as HE são curvadas e direcionadas ventralmente, com a base voltadas para dentro. Em vista posterior, o AN é extremamente arqueado com EPZ presentes em algumas vértebras, sendo discretos na

maioria das vertebrae e forames zigantrais ausentes. Em vista lateral os EN são mais altos que largos no começo da região caudal, e progressivamente tornam-se mais largos do que altos, possuem uma projeção no ápice da lâmina posterior apenas nas primeiras vertebrae caudais e as HE direcionadas ventralmente. Em vista dorsal o ZI possui lâminas alternando em côncavas e convexas na região central, assim como vertebrae com lâmina sinuosa, a FAPZ é projetada latero-anteriormente, sendo mais comprida do que larga, progressivamente sua largura diminui sucessivamente além disso, os EPZ, quando presentes, são pouco desenvolvidos, nas primeiras vertebrae caudais e ausente a partir da região medial. Por fim, em vista ventral, nota-se que FOPA pode ser globular, posicionada para trás ou lateralmente.

Comparações entre as espécies e subespécies do gênero *Boa*

Região pré-cloacal: O número mínimo e máximo de vertebrae pré-cloacais encontrados, respectivamente, para os táxons foi de: 226 e 248 vertebrae em *Boa constrictor amarali*, 244 vertebrae em *B. c. occidentalis*, 237 e 244 vertebrae em *B. imperator*, e 226 e 237 vertebrae em *B. c. constrictor*. Em vista frontal, em todos os táxons o zigósfeno é tão alto quanto largo, entretanto há variações quanto aos lóbulos laterais. Enquanto nas subespécies *B. c. amarali* e *B. c. constrictor* os lóbulos laterais são voltados para baixo, em *B. c. occidentalis* estas estruturas são levemente mais elevadas, não ultrapassando a altura da lâmina medial. Em *B. imperator* esta estrutura ultrapassa a altura da lâmina medial. O COT, de forma geral, é elíptico no início, deformando-se progressivamente em sua porção latero-ventral, originando uma projeção ventral na estrutura, entretanto em um dos indivíduos de *B. c. constrictor* (MZUSP 14134), a lâmina ventral apresenta a projeção ventral na região medial, no terço posterior a estrutura se torna elíptica e próxima da cloaca volta a apresentar a projeção ventral. Os PPZ em *B. c. constrictor* e *B. c. imperator* ultrapassaram os limites de 15° de inclinação reconhecidos para a família, alcançando 23,3° e 17,7° respectivamente. Por outro lado, as estruturas em *B. c. amarali* e *B. c. occidentalis* não ultrapassaram o limite tradicional de angulação. Em vista posterior, o AN segue o mesmo padrão inicial para todos os táxons, o arco mais curto direcionado para baixo devido ao curto PZ, quanto mais distante da região cranial, mais arqueado a estrutura se torna, com exceção de *B. c. constrictor*, além disso, na porção lateral do arco é possível distinguir seu término e início das PRZ, principalmente na região medial. Estas estruturas são longas e em sua porção dorsal o EPZ é extremamente evidente. Em vista lateral, não se encontrou um padrão para o espinho neural EN quanto para a quilha hemal QH, ambos com variação intra e interespecífica. A altura EN variou de EN-II a EN-III, enquanto a QH pode ser variar entre côncava, convexa ou reta. Contudo, a porção posterior desta estrutura

se destacou, sendo mais visível no terço final do corpo. Em vista dorsal, as estruturas que mantêm o padrão para o gênero, sendo o ZI côncavo com a presença de uma depressão medial em “V”, a qual varia em sua profundidade. As lâminas anteriores do processo articular apresentaram inclinação anterior ou retilíneas, além de serem nitidamente compridas. Em vista ventral, não foram observadas, até o momento, padrões para o gênero.

Região cloacal: Em uma visão anterior, é possível observar a perda de altura no ZI, assim como a inclinação dos lóbulos laterais, elevadas em *B. c. occidentalis* e *B. imperator*, e o PZ é positivo. As linfapófises em *B. c. occidentalis* e *B. imperator* são curvadas de forma que as extremidades distais estejam mais distantes, enquanto em *B. c. amarali* e *B. c. constrictor* nota-se uma aproximação da porção distal da estrutura devido ao ponto de inclinação abrupta na barra superior da estrutura, e a curvatura direcionada para cima na barra inferior. Em *B. imperator* nota-se que FPC possuem calibre maior e por estarem distantes do COT estes forames são mais visíveis nas vértebras com LF. Em vista posterior, nota-se que quando presente o EPZ é mais arredondo destaca-se acima do POZ. Lateralmente, é possível visualizar uma hipapófise muito bem destacada na região ventral, em todas as espécies do gênero. Dorsalmente nota-se que todas as espécies apresentam um ZI côncavo, com exceção de um indivíduo de *B. c. constrictor* (MZUSP 14134). Em vista ventral não foram observadas, até o momento, padrões para o gênero.

Região caudal: Em vista anterior, nota-se que as PL possuem um ângulo de abertura acentuado e direcionado lateralmente. As HE são direcionadas ventralmente de forma paralela, contudo em *Boa constrictor amarali* e *B. c. constrictor* o deslocamento são retilíneos, enquanto que nos outros táxons analisados há um deslocamento curvo das estruturas. Em vista posterior nota-se que nos indivíduos de *B. c. amarali* e *B. c. occidentalis* as POZ em algumas vértebras são direcionadas ventralmente, com angulação latero-ventral. Lateralmente nota-se que as HE são direcionadas ventralmente, contudo na subespécie *B. c. occidentalis* e em *B. imperator* as vértebras posteriores a porção medial possuem a estrutura direcionada para trás ao invés de serem direcionadas ventralmente. Dorsalmente e ventralmente não foram observadas características para o gênero devido à grande plasticidade encontrada.

Chilabothrus Duméril & Bibron, 1844

Região pré-cloacal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é côncava no início do corpo, progressivamente há a redução em sua profundidade e na altura das bordas laterais. As PA possuem limites entre P e a D bem definidos, sendo a parapófise abaulada e exteriorizada, tanto no início quanto no meio da região pré-cloacal, ao se aproximar da região cloacal a

diapófise reduz de tamanho até que os limites não estejam mais bem definidos entre as duas estruturas. Os FPC nem sempre estão presentes nos espécimes e quando presentes há variação intracolunar, em contrapartida, os FPRZ são visíveis em toda a região pré-cloacal. Em vista posterior nota-se que os EPZ são extremamente pequenos ou ausentes, enquanto os FPZ estão presentes por toda a extensão pré-cloacal. Em vista lateral, o EN, diminui a altura progressivamente, são mais altos que largos no início da região e progressivamente tornando-se mais largos na região medial até o final da região pré-cloacal, além de serem inclinados para trás, sendo a menor angulação no início do corpo. A HP uma estrutura robusta levemente mais longa que larga com a porção final mais arredondada no início do corpo e mais quadrada nas vértebras mais distais, progressivamente se tornam QH. As quilhas, são inclinadas ventro-posteriormente, sendo a porção distal da estrutura mais evidente. Nas últimas vértebras do corpo a HP volta a se tornar evidente com uma lâmina direcionada ventralmente e mais larga do que comprida, não ultrapassando o limite do CO. Em contrapartida os FE estão presentes em todas as regiões pré-cloacais. A face articular da pré-zigapófise pode ser projetada latero-anteriormente ou lateralmente, sendo mais comprida do que larga no começo da região pré-cloacal e entre a 20^a a 40^a vértebra, passa a ser mais larga do que comprida, estendendo-se desta forma até o final da região pré-cloacal. A porção distal desta estrutura varia entre abaulada ou lanceolada.

Região cloacal: Em vista anterior o CO possui a extremidade superior mais arredonda e sua porção ventral há uma projeção bem demarcada, as PRZ são posicionadas latero-dorsalmente em relação ao centro vertebral. As linfapófises são direcionadas latero-ventralmente, exceto em *C. angulifer*, que podem possuir a estrutura direcionadas lateralmente, contudo, em ambas as espécies, estão presentes os FPC e a HP é dilatada na porção distal. Em vista posterior foram registrados diversos FPZ. Em vista lateral a HP é curta e larga, sua lâmina anterior é curvada ventro-posteriormente, a lâmina posterior é retilínea e presença de FL e FE. Em vista dorsal, o CO é completamente parcialmente visível em toda extensão da região cloacal, as FAPR são projetadas latero-anteriormente ou lateralmente, mais compridas do que largas, com a porção distal abaulada ou pontiagudo.

Região caudal: Em vista anterior a PZ é posicionada latero-dorsalmente ou perpendicularmente em relação ao centro vertebral, as PL são latero-ventralmente direcionadas do início ao fim da cauda. No início da cauda, esta estrutura é curvada e extremamente exteriorizadas, progressivamente diminuindo até se tornarem duas barras retilíneas. As HP são duas barras direcionadas ventralmente, com diferentes tamanhos e com a base voltada para o seu interior, ou não, desde o começo até o final da região caudal, ao lado do CT, FP presentes.

Em vista posterior, AN extremamente arqueado e vestígios de FPZ no início da região. Em vista lateral, as HE estão curvadas ventralmente, progressivamente a curvatura desaparece e a estrutura posiciona-se retilinearmente ou inclinada para trás, com a porção distal dilatada, presença de FL e ausência de EN. Em vista dorsal as vértebras posicionadas até a 30ª vértebra são mais largas do que longas, o CO é completamente visível em toda extensão a partir da região medial.

Chilabothrus angulifer (Bibron, 1840)

Foram analisados cinco espécimes de *Chilabothrus angulifer* (tabela 06) (S1-Fig.5).

Tabela 06: Indivíduos de *Chilabothrus angulifer* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
FMNH250425	277	1	5	54	337
MNHNCu 63030	?	?	?	?	?
MSU-H 247	283	?	?	44	327+N
MSUM 2098	283	?	4	45+N	331+N
USNM 497684	275	?	4	45	324

Região pré-cloacal: Nas primeiras vértebras, o CT é elipsoide, progressivamente a extremidade superior da estrutura torna-se arredonda e a lâmina ventral recebe pressão latero-ventral em ambos os lados, originando uma projeção medial direcionada ventralmente. No indivíduo USNM 497684 esta projeção é levemente perceptível. Em vista posterior, o AN variou de arqueado a extremamente arqueado, no início do corpo, progressivamente há um aumento no achatamento dorsoventral do AN. O EN do indivíduo MSU-H 247 foi o único que apresentou lóbulos bem desenvolvido na porção distal posterior desta estrutura, além destes, nota-se a presença de um forame do lado esquerdo do AN. Em vista dorsal o lóbulo medial do ZI não ultrapassa o limite dos lóbulos laterais, sendo largo no começo do corpo e estreito na região medial e posterior, contudo este, pode estar ausente no início do corpo. O côndilo é visível em toda extensão da região pré-cloacal. O PAPR está posicionado latero-anteriormente, levemente desenvolvido no início do corpo, atingindo seu ápice, entre a 60ª a 100ª vértebra, contudo no indivíduo MNHNCu 63030, o processo é uma estrutura extremamente curta. O PA não é visível em vista dorsal na maioria das espécies, quando visível, é abruptamente perceptível. Por fim, em vista ventral, a FAPO, por toda a extensão pré-cloacal, é direcionada lateralmente e sua porção distal é arredondada. A porção posterior da estrutura apresenta uma lâmina reta ou curvada. A QH é evidente entre a 100ª a 120ª vértebra, na região medial a

estrutura é levemente dilatada caudalmente e afunilada na ponta, enquanto que no terço final, ela se torna evidentemente dilatada com a porção distal globular. Há uma pressão lateral na estrutura, em sua porção mais cranial, neste local, estão inseridos os FV.

Região cloacal: Em vista anterior a lâmina superior do ZO é convexa com lóbulos laterais mais altos. As bases da LA são estruturas longas, robustas e a bifurcação das barras ocorre próxima do corpo vertebral. Na LF, a porção final da barra superior é direcionada lateralmente ou latero-ventralmente curvando-se em sua porção distal. A barra inferior bifurca-se do corpo vertebral ventralmente e desloca-se de forma curvada lateralmente. Em vista posterior, o AN é extremamente arqueado com as porções distais terminado abruptamente, seguido de um PPZ levemente comprido, com EPZ discretos. Em vista lateral, os EN são mais altos que largos, retilíneos ou inclinados para trás com projeções no ápice da lâmina anterior e posterior. Em vista dorsal o ZI possui lóbulos laterais mais curtos do que o lóbulo central, este, convexo ou sinuoso, PPRZ pouco ou muito desenvolvido, posicionado antero-lateralmente. Por fim, em vista ventral, a FAPO é uma estrutura direcionada latero-posteriormente, pode ser longa ou curta e abaulada.

Região caudal: Em vista anterior os lóbulos laterais do ZI são mais altos do que o lóbulo central, progressivamente tornam-se mais altos ao se aproximar do fim da cauda. O cótilo possui a extremidade superior arredonda e em sua porção ventral uma projeção bem demarcada, progressivamente a estrutura se torna globular. Em vista posterior, EPZ discretos. Em vista lateral, são mais largos do que altos, com projeções no ápice da lâmina anterior e posterior, ambas visíveis em toda a região caudal. Em vista dorsal o ZI é sinuoso ou côncavo, neste último caso, o lóbulo medial é mais alto do que os lóbulos laterais. A FAPR é projetada latero-anteriormente no início da cauda e no final é direcionada anteriormente, no início da cauda a estrutura é globular e progressivamente se torna afunilada, PPZ bem desenvolvido nas primeiras vértebras e progressivamente reduzido. Em vista ventral, a FOPA é direcionada latero-posteriormente, com a lâmina externa curvada e a posterior reta, ou direcionada posteriormente, possuindo a forma abaulada.

Chilabothrus striatus (Fischer, 1856)

Foram analisados cinco espécimes de *Chilabothrus striatus* (tabela 07) (S1.Fig. 6).

Tabela 7: Indivíduos de *Chilabothrus striatus* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		

FMNH 1300984	196+N	?	?	?	196+N
MSUM-H 3505	281	1	4	81	367
MSUM-H 4177	290	?	3	67	360
MSUM-H 4178	284	?	3	74	361
MSUM-H 4179	280	?	5	55	340

Região pré-cloacal: Com base no número de vértebras pré-cloacais aqui contabilizadas para *Chilabothrus striatus*, a média é de 284 vértebras. Nas primeiras vértebras, o CT é elipsoide, progressivamente a extremidade superior desta estrutura passa a ser mais arredonda e a lâmina ventral sofre pressão latero-ventral em ambos os lados. Esta pressão pode ou não formar uma pequena projeção na região ventral do CT. Além disso o indivíduo MSUM-H 3505, apresentou, apenas nas últimas vértebras do último do terço corpo, a pressão latero-ventral sem formar a projeção. Ausência de FP, com exceção do indivíduo FMNH 130984, e presença de FPZ, em toda a região pré-cloacal. Em vista posterior, o AN é arqueado por toda a extensão do corpo. Em vista lateral, de modo geral, o EN, diminui de altura progressivamente do início ao final do corpo, exceto no indivíduo MSUM-H4177, este, apresentou um aumento progressivo na altura da estrutura até o final da região. Em vista dorsal a lâmina central do ZI é convexa, com um lóbulo central que ultrapassa a altura dos lóbulos laterais nas primeiras vértebras, não ocorrendo no restante do corpo, entretanto, em um dos indivíduos (MSUM-H4177), o lóbulo medial ultrapassou altura das bordas do zigósforo em toda a extensão do corpo. O PAPR é posicionado latero-anteriormente ou lateralmente e pouco desenvolvido. O processo paradiapofiseal é visível em vista dorsal por toda a extensão da região pré-cloacal, contudo nos espécimes maiores (FMNH 130984 e MSUM-H 4179) o processo não é visível. Por fim, em vista ventral, a FAPO desloca-se progressivamente para a lateral, com ambas as lâminas, interna e externa, curvas. A QH é evidente entre a 60ª a 80ª vértebra, na região medial da pré-cloacal esta estrutura possui uma morfologia extremamente dilatada na porção distal, reduzido progressivamente até o último terço da região pré-cloacal, há uma pressão na porção latero medial na estrutura onde estão inseridos os FV.

Região cloacal: Em vista anterior a lâmina superior do ZO é reta, podendo expandir esta forma para os lóbulos laterais, ou estas podem ser levemente inclinadas dorsalmente. Em geral os CT são mais altos do que largos, com exceção do indivíduo MSUM-H4177. A LF possui a barra superior retilínea com sua base direcionada ventralmente em sua porção distal, enquanto a barra inferior é curvada em sua base, deslocando-se de forma retilínea até a região distal dilatada. Em vista posterior, o AN é extremamente arqueado, com curvatura suave em porção distal encerrando em um PO longo com ausência de EPZ. Em vista lateral os EN são mais largos do que altos e a lâmina anterior inclinados para trás, e a posterior é reta. Em vista dorsal, O ZI

possui um lóbulo medial convexo, sendo este, extremamente largo, o qual, pode ou não ultrapassar os limites laterais, PPRZ, quando presente, pouco desenvolvido e posicionadas latero-anteriormente. Por fim, em vista ventral, nota-se uma pequena projeção espinhal na base da LF no indivíduo MSUM-H4179, reduzido em MSUM-H3505 e ausente no indivíduo MSUM-H4177. A FAPO pode estar direcionada latero-posteriormente ou lateralmente, resultado em uma estrutura com lâmina posterior globular ou reta.

Região caudal: Em vista anterior lâmina superior do ZI é levemente côncava, com as extremidades levemente mais altas no início da cauda, o CO possui a forma globular com uma pequena projeção na região ventral do cótilo, contudo no indivíduo MSUM-H 3505 o cótilo é elipsoide. Presença de depressões paracotilares em ambos os lados do cótilo. Inseridos nestas depressões, estão os forames paracotilares. Em vista posterior, EPZ ausentes. Em vista lateral, os EN são mais largos do que altos, e direcionados dorsalmente. Em vista dorsal, o ZI é convexo com o lóbulo medial mais alto que os laterais. A FAPR é projetada antero-lateralmente ou lateralmente por toda a extensão, o PPZ é pouco desenvolvido, e presente até o final da região caudal, no indivíduo MSUM-H4179, é ausente em toda a extensão. Por fim, em vista ventral, a FOPA é lateralizada nas primeiras vértebras e progressivamente direcionada para trás, sendo uma estrutura globular em sua extremidade distal.

Comparações entre as espécies do gênero *Chilabothrus*

Região pré-cloacal: O número de vértebras pré-cloacais encontrados para as espécies *Chilabothrus angulifer* foi de 277 a 283 vértebras e para *C. striatus* 289 a 290 vértebras. Em vista frontal observa-se variação na altura central do ZI, no início do corpo, na espécie *C. angulifer*, a altura dos lóbulos laterais ultrapassam o limite do lóbulo central, em *C. striatus* isto não ocorre. O CT também apresentou plasticidade morfológica, em *C. angulifer*, a estrutura é levemente pontiaguda ventralmente, desde a região inicial, enquanto que em *C. striatus* a estrutura é ventralmente pontiaguda na região medial, e no terço final há a formação de um lóbulo inferior globular. Os PPZ apresentaram angulação positiva, na espécie *C. angulifer* foi encontrado o maior ângulo entre as espécies analisadas, chegando a 18,10° de inclinação. Em vista posterior AN segue o mesmo padrão, arqueado a extremamente arqueado, sendo que ambos os padrões foram observados em ambas as espécies, porém, em *C. angulifer* o padrão arqueado só foi observado no início do corpo e os EPZ, quando presentes, são discretos. Nas espécies em que o ZI é baixo há uma lâmina de suporte na porção medial do ZG, entretanto esta estrutura não foi observada em todos os indivíduos. Em visão lateral EN variou nas classes EN-II e EN-III, contudo, utilizando a região medial, *C. angulifer* apresentou o menor valor de

tamanho de EN-II, enquanto que um dos indivíduos analisados *C. striatus* possui espinho classe EN-III. O EN, é inclinado para trás em *C. angulifer* com projeções na região distal, tanto anteriormente quanto posteriormente na estrutura, algo não observado em *C. striatus*. As HP são longas e largas e com a porção distal curvada em *C. striatus*, enquanto que na espécie *C. angulifer* e sua porção distal é reta. As QH são maiores em *C. angulifer*, do que em *C. striatus* que possui QH mais baixa, e em ambos os casos a estrutura é inclinada para trás. Em vista dorsal, o lóbulo central do ZI variou sua forma e sua altura dependendo da região do corpo, quando larga, possui forma convexa, enquanto que quando é estreita o lóbulo medial é pontiagudo. Seu tamanho pode ultrapassar ou não os limites dos lóbulos laterais, sendo a variação encontrada intra e/ou inter especificamente no gênero. O PAPZ não é longo nas primeiras vértebras, possuem forma globular ou lanceolada, enquanto que em alguns espécimes este padrão é mantido até o final do corpo, em outros eles podem ser longos, PPZ é nítido na maioria dos espécimes, quando presente é pequeno no início do corpo e grande na região medial. Nota-se em *C. striatus* é possível toda a FAPO observar toda a lâmina da estrutura, algo não visível em *C. angulifer*, pois nesta espécie o NA cobra a parte posterior da FAPO. Em vista ventral houve variação nas QH, em ambas as espécies houve dilatação na porção distal da estrutura na região medial e na porção medial uma estrutura terminando em uma estrutura pontiaguda.

Região cloacal: Em vista anterior, ambas as espécies apresentaram o CT pontiagudo em sua porção ventral, o ângulo do PZ em todas as espécies foi positivo, as linfapófises, aparentemente, seguem o mesmo padrão em *C. striatus* e um padrão distinto em *C. angulifer*, contudo, em ambos os casos as estruturas são inclinadas ventre-lateralmente. Em vista posterior, o AN é arqueado ou extremamente arqueado com a presença de EPZ discretos nas extremidades. Na porção central do ZI ainda é possível ver a barra de articulação com o ZG somente nos espécimes de *C. angulifer*. Lateralmente, na região ventral é possível visualizar uma HP curta, semelhante a um leme, direcionada para trás, contudo, em um dos indivíduos de *C. angulifer* (MSU-H247) a lâmina é arredondada. Dorsalmente, o ZI apresenta um lóbulo medial mais largo ou mais estreito, que pode ultrapassar o limite dos lóbulos laterais. Em vista ventral *C. angulifer* apresentou a porção distal mais dilata para as espécies analisadas.

Região caudal: Em vista anterior, houve diferenças nas PL entre as espécies, em *C. angulifer* essa estrutura possui curvatura direcionada ventralmente, enquanto que em *C. striatus* a curvatura não é tão acentuada na extremidade da estrutura. As HE são direcionadas ventralmente de forma paralela com a base curvadas, no indivíduo *C. striatus* (MSU-H 3505) as extremidades estão unidas, em contrapartida em outro indivíduo (MSUM 4177) da mesma espécie as barras são retilíneas até a região medial da cauda. Lateralmente, nota-se que as HE

são direcionadas para trás em *C. angulifer* e ventralmente nos indivíduos de *C. striatus*, entretanto, nas últimas vértebras de um dos indivíduos desta espécie (MSU-H 3505) as HE estão direcionadas para trás. Dorsalmente, nota-se que as pré-zigapófises são estreitas desde o início da cauda. Ventralmente não foram observadas características exclusivas do gênero.

Corallus Daudin, 1803

Região pré-cloacal: As vértebras do gênero *Corallus* possuem tamanho de CV variando entre 2,52 mm a 8,74 mm (Apêndice I – Tabela 01). Em vista anterior o ZI pode ser de dois tipos, alto (*Corallus batesii*, *C. caninus* e *C. cropanii*) ou baixo em sua porção medial (*C. annulatus*, *C. cooki*, *C. hortulanus* e *C. ruschenbergerii*). Em vista anterior, presença de FPZ em todas as espécies em toda a região pré-cloacal. Em vista posterior, EPZ ausentes, quando presentes, aparecem de forma discreta. Presença de FZ e FPZ em quase todas as espécies analisadas do gênero. Em vista posterior, nota-se que as estruturas com ZI baixo, possuem uma placa medial de fixação na ZG na porção superior da estrutura, enquanto que nas espécies com ZI alto, esta placa medial encontra-se na porção inferior. Em vista lateral, o EN variou de EN-II ao tipo EN-V, na maioria das espécies o padrão a diminuição progressiva na altura do espinho do início ao final do corpo, a HP pré-cloacal é uma lâmina direcionada ventralmente e mais comprida do que alta, direcionada ventralmente, nota-se também a presença de FL e FE em ambos os lados das vértebras. Em vista dorsal os CO, das primeiras, são visíveis por completo enquanto que no restante da região pré-cloacal, são parcialmente visíveis, sendo as laterais da estrutura encobertas pelo NA, assim como, o PAPR não é visível vista dorsal na maioria das espécies. Por fim, em vista ventral, a FAPO está deslocada latero-posteriormente ou lateralmente, com bordas arredondadas ou lanceoladas, geralmente, os FV estão inseridos no ponto de contato do cótilo e da QH.

Região Cloacal: As PZ direcionadas latero-ventralmente, em relação ao centro vertebral, variando tanto nas vertebrae com LA como com LF, estas também direcionadas latero-ventralmente. As bases da LA são estruturas longas robustas e a bifurcação das barras ocorre mais distante do corpo vertebral em relação as LF e, geralmente, ausência de FP e FPZ. Em vista posterior, o AN é extremamente arqueado, ausência de EPZ na maioria das espécies ou discretos quando presentes, nas vértebras com LA a PA não apresenta os limites da P e D definidos, sendo uma peça única. Em vista lateral são mais largos do que altos, a lâmina anterior é reta ou inclinada para frente, enquanto a lâmina posterior é inclinada para trás, FAZ é mais larga do que alta em toda a região cloacal. Em vista dorsal, o CO é completamente visível em toda extensão da região cloacal em quase todas as espécies, as FAPO são projetadas latero-

anteriormente ou lateralmente, mais compridas do que largas, sendo pouco ou bastante comprimida em sua região distal, dando um aspecto abaulado, os PAPZ não são visíveis em vista dorsal e tanto a barra superior quanto a inferior das linfapófises são visíveis em vista dorsal. Por fim, em vista ventral, a face articular da pós-zigapófise pode estar direcionada latero-posteriormente ou lateralmente, resultado em uma estrutura com lâmina posterior globular ou reta, respectivamente, além de FV presentes na maioria das espécies.

Região caudal: As PL são retilíneas e latero-ventralmente direcionadas do início ao fim da cauda, as HE direcionadas ventralmente, com diferentes tamanhos e com a base podendo estar direcionada para o seu interior desde o início até o final da região caudal, além disso, na maioria das espécies os FPC são ausentes. Em vista posterior AN é extremamente arqueado e lateralmente EPZ ausentes na maioria das espécie e presença de FZ em todas as espécies enquanto FPZ variam. Em vista lateral, os EN reduzem seu tamanho do início ao fim da região caudal progressivamente, são mais largos do que altos assim como, as FAZ, enquanto as PL são estruturas mais estreitas na região distal, direcionadas antero-ventralmente e os FL são presentes em quase todas as espécies. Em vista dorsal as vértebras são mais longas do que largas desde do início da região caudal na maioria das espécies, CO completamente visível por toda extensão em todas as vértebras da região caudal e o PAPZ ausente em vista dorsal. Em vista ventral, a FAPO é mais lateralizada em quase todas as vértebras, com exceção das vértebras do final da caudal que são direcionadas para trás na maioria das espécies. Presença de FV em várias vértebras da região caudal.

Corallus annulatus (Cope, 1875)

Foi analisado uma espécime de *Corallus annulatus* (tabela 08) (S1.Fig.7).

Tabela 08: Indivíduos de *Corallus annulatus* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
FMNH 98880	286	1	4	103	3

Região pré-cloacal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é praticamente reta, e progressivamente torna-se convexa, com bordas mais altas na região medial do corpo, CT globular por toda a região. A pré-zigapófise é posicionada perpendicularmente ao eixo central no início da região, progressivamente direcionam-se latero-dorsalmente alcançando seu ápice na região medial, retrocedendo o ângulo inferior no final da região pré-cloacal. Em vista posterior, o AN é arqueado e mais estreito nas primeiras vértebras, progressivamente se torna

extremamente arqueado, presença EPZ lateralizados no início e no final da região pré-cloacal, e numerosos forames parazigantrais. Em vista lateral o EN possui aumento progressivo na altura, do início ao fim da região, EN-II, mais largos do que altos, direcionada dorsalmente e progressivamente inclinam-se para trás, a face articular do zigósforo é mais larga do que alta em toda a região pré-cloacal, contudo na região medial, a face articular alcança sua altura máxima, quase equivalente a largura. A HP é uma estrutura mais longa que larga, e sua região distal é globular, QH são baixas na porção medial, côncavas na região medial e retas no terço final, sendo que extremidade caudal destaca-se como uma pequena projeção não conectada ao CV. Próximo à cloacal a hipapófise volta a ser projetada, esta possui uma base comprida e uma porção distal pontiaguda, direcionada ventralmente, a diapófise está direcionada ventralmente nas primeiras vértebras e, esta estrutura, desloca-se latero-anteriormente, sucessivamente até o terço final do corpo. Em vista dorsal, a lâmina central do ZI é côncava, projetando um lóbulo medial que não ultrapassa os lóbulos laterais. A FAPR é projetada latero-anteriormente, sendo mais comprida que larga no começo da região e sua borda externa é extremamente arredondada, desloca-se lateralmente e, entre a 20ª a 40ª vértebra, passa a ser mais larga do que comprida, estendendo-se desta forma até o final da região pré-cloacal. O processo PZ está ausente e o processo paradiapofiseal não é visível em vista dorsal. Por fim, em vista ventral, a FAPO, progressivamente, desloca-se lateralmente, onde há uma curvatura na lâmina externa, enquanto que a lâmina interna é reta, a extremidade distal apresenta uma lâmina globular, tornando-se curva em sua porção medial, mantendo esta forma até final da região pré-cloacal, na região medial a QH possui uma morfologia mais dilatada caudalmente, a qual diminui progressivamente a caminho da região cloacal.

Região cloacal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é reta, o CT possui a extremidade superior mais arredonda com a porção ventral uma projeção direcionada ventralmente, mais largos do que altos e PZ são direcionadas latero-ventralmente. A barra superior das linfapófises é retilínea em sua base e direcionada ventralmente na porção distal, enquanto a barra inferior é curvada em sua base, desloca-se de forma retilínea até a região distal dilatada. Em vista posterior há a presença discretas de espinho epizigapofiseais. Pós-Zigapófise direcionadas ventralmente e presença de FPZ. Em vista lateral o EN apresenta uma projeção na região distal, as LF possuem as lâminas das barras retilíneas, sendo que, a lâmina anterior é direcionada ventro-posteriormente, e a lâmina posterior antero-ventralmente. Em vista dorsal, o ZI possui um lóbulo medial convexo, sendo este lóbulo curto não ultrapassando os limites dos lóbulos laterais, as FAPR são projetadas lateralmente. Por fim, em vista ventral, nota-se que a

base da barra inferior da LF é mais larga, estreitando ao decorrer da estrutura, a FAPO é direcionada lateralmente, sendo a lâmina distal reta e lateral externa arredondada.

Região caudal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é levemente côncava, com as extremidades levemente mais altas no início da cauda, progressivamente, há a redução na altura destes lóbulos, onde região medial a lâmina é reta, e próximo ao final da cauda se tornar côncavo. O CT possui a forma globular com a região inferior achatada, a PRZ é posicionada perpendicular ou latero-ventralmente em relação ao centro vértebral, as PL são levemente curvadas em sua extremidade, e FPC presentes em diversas vertebrae desta região. Em vista posterior, CO globular. Em vista lateral, os EN possuem pequena projeção na lâmina posterior, voltada para trás, PL direcionadas para frente, com aumento progressivo desta inclinação até o final da cauda. As HE são direcionadas ventralmente, sendo uma estrutura mais larga na base e estreita em sua porção distal, e progressivamente desloca-se para trás, e em toda as vértebras da cauda FL presentes. Em vista dorsal o ZI é côncavo com lóbulos laterais levemente mais altos do que lóbulo medial, progressivamente, e lóbulo medial ultrapassa os limites dos lóbulos laterais. A face articular da pré-zigapófise é projetada antero-lateralmente ou lateralmente por toda a extensão, sendo mais larga do que comprida, possuindo uma forma globular em sua porção externa. Por fim, em vista ventral a FAPO estrutura mais globular em sua lâmina externa e reta em sua lâmina distal, além de FV presentes em todas as vértebras da região caudal.

Corallus batesii (Gray, 1860)

Foram analisados três espécimes de *Corallus batesii* (Tabela 09) (S1.Fig.7).

Tabela 09: Indivíduos de *Corallus batesii* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
IBSP 31772	201	2	3	70	276
MZUSP 2456	204	2	3	59	268
MZUSP 3738	223	1	4	72	300

Região pré-cloacal: Com base no número de vértebras pré-cloacais aqui contabilizadas a média é de 281 vértebras. Em vista anterior, inicialmente, a lâmina superior do ZI é reta, progressivamente se torna convexa, com bordas levemente mais elevadas, alcançando seu ápice no terço final da região pré-cloacal. O CO apresenta polimorfismo em sua forma, nas primeiras vértebras, pode ser globular com a extremidade inferior achatada (MZUSP 2456), elipsoide (IBSP 31772) ou porção inferior do CT, da região medial, com pressões latero-ventral e a porção ventral levemente achatada no terço final do corpo (MZUSP 3738). Ainda em vista

anterior, no início da pré-cloacal, a pré-zigapófise é posicionada perpendicularmente em relação ao centro vertebral, deslocando-se, progressivamente, latero-dorsalmente, mantendo esta posição até o final da região. Ausência de FP, com exceção do indivíduo MZUSP 3738, este com saliência de cada lado do cótilo, e único espécime que apresentou marcas e a presença de forames PRZ para a espécie. Em vista posterior, o AN é extremamente arqueado por toda a extensão do corpo, ausência de EEPZ e PO direcionado de perpendicularmente ou dorsalmente. Ainda em vista posterior, a PA é direcionada latero-ventralmente, o deslocamento lateral da diapófise pode ocorrer entre a 20ª a 40ª vértebra ou apenas no terço final. FPZ presentes apenas no indivíduo MZUSP 3738. Em vista lateral o EN variou entre EN-III e EN-V mais altos que largos e inclinados para trás no começo e final do corpo, na região medial são retos, direcionados dorsalmente. A face articular do zigósfeno é mais larga do que alta em toda a região pré-cloacal, sendo que na região medial, há um aumento na altura da estrutura, a qual se estende até o final do corpo. A HP é uma estrutura robusta mais longa que larga com a porção final curvada para trás. No indivíduo MZUSP 2456 a hipapófise é retilínea direcionada ventralmente exibindo uma curvatura para trás na porção distal. As QH são inclinadas ventro-posteriormente, formando uma lâmina reta no meio do corpo e progressivamente torna-se côncavas, com a porção mais distal mais evidente com borda arredonda e lâmina posterior reta. Em vista dorsal, a lâmina anterior do ZI é deprimida medialmente, com um lóbulo posicionado na porção inferior medial, este, ultrapassa a altura dos lóbulos laterais nas primeiras vértebras, não ocorrendo no restante do corpo. No meio do corpo, os lóbulos laterais ZI são mais compridos e a lâmina medial pode apresentar, ou não, uma depressão medial, que se estende até o final da região, enquanto que há um pequeno lóbulo projetado na porção medial do ZI. A face articular da pré-zigapófise pode ser projetada latero-anteriormente ou lateralmente, sendo mais comprida que larga no começo da região pré-cloacal, entre a 20ª a 40ª vértebra, a face articular passa a ser mais larga do que comprida, estendendo-se desta forma até o final da região pré-cloacal, a porção distal da face articular tende a ser mais lanceolada no primeiro terço e mais arredonda no restante das vértebras da região em questão. Não foram observados PAPR e os PA é sutil na região medial e no terço final do corpo. Por fim, em vista ventral, as FAPO estão deslocadas lateralmente em toda extensão do corpo, contudo na porção medial da região pré-cloacal a extremidade distal, é direcionada latero-anteriormente. Na região medial a QH possui uma morfologia extremamente dilatada caudalmente, essa, reduzida no último terço da região.

Região cloacal: Espécimes variando entre dois a um par de vertebrae com LA e LF variando entre três a quatro de cada lado. Em vista anterior a lâmina superior do ZI é reta, o CT

possui a extremidade superior mais arredonda e a porção ventral com projeção direcionada ventralmente, com exceção do indivíduo IBSP 31772 que possui o cótilo globular, em ambos os casos a estrutura é mais alta do que larga. Ainda em vista anterior, a pré-zigapófise pode ser posicionada perpendicularmente ou latero-dorsalmente, sendo ambos padrões encontrados na mesma vértebra do mesmo indivíduo (MZUSP 2456), ou latero-ventralmente. A barra superior das linfapófises é uma estrutura retilínea em sua base e direcionada para trás na porção distal, enquanto a barra inferior é levemente curvada em sua base, desloca-se de forma retilínea até a região distal onde inclina-se levemente para cima, FPZ presentes apenas no indivíduo MZUSP 3738. Em vista posterior, FPZ apenas no indivíduo MZUSP 3738. Em vista lateral a HP é curta e larga, nas vértebras com LA a lâmina ventral é inclinada para trás e a lâmina posterior está direcionada ventre-anteriormente, enquanto que nas vértebras com LF há uma projeção na região distal curvada para trás que ultrapassa o limite do cótilo. Nas vértebras com LA a barra superior da linfapófise é inclinada para trás enquanto nas vértebras com LF é curvada latero-anteriormente. Em vista dorsal, o ZI possui um lóbulo medial convexo, extremamente largo e alto, ultrapassando os limites dos lóbulos laterais. Por fim, em vista ventral, lateralmente em posição mais cranial, nas HP das vértebras com LF estão inseridos os FV, posicionados no mesmo local nas LF, porém sem a pressão lateral nesta estrutura.

Região caudal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é côncava, o CO possui a forma globular ou possui pequena projeção na porção ventral, PZ posicionado ventro-lateralmente, latero-dorsalmente ou perpendicularmente em relação ao centro vértebral, tal variação pode ocorrer de cada lado na mesma vértebra. As PL no início da região caudal são exteriorizadas, progressivamente perdem a inclinação e estão quase que paralelamente no final da cauda enquanto a porção distal das HE pode estar direcionada para dentro desde o início do corpo ou a partir da região medial até o final da região caudal. Em vista lateral os EN possuem a extremidade superior da lâmina anterior curvada para frente e posterior curvada para trás, HE curvado para trás e progressivamente direcionados ventralmente e presença de forames laterais nas primeiras vértebras. Em vista dorsal, o ZI é côncavo, com uma estreita projeção medial no início do corpo, progressivamente esta estrutura desaparece até a região medial da cauda. As vértebras do indivíduo IBSP31772, foram mais largas do que compridas até a região medial. A face articular da pré-zigapófise é projetada antero-lateralmente ou lateralmente por toda a extensão. Por fim, em vista ventral, nota-se que a face articular da pós-zigapófise é direcionada para trás em todas as vertebrais caudais, é uma estrutura mais globular em sua extremidade, e em todas as vértebras da região caudal há a presença de FV.

Corallus caninus (Linnaeus, 1758)

Foram analisados três espécimes de *Corallus caninus* (Tabela 10) (S1.Fig.9).

Tabela 10: Indivíduos de *Corallus caninus* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfaópses articuladas	Linfaópses fixas		
IBSP 14625	216	1	5	77	299
IBSP 24845	209	1	4	72	286
MZUSP 6393	223	2	3	80	308

Região pré-cloacal: Em vista anterior, O ZI alto com ápice da espessura na região medial, e a partir deste ponto, estreita-se sucessivamente até final da região pré-cloacal. A lâmina superior do ZI pode ser reta no começo do corpo, e, por conseguinte, estreita-se côncava (IBSP 14625), ou convexa com os lóbulos laterais altos e direcionados dorsalmente (IBSP 24845), ou ainda, convexa com lóbulos laterais por toda a extensão (MZUSP 6393). O cótilo é elipsoide, na porção inferior desta estrutura há uma pressão latero-ventral em ambos os lados. Ainda em vista anterior, no início da pré-cloacal, a PZ é direcionada latero-dorsalmente, alcançando ângulação máxima na região medial, e retrocedendo o ângulo no final da região pré-cloacal, contudo, nas primeiras vinte vértebras do indivíduo IBSP 24845 a estrutura é direcionada ventralmente, progressivamente há um aumento em sua angulação entre 20ª a 40ª vértebra. Ausência de FP, com exceção do indivíduo MZUSP 3738, com ligeiras saliência e marcas de cada lado do CT. Em vista posterior, o AN é arqueado por toda a extensão do corpo, ausência de EPZ, ou quando presente, conspícuos e PO inclinada dorso-lateralmente, porém no indivíduo IBSP 14625, a estrutura está inclinada ventralmente. Ainda em vista posterior, a PA é direcionada latero-ventralmente e somente no indivíduo MZUSP 6393 estão presentes os FPZ. Em vista lateral, de modo geral, os EN da região pré-cloacal são mais altos que largos, podendo ser inclinados para trás (IBSP 14625 e MZUSP 6393) ou direcionados dorsalmente (IBSP 24845), a face articular do ZI tão alta quanto larga desde a 60ª vértebra até o final do corpo, a HP uma estrutura robusta mais longa que larga com a porção final mais estreita que a base, as QH são côncavas e sua extremidade posterior são mais altas e evidentes, e nas últimas vértebras a HP volta a se tornar evidente, direcionada levemente ventro-posteriormente, mais comprida do que alta. Em vista dorsal a lâmina anterior do ZI é côncava, com um lóbulo posicionado na porção inferior medial, apresentando variação intracolunar, apresentando diversas alturas, podendo estas ultrapassarem a altura dos lóbulos laterais, assim como sua largura, ser estreita

ou larga. A FAPR pode ser projetada latero-anteriormente ou lateralmente, a porção distal da face articular pode ser tanto lanceolada quanto arredonda em qualquer posição da região pré-cloacal, o PAPR está ausente em vista dorsal e o PA é sutilmente visível em algumas vértebras dispersas do corpo. Por fim, em vista ventral, nota-se que a FOPA está deslocada lateralmente por toda extensão do corpo, contudo na região da 20ª vértebra, a extremidade distal está direcionada latero-posterior, a QH é evidente entre a 60ª a 80ª vértebra, na região medial pré-cloacal, a QH é dilatada sem estreitamento em qualquer parte da estrutura.

Região cloacal: Espécimes com LA possuem entre um a dois pares de vértebras com a presença das estruturas, enquanto LF varia entre três a cinco pares. Em vista anterior a lâmina superior do ZI reta ou côncava, o CT são mais alto que largos possui a extremidade superior mais arredonda e a porção ventral com projeção direcionada ventralmente, a PZ pode ser posicionada perpendicularmente ou latero-ventralmente e as linfapófises direcionadas latero-ventralmente. A barra superior é uma estrutura retilínea em sua base e direcionada para dentro na porção distal, enquanto a barra inferior é direcionada ventralmente e curvada lateralmente. Em vista posterior, a PO pode ser posicionada perpendicularmente ou latero-ventralmente e ausência de FPZ. Em vista lateral as LA possuem a lâmina ventral é inclinada para trás e a lâmina posterior direcionada ventro-anteriormente, enquanto na LF há uma projeção na região distal curvada para trás que ultrapassa o limite do cótilo. Nas vértebras com LA, a barra superior da linfapófise é inclinada para trás enquanto nas vértebras com LF curvada latero-anteriormente. Em vista o ZI possui um lóbulo medial convexo, este, variando em estreito e largo, mas em todos os espécimes, longo o bastante para ultrapassar os limites dos lóbulos laterais. Por fim, em vista ventral, forames ventrais ausentes.

Região caudal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI pode ser côncava ou convexa, tal que, os lóbulos laterais ultrapassam a altura da região medial, o CT possui a forma globular ou possui uma pequena projeção na região ventral do cótilo. Ainda em vista anterior, a pré-zigapófise é posicionada ventro-lateralmente ou perpendicularmente em relação ao centro vértebral, podendo a variação estar presente de cada lado na mesma vértebra. As pleurapófises são retilíneas e latero-ventralmente direcionadas do início ao fim da cauda, sendo mais exteriorizadas no início da cauda e progressivamente a distância diminui até estarem quase paralelas no final da cauda. Em vista lateral os EN são direcionados para trás, as HE possuem uma base curvada ou retilínea, direcionada para frente nas primeiras vértebras, nas posteriores são ventralmente direcionadas e presença de forames laterais em algumas vértebras. Em vista dorsal, o zigósfeno é convexo e os lóbulos laterais são mais baixos do que o lóbulo central. As vértebras são mais longas do que largas desde a 10ª vértebra caudal. O côndilo é completamente

visível em toda extensão da região caudal. A face articular da pré-zigapófise é projetada antero-lateralmente ou para frente quanto mais próximo do final da cauda. Por fim, em vista ventral, FAPO é uma estrutura mais retangular ou globular em sua extremidade distal, além de apresentar FV em todas as vértebras da região caudal.

Corallus cooki Gray, 1842

Foram analisados quatro espécimes de *Corallus cooki* (Tabela 11) (S1.Fig.10).

Tabela 11: Indivíduos de *Corallus cooki* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
FMNH 212337	268	1	3	99+N	371+N
MSU-H 14389	259	?	3	86+N	348+N
MVZ 14412	270	?	3	114	387
MZUSP 1332	260	2	3	110	375

Região pré-cloacal: Com base no número de vértebras pré-cloacais aqui contabilizadas para *Corallus cooki*, a média é de 264 vértebras. Em vista anterior, a lâmina superior do ZI apresenta formas distintas, côncava desde o começo até o final do corpo (MVZ 14412 e MZUSP 1332) ou reta no começo do corpo, tornando-se convexa com os lóbulos laterais mais altos, voltados dorsalmente (FMNH 212337 e MSU-H 14389). O CT inicialmente é globular, progressivamente elipsoide com leve projeção ventral, e terço final com projeções laterais e porção inferior reta, PZ posicionada perpendicularmente ao eixo principal no primeiro terço do corpo, progressivamente direcionada latero-dorsalmente atingindo o ápice na região medial, mantendo esse ângulo até o final ou apresentando perda progressiva até o final da região, contudo, nos indivíduos MVZ 1412 e MZUSP 1332 as primeiras vértebras apresentam angulação negativa, havendo angulação positiva após 60ª a 100ª vértebra. No indivíduo MSU-H 14389, as PZ possuem estrutura deformada, em sua maioria, com FAPR côncavas. Em vista posterior, o AN é arqueado por toda a extensão do corpo, presença de EPZ discretos, PO, em geral, inclinado latero-ventralmente, exceto no indivíduo IBSP 14625 com ângulo negativo. PA direcionada latero-ventralmente e FPZ presentes. Em vista lateral o EN do indivíduo FMNH 212337, possui um espinho alto no início da região, reduzindo a altura no meio e crescendo no terço final. De um modo geral, a lâmina anterior do EN é reta, dorsalmente direcionada, e a posterior é inclinada para trás, a FAZ tão alta quanto largas, a HP é uma estrutura robusta mais estreita em sua porção distal e as QH são inclinadas para trás e progressivamente se tornam côncavas destacando a porção distal, esta levemente abaulada. Em vista dorsal a lâmina anterior

do ZI possui um lóbulo, com tamanho variado, com variação intracolunar ou interespecífica, podendo ultrapassar a altura dos lóbulos laterais, ou não, a FAPR pode possuir a porção distal tanto lanceolada quanto arredonda em qualquer posição da região pré-cloacal, sem PA visíveis dorsalmente. Por fim, em vista ventral, QH é evidente entre a 60ª a 80ª vértebra e levemente dilatada na porção mais distal

Região cloacal: Espécimes apresentando vértebras com linfapófise articuladas (LA) variando entre um par a dois pares, e presença de três pares de LF. Em vista anterior a lâmina superior do ZI é côncava ou convexa, o CT possui a extremidade superior mais arredonda e a porção ventral é recuada sofrendo pressões latero-ventral, formando uma projeção direcionada ventralmente na maioria dos espécimes, contudo, no indivíduo FMNH 212337, o cótilo é elipsoide. Ainda em vista anterior, a PZ pode ser posicionada perpendicularmente ou latero-dorsalmente em relação ao centro vértebral. Na LF, a barra superior é uma estrutura retilínea e sua porção distal é direcionada ventralmente, enquanto que a base da barra inferior é direcionada ventralmente e repentinamente curvada lateralmente, nas DP presença de FPZ. Em vista posterior o CO possui forma globular ou oval, PO pode ser posicionada perpendicularmente ou latero-ventralmente e ausência de forames parazigantrais. Em vista lateral as linfapófises são curvadas para trás e a barra superior é mais estreita que a inferior, sendo mais atenuada a curvatura para trás. Em vista dorsal o ZI possui um lóbulo medial convexo, este variando em largo com porção distal pontiaguda ou curva e o limite distal do lóbulo só ultrapassou os limites dos lóbulos laterais na vértebra com LA em um dos espécimes (FMNH 212337).

Região caudal: Em vista anterior a lâmina superior ZI é côncava ou convexa, tal que os lóbulos laterais, ultrapassam a altura da região medial, CT possui a forma elipsoide com a base reta no início da região caudal e globular no final, PZ ventro-lateralmente ou perpendicularmente direcionada. Em vista posterior. Em vista lateral, no início da cauda, o EN é direcionado dorsalmente e presença de FL em algumas vértebras. Em vista dorsal, o ZI é convexo e os lóbulos laterais são mais baixo do que o lóbulo central, contudo no indivíduo FMNH 212337 o ZI é sinuoso, a FAPR é projetada antero-lateralmente ou para frente quanto mais próximo do final da cauda.

Corallus cropanii (Hoge, 1953)

Foi analisado um espécime de *Corallus cropanii* (Tabela 12) (S1.Fig.11).

Tabela 12: Indivíduo de *Corallus cropanii* analisado neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
MZUSP s/n	189	1	3	60+N	253+N

Região pré-cloacal: Em vista anterior, o ZI é espesso desde o começo do corpo e estreita-se sucessivamente até o final da região pré-cloacal com a lâmina superior possuindo dois tipos distintos de morfologia. No início do corpo a lâmina é reta e sucessivamente se torna convexa com os lóbulos laterais mais altas e voltados dorsalmente e há a presença de um lóbulo medial na região ventral do ZI. O CT, nas primeiras vértebras, é globular com achatamento ventral, progressivamente torna-se robusto e a porção inferior continua achatada com pressão latero-ventral em ambos os lados. No terço final a pressão na estrutura fica mais evidente nas extremidades latero-ventrais, progressivamente há a perda do achatamento ventral e a pressão latero-ventral passa a ser mais suave, com a porção ventral passa a ter forma retilínea. Ainda em vista anterior, no início da pré-cloacal, a PZ é direcionada latero-dorsalmente a um progressivamente a angulação chega em seu ápice na região medial, e retrocedendo a ângulo inferior no final da região pré-cloacal. Presença de FPC em toda a região pré-cloacal. Em vista posterior, o AN não é arqueado no começo da região, progressivamente torna-se extremamente arqueado até o final da região, a pós-zigapófise é inclinada latero-dorsalmente, alcançando limite máximo na região medial e no terço final estão inclinadas latero-ventralmente. Em vista lateral o EN no início da região pré-cloacal é mais alto que largo e sucessivamente estreita-se mais largo do que alto, a lâmina anterior é reta, na região medial há uma pequena projeção na porção anterior da estrutura, progressivamente há a perda desta estrutura e o surgimento de uma projeção mais acentuada na lâmina posterior, essa inclinada para trás. A face articular do ZI é tão alta quanto larga no primeiro terço e no segundo terço do corpo, na região medial, a estrutura é mais alta do que larga. A HP é uma estrutura robusta mais longa do que larga e em sua da porção basal levemente dilatada, enquanto que as QH baixas são côncavas com a extremidade posterior arredondada e levemente mais altas até o final da região pré-cloacal. Em vista dorsal, a lâmina anterior do ZI é côncava, com um lóbulo posicionado na porção inferior medial, o qual ultrapassa a altura dos lóbulos laterais, a FAPR pode ser projetada lateralmente de forma retangular, na região medial e final esta estrutura está direcionada latero-anteriormente. A porção distal da face articular é arredonda em qualquer posição da região pré-cloacal, lateralmente o PAPR é ausente em vista dorsal na região anterior e projetado levemente no restante do corpo, assim como, o processo paradiapofiseal, pouco visível dorsalmente no terço inicial e progressivamente evidente no final da região. Por fim, em vista ventral a FAPO está deslocada

latero-posteriormente, no início e final das pré-cloacais, ou perpendicularmente, na região medial, são mais longas do que largas e apresentam as bordas arredondadas. A QH é evidente entre a 60ª a 80ª vértebra, na região medial a quilha é extremamente dilatada em sua porção distal, progressivamente há o alargamento da estrutura, contudo, a porção distal continua sendo a mais dilatada.

Região cloacal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é côncava ou convexa, o CT possui a extremidade superior mais arredonda e a porção ventral, recuada com uma pressão suave latero-ventral em ambos os lados, formando uma projeção direcionada ventralmente. A pré-zigapófise é direcionada perpendicularmente LA e latero-ventralmente em vértebras com LF. As LA são direcionadas latero-ventralmente, possuem bases robustas e a bifurcação das barras ocorre mais distante do corpo vértebral em relação as LF. Na LF, a barra superior é uma estrutura curvada ventralmente, enquanto que base da barra inferior é direcionada ventralmente e repentinamente curvada lateralmente com a extremidade achatada dorsoventralmente. Estão presentes FPC e FPZ em ambas os tipos de vertebrae caudais, assim como, FL em vértebras com LA e FPL em vértebras com LF. Em vista posterior, o PO posiciona-se latero-ventralmente, HP deformada e direcionada para o lado esquerdo e presença de FPZ e FPL. Em vista lateral a HP é direcionada ventralmente com a lâmina anterior e posterior curvadas, estreitando em sua região distal, as linfapófises são curvadas para trás, sendo a barra superior LA estreita em sua região distal, enquanto a barra superior LF é mais estreita que a inferior, além de FE e FPL. Em vista dorsal, o zigósfeno possui um lóbulo medial pontiagudo que ultrapassa o limite dos lóbulos laterais na vértebra com LA, PAPR é extremamente visível do lado esquerdo e menos evidente do lado direito. Por fim, em vista ventral, a face articular da pós-zigapófise está direcionada latero-posteriormente, com lâmina posterior curvada, ou lateralmente, com lâmina posterior reta.

Região caudal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI possui a porção do lóbulo medial côncava, mais baixa do que os lóbulos laterais, o CT possui a forma elipsoide com a base reta, PZ posicionada perpendicularmente em relação ao centro vértebral e presença de forames paracotilares. Em vista posterior, ausência de formas pós-zigapofiseais. Em vista lateral, as pleurapófises são estruturas dilatadas com extremidade direcionada para trás no início da região caudal e progressivamente retilíneas. As HE possuem uma lâmina larga ventro-posteriormente nas primeiras vértebras, progressivamente se mais estreitas e direcionadas para trás, em algumas vértebras estão presentes os FE e os FL. Em vista dorsal, o ZI é convexo com os lóbulos laterais são mais altos, CO parcialmente visível em toda extensão da região caudal, a FAPR é projetada antero-lateralmente ou para frente quanto mais próximo do final da cauda,

além disso o PZ é presente nas primeiras vértebras caudais e ausente em vista dorsal após a 10ª vértebra. Por fim, em vista ventral FV presentes em várias vértebras da região caudal.

Corallus hortulanus (Linnaeus, 1758)

Foram analisados três espécimes de *Corallus hortulanus* (Tabela 13) (S1.Fig.12).

Tabela 13: Indivíduos de *Corallus hortulanus* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
MVZ229235	283	?	3	107	393
MZUSP13154	?	?	?	?	?
MZUSP13155	?	?	?	?	?

Região pré-cloacal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI pode ser côncava com a região medial extremamente estreita e os lóbulos laterais altos de mesma altura do lóbulo medial. Nas primeiras vértebras o cótilo é globular, progressivamente torna-se elipsoide e na região posterior podem apresentar uma leve pressão latero-ventral em ambos os lados do CT. Entre a 20ª e a 100ª vértebra a PZ pode estar posicionada latero-ventralmente, progressivamente direcionadas latero-dorsalmente. Em vista posterior, o AN é arqueado por toda a extensão do corpo, PO, inicialmente direcionada ventralmente, progressivamente inclina-se latero-dorsalmente voltando a apresentar inclinação negativa, nas últimas vértebras. No começo e no terceiro terço a PA está direcionada a região ventral, contudo, no meio do corpo, a diapófise está levemente direcionada lateralmente, sendo os limites da parapófise e diapófise difíceis de distinguir por volta da 180ª vértebra, contudo são distinguíveis a presença de PO em todos os espécimes. Em vista lateral, o EN tem uma altura média a baixa e são mais altos do que largos no primeiro terço e mais largos do que altos por volta da 80ª vértebra, a lâmina anterior do espinho é reta e a posterior inclinada para trás. Entre a 60ª e 80ª vértebra há o surgimento de uma projeção na porção distal da lâmina anterior, essa alcança seu comprimento máximo logo após o surgimento, reduzido de tamanho na região posterior, mas não desaparece. A FAPR é tão alta quanto larga no primeiro terço e no segundo terço do corpo, próximo da região medial a altura e a largura apresentam valores próximos. A HP uma estrutura robusta mais longa que larga com porção distal abaulada, as QH são côncavas e sua extremidade posterior é pontiaguda e não fixa no CV. Em vista dorsal a lâmina anterior do ZI é côncava, com um lóbulo posicionado na porção medial com altura não ultrapassando os lóbulos laterais. O CO é visível em toda extensão da região pré-cloacal, a FAPR é projetada lateralmente desde o início do corpo, enquanto no final do corpo são direcionadas latero-anteriormente e em qualquer posição da região pré-cloacal, a porção distal da estrutura é arredonda. O processo paradiapofiseal não é

visível dorsalmente na maior parte da região pré-ocular, apenas no terço-final do corpo, e mesmo assim, pouco visível. Por fim, em vista ventral, a QH é evidente entre a 80ª a 100ª vértebra, na região medial da pré-cloacal, a quilha é levemente dilatada em sua porção distal e progressivamente perde a dilatação. Os forames ventrais estão inseridos no ponto de contato do cótilo e da QH no começo e meio do corpo, no final posiciona-se na porção medial da vértebra.

Região cloacal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI pode ser côncava ou convexa, o CT pode ser globular (MZUSP 13155 - LA) e latero-ventralmente pressionada, formando uma projeção suave ou bem delimitada, direcionada ventralmente (demais espécimes – LA e LF), em ambos os casos, mais largas que altas). As PZ são direcionadas latero-ventralmente ou latero-dorsalmente, as LA são direcionadas latero-ventralmente. A barra superior da LF é uma estrutura curvada ventralmente, enquanto que base da barra inferior é direcionada ventralmente e repentinamente curvada lateralmente com a extremidade achatada dorsoventralmente. Presença de FPC, FPZ, nas LA os FL nas LF FPL. Em vista posterior, PO direcionada latero-ventralmente, e presença de FPL. Em vista lateral a HP é direcionada ventro-posteriormente, ultrapassando o limite do cótilo, ambas as lâminas, anterior e posterior, são curvadas, estreitando em sua porção distal. As LA são retilíneas direcionadas para trás, nas vértebras com LA a barra superior é menor, e ambas se estreitam em sua porção distal, enquanto nas vértebras que possuem LF a barra superior é mais estreita que a inferior, esta, curvada para trás, além da presença FE e FPL. Em vista dorsal, o ZI possui um lóbulo medial convexo, que não ultrapassa o limite dos lóbulos laterais nas vértebras cloacais, o CO é completamente visível em toda extensão da região cloacal. A FAPO no indivíduo MZUSP 13155 a região distal é estreita, sugerindo um aspecto lanceolado a estrutura. Por fim, em vista ventral, a face articular da pós-zigapófise pode estar direcionada latero-posteriormente, com lâmina posterior curvada, ou lateralmente, com lâmina posterior reta.

Região caudal: Em vista anterior a lâmina superior ZI possui a porção do lóbulo medial côncava e mais baixa que os lóbulos laterais, o CT pode ser globular ou elipsoide. Ainda em vista anterior, a pré-zigapófise apresentou grandes plasticidade morfológica, é uma estrutura direcionada latero-dorsalmente, perpendicularmente ou latero-ventralmente em relação, além desta variação na angulação, a face articular desta estrutura nos indivíduos MZUSP 13154-55 são côncavas. As HE são duas barras paralelas direcionadas ventralmente, retilíneas ou curvadas na região basal. Em vista posterior, presença de FPZ nas primeiras vértebras. Em vista lateral as PL são estruturas dilatadas e direcionadas levemente ventro-posteriormente, com a região distal mais estreita em relação a base da estrutura, a HE são direcionadas antero-ventralmente, levemente direcionada no início do corpo e progressivamente evidentemente inclinadas para

esta direção. Presença de FE nas primeiras vértebras e FL presente em quase toda a extensão da cauda. Em vista dorsal, o ZI possui lóbulo medial convexo ou sinuoso, lóbulos laterais mais altos, FAPO projetada antero-lateralmente ou para frente, ao se aproximar do final da cauda, e em ambos os casos a lâmina distal é arredondada. Por fim, em vista ventral, nota-se que a face articular da pós-zigapófise é direcionada latero-posteriormente no começo da região da caudal e para trás a partir da vértebra medial, é uma estrutura globular em sua extremidade distal.

Corallus ruschenbergii (Cope, 1875)

Foram analisados dois espécimes de *Corallus ruschenbergii* (Tabela 14) (S1.Fig.13).

Tabela 14: Indivíduos de *Corallus ruschenbergii* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfaópses articuladas	Linfaópses fixas		
MZUSP 2047	271	1	4	110	386
MZUSP13941	264	2	3	144	313

Região pré-cloacal: Para análises qualitativas foi utilizado apenas o indivíduo adulto MZUSP 2047, enquanto que o indivíduo MZUSP13941 é um subadulto. Em vista anterior o ZI é uma estrutura comprida com a porção medial baixa, sua lâmina superior é côncava com lóbulos laterais altos, o CT tem a forma elipsoide em toda a extensão pré-cloacal. A PZ é direcionada ventralmente no início da região, após a 40^a, progressivamente direciona-se dorsalmente, e em sua extremidade não foram observados FP. Em vista posterior, o AN arqueado por toda a extensão do corpo. PO possui inclinação latero-ventralmente negativa até 40^a vértebras, progressivamente inclina dorsalmente com ápice na região medial, reposicionado em ângulo negativo nas últimas vértebras. O CO complementar ao CT, contudo por volta da 180^a vértebra, a porção ventral do CO é menos abaulada e em relação ao CT Ainda em vista posterior, a paradiapófise é direcionada latero-ventralmente. Contudo, no começo e no terceiro terço, a paradiapófise tem maior inclinação voltada a região ventral, e na região medial a diapófise está levemente direcionada lateralmente. Em vista lateral o EN possui altura da classe EN-II e EN-III, lâmina anterior do varia em reta ou levemente direcionada para frente, enquanto a lâmina posterior é inclinada para trás desde o início do corpo, a FAZ é mais larga do que alta, HP é uma estrutura robusta mais longa que larga desde a porção basal a distal, QH côncavas e a extremidade posterior são suavemente abauladas, mais altas e evidentes. A HP pré-cloacal é mais comprida do que alta, com a lâmina anterior direcionada levemente ventro-posteriormente e a lâmina posterior reta, ausência de forames espinhais, por toda região pré-cloacal. Em vista

dorsal, a lâmina anterior do zigósfeno é convexa, com um lóbulo medial largo, variação intracolunar, sendo maior ou menor que a altura dos lóbulos laterais. O côndilo é visível em toda extensão da região pré-cloacal, FAPR projetada latero-anteriormente desde o início até o final da região, a porção distal da face articular é arredonda, até, aproximadamente a 100ª vértebra, e lanceolada até final da região pré-cloacal. Os PAPR estão presentes em vista dorsal de forma extremamente curtos e PA pouco visíveis dorsalmente na maior parte da região pré-cloacal. Por fim, em vista ventral, FAPR posiciona-se latero-posteriormente nas primeiras vértebras, desloca-se lateralmente até o final da região pré-cloacal, em ambos os casos, as vértebras apresentam a borda distal arredondada e a lâmina distal reta. A QH levemente dilatada na porção mais distal da estrutura, enquanto que na região final, a dilatação ocorre desde a porção medial.

Região cloacal: Em vista anterior, O ZI possui lâmina superior convexa e lóbulos laterais levemente elevados. O cótilo pode ser elíptico com a região ventral suavemente marcada por uma pressão latero-ventral, formando uma projeção suave, em vértebras com LA e em vértebras com LF, o cótilo pode ser elíptico. A barra superior da LF é uma estrutura retilínea, enquanto que a base da barra inferior é direcionada ventralmente e repentinamente curvada lateralmente com a extremidade achatada anteroposteriormente. Em vista posterior, presença de EPZ apenas do lado direito da vértebra com LA, PO direcionada latero-ventralmente, HP abaulada em sua porção distal e FPL presentes em LF. Em vista lateral a HP é direcionada ventro-posteriormente na vértebra com LA e ventralmente na vértebra com LF. Ambas as lâminas, anterior e posterior, são curvadas, estreitando-se na região distal. As LA são retilíneas curvadas e direcionadas para trás, as LA a barra superior é menor, e a inferior é mais estreita, enquanto as LF são barras curvadas para trás e a lâmina superior é mais estreita que a inferior, sendo a inferior mais larga na porção basal e mais estreita na porção distal, além da presença de FPL. Em vista dorsal, o ZI possui um lóbulo medial convexo que ultrapassa o limite dos lóbulos laterais, as FAPO, no indivíduo MZUSP 13155, possui região distal estreita, sugerindo um aspecto lanceolado da estrutura. Por fim, em vista ventral, a face articular da PO é direcionada latero-posteriormente, com lâmina posterior curvada, e a porção distal afunilada.

Região caudal: Em vista anterior lâmina superior do ZI é convexo com lóbulos laterais mais baixos, o CT possui a forma globular e PZ latero-ventralmente. Em vista posterior, EPZ presentes a partir do segundo terço da cauda, um par de FZ e presença de FPZ nas primeiras vértebras. Em vista lateral, as HE são direcionadas antero-ventralmente, levemente direcionadas no início do corpo e progressivamente inclinadas, em todas as vértebras FL ausentes. Em vista dorsal, o ZI apresenta um lóbulo convexo e lóbulos laterais mais baixos ou

na mesma altura do que o lóbulo central, a FAPR é projetada antero-lateralmente ou para frente, quanto mais próximo do final da cauda.

Comparações entre as espécies do gênero *Corallus*

Região pré-cloacal: Os valores mínimos e máximo de vértebras pré-cloacais encontrados para as espécies analisadas, *Corallus cropanii* foi de 189 vértebras, *C. batesii* de 201 a 223 e *C. caninus* foram de 209 a 223 vértebras, *C. cooki* 260 a 270 vértebras, *C. ruschenbergerii* 264 a 271, *C. hortulanus* XXX a 283 e *C. annulatus* 286 vértebras. Em vista frontal, observa-se variação na altura do ZI, sendo *C. batesii*, *C. caninus* e *C. cropanii* as espécies com a estrutura mais alta para o gênero, enquanto que nas outras espécies os lóbulos laterais são mais evidentes, exceto em metade dos indivíduos de *C. cooki*. O CT, de forma geral, é elíptico no início da região pré-cloacal e sucessivamente deforma-se em sua porção latero-ventral, formando uma projeção retilínea na porção ventral, explicitamente visível no terço final da região. Os PPZ apresentaram angulação perpendicular ou latero-ventral nas primeiras vértebras das espécies *C. annulatus*, *C. cooki*, *C. hortulanus* e *C. ruschenbergerii*, progressivamente houve inclinação laterodorsal das estruturas. No primeiro terço, *C. batesii* apresentou o maior ângulo positivo para o gênero, enquanto que negativo foi em *C. hortulanus*. Na região medial pré-cloacal foi a espécie *C. cropanii*, a apresentar, o maior ângulo da estrutura, enquanto que no último terço o gênero *C. batesii* (MZUSP 2456) apresentou o maior ângulo. Em vista posterior o AN segue o mesmo padrão, arqueado em todas as espécies do gênero, com exceção do indivíduo de MZUSP 1332 de *C. cooki*. Além disso, não é visível o término e início das PZ, com exceção da espécie *C. cropanii*, principalmente na região medial. Os EPZ são ausentes ou pouco evidente em *C. cooki* e *C. hortulanus*. Nas espécies em que o ZI é baixo há uma lâmina de suporte na porção medial do ZG, qual encaixa-se na porção medial do ZI, enquanto que nas espécies com ZI alto, a lâmina é ausente na porção superior e presente abaixo, logo acima do canal neural. Em visão lateral, o EN variou obtendo a maioria dos espinhos entre as classes EN-II e EN-III, contudo, considerando a região medial a espécie *C. batesii*, esta apresentou espinho de classe EN-IV. De forma geral o processo aliforme está inclinada para baixo, no sentido anteroposterior, na maioria das espécies, com exceção em *C. annulatus*, *C. batesii* e *C. caninus*, onde o ângulo de inclinação é menor, e no terço final é retilínea. As HP são maiores em tamanho e mais compridas nas espécies *C. batesii*, *C. caninus* e *C. cropanii*. Esta estrutura é tão comprida nestas espécies, chegando a ultrapassar o limite do cótilo em quase duas vezes a distância em relação as outras espécies do gênero e a QH é evidente na região medial da pré-cloacal nos espécimes de *C. batesii* e *C. caninus*. Em vista dorsal o ZI apresentou como padrão a porção medial inferior

um nódulo pontiagudo em *C. batesii*, *C. caninus* e *C. cropanii*, enquanto que nas outras espécies do gênero, esta estrutura é abaulada, com exceção em *C. cooki*, que apresentou variações entre ambas as formas, sendo que o indivíduo MZUSP 1332 apresentou uma forma abaulada em sua extremidade, entretanto mais estreitas em relação aos seus congêneres. O PRPZ, em geral, não é muito longo e sua superfície articular são mais arredondadas, com exceção de alguns indivíduos de *C. caninus* e *C. cooki*. Em vista ventral não foram observadas, até o momento, padrões para o gênero.

Região cloacal: Em uma visão anterior, o CT variou entre globular, para as espécies *C. annulatus* e *C. hortulanus*, pontiagudo em sua porção ventral para *C. batesii* e *C. caninus*, e pontiagudo elíptico em *C. cooki*, *C. cropanii* e *C. ruschenbergerii*. O ângulo do processo pré-zigapofiseal em todas as espécies foi positivo, perpendicular ou negativo, sendo a espécie *C. cooki* a com maior angulação e a com menor *C. ruschenbergerii*. As linfapófises, apresentam um maior ângulo de inclinação para a região ventral, com exceção da espécie *C. ruschenbergerii*. Em vista posterior, nota-se a ausência de EPZ. Na porção central do zigantro ainda é possível ver a barra de articulação com o zigósforo em todas as espécies, com zigósforo baixo medialmente, enquanto nas espécies *C. caninus* e *C. batesii* as barras de suporte são inferiores. Lateralmente, na região ventral é possível visualizar uma HP curta pontiaguda ou abaulada, direciona ventre ou posteriormente em todas as espécies do gênero. Contudo existe variação no tamanho desta estrutura, sendo o maior tamanho alcançado em *C. caninus*. Dorsalmente, nota-se que todas as espécies apresentam um ZI com mesmo padrão da região pré-cloacal, sendo globular *C. annulatus*, *C. hortulanus* e *C. ruschenbergerii*, pontiagudo em *C. caninus* e *C. cropanii* e com ambas as morfologias em *C. batesii* e *C. cooki*. Em vista ventral não foram observadas, neste estudo os padrões para o gênero.

Região caudal: Em vista anterior nota-se que as PL possuem barras retas com um ângulo de abertura direcionado latero-ventralmente. As HE são direcionadas ventralmente com a porção distal curva. Lateralmente, nota-se que PL são direcionadas para frente e as hemapófises são direcionadas variam entre ventralmente ou para trás. Dorsalmente, com exceção de *C. annulatus* e de um indivíduo de *C. batesii* (IBSP31772) nota-se que as vértebras são mais longas do que largas e as PZ são globulares no início da cauda. Ventralmente não foram observadas características exclusivas do gênero.

Epicrates Wagler, 1830

Região pré-cloacal: As vértebras do gênero *Epicrates* possuem tamanho de CV variando entre 3,5mm a 5,13mm (Apêndice I – Tabela 01). Em vista anterior o ZI é uma

estrutura baixa e larga, o CT inicialmente tem a forma elipsoide, sucessivamente a lâmina ventral sofre uma leve pressão latero-ventral, resultando em uma leve projeção na porção medial ventral e no terço final do corpo, esta pressão fica mais evidente e mais forte, resultando em um ponto de cintura na região ventral, dividindo o cótilo em duas regiões, sendo a inferior mais estreita que a superior. As PZ são direcionadas latero-dorsalmente, com o maior grau de inclinação na região medial, ultrapassando os limites conhecidos para família em quase toda as espécies, também presentes os FPZ em todas as espécies, principalmente na região medial. Em vista posterior o AN é mais estreito nas primeiras vertebrae e seu nível de arqueamento varia entre as espécies. Em vista lateral o EN variou de EN-III ao tipo EN-V, na maioria das espécies há o padrão de diminuição progressiva, do início ao final do corpo, na altura do espinho, a FAZ é mais larga do que alta em toda a região pré-cloacal, a HP do início do corpo é uma estrutura mais comprida do que larga com a porção distal estreita e pontiaguda a HP pré-cloacal é uma lâmina curta que não ultrapassa o limite do CO, presença de FL e FE, ou marcas, com variação intracolunar. Em vista dorsal o CO é visível em toda extensão da região pré-cloacal, sendo apenas a porção proximal encoberta pelo AN, assim como o PA, visível por toda a extensão da região pré-cloacal, contudo podem não serem vistos na porção anterior. Em vista ventral, os FV estão presentes e mudam de posição no decorrer do corpo.

Região Cloacal: Em vista anterior, o CT possui a extremidade superior mais arredonda e em sua porção ventral uma projeção suavemente demarcada, PZ posicionadas latero-dorsalmente em relação ao CV e linfapófises direcionadas latero-ventralmente. As bases da LA são estruturas longas, robustas e a bifurcação das barras ocorre mais distante do corpo vértebral em relação as com LF, sendo a barra inferior duas a três vezes maior que a superior, e ausência de FPC. Em vista posterior, o AN é extremamente arqueado e as PZ são posicionadas latero-dorsalmente. Em vista lateral EN foi da classe EN-II e EN-III, FAZ é mais larga do que alta em toda a região cloacal e presença de FL. Em vista dorsal, os CO são completamente visíveis em toda extensão da região cloacal, tanto a estrutura superior quanto a inferior das linfapófises são visíveis em vista dorsal. Em vista ventral contata-se e presença de FV.

Região caudal: O CT possuindo forma globular ou elipsoide, PRZ direcionadas latero-dorsalmente. As PL são curvadas latero-ventralmente, sendo que na região distal das vertebrae distais a curvatura é mais acentuada para dentro, morfologia semelhante nas HE. Em vista posterior AN é extremamente arqueado, PZ dorso-lateralmente inclinado e presença de um par de FZ. Em vista lateral, EN é da classe EN-IV a EN-I, são mais largos do que altos e a FAZ é mais larga do que alta, ausência de FP e presença de FL em diversas vértebras caudais. Em vista dorsal, o CO é visível em toda extensão da região caudal, na maioria das espécies a FAPR é

projetada latero-anteriormente no início da cauda, e no final, direcionada para frente, no início da cauda a estrutura é globular e sucessivamente mais afunilada. Por fim, em vista ventral, em vista ventral, nota-se que as vértebras caudais iniciais são mais longas do que largas e presença de FV em todas as vértebras da região caudal.

Epicrates alvarezii Abalos, Baez, & Nader, 1964

Foi analisado um espécime de *Epicrates alvarezii* (Tabela 15) (S1.Fig.14).

Tabela 15: Indivíduo de *Epicrates alvarezii* analisado neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
MZUSP 13006	249	2	5	49	305

Região pré-cloacal: Em vista anterior, a lâmina superior do ZI é reta no primeiro terço, côncava no meio do corpo e no final, com lóbulo laterais mais baixos apenas no final desta região, PZ com angulação alcançando 20° no meio da região, FPC presentes após a 60ª vértebra até o final da região pré-cloacal e FPZ, seguindo o mesmo padrão. Em vista posterior, o AN é mais arqueado e curto no primeiro terço, tornando-se progressivamente menos atenuado, EPZ em toda a extensão do região pré-cloacal. Estes espinhos destacam-se pelo distanciamento do PZ do corpo central, sendo mais altos na região anterior e tornando-se mais baixos e longos em direção a região posterior, as PZ estão inclinadas dorso-lateralmente em até 20° e com numerosos FPZ em toda a região pré-cloacal. Em vista lateral, o EN é da classe EN-IV progressivamente da classe EN-III, a lâmina anterior apresenta dilatação na região distal, visível apenas nas vértebras mediais, e a lâmina posterior é levemente inclinada para trás, com uma pequena projeção na porção distal da estrutura nas vértebras do terço final do corpo. A HP é uma estrutura mais longa que larga, a qual, ultrapassa o limite do côndilo, com a porção distal reta, QH evidentes em toda sua extensão, direcionada para trás e com a porção distal destacando-se, esta abaulada e progressivamente formando uma pequena projeção pontiaguda, ainda lateralmente, presença de FE, em toda a extensão pré-cloacal assim como um forame do lado esquerdo no AN, próximo ao processo pós-zigapófise. Em vista dorsal, a lâmina central do ZG possui um lóbulo medial abaulado e progressivamente pontiagudo, o qual não ultrapassa o limite dos lóbulos laterais, apenas no terço final do corpo, a FAPR é projetada anteriormente, abaulada e mais comprida que larga no começo da região pré-cloacal, esta estrutura se desloca latero-anteriormente e, entre a 20ª a 40ª vértebra, passando a ser mais larga do que comprida, estendendo-se desta forma até o final da região pré-cloacal. O PPZ é levemente desenvolvido,

e também posicionado latero-anteriormente na PZ e as PA são visíveis em vista dorsal por toda a extensão da região pré-cloacal. Por fim, em vista ventral, a FAPO é inclinada lateral-posteriormente, a região distal passa progressivamente de globular para afunilada. Com a diminuição do comprimento da HP a QH é evidente entre a 100ª a 120ª vértebra, na região medial as quilhas são levemente dilatadas caudalmente e afunilada na ponta, enquanto que no terço final, ela é dilatada com a porção distal globular. Há uma pressão lateral a estrutura, em sua posição mais cranial, neste local, estão inseridos os FV.

Região cloacal: Em vista anterior, a lâmina superior do ZI é convexa e os lóbulos laterais são mais altos, nas LF, a porção final da barra superior é direcionada lateralmente e na porção medial desloca-se ventralmente, a barra inferior bifurca-se do corpo vértebral ventralmente e desloca-se de forma curvada lateralmente, a HP é curta nas vértebras com LA e longa nas com LF, em ambos os casos elas são dilatadas na porção distal. Em vista lateral o EN foi da classe EN-II e EN-III, inclinada para frente e com projeção no ápice da lâmina anterior, a HP possui a lâmina anterior curvada ventralmente, em seguida retilínea e por fim abruptamente inclinada para trás, enquanto que a posterior é curvada ventralmente com a região distal abaulada. Em vista dorsal o ZI possui lóbulos laterais mais altas do que o lóbulo central, este, com projeção sinuosa em posição medial, a FAPR é projetada antero-lateralmente e vértebras com LA e anteriormente em LF lâmina lateral abaulada, PPZ pouco desenvolvido e posicionado lateralmente no PPZ, assim como um pequeno lóbulo da HP. Por fim, em vista ventral, FAPO é uma estrutura direcionada latero-posteriormente, a lâmina anterior é direcionada lateralmente e na porção distal para trás, enquanto a lâmina posterior é retilínea. Há uma pressão lateral na HP da vértebra com LA, em posição mais cranial, neste local, estão inseridos os FV, forames posicionados no mesmo local nas LF, porém sem a pressão lateral nesta estrutura.

Região caudal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é levemente convexa nas primeiras vértebras e mais evidente no final da região caudal, com lóbulos laterais mais altos do que a porção medial por toda a extensão caudal. Presença de FPC até as vértebras mediais e em apenas um ou dos dois lados das vértebras. Em vista posterior, EPZ discretos e ausência de FZ, apenas marcas dos forames nas 20 primeiras vértebras. Em vista lateral, EN é da classe EN-III reduzindo progressivamente para o EN-II, possuem projeções no ápice da lâmina anterior e posterior que desaparecem até a 10ª vértebra, neste ponto, o EN, que era reto inclina-se para trás e no final da cauda volta a sua inclinação original. Ainda lateralmente, as HE são direcionadas ventralmente, inclinada levemente para frente, progressivamente curva-se para trás, presença de FL em todas as vértebras caudais, variando entre um a dois pares de forames.

Em vista dorsal o ZI é côncavo e seu lóbulo medial é mais alto do que os lóbulos laterais, na região posterior da os lóbulos laterais são com discretos. O processo pré-zigapofiseal é bem desenvolvido na primeira vértebra caudal e sucessivamente pouco desenvolvido. Por fim, em vista ventral, nota-se que as vértebras caudais iniciais e mediais são mais largas do que longas enquanto as distais são mais longas que largas. A face articular da pós-zigapófise é direcionada latero-posteriormente e possui a morfologia semelhante a região pré-zigapofiseal. Presença de forames ventrais em todas as vértebras da região caudal.

Epicrates assisi Machado, 1945

Foi analisado um espécime de *Epicrates assisi* (Tabela 16) (S1.Fig.15).

Tabela 16: Indivíduo de *Epicrates assisi* analisado neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré- cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
MZUSP 5005	270	2	5	54	331

Região pré-cloacal: Em vista anterior com a lâmina superior DO ZI é côncava, apresentando um lóbulo na região médio-inferior e lóbulos laterais mais altos, PZ com angulação de 18,6° na região medial, ausência FPC e FPZ presentes em algumas regiões do corpo. Em vista posterior, o AN é arqueado por toda a região pré-cloacal, presença de EPZ em toda a extensão do região pré-cloacal, variando em evidente e discreto. A pós-zigapófise destaca-se por estar distante do corpo central e está direcionada latero-dorsalmente a um ângulo de 2,3° no início do corpo, 14,9° na região medial e 7,1° no final do corpo. Foi registrado a presença de forames zigantrais, variando entre um e dois de cada lado, e forames parazigantrais em toda a região pré-cloacal. Em vista lateral, os EN são da classe EN-IV progressivamente ao EN-III, a lâmina anterior apresenta uma dilatação na região distal e a posterior do espinho é levemente inclinada para trás. A QH é côncava na região medial, com a porção posterior mais alta, arredondada e direcionada ventralmente, progressivamente a porção posterior fica mais arredondada, ainda lateralmente, marcas de forames espinhais até a 80ª vértebra. Em vista dorsal a lâmina central do ZG possui um lóbulo medial abaulado e progressivamente pontiagudo, o qual ultrapassa o limite dos lóbulos laterais, a partir da região medial, a FAPR é projetada anteriormente, abaulada e mais comprida que larga no começo da região pré-cloacal, desloca-se latero-anteriormente e, entre a 20ª a 40ª vértebra, passa a ser mais comprida, estendendo-se desta forma até o final da região pré-cloacal. A lâmina anterior pode ser

levemente curvada ou reta e a posterior curvada anteriormente, o que resulta em uma porção distal mais estreita. O PPZ também é posicionado latero-anteriormente na PZ e levemente desenvolvido no primeiro terço e final, sendo bastante desenvolvido na região medial do corpo, o PA é visível em vista dorsal após a 40ª vértebra. Por fim, em vista ventral, a FAPO é direcionada anteriormente, entre a 20ª a 40ª vértebra desloca-se lateral, a região distal passa de globular para retangular com bordas arredondadas ou afunilada, e a lâmina posterior é abaulada. A QH é evidente entre a 100ª a 120ª vértebra, na região medial a quilha é sinuosa e apresenta pontos de constrição assim como uma dilatação na porção medial, enquanto que no terço final a estrutura é dilatada com a porção distal globular.

Região cloacal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é convexa com lóbulos laterais mais altos, nas LF, ambas as barras são curvadas e mais lateralizadas, a HP é curta e dilatadas na porção distal. Em vista posterior, ausência de FPZ. Em vista lateral, o EN foi da classe EN-II e EN-III, são mais largos que altos com a lâmina anterior curvada para frente a posterior inclinados para trás, tanto nas vértebras com LA quanto como as com LF, além disso, possuem projeções no ápice da lâmina anterior e posterior. Nas HP a lâmina anterior é curvada ventralmente, em seguida retilínea, e, por fim, abruptamente inclinada para trás, enquanto que a posterior é curvada ventralmente com a região distal abaulada. Em vista dorsal, o ZI é convexo com um lóbulo medial largo mais baixo do que os lóbulos laterais, a FAPR é projetada latero-anteriormente, sendo mais curta e larga, com a lâmina lateral abaulada, o PPZ é pouco desenvolvido, e também, posicionado lateralmente na PZ, assim como um pequeno lóbulo da HP. Por fim, em vista ventral, a FAPZ é uma estrutura direcionada latero-posteriormente, a lâmina anterior é direcionada lateralmente e sua porção distal para trás, enquanto a lâmina posterior é retilínea ou curvada latero-anteriormente.

Região caudal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é levemente convexa na porção medial, com lóbulos laterais levemente mais altos e direcionados lateralmente, sucessivamente, os lóbulos perdem altura, até que, por fim, estejam direcionados ventralmente. O CT possui a forma arredondada com a porção ventral reta e ausência de FPC. Em vista posterior, EEPZ discretos e ausência de FZ, apenas marcas dos forames nas 20 primeiras vértebras. Em vista lateral, EN é da classe EN-II a EN-I a lâmina anterior é reta e a posterior é inclinada para trás, as HE são direcionadas ventralmente e inclinadas para frente. Em vista dorsal o ZI é côncavo e seu lóbulo medial é mais alto do que os lóbulos laterais os quais não sendo evidentes a partir da 20ª vértebra. FAPZ é projetada latero-anteriormente no início da cauda e a partir da 20ª vértebra e é direcionada para frente, no início da cauda a estrutura é arredondada e progressivamente afunilada. O PPZ é perceptível até a 10ª vértebra e progressivamente

desaparece. Por fim, em vista ventral, as vértebras caudais iniciais são mais largas do que longas, enquanto as distais são mais longas do que largas. A face articular da PZ é direcionada latero-posteriormente.

Epicrates cenchria (Linnaeus, 1758)

Foram analisados dois espécimes de *Epicrates cenchria* (Tabela 17) (S1.Fig.16). Para análise quantitativa foram utilizados ambos os espécimes, mas para descrição qualitativa apenas o indivíduo MZUSP 13941.

Tabela 17: Indivíduos de *Epicrates cenchria* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
LCV 1752	283	1	5	60	349
MZUSP 13941	235	1	4	41	281

Região pré-cloacal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é côncava no início e sucessivamente reta, PAPZ com inclinação dentro do considerado para família e presença de resquícos de FPC. Em vista posterior, o AN é extremamente arqueado por toda a extensão da região, além de possuírem presença de EPZ em toda a extensão a região, variando em evidente e discretos. A PZ destaca-se por estar distante do corpo central, são direcionadas latero-dorsalmente e possuem FPZ em várias. Em vista lateral, o EN é da classe EN-V progressivamente ao EN-III, a lâmina anterior é reta e entre a 60ª e 80ª vértebra há o surgimento de uma dilatação basal no espinho, deixando-o mais largo e a lâmina posterior do EN é levemente inclinada para trás. A QH é reta e inclinada para trás em toda a extensão pré-cloacal, com a borda posterior arredondada na região medial e progressivamente torna-se reta, constata-se também marcas de forames espinhais evidentes a partir da 160ª vértebra. Em vista dorsal a lâmina central do zigósfeno possui um lóbulo na região medial que ultrapassa o limite dos lóbulos laterais apenas após a 180ª vértebra. Este lóbulo é pontiagudo e estreito, após a 200ª vértebra ele é abaulado e largo. A FAPR é projetada anteriormente, abaulada e mais comprida que larga no começo da região pré-cloacal, se desloca latero-anteriormente e, entre a 20ª a 40ª vértebra, passa a ser mais comprida, estendendo-se desta forma até o final da região pré-cloacal. A lâmina anterior pode ser levemente curvada ou reta, e a posterior, curvada anteriormente, o que resulta em uma porção distal mais estreita, o PPZ também é posicionado latero-anteriormente na PZ, desenvolvido nas primeiras vértebras, maiores e bem mais evidentes medialmente, e, sucessivamente, voltam a reduzir de tamanho até não serem mais evidente no

final do corpo. Por fim, em vista ventral, a FAPO é direcionada anteriormente e entre a 20ª a 40ª vértebra deslocando-se lateralmente, com a região distal passa de globular para retangular com bordas arredondadas, a lâmina posterior é reta ou levemente abaulada. A QH é evidente entre a 80ª a 100ª vértebra, na região medial da pré-cloacal a quilha é dilatada em sua porção distal, progressivamente há a perda desta dilatação e porção distal se mantém apenas pontiaguda.

Região cloacal: Em vista anterior, a lâmina superior do ZI é convexa com lóbulos laterais mais altos, nasa LF, ambas as barras são curvadas, a HP é uma barra dilata em vértebras com LA e com a borda arredondada em LF e mais longa e presença de FPL. Em vista posterior, presença de dois pares de FZ e FPL na LA. Em vista lateral, o EN foi da classe EN-II e EN-III, são mais largos que altos, com a lâmina anterior da vértebra com LA reta enquanto a das LF são direcionadas para trás. A HP curvada ventralmente, em seguida retilínea e por fim abruptamente inclinada para trás, enquanto que a posterior é curvada ventralmente com a região distal abaulada. Em vista dorsal, o ZI é convexo com lóbulo medial fino e pontiagudo o qual ultrapassa o limite dos lóbulos laterais nas vértebras com LA, enquanto que nas vértebras com LF o lóbulo é largo e mais baixo do que os lóbulos laterais. A FAPR é projetada latero-anteriormente, sendo mais comprida, com a lâmina anterior nas vértebras com LA inclinada e reta em vértebras com LF e lâmina lateral abaulada, e o PPZ é ausente em vista dorsal. Por fim, em vista ventral, a FAPO é uma estrutura direcionada latero-posteriormente, a lâmina lateral é direcionada lateralmente e sua porção distal para trás, enquanto a lâmina posterior é pouco ou extremamente curvada e presença de forames ventrais.

Região caudal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é levemente convexa na porção medial e lóbulos laterais mais altos, direcionados lateralmente, progressivamente, estes lóbulos reduzem de tamanho, até que, por fim, deixem de existir. A PZ alcança a inclinação de até 18,3° e a presença de forames paracotilares. Em vista posterior, os EPZ são aparentes após a região medial. Em vista lateral, no início do corpo. Em vista lateral, EN é da classe EN-IV reduzindo progressivamente para o EN-III, a lâmina anterior é reta e a posterior é inclinada para trás. Em vista dorsal, o ZI é côncavo e seu lóbulo medial está na mesma altura que os lóbulos laterais, FAPR é projetada anteriormente desde o início da cauda, com a forma globular e progressivamente afunilada, o PPZ é perceptível até a 10ª vértebra caudal e progressivamente desaparece. Por fim, FAPO é direcionada latero-posteriormente.

Epicrates crassus Cope, 1862

Foram analisados quatro espécimes de *Epicrates crassus* (Tabela 18) (S1.Fig.17).

Tabela 18: Indivíduos de *Epicrates cenchria* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
IBSP 07923	234	1	4	40	279
IBSP 07924	233	?	4	49+n	286+n
IBSP 079030	236	?	4	43	283
IBSP 079114	231	?	4	22+n	257+n

Região pré-cloacal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é côncava, PZ não ultrapassa o limite de 15° da família, ausência de FPC e FPZ, presentes a partir da 20ª vértebra. Em vista posterior, o AN é arqueado por toda a região pré-cloacal, presença de EPZ variando em evidente no início do corpo e discretos no restante da região. As PZ estão direcionadas latero-dorsalmente, a um ângulo 16,1°, na região medial, e possuem FPZ em várias vértebras na pré-cloacal. Em vista lateral o EN é da classe EN-V e progressivamente da classe EN-IV, a lâmina anterior é reta e entre a 60ª e 80ª vértebra há o surgimento de uma dilatação basal no espinho, deixando mais largo, esta projeção mais larga desapareceu no começo do último terço na maioria dos espécimes, com exceção do indivíduo IBSP 079030. A lâmina posterior do EN é inclinada para trás e há um lóbulo distal na extremidade do espinho, com exceção do indivíduo IBSP 079023. A QH desta espécie é, em porção ventral, levemente côncava na região medial e progressivamente reta com a porção distal inclinada para baixo, além disso FE evidentes em toda região pré-cloacal. Em vista dorsal, na lâmina central do ZI há um lóbulo pontiagudo no início e meio do corpo, mais largado e abaulado depois da 140ª vértebra, este lóbulo central ultrapassa o limite dos lóbulos laterais, até a 20ª vértebra e depois somente após a 180ª. A FAPR é projetada anteriormente, abaulada e mais comprida que larga no começo da região pré-cloacal, esta estrutura desloca-se latero-anteriormente e, entre a 20ª a 40ª vértebra, passa a ser mais comprida, estendendo-se desta forma até o final da região pré-cloacal, com as lâminas abauladas e delgadas. O PPZ também é posicionado latero-anteriormente na PZ, pouco desenvolvido nas primeiras vértebras e sucessivamente mais evidente medialmente, voltando a reduzir até não ser mais evidente no final do corpo. Por fim, em vista ventral, as FAPO são direcionadas anteriormente e entre a 20ª a 40ª vértebra deslocamento-se lateralmente, a região distal modifica-se de globular para retangular com bordas arredondadas com a lâmina posterior reta ou levemente abaulada e no terço final do corpo esta estrutura encurta e volta a ser levemente voltada para trás. A QH é evidente entre a 80ª a 100ª vértebra, na região medial a quilha é dilatada e apresenta um ponto de constrição próximo da porção cranial, sendo mais

dilatada e robusta na porção caudal, no terço final as lâminas laterais são contínua e a porção distal é arredondada. Os forames ventrais estão presentes em toda região do corpo.

Região cloacal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é convexa com lóbulos laterais levemente mais baixos, na LF, ambas as barras são curvadas, sendo a barra superior com maior angulação de curvaturas e separa-se do corpo lateralmente seguindo sentido ventral, enquanto que a barra inferior bifurca-se do corpo vértebral em sentido ventral, curvando logo após. A HP é uma barra dilata em vértebras com LA e com a borda arredondada em LF, e presença de forames FPL. Em vista posterior, a PZ atinge o ângulo de 23,8° de inclinação positiva e presença de FPL e ausência de forames parazigantrais. Em vista lateral, EN foi da classe EN-II e EN-III, a forma do espinho variou entre os espécimes, nos indivíduos as IBSP 079023 e 079114 o EN é mais largo do que alto, enquanto no indivíduo IBSP 079024 e 030 eles são mais largos do que altos, além disso, no indivíduo IBSP 079023 e 079030 a lâmina anterior do EN é inclinada para frente enquanto que nos indivíduos IBSP 079024 e 079114 a lâmina é reta e a lâmina posterior não apresentou um padrão, variando a forma para cada espécime. Ainda lateralmente, a lâmina anterior da HP é inclinada ventro-posteriormente, enquanto que a posterior é curvada ventralmente com a região distal abaulada. Há a presença de FL, FE em todos os indivíduos e no indivíduo IBSP 079030 há a presença de forames nos AN. Em vista dorsal, o ZI é convexo com um lóbulo medial largo e mais comprido do que os lóbulos laterais, a FAPR é projetada latero-anteriormente, com um formato abaulado, entretanto, no indivíduo IBSP 073030, a estrutura é projetada anteriormente, comprida e estreita, e o PPZ é extremamente curto, mas visível em vista dorsal. Por fim, em vista ventral, a FAPO é uma estrutura direcionada latero-posteriormente, com lâmina lateral direcionada lateralmente e sua porção distal para trás, enquanto a lâmina posterior é pouco ou extremamente curvada. A HP é mais larga nas vértebras com LA e tanto nas vértebras com LA e LF há dilatação na extremidade caudal e as pontas são abauladas, além da presença de FPL.

Região caudal: Em vista anterior, a lâmina superior do ZI é convexa e os lóbulos direcionados lateralmente, progressivamente, estes lóbulos reduzem de tamanho, até deixem de existir, e presença de FPC a partir da 20ª vértebra caudal. Em vista posterior, EPZ aparentes após a região medial da cauda. Em vista lateral, no início do corpo, o EN é da classe EN-IV progressivamente para o tipo EN-II, a lâmina anterior é reta e a posterior é inclinada para trás, contudo, a partir da região medial pode ocorrer a inversão na morfologia da estrutura, as HE são direcionadas ventralmente e levemente curvadas e presença de FE, FL e no indivíduo IBSP 079030 forames no AN. Em vista dorsal, o ZI é côncavo e seu lóbulo medial está na mesma altura que os lóbulos laterais, a FAPZ é projetada anteriormente desde o início da cauda, no

início da cauda a estrutura é globular e sucessivamente mais afunilada e o PPZ não visível dorsalmente. Por fim, em vista ventral, nota-se que as vértebras caudais iniciais são mais longas do que largas, a FAPO é direcionada latero-posteriormente.

Epicrates maurus Gray, 1849

Foi analisado um espécime de *Epicrates maurus* (Tabela 19) (S1.Fig.18).

Tabela 19: Indivíduo de *Epicrates maurus* analisado neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfaófises articuladas	Linfaófises fixas		
MZUSP 8303	235	1	4	52	292

Região pré-cloacal: Em vista anterior o ZI é uma estrutura fina e larga com a lâmina superior. Lóbulos laterais levemente mais altos, tanto na região medial, quanto na final. As PZ atingem o ângulo máximo de $19,5^\circ$ na região medial, ausência de FPC e FPZ em algumas vértebras da região. Em vista posterior, o AN é arqueado no início e extremamente arqueado após a 40ª vértebra, com a presença EPZ discretos apenas no terço final da região. A pós-zigapófise está direcionada latero-dorsalmente, a um ângulo máximo $21,3^\circ$ na região medial e FPZ em várias vértebras na pré-cloacal. Em vista lateral o EN é da classe EN-IV e progressivamente há um aumento em sua altura para EN-V, sendo a base da lâmina anterior do início do corpo mais larga e curvada, sucessivamente a lâmina estreita-se, enquanto a lâmina posterior é inclinada para trás com a extremidade curvada, sucessivamente a estrutura toma a forma retilínea na região medial e no terço final volta a ser curvada para trás. A QH desta espécie, com a porção posterior mais alta, arredondada e direcionada para trás, progressivamente a porção posterior fica mais baixa e menos abaulada. Em vista dorsal, a lâmina central do zigósfeno possui um lóbulo na região medial abaulado, o qual não ultrapassa o limite dos lóbulos laterais, entretanto, entre a 160ª e 200ª vértebras, a estrutura estreita-se mais pontiaguda, ultrapassando os limites laterais, voltando a ser abaulado após este trecho. A FAPR é projetada anteriormente, abaulada e mais comprida que larga no começo da região pré-cloacal, desloca-se latero-anteriormente e, entre a 20ª a 40ª vértebra, passando a ser mais comprida, estendendo-se desta forma até o final da região pré-cloacal, com a lâmina abaulada e delgada. O PPZ, inicialmente, é posicionado lateralmente e após a 20ª vértebra desloca-se latero-anteriormente, pouco desenvolvido nas primeiras vértebras e progressivamente bem evidente medialmente. Por fim, em vista ventral, a FAPR é direcionada latero-posteriormente, entre a 20ª a 40ª vértebra, desloca-se lateralmente, a porção distal passa de globular para retangular com

bordas arredondadas e a lâmina posterior é reta ou levemente abaulada. A QH evidente entre a 80ª a 100ª vértebra, na região medial a quilha é dilatada e robusta na porção caudal do último terço do corpo, com a porção distal pontiaguda em toda a sua extensão. Os forames ventrais estão presentes em toda região do corpo e em quase todas as vértebras do corpo há dois forames de cada lado.

Região cloacal: Em vista anterior, a lâmina superior do ZI é convexa e lóbulos laterais levemente mais baixos, CT globular em vértebras com LA, enquanto que em vértebras com LF, há uma projeção direcionada ventralmente. Nas LF, ambas as barras são curvadas, inclinadas para baixo, as HP são dilatadas em vértebras com LA e com a borda arredondada em LF. Em vista lateral o EN foi da classe EN-II e EN-III, com a lâmina anterior variando entre reta ou curvada com a base do espinho largo, enquanto que, a lâmina posterior, é inclinada para trás, com um lóbulo pontiagudo no ápice da vértebra com LA, a HP possuem lâmina anterior inclinada ventro-posteriormente, a posterior é curvada ventralmente com a porção distal abaulada, e LF são lateralizadas. Em vista dorsal, o ZI é convexo com um lóbulo medial largo e mais comprido do que os lóbulos laterais em vértebras com LA e mais curto em LF. A FAPR é projetada latero-anteriormente, apresentando uma lâmina anterior reta e lâminas laterais curvadas, com PPZ extremamente longos e robustos. Por fim, em vista ventral, FAPO na vértebra com LA é uma estrutura direcionada latero-posteriormente, sendo a estrutura da direita abaulada enquanto a da esquerda retangular, com a lâmina posterior curvada, enquanto nas vértebras com LF a estrutura é direcionada latero-anteriormente. Tanto nas vértebras com LA e LF a hipapófise é dilatada na extremidade caudal e as pontas são abauladas e presença de FPL.

Região caudal: Em vista anterior, a lâmina superior do ZI é convexa e lóbulos lateralmente direcionados, estes, progressivamente, elevam-se, ultrapassando a altura da porção medial. Ainda em vista anterior, o CT possui a forma elipsoide no início e sucessivamente globular, a PZ é posicionada perpendicularmente e presença de FPC após a 10ª vértebra. Em vista posterior a presença de discretos EPZ em toda a região caudal e CO elipsoide, com a base achatada e globular no final a cauda. Em vista lateral, EN é da classe EN-IV, a lâmina anterior é curvada para frente e a posterior para trás terminando em uma projeção na porção distal. As PL são largas e direcionadas ventralmente no início da cauda, e sucessivamente curvam-se para trás, com a extremidade distal mais afunilada e as HE são direcionadas ventralmente e levemente curvadas para trás no final da cauda, além disso, possuem um ponto de diferenciação na cauda que é mais largo com uma projeção na lâmina anterior. Em vista dorsal, o ZI é côncavo e seu lóbulo medial está na mesma altura que os lóbulos laterais no início da cauda, e

progressivamente ultrapassando este limite, a FAPZ é projetada anteriormente desde o início da cauda, com uma lâmina anterior reta e, progressivamente globular. O PPZ é visível dorsalmente, sendo uma estrutura robusta e curta no início da cauda, ausente a partir da porção medial. Por fim, em vista ventral, a FAPO é direcionada latero-posteriormente sendo mais larga no início da cauda e, sucessivamente, mais estreita e globular.

Comparações entre as espécies do gênero *Epicrates*

Região pré-cloacal: O número de vértebras pré-cloacais encontrados para as espécies variou, para *E. maurus* foi de 235 vértebras, *E. crassus* 231 a 236 vértebras, *E. alvarezi* 249 vértebras, *C. assisi* 270 vértebras e *Epicrates cenchria* 235 a 283 vértebras. Em vista anterior, observa-se variação na altura central do ZI, enquanto que, em *E. crassus*, não há redução na porção medial, nas espécies *E. cenchria* e *E. maurus* a porção medial é comprimida em toda a extensão pré-cloacal, já em *E. alvarezi* há variação intracolunar, isto é, comprimida no terço inicial e final da região pré-cloacal. O CT também apresentou plasticidade morfológica, em *E. cenchria* e *E. crassus*, a estrutura tem sua porção ventral pontiaguda na região medial e no terço final há a formação de um lóbulo inferior, enquanto que em *E. alvarezi* e *E. maurus*, a forma da estrutura é elíptica na região medial e no terço final é pontiaguda em *E. alvarezi* e globular em *E. maurus*. Os PRPZ têm angulação positiva, estrutura direcionada latero-dorsalmente, no primeiro terço e no último, *E. maurus* apresentou o maior ângulo positivo para o gênero, enquanto que na região medial pré-cloacal foi a espécie *E. alvarezi*. Com exceção de *E. crassus*, todas as outras espécies apresentam angulação maior do que 15° na região medial, chegando a 20° de inclinação. Em vista posterior o AN segue o mesmo padrão arqueado a extremamente arqueado, sendo *E. maurus* inserido nesta última categoria, os EPZ, estão levemente presentes apenas em *E. alvarezi*. Nas espécies em que o ZI é baixo há uma lâmina de suporte na porção medial do ZG, a qual, encaixa-se na porção medial do ZI, enquanto que nas espécies com ZI alto não há esta barra. Em visão lateral, o EN variou entre as classes EN-III e EN-V, sendo a espécie com *E. cenchria* apresentou tamanho de espinho extremamente alto EN-V (razão ENA/ACN-A=97%), na região medial *E. crassus* EN-V (86%) e, por fim, a espécie *E. maurus* EN-V (81%). O EN, com exceção de *E. assisi* e *E. maurus*, apresentam uma projeção na lâmina anterior, sendo mais comprida em *E. crassus*. Não há um padrão para a direção do EN no gênero, contudo hipapófise são longas e estreitas, com a porção distal curvada em *E. assisi*, *E. cenchria*, *E. crassus* e *E. maurus*, enquanto na espécie *E. alvarezi*, o espinho é um pouco mais largo do que as outras espécies do gênero e sua porção distal é reta. A QH é evidente na região medial da pré-cloacal nas espécies *E. alvarezi* e *E. maurus*, progressivamente tem sua

inclinação é voltada para região caudal, enquanto, nas espécies *E. cenchria* e *E. crassus* a QH é baixa e inclinada para trás, com lâmina ventral retilínea e a lâmina posterior inclinada anteriormente, porém, em *E. assisi*, essa lâmina é curvada na porção distal. Em vista dorsal, lóbulo central do ZI apresentou variação intracolunar em relação ao seu tamanho e largura, podendo ser uma estrutura estreita ou larga, que ultrapassa ou não os lóbulos laterais. Contudo, na região medial, esta estrutura não ultrapassou o limite dos lóbulos laterais, com exceção do indivíduo MUSP 079024. O PPZ, em geral, não é muito longo, sendo o mais longo em *E. cenchria*, e ausente no terço final, enquanto que nas outras espécies, esta estrutura está presente. Em vista ventral, não foram observadas, até o momento, padrões para o gênero.

Região cloacal: Em vista anterior, o CT variou entre globular, para as espécies *E. assisi*, *E. alvarezi* e *E. maurus*, e pontiagudo em sua porção ventral para *E. cenchria* e *E. crassus*. O ângulo do PPZ em todas as espécies, foi positivo, sendo a espécie *E. crassus* a com maior angulação, chegando a IN-V. As linfapófises, não apresentaram um padrão, sendo as formas mais próximas as das espécies *E. cenchria* e *E. crassus*. Em vista posterior, nota-se a ausência de EPZ, na porção central do ZG ainda é possível ver a barra de articulação com o ZI em todas as espécies, com exceção de *E. assisi*. Lateralmente, na região ventral é possível visualizar uma HP pontiaguda, direciona ventro-posteriormente em todas as espécies do gênero, contudo, existe variação no tamanho desta estrutura, sendo o maior tamanho alcançado em *E. alvarezi*. Dorsalmente, nota-se que todas as espécies apresentam um ZI com mesmo padrão da região pré-cloacal, contudo, é mais comum, o lóbulo central, ultrapassar o limite dos lóbulos laterais, perdendo seu padrão pontiagudo e se tornando abaulado e largo. Em vista ventral, não foram observadas, até o momento, padrões para o gênero.

Região caudal: Em vista anterior, as PL possuem um ângulo de abertura direcionado ventralmente, contudo na espécie *E. assisi*, o ângulo de abertura, é quase duas vezes maior do que as outras congêneres. As HE são direcionadas ventralmente de forma paralela, contudo, na porção ventral pode ser curva e, novamente, em *E. assisi*, esta estrutura é apresenta um ângulo de abertura muito maior do que nas outras espécies. Lateralmente, nota-se que as HE são direcionadas ventralmente ou para trás. Dorsalmente, nota-se que as FAPR são estreitas desde o início da cauda, sendo mais larga e globular, em *E. cenchria*. Ventralmente não foram observadas características exclusivas do gênero.

Eunectes Wagler, 1830

Região pré-cloacal: As vértebras do gênero *Epicrates* possuem tamanho de CV variando entre 5,86 mm a 10 mm (Apêndice I – Tabela 01). Em vista anterior, o ZI é duas vezes

mais largo do que alto sua lâmina superior, PZ direcionadas latero-dorsalmente com maior ângulo de inclinação nas primeiras vértebras, progressivamente, diminuindo, na maioria das espécies. O CT, inicialmente, é globular ou elipsoide, progressivamente, a lâmina ventral sofre uma leve pressão latero-ventral, resultando em uma projeção suave ventralmente na região medial, ausência de FPZ. Em vista lateral o EN é da classe EN-II e III, são mais altos do que largos, a FAPR é mais larga do que alta o primeiro terço e no último terço do corpo, na região medial, sua altura e largura são proporcionais. A HP pré-cloacal é uma lâmina larga e curta, semelhante a um leme, direcionada ventralmente, não ultrapassando o limite do côndilo, presente por toda região pré-cloacal estão os FL e um a dois pares de FE em cada lado do espinho. Em vista dorsal, o CO é visível parcialmente por toda extensão da região pré-cloacal e PA é observado em vista dorsal por toda a extensão da região pré-cloacal. Em vista ventral os FV estão presentes em toda região do corpo.

Região Cloacal: Em vista anterior o zigósfeno é uma estrutura quatro a seis vezes mais larga do que espessa com lâmina superior convexa com os lóbulos laterais retos ou convexos, a PPZ é posicionada latero-dorsalmente e as linfapófises são direcionadas latero-ventralmente. As bases da LA são estruturas longas, robustas, a bifurcação das barras ocorre mais distante do corpo vértebral, em relação as LF, além disso, barra inferior, é duas vezes maior que a superior. Em vista posterior PZ são posicionadas latero-dorsalmente. Em vista lateral a FAZ é mais larga do que alta em toda a região cloacal, HP é uma lâmina larga e curta, semelhante a um leme, direcionada ventralmente, não ultrapassando o limite do CO, a lâmina anterior é inclinada ventro-posteriormente, enquanto que a posterior é curvada ventralmente com a região distal abaulada, ainda lateralmente, presença de FL e FE. Em vista dorsal o côndilo é visível em toda extensão da região cloacal. Em vista ventral, presença de FV.

Região caudal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é convexa e os lóbulos direcionados lateralmente no início da cauda, sucessivamente os lóbulos laterais reduzem até deixarem de existir, as PL são direcionadas ventralmente em sentido retilíneas ou curvadas, sucessivamente a estrutura diminui de tamanho e a curvatura passa a ser direcionada ventro-lateralmente, as HE são curvadas para dentro podendo, ou não, ter a porção distal próxima ou em contato. Em vista posterior, o AN é extremamente arqueado, EPZ presentes, discretos ou ausentes. Em vista lateral EN é da classe EN-II progressivamente para EN-I, são mais largos do que alto no início da cauda, tornando-se progressivamente mais largos e direcionadas para trás, as FAZ são mais largas do que altas em toda a região caudal e presença de FE no início da cauda e uma dupla de FL em cada vértebra. Em vista dorsal, o CO é visível em toda extensão da região caudal. Em vista ventral a presença de FV em diversas vértebras da região caudal.

Eunectes deschauenseei Dunn & Conant, 1936

Foram analisados dois espécimes de *Eunectes deschauenseei* (Tabela 20) (S1.Fig.21). Para análise quantitativa foram utilizados ambos os espécimes, mas para descrição qualitativa apenas o indivíduo IBSP 26274.

Tabela 20: Indivíduos de *Eunectes deschauenseei* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais		Vértebras caudais	Total
		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
IBSP 26274	238	2	3	45	288
IBSP 40720	?	?	?	?	?

Região pré-cloacal: Em vista anterior, a lâmina superior do ZI é côncava com um lóbulo medial na porção ventral inferior, lóbulos laterais são mais baixos que a porção medial no início e final da região pré-cloacal, na região medial são da mesma altura. Em vista posterior, o AN é arqueado por toda a região pré-cloacal, presença de EPZ discretos a partir da 60^a vértebra até o final da região pré-cloacal, presença de FPZ em várias vértebras. Em vista lateral o EN é da classe EN-III e progressivamente diminuição para EN-II, a lâmina anterior é reta com base curvada no início do corpo e entre a 60^a e 80^a vértebra a lâmina inclinada para trás, assim como, a lâmina posterior. A HP é uma estrutura mais longa que larga, ultrapassa o limite do CO, tanto a lâmina anterior como a lâmina posterior são quase retilíneas com a porção distal levemente curvada, posteriormente a QH desta espécie é côncava, sua porção distal é evidente e inclinada para baixo por toda a extensão, contudo, depois da 160^a vértebra, há um aumento da concavidade e sua porção terminal se torna menos evidente e direcionada para trás. Em vista dorsal, a lâmina central do ZI é côncava com a presença de um lóbulo na porção medial inferior, e lóbulos laterais mais altos, com ausência de simetria, FAPZ é projetada latero-anteriormente e, entre a 20^a a 40^a vértebra, torna-se mais larga do que a região anterior, estendendo-se desta forma até o final da região pré-cloacal onde a lâmina anterior deixa de ser curvada e se torna reta. O PPZ também é posicionado latero-anteriormente, pouco desenvolvido e evidente até a 140^a vértebra. Por fim, em vista ventral, a FAPZ é direcionada caudalmente, e entre a 20^a a 40^a vértebra a estrutura desloca-se lateralmente, e a região distal passa de globular para retangular com bordas arredondadas e lâmina posterior reta, QH é evidente entre a 80^a a 100^a vértebra, na região medial quilha é dilatada e possui um ponto de constrição próximo da porção cranial e mais dilatada e robusta na porção caudal da região medial, encerrando em uma região pontiaguda.

Região cloacal: Em vista anterior CT possui a extremidade superior mais arredonda e na porção ventral há uma projeção suave demarcada, resultado da pressão latero-ventral em ambos os lados da estrutura. Na LF, ambas as barras são curvadas, sendo a barra superior com maior angulação de curvatura a maior, enquanto que a barra inferior se curvando logo após a separação do centro vertebral, entre as linfapófises encontra-se a HP, uma barra dilata e com a borda distal arredondada. Em vista posterior AN é extremamente arqueado com ausência de EEZ em suas bordas. Em vista lateral, EN é da classe EN-II mais estreitos que altos, a lâmina anterior é inclinada para trás enquanto que, assim como a lâmina posterior das vértebras com LA, enquanto as com a estrutura LF é reta, FE ausentes. Em vista dorsal, o ZI é convexo com lóbulo medial largo e mais baixo do que os lóbulos laterais, a face articular da PZ é projetada latero-anteriormente, tendo um formato abaulado ou lanceolado, o PPZ é extremamente curto nas vértebras com LA e mais compridos nas com LF. Por fim, em vista ventral a FAPO é uma estrutura direcionada lateralmente, a lâmina lateral é inclinada para trás e a lâmina posterior é quase reta curvada na porção medial. A HP é mais larga nas vértebras com LA, tanto nas vértebras com LA e LF há dilatação na extremidade caudal e as pontas são abauladas.

Região caudal: Em vista anterior, o CT possui a forma globular ou elipsoide, a PPZ é posicionada dorso-lateralmente. Em vista posterior, AN é extremamente arqueado devido ao achatamento dorsoventral na porção dorsal e o espinho epizigapofiseais está ausente. Em vista lateral, EN são mais largos do que altos no início da cauda, progressivamente se tornam mais largos e suas lâminas, anterior e posterior, são retas, e no início da cauda há presença de FE, enquanto por toda a extensão da região caudal existem FL. Em vista dorsal, o ZI é côncavo e o lóbulo medial é alto, no final do corpo as estruturas estão quebradas ou sinuosas, a FAZ é projetada antero-lateralmente no início e no final da cauda. No início da cauda a estrutura é mais globular e sucessivamente mais afunilada, os PPZ são visíveis dorsalmente na maioria da região caudal, em alguns pontos, é visível apenas de um dos lados. Por fim, em vista ventral, FAPO é direcionada latero-posteriormente, com a lâmina externa curvada e a posterior reta, progressivamente desloca-se para trás de forma retangular.

Eunectes murinus (Linnaeus, 1758)

Foram analisados quatro espécimes de *Eunectes murinus* (Tabela 21) (S1.Fig.22).

Tabela 21: Indivíduos de *Eunectes murinus* analisados neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais	Vértebras caudais	Total
-------	-------------------------	--------------------	-------------------	-------

		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
FMNH 22776	235	1	4	68	308
FMNH 212710	233	1	3	5+N	244+N
USNM 571001	250	1	3	67+N	323
Exposição MZUSP	248	1	3	64+N	218+N

Região pré-cloacal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é côncava, o lóbulo medial está posicionado na porção inferior da estrutura e lóbulos laterais são mais baixos que a porção medial no início da região, progressivamente, tornam-se mais altos e direcionados lateralmente, PZ progressiva inclina-se latero-dorsalmente alcançando os maiores valores no terço final da região, presença de FPC em diversas vértebras de forma não linear e presença de FPZ. Em vista posterior, o arco neural é arqueado no início do corpo, tornando-se sucessivamente extremamente arqueado pelo restante da região pré-cloacal, presença de EPZ, PZ latero-dorsalmente, alcançando os maiores valores no terço final da região e presença de FPZ em várias vértebras pré-cloacais. Em vista lateral, o EN, inicialmente, é da classe EN-II e EN-III, a lâmina anterior é reta com base curvada no início do corpo e entre a 60ª e 80ª vértebra a lâmina inclina-se para trás, enquanto que, a lâmina posterior do EN varia entre reta e inclinada levemente para trás. A HP é uma estrutura mais longa que larga, que ultrapassa o limite do côndilo, tanto a lâminas anterior como a lâmina posterior, são quase retilíneas com a porção distal abaulada, posteriormente a QH desta espécie é uma lâmina inclinada ventro-posteriormente, com a porção distal mais evidente em toda sua extensão, após a 180ª vértebra, esta estrutura estreita-se sucessiva convexa e alta, tornando-se mais evidente e direcionada para trás. Em vista dorsal, a lâmina central do ZI é côncava com a presença de um lóbulo na porção medial, posicionado na mesma altura dos lóbulos. A FAPZ é projetada anteriormente e, entre a 20ª a 40ª vértebra, passa a ser mais larga posicionando-se lateralmente, estendendo-se desta forma até o final da região pré-cloacal, o PPZ também é posicionado latero-anteriormente, sendo bem desenvolvido em vista dorsal. Por fim, em vista ventral, a FAPO é direcionada caudalmente, entre a 20ª a 40ª vértebra desloca-se lateralmente, alongando-se de forma que a porção distal seja mais estreita, com a lâmina distal direcionada latero-posteriormente e a lâmina posterior reta e direcionada lateralmente, contudo, no terço final da região pré-cloacal, a lâmina posterior inclina-se antero-lateralmente. A QH é evidente entre 80ª a 100ª vértebra, na região medial ela é dilatada e apresenta um ponto de constrição no ponto de contato entre o CO e a QH, sendo mais dilatada e robusta na porção caudal da região medial encerrando de forma.

Região cloacal: Em vista anterior CT possui a extremidade superior mais arredonda e a porção ventral há uma projeção suave demarcada, presença de FPC, PZ e FPL. Em vista

posterior, AN é extremamente arqueado, presença de EPZ discretos, PZ direcionadas latero-dorsalmente e presença de FV. Em vista lateral o EN foi do EN-II, a lâmina anterior é reta nas vértebras com LA e inclinada para trás nas com LF, enquanto as lâminas posteriores são inclinadas para trás em ambos os tipos de vértebras. Em vista dorsal, o ZI é convexo com lóbulo medial estreito e mais baixo do que os lóbulos laterais, a FAPR é projetada latero-anteriormente com formato abaulado ou lanceolado, o PPZ é visível em vista dorsal, apenas nas vértebras LF. Por fim, em vista ventral, a FAPO é uma estrutura direcionada lateralmente, a lâmina lateral é inclinada para trás e a lâmina posterior é quase retilínea, curvada na porção medial e inclinada latero-anteriormente nas vértebras com LF. A HP é levemente mais larga nas vértebras com LA.

Região caudal: Em vista anterior, a lâmina superior do ZI é convexa e os lóbulos direcionados lateralmente no início da cauda, sucessivamente os lóbulos laterais reduzem até deixarem de existir, o CT possui a extremidade superior mais arredonda e na porção ventral há uma projeção suavemente demarcada, resultado da pressão latero-ventral em ambos os lados da estrutura, esta pressão é mais evidente nas últimas vértebras resultando em uma base mais curta em relação a porção superior do cótilo. Ainda em vista anterior, o PPZ é posicionado dorso-lateralmente na maioria dos indivíduos, entretanto no indivíduo MZUSP s/n, as estruturas são direcionadas latero-ventralmente e progressivamente torna-se direcionada dorsalmente, em contrapartida todos os espécimes apresentaram FPC em algumas vértebras. Em vista posterior, ausência de FPZ. Em vista lateral, as HE são curvadas para trás, no início são estruturas estreitas e sucessivamente tornam-se placas largas e curtas, presença de FE no início da cauda e FL. Em vista dorsal o ZI é côncavo com um lóbulo pontiagudo no meio e mais alto que os lóbulos laterais, progressivamente o ZI se torna convexo, a FAPR é projetada antero-lateralmente no início e anteriormente no final da cauda, no início da cauda a estrutura é arredondada e progressivamente afunilada, o PPZ não é visível dorsalmente. Por fim, em vista ventral, nota-se que as vértebras caudais iniciais são mais longas do que largas, a FAPO é direcionada latero-posteriormente, com a lâmina externa curvada e a posterior reta, progressivamente, a estrutura inclina-se para trás de forma globular.

Eunectes notaeus Cope, 1862

Foi analisado um espécime de *Eunectes notaeus* (Tabela 23) (S1.Fig.22).

Tabela 23: Indivíduo de *Eunectes notaeus* analisado neste estudo e respectivo número de vértebras em cada região. *Incluindo o atlas e axis.

Tombo	Vértebras pré-cloacais*	Vértebras cloacais	Vértebras caudais	Total
-------	-------------------------	--------------------	-------------------	-------

		Linfapófises articuladas	Linfapófises fixas		
MZUSP 8303	235	1	4	52	292

Região pré-cloacal: Em vista anterior a lâmina superior do ZI é côncava no início ao final da região, os lóbulos laterais destacam-se por serem visivelmente globulares, principalmente na região medial e no terço final. Estas estruturas estão direcionadas lateralmente no primeiro e no último terço do corpo, na porção medial estão direcionadas para cima, enquanto o lóbulo medial está posicionado ventralmente por toda a extensão pré-cloacal e ausência de FPZ. Em vista posterior, o arco neural é arqueado e presença de EPZ, estes, discretos no terço final região pré-cloacal, PZ está direcionada latero-dorsalmente, com maior ângulo na região medial, em sua porção distal, presença de FPZ. Em vista lateral, o EN, inicialmente, é da classe EN-II, progressivamente se torna da classe EN-III e retrocede, no terço final, ao EN-II, a lâmina anterior é reta com base curvada no início do corpo e entre a 60ª e 80ª vértebra a lâmina inclina-se para trás, enquanto a lâmina posterior é inclinada para trás em quase todo o corpo, com exceção da região medial. A HP é longa e robusta e inclinada para trás, ultrapassando o limite do côndilo, no início do corpo e possui uma porção distal abaulada, posteriormente a QH desta espécie é uma lâmina inclinada para trás com a porção distal mais evidente, por volta da 140ª vértebra, a porção se torna côncava com a extremidade em forma de leme, esta forma se estende até quase o final da pré-cloacal, onde é convexa e alta. Em vista dorsal, a lâmina central do ZI é côncava, com o lóbulo medial largo e pouco evidente no início da região pré-cloacal, torna-se estreito e evidente ao decorrer da região, com a mesma altura dos lóbulos laterais. A FAPZ é projetada latero-anteriormente e, entre a 20ª a 40ª vértebra, passa a ser mais larga, estendendo-se desta forma até o final da região pré-cloacal, onde, a lâmina anterior deixa de ser curvada e passar a ser reta, o PPZ também é posicionado latero-anteriormente, variando entre pouco desenvolvido a evidente até o final do corpo. Por fim, em vista ventral, a FAPO é direcionada caudalmente e entre a 20ª a 40ª vértebra desloca-se lateralmente, a porção distal passa de globular para retangular, com borda arredondada, lâmina posterior reta e inclinada para frente. A QH é evidente entre a 80ª a 100ª vértebra, na região medial a estrutura é dilatada e apresenta um ponto de constrição próximo da porção cranial, progressivamente mais dilatada e robusta na porção caudal do terço final do corpo, encerrado em uma porção pontiaguda.

Região cloacal: Em vista anterior O cótilo possui a extremidade superior mais arredonda e na porção ventral há pressão latero-ventral em ambos os lados da estrutura, esta pressão é maior nas vértebras com LA. Na LF, ambas as barras são curvadas, sendo a barra

superior maior angulação de curvatura, separando-se do corpo lateralmente e em sentido ventral, enquanto a inferior curvando-se logo após da separação do CV, a HP é uma barra dilata e com a borda inferior pontiaguda. Em vista posterior, o AN é extremamente arqueado devido ao achatamento dorsoventral, EPZ discretos, PZ posicionadas ventro-lateralmente em relação ao centro vértebral, e presença de FPZ e FPL. Em vista lateral, EN é da classe EN-II inclinado para trás e mais estreitos do que altos, a HP na vértebra com LA está quebrada, entretanto na com LF a estrutura é larga e curta, direcionada ventralmente, não ultrapassando o limite do côndilo, com a lâmina anterior inclinada ventro-posteriormente, enquanto a posterior é reta. Em vista dorsal, o ZI é convexo com lóbulo medial largo e levemente mais baixo do que os lóbulos laterais, a FAPZ é projetada latero-anteriormente, assim como, o PPZ, extremamente curto nas vértebras com LA e nas com LF mais compridos. Por fim, em vista ventral, a FAPO é uma estrutura direcionada lateralmente, sendo a lâmina lateral inclinada para trás e a lâmina posterior quase reta com porção distal curva e a HP é mais larga nas vértebras com LA, além disso tanto nas vértebras com LA e LF há dilatação na extremidade caudal, maior nas vértebras com LA, e a extremidade distal pode ser abaulada ou pontiagudas.

Região caudal: Em vista anterior, o CT possui a extremidade superior mais arredonda e na porção ventral com porção medial pontiaguda e progressivamente se torna elipsoide, PPZ direcionada ventralmente e progressivamente dorso-lateralmente e presença de FPC. Em vista posterior, presença de EPZ nas laterais do NA, presença de FPZ. Em vista lateral, EN mais largos do que altos em toda a extensão região caudal, inclinada para trás no início da região e progressivamente tornando-se retas, com lóbulos na porção anterior. As HE são retilíneas, levemente inclinadas para frente no início da cauda com a região distal curvada latero-ventralmente, progressivamente direciona-se para frente. Em vista dorsal, o ZI é côncavo e com comprimento similar aos lóbulos laterais, no final do corpo as estruturas estão quebradas ou sinuosas. A FAPR é projetada anteriormente, no início da cauda a estrutura é mais globular e progressivamente mais afunilada e o PPZ não é visível na maioria da cauda, apenas depois da região medial. Por fim, em vista ventral, a FAPO é direcionada para trás, com a lâmina externa curvada, sendo mais larga no começo da cauda e sucessivamente mais estreita.

Comparações entre as espécies do gênero *Eunectes*

Região pré-cloacal: Os valores de vértebras pré-cloacais encontrados para a espécie *Eunectes notaeus* foi de 235, *E. deschauenseei* 238 vértebras e para *E. murinus* 235 a 250 vértebras. Em vista anterior, observa-se que o ZI é alto com a porção medial mais baixa do que os lóbulos laterais, estes arredondados e bem demarcados. O CT é elíptico no primeiro terço

em todas as espécies, na região medial em *E. deschauenseei*, a porção ventral da lâmina medial torna-se levemente pontiaguda, enquanto que, no terço final a lâmina ventral é reta, pressionada latero-ventralmente de cada lado. Assim como a espécie anterior, *E. murinus* possui uma lâmina levemente pontiaguda na porção ventral do CT, algo ausente em *E. notaeus*, essa apresenta forma elíptica, essa se estende ao seu terço final, assim como em *E. murinus*. Os PZ possuem inclinação positiva em todas as espécies e em toda a região pré-cloacal, em *E. murinus* foi a qual apresentou os maiores valores de inclinação em toda a extensão do corpo, sendo estes mais altos no começo (FMNH 22776 – 24°) e no final do corpo (FMNH 212710 – 19°), contudo o espécime MZUSP 8303 apresentou os menos valores entre a espécie, tanto no começo e no meio da região pré-cloacal. Em vista posterior, o AN de *E. deschauenseei* apresenta padrão arqueado enquanto em *E. murinus* e *E. notaeus* o arco é extremamente arqueado. O PZ é mais distante do corpo em *E. deschauenseei* e *E. notaeus*, enquanto que em *E. murinus* a estrutura é mais curta, os EPZ, são discretos em *E. deschauenseei*, visíveis em *E. murinus* e maiores em *E. notaeus*. Em *E. notaeus*, no terço inicial, há uma lâmina de suporte na porção medial superior do ZG, qual encaixa-se na porção medial do ZI. Em visão lateral, o EN variou entre EN-II e EN-III, sendo *E. murinus* a espécie com os maiores valores para o gênero, e também o menor no início do corpo, na região medial e no terço final *E. notaeus* apresentou um espinho neural menor dentre os seus congêneres. O AN ultrapassa o limite da lâmina posterior do EN em *E. murinus* e *E. notaeus*, em toda em extensão as região pré-cloacal, enquanto que na espécie *E. deschauenseei* o limite só é ultrapassado no terço inicial do corpo. As HP no início da região são longas em todas as espécies, contudo são estreitas em *E. deschauenseei*, mais largas em *E. murinus* e *E. notaeus*, sendo que nesta última espécie a sua inclinação mais acentuada do que as outras duas. Em todas as espécies do gênero a borda distal é arredonda ou próxima disso, a QH é evidente em toda a região pré-cloacal, principalmente a porção posterior da estrutura, contudo nas espécies *E. deschauenseei* e *E. murinus* a porção anterior da estrutura é extremamente baixa na região medial, enquanto em *E. notaeus* essa morfologia só é similar no terço final do corpo. Em vista dorsal, lóbulo central do ZI não ultrapassa o limite dos lóbulos laterais, exceto no início do corpo de *E. murinus*. Além disso, a estrutura é mais estreita em *E. murinus*, em relação as outras espécies. O FAPR em geral apresenta forma lanceolada, sendo levemente mais curto em *E. murinus*, e com a lâmina anterior reta em *E. notaeus*. Em vista ventral não foram observadas, até o momento, padrões para o gênero.

Região cloacal: Em uma visão anterior, o ZI apresenta morfologia semelhante a região pré-cloacal, alto com os lóbulos laterais evidentes, o ângulo do PZ da maioria das espécies foi positivo, com exceção da vértebra com linfapófise articula em *Eunectes deschauenseei*, a qual

apresentou inclinação negativa. A espécie *E. murinus* foi a que apresentou maior ângulo de inclinação In-V (22°) e as linfapófises, não apresentaram um padrão para o gênero. Em vista posterior, nota-se a presença de EPZ extremamente pequenos, em *E. murinus* e *E. notaeus*. Lateralmente, na porção ventral, é possível visualizar uma HP pontiaguda ou abaulada, bem destacada do corpo, direciona ventralmente. Dorsalmente nota-se que todas as espécies apresentam um ZI com lóbulo medial pontiagudo e no mesmo nível dos lóbulos laterais. Em vista ventral não foram observadas, até o momento padrões para o gênero.

Região caudal: Em vista anterior nota-se que as pleurapófises possuem um ângulo de abertura direcionado lateralmente muito maior em *E. murinus* e *E. notaeus* do que em *E. deschauenseei*. As HE são direcionadas ventralmente de forma paralela, contudo há um deslocamento curvo na porção distal das estruturas fazendo com que as bases se toquem em *E. deschauenseei*. Nota-se que as primeiras vértebras de *E. murinus* são direcionadas ventralmente, tanto nos PZ como no PO. Lateralmente as HE são direcionadas ventralmente ou para trás, sendo estruturas mais largas em *E. murinus* e *E. notaeus*. Dorsalmente há a perda dos lóbulos laterais dos ZI.

Variação nas vertebrae cloacais e caudais

O primeiro teste de hipótese a ser testado foi o do desaparecimento da hipapófises em fêmeas antes do que machos. Os resultados mostram que não existe uma relação da progressão da diminuição desta estrutura em relação significativa entre machos e fêmeas, uma vez que a primeira fêmea IBSP 079023 possui no total 232 vértebras e destas, 65 com HP, razão de 0,28, a segunda fêmea IBSP 079024 possui no total 231 vértebras e 62 com HP, razão de 0,27, enquanto o macho IBSP 079030 possui 234 vértebras e 65 com HP, razão de 0,28 e o macho IBSP 079114 com 229 vértebras e 61 possuindo HP, razão de 0,26. Devido a sobreposição de valores, não foram obtidos valores significativos ou em razão que poderiam afirmar a presença de dimorfismo sexual relacionado as HP em ambos os sexos.

Em relação a hemapófises também não foi encontrado a diferença no surgimento das estruturas entre machos e em fêmeas, uma vez que em ambos os sexos as primeiras vértebras apresentaram HE em sua porção ventral. Mesmo o indivíduo IBSP 079024, uma fêmea, ter apresentado uma HE mais longa dentre os quatro espécimes, a outra fêmea (IBSP 079024) e os machos (IBSP 079030 e IBSP 079114) apresentaram tamanhos relativamente similares da estrutura, não havendo diferença nesta estrutura entre os sexos.

DISCUSSÃO

Padrões vertebrais diagnósticos para a Família Boidae

As vértebras pré-cloacais dos representantes da Família Boidae são caracterizadas pelo conjunto dos seguintes caracteres: vértebras robustas, altas, curtas e largas, com processos espinhosos altos e centro vertebral mais curto do que largo; arco neural arqueado; constrição pré-condilar bem definida; inclinação das zigapófise menor do que 15° em relação ao eixo horizontal; processo pré-zigapofiseal curto; paradiapófise fracamente dividida; quilhas hemais na região medial; presença de forames laterais, subcentrais e paracotilares (Rage, 2001; Lee & Scanlon, 2002; Szyndlar & Rage, 2003; Albino & Carlini, 2008; Head *et al.*, 2009; Hsiou & Albino, 2009).

Neste estudo, confirmamos a robustez vertebral, com o centro vertebral mais curto do que largo em vértebras pré-cloacais, cloacais e no início da cauda para a maioria dos táxons, além de, constrição pré-condilar bem definida, quilha hemal presentes na região medial, assim como a presença de forame lateral e forame subcentral na região pré-cloacal em todas as espécies analisadas. Contudo, foram observadas divergências quanto ao tamanho do espinho neural, inclinação das pré-zigapófises, paradiapófises pouco delimitadas e a presença dos forames entre os representantes da família. Assim como a questão das diferenças na largura do CN, não explorados previamente na literatura.

O espinho neural da família Boidae é uma estrutura robusta e alta, tal definição inserida na subdivisão clássica de três grupos (*e.g.* Rage, 2001). Esta divisão abrange uma variedade de espinhos que visualmente são de diferentes tamanhos, deixando a classificação de espinho neural “alto” uma definição visual abstrata. Sendo assim, optou-se por uma maior subdivisão, de forma arbitrária para esta estrutura. Com base nesta divisão fica definido que as vértebras são, em sua maioria, inseridas nas classes EN-III e EN-IV até a região medial e progressivamente no terço final do corpo, a maioria dos espinhos se encontra na classe EN-II e EN-III.

Em relação a inclinação da pré-zigapófise, considera-se que a estrutura é perpendicular ao eixo central, com grau de angulação máximo de 15° (vide primeiro parágrafo da discussão), contudo, foi observado que este padrão de inclinação foi ultrapassado em todos os gêneros aqui estudados, e com a ajuda da tomografia computadorizada CTscan, foi possível fazer uma análise refinada da estrutura, registrando a inclinação máxima de 24,1°, assim como, inclinações negativas, onde -7,9° foi o menor valor registrado.

Outra informação importante, que pode ser recuperada com o uso da tomografia computadorizada é a divisão bem definida da parapófise e diapófise na paradiapófise. Segundo a

literatura (e.g. Rage, 2001), a paradiapófise é fracamente dividida, no entanto, esta informação foi corroborada em poucos casos, algumas espécies do gênero *Corallus*, na maioria dos táxons a diapófise e a parapófise são estruturas bem delimitadas. A paradiapófise é uma região ricamente vascularizada, principalmente em indivíduos mais jovens (obs. pessoal), este grande número de canais tornam a estrutura de fácil deformação ou danificação, podem ser desgastados pelo tempo ou durante o processo de limpeza (obs. pessoal).

Os forames paracotilares, caráter taxonômico utilizado geralmente para identificação de boídeos fósseis (Albino, 1993), são ausentes na maioria das vértebras ou em toda a extensão da região pré-cloacal das espécies atuais. Contudo, é uma das características, quando presente, utilizadas tradicionalmente, para a identificação dos gêneros *Boa*, *Corallus* e recentemente para *Epicrates* e *Chilabothrus* (Albino, 1993; Albino & Carlini, 2008; Rage, 1991; Teixeira, 2013; Onary & Hsiou, 2018). Além disso, foram observados forames espinhais, em todos os táxons, de forma contínua ou intermitente, para família, caráter já descrito anteriormente em literatura para diversas espécies da família e ampliados aqui (Teixeira, 2013; Onary & Hsiou, 2018). Entretanto, definimos que estes forames não são características exclusivas da Família Boidae, sendo um caractere compartilhado entre todas as famílias inseridas na Superfamília Booidea (Calabariidae, Candoiidae, Charinidae, Erycidae e Sanziniidae) e, assim como na Superfamília Pythonidae.

Comparação entre os gêneros, espécies e subespécies e dimorfismo sexual

Não foi observado relação entre o número de vértebras dentre os gêneros, sendo o menor e o maior número de vértebras em indivíduos do gênero *Corallus* e *Chilabothrus*, respectivamente (mínimo de 189 vértebras pré-cloacais e máximo 290 de vértebras). Em relação a região cloacal destas espécies, tanto as linfapófises articuladas, quanto as fixas, variaram entre os gêneros, de 1-2 para *Corallus* e 3- para *Chilabothrus*. A subespécie *Boa c. constrictor* é a que possui menor número de vértebras caudais e totais, 31 e 260, enquanto *C. annulatus* possui os maiores valores no número de vértebras caudais e totais, 103 e 394 vértebras, respectivamente. Segundo Teixeira (2013) dos espécimes analisados por ele *C. hortulanus* apresentou entre 277 e 280 vértebras pré-cloacais, *C. batesii* 241 vértebras, *E. cenchria* 261 e *E. crassus* 230, valores próximos ou dentro das faixas dos dados apresentado aqui, com exceção da espécie *C. batesii*, com um indivíduo alcançando 223 vértebras pré-cloacais (MZUSP 3738), neste estudo.

Em vista anterior, corroboramos que *Boa* e *Eunectes* apresentaram zigósfeno alto, ambos os gêneros possuem os maiores valores em altura no início e meio do corpo para a família

(Albino & Carlini, 2008; Hsiou & Albino, 2009; 2010), contudo é possível observar que os lóbulos laterais de *Eunectes* são globulares, destacando-se da porção medial, algo que não acontece em *B. constrictor*. Em *Epicrates* a estrutura está entre as mais baixas enquanto que nos gêneros *Chilabothrus* e *Corallus* existem espécies com ambas as morfologias. No gênero *Chilabothrus* ambas as espécies *C. angulifer* e *C. striatus* apresentaram variação intraespecífica, para os indivíduos de *C. angulifer*, todos os espécimes são provenientes de Cuba, entretanto não se pode definir se tal variação é influenciada por pressão ecológica ou por um dimorfismo sexual, entretanto sabe-se que esta variação ocorre em indivíduos de localidades próximas. Segundo Rage (2001) em *Corallus*, o limite lateral do zigósfeno ultrapassa os limites do cótilo, contudo constatou-se que no último terço do indivíduo de *C. cropanii* (MZUSP s/n), a estrutura não excedeu este limite, sendo o zigósfeno mais curto do que o cótilo.

O cótilo apresenta, no terço final da região pré-cloacal, porções comprimidas latero-ventralmente, provavelmente, devido à pressão do sistema linfático que está inserido nesta região, originando as fossas linfáticas paramediais subcentrais de LaDuke (1991a). Entretanto, é descrito previamente (Camolez & Zaher, 2006; Teixeira, 2013), e confirmado neste trabalho, que *C. hortulanus*, não possui a deformação no cótilo, contudo, foram observados a ausência desta alteração também em indivíduos de *B. c. constrictor*, *B. c. imperator*, *E. murinus*, no único indivíduo de *E. maurus* e em *C. annulatus*, da alteração só se deu bem próximo da cloaca e de forma discreta. Outra diferença marcante no gênero *Corallus* é de a porção ventral da maioria das espécies são retilíneas, com exceção de *C. batesii* e *C. caninus*. Esta modificação na região ventral, pode ser causada, pelo hábito de se enrodilhar em trocos e galhos (Henderson *et al.*, 2013), sendo esta pressão ecológica responsável pela deformação na estrutura.

Em relação a inclinação da pré-zigapófise, houve considerável variação intracolunar dentre os indivíduos dos gêneros. Contudo, *Corallus*, foi único gênero onde o ângulo de inclinação não ultrapassou os 15°, entretanto foi o único que possui inclinação latero-ventral no início do primeiro terço em *C. cooki*, *C. hortulanus* e *C. ruschenbergerii*, estendendo-se até a região medial em *C. ruschenbergerii*. Esta inclinação latero-ventral não havia sido reportada anteriormente para o gênero, sendo considerada previamente como perpendicular ou levemente inclinada dorsalmente (Camolez & Zaher, 2006; Teixeira, 2013). Em *Epicrates* a estrutura variou entre In-II e In-IV, *Chilabothrus* apresentou variação na inclinação de perpendicular a In-III, enquanto o gênero *Boa* e *Eunectes* a variação foi entre In-II a In-V. Não foram encontrados padrões de inclinação para as espécies devido a sobreposição de classes e nem entre as regiões corporais devido a variação intracolunar.

Em vista posterior, nota-se que as espécies do gênero *Corallus*, são as que possuem por toda a extensão do corpo o arco neural extremamente arqueado (com a exceção de *C. cropanii*), enquanto *Boa* o arqueamento extremo ocorre apenas no terço final do corpo, e, em *Chilabothrus*, o arqueamento foi maior nas primeiras vértebras, por fim, em *Epicrates* e *Eunectes* não há padrões definidos para os gêneros (Camolez & Zaher, 2006; Teixeira, 2013; Onary & Hsiou, 2018).

Lateralmente, nas vértebras pré-cloacais, os espinhos neurais foram mais baixos entre os gêneros *Corallus* e *Chilabothrus*, os maiores valores estão entre *Boa* (com exceção de *B. c. occidentalis*) e *Epicrates*, em *Eunectes*, o resultado foi intermediário. Observa-se que as hipapófises pré-cloacais (Hoffsteter & Gasc, 1969) apresentam variação intra e interespecífica, contudo, para o gênero *Boa* a estrutura é estreita e longa com bifurcação na porção distal, enquanto para *Eunectes* é mais curta e mais larga com a extremidade distal abaulada. Além disso, *Boa* foi o gênero que apresentou o mais longo processo para a família, pré e pós-zigapofiseais dentre os congêneres (Albino & Carlini, 2008; Hsiou & Albino, 2009; Hsiou *et al.*, 2010; Albino, 2011).

Em vista dorsal, segundo a literatura o gênero *Boa* é o único que apresenta espécies com lâmina central côncava e ausência de projeções mediais, enquanto todos os outros gêneros apresentaram projeções nesta estrutura. Tal característica já havia sido reportada previamente em literatura, e aqui, confirmamos esta característica, assim como, a forma de “V” do zigósforo encontrado em alguns espécimes do gênero, característica que a diferencia do restante dos boideos (Albino & Carlini, 2008; Hsiou & Albino, 2009; Hsiou *et al.*, 2010). Em *C. batesii* e *C. caninus* o zigósforo possui uma depressão medial em ambas as espécies, contudo, na porção medial inferior há a projeção de um lóbulo, este reduzido em *C. batesii* e evidente em *C. caninus*, diferenciando esta estrutura de *Boa*. Segundo Onary & Hsiou (2018) o zigósforo foi um caráter diagnóstico importante para diferenciar os gêneros *Epicrates* e *Chilabothrus*. Segundo estes autores, a parte anterior dos lóbulos laterais de *Epicrates* seriam retilíneos e o lóbulo central afunilado, o contrário em *Chilabothrus*. Não corroboramos estas informações, uma vez que *E. alvarezi* possui lóbulos laterais mais arredondados e *E. maurus* possui um lóbulo central abaulado. Além disso, *C. striatus* (FMNH 130984) possui um lóbulo central mais estreito, e em outro indivíduo da mesma espécie (MSU-H4179), a estrutura é pontiaguda. Ao mesmo tempo, não corroboramos a informação de Albino & Hsiou (2010), onde os autores afirmam que *E. assisi* não possui lóbulo central, já que no único indivíduo analisado foi possível identificar a presença do lóbulo.

Nas vértebras cloacais não foram observadas diferenças na posição ou morfologia nas linfapófises que possam ser utilizados para diagnosticar todos os gêneros, exceto para *Corallus*. Em vista anterior, foi observado que as linfapófises do gênero *Corallus* estão direcionadas latero-ventralmente, de forma acentuada. Esta morfologia pode ser explicada pelo achatamento lateral que estas espécies apresentam, e assim, apresentando um reflexo a morfologia vertebral (Pizzatto, 2006).

Nas vértebras caudais em vista anterior, nota-se que as pleurapófises são inclinadas no gênero *Corallus*, enquanto que em todos os outros gêneros elas são curvadas, resultado já relatado previamente na literatura, apesar de não consideradas as espécies do gênero *Chilabothrus* (Camolez & Zaher, 2006). Lateralmente, nota-se que *Corallus* apresenta pleurapófises inclinadas para frente, *Chilabothrus* estão inclinadas para frente ou em sentido horizontal e nos demais gêneros, em posição horizontal ou inclinada para trás.

CONCLUSÕES

A partir de um novo método de tomografia computadorizada, menos invasivo e mais refinado, o esqueleto axial pôde ser observado por outra perspectiva e assim, chegamos as seguintes conclusões para a família e para os gêneros: A Família Boidae possui vértebras robustas, centro vértebral mais curto do que largo, arco neural arqueado, constrição pré-condilar bem definida, canal neural mais largo nos lóbulos inferiores, pré-zigapófise com inclinação abaixo de 25°, processo pré-zigapofiseal curto, paradiapófises bem delimitadas, quilhas hemais na região medial, presença de forames paracotilares, espinhais, laterais e subcentrais.

Dentre os gêneros é possível distinguir *Boa* e *Eunectes* por possuírem zigósforo robusto e espinho neural estreito em relação aos outros gêneros. Entre os dois gêneros é possível distingui-los pelo zigósforo, o gênero *Eunectes* possui um lóbulo na porção medial e lóbulos laterais arredondados, além de possuir um espinho mais estreito e baixo em relação a *Boa*. Na região cloacal, lateralmente, as hipapófises pré-cloacais em *Boa* são estreitas, longas e com bifurcação na porção distal e em *Eunectes* é mais curta, alta e direcionada ventralmente. Em *Chilabothrus*, *Corallus* e *Epicrates*, a estrutura possui grande variação interespecífica o que não permite uma diferenciação entre os gêneros, contudo o gênero *Corallus*, em vista anterior, possui as linfapófises inclinadas latero-ventralmente de forma acentuada e na região caudal possuem pleurapófises inclinadas de forma retilínea.

Em vista anterior, *Corallus* pode ser dividido em dois grupos, os que apresentam zigósforo delgado, *C. batesii*, *C. caninus* e *C. cropanii*, enquanto o grupo com estreito estão incluídos, *C. annulatus*, *C. cooki*, *C. hortulanus* e *C. ruschenbergerii*. Como em *Boa* e *Corallus*,

a robustez do zigósfeno distingue de *Chilabothrus* e *Epicrates*. Por outro lado, o grupo *Corallus* de zigósfeno fino se distingue de *Chilabothrus* por possuírem um cótilo com a porção ventral reta, enquanto em *Chilabothrus* esta porção pode ser abaulada. Além disso, em vista dorsal, o lóbulo medial em *Corallus* é mais largo do que em *Chilabothrus*, em vista dorsal, o espinho neural em *Chilabothrus* é delgado com as bordas arredondadas enquanto em *Corallus* o espinho é estreito em uma, ou em ambas, há o afunilamento de suas extremidades. Em vista anterior, *Epicrates* se diferencia de *Chilabothrus* por possui zigósfeno mais fino em vista lateral possui hipapófise mais longa e estreita, espinho neural mais alto e em geral mais largo.

O gênero *Boa* possui cótilo/côndilo evidentes, anteriormente um zigósfeno robusto e dorsalmente côncavo sem lóbulo medial, lâmina pré-zigapófise longa inclinada dorso-lateralmente, em vista lateral, o espinho neural é mais alto do que largo se destacando do corpo, processo aliforme curvado e hipapófise estreita, fina e comprida, posteriormente, arco neural é curvo e curto no primeiro terço. Entre as subespécies de *B. constrictor* não foram observados caracteres que as difiram devido à alta variação interespecífica, contudo é possível diferenciar esta espécie de *B. imperator*, por possuir zigósfeno que não ultrapassa o limite do cótilo, presença de espinhos epizigapofiseais evidentes, ambos os caracteres extremamente visíveis na região medial pré-cloacal de *B. constrictor*.

O gênero *Chilabothrus*, em vista dorsal, há um lóbulo medial no zigósfeno, em vista posterior o arco neural é comprido com curvatura suave até o fim da estrutura, com espinhos epizigapofiseais geralmente ausentes ou quando presentes discretos no começo e final da região pré-cloacal, em vista dorsal, lateralmente o espinho neural é tão largo quanto alto e a hipapófise é uma estrutura robusta. Entre as espécies analisadas as diferenças encontradas em vista dorsal, a lâmina articular da pós-zigapófise é visível por completo em *C. striatus*, enquanto que em *C. angulifer* o arco neural cobre a parte posterior da estrutura, em contrapartida, na porção distal do espinho neural em *C. angulifer* há projeções tanto na lâmina anterior e/ou na lâmina posterior, ou a porção é só dilatada enquanto que em *C. striatus* o espinho não possui nenhuma modificação na porção distal.

O gênero *Corallus* pode ser dividido em dois grupos. No primeiro grupo, com zigapófise robusta, *C. caninus* e *C. batesii*, se diferenciam de *C. cropanii*, em vista anterior, cótilo mais estreito e com a porção mais arredonda, em vista dorsal, não são visíveis os processos pré-zigapofiseais e lateralmente apresentam espinho mais alto em toda a região pré-zigapófise e dorsalmente, os processos aliformes estão mais distantes um do outro. Entre as duas espécies *C. caninus* possui um espinho neural curvado para trás e o lóbulo medial é muito mais longo do que em *C. batesii*. O segundo grupo possui grande plasticidade morfológica o que

impossibilitou encontrar diferenças significativas entre *C. cooki*, *C. hortulanus* e *C. ruschenbergerii*, contudo, *C. annulatus* possui um espinho mais alto e comprido em relação as outras três espécies, principalmente no terço final, porém só foi avaliado apenas um indivíduo e essa característica pode não ser refletida em outros espécimes.

Em relação ao gênero *Epicrates*, anteriormente possui zigósfeno estreito e dorsalmente com lóbulo medial, em vista lateral, o espinho neural é mais alto do que largo se destacando do corpo e hipapófise são longas estreitas, com a porção distal curvada. O gênero pode ser dividir também em dois grupos, o primeiro formado por *E. cenchria* e *E. crassus*, estes se diferenciam das outras espécies por possuírem espinho neural alto com a base larga e o arco neural é menos arqueado, entre eles se diferenciam pela face articular da pré-zigapófise, em *C. cenchria* a estrutura é mais comprida e retangular enquanto em *C. crassus*, a estrutura é abaulada. Entre *E. alvarezi*, *E. assisi* e *E. maurus*, não é possível afirmar estruturas que as identifiquem.

O gênero *Eunectes*, anteriormente zigósfeno robusto com a porção medial mais baixa do que os lóbulos laterais, estes arredondados e bem demarcados. O cótilo é elíptico e pré-zigapófises possuem inclinação positiva em toda a região pré-cloacal. *E. deschauenseei* se diferencia de *E. murinus* e *E. notaeus* por possuir arco neural menos arqueado, espinho neural reto e mais curto, com o processo aliforme inclinado e fixando bem próxima da lâmina posterior, enquanto *E. notaeus* se diferencia de *E. murinus* por possuir a base do espinho neural mais larga, possui um processo aliforme evidente e um espinho epizigapofiseal bem definido lateralmente.

REFERÊNCIAS

- ALBINO, A.M., 1993. Snakes from the Paleocene and Eocene of Patagonia (Argentina): Paleocology and coevolution with mammals. **Historical Biology**, 7: 51–69.
- ALBINO, A.M., 2001. Morfologia vertebral de *Boa constrictor* (Serpentes: Boidae) y la validez del género mioceno *Pseudoepicrates* Auffenberg, 1923. **Ameghiniana**, 48: 53–62.
- ALBINO, A.M. & CARLINI, A., 2008. First record of *Boa constrictor* (Serpentes, Boidae) in the Quaternary of South America. **Journal of Herpetology**, 42: 82–88.
- AUFFENBERG, W. 1963. **The fossil snakes of Florida**. Tulane Studies in Zoology, 10(3):131-216.
- BOCHATON, C. & BAILON, S. 2018. A new fossil species of *Boa* Linnaeus, 1758 (Squamata, Boidae), from the Pleistocene of Marie-Galante Island (French West Indies). *Journal of Vertebrate Paleontology* (e1462829).

CAMOLEZ, T. & ZAHER, H., 2010. Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário Brasileiro (Lepidosauria). **Arquivos de Zoologia**, 41: 1–96.

DOWLING, H. G. & DUELLMAN, W. E. 1978. **Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories**. Herpetology Information Search System (HISS), New York. 273p.

FERRAREZZI, H. 1994. Uma sinopse dos gêneros e classificação das serpentes (Squamata): I. Scolecophidia e Alethinophidia não colubrídeos. In: Nascimento, L.B. *et al.*, (eds.), **Herpetologia no Brasil 1**. Belo Horizonte: PUC–MG/Fundação Biodiversitas e Fundação Ezequiel Dias, 69–80.

FERRAREZZI, H. & MONTEIRO, A. E. G. 2001. Chave para determinação de gêneros de serpentes sul-americanas. [não publicado]. 36p.

HEAD, J.J., BLOCH, J.I., HASTINGS, A.K., BOURQUE, J.R., CADENA, E.A., HERRERA, F.A., POLLY, P. D. ; JARAMILLO, C.A. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. **Nature**: 457:715–717.

HENDERSON, R.W.; PAUERS, M. J.; COLSTON, T. J. 2013. On the congruence of morphology, trophic ecology, and phylogeny in Neotropical treeboas (Squamata: Boidae: *Corallus*). **Biological Journal of the Linnean Society**, 109: 466–475.

HOFFSTETTER, R. & GASC, J.P. 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles. In: Gans, C.; Bellairs, A. d'A.; Parsons, T.S. (Eds.), **Biology of the Reptilia**. London Academic Press, London, v. 1 (Morphology), 201–310.

HSIOU, A. S & ALBINO A.M. 2009. Presence of the Genus *Eunectes* (Serpentes, Boidae) in the Neogene of Southwestern Amazonia, Brazil. **Journal of Herpetology**, 43(4):612–619.

HSIOU A. S, ALBINO A. M. 2010. New snake remains from the Miocene of northern South America. **Herpetological Journal**, 20: 249–259.

HSIOU, A. S.; ALBINO, A. M; FERIGOLO, J. 2010. Reappraisal of the South American Miocene snakes of the genus *Colombophis*, with description of a new species. **Acta Palaeontologica Polonica**, 55: 365–379.

HUTCHINS, M.; MURPHY, J. B. & SCHLAGER, N. (eds). 2003. **Grzimek's Animal Life Encyclopedia. vol 7, Reptiles**, 2nd ed. Farmington Hills, MI: Gale Group. 571p.

IKEDA, T. 2007. A Comparative Morphological Study of the Vertebrae of Snakes Occurring in Japan and Adjacent Regions. **Current Herpetology**, 26(1): 13–34.

KLUGE, A. G. 1991. Boiné snake phylogeny and research cycles. **Miscellaneous Publications of the Museum Comparative Zoology**. University of Michigan, 178: 1–58.

KLUGE, A. G. 1993. *Calabaria* and the phylogeny of Erycine snakes. **Zool. J. Linn. Soc.** 107: 293–351.

KOCH, C.; MARTINS, A.; SCHWEIGER, S. 2019. A century of waiting: description of a new *Epictia* Gray, 1845 (Serpentes: Leptotyphlopidae) based on specimens housed for more than

100 years in the collection of the Natural History Museum Vienna (NMW). *PeerJ*, 7: 1-37. 151p.

LADUKE TC. 1991a. Morphometric variability of the precaudal vertebrae of *Thamnophis sirtalis sirtalis* (Serpentes: Colubridae), and implications for the interpretation of the fossil record. Unpublished D. Phil. Thesis, City University of New York.

LADUKE, T. C. 1991b. **The fossil snakes of Pit 91, Rancho La Brea, California**. Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science, 424: 1-28.

LEE, M. S. Y. & SCANLON, J. D. 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. **Biological Reviews**, 77:333–401.

MACHADO, F. A. 2011. Análise da variação longitudinal do esqueleto axial em Serpentes (Squamata) empregando ferramentas de morfometria geométrica. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. 111p.

MCDIARMID, R. W.; CAMPBELL, J. A. & TOURÉ, T. 1999. **Snakes Species of the World: A Taxonomic and Geographical Reference**, (1). The Herpetologist's League, Washington D.C., EUA. 511p.

MCDOWELL, S. B. 1987. Systematics. *In*: Siegel, R. A.; Collins, J. T. & S. S. Novak (eds.). 1987. **Snakes, ecology and evolutionary biology**. Blackburn press: New Jersey. p. 3–50.

MOHABEY, D. M., HEAD, J. J., & WILSON, J. A. 2011. A new species of the snake *Madtschia* from the Upper Cretaceous of India and its paleobiogeographic implications. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 31(3): 588-595.

ONARY, S. & HSIU, A. S. 2018. Systematic revision of the early Miocene fossil *Pseudoepicrates* (Serpentes: Boidae): implications for the evolution and historical biogeography of the West Indian boid snakes (*Chilabothrus*). **Zoological Journal of the Linnean Society**. 184(2): 453-470.

PINTO, R. R.; MARTINS, A. R.; CURCIO, F.; RAMOS, L. D. O. 2015. Osteology and cartilaginous elements of *Trilepida salgueiroi* (Amaral, 1954) (Scoleophidia: Leptotyphlopidae). **The Anatomical Record**, 298(10): 1722-1747.

PRADO, L. P. D. 2006. Ecomorfologia e estratégias reprodutivas nos Boidae (Serpentes), com ênfase nas espécies neotropicals. Dissertação de Mestrado, Unicamp. p.151.

PYRON, R.A., REYNOLDS, R.G.; BURBRINK, F.T. 2014. A taxonomic revision of boas (Serpentes: Boidae). **Zootaxa**, 3846(2):249–260.

POUGH, F. H.; ANDREWS, R. M.; CADLE, J. E.; CRUMP, M. L.; SAVITZKY, A. H. & WELLS, K. D. 2001. **Herpetology**. 2nd ed. New Jersey: Prentice–Hall. 612p.

RAGE, J. C. 1984. Part 11 Serpentes. *In*: Wellnhofer M, ed. Encyclopedia of Paleoherpetology. Germany: Gustav Fischer Verlag, 1–79.

RAGE, J. C. 1984. Serpentes. Pp 1-80, in Wellnhofer, P. (ed.), **Handbuch der Paläoherpetologie**, Teil 11. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart and New York.

RAGE, J. C. 1988. Gondwana, Tethys, and terrestrial vertebrates during the Mesozoic and Cenozoic. In: Audley-Charles MG, Hallam A, eds. **Gondwana and Tethys Geological Society Special Publication**, 37: 255–273.

RAGE, J.C. 1991. Squamate reptiles from the early Paleocene of the Tiupampa area (Santa Lucia Formation), Bolivia. pp. 503–508 *In* R. Suarez-Soruco (ed.), **Fosiles y Facies de Bolivia**. **Revista Tecnica de Yacimientos Petroliferos Fiscales Bolivianos**. 12: 503–508.

RAGE, J. C. 1998. Fossil snakes from the Palaeocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part I. Madtsoiidae, Aniliidae. **Palaeovertebrata**, 27(3-4): 109-144.

RAGE, J. C. 2001. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part II. Boidae. **Palaeovertebrata**, 30:111–150.

REYNOLDS, R.G.; HENDERSON, R.W. 2018. Boas of the World (Superfamily Boidae): A Checklist with Systematic, Taxonomic, and Conservation Assessments. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 162(1):1–58.

REYNOLDS, R.G.; NIEMILLER, M.L.; REVELL, L.J. 2014. Toward a Tree-of-Life for the Boas and Pythons: Multilocus species-level phylogeny with unprecedented taxon sampling. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 71:201–213.

SNETKOV, P. B.; ORLOV, N. L. 2017. Phylogenetic analysis of old world viperid snakes (Serpentes, Viperidae) based on skeletal morphology. **Russian Journal of Herpetology**, 24(1): 22-34.

UNDERWOOD, G. 1967. **A contribution to the classification of snakes**. Trustees of the British Museum (Nat. Hist.), London. 179p.

UNDERWOOD, G. 1976. A systematic analysis of boid snakes. Morphology and Biology of reptiles (reprint). **Linnean Society Symp. Series**, 3.

SZYNDLAR, Z. & RAGE, J. C. 2003. **Non-erycine Boidae from the Oligocene and Miocene of Europe**. Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Science, Kraków, Poland.

TEIXEIRA, G., 2013. Anatomia comparada dos Boinae (Serpentes, Boidae) sul-americanos: uma abordagem osteológica para fins aplicativos na paleontologia de vertebrados. Monograph, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 88 pp. (não publicado).

VITT, L. J. & CALDWELL, J. P. 2009. **Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles**. 3rded. Academic Press. 720p.

ZAHER, H.; MURPHY, R. W.; ARREDONDO, J. C.; GRABOSKI, R.; MACHADO-FILHO, P. R.; MAHLOW, K.; ... ZHANG, Y. P. 2019. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). **PloS one**, 14(5): e0216148.

CAPÍTULO II

Redescrição de *Corallus priscus* e a descrição de um novo táxon fóssil para a América do Sul (Serpentes, Henophidia)

PAULO ROBERTO MACHADO-FILHO^{1,2} & HUSSAM ZAHER^{2,*}

¹ Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho (UNESP), Campus Rio Claro. Av. 24 A, 1515 - Jardim Vila Bela, Rio Claro - SP, 13506-900.

² Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Av. Nazaré, 481, Ipiranga, São Paulo – SP. 04263-000.

RESUMO

O gênero *Corallus* é representado, atualmente, por nove espécies com distribuição do sudeste da Guatemala, na América Central, nas Ilhas do Caribe até ao sudeste da América do Sul. É o gênero mais antigo da Família Boidae, com registros do Paleoceno Médio, registro de suma importância para compreender a irradiação da Família Boidae no continente americano. Sabendo de sua importância para o entendimento da irradiação da família nas américas, este estudo tem como objetivo confirmar a descrição do registro fóssil de *Corallus priscus* e detalhar a descrição de suas vértebras a partir de imagens 3D, comparando os resultados encontrados com outros representantes da família, além de testar o posicionamento filogenético deste fóssil. A partir de 46 caracteres morfológicos e quatro genes disponíveis na plataforma GenBank, geramos árvores concatenadas submetidas a análises de máxima verossimilhança (MV) e máxima parcimônia (MP). Todo o material analisado compartilha características vertebrais semelhantes com a família Boidae, assim como aproximam *C. priscus* das espécies atuais, sendo o cótilo, espinho neural, quilha hemal e processo aliforme como estruturas importantes. Além disso, notou-se divergências em quatro vértebras em relação ao tamanho do zigósfeno/zigantro; mais robustas do que *C. priscus*, garantindo status distinto para este material, o qual é aqui descrito como uma nova espécie. Em relação as topologias geradas neste estudo, houve diferença com o previamente encontrado na literatura, tanto para as posições da Família Boidae como para o gênero *Corallus*. Apesar de algumas discordâncias nas árvores filogenéticas, as espécies fósseis aqui descritas possuem características vertebrais importantes para compreensão da origem e diversificação do gênero, além da distribuição da família no continente americano

Palavras-chaves: Vertebras, anatomia comparada, osteologia, Boidae.

ABSTRACT

The genus *Corallus* is currently represented by nine species, distributed from southeastern Guatemala, Central America, Caribbean Islands to southeastern South America. It is the oldest genus of the Family Boidae, with records from the Middle Paleocene, which perform important data to understand the irradiation of the Boidae in the American continent. Considering this important fossil record, the objective of this study is to confirm the description of the fossil record of *Corallus priscus*, providing more specific details from 3D images, to compare the results found with other family members, and to test *C. priscus* phylogenetic position. We used 46 morphological characters and four genes available on the GenBank platform to generated a concatenated matrix, and performed to maximum likelihood (MV) and maximum parsimony (MP) analyzes. All the vertebral material analyzed shares similar characteristics with the Family Boidae, as well as it approximates *C. priscus* to the extant species of *Corallus*, with the cotyle, neural spine, heel keel and aliform process as important structures. In addition, divergences were noted in four zygospheric/zygote-sized vertebrae, more robust than *C. priscus*, giving a distinct status for this material, which is here described as a new species. Regarding the topologies generated in this study, there was differences of the placement of taxa in the Boidae family and in the genus *Corallus*. However, even with some differences in topologies, the fossil species here described shows important vertebral characteristics for understanding the origin and diversification of the genus, and the distribution of the family in the American continent.

Keywords: Vertebrae, osteology, comparative anatomy, Boidae

INTRODUÇÃO

O gênero *Corallus* é representado, atualmente, por nove espécies que se distribuem desde o sudeste da Guatemala, na América Central, nas Ilhas do Caribe até ao sudeste da América do Sul (Reynolds & Henderson, 2018). É um gênero relativamente bem estudado, tanto em seus aspectos taxonômicos e relações filogenéticas, quanto biológicos e ecológicos (Underwood, 1976; Groombridge, 1979; McDowell, 1979; Branch, 1981; Kluge, 1991; Heise et al., 1995; Austin, 2000; Vences et al., 2001; Henderson 2002; Vidal & Hedges, 2002; Wilcox et al., 2002; Burbrink, 2005; Pizzatto et al., 2007, 2009; Pizzatto & Marques, 2007; Reynolds et al., 2014; Reynolds & Henderson, 2018).

Os registros mais antigos deste gênero datam do Paleoceno Médio, algo em torno de 58,2 a 56,5 milhões de anos atrás, para a Bacia do Itaboraí no estado do Rio de Janeiro, sudeste do Brasil (Marshall, 1985; Rage, 2001; Medeiros & Bergqvist, 1999). Rage (2001) descreveu,

a partir de 36 vértebras pré-cloacais, a espécie fóssil *Corallus priscus*. Segundo o autor esta espécie compartilha diversas características anatômicas com seus congêneres atuais, o que lhe concede um status extremamente importante na família, pois a partir desta descrição, o gênero *Corallus* tornou-se o boideo mais antigo registrado. Dessa forma, o material fóssil de *C. priscus* representa o registro de suma importância para compreender a irradiação da Família Boidae no continente americano (Head, 2015).

Sabendo da importância deste táxon nos estudos evolutivos de Boidae, examinamos o material tipo de *C. priscus* a partir de uma nova metodologia, a tomografia computadorizada. Essa técnica fornece informações mais refinadas, proporcionando uma análise detalhada do registro fóssil. Durante a redescrição do material de *C. priscus*, notou-se que quatro vértebras se destacavam do restante do material, sugerindo um status distinto do restante deste material. Sendo assim este capítulo tem como objetivo: confirmar a descrição do registro e detalhar a descrição do material tipo de *C. priscus* a partir das informações vertebrais da Família Boidae (Cap. I). Descrever a nova espécie fóssil de *Corallus*. Testar o posicionamento filogenético das espécies fósseis, gerando uma árvore combinada baseada nos caracteres morfológicos de *C. priscus*, a partir da redescrição do fóssil, e da Família Boidae (Cap. I) levantados neste estudo, e em sequências moleculares disponíveis na plataforma GenBank.

MATERIAL E MÉTODOS

Material analisado e instituições

O material fóssil de *Corallus priscus* é proveniente do Museu de Ciência da Terra (MCTer), antigo Museu da Divisão de Geologia e Mineração (DGM). A redescrição é baseada no seguinte material de *Corallus priscus*: DGM 1332-R (holótipo), DGM 1333-R, DGM 1334a/b -R, DGM 1335a/b/c/d-R. O material fóssil foi comparado com as vértebras de boideos atuais depositados nas seguintes instituições: FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago; IBSP, Instituto Butantan, São Paulo; MVZ, Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley; MZUSP, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo; MNHNCu, Museo Nacional de Historia Natural Cubana, Havana; MSUM, Michigan State University Museum, Michigan; USNM, National Museum of Natural History, Washington.

Os táxons atuais da Família Boidae utilizados para comparação foram: *Boa constrictor amarali* (MZUSP 14020 e MZUSP 2737), *B. c. constrictor* (MZUSP 2553, MZUSP 5477 e MZUSP 14134), *B. c. occidentalis* (IBSP 40105), *B. imperator* (FMNH 22360, MVZ 172374, MVZ 40400-40401, USNM 279864, MVZ 82452, USNM 313858 e USNM 523566), *Chilabothrus angulifer* (MNHNCu 63030, MSU-H247, MSUM 2098 e USNM 497684), *C.*

gracilis (MSU3747), *C. striatus* (FMNH 130984, MSU-H 3505 e MSUM 4177-4179), *Corallus annulatus* (FMNH 98880), *C. batesii* (IBSP 31772, MZUSP 2456 e MZUSP 3738), *C. caninus* (IBSP 24845, MZUSP 6393 e MZUSP 14625), *C. cooki* (FMNH 212337, MSUM 14389, MVZ 14412, MZUSP 1332,), *C. cropanii* (MZUSP s/n), *C. hortulanus* (MVZ 229235, MZUSP 13154-13155), *C. ruschenbergerii* (MZUSP 2047 e MZUSP 13941), *E. alvarezi* (MZUSP 13006), *E. assisi* (MZUSP 5005), *E. cenchria* (MZUSP13888), *E. crassus* (IBUSP79023-79024, IBUSP 79030 e IBUSP79114), *E. maurus* (MZUSP 6299), *Eunectes deschauenseei* (IBSP26274), *E. murinus* (FMNH 212710, FMNH 22776 e MZUSP s/n) e *E. notaeus* (MZUSP 8303).

Nomenclatura e análises quantitativas

Para as definições das estruturas anatômicas, foram utilizados os trabalhos de: Auffenberg (1963), Albino & Carlini (2008), Hoffstetter & Gasc (1969); LaDuke (1991 a,b), Lee & Scanlon (2002), Onary & Hsiou (2018), Rage (1984, 1998, 2001).

Os elementos osteológicos da região pré-cloacal das serpentes analisados e suas abreviações são: AN, Arco Neural; CN, Canal Neural; CO, Côndilo; CT, Cótulo; CV, Centro Vértbral; CIZ, Construção Inter-Zigapofiseal; DP, Depressões Paracotilares; EN, Espinho Neural; EPZ, Espinho epizigapofiseal; FAPO, Faceta Articular Pós-zigapofiseal; FAZ, Face Articular do Zigósforo; FE, Forâmen Espinhal; FL, Forâmen lateral; FPC, Forâmen Paracotilar; FPRZ, Forâmen Pré-zigapofiseais; FPZ, Forâmen Parazigantrais; FV, Forâmen Ventral; FZ, Forâmen Zigantral; FAPR, Faceta Articular Pré-zigapofiseal; HP, Hipapófise; PA, Paradiapófise (D - Diapófise e P - Parapófise); PAPR - Processo Acessório Pré-zigapofiseal; PO, Pós-Zigapófise; PZ, Pré-Zigapófise; QH, Quilha hemal; SS, Sulco Subcentral, ZI, Ziganthro; ZG, Zigósforo (Apêndice I - Fig. 01A-E).

Para as análises quantitativas foram obtidos as médias de: Altura (ZA) e largura (ZL) do zigósforo (razão = ZA/ZL); Angulação da pré-zigapófises (PRAn); Angulação da pós-zigapófises (PZAn); Altura (ENA) e largura (ENL) do espinho neural, altura do “arco + corpo neural” (ACN-A) (razão= $ACN-A/ENA$); largura (PPZ-L) e comprimento (PPZL-C) do processo pré-zigapofiseal (razão= $PPZ-L/PPZL-C$); comprimento (CN) e largura (CNL) do corpo neural (Apêndice I - Fig. 01F-I).

ANÁLISES FILOGENÉTICAS

Dados Morfológicos e Moleculares

Foram levantados 46 caracteres morfológicos, não ordenados, baseados no trabalho de IKEDA (2007) (Apêndice I), utilizando todos os gêneros atuais da Família Boidae, incluindo as espécies fósseis *Corallus* sp. e *C. priscus*. Em contexto comparativo, foram utilizados as filogenias de Colston et al. (2013) e Reynolds (2014).

Também foram utilizados quatro genes, dois mitocondriais (12S e citocromo b) e dois nucleares (BDNF e NT-3), para as espécies de boídeos atuais, obtidos na plataforma GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) (Apêndice III). Assim como Colston et al. (2013) utilizamos como grupo externo *Cylindrophis ruffus*. As sequências baixadas no genbank foram alinhadas e editadas no software Geneious 8.1.6. (<http://www.geneious.com>; Kearse et al., 2012). Os alinhamentos foram gerados usando MAFFT 1.3.6 (Katoh et al. 2005) implementado na interface do Geneious. Foi utilizado o algoritmo E-INS-i para 12S e FFT-NS-I x1000 para os outros três genes. Os alinhamentos finais dos genes mitocondriais e nucleares foram concatenados com o software Sequence Matrix (Vaidya et al., 2010). A escolha das partições e dos melhores modelos de evolução nuclear foi feita por meio do programa PartitionFinder 2 (Lanfear et al. 2016). A matriz molecular foi inicialmente dividida em 10 partições: uma partição para cada de códon de cada gene codificante, e uma partição única para o gene 12S.

Análises combinadas

As matrizes morfológica e molecular foram concatenadas e submetidas a análises máxima verossimilhança (MV) e máxima parcimônia (MP). Para a análise de MV foi utilizado o programa RAxML v.8 (Stamatakis, 2014). Conforme recomendação do desenvolvedor do programa, foi utilizado o modelo GTRGAMMA (GTR + Γ) para os dados moleculares, e o modelo MK para os morfológicos (Lewis, 2001). Os dados foram tratados em 7 partições, conforme resultado do programa Partition Finder. O suporte dos ramos foi obtido pelo algoritmo “rapid bootstrap” (Stamatakis et al., 2008), com 1000 réplicas randômicas.

Para a análise de MP foi utilizado o programa TNT (Goloboff et al., 2008). A procura da árvore mais parcimoniosa foi realizada por busca heurística, utilizando o comando “xmult” (New Technology search) que gera múltiplas replicações combinando diferentes algoritmos de busca (Goloboff et al., 2008). Após terminada a análise, foi realizado um consenso estrito, o qual considera somente os clados que aparecem em todos os cladogramas recuperados (Kitching et al., 1998). As métricas da árvore mais parcimoniosa foram calculadas de acordo

com Jackknife e Bremer. O suporte dos ramos foi quantificado pelo suporte de Bootstrap, com 1000 réplicas.

RESULTADOS

SERPENTES LINNAEUS, 1758

ALETHINOPHIDIA NOPCSA, 1923

MACROSTOMATA MÜLLER, 1831

BOIDAE GRAY, 1825

CORALLUS DAUDIN, 1803

CORALLUS PRISCUS Rage, 2001

(Fig. Apêndice III)

Diagnose: A serpente *Corallus priscus* é descrita apenas por 32 vértebras pré-cloacais, caracterizadas por possuírem: contorno regularmente curvado da constrição inter-zigapofiseal, AN mais abobadado e entalhe mediano posterior mais raso em relação aos seus congêneres.

Holótipo: DGM 1332-R, uma vértebra da região medial pré-cloacal.

Espécimes e referências: Todo o material analisado são vértebras da região pré-cloacal - DGM 1333-R: 1 vértebra do terceiro terço; DGM 1334a-R: 2 vértebras, uma da região médio-posterior e outra do final do terceiro terço; DGM 1334b-R: 7 vértebras, uma vértebra do primeiro terço, três da região medial e três do terço final; DGM 1334c-R: 1 vértebra da região medial posterior; DGM 1335a-R: 1 vértebra, terceiro terço; DGM 1335b-R: 1 vértebra, região medial; DGM 1335c-R: 1 vértebra do final do primeiro terço; DGM 1335d-R: 20 vértebras, quatro vértebras do terço inicial, quatro do terço medial e 11 do terço final.

Localidade tipo e idade geológica: Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil. Os registros fósseis são provenientes de um intervalo entre o Paleoceno Inferior e Paleoceno Superior, conhecido informalmente como Paleoceno médio, e variando entre 59 a 57Ma (Marshall, 1985; Medeiros & Bergqvist, 1999).

Redescrição: São vértebras robustas, com tamanho de CV alcançando 6,36 mm. Em vista anterior, o ZI é uma estrutura mais larga do que espessa e em vários espécimes a porção medial é inclinada para frente, encerrando em um lóbulo medial. A inclinação do espinho acaba sugerindo uma forma côncava na estrutura, sendo mais evidente em vértebras com lóbulos altos, enquanto que, em vértebras com o lóbulo baixo, a concavidade é menor. Os extremos desta inclinação medial podem ser vistos nos exemplares DGM 1332-R e na menor vértebra do material DGM 1334a-R onde, no primeiro exemplar, os lóbulos laterais são direcionados

dorsalmente e no segundo há um direcionamento latero-ventral. Nas vértebras relacionadas ao primeiro terço do corpo o CT é globular (vide DRM 1333-R), ao decorrer da região pré-cloacal a extremidade superior do CT passa a ser mais arredondada e a lâmina ventral sofre uma pressão ventral, de forma que a região ventral esteja quase reta, dando um aspecto oval para a estrutura. Contudo, algumas vértebras apresentam forma elipsoide (DGM 1334c, DGM 1335b-R). No terço final há uma maior pressão latero-ventral em algumas vértebras, variando de leve à extremamente acentuada (DGM 1335d-R). Ainda em vista anterior, a PZ é posicionada dorso-lateralmente ou perpendicularmente em relação ao centro vertebral, com angulação máxima registrada de 15,4° para vértebras da região medial e em toda a extensão da região pré-cloacal FPC, e visíveis em algumas vértebras os FPZ (DGM1332-R e DGM 1334b-R).

Em vista posterior o AN variou entre arqueado a extremamente arqueado, com exceção do indivíduo DGM 1335a-R e duas das pequenas vértebras do conjunto DGM 1335d-R, as quais possuem o AN pouco inclinado. Estes três tipos de grau de inclinação do AN foram observados em todas as três regiões do corpo, sendo o maior achatamento dorsoventral em diversas vértebras do terço final do corpo, e o padrão arqueado também presente. O AN também apresentou variação quanto ao seu tamanho, sendo comprido ou compacto em sua porção lateral, com a presença de dilatações semelhantes a vestígio de EEPZ conspícuos. As PO são posicionadas dorso-lateralmente ou perpendicularmente em relação ao centro vertebral, com angulação máxima registrada de 15,2° para vértebras da região medial. Ainda em vista posterior, é difícil distinguir os limites da P e D, contudo existe uma certa diferença em alguns materiais que sugerem uma divisão destas estruturas. Nas vértebras DGM 1332-R, DGM 1333-R, DGM 1334a-R (menor), DGM 1334c-R e DGM 1335b-R a P é abaulada e mais exteriorizada. Foi registrado a presença de FZ, variando entre um a dois de cada lado, e FE, variando de um a muitos, na maioria dos exemplares.

Em vista lateral, o EN foi variando entre EN-II e EN-III (veja classificação no Cap. I), entretanto, o holótipo DGM 1332-R possui EN do tipo EN-V e o material DGM1335a-R tipo EN-IV. Com exceção do holótipo, todo o restante do material apresenta o EN mais largos do que alto, a lâmina anterior do EN, na maioria dos espécimes o espinho está inclinado para trás, contudo no material DGM 1332-R e DGM1335a-R, a lâmina anterior apresenta forma sigmoide, com lâmina dorsal inclinada e larga, enquanto que as vértebras do final da região presentes em DGM1334a-R e DGM1335d-R possui lâminas retas e estreitas. As lâminas posteriores variam de levemente inclinada para trás ou direcionadas dorsalmente, contudo o indivíduo DGM 1333-R possui EN curto com uma projeção direcionada para trás na porção posterior. A FAZ é mais larga do que alta em todo os exemplares com formas retangulares retas

ou com a porção levemente inclinadas para cima. Não foram preservadas HP em nenhum dos materiais, contudo, alguns materiais apresentaram uma projeção na porção posterior que se assemelha a esta estrutura no início do copo, assim como HP pré-cloacais em DGM 1333-R. As QH são mais evidentes na maioria do material preservado, apresentado curvatura na porção medial e pequena projeção direcionada ventralmente ou posterior. Presença de dois FL em ambos os lados, em quase todo o material.

Em vista dorsal as vértebras são mais largas do que longas (razão CNL/ CN 0,57-0,79). A lâmina central do ZI é sinuosa em algumas vértebras e, na grande maioria, possuem um lóbulo convexo na lâmina anterior. Este lóbulo pode ser extremamente largo, alcançando de uma extremidade a outra, ou mais estreito, como observado nas vértebras DGM 1335b/c-R e em uma das vértebras do conjunto DGM 1334b-R. Em ambos os casos, a lâmina anterior é curvada e seu tamanho ultrapassa os limites dos lóbulos laterais. O CO é parcialmente visível, com o AN sobrepondo as laterais da estrutura. A FAPZ é projetada latero-anteriormente, mais comprida do que larga, com as bordas arredondadas ou pontiagudas. Estas estruturas no holótipo são mais robustas, retangulares com a borda anterior curvada, se diferenciado do restante do material. O PPZ é levemente desenvolvido, e também posicionado latero-anteriormente na PZ. O PA é visível em vista dorsal no material DGM 1333/1333a/1335a-R e em quatro vértebras do material DGM 1335d-R, da região medial e posterior. Presença de FE em uma das vértebras do conjunto DGM 1335d-R.

Por fim, em vista ventral, nota-se que a FAPO está direcionada lateralmente e desloca-se latero-posteriormente nas vértebras menores do terço final, sendo as lâminas abauladas, curvas ou retilíneas. Os últimos resquícios das estruturas que se assemelham as HP são estreitos com a porção distal pontiaguda, e a QH é uma estrutura grossa e dilatada caudalmente, a qual passa a ser sucessivamente delgado com a porção distal mais dilatada e globular nas vértebras menores. Há uma pressão lateral na estrutura em sua posição medial e neste local estão inseridos os FV.

Uma nova espécie fóssil para o gênero *Corallus*

ORDEM SQUAMATA OPPEL, 1811

ALETHINOPHIDIA NOPCSA, 1923

MACROSTOMATA MÜLLER, 1831

BOIDAE GRAY, 1825

CORALLUS DAUDIN, 1803

CORALLUS SP. (SP. NOV.)

(Fig. Apêndice IV)

Holótipo: DGM 1335-R (C), vértebra do primeiro terço da região pré-cloacal.

Espécimes e referências: Todo o material testemunho é formado por vértebras da região pré-cloacal - DGM 1334b-R: 2 vértebras, uma vértebra do primeiro terço e outra do último terço; DGM 1335d-R: 2 vértebras, uma vértebra do primeiro terço e outra da região medial.

Descrição: São vértebras robustas, com tamanho do CV alcançando 6 mm. Em vista anterior, o ZI é uma estrutura espessa e larga, com lâmina superior reta ou com laterais inclinadas para baixo. Nas vértebras relacionadas ao primeiro e o terceiro terço do corpo o CT é elipsoide (A-C) e na região medial (D) a estrutura tem a forma oval com a porção inferior dilatada. Ainda em vista anterior, a PZ é posicionada dorso-lateralmente ou perpendicularmente em relação ao eixo central vertebral, com angulação máxima registrada de 8,1° (A). Em ambos os lados do CT estão inseridos os FP e FPZ ausentes.

Em vista posterior o AN variou entre arqueado a extremamente arqueado, com exceção do indivíduo DGM 1335b-R (B), o qual apresenta bordas lapidadas devido ao intemperismo. Esta vértebra apresentou o AN mais curto, o restante das vértebras apresenta a porção terminal levemente inclinada e EPZ ausentes. O ZI é alto e é formado por apenas uma estrutura de encaixe no ZG, com exceção de DGM 1334b-R (B) que além da maior abertura possui outras duas menores internamente. As PO são posicionadas dorso-lateralmente ou perpendicularmente em relação ao centro vertebral, com angulação máxima registrada de 9,1° para vértebras da região medial. Ainda em vista posterior não é difícil distinguir os limites da P e D na PA. Foi registrado a presença de FZ, variando entre um a dois de cada lado, e FPZ de pequeno calibre.

Em vista lateral, somente o holótipo (DGM 1335-d [B]) possui o EN bem preservado, porém incompleto. O EN está inclinado para trás, com processo aliforme perpendicular ao eixo central, borda distal extremamente evidente e o contato com o espinho ultrapassa sua lâmina posterior. A FAZ também só está bem preservada no holótipo, sendo quase retangular por exceção da lâmina posterior, esta levemente inclinada ventro-posteriormente. Não foram

preservadas HP em nenhum dos materiais, contudo, QH são evidentes na maioria do material preservado, com curvatura na porção medial e pequena projeção direcionada ventralmente ou posterior. Presença do FE e um ou dois FL de cada lado, em quase todos os exemplares.

Em vista dorsal as vértebras são mais largas do que longas (razão CNL/ CN 0,57-0,73). A lâmina central do ZI é côncava, na vértebra C do material DGM 1334b-R há uma depressão na porção medial, forma de “V” na estrutura. Já na outra vértebra do mesmo conjunto (D) há um lóbulo pequeno medialmente. Na parte posterior, o CO é parcialmente visível, com o AN sobrepondo as laterais na porção proximal da estrutura. A FAPZ é projetada latero-anteriormente nas maiores vértebras, enquanto que, na menor vértebra ela é direcionada para frente. Sua forma pode ser abaulada (A) ou pontiaguda (B-D), e o PPZ não é visível dorsalmente e a PA é visível apenas em uma das vértebras (A).

Por fim, em vista ventral, nota-se que a FAPO está direcionada lateralmente (C e D) latero-posteriormente (A) e posteriormente (C), sendo as lâminas abauladas, curvas ou retilíneas. As QH podem ser estreitas (C), ou mais largas com a extremidade posterior dilatada (A, C e D). Presença de FV na porção anterior das vértebras.

Análises filogenéticas

A matriz de dados moleculares e morfológicos foi compilada em 17 táxons para 3092 caracteres. Nas análises de MP foram geradas três árvores e a mais parcimoniosa possui 1514 passos (índice de Jackknife = 36; índice de Bremer nos nós da árvore). Os suportes recuperados na MP foram relativamente baixos (Apêndice V).

Comparativamente, houve resultados semelhantes em dois agrupamentos das análises de MV e MP. Em ambas as topologias o clado *C. cooki*, *C. grenadensis*, *C. hortulanus* e *C. ruschenbergerii* foi recuperado, este com maior suporte nas análises de MV (referido daqui em diante como “clado *C. hortulanus*”). O outro clado recuperado, e com suporte alto em ambas as análises, foi o de *C. batesii* e *C. caninus* (“clado *C. caninus*”).

Em contrapartida, as divergências nas topologias foram referentes aos seguintes posicionamentos: na análise de MV forma-se um clado onde *C. cropanii* é grupo irmão de *C. annulatus* e *C. priscus*; estas três últimas formando um clado irmão do “clado *C. hortulanus*”. Porém, na análise de MP, este agrupamento não foi recuperado, e as três espécies estão isoladas na topologia, sendo *C. priscus* grupo irmão do “clado *C. hortulanus*” mais *C. ruschenbergi*, formando outro clado irmão de *C. annulatus*. *Corallus cropanii* aparece como grupo irmão de todas as *Corallus*, com exceção de *Corallus* sp.

Por fim, *Corallus* sp. apresentou divergência no posicionamento, em ambas as topologias. Na análise de MV, há um agrupamento da espécie nova com o gênero *Boa*, enquanto na MP, o gênero *Boa* é o gênero mais basal na filogenia e *Corallus* sp. é grupo irmão de todos os outros táxons.

DISCUSSÃO

Comparações e identificação

Todo o material vertebral analisado dos fósseis partilha características com a família Boidae: vértebras robustas, centro vertebral mais curto do que largo, arco neural arqueado, constrição pré-condilar bem definida, canal neural mais largo nos lóbulos inferiores, pré-zigapófise com inclinação abaixo de 25°, processo pré-zigapofiseal curto, paradiapófises bem delimitadas, quilhas hemais na região medial pré-cloacal; presença de forames paracotilares, espinhais, laterais e subcentrais (Rage, 2001; Szyndlar & Rage, 2003; Hsiou & Albino, 2009; Albino, 2011; Machado-Filho & Zaher, “Cap I”).

Entre os boídeos sul-americanos *Corallus priscus* difere-se do gênero *Boa* por possuir lóbulo medial no zigósforo (vista dorsal), espinho neural comprido, pré-zigapófise mais curta e quilha hemal mais delgada na porção posterior da região pré-cloacal (vista ventral). Difere-se de *Chilabothrus* por possuir um processo aliforme mais abaulado e espinho mais largo e alto (lateral). Difere-se de *Epicrates* por possuir espinho neural com lâmina anterior em forma sigmoide (vista lateral) e porção anterior do espinho mais estreita que a posterior, porção medial do zigósforo mais larga (vista dorsal), quilha hemal curva na porção anterior e medial (vista lateral) e nas vértebras do terço final mais delgada na porção distal (vista ventral). Por fim, difere-se de *Eunectes* por possuir espinho neural mais largo, lâmina aliforme mais abaulada (vista lateral) e lóbulo medial longo no zigósforo (vista dorsal).

Segundo Rage (2001), o gênero *Corallus* possui zigósforo com lobo mediano robusto e mais largo que o cótilo, com facetas articulares pré-zigapofiseais curtas direcionadas horizontalmente, pré-zigapofiseais não projetadas fortemente lateralmente, arco neural arqueado e constrição inter-zigapofiseal rasa. De forma geral, tanto em *Corallus* sp. como em *C. priscus*, a porção medial do zigósforo é mais larga do que o cótilo (característica não exclusiva para o gênero, ver primeiro capítulo). Não é regra as facetas articulares estarem direcionadas perpendicularmente para as espécies, como citadas por Rage (2001), a maioria do material possui vértebras direcionadas dorsalmente.

Os caracteres que mais aproximam *C. priscus* das espécies atuais é um cótilo com lâmina ventral achatada ou larga quando elipsoide (vista anterior); espinho neural tão largo

quanto alto; quilha hemal curvada e o processo aliforme mais comprido e suavemente inclinado dorsoventralmente para trás (vista lateral). Como já diagnosticado por Rage (2001), a constrição inter-zigapofiseal (vista dorsal) em *C. priscus* difere das espécies atuais por possuir constrição inter-zigapofiseal curva, sendo *C. priscus* a espécie com maior ângulo de curvatura da estrutura; *C. annulatus* e *C. cropanii* de forma intermediária; e o oposto, com menor ângulo de curvatura no “clado *C. caninus*” e no “clado *C. hortulanus*”.

Por outro lado, segundo Rage (2001) o arco neural (vista posterior) de *C. priscus* é semelhante ao de *C. caninus*, e difere-se de *C. hortulanus*, *C. annulatus* e *C. cropanii*. Entretanto, observa-se grande variação intracolunar neste caráter, principalmente no material do conjunto DGM 1335d-R, onde a morfologia da estrutura é encontrada na maioria das espécies analisadas, exceto em *C. cropanii* que apresenta o processo aliforme mais longo e estreito na porção distal.

Outro fator não corroborado é a presença não constante de forame paracotilares nas vértebras fósseis. Esses forames estão completamente ausentes em apenas seis vértebras dos 32 registros de *C. priscus*, isto é, não possuem sinal ou forames propriamente ditos nas laterais das vértebras, sendo assim, distinto do que Rage (2001), propôs, uma vez que este autor não observa em 13 vertebras. Entretanto deve-se ressaltar que a facilidade na observação destes forames se dá pela praticidade oferecida pelo escaneamento e digitalização em 3D do material, método que permite um detalhamento muito maior em relação aos métodos tradicionais. Por fim, em três vértebras do conjunto DGM 1334b-R, os forames paracotilares são calibrosos, semelhantes aos de *C. cropanii*. Segundo Rage (2001) *C. priscus* não se assemelha a nenhuma das espécies atuais, contudo, conforme a nossa análise a espécie fóssil apresenta caracteres compartilhados com seus congêneres, *e.g.*, cótilo reto na região ventral e espinho neural tão largo quanto alto.

Durante o processo de redescrição do material de *C. priscus* notou-se diferenças na morfologia em quatro vértebras da espécie, características que as diferenciam do restante do material fóssil, garantindo um status distinto. Este material, descrito aqui como *Corallus* sp. nov., apresenta como divergências o zigósforo/zigantro (vista anterior/posterior) mais robusto em relação a *C. priscus*, um processo aliforme perpendicular ao eixo central e um espinho neural inclinado para trás (vista lateral). Estas características já conferem um status distinto de *C. priscus*, corroborando a decisão de tratar este material como outra espécie.

A nova espécie fóssil do gênero difere das espécies atuais, *Corallus annulatus*, *C. cooki*, *C. hortulanus* e *C. ruschenbergerii*, por possuir um zigósforo robusto, um espinho neural estreito e direcionado para trás, e processo aliforme perpendicular ao eixo central, com exceção de *C. annulatus* (vista lateral). Com base nestas diferenças, as vértebras desta espécie se

assemelham a vértebras das duas espécies atuais *C. batesii* e *C. caninus*. Ambas as espécies apresentam um zigósfeno alto (vista anterior), processo aliforme mais longo e não abaulado ou inclinado como em outras espécies, quilha hemal evidentemente destacada na parte posterior (vista lateral) e lâmina articular pré-zigapofiseal robusta inclinado antero-lateralmente (vista dorsal). Se diferencia de *C. batesii* por possuir um espinho neural inclinado para trás, caráter que representa uma maior afinidade a *C. caninus*; além de possuir um lóbulo medial na parte inferior do zigantro (vista posterior).

Análises filogenéticas

A topologia gerada neste estudo se diferenciou de ambas propostas mais recentes, para a família Boidae (Reynolds et al., 2014) e para o gênero *Corallus* (Colston et al., 2013). Em ambas as topologias nossos resultados foram semelhantes apenas no agrupamento dos clados “*C. caninus*” e “*C. hortulanus*”. No caso do posicionamento de *C. annulatus* houve uma maior afinidade, em ambas as nossas análises, com os resultados de Colston et al. (2013). Esta similaridade pode estar correlacionada pela similaridade dos genes e táxons empregados. Já em relação ao trabalho de Reynolds et al. (2014), *C. annulatus* se posicionou ao grupo irmão de “*C. caninus*”. Tal disparidade possivelmente está relacionada à maior amostragem de genes e táxons definidos por estes autores.

Baseando-se na forma vertebral, lembrando que até o momento não existem registro craniais para *C. priscus*, recuperamos, por meio da análise de MP, a posição de *C. priscus* como grupo irmão de *C. annulatus*. Este resultado era esperado pois ambas as espécies possuem características morfológicas que as assemelham tanto do grupo com zigósfeno baixo (e.g. espinho neural mais largo) quanto com zigósfeno alto (e.g. processo aliforme perpendicular).

O material fóssil de *Corallus* sp. nov. é formado apenas por quatro vértebras, sendo três delas quebradas ou deformadas. Para a espécie era esperado que sua posição fosse basal dentro do gênero e não próximo a raiz da família, conforme recuperado na análise de MP (Apêndice V). Contudo a ausência de informações morfológicas pode causar problemas em seu posicionamento, assim como já relatado para outras famílias de serpentes (Zaher et al., 2019). Entretanto, é importante ressaltar que sua forma é extremamente similar à de *C. caninus*, sugerindo uma origem mais antiga para a espécie, e consequente para o gênero. Segundo Colston et al. (2013), a origem de *C. caninus* teria se dado por volta de 49 a 35 milhões de anos atrás, enquanto o material aqui analisado data de 58,2 a 56,5 Ma, isto equivale em um acréscimo de 9,2 a 21,5 milhões de anos atrás em relação ao proposto pelos autores.

CONCLUSÕES

Ambas as espécies fósseis possuem características vertebrais que as permitem ser inseridas na Família Boidae, como tendo as vértebras mais largas do que compridas, e forames paracotilares na maioria das vértebras. Este último caráter melhor avaliado graças ao escaneamento 3D.

Além disso, confirmamos a validade das espécies fósseis, sendo que ambas possuem diferenças marcantes em relação aos outros gêneros da Família Boidae, tal como altura e espessura e forma do espinho neural e do processo aliforme, e lóbulo medial longo. Por outro lado, ambas se assemelham mais às espécies atuais do gênero *Corallus* com facetas articulares pré-zigapofiseais curtas direcionadas horizontal, pré-zigapofiseais não projetadas fortemente lateralmente, arco neural muito arqueado e constrição inter-zigapofiseal rasa. De forma geral, *C. priscus*, mesmo com algumas diferenças, foi incluída, em ambas as topologias, no grupo do gênero das espécies com zigósfeno delgado do gênero *Corallus*, enquanto *Corallus* sp. nov. inserida nas do grupo de zigósfeno robusto (vista anterior). Além desta característica marcante, a espécie nova possui características vertebrais importantes para a compreensão da origem e a diversificação do gênero no continente americano.

REFERÊNCIAS

- ALBINO, A. M. 2011. Morfología vértebral de *Boa constrictor* (Serpentes: Boidae) y la validez del género mioceno *Pseudoepicrates* Auffenberg, 1923. **Ameghiniana**, 48: 53–62.
- ALBINO, A.M. & CARLINI, A., 2008. First record of *Boa constrictor* (Serpentes, Boidae) in the Quaternary of South America. **Journal of Herpetology**, 42: 82–88.
- AUSTIN, C. C. 2000. **Phylogeny and Historical Biogeography of Pacific Island Boas (*Candoia*)**. American Society of Ichthyologists and Herpetologists. 341-352pp.
- AUFFENBERG, W. 1963. **The fossil snakes of Florida**. Tulane Studies in Zoology, 10(3):131-216.
- BRANCH, W. R. 1981. Hemipenes of the Madagascan *Boas* *Acrantophis* and *Sanzinia*, with a Review of Hemipeneal Morphology in the Boinae. **Journal of Natural History**, 15 (1): 91 - 99.
- BURBRINK, F. T. 2005. Inferring the phylogenetic position of *Boa constrictor* among the Boinae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 34: 167-180.
- COLSTON, T. J; Grazziotin, F. G.; Shepard, D. B.; Vitt, L. J.; Colli, G. R.; Henderson, R. W.; ... & Burbrink, F. T. 2013. Molecular systematics and historical biogeography of tree boas (*Corallus* spp.). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 66(3): 953-959.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S. & NIXON, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, 24(5): 774-786.

GROOMBRIDGE, B. C. 1979. Variations in morphology of the superficial palate of henophidian snakes and some possible systematic implications. **Journal of Natural History**, 13(4): 447-475.

HEAD, J. J. 2015. Fossil calibration dates for molecular phylogenetic analysis of snakes 1: Serpentes, Alethinophidia, Boidae, Pythonidae. **Palaeontologia Electronica**, 18(1): 1-17.

HEISE, P. J.; MAXSON, L. R.; DOWLING, H. G.; HEDGES, S. B. 1995. Higher-Level Snake Phylogeny inferred from Mitochondrial DNA Sequences of 12s rRNA and 16s rRNA Genes. **Molecular Biology and Evolution**, 12(2): 259-265.

HENDERSON, R. W. 2002. **Neotropical treeboas. Natural history of the *Corallus hortulanus* complex**. Brieger Publishing Co., Malabar, 228p.

HSIOU, A. S.; ALBINO, A. M. 2009. Presence of the genus *Eunectes* (Serpentes, Boidae) in the Neogene of Southwestern Amazonia, Brazil. **Journal of Herpetology**, 43: 612-619.

IKEDA, T. 2007. A Comparative Morphological Study of the Vertebrae of Snakes Occurring in Japan and Adjacent Regions. **Current Herpetology**, 26(1): 13-34.

KATOH, K.; KUMA, K.; TOH, H., & MIYATA, T. 2005. MAFFT version 5: improvement in accuracy of multiple sequence alignment. **Nucleic Acids Research**, 33: 511-518.

KEARSE, M., MOIR, R., WILSON, A., STONES-HAVAS, S., CHEUNG, M., STURROCK, S., ... DRUMMOND, A. 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. **Bioinformatics**, 28: 1647- 1649.

KLUGE, A. G. 1991. Boine Snake Phylogeny and Research Cycles. **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich**, 178: 1-58.

LADUKE TC. 1991a. Morphometric variability of the precaudal vertebrae of *Thamnophis sirtalis sirtalis* (Serpentes: Colubridae), and implications for the interpretation of the fossil record. Unpublished D. Phil. Thesis, City University of New York.

LADUKE, T. C. 1991b. **The fossil snakes of Pit 91, Rancho La Brea, California**. Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science, 424: 1-28.

LANFEAR, R.; FRANSEN, P. B.; WRIGHT, A. M.; SENFELD, T., & CALCOTT, B. (2016). PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. **Molecular Biology and Evolution**, 34, 772-773.

LEE, M. S. Y. & SCANLON, J. D. 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. **Biological Reviews**, 77:333-401.

LEWIS, P. O. 2001. A Likelihood Approach to Estimating Phylogeny from Discrete

Morphological Character Data. **Systematics Biology**, 50(6): 913–925.

MARSHALL, L.G., 1985. Geochronology and land-mammal biochronology of the Transamerican faunal interchange. In: F.G. STELHI & S.D. WEBB (Eds), **The Great American Interchange**: 49-85. Plenum Press, New York.

MEDEIROS, R. A & BERGQVIST, L. P.1999. Paleocene of the São José de Itaboraí Basim, Rio de Janeiro, Brazil: Lithostratigraphy and biostratigraphy. **Acta Geologica Leopoldensian**, 22(48):3-22.

MCDOWELL, S. B. 1979. A Catalogue of the Snakes of New Guinea and the Solomons, with special reference to Those in the Bernice P. Bishop Museum. Part III. Boinae and Acrochordoidea (Reptilia, Serpentes). **Journal of Natural History**, 13 (1): 1-92.

ONARY, S. & HSIOU, A. S. 2018. Systematic revision of the early Miocene fossil *Pseudoepicrates* (Serpentes: Boidae): implications for the evolution and historical biogeography of the West Indian boid snakes (*Chilabothrus*). **Zoological Journal of the Linnean Society**. 184(2): 453-470.

PIZZATTO, L. & MARQUES, O. A. V. 2007. Reproductive ecology of Boine snakes with emphasis on Brazilian species and comparasion to phytons. **South American Journal of Herpetology**, 2: 107-122.

PIZZATTO, L.; MARQUES, O. A.; MARTINS; M. 2007. Ecomorphology of boine snakes, with emphasis on South American forms, p. 35–48. In: **Biology of the Boas and Pythons**. R. W. Henderson and R. Powell (eds.). Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, Utah.

PIZZATO, L.; MARQUES, O. A. V.; FACURE, K. 2009. Food habits of Brazilian boid snakes: overview and new data, with special reference to *Corallus hortulanus*. **Amphibia-Reptilia**, 30: 533-544.

RAGE, J. C. 1984. Serpentes. Pp 1-80, in Wellnhfer, P. (ed.), **Handbuch der Palaoherpetologie**, Tell11. Gutsav Fischer Verlag, Sttugart and New York.

RAGE, J. C. 1998. Fossil snakes from the Palaeocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part I. Madtsoiidae, Aniliidae. **Palaeovertebrata**, 27(3-4): 109-144.

RAGE JC. 2001. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part II. Boidae. **Palaeovértebrata**, 30: 111–150.

REYNOLDS, R.G.; HENDERSON, R.W. 2018. Boas of the World (Superfamily Booidae): A Checklist with Systematic, Taxonomic, and Conservation Assessments. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 162(1):1–58.

REYNOLDS, R.G.; NIEMILLER, M. L.; REVELL, L. J. 2014. Toward a Tree-of-Life for the boas and pythons: Multilocus species-level phylogeny with unprecedented taxon sampling. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 71: 201-213.

REYNOLDS, R. G.; HENDERSON, R. W. 2018. Boas of the World (Superfamily Booidae): A Checklist With Systematic, Taxonomic, and Conservation Assessments. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 162(1): 1-59.

STAMATAKIS, A.; HOOVER, P. & ROUGEMONT, J. 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web servers. **Systematic biology**, 57(5): 758-771.

STAMATAKIS, A. 2016. **The RAxML v8. 2. X Manual. Heidelberg Institute for Theoretical Studies.** Available from: <http://sco.h-its.org/exelixis/web/software/raxml/#documentation> (acessado em 03/01/2020).

SZYNDLAR Z, RAGE JC. 2003. **Non-erycine Booidea from the Oligocene and Miocene of Europe.** Kraków: Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polska Akademia Nauk, 1–109.

VAIDYA, G.; LOHMAN, D. J.; MEIER, R. 2011. SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multigene datasets with character set and codon information. **Cladistics**, 27(2): 171-180.

VENCES, M., GLAW, F., KOSUCH, J., BOEHME, W.; VEITH, M. 2001. Phylogeny of South American and Malagasy boine snakes: Molecular evidence for the validity of Sanzinia and Acrantophis and biogeographic implications. **Copeia**, 1151–1154.

VIDAL, N.; HEDGES, S. B., 2004. Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. **Proc. R. Soc. Lond.**, 271, S226–S229.

UNDERWOOD, G. 1976. A systematic analysis of boid snakes. In Morphology and Biology of Reptiles. Bellairs, A.d'A. and C.B. Cox (ed). Linnaean Society Symposium, pp. 151-175.

WILCOX, T. P.; ZWICKL, D. J.; HEATH, T. A., HILLIS, D. M. 2002. Phylogenetic relationships of the dwarf boas and a comparison of Bayesian and bootstrap measures of phylogenetic support. **Molecular Phylogenetic and Evolution**, 25: 361–371.

ZAHER, H.; MURPHY, R. W.; ARREDONDO, J. C.; GRABOSKI, R.; MACHADO-FILHO, P. R.; MAHLOW, K.; ... ZHANG, Y. P. 2019. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). **PloS one**, 14(5): e0216148.

Apêndice I

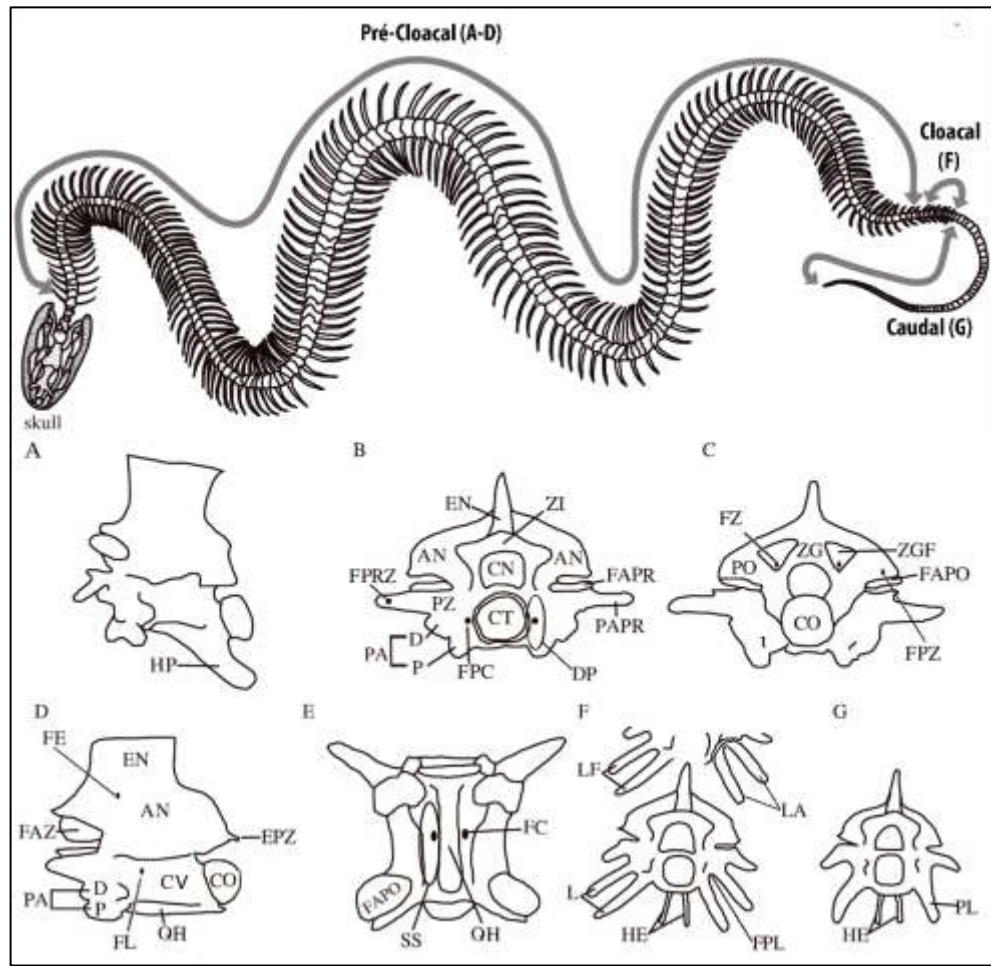


Fig. 01: Elementos osteológicos gerais pós-craniais das serpentes atuais e suas abreviações. Região pré-cloacal: **A-** HP, hipapófise. **B-** AN, Arco Neural; CN, Canal Neural; CT, Cótulo; DP, Depressões Paracotilares; EN, Espinho Neural; FAPR, Faceta Articular Pré-zigapofiseal; FPC, Forâmen Paracotilar; FPRZ, Forâmen Pré-zigapofiseais; FZ, Forâmen Zigantrol; PA, Paradiapófise (D - Diapófise e P - Parapófise); PAPR - Processo Acessório Pré-zigapofiseal; PZ, Pré-Zigapófise; ZI, Zigantro; **C-** CO, Córdilo; FAPO, Faceta Articular Pós-zigapofiseal; FPZ, Forâmen Parazigantrol; PO, Pós-Zigapófise; ZG, Zigósforo. **D-** AN, Arco Neural; CO, Córdilo; CV, Centro Vertebral; EN, Espinho Neural; EPZ, Espinho epizigapofiseal; FAZ, Face Articular do Zigósforo; FC, Forâmen Central; FE, Forâmen Espinhal; FL, Forâmen lateral; FV, Forâmen Ventral; PA, Paradiapófise (D - Diapófise e P - Parapófise); QH, Quilha hemal. **E-** FAPO, Faceta Articular Pós-zigapofiseal; FV - Forâmen Ventral; QH, Quilha hemal; SS, Sulco Subcentral. **F-** HE, Hemapófises; L, Linfapófise (LA, Linfapófise Articulada e LF, Linfapófise Fixa). **G-** HE, Hemapófises; PL, Pleurapófises. Modificado a partir de Ikeda (2007).

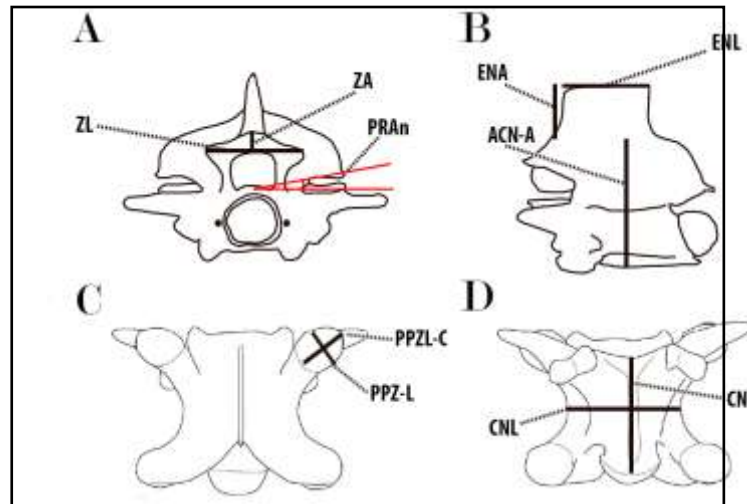


Fig.02: A- Altura (ZA) e largura (ZL) do zigósforo, angulação da pré-zigapófises (PRAn); B- angulação da pós-zigapófises (PZAn); C- altura (ENA) e largura (ENL) do espinho neural, altura do “arco + corpo neural” (ACN-A); D- largura (PPZ-L) e comprimento (PPZL-C) do processo pré-zigapofiseal; E- comprimento (CN) e largura (CNL) do corpo neural. Imagem modificada a partir de Ikeda (2007) e Bochaton & Bailon (2018).

Glossário:

AN: Arco Neural;	FV - Forâmen Subcentral;
CN: Canal Neural;	FZ: Forâmen Zigantral;
CO: Côndilo;	HE: Hemapófises;
CT: Cótulo;	HP: Hipapófise;
CV: Centro Vertebral;	L: Linfapófise (LA: Linfapófise
DP: Depressões Paracotilares;	Articulada e LF: Linfapófise Fixa);
EN: Espinho Neural;	PA: Paradiapófise (D - Diapófise e P -
EPZ: Espinho epizigapofiseal;	Parapófise);
FAPO: Faceta Articular Pós-zigapofiseal;	PAPR - Processo Acessório Pré-
FAPR: Faceta Articular Pré-zigapofiseal;	zigapofiseal;
FAZ: Face Articular do Zigósforo;	PL: Pleurapófises.
FC: Forâmen Central;	PO: Pós-Zigapófise;
FE: Forâmen Espinhal;	PZ: Pré-Zigapófise;
FL: Forâmen lateral; FV:	QH: Quilha hemal;
FPC: Forâmen Paracotilar;	SS: Sulco Subcentral;
FPRZ: Forâmen Pré-zigapofiseais;	ZI: Zigantro;
FPZ: Forâmen Parazigantrais;	ZG: Zigósforo.

Matriz Morfológica – Lista de caracteres

Região inicial pré-cloacal: **1.** Arco Neural: (0) arco não arqueado, (1) levemente arqueado, (3) arqueado, (4) extremamente arqueado; **2.** Presença do processo parapofiseal em vista dorsal: (0) ausente (1) presente; **3.** Tamanho da projeção do processo parapofiseal em vista dorsal: (0) Extremamente pequeno, (1) Pequeno, (2) Mediano, (3) Grande; **4.** Lâmina superior do Zigósforo: (0) Côncava, (1) Reta, (2) bordas levemente mais altas, (3) Bordas mais altas, (4) Convexa; **5.** Espessura do Zigósforo: (1) Alto, (2) Mediano, (3) Baixo, (4) Extremamente baixo; **6.** Forma da lâmina central do zigósforo: (0) Forma em "V", (1) Convexo, (2) Arredondada, (3) Pontaguda reta, **7.** Forma da hipapófise: (0) Arredonda; (1) Base reta, (2) Dilatada, (3) Pontaguda, (4) Forma de Leme; **8.** Cótulo ou Côndilo: (1) Circular, (2)

Pressionada lateralmente, (3) Elipsoide, (4) Região ventral reta, (5) Região ventral reta com lóbulo deprimidas, (6) Região ventral pontiaguda, (7) Região ventral reta com bordas extremamente deprimidas; **9.** Presença de projeção no espinho neural: (0) ausente, (1) presente; **10.** Região da projeção no espinho neural: (0) Lâmina anterior, (1) Lâmina posterior, (2) Em ambas as extremidades; **11.** Tamanho do espinho neural: (0) En-I, (1) En-II, (3) En-III, (4) En-IV, (5) En-V; **12.** Inclinação do processo pré-zigapofiseal: (0) Negativo, (1) Neutro, (2) En-I, (3) En-II, (4) En-III, (5) En-IV, (6) En-V.

Região medial pré-cloacal: **13.** Arco Neural: (0) arco não arqueado, (1) levemente arqueado, (3) arqueado, (4) extremamente arqueado; **14.** Presença do processo parapofiseal em vista dorsal: (0) ausente (1) presente; **15.** Tamanho da projeção do processo pré-zigapofiseal em vista dorsal: (0) Extremamente pequeno, (1) Pequeno, (2) Mediano, (3) Grande; **16.** Lâmina superior do Zigósfeno: (0) Côncava, (1) Reta, (2) bordas levemente mais altas, (3) Bordas mais altas, (4) Convexa; **17.** Espessura do Zigósfeno: (1) Alto, (2) Mediano, (3) Baixo, (4) Extremamente baixo; **18.** Forma da lâmina central do zigósfeno: (0) Forma em "V", (1) Convexo, (2) Arredondada, (3) Pontiaguda reta, **19.** Região ventral (0) Hipapófise, (1) Quilha hemal; **20.** Forma da hipapófise: (0) Arredonda, (1) Base reta, (2) Dilatada, (3) Pontiaguda, (4) Forma de Leme; **21.** Quilha hemal (0) Reta; (1) Estreitamento em qualquer altura; **22.** Espessura da quilha hemal reta: (0) Arredonda, (1) Base reta, (2) Dilatada, (3) Pontiaguda, (4) Leme; **23.** Forma da região delgada da quilha hemal: (0) Levemente dilatada, (1) Dilatação em forma de lápis, (2) Lanceolada, (3) Espátula, (4) Região dilatada com a extremidade reta; **24.** Cótulo ou Côndilo: (1) Circular, (2) Pressionada lateralmente, (3) Elipsoide, (4) Região ventral reta, (5) Região ventral reta com lóbulo deprimidas, (6) Região ventral pontiaguda, (7) Região ventral reta com bordas extremamente deprimidas; **25.** Presença de projeção no espinho neural: (0) ausente, (1) presente; **26.** Região da projeção no espinho neural: (0) Lâmina anterior, (1) Lâmina posterior, (2) Em ambas as extremidades; **27.** Tamanho do espinho neural: (0) En-I, (1) En-II, (3) En-III, (4) En-IV, (5) En-V; **28.** Inclinação do processo pré-zigapofiseal: (0) Negativo, (1) Neutro, (2) En-I, (3) En-II, (4) En-III, (5) En-IV, (6) En-V; **29.** Processo aliforme: (0) Curvo, (1) Levemente curvo, (2) Reto.

Região final pré-cloacal: **30.** Arco Neural: (0) arco não arqueado, (1) levemente arqueado, (3) arqueado, (4) extremamente arqueado; **31.** Presença do processo parapofiseal em vista dorsal: (0) ausente (1) presente; **32.** Tamanho da projeção do processo pré-zigapofiseal em vista dorsal: (0) Extremamente pequeno, (1) Pequeno, (2) Mediano, (3) Grande; **33.** Lâmina superior do Zigósfeno: (0) Côncava, (1) Reta, (2) bordas levemente mais altas, (3) Bordas mais altas, (4) Convexa; **34.** Espessura do Zigósfeno: (1) Alto, (2) Mediano, (3) Baixo, (4) Extremamente baixo; **35.** Forma da lâmina central do zigósfeno: (0) Forma em "V", (1) Convexo, (2) Arredondada, (3) Pontiaguda reta, **36.** Região ventral (0) Hipapófise, (1) Quilha hemal; **37.** Forma da hipapófise: (0) Arredonda, (1) Base reta, (2) Dilatada, (3) Pontiaguda, (4) Forma de Leme; **38.** Quilha hemal (0) Reta; (1) Estreitamento em qualquer altura; **39.** Espessura da quilha hemal reta: (0) Arredonda, (1) Base reta, (2) Dilatada, (3) Pontiaguda, (4) Leme; **40.** Forma da região delgada da quilha hemal: (0) Levemente dilatada, (1) Dilatação em forma de lápis, (2) Lanceolada, (3) Espátula, (4) Região dilatada com a extremidade reta; **41.** Cótulo ou Côndilo: (1) Circular, (2) Pressionada lateralmente, (3) Elipsoide, (4) Região ventral reta, (5) Região ventral reta com lóbulo deprimidas, (6) Região ventral pontiaguda, (7) Região ventral reta com bordas extremamente deprimidas; **42.** Presença de projeção no espinho neural: (0) ausente, (1) presente; **43.** Região da projeção no espinho neural: (0) Lâmina anterior, (1) Lâmina posterior, (2) Em ambas as extremidades; **44.** Tamanho do espinho neural: (0) En-I, (1) En-II, (3) En-III, (4) En-IV, (5) En-V; **45.** Inclinação do processo pré-zigapofiseal: (0) Negativo, (1) Neutro, (2)

En-I, (3) En-II, (4) En-III, (5) En-IV, (6) En-V; **46.** Processo aliforme: (0) Curvo, (1) Levemente curvo, (2) Reto.

Tabela01: Matriz morfológica de Família Boidae

TÁXONS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Cylindrophis ruffus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Boa constrictor</i>	[12]	[01]	2	0	0	0	2	[23]	0	-	[34]	[34]	[12]	1	[012]	0	0	0	1	-	0	-	[12]
<i>Boa imperator</i>	2	1	1	0	[01]	?	1	3	0	-	[345]	[34]	2	1	2	0	0	1	1	-	[01]	0	3
<i>Chilobothrus striatus</i>	2	0	-	[12]	[02]	[23]	2	[23]	0	-	[12]	[134]	[23]	[01]	[01]	[12]	1	3	1	-	1	-	[23]
<i>Corallus annulatus</i>	3	0	-	2	2	2	1	2	0	-	3	1	3	0	-	4	2	2	1	-	1	-	3
<i>Corallus batesii</i>	3	[01]	0	[12]	1	[13]	3	[02]	0	-	[35]	[23]	3	[01]	0	[23]	0	[03]	1	-	0	1	1
<i>Corallus caninus</i>	2	0	-	2	1	3	3	2	0	-	[34]	[23]	3	0	-	[02]	0	3	1	-	0	2	-
<i>Corallus cooki</i>	2	0	-	[12]	[12]	2	2	[123]	0	-	[23]	[01]	3	[01]	2	[12]	2	2	1	-	1	-	1
<i>Corallus cropanii</i>	2	0	-	1	2	3	1	3	1	0	3	3	3	1	0	2	2	3	1	-	1	-	3
<i>Corallus grenadensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Corallus hortulanus</i>	3	0	-	[34]	[12]	2	2	0	0	-	3	[01]	3	0	-	3	3	2	1	-	1	-	1
<i>Corallus ruschenbergerti</i>	2	0	-	0	3	2	2	3	0	-	[23]	[01]	3	0	-	2	3	2	1	-	1	-	3
<i>Corallus priscus</i>	2	?	?	[24]	[23]	2	?	2	0	0	?	[01234]	3	?	?	[34]	3	2	1	-	1	-	3
<i>Corallus sp.</i>	?	?	?	[01]	1	[03]	?	[23]	?	?	?	[1234]	?	?	?	0	0	0	1	-	1	-	2
<i>Epicrates cenchria</i>	2	1	2	0	3	3	0	3	0	-	4	4	2	1	3	0	3	3	1	-	1	-	2
<i>Eumeces murinus</i>	1	1	2	1	1	3	2	0	0	-	[12]	[456]	2	1	2	1	[01]	3	1	-	0	0	-
<i>Eumeces notatus</i>	2	0	-	1	1	3	2	0	0	-	2	3	2	1	2	2	1	3	1	-	0	1	-

Continuação. Tabela 01: Matriz morfológica de Família Boidae

24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
5&6	0	-	3	[456]	2	[12]	1	[023]	0	0	-	1	-	1	2	[13]	[45]	0	-	[2345]	4	2
[235]	0	-	[23]	[345]	?	[23]	1	[12]	0	0	[01]	1	-	[01]	0	3	[234]	0	-	[123]	4	3
[23]	0	-	1	[14]	?	[12]	0	[01]	[12]	2	[23]	1	-	1	-	[24]	[234]	0	-	1	3	?
3	0	-	2	2	1	3	0	-	4	2	2	1	-	1	-	2	3	0	-	2	?	1
[02]	0	-	1	[23]	2	3	0	-	2	1	0	1	-	1	-	[12]	0	0	-	3	[34]	2
[25]	0	-	1	[123]	2	3	0	-	[014]	2	3	1	-	0	1	-	[24]	0	-	[23]	2	2
3	0	-	1	3	2	3	0	-	[023]	1	2	1	-	1	-	1	3	0	-	[23]	3	2
3	1	0	1	3	1	3	1	1	2	2	3	1	-	1	-	3	3	1	2	2	4	1
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
2	0	2	1	1	2	3	0	-	3	[12]	2	1	-	1	-	0	5	1	2	[23]	[23]	2
5	0	-	2	[03]	2	3	0	-	0	3	2	1	-	1	0	1	4	0	-	2	[23]	2
[25]	0	-	[234]	[134]	0	[23]	?	?	[134]	[23]	2	1	-	1	-	3	[0246]	1	1	?	[123]	0
3	?	?	?	[123]	1	?	?	?	?	2	1	1	-	1	-	2	3	?	?	?	?	?
5	0	-	3	4	1	3	1	2	0	3	2	1	-	0	2	-	6	1	1	2	3	2
2	0	-	2	[123]	?	2	1	2	1	1	3	1	-	1	-	0	0	0	-	2	[345]	2
2	0	-	2	3	?	2	1	2	2	1	3	1	-	1	-	0	5	0	-	1	3	2

Genes GenBank

Boa constrictor – ACCESSIONS: AF368056, AY988030 e AY988047;
Boa imperator – ACCESSIONS: KF576817, KF576877, KF811128 e MK225601;
Corallus annulatus – ACCESSIONS: HM348834 e KF811063;
Corallus batesii – ACCESSIONS: JX244285, KC750013, KC750024 e KF811133;
Corallus caninus – ACCESSIONS: AY988027 e AY988044;
Corallus cookii – ACCESSIONS: JX244287;
Corallus cropanii – ACCESSIONS: JX244302, JX244326 e JX576184;
Corallus grenadensis – ACCESSIONS: JX244288, JX244303 e JX244316;
Corallus hortulanus – ACCESSIONS: JX244309, JX244295, JX244327 e JX244328;
Corallus ruschenbergerii – ACCESSIONS: JX244311, JX244298 e JX244332;
Epicrates cenchria – ACCESSIONS: AF368059, HQ399528 e JX576186;
Eunectes murinus – ACCESSIONS: HQ399527, JX576187, KC330075 e KC330140;
Eunectes notaeus – ACCESSIONS: AY988046, HQ399526, KF576913 e KF576917;

Cylindrophis ruffus – ACCESSIONS: EU390915, EU402635, MK065683, MK201233;

Apêndice II

Descrição vertebral

Para criação das pranchas foi utilizado seis planos em vertebras de material escaneado (CTscan) ou cinco planos em vertebras registradas com máquina fotográfica. Na região pré-cloacal foram capturadas imagens da 20ª vertebra, da vertebra medial e uma no meio do terceiro terço. Na região cloacal, quando possível, uma vertebra com linfapófise-articulada e outra com linfapófise-fixa. Por fim, na região caudal, foi utilizado imagens da 10ª vertebra e outra vertebra da região medial. (Fig. A)

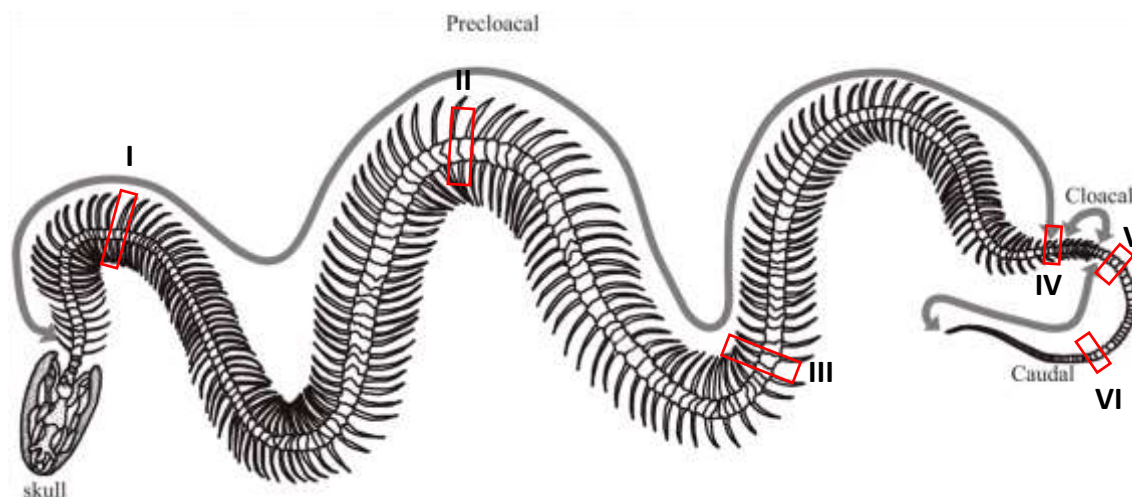


Fig. A – Regiões de interesse utilizadas para construção das pranchas. I- 20ª vertebra, II- vertebra medial, III- vertebra medial do terceiro terço, IV- vertebras cloacais (Linfapófise articulada e L. fixa), V- 10ª vertebra caudal e VI- vertebra caudal medial. Modificada a partir de Ikeda (2007).

Pranchas das espécies analisadas:

Figura I - Prancha de *Boa constrictor amarali* (MZUSP 2737);

Figura II – Prancha *Boa constrictor constrictor* (MZUSP 14134);

Figura III - Prancha *Boa constrictor occipitalis* (IBSP40105);

Figura IV - Prancha *Boa imperator* (MVZ 40401);

Figura V - Prancha *Chilabothrus angulifer* (MSUM2098);

Figura VI - Prancha *Chilabothrus striatus* (MSUM 4179);

Figura VII - Prancha *Corallus annulatus* (FMNH 98880);

Figura VIII - Prancha *Corallus batesii* (MZUSP 2456);

Figura IX - Prancha *Corallus caninus* (MZUSP6393);

Figura X - Prancha *Corallus cooki* (MZUSP 1332);

Figura XI - Prancha *Corallus cropanii* (MZUSP sem número);

Figura XII - Prancha *Corallus hortulanus* (MZUSP13154);

Figura XIII - Prancha *Corallus ruschenbergerii* (MZUSP 13941);

Figura XIV - Prancha *Epicrates alvarezi* (MZUSP 13006);

Figura XVII - Prancha *Epicrates assisi* (MZUSP 5005);

Figura XVIII – Prancha *Epicrates cenchria* (MZUSP 13888);

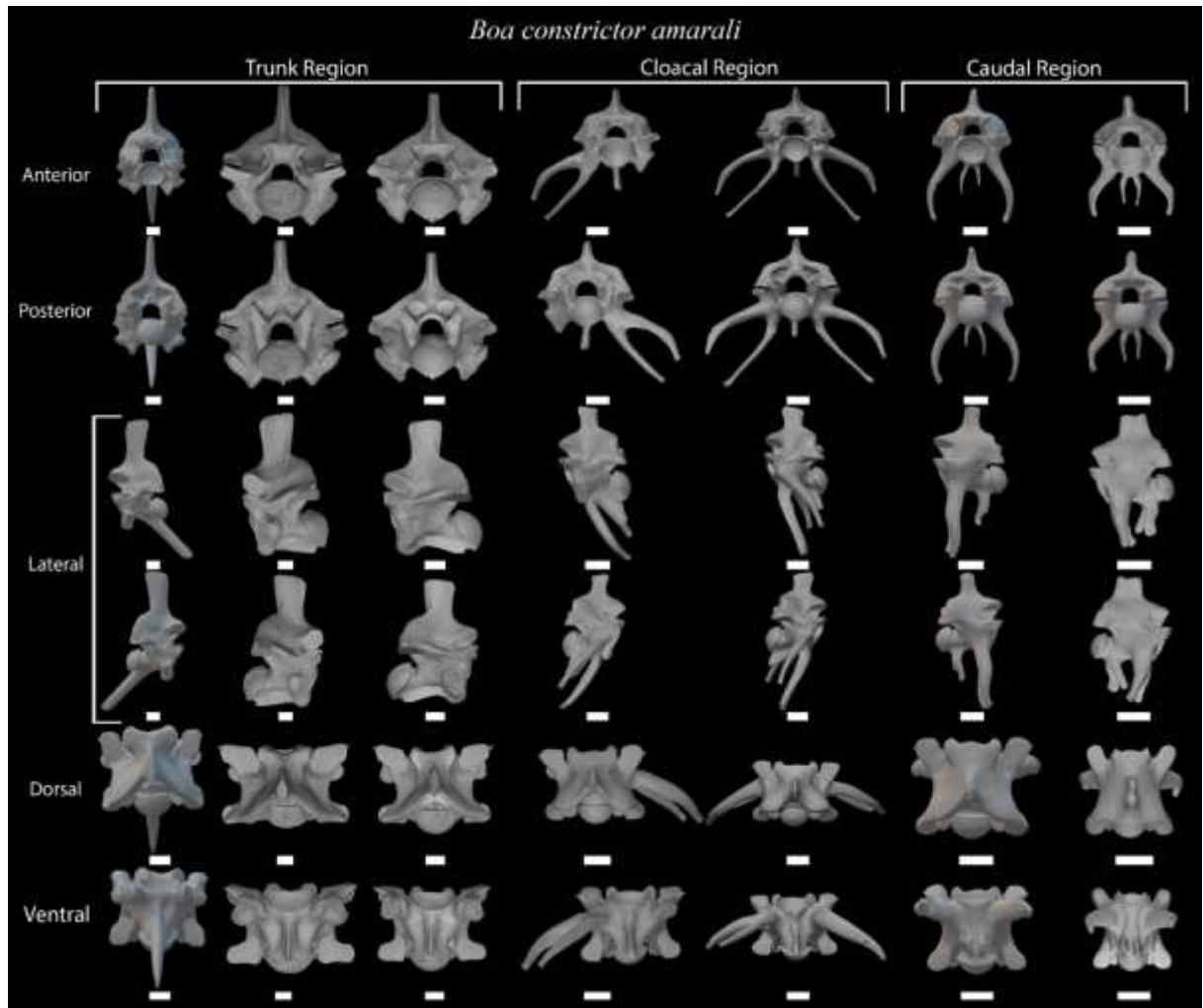
Figura XIX – Prancha *Epicrates crassus* (IBUSP 79030);

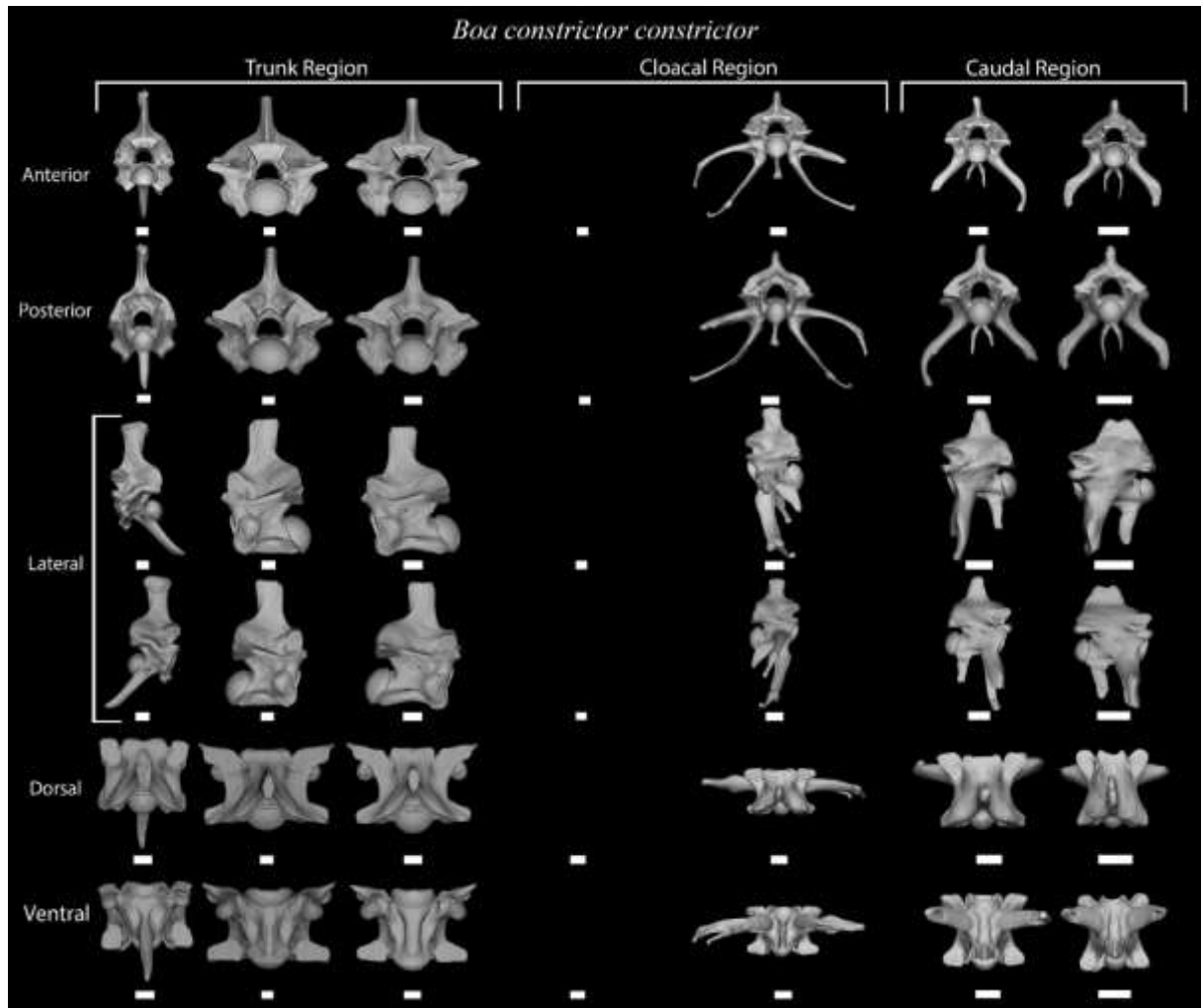
Figura XX - Prancha *Epicrates maurus* (MZUSP 6299);

Figura XXI - Prancha *Eunectes deschauenseei* (IBSP 26274);

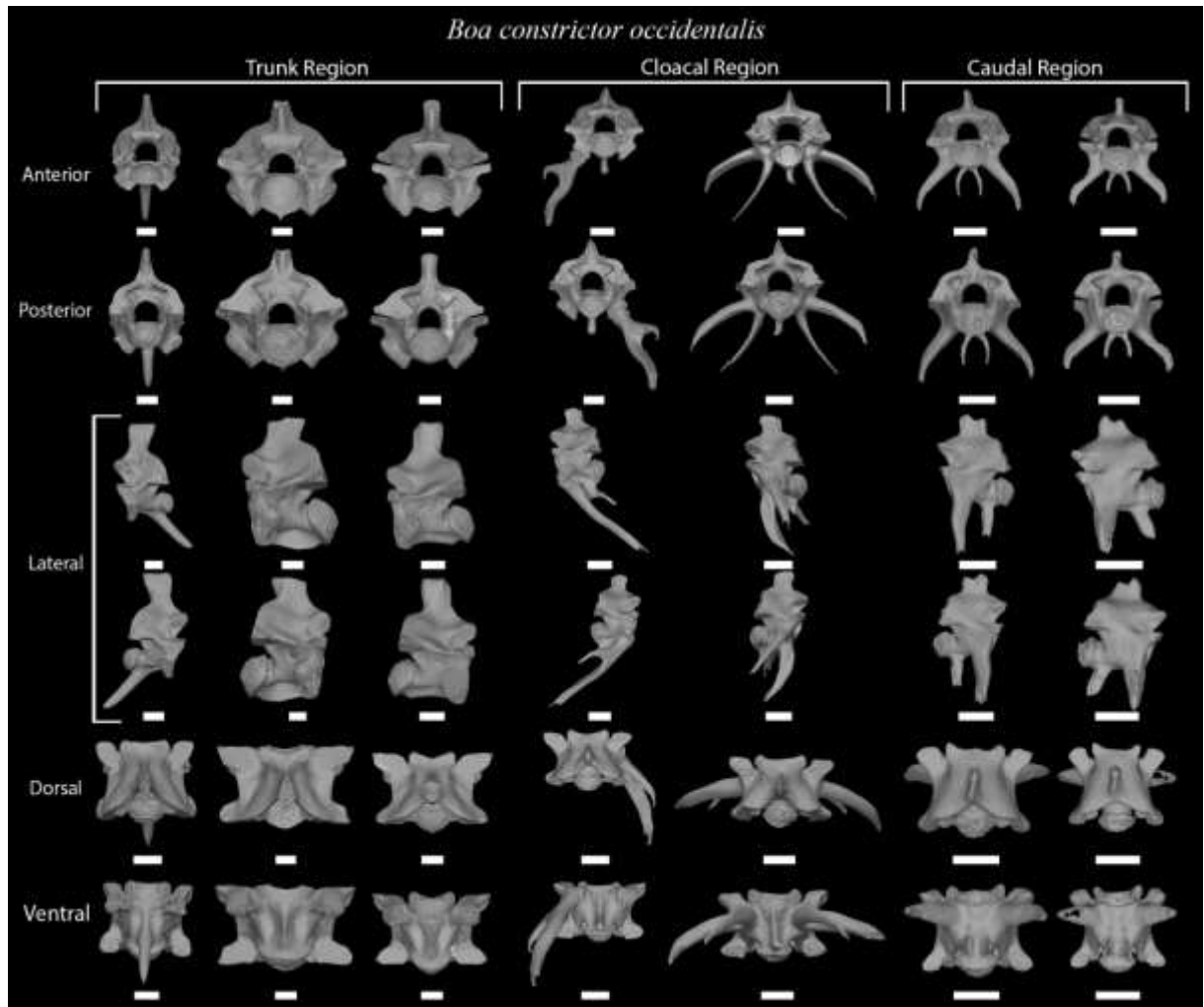
Figura XXII - Prancha *Eunectes murinus* (MZUSP sem número);

Figura XXIII - Prancha *Eunectes notaeus* (MZUSP 8303).

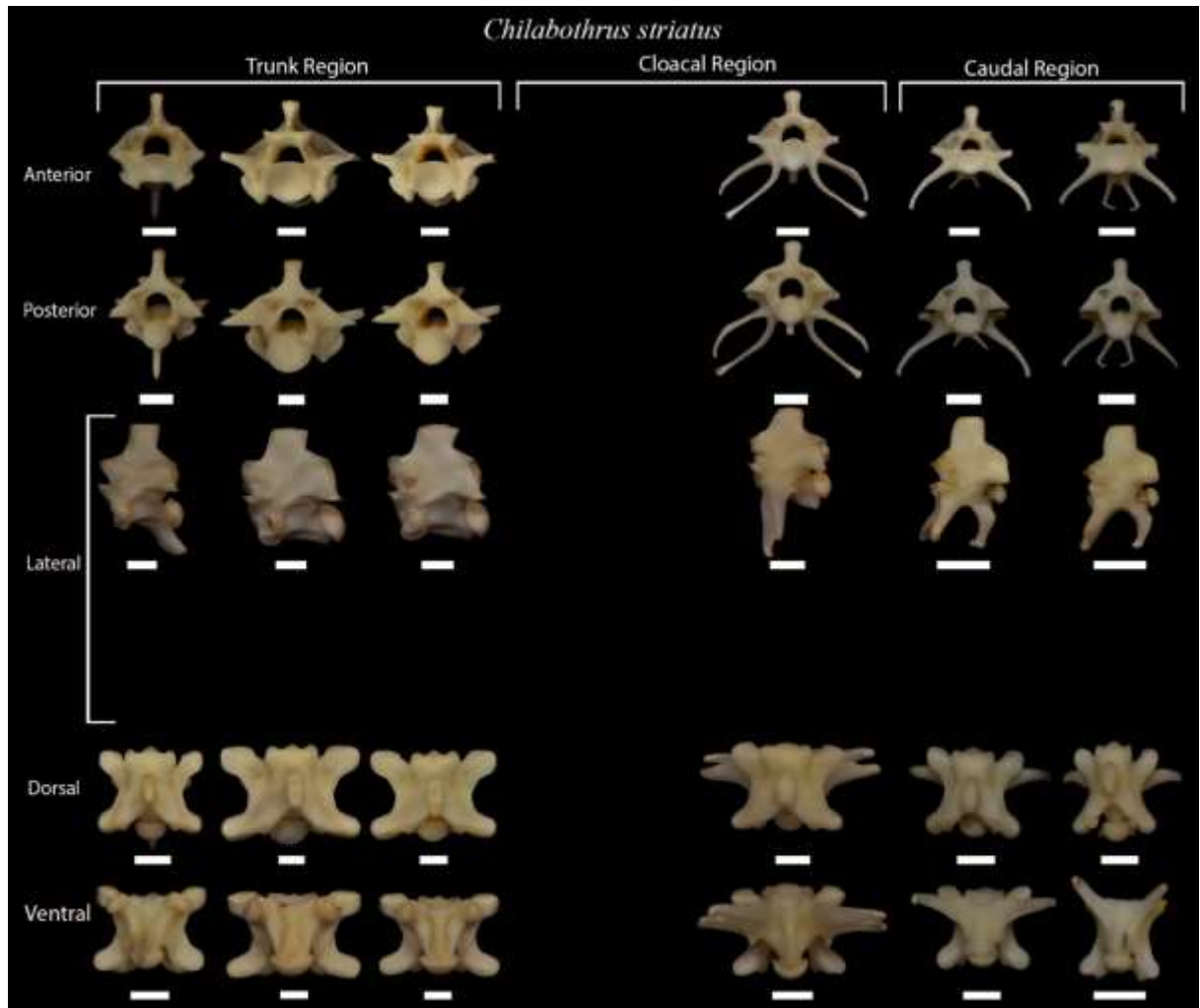


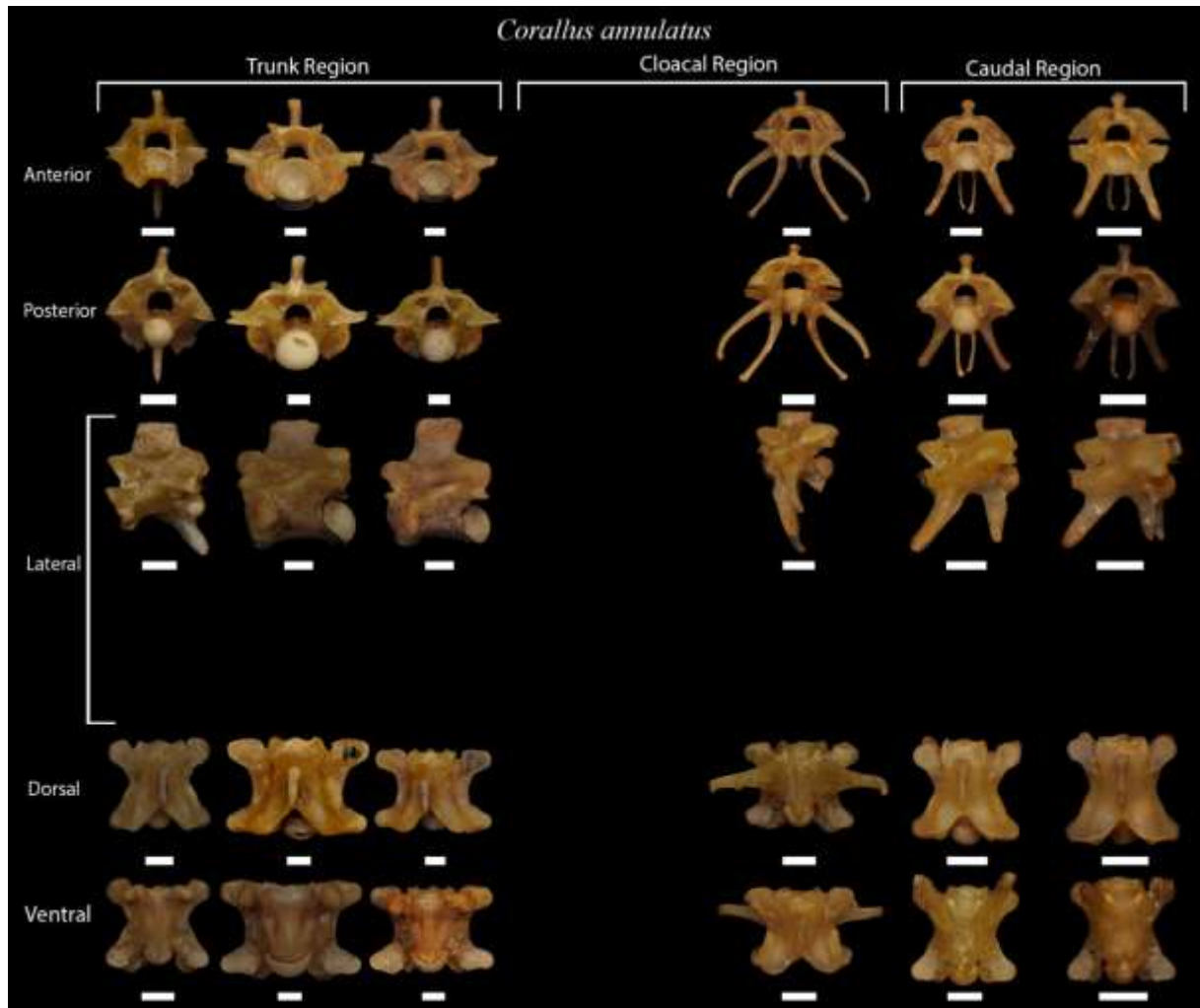


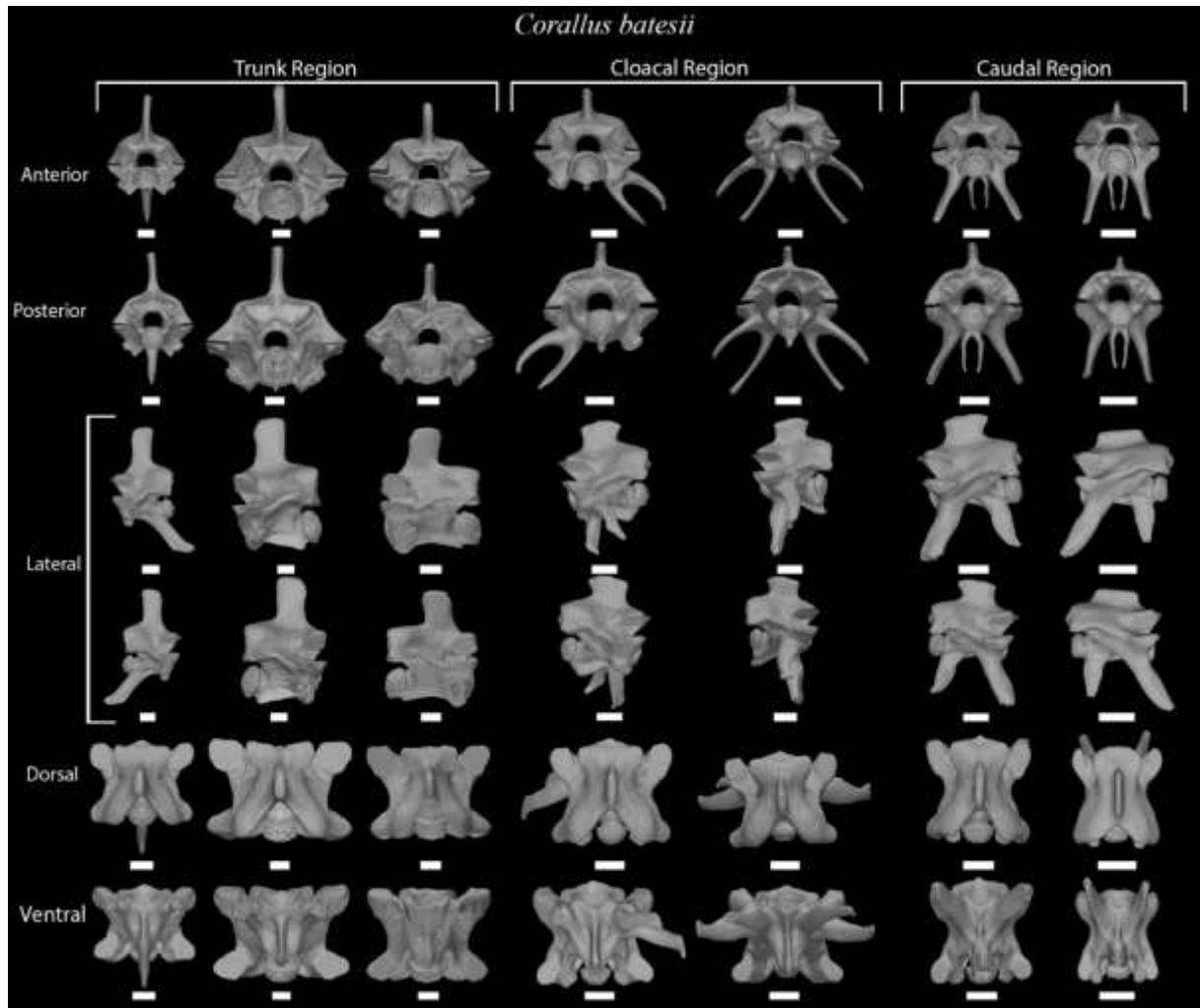


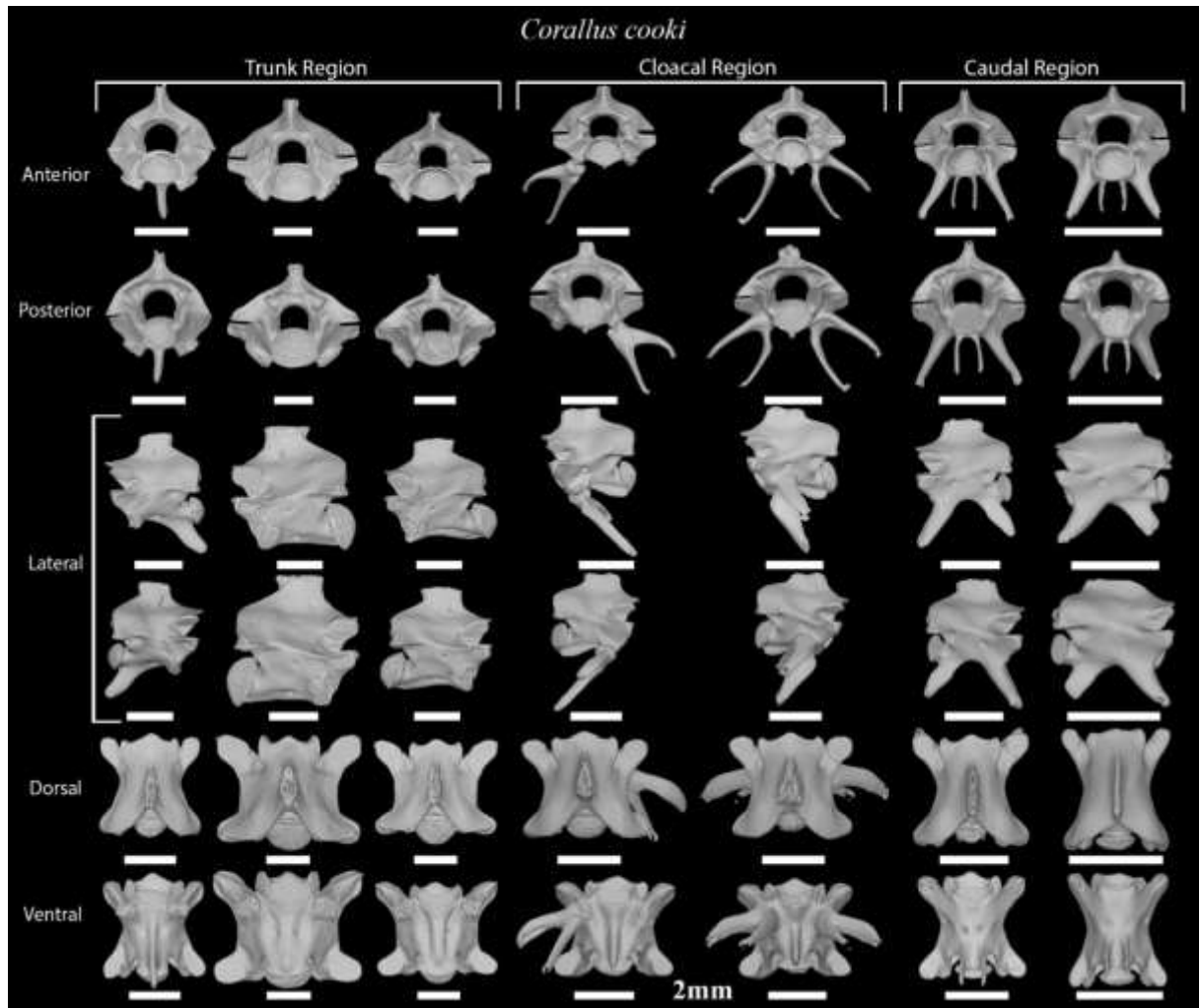


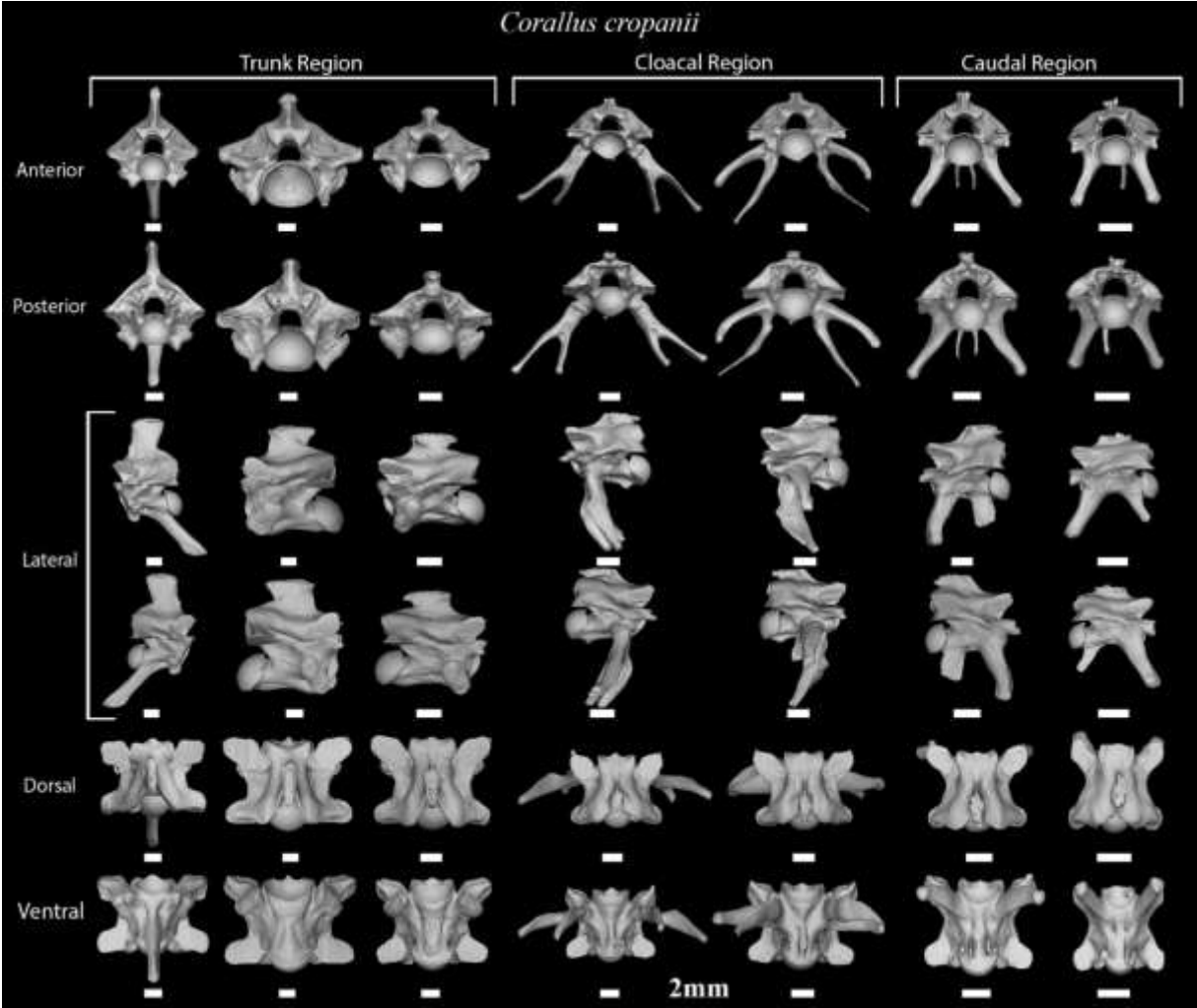


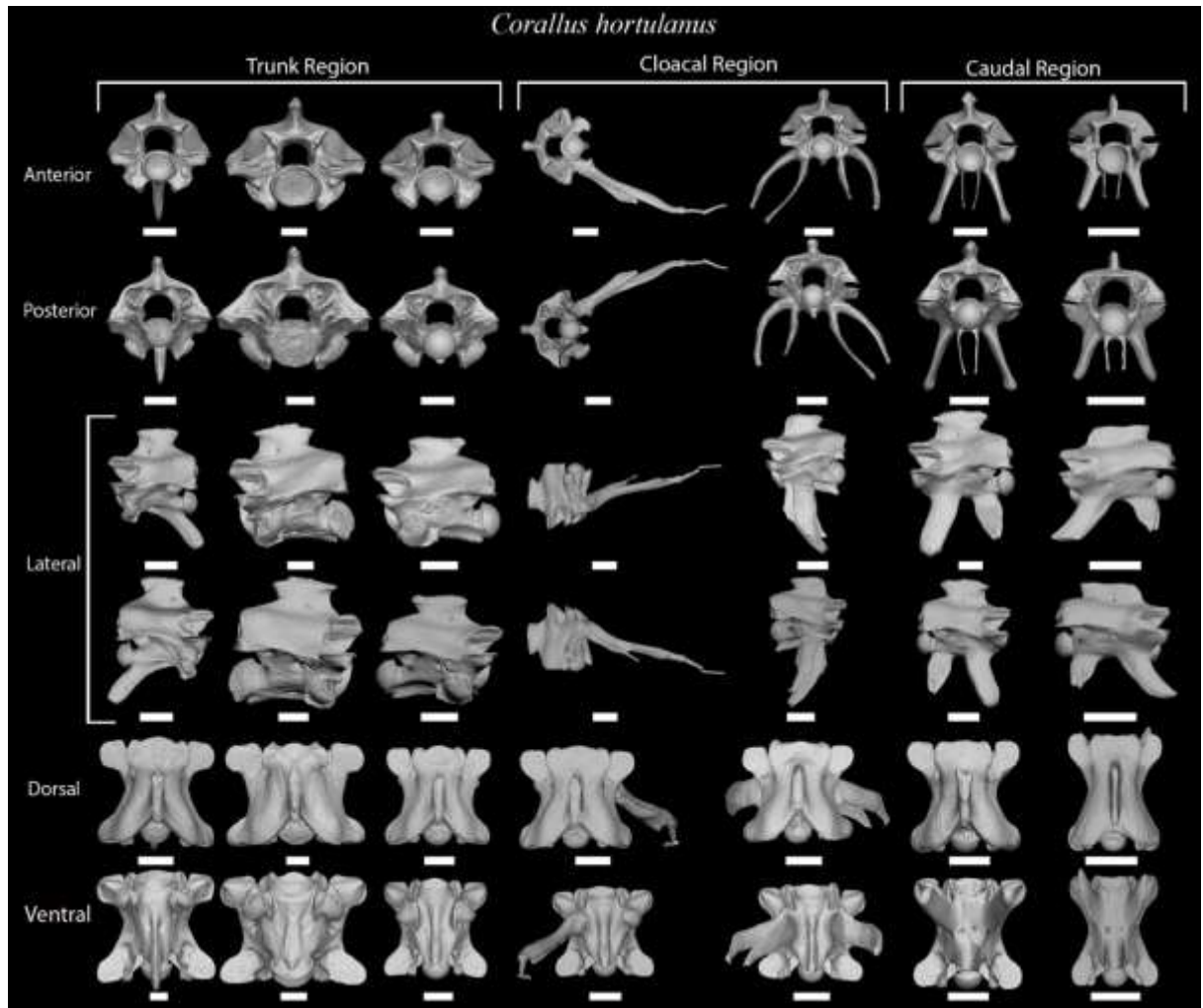


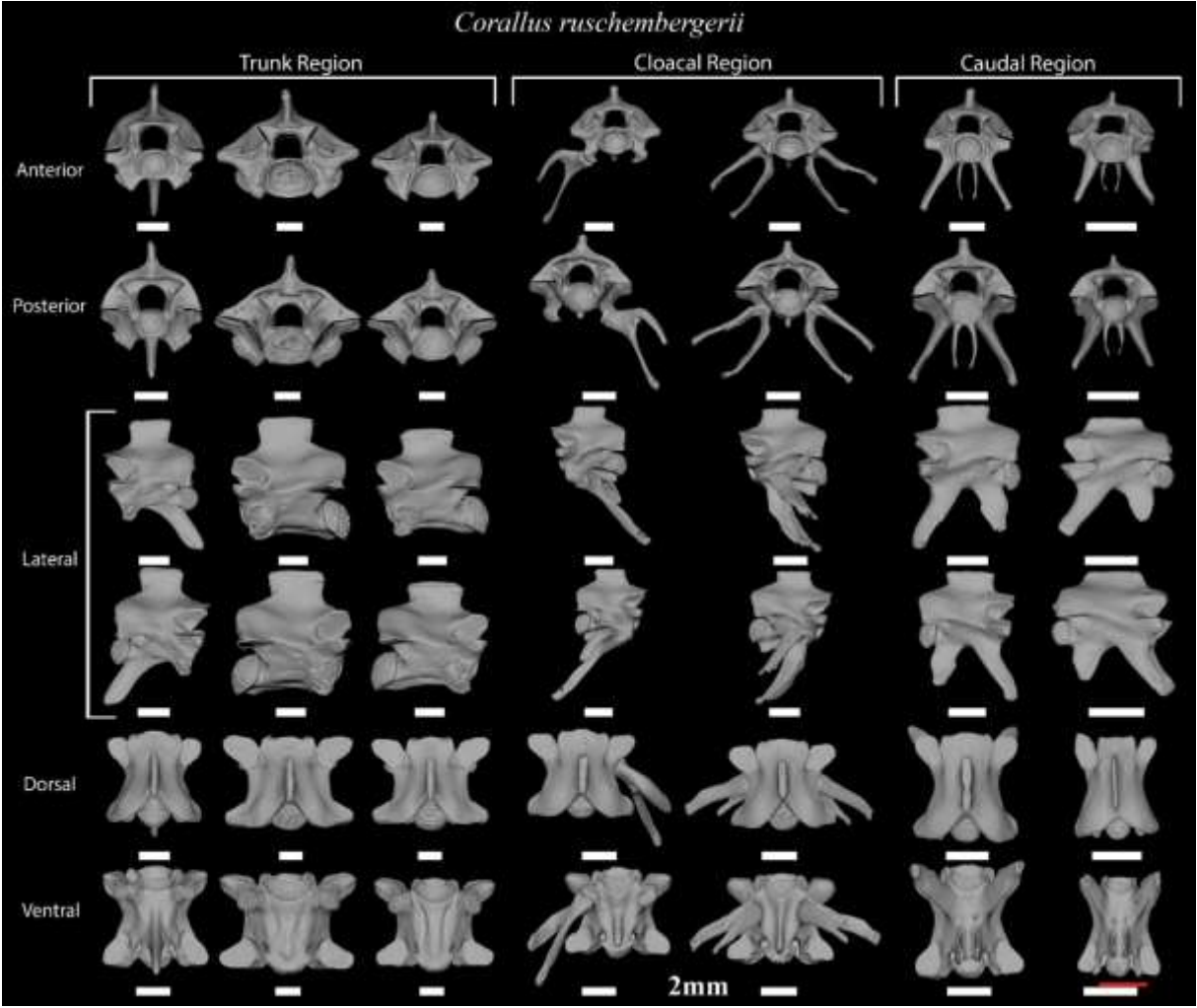


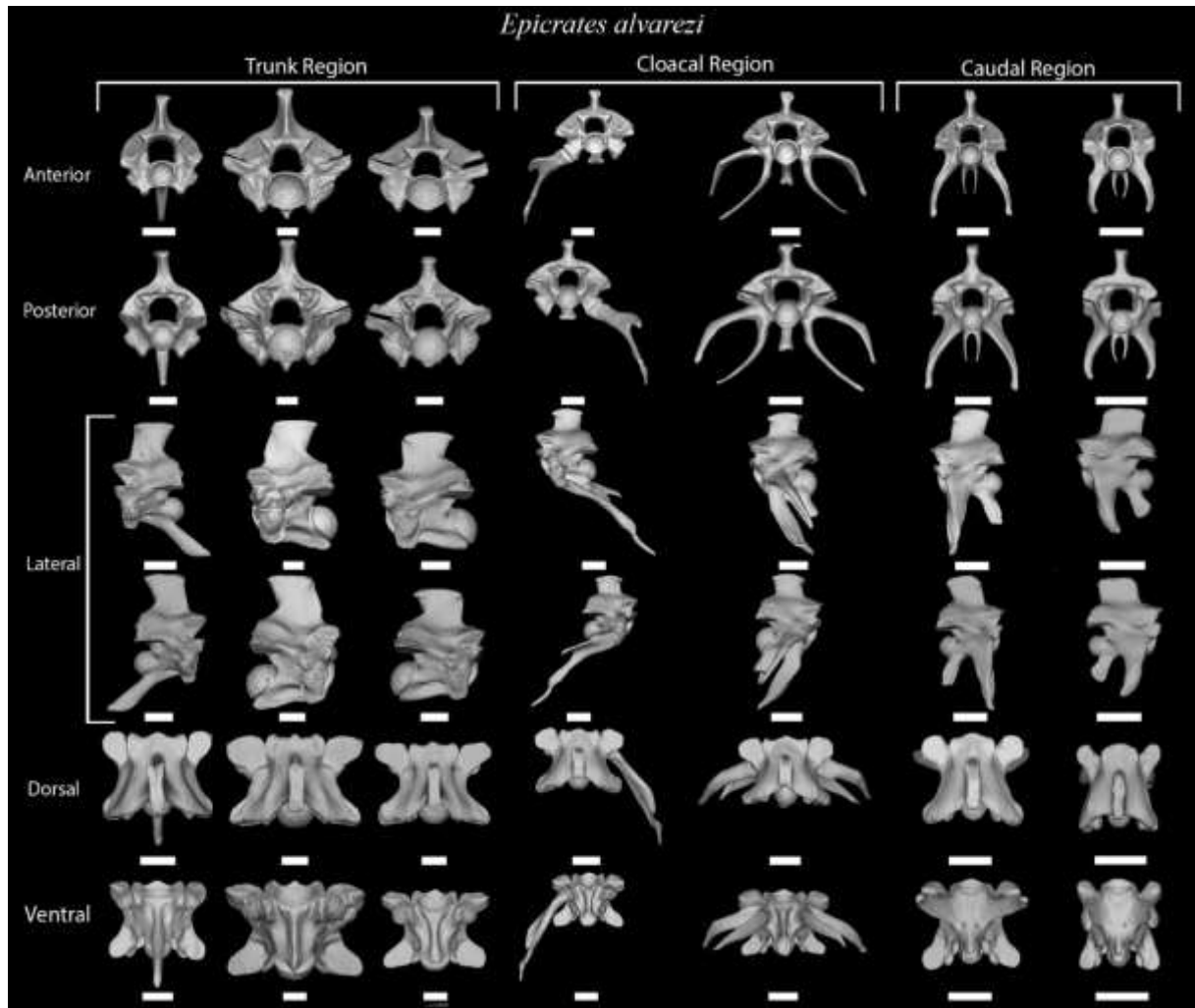


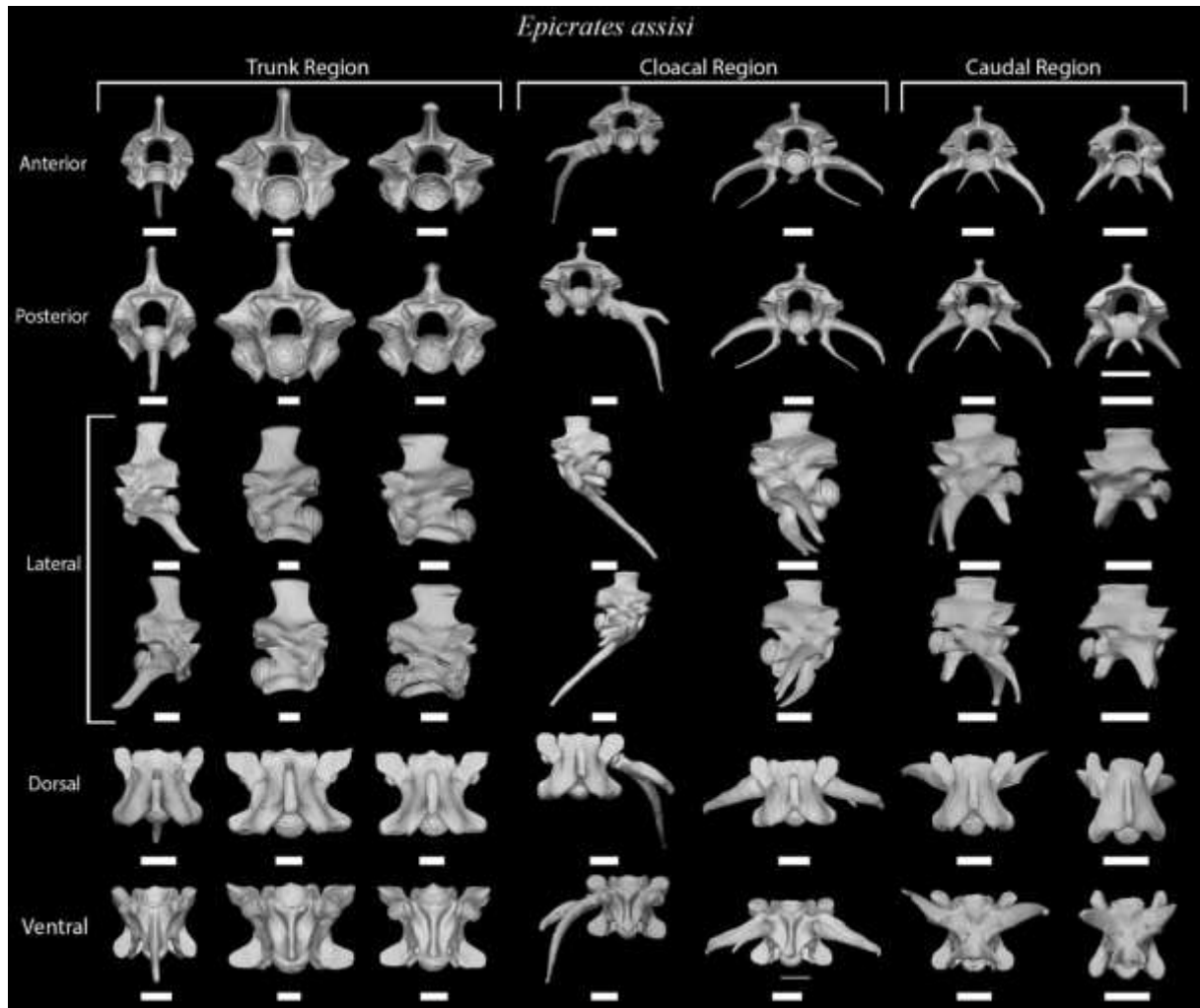


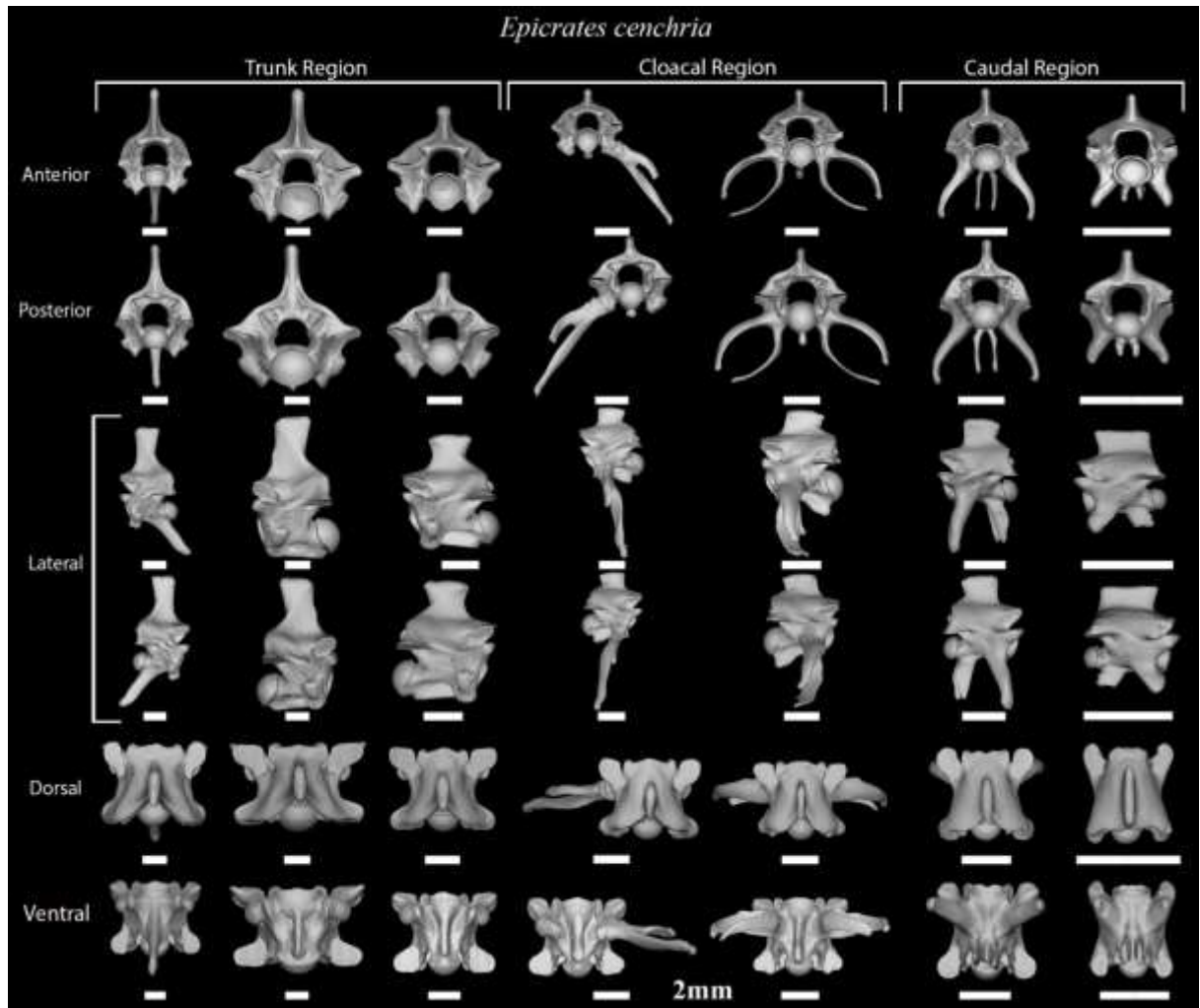


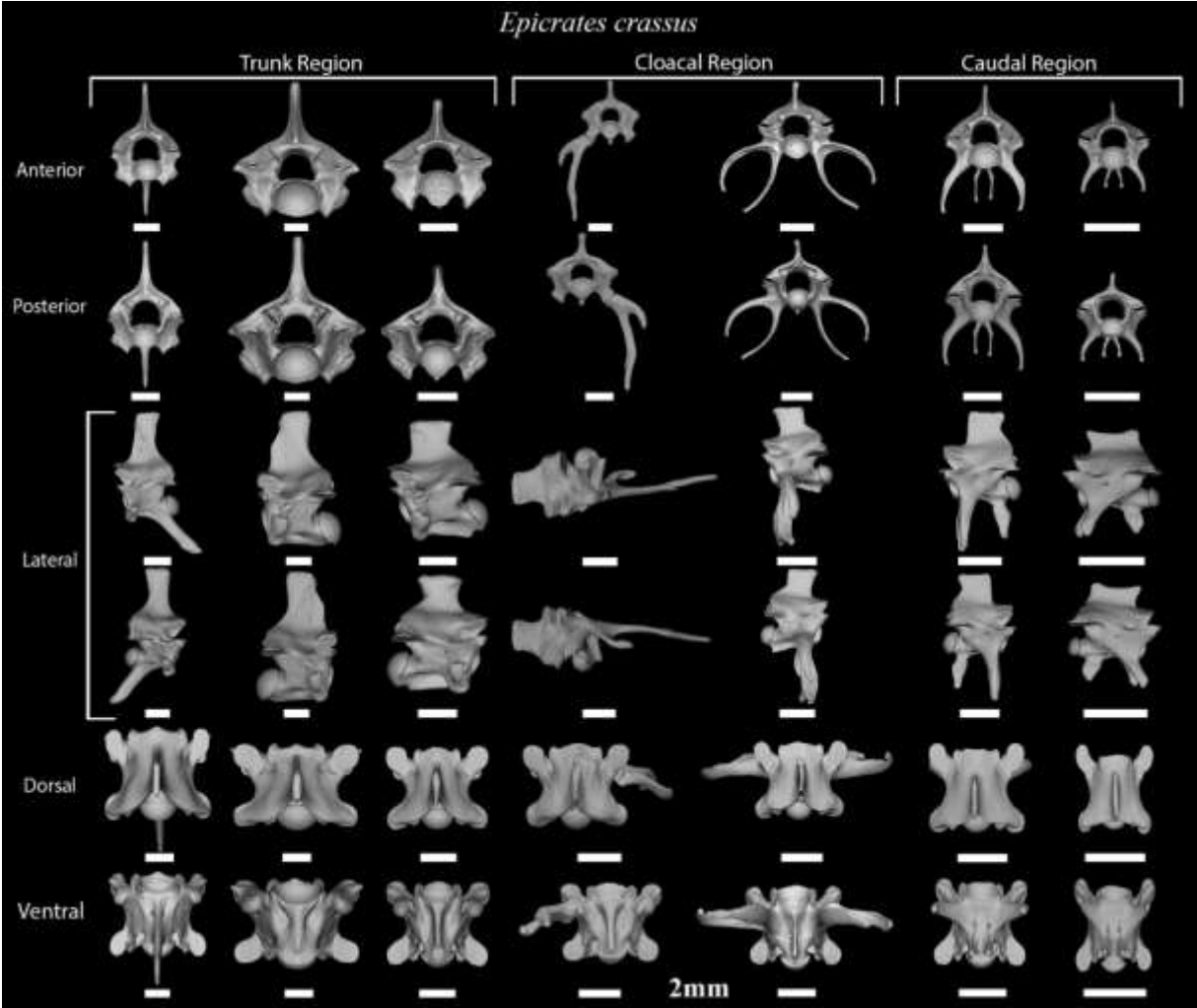


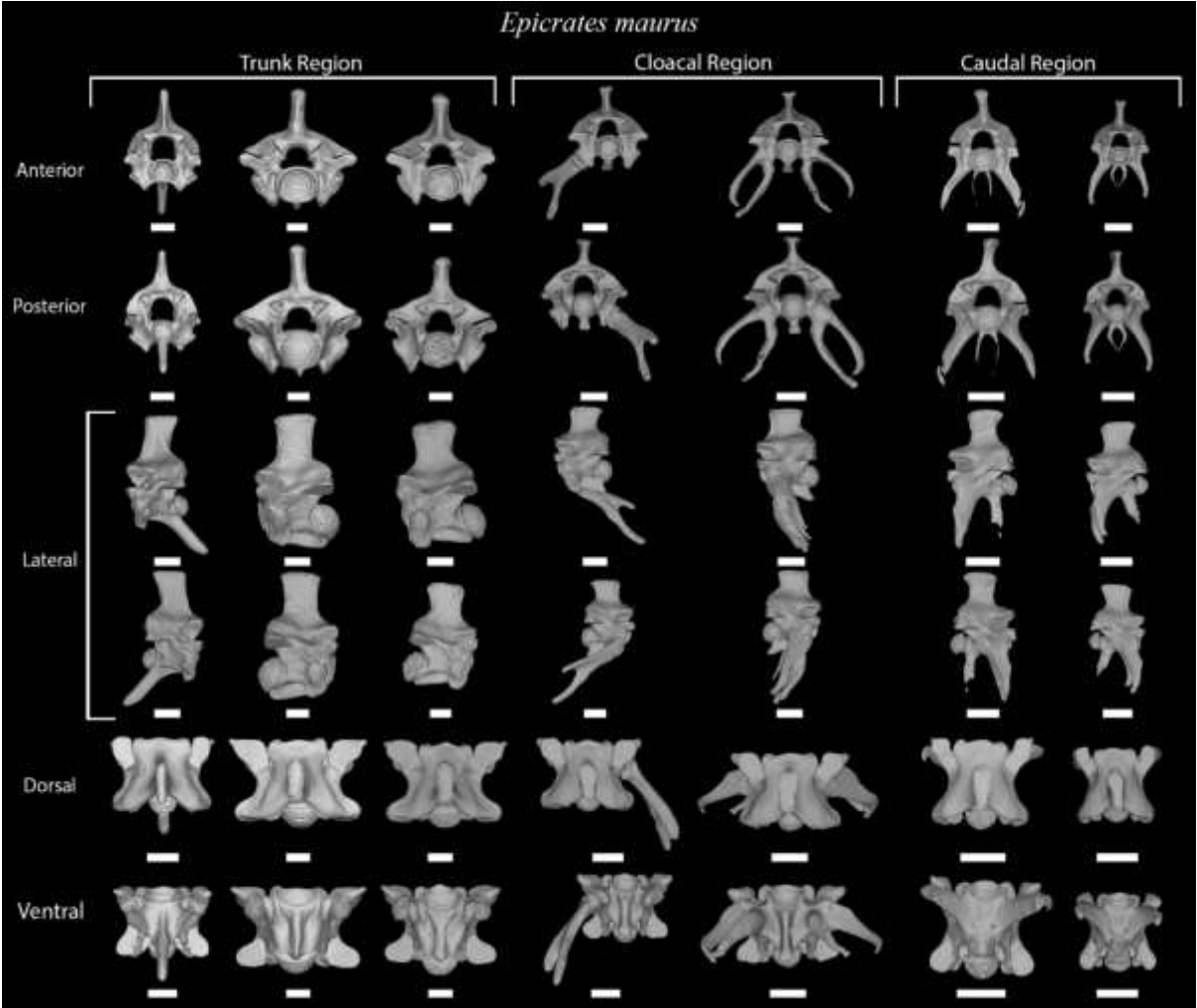


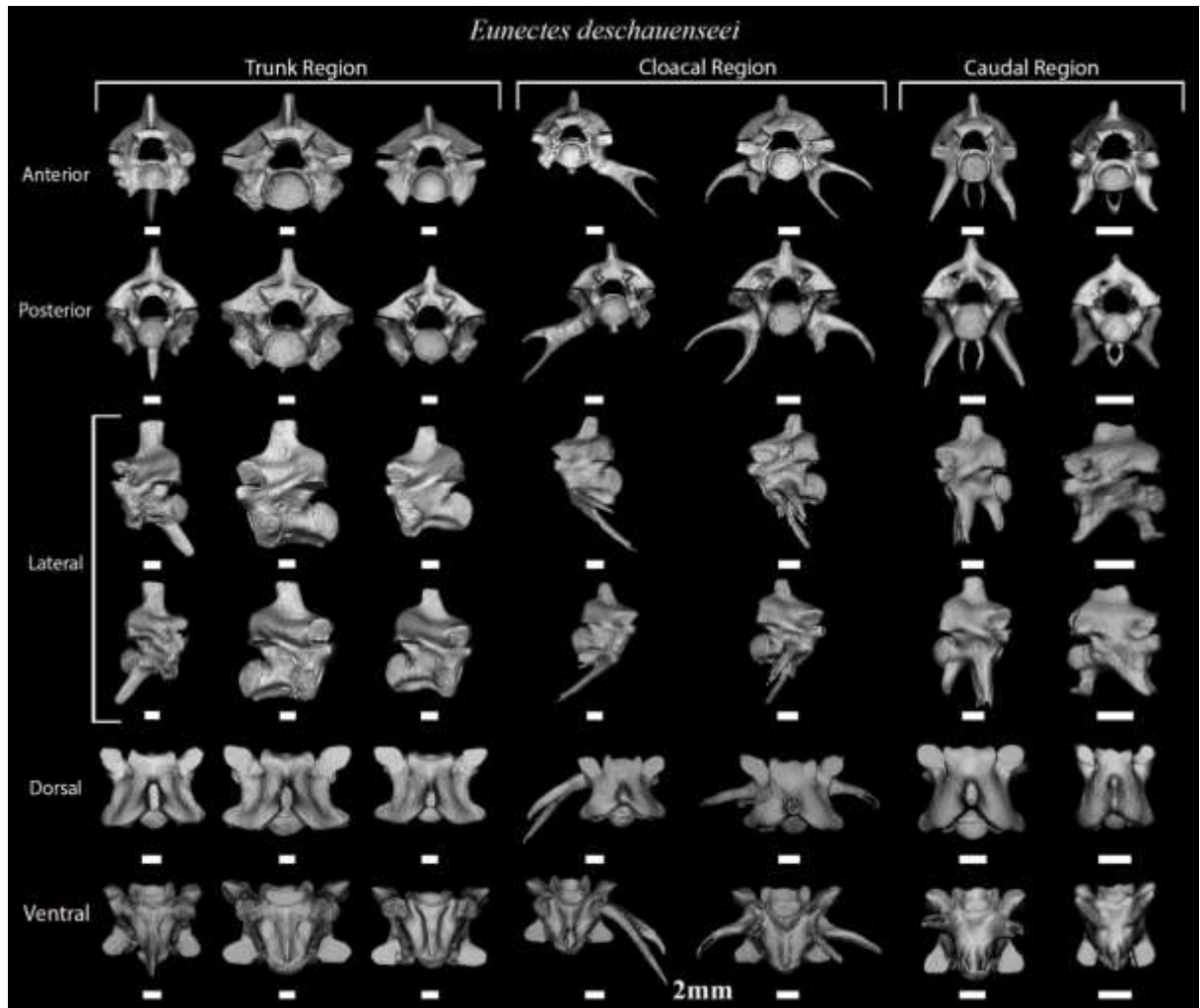


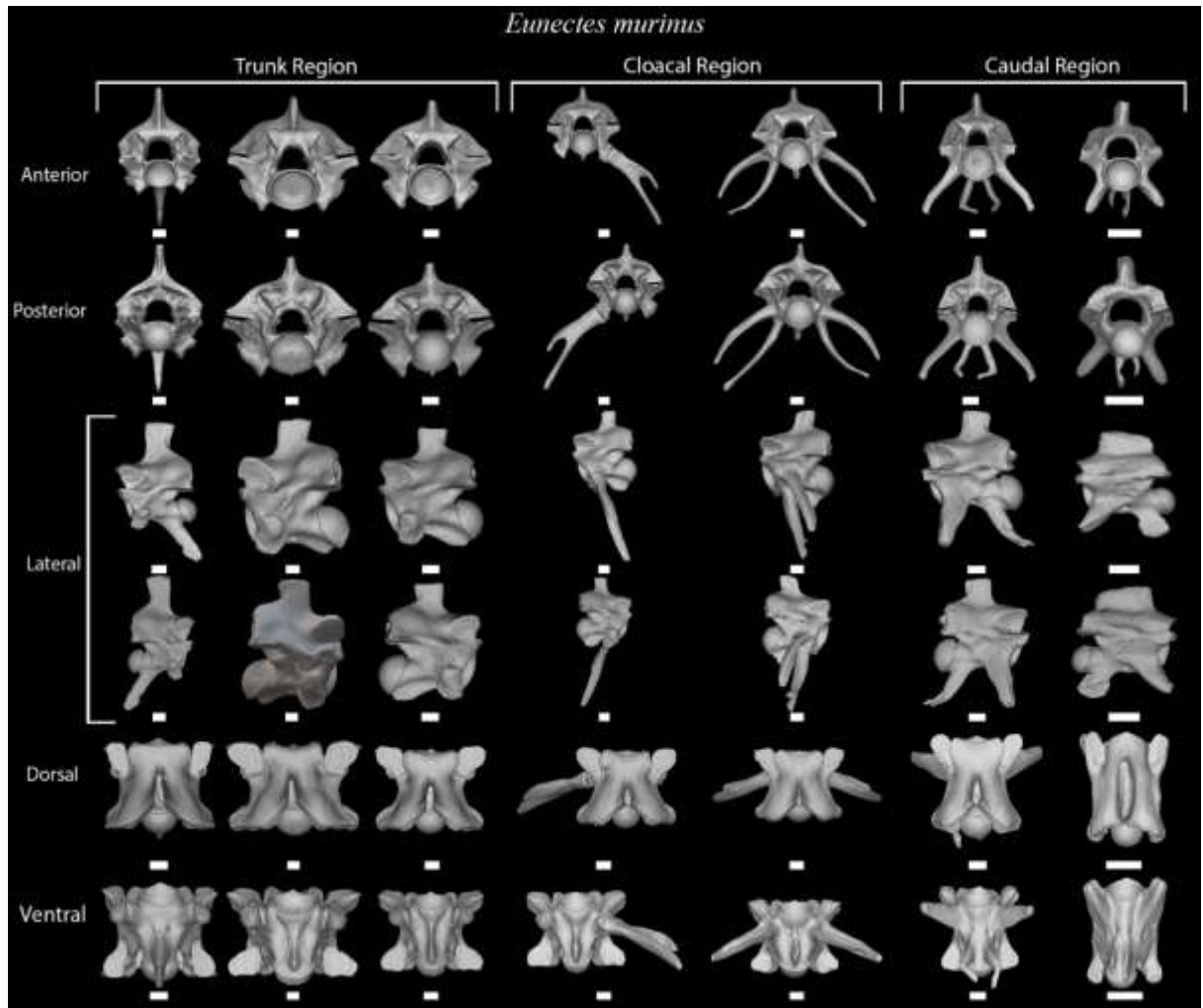












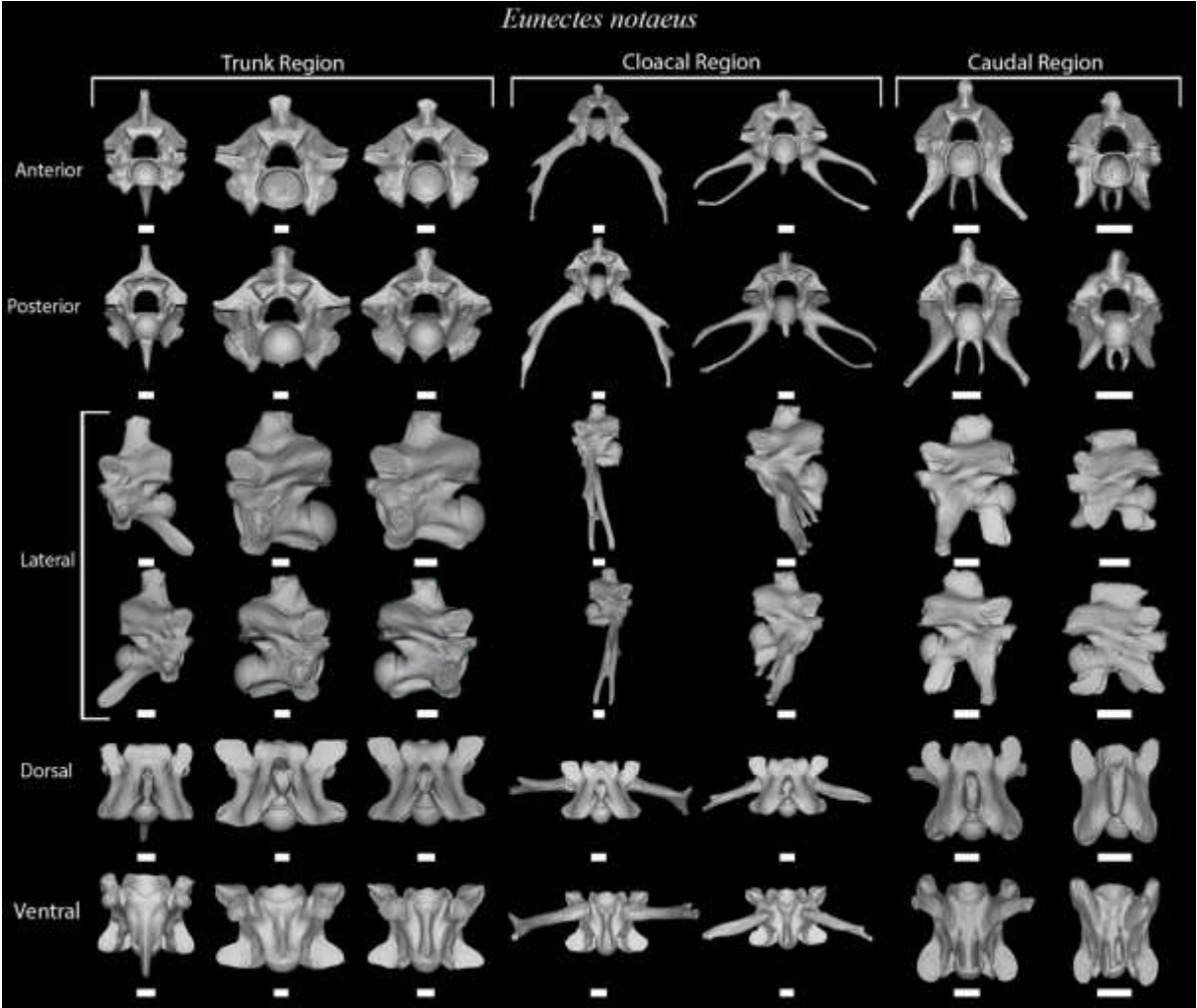


Tabela 01: Medidas morfométricas, em mm, para a Família Boidae.

Tombo	Vertebra	Espécie	ZA	ZL	ZH/ZW	Ângulo	ENA	ACN-A	ENA/ACN-A	CTH	CTW	COH	COW	CTH-COH	CTW-COW	CNL	CN
Região I (Primeiro terço)																	
MZUSP14020	60	<i>Boa c. amareli</i>	2,90	7,58	2,61	10,10	7,53	9,65	78%	4,13	4,88	3,93	4,77	0,20	0,11	9,77	6,17
MZUSP2737	60	<i>Boa c. amareli</i>	2,95	8,00	2,71	9,00	8,25	10,36	80%	4,86	6,04	4,77	5,58	0,09	0,46	10,65	6,44
MZUSP2553	60	<i>Boa c. constrictor</i>	3,04	6,96	2,29	15,00	7,17	10,60	68%	4,70	6,11	4,38	5,83	0,32	0,28	10,63	7,02
MZUSP5477	60	<i>Boa c. constrictor</i>	1,61	7,92	4,92	12,80	5,24	7,47	70%	3,52	4,52	3,41	4,50	0,11	0,02	7,70	5,01
MZUSP14134	60	<i>Boa c. constrictor</i>	3,74	8,62	2,30	14,20	9,87	12,24	81%	5,76	6,12	5,35	5,71	0,41	0,41	11,53	7,77
IBSP40105	60	<i>Boa c. occidentalis</i>	1,99	4,88	2,45	7,60	4,86	8,26	59%	3,67	4,80	3,66	4,66	0,01	0,14	8,26	4,80
MVZ172374	60	<i>Boa imperator</i>	1,39	3,77	2,71	5,10	1,56	2,61	60%	2,86	3,13	2,84	3,11	0,02	0,02	6,48	4,80
MVZ40401	60	<i>Boa imperator</i>	1,10	4,36	3,96	12,60	5,48	9,42	58%	2,41	2,73	2,29	2,69	0,12	0,04	5,24	5,25
USNM523566	60	<i>Boa imperator</i>	1,13	4,63	4,10	3,70	4,16	7,34	57%	3,20	4,06	2,60	3,33	0,60	0,73	6,60	4,07
MVZ40400	60	<i>Boa imperator</i>	2,30	4,78	2,08	7,20	5,36	7,27	74%	3,84	4,23	3,82	4,01	0,02	0,22	5,36	5,03
USNM279864	60	<i>Boa imperator</i>	1,59	5,46	3,43	14,00	4,89	9,21	53%	3,61	4,16	3,44	3,74	0,17	0,42	7,78	5,66
MVZ82452	60	<i>Boa imperator</i>	1,88	5,72	3,04	8,10	5,16	8,55	60%	3,59	3,53	3,42	3,49	0,17	0,04	8,14	4,99
FAMNH22360	60	<i>Boa imperator</i>	1,56	6,49	4,16	5,90	5,22	9,10	57%	3,62	4,01	3,22	3,75	0,40	0,26	7,47	3,73
USNM313858	60	<i>Boa imperator</i>	3,05	7,11	2,33	5,10	4,55	8,40	54%	5,84	5,84					14,73	9,14
MSU-H247	60	<i>Chilabohinus angulifer</i>	1,19	3,58	0,33	11,90	3,17	7,80	41%	4,04	3,89	3,57	3,24	0,47	0,65	9,85	5,15
MSUM2098	60	<i>Chilabohinus angulifer</i>	1,83	4,48	0,41	11,80	4,36	7,89	55%	4,15	4,45	4,01	4,40	0,14	0,05	8,37	4,96
MNHNcub3030	60	<i>Chilabohinus angulifer</i>	0,92	6,67	0,14	4,10	3,45	6,70	51%	3,33	3,76	3,08	3,51	0,25	0,25	7,12	6,31
USNM497684	60	<i>Chilabohinus angulifer</i>	-	-	-	-	2,87	6,60	43%	-	-	-	-	-	-	-	-
MSU3747	60	<i>Chilabohinus gracilis</i>	0,21	0,77	0,27	0,00	0,64	2,04	31%	1,03	1,16	1,02	1,09	-	-	2,12	2,33
MSUM4178	80	<i>Chilabohinus striatus</i>	0,46	1,96	0,23	6,00	-	-	-	1,92	2,53	1,92	2,53	0,00	0,00	3,66	2,83
MSU-H3505	60	<i>Chilabohinus striatus</i>	0,74	1,98	0,37	4,60	1,89	3,59	53%	1,70	1,96	1,58	1,78	0,12	0,18	3,65	2,49
MSUM4179	60	<i>Chilabohinus striatus</i>	0,89	2,27	0,39	2,00	2,12	4,64	46%	2,44	2,64	2,08	2,56	0,36	0,08	6,09	3,54
MSUM4177	80	<i>Chilabohinus striatus</i>	0,80	2,32	0,34	11,40	1,63	2,90	56%	2,63	3,24	2,00	2,49	0,63	0,75	4,46	3,13
FAMNH130984	60	<i>Chilabohinus striatus</i>	-	-	-	0,00	3,44	5,97	58%	-	-	-	-			-	-
FAMNH8880	60	<i>Corallius annulatus</i>	0,54	2,51	0,22	0,00	0,94	1,79	53%	2,25	2,43	2,02	2,38	0,23	0,05	4,88	4,21
MZUSP3738	64	<i>Corallius batesii</i>	0,98	3,77	0,26	8,30	3,66	6,42	57%	3,04	3,62	2,83	3,34	0,21	0,28	6,58	5,11

IBSP31772	40	<i>Corallius batesii</i>	2.22	7.24	0.31	3.40	7.18	8.39	86%	3.95	4.39	3.72	3.88	0.23	0.51	10.53	6.95
MZUSP2456	60	<i>Corallius batesii</i>	1.31	6.24	0.21	8.10	6.03	7.24	83%	3.26	3.73	3.17	3.52	0.09	0.21	8.55	6.30
MZUSP6393	60	<i>Corallius caninus</i>	1.05	4.49	0.23	5.70	3.89	6.06	64%	2.81	3.50	2.76	3.22	0.05	0.28	6.76	4.77
IBSP24845	62	<i>Corallius caninus</i>	-	-	-	4.10	2.30	4.75	48%	2.21	3.17	2.16	3.03	0.05	0.14	5.24	3.78
MVZ14412	60	<i>Corallius cooki</i>	0.61	2.85	4.67	0.00	1.17	2.57	46%	2.30	2.95	1.27	1.59	1.03	1.36	2.95	3.11
MZUSP1332	60	<i>Corallius cooki</i>	0.33	2.71	8.21	-3.00	1.27	3.18	40%	1.58	1.96	1.51	1.78	0.07	0.18	3.50	3.05
MSUM14389	60	<i>Corallius cooki</i>	0.81	2.59	3.20	-	2.30	4.50	51%	2.06	2.34	1.87	2.24	0.19	0.10	4.72	3.83
FMNH212337	60	<i>Corallius cooki</i>	-	-	-	0.00	2.22	3.81	58%	-	-	-	-	-	-	-	-
MZUSP-s/n	40	<i>Corallius cropani</i>	1.07	5.92	5.53	6.00	5.75	8.31	69%	4.22	4.82	3.89	4.75	0.33	0.07	14.93	6.49
MVZ229235	80	<i>Corallius hortlanus</i>	0.49	3.22	0.15	-0.10	1.84	3.38	54%	1.88	2.41	1.86	2.13	0.02	0.28	3.78	3.46
MZUSP13155	59	<i>Corallius hortlanus</i>	0.50	3.82	0.13	-2.60	2.53	4.77	53%	2.48	2.90	2.47	2.76	0.01	0.14	5.34	4.49
MZUSP13154	60	<i>Corallius hortlanus</i>	0.55	4.30	0.13	-7.90	2.36	4.35	54%	2.38	2.57	2.15	2.48	0.23	0.09	5.28	4.95
MZUSP13941	60	<i>Corallius muschenbergerti</i>	0.23	2.29	9.96	-5.30	0.68	2.51	27%	1.27	1.62	1.26	1.60	0.01	0.02	2.78	2.60
MZUSP2047	80	<i>Corallius muschenbergerti</i>	1.05	4.32	4.11	0.90	2.36	4.96	48%	2.62	3.13	2.58	3.13	0.04	0.00	5.76	5.03
MZUSP13006	60	<i>Epicrates alvarezii</i>	0.63	4.02	6.38	13.60	3.55	5.81	61%	2.88	2.47	2.52	2.37	0.36	0.10	5.96	4.37
MZUSP5005	82	<i>Epicrates assisi</i>	0.64	5.27	0.12	14.20	4.73	6.54	72%	2.90	3.40	2.80	3.25	0.10	0.15	6.82	4.85
MZUSP13888	60	<i>Epicrates cenchria</i>	0.76	5.37	0.14	11.20	5.27	5.42	97%	2.54	3.20	2.43	3.04	0.11	0.16	5.87	3.97
IBUSP79030	60	<i>Epicrates crassus</i>	0.51	4.99	0.10	7.90	3.85	6.59	58%	2.59	3.16	2.50	2.97	0.09	0.19	5.33	3.73
IBUSP79024	60	<i>Epicrates crassus</i>	0.61	5.43	0.11	9.20	3.99	6.93	58%	2.63	2.79	2.21	2.51	0.42	0.28	5.85	3.96
IBUSP79023	60	<i>Epicrates crassus</i>	0.47	5.52	0.09	8.90	3.62	7.08	51%	2.60	2.94	2.51	2.89	0.09	0.05	5.47	3.83
IBUSP79114	60	<i>Epicrates crassus</i>	0.64	5.56	0.12	14.80	3.82	7.22	53%	2.75	3.25	2.61	3.11	0.14	0.14	5.55	3.91
MZUSP6299	60	<i>Epicrates maurus</i>	0.69	5.08	0.14	18.60	4.52	6.27	72%	2.85	3.23	2.83	3.11	0.02	0.12	9.74	4.20
IBSP26274	60	<i>Eumeces deschauensei</i>	2.24	4.52	0.50	13.70	4.03	10.11	40%	4.55	5.34	4.37	4.95	0.18	0.39	10.93	6.80
FMNH22776	60	<i>Eumeces murtinus</i>	1.16	2.87	0.40	24.10	2.74	8.25	33%	4.99	5.86	4.46	4.09	0.53	1.77	8.73	5.86
MZUSP	60	<i>Eumeces murtinus</i>	2.70	7.29	0.37	18.70	7.43	12.93	57%	6.42	7.43	6.14	6.87	0.28	0.56	14.13	9.38
FMNH212710	60	<i>Eumeces murtinus</i>	1.60	7.43	0.22	13.00	7.42	12.94	57%	5.97	7.15	5.54	6.79	0.43	0.36	14.31	7.46
MZUSP8303	60	<i>Eumeces notatus</i>	1.81	5.29	0.34	6.30	5.01	9.97	50%	4.82	5.61	4.53	5.19	0.29	0.42	11.12	7.75
Região II (Meio)																	
MZUSP2737	120	<i>Boa c. amarali</i>	2.54	6.58	0.39	14.60	7.03	10.58	66%	5.78	7.00	5.29	6.57	0.49	0.43	11.55	7.01
MZUSP14020	120	<i>Boa c. amarali</i>	2.66	6.97	0.38	14.70	7.20	10.27	70%	4.80	5.83	4.75	5.45	0.05	0.38	10.98	6.59
MZUSP5477	120	<i>Boa c. constrictor</i>	1.49	4.43	0.34	23.30	4.99	7.09	70%	3.75	5.17	3.63	5.07	0.12	0.10	8.05	5.15
MZUSP2553	120	<i>Boa c. constrictor</i>	2.06	4.86	0.42	13.80	4.97	9.46	53%	4.66	6.05	4.44	5.58	0.22	0.47	9.95	6.75
MZUSP14134	120	<i>Boa c. constrictor</i>	2.91	6.97	0.42	19.10	7.55	11.67	65%	5.83	7.09	5.70	6.84	0.13	0.25	11.74	7.98
IBSP40105	116	<i>Boa occipitalis</i>	1.95	3.04	0.64	12.10	3.02	8.57	35%	4.19	5.56	4.17	5.06	0.02	0.50	8.97	5.20
MVZ172374	120	<i>Boa imperator</i>	1.31	2.99	0.44	12.40	4.24	5.44	78%	3.21	3.79	3.21	3.47	0.00	0.32	6.43	5.23

MVZ40400	120	<i>Boa imperator</i>	1,38	3,24	0,43	6,60	4,52	8,05	56%	4,34	5,14	4,25	4,75	0,09	0,39	8,96	5,61
USNM523566	120	<i>Boa imperator</i>	0,99	3,57	0,28	4,70	4,31	6,09	71%	3,40	5,00	3,28	4,86	0,12	0,14	6,83	4,50
MVZ40401	120	<i>Boa imperator</i>	1,42	4,29	0,33	9,00	5,17	10,24	50%	2,93	3,25	2,64	2,96	0,29	0,29	5,69	5,44
MVZ82452	120	<i>Boa imperator</i>	1,68	4,93	0,34	9,50	5,33	7,56	71%	3,89	4,03	3,80	3,99	0,09	0,04	8,66	5,55
FMNH22360	120	<i>Boa imperator</i>	2,42	5,37	0,45	17,70	5,91	8,40	70%	4,88	5,69	4,54	5,63	0,34	0,06	9,36	4,79
USNM279864	120	<i>Boa imperator</i>	1,62	5,85	0,28	12,60	6,16	9,65	64%	3,45	3,81	3,39	3,73	0,06	0,08	7,21	5,75
USNM313858	120	<i>Boa imperator</i>	3,30	6,06	0,54	6,80	4,55	8,10	56%	6,10	6,35	-	-	-	-	14,49	9,40
USNM497684	140	<i>Chilabothrus angulifer</i>	-	2,48	-	-	2,47	7,43	33%	-	-	1,82	2,50	-	-	8,83	5,71
MSU-H247	140	<i>Chilabothrus angulifer</i>	1,53	4,27	-	13,30	3,31	7,84	42%	3,81	4,14	3,76	3,71	0,05	0,43	10,59	5,77
MSUM2098	140	<i>Chilabothrus angulifer</i>	2,26	4,56	-	18,10	4,46	8,68	51%	4,65	5,05	4,60	4,97	0,05	0,08	9,54	5,78
MNHNCu63030	120	<i>Chilabothrus angulifer</i>	0,84	7,68	-	9,80	2,87	6,39	45%	3,56	4,55	3,46	4,34	0,10	0,21	8,38	5,13
MSU3747	140	<i>Chilabothrus gracilis</i>	0,26	-	-	13,60	-	-	-	1,31	1,71	-	-	-	-	-	-
MSUM4178	140	<i>Chilabothrus striatus</i>	0,40	1,99	-	10,70	1,76	3,45	51%	1,90	2,77	1,85	2,65	0,05	0,12	3,77	2,94
MSU-H3505	140	<i>Chilabothrus striatus</i>	0,70	2,01	-	3,00	2,18	5,59	39%	1,97	2,40	1,72	2,28	0,25	0,12	4,10	2,93
MSUM4179	140	<i>Chilabothrus striatus</i>	1,07	2,24	-	5,40	2,18	4,88	45%	3,40	3,94	2,05	2,58	1,35	1,36	7,18	4,50
MSUM4177	140	<i>Chilabothrus striatus</i>	0,66	2,41	-	10,80	2,27	3,57	64%	2,69	3,43	2,00	2,54	0,69	0,89	4,46	3,22
FMNH130984	100	<i>Chilabothrus striatus</i>	0,92	3,57	-	5,40	3,34	7,34	46%	2,65	2,89	2,30	2,66	0,35	0,23	5,50	4,07
FMNH98880	120	<i>Corallus annulatus</i>	0,47	4,4	9,36	8	1,19	2,7	44%	3,07	3,52	3,01	3,32	0,06	0,2	7,26	5,11
MZUSP3738	120	<i>Corallus batesi</i>	0,93	6,47	6,96	7,5	3,58	6,57	54%	2,23	2,86	2,156	2,57	0,074	0,29	7,02	5,53
MZUSP2456	100	<i>Corallus batesi</i>	1,83	6,52	3,56	4	6,09	8,38	73%	4,12	4,35	4,12	4,39	0	0,04	9,78	6,93
IBSP31772	104	<i>Corallus batesi</i>	3,26	7,76	2,38	7,2	7,07	10,63	67%	5,29	5,82	5,25	5,46	0,04	0,36	13,17	8,74
MZUSP6393	120	<i>Corallus caninus</i>	1,90	3,74	1,97	8,7	3,75	6,32	59%	3,29	4,26	3,29	4,08	0	0,18	7,69	5,59
IBSP24845	100	<i>Corallus caninus</i>	-	-	-	9,4	2,41	5,2	46%	2,81	3,88	2,66	3,73	0,15	0,15	5,86	4,26
MZUSP14625	120	<i>Corallus caninus</i>	-	-	-	0,6	4,46	8,61	52%	4,28	5,1	4,02	4,96	0,26	0,14	9,61	6,51
MSUM14389	140	<i>Corallus cooki</i>	0,81	3,89	4,80	deformada	2,41	4,82	50%	2,39	2,8	2,38	2,73	0,01	0,07	5,79	4,45
MZUSP1332	120	<i>Corallus cooki</i>	0,49	2,9	5,92	5,7	1,19	3,79	31%	1,91	2,82	1,9	2,35	0,01	0,47	4,59	3,27
FMNH212337	140	<i>Corallus cooki</i>	0,72	4,4	6,11	10	1,75	6,03	29%	3,17	3,78	3,15	3,74	0,02	0,04	7,36	5,01
MVZ14412	140	<i>Corallus cooki</i>	-	-	-	9,4	1,21	2,95	41%	-	-	-	-	-	-	-	-
Sem-numero	100	<i>Corallus cropanii</i>	1,39	5,38	3,87	13,7	8,46	3,51	41%	4,87	6,07	4,34	5,81	0,53	0,26	14,47	7,75
MVZ229235	140	<i>Corallus hortulanus</i>	0,52	3,7	7,12	4	1,94	3,47	56%	2,06	3,06	1,9	2,67	0,16	0,39	4,76	3,71
MZUSP13155	139	<i>Corallus hortulanus</i>	0,20	4,84	24,20	4,4	2,16	6,1	35%	3,21	3,9	3,01	3,58	0,2	0,32	8,13	5,46

MZUSP13154	142	<i>Corallius hornianus</i>	0.10	5.31	53.10	2.9	2.83	5.34	53%	3.32	3.57	2.97	2.96	0.35	0.61	7.5	6.16
MZUSP13941	140	<i>Corallius ruschenbergi</i>	0.26	2.54	9.77	-0.1	0.79	2.75	29%	1.55	2.15	1.5	2.08	0.05	0.07	3.59	2.83
MZUSP2047	140	<i>Corallius ruschenbergi</i>	1.02	4.71	4.62	13.5	2.45	5.48	45%	3	3.91	2.83	3.37	0.17	0.54	6.83	5.45
-		<i>Corallius sp1 (Fossil)</i>	2.22	3.31	-	-	8.16	-	-	5.60	5.99	5.23	6.10	-	-	13.86	7.86
MZUSP13006	120	<i>Epicrates altavazi</i>	0.61	3.85	6.31	20.00	3.80	6.03	63%	2.97	3.35	2.78	3.10	0.19	0.25	6.46	4.78
MZUSP5005	140	<i>Epicrates assisi</i>	0.60	4.19	6.98	18.30	4.04	6.03	67%	3.06	3.48	3.00	3.40	0.06	0.08	6.32	5.13
MZUSP13888	120	<i>Epicrates cenchria</i>	0.56	4.92	8.79	15.40	4.77	5.94	80%	2.95	3.55	4.78	3.41	-1.83	0.14	6.19	4.46
IBUSP79030	120	<i>Epicrates crassus</i>	0.62	4.73	7.63	12.10	4.68	5.43	86%	2.96	2.79	2.58	2.59	0.38	0.20	5.87	4.13
IBUSP79023	120	<i>Epicrates crassus</i>	0.47	4.79	10.19	14.00	4.03	6.52	62%	2.87	3.40	2.73	3.25	0.14	0.15	5.91	4.32
IBUSP79024	120	<i>Epicrates crassus</i>	0.46	4.96	10.78	12.00	4.01	6.52	62%	2.86	3.38	2.86	3.26	0.00	0.12	5.92	4.30
IBUSP79114	120	<i>Epicrates crassus</i>	0.54	5.12	9.48	12.90	3.96	6.56	60%	2.82	3.62	2.83	3.49	-0.01	0.13	5.80	4.16
MZUSP6299	120	<i>Epicrates maurus</i>	0.72	4.65		19.40	4.91	6.19	79%	3.29	3.61	3.13	3.61	0.16	0.00	6.83	4.69
IBSP26274	120	<i>Eumeces deschauensei</i>	2.11	4.01	1.90	11.40	4.21	9.92	42%	5.06	6.04	4.72	5.57	0.34	0.47	11.40	10.00
FMNH22776	120	<i>Eumeces murtinus</i>	1.76	4.02	0.44	17.60	4.34	10.26	42%	5.50	6.91	4.79	5.44	0.71	1.47	10.62	7.08
MZUSP	120	<i>Eumeces murtinus</i>	2.74	5.40	0.51	10.00	5.38	12.05	45%	6.32	7.75	6.09	7.13	0.23	0.62	14.37	9.88
FMNH212710	120	<i>Eumeces murtinus</i>	1.69	6.46	0.26	11.40	6.52	13.02	50%	5.88	7.47	5.70	7.17	0.18	0.30	13.95	7.90
MZUSP8303	120	<i>Eumeces notaeus</i>	2.20	4.08	1.85	6.80	3.88	11.04	35%	5.29	6.26	5.23	5.78	0.06	0.48	11.86	8.52
Região III (Terço-final)																	
MZUSP14020	180	<i>Boa c. amarah</i>	1.54	4.53	0.34	16.00	4.62	7.10	65%	3.71	4.31	3.53	3.92	0.18	0.39	7.68	5.79
MZUSP2737	180	<i>Boa c. amarah</i>	1.62	5.03	0.32	17.00	5.45	8.13	67%	4.52	5.70	4.32	5.28	0.20	0.42	9.17	6.37
MZUSP2477	180	<i>Boa c. constrictor</i>	1.18	6.18	0.19	15.00	3.29	5.81	57%	3.01	3.80	3.00	3.48	0.01	0.32	6.13	4.28
MZUSP14134	180	<i>Boa c. constrictor</i>	2.26	6.55	0.35	19.70	5.92	10.02	59%	5.04	6.32	4.89	6.02	0.15	0.30	20.05	7.95
MZUSP2553	160	<i>Boa c. constrictor</i>	1.99	3.93	0.51	22.80	3.88	7.37	53%	4.14	5.49	3.86	4.92	0.28	0.57	9.00	6.52
IBSP40105	180	<i>Boa c. occidentalis</i>	1.22	3.56	0.34	10.90	3.28	6.66	49%	3.43	4.48	3.28	4.20			7.49	4.54
USNM523566	180	<i>Boa imperator</i>	1.00	2.77	0.36	7.50	2.76	5.78	48%	2.80	3.81	2.75	3.76	1.01	1.01	5.88	4.78
MVZ40400	180	<i>Boa imperator</i>	1.22	2.58	0.47	9.90	3.16	8.19	39%	3.10	3.53	2.86	3.24	0.43	0.38	6.16	4.73
USNM279864	180	<i>Boa imperator</i>	1.33	4.36	0.31	13.00	4.14	8.16	51%	3.42	3.69	3.38	3.65	0.27	0.27	6.92	5.74
FMNH22360	180	<i>Boa imperator</i>	1.35	10.92	0.12	13.90	4.37	6.51	67%	3.75	4.73	3.90	4.68	0.98	0.78	6.96	4.07
USNM313858	180	<i>Boa imperator</i>	2.27	4.57	0.50	17.40		14.08	0%	5.33	5.59			0.26	0.00	13.21	8.38
MVZ40401	-	<i>Boa imperator</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MVZ82452	-	<i>Boa imperator</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MVZ172374	-	<i>Boa imperator</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MSU-H247	200	<i>Chiadohnus angulifer</i>	1.51	3.78	0.40	7.10	3.25	8.06	40%	4.88	4.64	3.91	3.65	0.97	0.99	10.17	5.73

MNHNc63030		<i>Chilabothrus angulifer</i>	0.90	6.54	0.14	7.20	2.77	6.35	44%	3.38	3.94	3.12	3.69	0.26	0.25	7.20	4.83
MSUNM2098	200	<i>Chilabothrus angulifer</i>	1.70	3.91	0.43	12.30	3.75	7.81	48%	4.36	4.78	4.30	4.65	0.06	0.13	8.74	5.72
USNM497684	200	<i>Chilabothrus angulifer</i>	-	1.99	#VALOR!	-	1.92	7.38	26%	-	-	-	-	-	-	7.51	4.88
MSU3747	200	<i>Chilabothrus gracilis</i>	0.23	0.79	0.29	8.90	0.67	2.30	29%	1.15	1.41	1.15	1.41	-	-	2.11	2.52
MSU-H3505	200	<i>Chilabothrus striatus</i>	0.55	1.80	0.31	5.30	1.66	3.36	49%	1.85	2.08	1.60	1.88	0.25	0.20	3.46	2.97
MSUNM4179	200	<i>Chilabothrus striatus</i>	1.19	2.19	0.54	7.90	2.16	4.50	48%	3.19	3.46	2.04	2.42	1.15	1.04	6.47	4.05
MSUNM4177	200	<i>Chilabothrus striatus</i>	0.62	2.29	0.27	9.80	1.98	3.39	58%	2.57	3.25	2.01	2.37	0.56	0.88	4.14	3.27
MZUSP3738	180	<i>Corallius batesii</i>	0.53	3.16	0.17	5.30	1.89	4.64	41%	3.00	2.89	2.19	2.62	0.81	0.27	5.13	4.07
MZUSP2456	160	<i>Corallius batesii</i>	1.40	4.59	0.31	9.60	4.01	6.71	60%	3.54	3.80	3.02	3.57	0.52	0.23	8.37	6.66
IBSP31772	160	<i>Corallius batesii</i>	1.97	8.55	0.23	4.80	4.67	7.80	60%	4.48	5.76	4.41	4.66	0.07	1.10	9.80	8.32
MZUSP6393	180	<i>Corallius caninus</i>	0.73	6.67	0.11	15.10	1.95	4.70	41%	2.39	2.91	2.31	2.62	0.08	0.29	5.44	4.39
MZUSP14625	160	<i>Corallius caninus</i>	-	-	-	8.20	2.38	7.66	31%	3.79	4.81	3.78	4.56	0.01	0.25	7.96	6.16
IBSP24845	160	<i>Corallius caninus</i>	-	-	-	5.20	1.55	4.82	32%	2.09	3.26	2.03	3.17	0.06	0.09	4.72	3.59
MSUM14389	180	<i>Corallius cooki</i>	0.85	3.70	4.35	-	2.04	4.96	41%	2.75	2.41	2.34	2.14	0.41	0.27	5.70	4.32
MZUSP1332	200	<i>Corallius cooki</i>	0.40	2.48	6.20	6.30	1.04	2.98	35%	1.57	2.20	1.53	2.03	0.04	0.17	3.90	3.05
FMNH12337	-	<i>Corallius cooki</i>	-	-	-	9.60	1.46	4.35	34%	-	-	-	-	-	-	-	-
MVZ14412	-	<i>Corallius cooki</i>	-	-	-	4.90	1.07	2.82	38%	-	-	-	-	-	-	-	-
MZUSP	160	<i>Corallius cropaniti</i>	0.76	4.21	0.18	1.70	2.35	6.08	39%	3.85	5.05	3.40	4.90	0.45	0.15	8.05	6.32
MVZ229235	220	<i>Corallius hortulanus</i>	0.47	3.06	0.15	3.70	1.57	2.96	53%	1.76	2.57	1.63	2.32	0.13	0.25	3.96	3.20
MZUSP13155	198	<i>Corallius hortulanus</i>	0.88	4.52	0.19	4.10	1.88	5.31	35%	2.98	3.55	2.75	3.45	0.23	0.10	7.23	5.09
MZUSP13154	200	<i>Corallius hortulanus</i>	0.36	4.75	0.08	2.20	2.05	4.74	43%	3.16	3.02	2.65	2.82	0.51	0.20	6.45	5.80
MZUSP13941	200	<i>Corallius muschenbergerti</i>	0.35	2.38	6.80	2.40	0.74	2.71	27%	1.94	2.03	1.89	1.28	0.05	0.75	9.00	2.74
MZUSP2047	200	<i>Corallius muschenbergerti</i>	0.58	4.04	6.97	5.30	1.95	4.97	39%	3.08	3.54	2.62	3.40	0.46	0.14	6.17	5.27
MZUSP13006	180	<i>Epicrates alvarezii</i>	0.46	3.13	6.80	16.20	2.58	5.04	51%	2.59	2.87	2.46	2.72	0.13	0.15	5.78	4.59
MZUSP5005	200	<i>Epicrates assisi</i>	0.56	3.12	0.18	15.10	3.01	5.02	60%	2.57	3.00	2.55	2.69	0.02	0.31	5.06	4.69
MZUSP13888	180	<i>Epicrates cenchria</i>	0.49	2.77	0.18	5.70	2.88	4.99	58%	2.45	2.89	2.44	2.83	0.01	0.06	5.11	3.99
IBUSP79024	180	<i>Epicrates crossus</i>	0.35	2.98	0.12	8.60	2.64	4.14	64%	2.15	2.45	2.47	2.17	-0.32	0.28	3.98	3.50
IBUSP79114	180	<i>Epicrates crossus</i>	0.42	3.61	0.12	9.60	3.30	4.91	67%	2.53	3.05	2.43	3.00	0.10	0.05	4.70	3.94
IBUSP79030	180	<i>Epicrates crossus</i>	0.46	3.30	0.14	12.10	3.13	4.57	68%	2.35	2.93	2.27	2.78	0.08	0.15	4.76	3.85
IBUSP79023	180	<i>Epicrates crossus</i>	0.34	3.70	0.09	11.60	3.18	4.57	70%	2.38	2.87	2.43	2.82	-0.05	0.05	4.80	3.91
MZUSP6299	180	<i>Epicrates maurus</i>	0.27	4.45	0.06	18.60	5.16	4.20	81%	2.83	3.13	2.79	3.05	0.04	0.08	5.78	4.42

IBSP26274	180	<i>Eumectes deschaenseei</i>	1.92	12.19	0.16	8.90	3.21	8.72	37%	4.31	5.22	4.30	4.75	0.01	0.47	9.49	6.36
MZUSP	180	<i>Eumectes murinus</i>	2.28	5.27	0.43	5.30	5.13	11.39	45%	6.35	7.53	6.07	6.85	1.18	0.68	12.76	9.93
FMNH22776	180	<i>Eumectes murinus</i>	1.84	4.35	0.42	17.30	4.22	9.24	46%	5.25	6.60	4.58	5.05	1.35	1.55	10.27	6.75
FMNH212710	180	<i>Eumectes murinus</i>	1.43	6.19	0.23	19.40	5.71	11.12	51%	5.03	6.59	4.78	6.17	1.56	0.42	11.66	7.89
MZUSP8303	180	<i>Eumectes notaeus</i>	1.66	3.53	0.47	6.20	3.30	9.75	34%	4.85	5.37	4.69	4.76	0.52	0.61	10.34	8.04

APÊNDICE III

Tabela 01: Medidas morfométricas das vertebrae de *Corallius priscus*

Tombo	PRAn	CT-H	CT-L	CO-h	CO-l	H-h	L-l	PPZL-C	PPZ-L	ENL	ENA	ACN-A	HT	%	CVC	CVL	CVC/CVL
DMG-1332	4,4	3,16	3,46	3,15	3,44	0,01	0,02	3,94	2,73	5,18	5,74	12,16	6,42	89%	6,36	9,57	0,66
DMG-1333	10,3	2,63	2,58	2,38	2,54	0,25	0,04	3,33	2,24	4	1,71	6,75	5,04	34%	5,51	-	-
DGM1334a-R	11,6	1,76	2,31	1,75	2,28	0,01	0,03	-	-	-	1,75	6,45	4,7	37%	3,32	4,92	0,67
DGM1334a-R	-	-	-	4,14	4	-	-	2,23	1,34	1,63	-	-	-	-	-	-	-
DGM1334b-R	6,8	2,1	2,1	2	1,78	0,1	0,32	2,94	2,11	3,81	1,31	5,21	3,9	34%	3,04	-	-
DGM1334b-R	9,5	2,3	3,06	2,14	2,63	0,16	0,43	1,69	1,39	-	1,37	5,58	4,21	33%	2,74	3,98	0,69
DGM1334b-R	5,1	1,83	2,2	1,82	2,12	0,01	0,08	2,09	1,64	1,54	1,27	5,28	4,01	32%	2,75	4,13	0,67
DGM1334b-R	5,6	2,16	2,29	1,96	2,16	0,2	0,13	1,97	1,34	1,47	1,62	6,22	4,6	35%	-	-	-
DGM1334b-R	5,6	1,21	1,42	1,19	1,39	0,02	0,03	2,9	2,26	2,36	-	-	-	-	2,41	-	-
DGM1334b-R	9,9	2,16	2,32	1,98	2,08	0,18	0,24	1,97	1,84	2,38	1,21	5,01	3,8	32%	-	-	-
DGM1334b-R	7,3	2,45	2,53	2,16	2,38	0,29	0,15	1,92	1,62	2,19	2	6,93	4,93	41%	-	-	-
DGM1334c-R	11	-	-	3,78	4,14	-	-	-	-	3,2	3,75	10,42	6,67	56%	4,7	-	-
DGM1335a-R	11	4,05	4,32	3,5	4,19	0,55	0,13	3,79	2,93	4,89	4,53	11,61	7,08	64%	6,06	9,77	0,62
DGM1335d-R	6,8	-	4,14	3,43	3,81	-	0,33	2,71	1,74	-	2,72	10,15	7,43	37%	-	9,77	-
DGM1335d-R	10,5	3,64	3,93	3,59	3,92	0,05	0,01	-	-	-	-	-	-	-	5,81	7,61	0,76
DGM1335d-R	7,1	4,05	4,57	3,96	4,19	0,09	0,38	3,73	2,58	-	-	-	-	-	-	11,77	-
DGM1335d-R	13,3	5,07	6,17	4,41	5,1	0,66	1,07	4,2	2,58	-	3,36	13,73	10,37	32%	-	12,77	-
DGM1335d-R	8,5	4,29	4,69	3,74	3,74	0,55	0,95	3,37	2,75	-	-	-	-	-	-	-	-
DGM1335d-R	12	2,88	3,45	2,15	2,49	0,73	0,96	-	-	-	1,92	6,41	4,49	43%	-	14,77	-
DGM1335d-R	7,3	-	-	2,72	3,36	-	-	2,62	1,74	-	-	-	-	-	-	-	-
DGM1335d-R	7,3	-	3,03	2,64	2,98	-	0,05	2,31	1,5	-	2,23	8,49	6,26	36%	4,68	6,92	0,68
DGM1335d-R	0	3,88	4,63	3,81	4,53	0,07	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
DGM1335d-R	10	3,29	3,93	2,83	3,51	0,46	0,42	3,32	1,86	-	2,08	8,91	6,83	30%	5,06	8,15	0,62

DGM1335d-R	8,9	2,57	3,24	2,23	2,72	0,34	0,52	2,66	1,95	-	1,81	7,92	6,11	30%	-	-
DGM1335d-R	3,2	3,05	3,76	2,98	3,43	0,07	0,33	3,15	2,19	-	2,45	8,83	6,38	38%	4,83	7,03
DGM1335d-R	8,9	2,22	2,64	2,08	2,38	0,14	0,26	2,37	2,05	-	-	-	-	-	3,92	5,38
DGM1335d-R	8,6	3,88	4,63	2,34	2,53	1,54	2,1	-	-	-	-	-	-	-	3,96	5
DGM1335d-R	12,7	3,38	3,52	2,72	2,92	0,66	0,6	3,3	2,39	-	-	-	-	-	-	-
DGM1335d-R	13,2	-	2,35	1,82	2,34	-	0,01	1,35	1,07	-	-	-	-	-	-	-
DGM1335d-R	8,1	-	-	-	-	-	-	1,94	10,6	-	1,66	5,89	4,23	39%	-	-
DGM1335d-R	15,4	4,38	5,41	4,27	4,79	0,11	0,62	4,5	3,21	-	-	-	-	-	6,34	9,65
DGM1335d-R	-	4,1	4,81	3,36	4,53	0,74	0,28	3,97	3,27	-	3,06	11,47	8,41	36%	5,78	10,15
DGM1335d-R	9,5	-	4,05	2,83	3,59	-	0,46	2,91	2,28	-	-	-	-	-	4,79	-

Pranchas das vertebrae analisadas de *Corallus priscus*:

Figura 01 – Vista Frontal de DGM 1332-R (holótipo – 1 vert.), DGM 1333-R (2 vert.), DGM 1334a-R (2 vert.), DGM 1334b-R (7 vert.), DGM 1335a-R (1 vert.), DGM 1335b-R (1 vert.), DGM 1335c-R (1 vert.) e DGM 1335d-R (20 vert.);

Figura 02 – Vista Posterior de DGM 1332-R (holótipo – 1 vert.), DGM 1333-R (2 vert.), DGM 1334a-R (2 vert.), DGM 1334b-R (7 vert.), DGM 1335a-R (1 vert.), DGM 1335b-R (1 vert.), DGM 1335c-R (1 vert.) e DGM 1335d-R (20 vert.);

Figura 03 - Vista Lateral de DGM 1332-R (holótipo – 1 vert.), DGM 1333-R (2 vert.), DGM 1334a-R (2 vert.), DGM 1334b-R (7 vert.), DGM 1335a-R (1 vert.), DGM 1335b-R (1 vert.), DGM 1335c-R (1 vert.) e DGM 1335d-R (20 vert.);

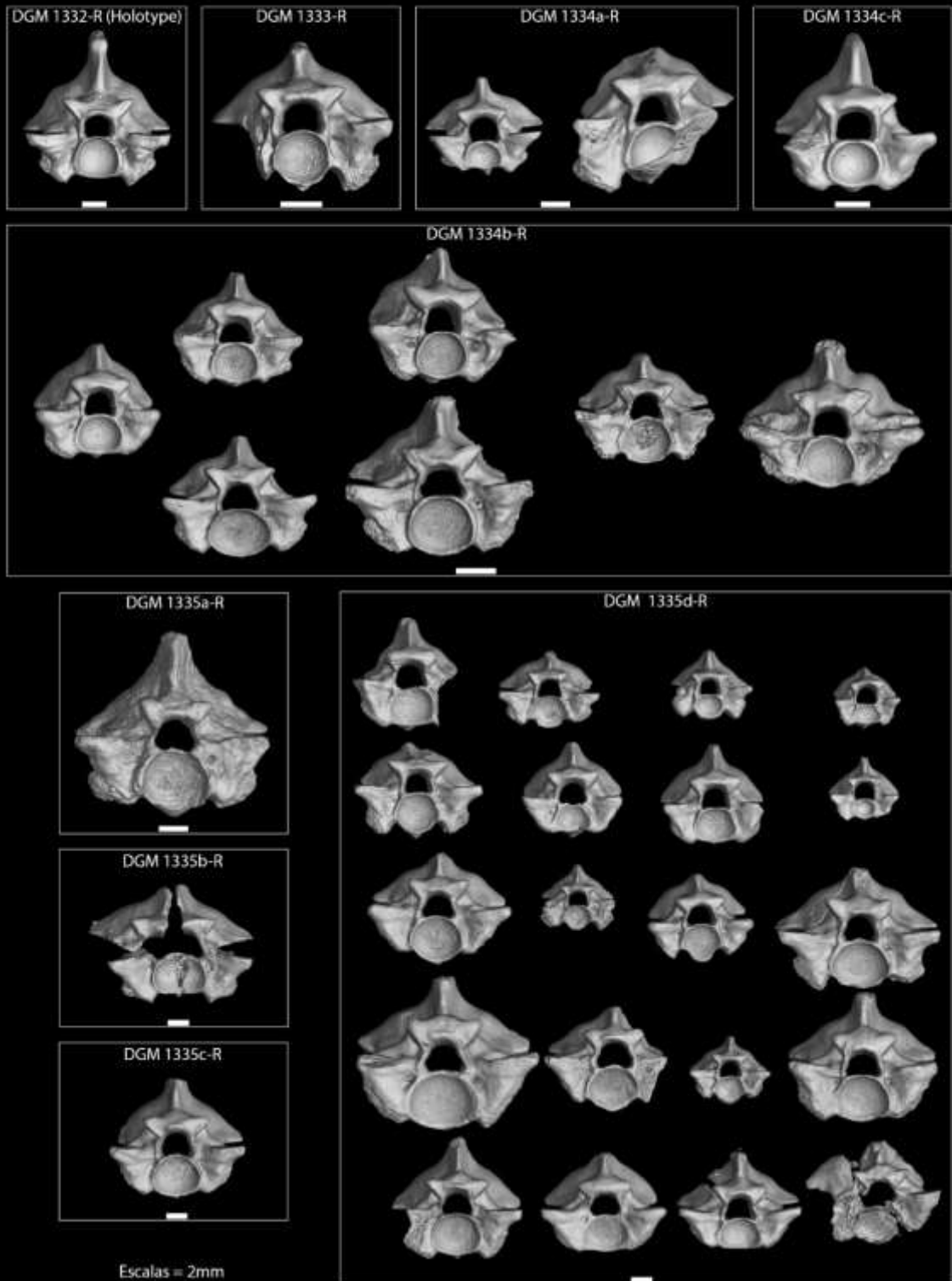
Figura 04 - Vista Dorsal de DGM 1332-R (holótipo – 1 vert.), DGM 1333-R (2 vert.), DGM 1334a-R (2 vert.), DGM 1334b-R (7 vert.), DGM 1335a-R (1 vert.), DGM 1335b-R (1 vert.), DGM 1335c-R (1 vert.) e DGM 1335d-R (20 vert.);

Figura 05 - Vista Ventral de DGM 1332-R (holótipo – 1 vert.), DGM 1333-R (2 vert.), DGM 1334a-R (2 vert.), DGM 1334b-R (7 vert.), DGM 1335a-R (1 vert.), DGM 1335b-R (1 vert.), DGM 1335c-R (1 vert.) e DGM 1335d-R (20 vert.);

AP.III
Fig.01

Corallus priscus

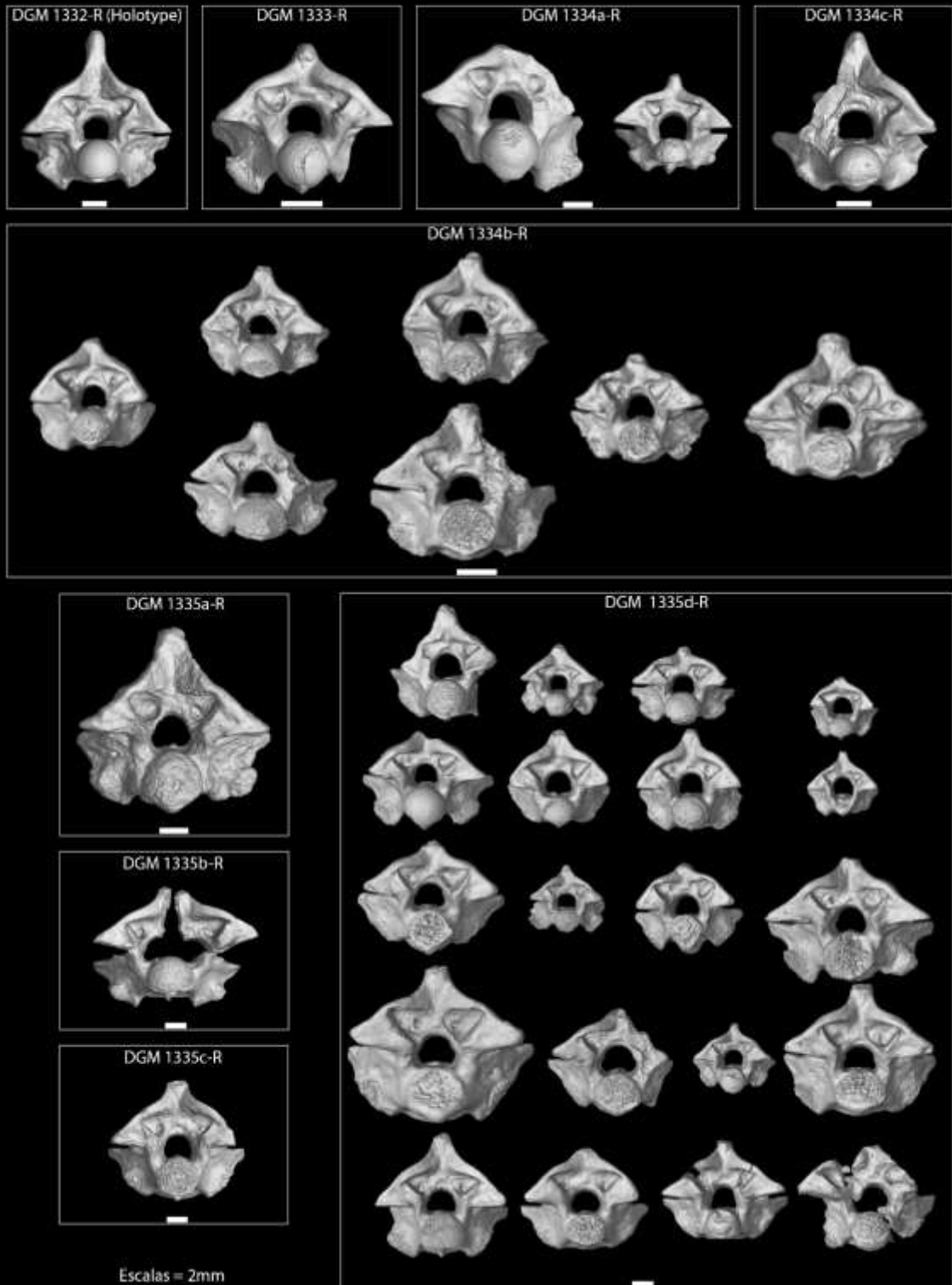
Vista anterior



AP.III
Fig.02

Corallus priscus

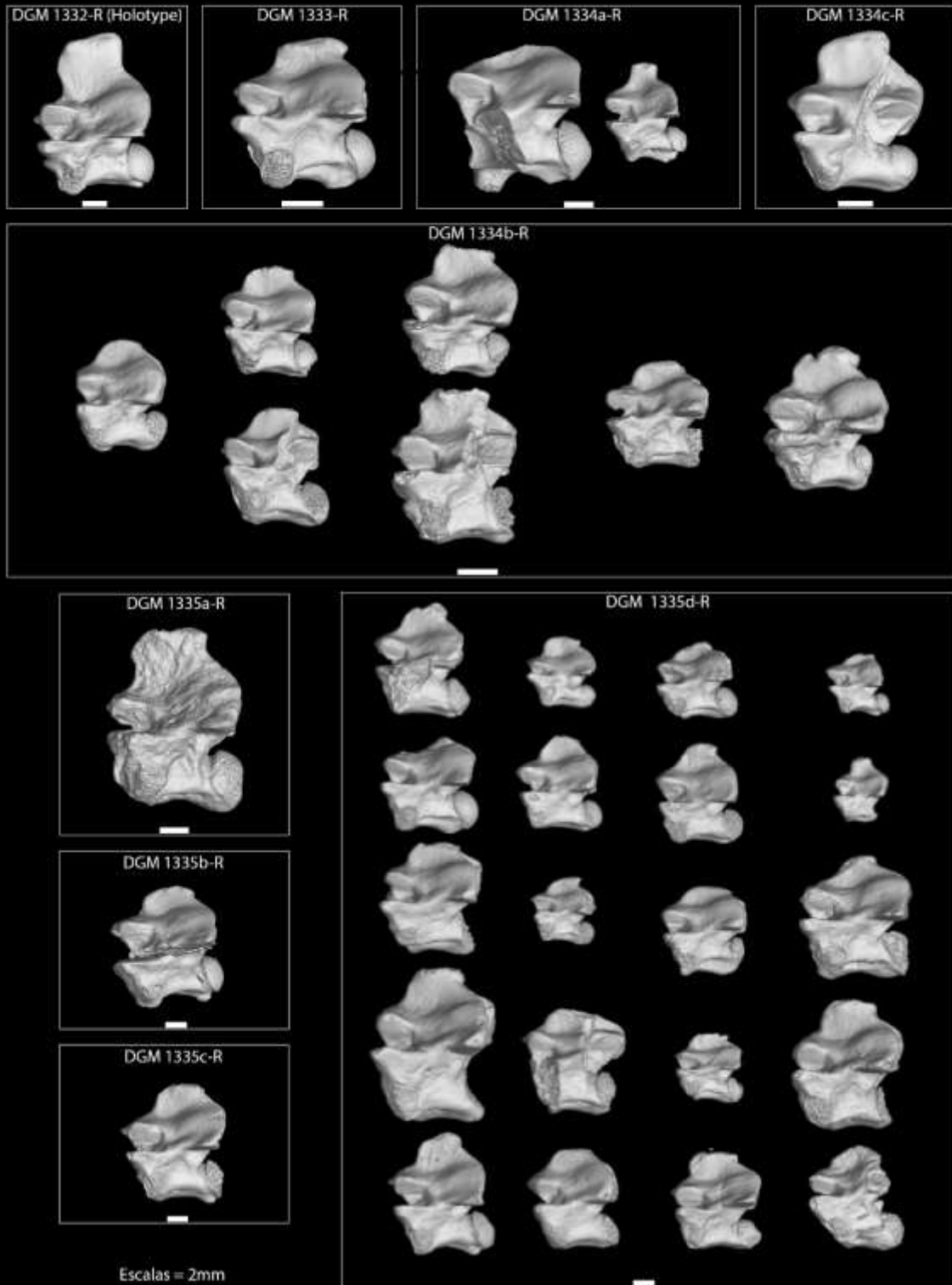
Vista posterior



AP.III
Fig.03

Corallus priscus

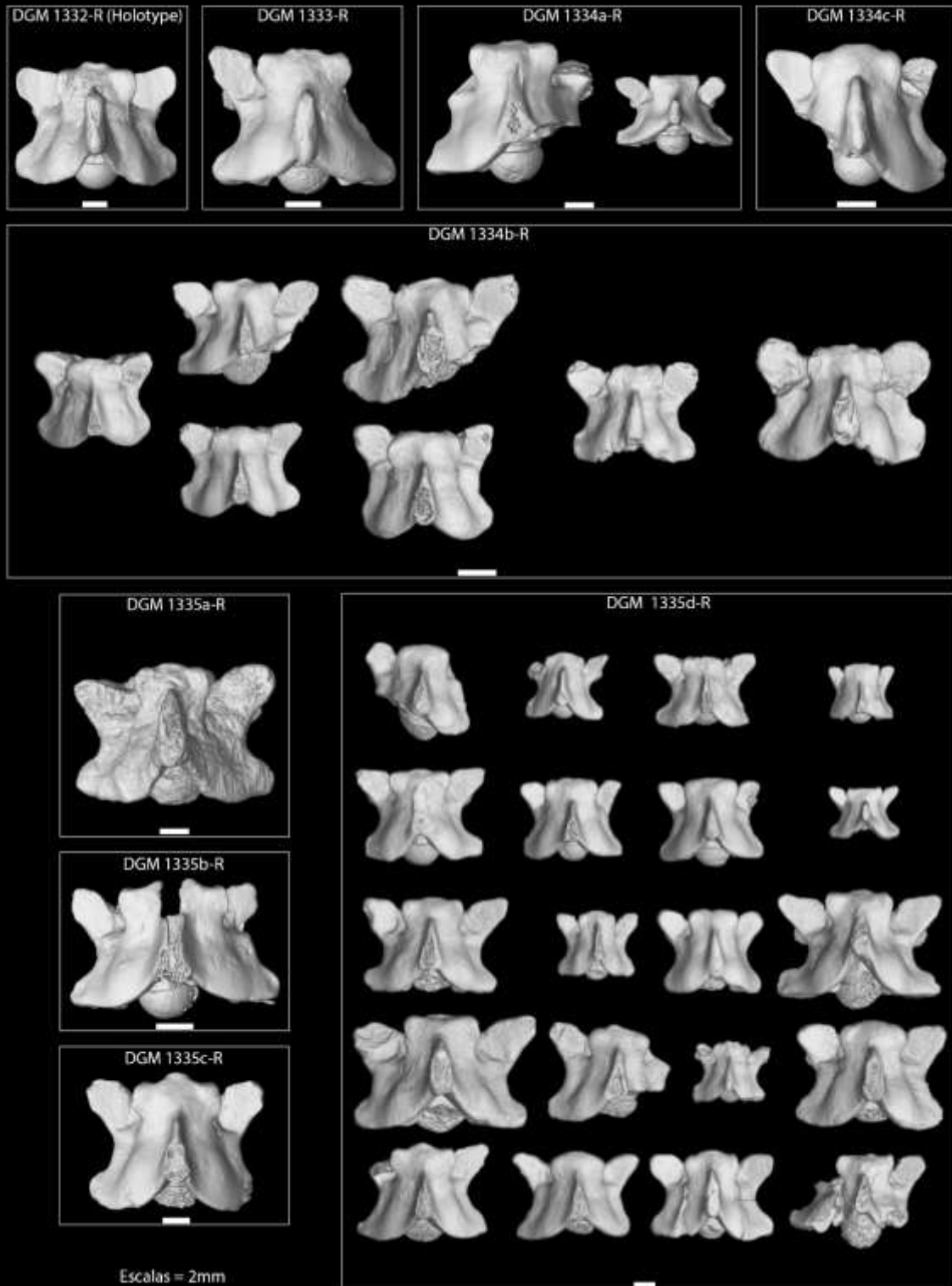
Vista lateral



AP.III
Fig.04

Corallus priscus

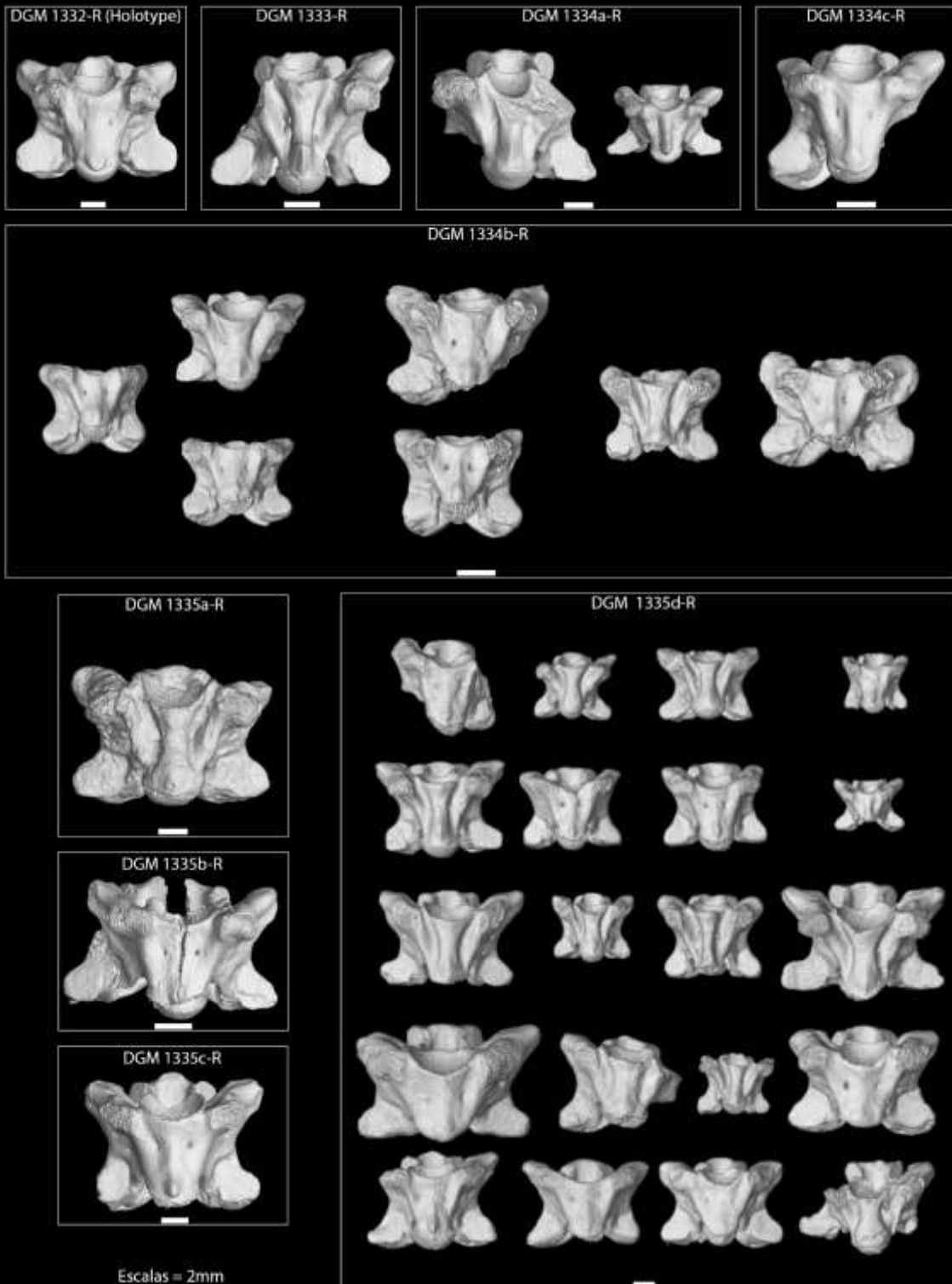
Vista dorsal



AP.III
Fig.05

Corallus priscus

Vista ventral



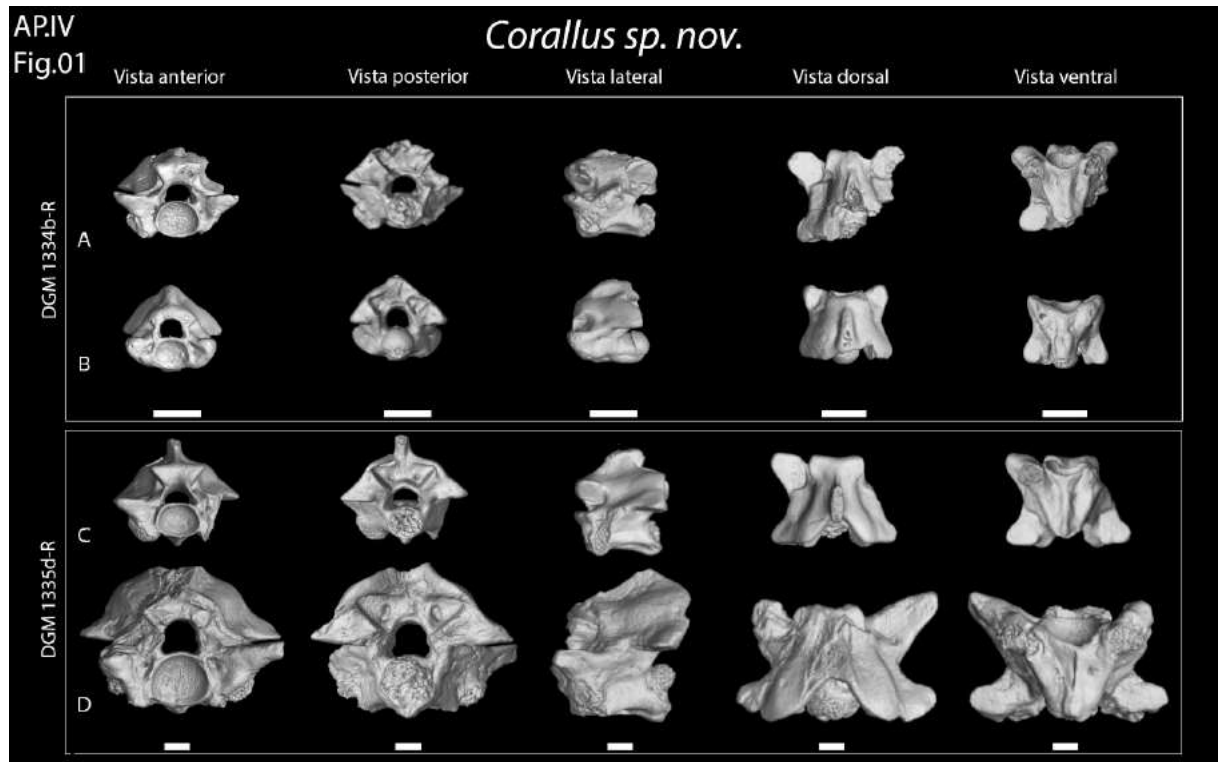
Apêndice IV

Tabela 01. Medidas morfométricas das vértebras de *Corallinus priscus*

Tombo	PRAn	CT-H	CT-L	CO-h	CO-l	H-h	L-l	PPZL-C	PPZ-L	ENL	ENA	ACN-A	HT	%	CVC	CVL	CVC/CVL
DGM1334b-R	13,5	2,75	3,09	2,47	2,85	0,28	0,24	1,6	1,13	-	2,06	7,29	5,23	39%	3	5,14	0,58
DGM1334b-R	8,1	1,47	1,71	1,37	1,47	0,1	0,24	-	-	-	-	-	-	-	2,11	2,95	0,72
DGM1335d-R	4,9	3,69	4,55	3,28	4,08	0,41	0,47	3,18	2,25	-	3,21	10,49	7,28	44%	6	8,23	0,73
DGM1335d-R	11,7	-	3,93	2,72	3,86	-	0,07	-	-	-	-	-	-	-	4,53	8	0,57

Prancha das vertebrae analisadas de *Corallus* sp:

Figura 01 – Cinco vistas das vertebrae de DGM 1334b-R (2 vert.) e DGM 1335d-R (2 vert.);



Apêndice V

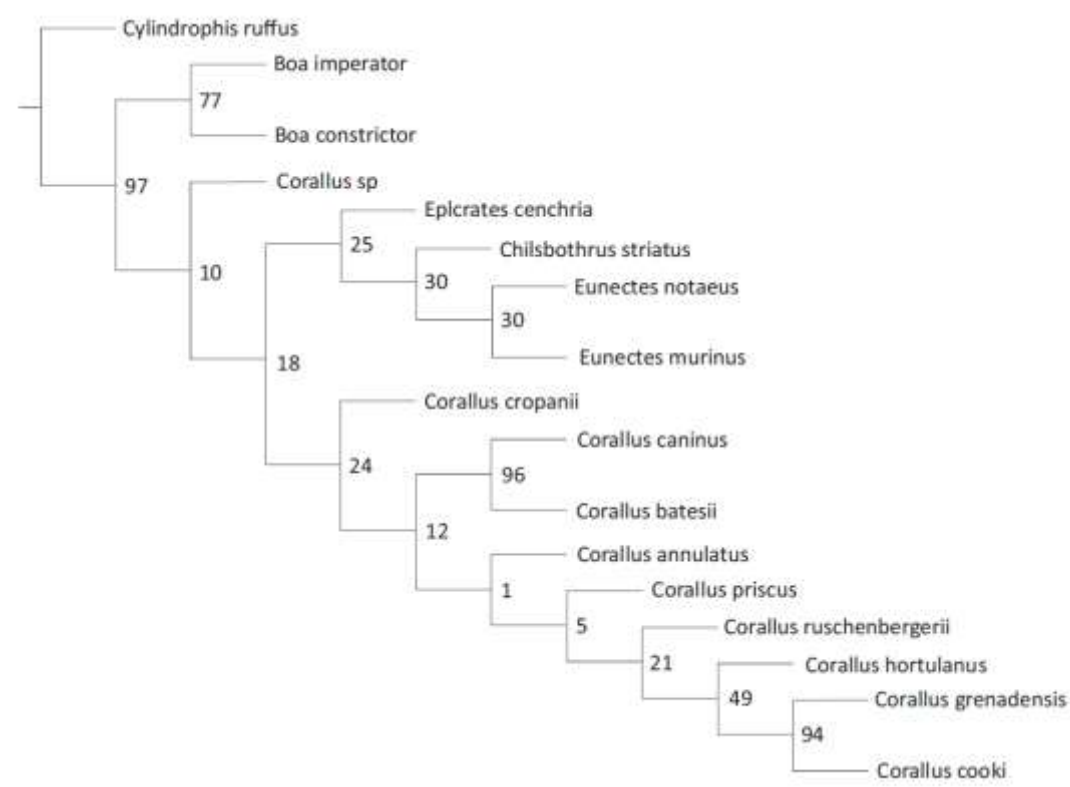


Figura 01. A árvore mais parcimoniosa obtida pela Análise Filogenética de Máxima Parcimônia de dados moleculares (nucleares e mitocondriais) e morfológicos do gênero *Corallus*. Valores entre os Ramos representam o suporte de Bremer.

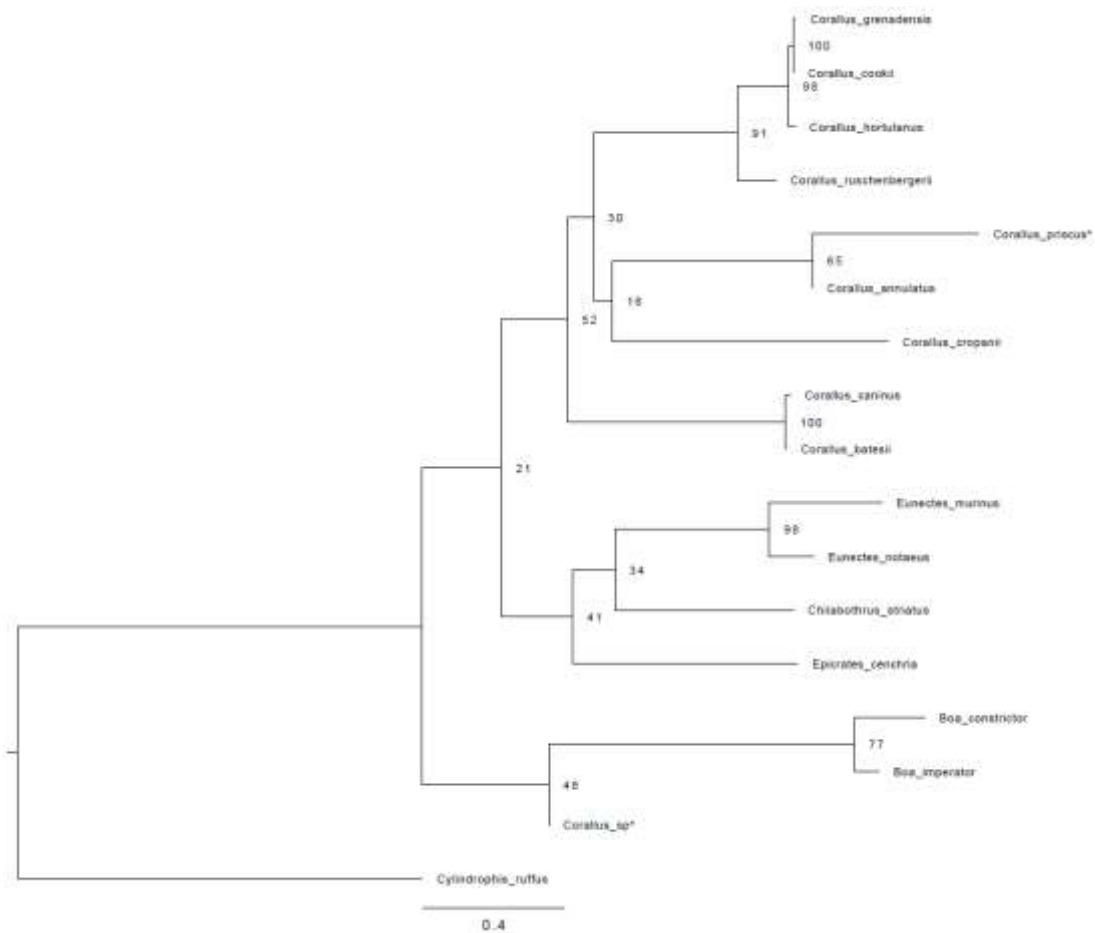


Figura 02. Árvore obtida pela Análise Filogenética de Máxima Verossimilhança de dados moleculares (nucleares e mitocondriais) e morfológicos do gênero *Corallus*. Valores entre os Ramos representam o suporte de Bootstrap.