# RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 05/09/2024.

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

João Miguel Alves Nunes

# **Comportamento defensivo de Jararacas**: uma abordagem ecológica e epidemiológica

São José do Rio Preto
2022

**Comportamento defensivo de Jararacas**:

uma abordagem ecológica e epidemiológica

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

Financiadora: CAPES

Orientador: Profª. Drª. Otávio Augusto Vuolo Marques
Coorientador: Profª. Drª.Selma Maria Almeida Santos

São José do Rio Preto
2022

Alves-Nunes, João Miguel.
Comportamento defensivo de Jararacas: Uma abordagem ecológica e epidemiológica / João Miguel Alves Nunes. -- São José do Rio Preto, 2022

Orientador: Otávio A.V. Marques
Coorientador: Selma M. Almeida Santos
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto

1. Otávio A.V. Marques. 2. Paulo S. Bernade. 3. RicardoJ. Sawaya. Comportamento defensivo de Jararacas: Uma abordagem ecológica e epidemiológica

João Miguel Alves Nunes

# **Comportamento defensivo de Jararacas**:
uma abordagem ecológica e epidemiológica

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre Mestrado acadêmico, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Otávio A. Vuolo Marques
UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto
Orientador

Prof. Dr. Ricardo Jannini Sawaya
UFABC

Prof. Dr. Paulo Sérgio Bernarde
UFAC

São José do Rio Preto
05 de setembro de 2022

## AGRADECIMENTOS

Sempre gostei de ler os agradecimentos dos trabalhos que lia. Mas acho que colocar em palavras aqui não chega nem perto do tanto que gostaria de agradecer certas pessoas.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 0001

Gostaria de agradecer ao meu Deus por ter me acompanhado e me dado saúde para realizar e continuar este trabalho (algo muito relevante para mim rsrsrsr). Agradeço a minha família, Alessandra Cristina (mãe), Reinaldo Murilo (pai), Beatriz (irmã), meus avós e tios, por serem pacientes comigo e me apoiarem nas aventuras e decisões que tomei.

Algumas pessoas foram fundamentais para que este trabalho ocorresse. O principal deles foi o Adriano Fellone. Um ser humano ímpar, justo e trabalhador. Como um técnico é o mais genial cientista que o laboratório de ecologia e evolução do Butantan teve e irá ter. Agradeço por ter percebido isso e tê-lo não só como colega de trabalho, mas amigo.

Agradeço a professora e co-orientadora Selma M. Almeida Santos. Como uma mãe, me abraçou e me acolheu num dos momentos mais difíceis e conturbados da minha relação no laboratório. Sempre demostrou apoio e me deu muito suporte com todas as minhas ideias malucas.

Agradeço ao meu Orientador, Otávio A.V. Marques. Muitas pessoas o criticam, porém, eu tive o prazer de poder conhecer mais dele e de sua trajetória e perceber como somos parecidos. Sou grato por ele ter me apoiado em tudo que propus, me deu suporte e respaldo para continuar trabalhando, mesmo depois de meu histórico de acidentes, obrigado pela confiança. Obrigado por ser um ótimo pesquisador e orientador.

Gostaria de agradecer outros professores que foram fundamentais para não só este trabalho, mas para mudar a minha carreira. Agradeço, ao professor Genoilson B. Alves, pois desde o ensino médio me incentivou e me mostrou esta carreira. Além disso, gostaria de agradecer aos professores Alexandre Adalardo de Oliveira; Adriana Maria Zanfortin Martini e Camila de Toledo Catanho por oferecerem uma das melhores disciplinas que existe e me moldar como um cientista, sempre falo que não tem palavras para agradecer o tanto que me ajudaram. Agradecer a professora Eliane Gonçalves de Freitas pois me ajudou no ínicio das minhas ideias confusas e fazer meus olhos brilharem com a carreira.

Além disso, gostaria de agradecer aos técnicos do laboratório como: Kelly, Cris, Cintia, Fabiano e Bruno, por terem tido uma grande paciência comigo e sempre estarem disponíveis para me ajudar.

Agradeço aos médicos e enfermeiros do hospital vital Brazil que me salvaram e me deram suporte durantes os acidentes que obtive realizando este trabalho.

Agradeço aos professores que fizeram parte da minha banca de qualificação e defesa, como Fausto Barbo (meu professor preferido na universidade), Leticia Sueiro, Carlos Medeiros (sempre fui seu fã, desde o hospital), Marcio Martins, Ricardo Sawaya (um dos professores mais incríveis e do bem que conheço) e ao Professor Paulo Sérgio Bernade que ainda não o conheci pessoalmente, mas admiro o seu trabalho.

*É entendendo a complexidade da natureza que podemos a simplicidade humana.*

## RESUMO

Uma das relações mais importantes entre os seres vivo na natureza é a predação. A partir dela é que surgem os comportamentos defensivos. Essa classe comportamental é amplamente abrangente e diversificada entre os répteis, principalmente entre as serpentes. As adaptações comportamentais para se defender sofrem influência de diversos fatores ambientais e intrínsecos aos animais, tornando-se um meio pelo qual a evolução pode agir. Além disso, é através de um destes comportamentos que desencadeiam os acidentes causados por serpentes peçonhentas. O objetivo deste trabalho foi entender o comportamento defensivo sob uma perspectiva ecológica e utilizá-lo como ferramenta no entendimento da epidemiologia de acidentes ofídicos. Com base nisso, o grupo *Bothrops* se tornou um excelente objeto de pesquisa. Dentro deste grupo, *Bothrops jararaca* é uma das serpentes de maior representatividade em acidentes ofídicos do país além de possuir uma história evolutiva de espécies relacionados que podem exercer influência no comportamento defensivo. *Bothrops insularis* e *Bothrops alcatraz*, são duas espécies endêmicas de ilhas, com origens e parentesco com *B. jararaca* semelhantes, porém possuem ecologias e pressões de predação diferentes. O trabalho foi divido em dois capítulos. O primeiro trata da associação entre fatores bióticos e abióticos no comportamento defensivo e padrões epidemiológicos, utilizando a *B. jararaca*. O segundo capítulo, visa entender se o comportamento defensivo da jararaca continental e as jararacas insulares sofre influência dos tipos de estímulos predatórios e como são os padrões comportamentais exibidos. Com base nisso, foi obtido um estudo do comportamento defensivo abrangente e relevante.

**PALVRAS-CHAVE:** Comportamento defensivo. Jararaca. Jararacas insulares. Epidemiologia. Ecologia

## ABSTRACT

One of the most important relationships between living beings in nature is predation. It is from these defensive behaviors arise from it. This behavioral class is wide-ranging and diverse among reptiles, especially snakes. The behavioral adaptations to defend themselves are influenced by several environmental factors and intrinsic to the animals, becoming a means by which evolution can act.  Furthermore, it is through one of these behaviors that accidents caused by venomous snakes are triggered. The objective of this work was to understand defensive behavior from an ecological perspective and use it as a tool to understand the epidemiology of ophidian accidents. Based on this, the *Bothrops* group became an excellent object of research. Within this group, *Bothrops jararaca* is one of the most representative snakes in ophidian accidents in the country, besides having an evolutionary history of related species that may influence defensive behavior. *Bothrops insularis* and *Bothrops alcatraz* are two endemic species of islands, with similar origins and kinship with *B. jararaca*, but with different ecologies and predation pressures. The paper is divided into two chapters. The first deals with the association between biotic and abiotic factors in defensive behavior and epidemiological patterns, using *B. jararaca*. The second chapter, aims to understand if the defensive behavior of the continental jararaca and the insular jararacas is influenced by the types of predatory stimuli and what the behavioral patterns exhibited are like. Based on this, a comprehensive and relevant study of defensive behavior was obtained.

**KEY WORDS:** Defensive behavior. Jararaca. Insular jararaca. Epidemiology. Ecology

# Sumário

# 1. CHAPTER 1: Association between defensive bite behavior and snakebite epidemiology: A new tool for understanding epidemiological data

## 1.2 INTRODUCTION

Snakebite is a potentially fatal disease caused by toxins in the bite of a venomous snake. About 4.5-5.4 million people are bitten annually by snakes worldwide (WHO, 2021). Snakebite has been classified by the World Health Organization (WHO) as a high-priority neglected tropical disease. Most of the research on snakebites is focused on venom - its properties, effects, and antidotes (LANCET, 2019). The rest focuses mainly on the analysis of incidence and individual risk factors (GUTIERREZ *et al*., 2017), however, studies related to snake ecology remain a less discussed topic.

Snakebite shares many epidemiological similarities with zoonoses. Understanding the ecology of hosts and vectors, as well as pathogens, has been critical to the control of zoonoses (MORRI *et al*., 2019). There is very little research that relates snake ecology to snakebites. The epidemiological understanding of ophidian accidents remains limited, which hinders efforts to accurately map, predict, and mitigate the risk of ophidian accidents (MORRI *et al*., 2019)). Therefore, a more dynamic understanding of the ecological determinants of venomous snakes will greatly enhance control. Developing the ability to interpret the impact of ecological, behavioral, and environmental parameters may provide new tools to reduce human-snake contact and prevent the impact of ophidian envenomation on communities (WHO, 2021).

One of the important ecological behavioral variables for the study related to snake bites is antipredator behavior.  However, to date, there has been no study that relates the two topics with the property. From the accidental encounter between a human and a snake, the snake will defend itself and may use one of its antipredator behavior mechanisms (biting) and poison the humans (GUTIERREZ *et al*., 2017). Therefore, when studying biting behavior, we are studying the event that generates the poisoning. This behavior is highly influenced by various intrinsic or environmental factors (STANKOWICH & BLUMSTEIN, 2005). Defensive tactics can change in frequency depending on body size (WHITAKER *et al*., 2000; SHINE et al., 2002), sex (SHINE *et al*., 2000; WEBB *et al*., 2001), aversive stimulus (SCUDDER & CHIZAR, 1977; LLEWELYN *et al*., 2010), body temperature (MORI & BURGHARDT, 2004; WHITFORD *et al*., 2020), and a variety of extrinsic factors (SHINE *et al*., 2000, 2002). These variables can influence the defensive repertoire in different ways, depending on the context and species of each snake.

*Bothrops jararaca* is the most common species occurring in the southeast region of Brazil, being responsible for the majority of accidents, about 90% of snakebite cases in the country (FRANÇA & MALAQUE, 2003; RIBEIRO & JORGE, 1997). Due to the diversification of environments of occurrence, cryptic coloration, and high relative abundance, *B. jararaca* has high representativeness of ophidian accidents in Brazil, being of great interest to public health (PUZZI *et al*., 2008). Sazima (1988, 1992) studying the defensive behavior of *B. jararaca* in the field suggested that the observed behavioral patterns of this species might coincide with the epidemiological data of snakebites, suggesting the study of the ecology of this species to understand and predict the epidemiological data.

Therefore, our goal is to analyze whether intrinsic and environmental aspects interfere with the defensive behavior of *B. jararaca*, and how this is associated with the epidemiology of both snakebites. More specifically, to analyze whether morphological properties, sex, life stage, and environmental aspects such as aversive stimulus, environmental temperature, and time of day interfere with the probability of attack and tolerance of *B. jararaca*. Furthermore, to investigate the association between data on the probability of strike of *B. jararaca* and the average number of snake bites caused by this species.

## 2.3.RESULTS

### 2.3.1. Escape behaviors

The behaviors of species belonging to the escape category were strongly influenced by the predatory stimulus. All species flee more frequently when confronted with a terrestrial predator (opossum) than with an avian predator (owl) ($z=5.233$; $p <0.0001$) (Fig. 2, top graphic). *Bothrops insularis*, independent of the predatory stimulus, showed a higher flee rate than the other species ($z=4.218$; $p<0.0001$), with a chance of fleeing about 85% higher than *B. jararaca*. Similar pattern was observed for the blunt escape data. All studied species fledged more when confronted with the terrestrial predatory stimulus ($z= 6.626$; $p <.0001$) (Fig.2 , middle graphic). *Bothrops. jararaca*, regardless of the predatory stimulus, had no clear difference in frequency when compared to *B. alcatraz* ($z= -0.999$; $p= 0.3177$ ). However, *B. insularis*, again, showed higher escape frequencies than the other species, with odds about 97% higher than *B. jararaca* ($z= 2.298$; $p= 0.0215$).

The cocking behavior showed results with different patterns. This behavior was influenced by the species type in different ways depending on the predatory stimulus. The dependence between variables was significant. *Bothrops insularis*, as well as *B. alcatraz*, showed no difference depending on the type of predatory stimulus (*B. insularis*- $z= 0.391$, $p= 0.9988$; *B. alcatraz*- $z=-1.169$, $p=0.8516$). However, the different predatory stimuli influenced the frequency of cocking of *B. jararaca* ( $z= -3,936$ ; $p<0.0001$).

## 2.5. REFERENCES

AMARAL A. Contribuição para o conhecimento dos ophideos do Brasil – Parte II: Biologia da nova espécie, Lachesis insularis. Memórias do Instituto Butantan 1: 40 – 44, 1921.

ARAUJO, M. S.; MARTINS, M. Defensive behaviour in pit vipers of the genus Bothrops (Serpentes, Viperidae). The Herpetological Journal, v. 16, n. 3, p. 297-303, 2006.

AUBRET, Fabien; MICHNIEWICZ, Radika J.; SHINE, Richard. Correlated geographic variation in predation risk and antipredator behavior within a wide-ranging snake species (*Notechis scutatus*, Elapidae). Austral Ecology, v. 36, n. 4, p. 446-452, 2011.

BARBO, Fausto E. et al. A new and threatened insular species of lancehead from southeastern Brazil. Herpetologica, v. 68, n. 3, p. 418-429, 2012.

BARBO, Fausto E. et al. Another new and threatened species of lancehead genus *Bothrops* (Serpentes, Viperidae) from Ilha dos Franceses, Southeastern Brazil. Zootaxa, v. 4097, n. 4, p. 511-529, 2016.

BLOMBERG, S.P, SHINE, R. Size-based predation by kookaburras (*Dacelo novaeguineae*) on lizards (*Eulamprus tympanum*: Scincidae): what determines prey vulnerability? Behav Ecol Sociobio l48:484-489, 2000.

BLUMSTEIN, Daniel T. Moving to suburbia: ontogenetic and evolutionary consequences of life on predator-free islands. Journal of Biogeography, v. 29, n. 5-6, p. 685-692, 2002.

BLUMSTEIN, Daniel T. The multipredator hypothesis and the evolutionary persistence of antipredator behavior. Ethology, v. 112, n. 3, p. 209-217, 2006.

BLUMSTEIN, Daniel T.; DANIEL, Janice C.; SPRINGETT, Brian P. A test of the multi-predator hypothesis: rapid loss of antipredator behavior after 130 years of isolation. Ethology, v. 110, n. 11, p. 919-934, 2004.

BURGHARDT, Gordon M.; GREENE, Harry W. Predator simulation and duration of death feigning in neonate hognose snakes. Animal Behaviour, v. 36, n. 6, p. 1842-1844, 1988.

BYERS, J. A. American Pronghorn: Social Adaptations and the Ghosts of Predators Past. Univ. Chicago Press, Chicago, IL.1997.

BYERS, John A. American pronghorn: social adaptations and the ghosts of predators past. University of Chicago Press, 1997.

CORDERO, G.A.R.; NICOLAS, R.A.B .Feeding habits of the opossum (Didelphis marsupialis) in northern Venezuela. Field Zool New Ser 39: 125–131, 1986.

COSS, Richard G. Effects of relaxed natural selection on the evolution. Geographic Variation in Behavior: Perspectives on Evolutionary Mechanisms, eds SA Foster and JA Endler (New York, NY, p. 180-208, 1999.

COSS, Richard G.; GOLDTHWAITE, Ronald O. The persistence of old designs for perception. Perspectives in ethology, v. 11, p. 83-148, 1995.

DIAS, C.A.R & PERINI, F.A.Biogeography and early emergence of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia, Mammalia). Zoologica Scripta 47(4). 2018.

GLAUDAS, X., WINNE, C. T., & FEDEWA, L. A. Ontogeny of anti-predator behavioral habituation in cottonmouths (*Agkistrodon piscivorus*). Ethology, 112(6), 608-615, 2006.

GREENE HW. Antipredator mechanisms in reptiles. In: Defense and life history (Gans C, Huey RB, eds). New York: Alan R. Liss; 1–134, 1988.

JACKSON, James F.; INGRAM III, William; CAMPBELL, Howard W. The dorsal pigmentation pattern of snakes as an antipredator strategy: a multivariate approach. The American Naturalist, v. 110, n. 976, p. 1029-1053, 1976.

JANZEN FJ, TUCKER JK, PAUKSTIS GL. Experimental analysis of an early life-history stage: Avian predation selects for larger body size of hatchling turtles. J Evol Biol13:947-954, 2000.

KAVALIERS, M. Responsiveness of deer mice to a predator, the short-tailed weasel: population differences and neuromodulatory mechanisms. Physiological Zoology, 63(2), 388-407, 1990.

LAHTI, David C. et al. Relaxed selection in the wild. Trends in ecology & evolution, v. 24, n. 9, p. 487-496, 2009.

LANGKILDE, Tracy; SHINE, Richard; MASON, Robert T. Predatory attacks to the head vs. body modify behavioral responses of garter snakes. Ethology, v. 110, n. 12, p. 937-947, 2004.

LLEWELYN, John; WEBB, Jonathan K.; SHINE, Richard. Flexible defense: Context-dependent antipredator responses of two species of Australian elapid snakes. Herpetologica, v. 66, n. 1, p. 1-11, 2010.

MACARRÃO, A. 2010. Avifauna da Ilha da Queimada Grande, SP: diversidade, estrutura trófica e sazonalidade. Unpublished MSc thesis, Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto, Brazil.

MAGURRAN, A. E. Geographic Variation in Behavior: Perspectives on Evolutionary Mechanisms. 1999.

MARQUES O. A. V., MARTINS M., and SAZIMA I.A jararaca da Queimada Grande. Ciência Hoje 31: 56-59, 2002.

MARQUES, Otavio Augusto Vuolo et al. A ilha das cobras: biologia, evolução e conservação da jararaca-ilhoa na Queimada Grande. 2021.

MARQUES, Otavio AV; MARTINS, Marcio; SAZIMA, Ivan. A new insular species of pitviper from Brazil, with comments on evolutionary biology and conservation of the Bothrops jararaca group (Serpentes, Viperidae). Herpetologica, v. 58, n. 3, p. 303-312, 2002b.

MARTINS, Marcio; MARQUES, Otavio AV; SAZIMA, Ivan. How to be arboreal and diurnal and still stay alive: microhabitat use, time of activity, and defense in Neotropical forest snakes. South American Journal of Herpetology, v. 3, n. 1, p. 58-67, 2008.

MEDRANO-VIZCAÍNO, Pablo. Predating behavior of the Laughing falcon (Herpetotheres cachinnans) on the venomous Amazonian pit viper Bothrops atrox (the use of roads as a prey source). BioRisk, v. 14, p. 25, 2019.

MELO PA, SUAREZ-KURTZ G. Release of sarcoplasmic enzymes from skeletal muscle by *Bothrops jararaca* venom: antagonism by heparin and by the serum of South American marsupials. Toxicon 26(1): 87–95. 1988.

MORI, Akira; BURGHARDT, Gordon M. Thermal effects on the antipredator behaviour of snakes a review and proposed terminology. Herpetological Journal, v. 14, n. 2, p. 79-87, 2004.

MUSCAT, EDELCIO; OLMOS, Fabio; ROTENBERG, ELSIE. *Salvator merianae* (black and white tegu) scavaging around the nests of *Fregata magnificens* (frigatebird). Herpetological Bulletin, v. 135, p. 36-37, 2016.

NEILL, W. E.  Induced vertical migration in copepods as a defense against invertebrate predation. Nature 345, 524—526.1990.

OLIVEIRA, Maria Ermelinda; SANTORI, Ricardo Tadeu. Predatory behavior of the opossum *Didelphis albiventris* on the pitviper *Bothrops jararaca.* Studies on Neotropical Fauna and Environment, v. 34, n. 2, p. 72-75, 1999.

PECKARSKY, B. L. & PENTON, M. A. Why do *Ephemerella nymphs* scorpion posture: a ‘‘ghost of predation past’’? Oikos 53, 185—193.1988.

PERALES J, MUÑOS R, MOUSSATCHE H . Isolation and partial characterization of a protein fraction from the opossum (*Didelphis marsupialis*) serum, with protecting property against the *Bothrops jararaca* venom. An Acad Brasil Cienc 58:155–162. 1986.

SAZIMA,I.Natural history of the jararaca pitviper,*Bothrops jararaca*, in southeastern Brazil,Pp. 199-216. In:J.A.Campbell & E.D. Brodie-Jr (Eds).Biology of Pitvipers.Selva, Tyler, Texas, 452p. 1992.

SCHALK, Christopher M.; COVE, Michael V. Squamates as prey: Predator diversity patterns and predator-prey size relationships. Food Webs, v. 17, p. e00103, 2018.

SCUDDER, Kent M.; CHISZAR, David. Effects of six visual stimulus conditions on defensive and exploratory behavior in two species of rattlesnakes. The Psychological Record, v. 27, n. 3, p. 519-526, 1977.

SEGHERS, B. H., SHAW, P. W., & CARVALHO, G. R. The behavioral diversity and evolution of guppy, *Poecilia reticulata,* populations in Trinidad. Advances in the Study of Behavior, 24, 155-202, 1995.

SHINE R, SUN L, FITZGERALD M, KEARNEY M. Antipredator responses of free-ranging pit vipers (*Gloydius shedaoensis*, Viperidae). Copeia 2002:843–850, 2002.

SHINE, R.; LEMASTER, M.P, MOORE, I.T, OLSSON, M.M, MASON, R.T. Bumpus in the snake den: effects of sex, size, and body condition on mortality of red-sided garter snakes. Evolution55:598-604, 2001.

SHINE, Richard et al. Effects of sex, body size, temperature, and location on the antipredator tactics of free-ranging gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*, Colubridae). Behavioral Ecology, v. 11, n. 3, p. 239-245, 2000.

SIQUEIRA, L. H., BANCI, K. R., & MARQUES, O. A. Seasonal activity of *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae): optimizing foraging while avoiding predators. South American Journal of Herpetology, 20(1), 67-74, 2021.

STANKOWICH, Theodore; BLUMSTEIN, Daniel T. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, v. 272, n. 1581, p. 2627-2634, 2005.

TUCKER, J.K, FILORAMO, N.I, JANZEN, F.J. Size-biased mortality due to predation in a nesting freshwater turtle, *Trachemys scripta*. Am Midl Nat141:198-203, 1999.

venom: antagonism by heparin and by the serum of South American marsupials. Toxicon 26(1): 87–95. 1988.

VITT, L.J. Ecological consequences of body size in neonatal and small-bodied lizards in the neotropics. Herpetol Monogr14:388-400, 2000.

WAGLER,J. Serpentum brasiliensium spcies novae. Franc.Seraph. Hubschmann, Monachii, 1824.

WHITAKER, P.B.; SHINE, Responses of free-ranging brownsnakes (*Pseudonaja textiles*:Elapidae) to encounters with humans. Wildl Res26:689-704, 1999.

WILGERS, Dustin J.; HORNE, Eva A. Spatial variation in predation attempts on artificial snakes in a fire-disturbed tallgrass prairie. The Southwestern Naturalist, v. 52, n. 2, p. 263-270, 2007.

WÜSTER W., DUARTE M. R., and SALOMÃO, M. G. Morphological correlates of incipient arboreality and ornithophagy in island pitvipers, and the phylogenetic position of . Journal of Zoology 266: 1 – 10, 2005

ZAHER, Hussam et al. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). PloS one, v. 14, n. 5, p. e0216148, 2019.