



Rodrigo Castellari Gonzalez

Variação Morfológica de *Corallus hortulanus* (Linnaeus, 1758)
(Serpentes: Boidae)

Orientador: Paulo Passos



Variação Morfológica de *Corallus hortulanus* (Linnaeus, 1758)
(Serpentes: Boidae)

Rodrigo Castellari Gonzalez

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientador: Paulo Passos

(Universidade Federal do Rio de Janeiro/ Museu Nacional)

Banca examinadora:

(Presidente): Prof. Dr. Paulo Gustavo Homem Passos

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Rio de Janeiro

2014

Dissertação desenvolvida no Setor de Herpetologia, Departamento de Vertebrados, Museu Nacional, Rio de Janeiro.

Prof. Orientador: Paulo Passos

Instituição: Museu Nacional, Rio de Janeiro / UFRJ

Ficha catalográfica:

Gonzalez, Rodrigo Castellari

Variação Morfológica de *Corallus hortulanus* (Linnaeus, 1758)

(Serpentes: Boidae). / Rodrigo Castellari Gonzalez – Rio de Janeiro: UFRJ/MN, 2014.

xxvi, 255. : il.; 31cm

Dissertação (Mestrado) – UFRJ/MN/ Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), 2014.

Orientação: Paulo Gustavo Homem Passos

Referências Bibliográficas: f. 201-225.

1. Morfologia. 2. Polimorfismo. 3. Morfometria. 4. Variação geográfica. 5. Taxonomia.
I. Passos, Paulo. II. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional. III.
Dissertações Variação Morfológica de *Corallus hortulanus* (Linnaeus, 1758)
(Serpentes: Boidae).

Dedico este trabalho a todos que em mim creram

e a todos aqueles que continuarão crendo

“Muchalinda era o Rei das Serpentes, e sendo um deus, ele sabia o que estava acontecendo. Então, quando Buddha se sentou sob sua árvore, o Rei das Serpentes rastejou para fora de sua toca, a metros e metros de distância dele, para prestar a homenagem da Natureza à Sabedoria. Então, uma grande tempestade soprou do oeste. A Cobra divina enrolou seu corpo ao redor do corpo mais que divino do homem, abriu seu capelo sobre sua cabeça e, pelos sete dias que sua contemplação durou, protegeu o Buddha do vento e da chuva. Então, lá ele se senta até hoje, com cobra sob ele, cobra sobre ele, simultaneamente consciente da cobra e da Luz da Clareza e sua identidade final.”

Aldous Huxley, “Island” (1962) – tradução RCG.

AGRADECIMENTOS

A seção de agradecimentos de um trabalho é volumosa é, sem dúvida, difícil de escrever. Na realidade, é uma seção ingrata, pois nem sempre é possível fazer o devido jus em apresentar todos os nomes aos quais se quer demonstrar gratidão. Aprendi isso ao tentar redigi-la.

Ao longo do desenvolvimento do trabalho, somos devorados por obrigações diárias, por tarefas diversas, prazos... e não nos damos conta de que inúmeras pessoas também participam da confecção do trabalho, mesmo que indiretamente.

Contribuições podem ser de naturezas diversas e todas as suas formas, por menores que sejam, acrescentam coisas ao seu crescimento profissional. Assim, se aprende não apenas a desenvolver o seu próprio trabalho, linha de pensamento e pesquisa, mas também aprende que não é possível fazer nada sozinho.

Perceber que há muitos para agradecer só ocorre quando chega o momento de verbalizar a contribuição que cada um teve nesse longo processo. Pensando em ser justo e não deixar ninguém de fora (embora eu seja ciente da impossibilidade), reuni esforços para listar todos aqueles que contribuíram com meu trabalho de forma direta ou não. Para isso, revirei agendas, telefones, e-mails, contatos em redes sociais, sites, currículos Lattes e a minha memória ruim.

Realmente, espero não ter deixado ninguém de fora e peço desculpas caso o tenha feito isso ou não dado o devido crédito a cada um.

Pelo acesso às coleções científicas e pelos empréstimos e envio de exemplares, agradeço aos curadores das coleções zoológicas: Ana L. C. Prudente (MPEG),

Anderson Guzzi (CZDP), Antônio J. S. Argôlo (UESC), Daniel Fernandes (ZUFRJ), Felipe F. Curcio (UFMT), Francisco L. Franco (IBSP), Giselle Cotta (FUNED), Gláucia Pontes (MCP), Guarino R. Colli (CHUNB), Gustavo H. C. Vieira (CHFPB), Hélio Q. B. Fernandes (MBML), Hipócrates de M. Chalkidis (FIT), Hussam Zaher (MZUSP), Luciana B. Nascimento (PUCMG), Márcio B. Martins (UFRGS), Miriam Camargo Guarnieri (UFPE), Moisés Barbosa de Souza (CCBN), Paulo Manzani (ZUEC), Paulo Passos (MNRJ), Paulo S. Bernarde (UFACF), Rejane Lira (UFBA), Renato Feio (MZUFV), Renato Gomes Faria (UFS), Rogério Bastos (UFG) e Ronaldo Fernandes (MNRJ).

Pelo auxílio técnico em laboratório e todo suporte dado durante as longas horas de trabalho, algumas vezes depois do horário, agradeço aos técnicos e/ou responsáveis das coleções zoológicas: André Braga (MZUSP), Carolina Mello (MZUSP), Daniela Coelho (UFBA), Fabrício Sarmento (MPEG), Isis C. Arantes (CHUNB), Pedro Pinna (MNRJ), Reginaldo Rocha (MPEG), Roberta R. Silva Leite (CZDP) e Tadeu Medeiros (UESC).

Pelas fotografias de exemplares de *Corallus hortulanus*, agradeço: Angelo C. M. Dourado, Adriano Maciel, Bodil Kajrup, Breno Hamdan, Carlos José Morais, Daniel Loebmann, Davor Vrcibradic, Diego J. Santana, Diego Meneghelli, Drausio H. Moraes, Fagner Delfim, Fernando R. S. da Silva, Gisele Wink, Giuseppe Puerto, Glauco Zeferino, Hans Mejlou, Henrique C. da Costa, Iuri Ribeiro Dias, Jorge A. L. Pontes, Juan Camilo Arredondo, Leandro A. Da Silva, Luis Alejandro Rodriguez, Manoela Woitovicz, Marcelo Duarte, Marco Sena, Paulo Bernarde, Paulo Machado, Pedro Peloso, Rafael Jonas, Rafael Pontes, Renan D. Moysés, Renato Bérnils, Renato Gaiga, Roberta R. Pinto, Rodrigo Salles, Robert Henderson, Silvia Cardoso, Sven O.

Kullander, Thais B. Guedes, Thiago B. da Silveira, Thiago Bilce, Thiago S. Soares, Uecson Suendel, William W. Lamar, Willianilson Pessoa e Vivian Trevine.

Por me receberem e darem abrigo, alimento, doces, comidas exóticas, transporte e caronas, lições sobre geografia e topografia local (para um cara perdido) e várias outras facilidades (e regalias) durante as minhas viagens pelo Brasil, serei eternamente agradecido a: André Lima (Brasília), Antônio J. S. Argôlo (Ilhéus), Mel de Oliveira Duarte (Belém), Paulo Gonçalves (São Paulo) e Pedro Sinisgalli (Brasília).

Por diversas contribuições diretas e fundamentais ao meu trabalho, agradeço: Ana Paula Motta (por ela mesma xerocar um artigo no Smithsonian para mim), Angele Martins (por me ensinar a preparação de hemipênis, diversos suportes laboratoriais e também por aturar minha impaciência durante as infinitas horas de preparação), Carol Calijorne (pelas revisões, críticas, sugestões, paciência e por estar sempre perto quando precisei), Daniel (Ictiologia MNRJ) (pelas críticas e sugestões), Daniel Bastos (pelo empréstimo de bibliografias, pinças, paquímetro, paciência), Délio Baêta (pelas revisões, críticas, sugestões e por me salvar em várias horas em que precisei!), Dione Seripierri (MZUSP) (pelas bibliografias raras), Fábio Hepp (pelas infinitas e inestimáveis conversas sobre métodos e idéias interessantes! Pelos livros emprestados), Francisco Franco (Kiko) (pelas críticas e sugestões), Jéssica Fratani (pelas traduções do Francês e momentos profundos de reflexão), Koen Lizen (pelas traduções do Holandês), Luciana Ramos (por me ensinar as técnicas de microscopia eletrônica e eventuais caronas), Manoela Woitovicz (pelas aulas de estatística multivariada, críticas, sugestões, por estar sempre por aqui quando precisei), Marcelo Duarte (pelas críticas e sugestões), Prof. Marcelo Britto (pelas críticas e sugestões), Prof. Marcos Raposo (pelas críticas e sugestões), Monica C. S. Cardoso (por algumas bibliografias), Paula Cabral (por trazer os exemplares do Acre), Paulo Machado (pelas bibliografias), Priscila Sartório (pelas

traduções do espanhol), Rafaella Garbin (pelo exemplar que buscou para mim, por diversas ajudas e críticas e dicas de confecção de mapas), Renato Bérnils (pelo envio de exemplares e bibliografias), Renato Gonzalez (pela ajuda com as coordenadas geográficas e mapas), Robert Henderson (pelo envio de dados, fotografias e discussões), Thais Guedes (pelos contatos de curadores, fotografias e dados dos exemplares do nordeste), Vivian Trevine (bibliografias, críticas, sugestões e ajudas diversas).

Agradeço aos três orientadores que tive na minha vida: Paulo Passos, por toda confiança depositada em mim para o desenvolvimento deste projeto, especialmente pelo respeito com que me tratou ao longo desses anos em que nos conhecemos. Obrigado!

Ao Francisco Franco (Kiko) por ter confiado em mim e por ter me dado à oportunidade de começar de fato no mundo da herpetologia, por ter defendido meus interesses (mesmo sem saber) durante os meus longos seis anos de Instituto Butantan. Além de todo respeito e humanidade inerentes a você. Qualidades que nunca serão esquecidas. Obrigado, meu caro!

Ao René D'Ávila, por ter me apresentado à primeira serpente (*Oxyrhopus guibei*) ainda quando eu tinha 10 anos de idade. Não tenho notícias mais de você, mas saiba que você foi o responsável pela ignição da vontade de ser um biólogo.

Aos amigos do Museu Nacional, por me receberem de braços abertos no Rio de Janeiro e terem provido muita conversa boa regada com café e biscoitos (bolachas), dentro de uma atmosfera amigável e (quase) sempre pacífica: Amaurício Lopes, Ana Paula Motta, Angele Martins, Bárbara C. Francisco, Roberta A. M. Fonseca, Breno Hamdan, Bruno Miranda, Prof. Bryan Jennings, Camila Mattedi, Carol Calijorne, Clarissa Canedo, Daniel B. Maciel, Délio Baêta, Fábio Hepp, Ivan Nunes, Izenita Brum, Jéssica Fratani, Prof. José P. Pombal Jr, Manoela Woitovicz, Marcos Bilate, Natacha

Nagatani, Paula Cabral, Paulo N. da Costa, Prof. Paulo Passos, Paulo R. Nascimento, Pedro Pinna, Rafael Pontes, Rafaela Garbin, Rodrigo Salles, Rodrigo dos Santos, Prof. Ronaldo Fernandes, Tainá F. dos Santos, Thiago Silva-Soares, Prof. Ulisses Caramaschi.

Agradeço aos meus amigos e família, por tudo que fizeram por mim, pelo incentivo, pela paciência com meu mau humor e por acreditaram que um dia isso poderia se realizar: Adriano de Castro, Adriano Maciel, Alê Veloso, Álvaro Monteiro, Ana C. Gonçalves, Ana Leite, André Lima, Carol Sinisgalli, Cathy Lima, César Santificetur, Claudia Gonçalves, Dani Gonçalves, Déia Bonvin, Dolores, Dondó Gonçalves, E. Maria Castellari Gonçalves, Elô Gonçalves, Fabiana Gonzalez, Fê Guarnieri, Felipe Kusnitzki, Felipinho Forcassin, Filipinho Gonzalez, Fred Menezes, G. Regina Castellari Gonçalves, Gabi Gonçalves, Giovana Bonvin, Gustavo T. Gonzalez, Guto Rezende, Homero Cassiano, Iara Araujo, Iná C. Gonzalez, Izabel Cassiano, Jacque D. Nunes, João, Lucas Sinisgalli, Luciana Oliveira, Maria Lucila, Marcelo Duarte, Marcelo Gonzalez, Marcelo Sinisgalli, Márcia Tosarelli, Marcos Marroney, Mariana Croce, Mariane Targino, Marina Guarnieri, Mário Guarnieri, Marise Gonçalves, Mauli Angelo, Miriam Ribeiro, Nice, Patrícia Fiorino, Paula Bolta, Paulo Cassio Gonçalves, Paulo Goldoni, Paulo Machado, Pedro Sinisgalli, Policarpo Castellari Gonçalves, Pri Nani, Pri Sartório, Priscilla Gonzalez, Rafael Gonzalez, Rail Guirar, Raphael Ambrico, Renata Guarnieri, Renato Gonzalez, Marcos Retzer, Rick Croce, Roberto Gonzalez, Roberto Koji, Rogério Gonçalves, Silvana Chrafranski, Silvia Rozsa, Silvia Sinisgalli, Tânia Marroney, Tati Kawamoto, Tati Mott, Terê Queiroz, Tia Edith (*in memoriam*), Tia Guiomar (*in memoriam*), Tia Jô, Tia Neide, Tia Suely, Tio Totico, Vagner Angelo, Valdeco Lopes, Vanessa Gonzalez, Vanessa Gonçalves, Vitor Gonzalez, Vivi Gonzalez, Vivi Trevine, Vô Henrique Castellari (*in memoriam*), Vô Henrique Gonzalez (*in*

memoriam), Vó Lourdes Castellari (*in memoriam*), Vó Lourdes Gonzalez (*in memoriam*), Willian Barbosa, Yana Magalhães e Yuri Basdadjian.

Agradecimentos especiais aos meus pais (Iná e Roberto), Cathy Lima, Maria Lucila, Miriam Ribeiro, Paulo Cassio, Paulo Machado, Tia Neide Gonzalez e Vivian Trevine. Vocês acreditaram em mim e (mesmo sem saber) me motivaram muito a continuar adiante.

Também especiais são: Adriano Vargas Freitas, Angele Martins, Carol Calijorne, Délio Baêta, Jéssica Fratani, Manoela Woitovicz e Rafael Silva: por todo suporte dado na chegada e ao longo da minha estadia no Rio. Vocês foram fundamentais dentro e fora do laboratório para a minha sanidade mental.

Não posso me esquecer de Mariana Croce, Rick Croce, Tânia Mara e Marcos Fecarotta, por segurarem uma onda brava por mim em São Paulo! Sem a ajuda de vocês, eu não conseguiria ir adiante.

Agradeço também A Universidade Federal do Rio de Janeiro e ao CNPq pela bolsa concedida (processo 130990/2012-4).

RESUMO

O gênero *Corallus* é composto por serpentes endêmicas da região Neotropical, que ocorrem desde a Guatemala até o sudeste do Brasil. O gênero conta atualmente com nove espécies válidas, todas arborícolas e apresentando diversas adaptações a esse hábito de vida. *Corallus hortulanus* é uma espécie bastante policromática e apresenta a distribuição mais ampla dentro do gênero. Um grande número de sinônimos está associado ao histórico da espécie devido, sobretudo, ao seu acentuado polimorfismo em caracteres morfológicos externos (*e.g.*, padrões de coloração e folidose). Nenhum estudo pretérito abrangeu a variação populacional da espécie a partir de um número de amostras geograficamente representativas e por meio do estudo padronizado de diversos complexos morfológicos não correlacionados entre si. Aqui se objetivou estudar a variabilidade de natureza sexual, ontogenética e geográfica de *C. hortulanus* ao longo de toda a sua área de dispersão por meio de análises quantitativas e qualitativas de caracteres de morfologia externa (folidose, morfometria, padrão de coloração, coloração da íris e micro-ornamentação de escamas) e interna (hemipênis), investigando a possível existência de estruturação e/ou diferenciação coesa em nível populacional. A partir de uma amostra numericamente e geograficamente representativa, constatou-se que *C. hortulanus* não apresenta dimorfismo sexual e que a espécie apresenta polimorfismo na folidose, coloração de íris, padrão de micro-ornamentação de escamas e hemipênis. Apesar de certa estruturação geográfica, todos os caracteres investigados não se apresentaram fixados em níveis populacionais e praticamente todos apresentam sobreposições entre as populações definidas *a priori*. Deste modo, não foi possível reconhecer linhagens evolutivas distintas dentro do conceito atual de *Corallus hortulanus*. Conclui-se, portanto, que *C. hortulanus* representa uma espécie polimórfica

em relação a todos caracteres examinados, o que sugere a manutenção de fluxo gênico inter-populacional e um processo de especiação ainda inacabado. Dada a sua ampla área de distribuição, a ocupação de nichos ecológicos relativamente restritos e o grande polimorfismo morfológico observado, especula-se que a coesão da espécie possa ser explicada pela dispersão e conexão entre populações, aparentemente isoladas, por meio das matas ciliares relacionadas à hidrografia.

Palavras-chave: variabilidade populacional, polimorfismos, cor da íris, micro-ornamentação de escamas, hemipênis, *Corallus hortulanus*

ABSTRACT

The genus *Corallus* is composed of endemic Neotropical snakes, occurring from Guatemala to southern Brazil. The genus currently comprises nine valid species, all arboreal and featuring several adaptations to this lifestyle. *Corallus hortulanus* is quite a polychromatic species and has the widest distribution within the genus. A large number of synonyms is linked to this species' history, mainly due to its accentuated polymorphism on external morphology (*e.g.*, colour patterns and pholidosis). No former study covered the population variation of this species from a geographically representative number of samples and through the standardized study of various morphological complexes not correlated amongst themselves. This study aimed to understand the sexual, ontogenetic and geographical variability of *C. hortulanus* throughout its distribution area through quantitative and qualitative analyses of external

morphological characters (pholidosis, morphometry, colour pattern, iris colour and scale micro-ornamentations) and internal (hemipenes), investigating the possible existence of structuring and/or cohesive differentiation at the population level. From a numerically and geographically representative sample, it was found that *C. hortulanus* does not show sexual dimorphism and that the species has polymorphism in pholidosis, iris colour, scale micro-ornamentation pattern and hemipenis. Despite some geographic structure, all investigated characters were not fixed in population level and virtually all characters show overlapping between the populations defined *a priori*. Thus, it was not possible to recognize distinct evolutionary lineages within the current concept of *Corallus hortulanus*. Therefore, it is concluded that *C. hortulanus* represents a polymorphic species for all characters examined, suggesting the maintenance of inter - population gene flow and speciation process still unfinished. Given its wide distribution area, the relatively restricted ecological niches and the large morphological polymorphism, it is speculated that the cohesion of the species can be explained by dispersion and connection between the populations, apparently isolated, through riparian vegetation related to hydrography.

Keywords: population variability, polymorphisms, iris color, micro-ornamentation of scales, hemipenes, *Corallus hortulanus*

SUMÁRIO

Introdução.....	001
Histórico taxonômico de <i>Corallus hortulanus</i>	006
Considerações acerca da série tipo.....	016
Objetivos.....	021
Material e métodos.....	022
Material.....	022
Métodos & técnicas.....	024
Dados geográficos.....	028
Sistemas de caracteres examinados.....	028
Caracteres de folidose.....	029
Caracteres morfométricos.....	034
Caracteres de coloração.....	038
Caracteres de micro-ornamentação de escamas.....	049
Caracteres dos hemipênis.....	052
Definição das unidades operacionais analíticas de <i>Corallus hortulanus</i>	055
Análises estatísticas.....	058
Análises quantitativas.....	058

Análises discriminantes.....	060
Análises de variância multivariada (MANOVA).....	064
UPGMA (<i>unweighted pair-group method using arithmetic averages</i>).....	065
Análises qualitativas.....	066
Padrão colorido do corpo.....	066
Padrão colorido da íris.....	067
Padrão de micro-ornamentação de escamas.....	068
Padrão dos hemipênis.....	068
Resultados.....	070
Análises quantitativas.....	070
Variabilidade sexual.....	070
Variação populacional de <i>Corallus hortulanus</i>	072
Variabilidade quantitativa de <i>Corallus hortulanus</i>	084
Análises qualitativas.....	090
Variação cromática do corpo em preservativo.....	090
Variação cromática da íris.....	103
Variação de micro-ornamentação de escamas.....	107
Variação hemipeniana.....	117
Implicações taxonômicas.....	122

Lista de sinônimos.....	123
Definição de <i>Corallus hortulanus</i>	126
Distribuição geográfica.....	127
As séries tipos de <i>Corallus hortulanus</i> e <i>Corallus enydris</i>	133
Discussão.....	136
Considerações acerca das espécies de <i>Corallus</i>	136
Variabilidade sexual.....	139
Variabilidade quantitativa de <i>Corallus hortulanus</i>	143
Variação cromática do corpo.....	149
Variabilidade cromática da íris.....	165
Variações na micro-ornamentação de escamas.....	168
Variações nos hemipênis.....	173
Considerações distribucionais e biogeográficas.....	181
Conclusões.....	195
Perspectivas futuras.....	198
Referências bibliográficas.....	201
Apêndice I – Material examinado.....	226
Apêndice II – Lista dos hemipênes examinados.....	236
Apêndice III – lista de escamas (<i>Oberhäutchen</i>) examinadas.....	237

Apêndice IV – lista das fotografias examinadas para a coloração da íris.....	238
Apêndice V – Detalhamento das variações dos caracteres de foliose nas	
populações de <i>Corallus hortulanus</i>	246
Platô das guianas.....	246
Base amazônica.....	249
Mata atlântica.....	252

LISTA DE FIGURAS

Foto da capa: *Corallus hortulanus*, procedente de Japungú, Santa Rita, PB. Foto: Fagner Delfim.

Figura 1 – 16ª prancha de Seba (1735), mostrando o exemplar de *Corallus hortulanus* (16 f. 1) retratado entre dois exemplares de *Imantodes cenchoa* (16 f. 2 & 3). Modificado de Seba (1735)..... 020

Figura 2 – Holótipos de *Boa enydris* (a) [Mus. Ad. Fr. NHRM no. Lin. 7] e *Coluber hortulana* (b) [Mus. Ad. Fr. NHRM no. Lin. 66]..... 020

Figura 3 – Caracteres de folidose avaliados na cabeça dos exemplares de <i>Corallus hortulanus</i>	031
--	-----

Figura 4 – Variáveis morfométricas aferidas na cabeça dos exemplares de <i>Corallus hortulanus</i>	036
--	-----

Figura 5 – Desenho esquemático do padrão de manchas do dorso da cabeça de <i>Corallus hortulanus</i>	040
--	-----

Figura 6 – Desenho esquemático do padrão de manchas região ventral da cabeça (regiões mentoniana e gular) de <i>Corallus hortulanus</i>	041
---	-----

Figura 7 – Desenho esquemático do formato das manchas dorsais principais de <i>Corallus hortulanus</i>	044
--	-----

Figura 8 – Desenho esquemático dos padrões de pigmentação da superfície ventral do corpo de <i>Corallus hortulanus</i>	045
--	-----

Figura 9 – Desenho esquemático dos padrões de pigmentação da superfície ventral da cauda de <i>Corallus hortulanus</i>	047
--	-----

Figura 10 – Desenho esquemático das contagens realizadas nas manchas dorsais completas (em números de escamas).....	048
Figura 11 – Regiões amostradas das escamas dorsais para a análise de micro-ornamentação.....	049
Figura 12 – Plot dos escores da análise discriminante para a amostra parcial do agrupamento (b).....	073
Figura 13 – Plot dos escores da análise discriminante para a amostra total do agrupamento (b).....	074
Figura 14 – Plot dos escores da análise discriminante para a amostra parcial do agrupamento (d).....	075
Figura 15 – Plot dos escores da análise discriminante para a amostra parcial do agrupamento (c).....	076
Figura 16 – Plot dos escores da análise discriminante para a amostra total do agrupamento (c).....	076

Figura 17 – Plot dos escores da análise discriminante para o agrupamento (c), com 1000 pseudorréplicas de <i>bootstrap</i>	079
Figura 18 – Plot dos escores da análise discriminante independente de tamanho para a amostra parcial.....	080
Figura 19 – Plot dos escores da análise discriminante independente de tamanho para a amostra total.....	080
Figura 20 – Plot de vetores direcionais da análise discriminante para a amostra total dos grupos Platô das Guianas (i), Base Amazônica (vii) e Mata Atlântica.....	081
Figura 21 – Plot de vetores direcionais da análise discriminante para a amostra parcial dos grupos Platô das Guianas (i), Base Amazônica (vii) e Mata Atlântica (viii).....	082
Figura 22 – Exemplar de <i>Corallus hortulanus</i> (MNRJ 23287), procedente de Ariquemes, RO, evidenciando a perda de pigmentação.....	091
Figura 23 – Variação no padrão colorido de <i>Corallus hortulanus</i> : Padrão I, II, III.....	097

Figura 24 – Variação no padrão colorido de *Corallus hortulanus*: Padrão IV, V, VI..... 102

Figura 25 – Variações cromáticas da íris de *Corallus hortulanus*..... 104

Figura 26 – Frequências de coloração de íris dos indivíduos amostrados para cada região de estudo..... 105

Figura 27 – Distribuição da coloração da íris de *Corallus hortulanus* obtida a partir das fotografias avaliadas neste estudo..... 106

Figura 28 – Padrão de micro-ornamentação das escamas ventrais de *Corallus hortulanus*..... 107

Figura 29 – Padrão de micro-ornamentação das margens celulares das escamas dorsais de *Corallus hortulanus*..... 108

Figura 30 – Distribuição dos tipos de margens celulares nos três grupos definidos de *Corallus hortulanus*..... 109

Figura 31 – Padrão de micro-ornamentação da superfície apical das escamas dorsais de *Corallus hortulanus*..... 110

Figura 32 – Distribuição dos tipos de micro-ornamentação da superfície celular apical da escama dorsal nos grupos definidos de *Corallus hortulanus*..... 111

Figura 33 – Padrão de micro-ornamentação da superfície medial das escamas dorsais de *Corallus hortulanus*..... 112

Figura 34 – Distribuição dos tipos de micro-ornamentação da superfície celular medial da escama dorsal nos grupos definidos de *Corallus hortulanus*..... 113

Figura 35 – Distribuição dos padrões de conexões entre as estrias na superfície celular medial da escama dorsal nos grupos definidos de *Corallus hortulanus*..... 114

Figura 36 – Padrão de micro-ornamentação da superfície basal das escamas dorsais de *Corallus hortulanus*..... 115

Figura 37 – Distribuição dos tipos de micro-ornamentação da superfície celular basal da escama dorsal nos grupos definidos de *Corallus hortulanus*..... 116

Figura 38 – Análise de agrupamentos (UPGMA) para os padrões de micro-ornamentação de escamas de 18 indivíduos analisados de *Corallus hortulanus*..... 117

Figura 39 – Variação hemipeniana de *Corallus hortulanus*..... 118

Figura 40 – Mapa político mostrando a distribuição de *Corallus hortulanus*..... 128

Figura 41 – Relação entre a distribuição de *Corallus hortulanus* e a hidrografia sul-americana..... 130

Figura 42 – Distribuição de *Corallus hortulanus* em relação aos biomas sul-americanos..... 131

Figura 43 – Distribuição de *Corallus hortulanus* em relação ao relevo sul-americano..... 132

Figura 44 – Exemplares da série tipo de *Boa hortulana* Linnaeus, 1758..... 134

Figura 45 – Região antero-superior da cabeça (focinho) mostrando a relação entre as escamas.....	137
--	-----

Figura 46 – Exemplo de variação ontogenética em <i>Corallus hortulanus</i>	156
--	-----

Figura 47 – <i>Corallus hortulanus</i> em vida, mostrando a variação laranja do padrão III.....	159
---	-----

Figura 48 – Evidência de prole heterogênea em <i>Corallus hortulanus</i>	161
--	-----

Figura 49 – Artefatos de preparação dos hemipênis de <i>Corallus hortulanus</i> causados pela condição dos órgãos quando da preservação dos exemplares (<i>sensu</i> Martins, 2012).....	177
---	-----

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Comparações entre as médias do CRC de *Corallus hortulanus* obtidas neste estudo (Análise 1 e Análise 2) e as médias obtidas no trabalho de Pizzatto & Marques (2007).....071

Tabela 2 – Matriz classificatória da análise discriminante para os três grupos definidos para a análise exploratória (c) compreendendo a amostra total.....077

Tabela 3 – Matriz classificatória da análise discriminante para os três grupos definidos para a análise exploratória (c) para a amostra parcial.....078

Tabela 4 – Valores de mínimo e máximo do intervalo de 95% calculado para as variáveis que mais contribuíram aos resultados das análises discriminantes nas populações examinadas no agrupamento (c)083

Tabela 5 – Variação observada nos caracteres merísticos entre as populações de *Corallus hortulanus* provenientes do Platô das Guianas, Base Amazônica e Mata Atlântica.....086

Tabela 6 – Variação observada nos caracteres morfométricos entre as populações de *Corallus hortulanus* provenientes do Platô das Guianas, Base Amazônica e Mata Atlântica.....088

INTRODUÇÃO

De forma geral, os boídeos se alimentam de vertebrados, que imobilizam e matam por constrição corporal (Dowling & Duellmann, 1978; Greene, 1997; Henderson & Powell, 2007; Pizzatto *et al.*, 2009), apresentam padrões de atividade predominantemente noturna ocupando diversos tipos de ambientes: fossorial (*e.g.*, *Eryx* spp.), terrestre (*e.g.*, *Epicrates* spp.), aquático (*e.g.*, *Eunectes* spp.) e arbóreo (*e.g.*, *Corallus* spp.) (Dowling & Duellmann, 1978; Pough *et al.*, 2001; Hutchins *et al.*, 2003). A reprodução é do tipo vivípara na maioria das espécies (exceto *Calabaria*, *Casarea* e alguma espécie de *Eryx*), com ninhadas variando de três a 80 filhotes (Pizzatto & Marques, 2007; Vitt & Caldwell, 2009), sem cuidado parental (Greene, 1997). O repertório defensivo dos membros da família, como um todo, não é muito variado, limitando-se a esconder a cabeça abaixo de corpo, vocalização através da passagem de ar pela traquéia, por meio de defecação e descarga das glândulas cloacais e mordidas (Greene, 1997; Hutchins *et al.*, 2003).

A família Boidae Gray, 1825 constitui uma irradiação basal da Infraordem Alethinophidia Hoffstetter, 1955 representada por seis linhagens distintas que, na última proposta de classificação (Pyrón *et al.*, 2013a), foi dividida em seis subfamílias: Boinae Gray, 1825 (ocorrendo no Novo Mundo, desde o México até a Argentina), Sanziniinae Romer, 1955 (endêmica de Madagascar), Candoiinae Pyron, Burbrink & Wiens, 2013 (distribuídas pelas ilhas do Indo-Pacífico e Oceania), Erycinae Bonaparte, 1831 (distribuídas pela África Subsaariana, região Mediterrânea da Europa e Oriente Médio), Calabariinae Underwood, 1976 (ocorrendo na América do Norte na região sul dos EUA) e Ungaliophiinae McDowell, 1989 (ocorrendo na América Central, desde o México até o

Panamá) (McDowell, 1987; McDiarmid *et al.*, 1999; Vitt & Caldwell, 2009; Pyron *et al.*, 2013a, b).

Os representantes da Família Boidae (*sensu* Pyron *et al.*, 2013a, b) podem ser caracterizados pelo seguinte conjunto de caracteres morfológicos: corpo robusto apresentando porte variando de pequeno a gigante (a menor espécie, *Eryx jayakari*, mede cerca de 30 cm e a maior, *Eunectes murinus*, cerca de 7 m); escudos cefálicos irregulares, grandes e diferenciados em algumas espécies; escamas dorsais lisas (exceto *Eryx conicus* e *Candoia aspera*) e em grande número (de 30 a 95); fileiras transversais de escamas dorsais se dividem e aumentam em número lateralmente, não envolvendo as fileiras mais inferiores; pupila elíptica vertical; receptores de infravermelho na região cefálica, que quando presentes estão encerrados em fossetas entre as escamas labiais; pulmões pares, sendo o pulmão esquerdo moderada ou totalmente desenvolvido; ossos pré-maxilares sem dentes e maxilares com dentes uniformes (áglifos); mandíbula com coronóide; crista supraoccipital bem desenvolvida; hipapófises posteriores ausentes; elementos vestigiais de cintura pélvica e esporões látero-cloacais (mais conspícuos nos machos) e vértebras caudais com arcos neurais simples (Underwood, 1967, 1976; Dowling & Duellmann, 1978; McDowell, 1987; Kluge, 1991, 1993; Ferrarezzi, 1994; McDiarmid *et al.*, 1999; Ferrarezzi & Monteiro, 2001; Pough *et al.*, 2001; Hutchins *et al.*, 2003; Vitt & Caldwell, 2009).

A taxonomia infragenérica dos boídeos Neotropicais permaneceu estagnada por muito tempo (Boulenger, 1893; Stimson, 1969; Dowling & Duellmann, 1978; McDiarmid *et al.*, 1999; Hutchins *et al.*, 2003; Henderson, 2005). Entretanto, o advento da sistemática molecular e o estudo sistemas alternativos de caracteres morfológicos (*e.g.*, morfologia de hemipênis), analisados qualitativa e quantitativamente, por meio de testes de hipóteses replicáveis, têm promovido grandes avanços na sistemática dos boídeos do Novo Mundo

(Henderson, 1997; Henderson *et al.*, 2001, 2009; Passos & Fernandes, 2009; Reynolds *et al.*, 2013). De forma que apenas o emprego de caracteres moleculares não tem sido mandatório para obtenção de hipóteses testáveis (Henderson, 1997; Henderson *et al.*, 2001, 2009; Passos & Fernandes, 2009).

A subfamília Boinae (*sensu* Pyron *et al.*, 2013a) conta atualmente com 29 espécies reconhecidas, alocadas nos seguintes gêneros: *Boa* Linnaeus, 1758 (uma espécie e aproximadamente 10 subespécies); *Chilabothrus* Duméril & Bibron, 1844 (10 espécies); *Corallus* Daudin, 1803 (nove espécies); *Epicrates* Wagler, 1830 (cinco espécies) e *Eunectes* Wagler, 1830 (quatro espécies) (Henderson & Powell, 2007; Passos & Fernandes, 2009; Henderson *et al.*, 2013; Reynolds *et al.*, 2013; Pyron *et al.*, 2013a).

Corallus constitui um grupo monofilético (Kluge, 1991; Henderson & Hedges, 1995; Henderson, 1997; Colston *et al.*, 2013), caracterizado pelo seguinte conjunto de caracteres: cabeça distinta do corpo; olhos grandes em relação ao tamanho da cabeça; dentes maxilares anteriores bastante alongados e direcionados posteriormente; escamas labiais com fossetas profundas; cabeça recoberta por pequenas escamas (exceto na região anterior, onde se encontram ao menos duas placas irregulares); presença de circumorbitais; escamas dorsais lisas; corpo fortemente comprimido lateralmente (exceto em *C. cropanii*); cauda longa e preênsil (exceto em *C. cropanii*); dorsais 29–77 no meio do corpo; ventrais 179–294 e subcaudais 51–141; algumas espécies apresentam variação ontogenética na coloração e acentuado policromatismo (Dowling & Duellmann, 1978; Henderson, 1993a; 1997, 2002; Greene, 1997).

Com exceção de *Corallus cropanii*, os representantes deste gênero possuem várias características convergentes ao hábito de vida arborícola, tais como: o formato da cabeça, corpo e cauda; o tamanho aumentado dos dentes maxilares anteriores; fossetas labiais

profundas e o tamanho dos olhos em relação ao tamanho da cabeça (Dowling & Duellmann, 1978; Henderson, 1993a; Henderson & Puerto, 1993; Greene, 1997; Colston *et al.*, 2013).

Atualmente o gênero conta com nove espécies distribuídas da Guatemala até o Sudeste do Brasil (estado de São Paulo): (1) *Corallus annulatus* (Cope, 1875) que ocorre em florestas de ombrófilas de baixada e de neblina da Guatemala à Colômbia; (2) *C. blombergi* (Rendahl & Vestergren, 1941) que ocorre na Amazônia Equatoriana a leste dos Andes; (3) *C. batesii* (Gray, 1860) ocorrendo na floresta Amazônica ao sul do Rio Amazonas e a oeste do Rio Negro da Colômbia ao Brasil; (4) *C. caninus* (Linnaeus, 1758) ocorrendo no Platô das Guianas ao norte do Rio Amazonas e leste do Negro; (5) *C. cookii* Gray, 1842 endêmica das ilhas de São Vicente no Caribe; (6) *C. cropanii* (Hoge, 1953) ocorrendo em regiões de Mata Atlântica no estado de São Paulo, Brasil; (7) *C. grenadensis* (Barbour, 1914) endêmica das ilhas do Banco de Granada no Caribe; (8) *C. hortulanus* (Linnaeus, 1758) ocorrendo em áreas de savana e floresta ombrófila densa nas Guianas e Amazônia (sul da Colômbia, sul da Venezuela, Equador, Peru, Bolívia e Brasil), com populações disjuntas na Amazônia e Mata Atlântica brasileiras; e (9) *C. ruschenbergerii* (Cope, 1875) ocorrendo desde florestas ombrófilas de baixada até florestas de neblina da Costa Rica a Venezuela (Henderson, 1993a, 1993b, 1993c, 1993d, 1997; Henderson & Puerto, 1993; McDiarmid *et al.*, 1996; Henderson *et al.*, 1995, 2001; Henderson & Powell, 2007; Henderson *et al.*, 2009; Machado-Filho *et al.*, 2011; Colston *et al.*, 2013).

Henderson (1997) estudou o complexo *Corallus hortulanus* a partir de caracteres morfológicos (dados merísticos, morfométricos e padrões de coloração), reconhecendo quatro espécies distintas: *Corallus hortulanus*, *C. ruschenbergerii*, *C. cookii* e *C. grenadensis*. De modo geral, estes táxons apresentaram acentuado polimorfismo e

variações ontogenéticas de coloração (Henderson, 1990, 1993a, 1997, 2002), fato que talvez explique seus históricos taxonômicos e nomenclaturais muito confusos (Cunha & Nascimento, 1993; Henderson, 1997).

Corallus hortulanus foi diagnosticada por Henderson (1997) por meio do seguinte conjunto de caracteres: 47–63 dorsais no meio do corpo; 105–137 subcaudais; 5–14 intersupraoculares; 0–9 infraloreais e 8–17 circumorbitais.

Todavia, apesar da amostra relativamente expressiva examinada por Henderson (1997) para alguns países da América do Sul (*e.g.*, Peru, $n = 74$), sua amostragem não foi geograficamente representativa para a Colômbia ($n = 8$), Equador ($n = 10$) ou mesmo para o Brasil ($n = 64$). Sendo que a questão de sub-amostragem em terras brasileiras é mais grave, dado que seria a região onde ocorre a maior parte da dispersão geográfica e abundância relativa de *C. hortulanus*. Por fim, desde o trabalho de Henderson (1997), nenhum outro estudo se propôs a avaliar a taxonomia desta espécie.

Dada ampla distribuição geográfica de *Corallus hortulanus* e o grande policromatismo que ocorre entre seus indivíduos, torna-se necessário um estudo morfológico abrangente a partir amostras geograficamente representativas e de sistemas alternativos de caracteres (*e.g.*, morfologia hemipeniana e micro-ornamentação de escamas), a fim de se avaliar sua variabilidade morfológica verificando a possível ocorrência de estruturação geográfica nos padrões de variabilidade observados e a eventual existência de táxons crípticos.

HISTÓRICO TAXONÔMICO DE *Corallus hortulanus*

Devido ao acentuado policromatismo da espécie, muitos dos sinônimos de *Corallus hortulanus* foram descritos com base em morfótipos diferentes, espécimes mal preservados, espécimes jovens e, até mesmo, a partir de espécies previamente descritas (McDiarmid *et al.*, 1996). Além disso, o histórico de *Corallus hortulanus* é entrelaçado aos das outras três espécies atualmente reconhecidas, as quais anteriormente foram consideradas subespécies de *C. hortulanus* (*C. ruschenbergerii*, *C. cookii* e *C. grenadensis*).

Os primeiros relatos acerca desta espécie são as ilustrações de Seba (1734, 1735) e o registro de Linnaeus (1754: 37) (*Coluber hortulanus*), contudo para efeitos taxonômicos, as primeiras descrições válidas são da 10ª edição do *Systema Naturae* de Linnaeus (1758) (ICZN, 1999, art. 3º), ainda que tenham sido igualmente baseadas nesses mesmos estudos prévios.

Linnaeus (1758: 215) descreveu *Boa enydri* a partir de um exemplar preservado na coleção do Museu de Geer (Carl de Geer), procedente da “América” (sem coletor). Esse exemplar foi descrito com base no padrão colorido como “*Variegatus colore griseo. Dentes inferiores longi*” (cor cinza variegada e dentes inferiores longos) e os dados de folidose se resumem a contagens de ventrais e subcaudais (respectivamente 270 e 105). O epíteto específico “*enydri*” é de origem grega e se refere à cobra d’água.

Ainda na 10ª edição do *Systema Naturae*, Linnaeus (1758: 215) descreveu *Boa hortulana*, mencionado sua localidade tipo como “América”. Para isso baseou-se em duas ilustrações de Seba (1735), que correspondem aos exemplares: “*Coluber [de] Tlehua seu*

Igneus perpulcher” (2T. 84 f.1) e “*Vipera paraguajana formosa*” (2T. 74 f.1) e, também, em um exemplar procedente da coleção do Museu Adolphi Friderici, nomeado como “*Coluber hortulanus*” por Linnaeus (1754: 37).

Boa hortulana também foi descrita pelo padrão de coloração “*Pallida maculis lividis cuneiformibus, Caput areolis luteis horti insstar*” (manchas pálidas cuneiformes e cabeça com áreas amarelas, como um jardim) e com poucos dados de folidose (ventrais 290 e subcaudais 128) (Linnaeus, 1758: 215). A referência a “jardim” é a origem do nome “*hortulana*” e crê-se que foi a partir dela que o termo inglês “*gardenboa*” foi cunhado por Shaw (1802) (McDiarmid *et al.*, 1996). A 12ª Edição do *Systema Naturae* (Linnaeus, 1766: 274) traz o mesmo texto, sem quaisquer alterações.

Outros dois exemplares de Seba foram descritos por Laurenti (1768): “*Anguis de Cencoatl, Americanus, Venustissimus*” (Seba, 1735: 18, T. 16. I) e “*Vipera, Africana, convoluta*” (Seba, 1734: 89, T. 54. II). Laurenti (1768) descreveu esses exemplares no gênero *Vipera*, respectivamente: *Vipera bitis* (localidade tipo: Brasil) e *V. madarensis* (localidade tipo: “Islè Madere”).

Dentes alongados na região anterior da boca é uma característica do gênero *Corallus* (Henderson, 1993a; Stafford & Henderson, 1996). A primeira vista, esses dentes se assemelham a dentes peçonhentos, portanto, é possível que essa seja a razão que levou Seba (1734) a chamar seus exemplares de “*Vipera*” e Laurenti (1768) a descrevê-los no gênero *Vipera*. A crença de que esses dentes eram peçonhentos foi citada, inclusive, por Daudin (1803a).

Em seguida, os exemplares de Laurenti (1768) foram alocados no gênero *Coluber* por Gmelin (1788: 1092): *Coluber madarensis* (*Vipera madarensis*) e *C. bitis* (*V. bitis*), porém o mesmo texto de Linnaeus (1758) foi mantido para *Boa enydri*s e *B. hortulana*.

Em 1790, Merrem fez uma descrição morfológica de outro exemplar de *Corallus hortulanus*. Embora ciente do trabalho de Linnaeus (1758), o autor acreditou que seu exemplar diferia de *Boa enydri*s e *B. canina*, crendo se tratar de uma nova espécie. Todavia, associou apenas um nome vernacular a ele: “*Stumpfköpfiger Schlinger*” (serpente de cabeça oblonga).

Sentzen (1796: 53) descreveu *Boa Merremii*, sem fornecer informações relevantes (como designação de holótipos ou referências) além da escutelação ($240-64 = 304$). Este trabalho permaneceu pouco conhecido, até ser citado na lista de sinônimos de *Corallus enydri*s por Forcart (1951). O homônimo *Boa merremi* Schneider, 1801, por sua vez, foi descrito a partir de “*Stumpfköpfiger Schlinger*”.

Merrem (1821) notou que as contagens de *Boa Merremii* Sentzen, 1796 eram diferentes daquelas de “*Stumpfköpfiger Schlinger*” (284–109) e do homônimo *Boa merremi* Schneider, 1801 (descrito a partir de “*Stumpfköpfiger Schlinger*”). McDiarmid *et al.*, (1996) ressaltaram que as contagens de *Boa merremii* Sentzen, 1796 também não correspondiam à amplitude de variação de *Corallus hortulanus* (250–294/94–133) (*sensu* Henderson, 1993d). E como os valores são relativamente mais baixos ($240-64 = 304$), suspeitaram que o exemplar em questão se trate de um Viperídeo. Deste modo, aliado à ausência de holótipo, McDiarmid *et al.* (*op. cit.*) atribuíram a esta espécie o status de “*Nomen dubium*”. Por outro lado, *Boa merremi* Schneider, 1801 foi baseada em um exemplar de *Corallus hortulanus*, por isso ele foi considerado o homônimo primário de *Boa merremii* (McDiarmid *et al.*, 1996, 1999).

A grafia dos homônimos *Boa merremii* Sentzen, 1796 e *Boa merremi* Schneider, 1801 causaram outras confusões ao longo do histórico taxonômico da espécie, por exemplo, Wagler (1830: 167) alocou [*Xiphosoma*] *merremii* Schneider, 1801 (*lapsus*) entre os sinônimos de *Xiphosoma*, grafando o nome com dois “is”. O mesmo foi feito por Duméril & Bribon (1844), quando citaram *Boa merremii* Schneider, 1801 (*lapsus*).

Além de *Boa merremi* Schneider, 1801, *Boa ambleocephala* Donndorff, 1798 também foi descrita a partir de “*Stumpfköpfiger Schlinger*” de Merrem (1790). Curiosamente, Bechstein (1802: 46) descreveu *Boa obtusiceps* baseado tanto em “*Stumpfköpfiger Schlinger*” (Merrem, 1790), como em *Boa ambleocephala* Donndorff, 1798. McDiarmid *et al.*, (1996) apontaram que as diversas descrições de espécies baseadas em “*Stumpfköpfiger Schlinger*” podem ter sido tentativas de atribuir um nome à “nova forma desconhecida” (*unbekannte Art*) de Merrem (1790).

Em seguida, Daudin (1803a) descreveu o gênero *Corallus* para acomodar *C. obtusirostris* reconhecendo a distinção entre os gêneros *Boa* e *Corallus* por meio da presença de escamas simples sob o pescoço e ausência de presas inoculadoras em *Boa*, enquanto *Corallus* teria escamas duplas e “presas inoculadoras”. Baseado nisso, Daudin (1803b) descreveu dois espécimes de *Corallus hortulanus* em gêneros diferentes: *Boa elegans* (p.123) (tendo o Suriname como localidade tipo) e *Corallus obtusirostris* (p. 259) (sem localidade tipo estabelecida), tendo como base o “*Stumpfköpfiger Schlinger*” de Merrem (1790), bem como em *Boa merremi* de Schneider (1801). Convém ressaltar que *Corallus obtusirostris* Daudin, 1803b se configura como a espécie tipo do gênero *Corallus* por monotipia (Forcart, 1951; McDiarmid, 1996).

McDiarmid *et al.* (1996) ressaltaram que Daudin (1803b) considerou que *Boa enydris* e *B. hortulana* se tratavam de espécies distintas, porém apontou que várias ilustrações de Seba (1734, 1735) retratavam *B. hortulana* com diferentes nomes.

McDiarmid *et al.* (1996), portanto, acreditaram que Daudin (1803b) descreveu *Boa elegans* por questionar os limites taxonômicos de *Boa hortulana*, assim como o faria Wagler (1824) com *Xiphosoma ornatum* e *X. dorsuale* (comentados abaixo).

Oken (1816: 277) descreveu *Draco hortulanum*, que seria posteriormente alocado na sinonímia de *Corallus hortulanus*, por Boulenger (1893). Todavia, grande parte desta obra de Oken (1816, v. 3) foi rejeitada pela Opinião 417 (ICZN, 1956), principalmente pela ausência de nomes binominais e uso de nomes vernaculares (ICZN, 1956; McDiarmid, 1996). Adicionalmente, neste caso, o nome já era ocupado por um gênero lineano, cuja espécie tipo é *Draco volans* Linnaeus, 1758. Desta forma, a descrição descumpriria o princípio da prioridade (o artigo 24.2, ICZN, 1999).

Wagler (1824) criou o gênero *Xiphosoma* baseado principalmente na ausência de esporão látero-cloacais dos exemplares, o que os diferenciaria do gênero *Boa* Linnaeus, 1758. Sabe-se, no entanto, que os esporões látero-cloacais são menos conspícuos em fêmeas e jovens (Hoge, 1947; Pizzatto & Marques, 2007) detalhe talvez desconhecido pelo autor. Wagler (1824) descreveu duas espécies para o gênero: *Xiphosoma dorsuale* (localidade tipo é “Rio Amazonas, Brasil”) e *X. ornatum* (localidade tipo “Rio Solimões, Brasil”). Embora, tenha descrito esses dois sinônimos, no mesmo trabalho Wagler apontou que vários espécimes de *Boa hortulana* foram usados por Seba (1734, 1735) em suas figuras.

O holótipo de *Xiphosoma ornatum* é um jovem (CT = 346+110 mm), com padrão de coloração juvenil e o lectótipo de *Xiphosoma dorsuale* é uma fêmea adulta (CT = 1152+320) (Hoogmoed & Gruber, 1983; Franzen & Glaw, 2007). Frente ao fato de que *Xiphosoma ornatum* é representada por um jovem e assumindo que o exemplar de *X. dorsuale* da descrição original é uma fêmea, pode-se conjecturar que a ausência de esporões látero-cloacais podem também ter levado Wagler a descrever essas espécies.

Convém ressaltar que, a designação do lectótipo por Hoogmoed & Gruber (1983), foi baseada em um exemplar coletado por Spix e que se enquadrava na descrição original de Wagler (1924).

Fitzinger (1826a) alocou as duas espécies lineanas no gênero *Xiphosoma* Wagler, 1824: *Xiphosoma hortulana* e *X. enydris* e sugeriu que *X. ornatum* e *X. dorsuale* eram variações de *Xiphosoma hortulana*. A concordância de gênero foi corrigida em Fitzinger (1826b) para: *X.[iphosoma] hortulanum*.

Baseado nas variações de esporões látero-cloacais, Reuss (1834: 129) rejeitou o gênero *Xiphosoma* Wagler 1824 e resgatou o gênero *Boa* Linnaeus, 1758 descrevendo *Boa modesta*, com localidade tipo em Ilhéus, Bahia, Brasil. Este se configura como o primeiro registro da espécie para a Mata Atlântica.

Embora, Shaw (1802) tenha apontado semelhanças entre *Boa enydris* e *Boa hortulana* (corpo comprimido lateralmente e padrão de desenhos), ele não tomou atitudes taxonômicas. Somente em 1837, Schlegel sugeriu que *Boa enydris* Linnaeus, 1758 seria uma variedade de *Boa hortulana* Linnaeus, 1758 (McDiarmid *et al.*, 1996). Schlegel (1837: 392) resgatou *Boa hortulana* Linnaeus, 1758 e listou os seguintes sinônimos para a espécie: *Boa enydris* Linnaeus, 1758; *Boa elegans* Daudin, 1803; *Boa merremi* Schneider, 1801; *Boa modesta*, Reuss 1834; *Corallus obtusirostris*, Daudin 1803; *Vipera bitis* Laurenti, 1768; *Vipera madarensis* Laurenti, 1768; *Xiphosoma dorsuale* Wagler, 1824 e *Xiphosoma ornatum* Wagler, 1824.

Cinco anos mais tarde, Gray (1842: 42) reconhecendo o gênero *Corallus* Daudin, 1803, se baseou em diferenças de coloração e números de escamas loreais para descrever duas espécies: *Corallus maculatus* (localidade tipo: Berbice, Guiana) e *C. cookii* (localidade tipo: América).

Duméril & Bibron (1844: 506) revalidaram *Xiphosoma hortulanum* Wagler, 1824 e fizeram uma revisão do grupo, apresentando uma extensa lista de sinônimos incluindo praticamente todas as espécies listadas acima (exceto *Draco hortulanus* Oken, 1816). A principal contribuição deste trabalho foi a inclusão de *Boa enhydris* Linnaeus, 1758 (*lapsus*) como sinônimo júnior de *Boa hortulana* Linnaeus, 1758.

McDiarmid *et al.* (1996) destacaram algumas peculiaridades no texto de Duméril & Bibron (1844). Além da apresentação de “*Boa enhydris*” na lista de sinônimos sem apresentar quaisquer comentários, Duméril & Bibron (1844) atribuíram a descrição do gênero *Xiphosoma* a Spix, porém ele fora descrito por Wagler no volume de serpentes da obra de Spix.

Gray (1849) seguiu Duméril & Bibron (1844) e apresentou quatro variedades diferentes para *Corallus hortulanus*, uma delas é descrita como *Corallus hortulanus melanea* (localidade tipo: Índias Ocidentais), a partir de um exemplar variegado de negro e branco. Neste trabalho, Gray citou “*enhydris*” (*lapsus*) na sinonímia de *Corallus hortulanus*.

Vinte e seis anos mais tarde, Cope (1875: 129) descreveu *Xiphosoma annulatum* (localidade tipo: Costa Rica) e *Xiphosoma ruschenbergerii* (localidade tipo “Panamá”). O autor mencionou que as espécies são similares a *X. hortulanus*, no entanto, mostrou diferenças quanto à escutelação e ao padrão das manchas.

Boulenger (1893) seguiu Duméril & Bibron (1844), reviu os exemplares de *Corallus hortulanus* e reconheceu duas espécies, baseadas em dados de foliose: *Corallus hortulanus* (51–59 dorsais e 279–299 ventrais) e *C. cookii* (39–47 dorsais, 253–285 ventrais). Neste trabalho, Boulenger (1893) fez outra extensa lista de sinônimos e inclui *Boa enydris* Linnaeus, 1758 e *Corallus hortulanus melanea* Gray, 1849 como sinônimo júnior de *Corallus hortulanus* (Linnaeus, 1758). A listagem de *Corallus cookii* contém

apenas quatro sinônimos: parte de *Boa hortulana* Linnaeus 1758; *Corallus cookii* Gray, 1842; parte de *C. hortulanus* Gray, 1842 e *Xiphosoma ruschenbergii* Cope, 1875.

As proposta de Boulenger foi aceita por Boettger (1898), que reconheceu as duas espécies, *Corallus hortulanus* e *C. cookei* (*lapsus*) e reconheceu ainda duas variedades para a última: *Corallus cookei cookei* e *C. c. ruschenbergi* (*lapsus*).

A similaridade entre essas espécies (já notada por diversos autores) chamou também a atenção de Andersson (1899) que sugeriu a sinonimização de *Corallus cookii* Gray, 1842 e *Boa enydris* Linnaeus, 1758 com *Corallus hortulanus* (Linnaeus, 1758), pois ele as considerou como variedades de *C. hortulanus*.

Stejneger (1901: 184-185) recomendou o uso do nome genérico *Boa* Linnaeus, 1758 para os *Corallus* Daudin, 1803 e *Constrictor* Laurenti, 1768 para *Boa constrictor* Linnaeus, 1758 e *Boa orophias* Linnaeus, 1758. Para isso usou o “princípio da eliminação”, argumentando que Linnaeus (1758) não designara tipo para o gênero *Boa*, porém Laurenti (1768) dividira este gênero (*sensu* Linnaeus) em *Constrictor* [= *Boa constrictor*, *B. orophias* e *B. divinoloquus* (= *Boa orophias*)] e *Boa* (com sinônimos de *Boa canina*), fato que justificaria o uso. O autor escreveu *Boa ruschenbergii* (*lapsus*) aparentemente seguindo Boulenger, 1893. Esta proposta de mudança de gênero foi seguida por diversos autores (*e.g.*, Ihering, 1911 e Griffin, 1916), até o trabalho de Forcart (1951) (comentado abaixo).

Barbour (1914: 327), baseado no padrão colorido elevou *Corallus cookii* var. *grenada* (Boulenger, 1893) à categoria de espécie.

Amaral (1930a, b) não adotou a proposta de Stejneger (1901). Em Amaral (1930b), o autor reconhece duas subespécies: *Corallus hortulanus hortulanus* e *C. h. cookii*, citando *Boa grenadensis* Barbour, 1914 na lista de sinônimos de *C. h. cooki*.

O último sinônimo (não homônimo) para o complexo foi descrito por Briceño-Rossi em 1934: *Boa salmonidia*, baseado em um único exemplar róseo coletado na fronteira da Venezuela com a Colômbia (Distrito Colón, Estado de Zulia).

Um ano depois, Stull (1935) resgatou *Boa enydris* Linnaeus, 1758 (ignorando Duméril & Bibron, 1844) usando-o como sinônimo sênior da espécie. Stull apresenta duas subespécies: *Boa e. enydris* (incluindo: *Boa enydris* Linnaeus, 1758, *Corallus hortulanus* Gray, 1842 e *C. hortulanus* Boulenger, 1893) e *B. e. cookii* (Gray, 1842) (incluindo: *Corallus cookii* Gray, 1842; *Corallus cookii* Boulenger, 1893, *Boa cookii* Ihering, 1910 e *B. hortulana cookii* (Amaral, 1930b)).

McDiarmid *et al.* (1996) apontam que, a despeito de muitos autores, até então terem seguido o nome “*hortulanus*” *sensu* Duméril & Bibron (1844), Stull (1935) pode ter se orientado pela ordem apresentada por Linnaeus (1758), no qual “*enydris*” aparece antes de “*hortulanus*” no texto. Contudo, essa interpretação não seria válida como prioridade nomenclatural, pois esse ato contradiria o princípio do primeiro revisor, no caso Duméril & Bibron, 1844 que escolheram *Corallus hortulanus* como sinônimo sênior para a espécie (ICZN, 1985, *apud* McDiarmid *et al.*, 1996).

Outro fato curioso ocorre em Dunn (1944), que se baseou nas contagens descritas por Boulenger (1893), porém trocou as contagens de *Boa hortulana hortulana* e *B. h. cooki*, apresentando para cada uma, respectivamente: 39–49 dorsais e 51–59 dorsais. Felizmente, este erro foi percebido e corrigido por Smith & Grant (1958) e comentado também em Roze (1966), mas isso não impediu que outros autores (*e.g.* Peters & Orejas-Miranda, 1970) seguissem essa troca.

Forcart (1951) invalidou a proposta de Stejneger (1901) argumentando que o processo de eliminação não era aceito pelo ICZN. Retomou, portanto, o gênero *Corallus*

Daudin, 1803, mas seguiu Stull (1935), corroborando o uso de *C. enydris* (ao invés de *C. hortulanus*) e também a divisão em duas subespécies: *C. e. enydris* e *C. e. cookii*.

A proposta de Forcart (1951) foi seguida por outros autores importantes como: Stimson (1969), Peters & Orejas-Miranda (1970) e Henderson (1993d) o que viria a influenciar, ainda mais, o uso do nome “*enydris*” em detrimento de “*hortulanus*” pelos autores subsequentes (McDiarmid *et al.*, 1996). Amaral (1977), por exemplo, escreveu importante obra acerca das espécies de serpentes conhecidas para o Brasil na época. Nesta livro, ele cita as duas subespécies de Forcart (1951), entretanto grafa “*C. enhydris*” (*lapsus*) ao invés de “*C. enydris*”, do mesmo modo que Duméril & Bribon (1844) e Gray (1849).

Roze (1966) usou novamente *Corallus hortulanus*, ao invés de *C. enydris* com as mesmas subespécies: *Corallus hortulanus hortulanus* (ao sul da Venezuela) e *Corallus h. cookii* (ao norte da Venezuela). Roze apresenta uma lista resumida de sinônimos para as duas espécies, no entanto, para *C. h. cookii* são listadas: *Boa salmonidia* Briceño-Rossi, 1934 e *Boa ruschenbergii sensu* Stejneger, 1901 (*Xiphosoma ruschenbergerii* Cope, 1875 não foi citada).

Finalmente, McDiarmid *et al.*, (1996) realizaram extensa revisão bibliográfica do grupo, listando praticamente todos os nomes citados na sinonímia de *Corallus hortulanus*, totalizando 37 diferentes combinações entre sinônimos objetivos e cresônimos. McDiarmid *et al.*, (1996) reconheceram Duméril & Bribon (1844) como os primeiros revisores do grupo e, baseados no princípio do primeiro revisor, propuseram *Boa hortulana* Linnaeus, 1758 como sinônimo sênior de *Boa enydris* Linnaeus, 1758. Embora o uso do nome “*enydris*” tenha sido amplamente usado após Stull (1935), os autores destacam pelo menos sete usos válidos de “*hortulanus*” desde 1946 (intervalo de 50 anos antes da publicação do

referido trabalho), o que justificaria o uso deste nome em detrimento daquele, segundo o (ICZN, 1985, art. 79 (c. 1.) *apud* McDiarmid *et al.*, 1996).

Um ano depois, Henderson (1997) publicou um amplo estudo sobre denominado complexo de *C. hortulanus*. Neste trabalho, ele avaliou mais de 600 exemplares deste grupo e reconheceu quatro espécies como válidas com base em diferenças morfológicas, elevando-as a categoria de espécies plenas, a saber: *Corallus hortulanus* (Linnaeus, 1758), *C. ruschenbergerii* (Cope, 1875), *C. cookii* Gray, 1842 e *C. grenadensis* (Barbour, 1914). Henderson (1997) mencionou no texto que a sinonímia das espécies não foi citada de forma completa, o que ocorreria apenas em McDiarmid *et al.* (1999).

CONSIDERAÇÕES ACERCA DA SÉRIE TIPO

Tanto *Boa enydris* como *Boa hortulana* foram descritas por Linnaeus na décima edição do *Systema Naturae* em (1758), sendo *Boa enydris* procedente do museu Museum de Geer e *Boa hortulana* do Museum Adolphi Friderici Regis (Linnaeus, 1758).

Após a morte de Carl de Geer em 1778, a maior parte de sua coleção foi doada por sua viúva para a Academia Real de Ciências em Estocolmo. Em 1801, a coleção Adolphi Friderici Regis foi dividida por Gustav IV entre a Academia Real de Ciências e a Universidade de Uppsala (Andersson, 1899). Em 1828, a coleção da Academia Real de Ciências foi transformada no Museu de História Natural Sueco (Kullander, 2001).

Em seu trabalho sobre os tipos lineanos do Museu Real de Estocolmo, Andersson (1899) reviu o holótipo de *Boa enydris* Linnaeus, 1758 e apresentou contagens correspondentes ao exemplar de Linnaeus (1758), confirmando sua identidade. Todavia, no mesmo trabalho, o autor reporta a ausência do sítipo de *Boa hortulana* Linnaeus, 1758 na coleção de tipos. Ao invés disso, no frasco rotulado “*Boa hortulana*” havia um espécime de “*Himantodes cenchria*” (= *Imantodes cenchoa*), ao qual Andersson (1899), mesmo citando a provável troca de rótulos, atribuiu o nome “*Coluber hortulanus*”, fazendo referência ao exemplar de Linnaeus, 1754.

Anderson (1899) também fornece o número de ventrais (259) e subcaudais (166) deste exemplar: valores muito diferentes de *Boa hortulana* Linnaeus, 1758, a saber: 290–128.

A descrição de *Coluber cenchoa* na 10ª edição do *Systema Naturae* é baseada em um exemplar da *Amoen Acad.* I p.306, n. 37 (dissertações da *Amoenitates Academicae*, editadas por Linnaeus) e duas figuras de Seba (Seba, 1735. II: 18, T. 16 f. 2, 3), sendo que o referido exemplar apresenta 220 ventrais e 124 subcaudais.

O texto da 16ª prancha de Seba (1735) descreve três exemplares. Curiosamente, nesta prancha de Seba um exemplar de *Corallus hortulanus* (Seba, 1735. II: 18, T. 16 f. 1) é retratado entre dois exemplares de *Imantodes cenchoa* (Seba, 1735. II: 18, T. 16 f. 2 & 3) (Figura 1). Apesar do texto da página 18 retratar os exemplares na numeração direta (1, 2 e 3) a numeração dos exemplares nas pranchas é diferente da numeração do texto (2, 1 e 3).

Embora seja uma suposição, este fato seria o suficiente para que alguém desatento fizesse a troca de frascos ou rótulos, por simples comparação com as figuras de Seba (*op. cit.*), uma vez que Linnaeus não proveu figuras, se remetendo às ilustrações de Seba. O

próprio Anderson (1899) relata que os rótulos não eram feitos por Linnaeus, e sim por O. Schwartz (diretor do museu da Academia Real de Ciências de 1806 a 1819) a quem atribui responsabilidade por eventuais trocas de material.

Assumindo que o exemplar revisto por Andersson (1899; p. 32) seja o holótipo de *Boa enydris* e está de acordo com as contagens fornecidas por Linnaeus (1758), a primeira troca dos tipos registrada na literatura foi realizada por Stimson (1969).

Em Stimson (1969), o holótipo de *Corallus enydris* foi tratado como *Boa hortulana* Linnaeus, sob o número: [Mus. Ad. Fr. NHRM no. Lin. 7]. Contudo, esta é a numeração do mesmo exemplar revisto por Andersson (*op. cit.*) e trata-se do holótipo de *Boa enydris* Linnaeus. Ao mesmo tempo, Stimson (1969) mencionou o “holótipo” de *Boa enydris* (que seria *Boa hortulana*) como depositado na “Uppsala University”, sem citar números. Pode-se deduzir que uma das razões para isso acontecer foi a constante alternância entre os nomes “*enydris*” e “*hortulanus*” (*sensu* Linnaeus, 1758) ao longo da história taxonômica dessa espécie.

Curiosamente, Schwartz & Henderson (1991) declararam o holótipo de *Boa enydris* como “não localizado”, mesmo que o tipo “perdido” tenha sido o de *Boa hortulana*. Porém Henderson (1993d) usou o nome *Corallus enydris* e citou corretamente tipo de *Boa enydris* Linnaeus, para a espécie. Porém, não mencionou o tipo de *Boa hortulana*, supostamente perdido como reportado por Andersson (*op. cit.*).

Adicionalmente, McDiarmid *et al.*, (1996) alocaram *Boa enydris* Linnaeus como sinônimo júnior de *Boa hortulana* Linnaeus, porém não mencionam claramente qual o espécime tipo para a espécie.

Levando em consideração a mudança de nomenclatura, mas ignorando a troca de tipos, Powell *et al.* (1996) citaram o exemplar [Mus. Ad. Fr. NHRM no. Lin. 7] como holótipo de *Corallus hortulanus* e finalmente, Henderson (1997) redescreveu *Corallus hortulanus* (Linnaeus, 1758) e designou o holótipo de *Boa enydris* Linnaeus, 1758 [Mus. Ad. Fr. NHRM no. Lin. 7] do mesmo modo que anotado por Stimson (1969). Henderson (1997), porém, novamente não fez referências ao sítipo de *Boa hortulana* Linnaeus, 1758.

Baseados em uma fotografia do “holótipo” presente na página do Museu de História Natural Sueco, McDiarmid *et al.* (1999) também citaram [Mus. Ad. Fr. NHRM no. Lin. 7] como holótipo da espécie, corroborando as trocas e refutando a hipótese de Andersson (1899) de que o holótipo de *Boa hortulana* Linnaeus, 1758 estivesse perdido.

McDiarmid *et al.* (1999) não atentaram ao fato de que o holótipo retratado na página do museu (linnaeus.nrm.se/zool/herp/madserp.html.en) representa o holótipo de *Boa enydris* Linnaeus, 1758 (examinado e citado por Andersson, 1899) e não o sítipo de *Boa hortulana* Linnaeus 1758 (reportado como perdido por Andersson, 1899; p. 5 e 26).

Os holótipos de *Boa enydris* [Mus. Ad. Fr. NHRM no. Lin. 7] e *Coluber hortulana* [Mus. Ad. Fr. NHRM no. Lin. 66] (*sensu* Anderson, 1899) têm imagens disponíveis no site do Museu de História Natural Sueco (*op. cit.*), reproduzidas aqui (Figura 2).

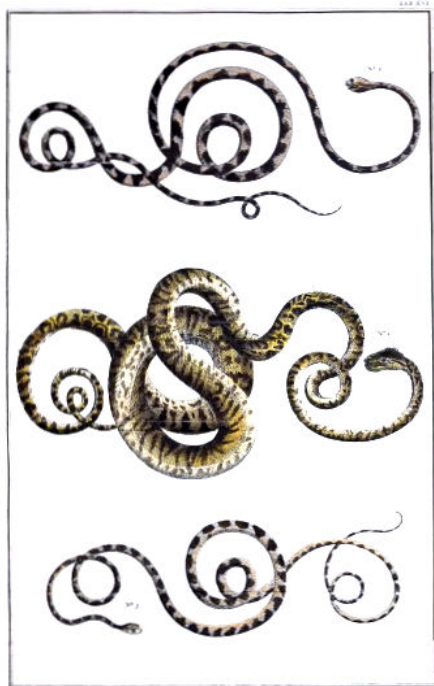


Figura 1 – 16ª prancha de Seba (1735), mostrando o exemplar de *Corallus hortulanus* (16 f. 1) retratado entre dois exemplares de *Imantodes cenchoa* (16 f. 2 & 3). Modificado de Seba (1735).

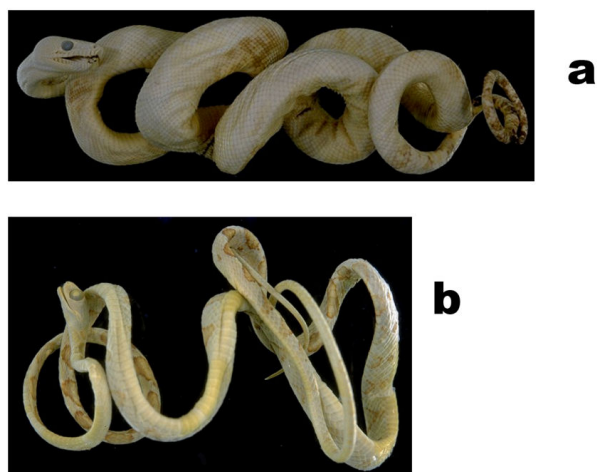


Figura 2 – Holótipos de *Boa enydriis* (a) [Mus. Ad. Fr. NHRM no. Lin. 7] e *Coluber hortulana* (b) [Mus. Ad. Fr. NHRM no. Lin. 66]. Imagens disponíveis no site do Museu de História Natural Sueco (linnaeus.nrm.se/zool/herp/madserp.html.en).

OBJETIVOS

1. Estudar a variabilidade morfológica de *Corallus hortulanus* a partir de caracteres de morfologia externa (dados merísticos, morfométricos, padrões de coloração do corpo e íris e micro-ornamentação de escamas) e interna (hemipênis);
2. Avaliar a variabilidade de cunho geográfico, sexual e ontogenético de *Corallus hortulanus*;
3. Verificar as diferenças inter-populacionais de *C. hortulanus* ao longo de sua ampla área de dispersão, sobretudo para as sub-populações distribuídas entre as grandes províncias biogeográficas e/ou biomas sulamericanos: Platô das Guianas, base Amazônica, Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica.

MATERIAL E MÉTODOS

MATERIAL

No presente estudo, foram examinadas 136 fotografias de espécimes vivos (= 136 indivíduos) para a análise de coloração da íris (que se torna opaca após a fixação dos exemplares em solução de formalina a 10%) e 661 exemplares de *Corallus hortulanus* (*sensu* Henderson, 1997) preservados em coleções científicas, correspondendo a 280 machos e 361 fêmeas. A determinação do sexo em 20 exemplares não foi possível por se tratarem de indivíduos muito jovens ou por apresentarem a cauda total ou parcialmente amputada.

Destes 661 exemplares, 450 foram examinados diretamente pelo autor, 202 exemplares foram examinados pelo Dr. Robert Henderson (Milwaukee Public Museum - EUA), que é colaborador deste projeto, e nove exemplares pela Dra. Thais Guedes (Instituto Butantan, Brasil). A amostra do Dr. Henderson consiste, em grande parte de material proveniente do Platô das Guianas (*sensu* Hoogmoed, 1979) e o material da Dra. Guedes das populações provenientes do Nordeste do Brasil. Esses dados auxiliaram a preencher as lacunas amostrais nas coleções brasileiras, pois essas localidades não estão bem representadas nas coleções examinadas diretamente pelo autor. A lista do material examinado se encontra no apêndice I, na qual os exemplares marcados com (*) foram examinados pelo Dr. Henderson e com (**) pela Dra. Guedes.

Os exemplares examinados para este trabalho estão depositados nas seguintes coleções zoológicas (ordem alfabética): American Museum of Natural History (AMNH),

Nova Iorque, EUA; California Academy of Sciences (CAS), São Francisco, Califórnia, EUA; Centro de Ciências Biológicas e da Natureza (CCBN), Universidade Federal do Acre, Rio Branco, AC; Cleveland Museum of Natural History (CMNH), Vertebrate Zoology, Cleveland, Ohio, EUA; Coleção Adolpho Lutz, Museu Nacional (MNRJ-AL), Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ; Coleção Herpetológica Alphonse Richard Hoge (IBSP), Instituto Butantan, São Paulo, SP; Coleção Herpetológica da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (PUCMG), Belo Horizonte, MG; Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB), Brasília, DF; Coleção Herpetológica da Universidade Federal da Paraíba (CHUFPB), João Pessoa, PB; Coleção Zoológica da Universidade Federal do Rio de Janeiro (ZUFRJ), Rio de Janeiro, RJ; Coleção Zoológica Delta do Parnaíba da Universidade Federal do Piauí (CZDP), Parnaíba, PI; Coleção Zoológica Gregório Bondar (CZGB), Ilhéus, Bahia; Faculdades Integradas do Tapajós (FIT), Santarém, PA; Field Museum of Natural History (FMNH), Zoology Department, Chicago, Illinois, EUA; Florida Museum of Natural History (FLMNH), University of Florida, Gainesville, Florida, EUA; Fundação Ezequiel Dias (FUNED), Belo Horizonte, MG; Louisiana Museum of Natural History (LSUMZ), Baton Rouge, Louisiana, EUA; Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (MBML), Santa Teresa, ES; Museu de Ciências e Tecnologia (MCP), Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS; Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), São Paulo, SP; Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas "Adão José Cardoso" (ZUEC), Campinas, SP; Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana (MZUEFS), Feira de Santana, BA; Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz (MZUESC), Ilhéus, BA; Museu de Zoologia da Universidade Federal da Bahia (UFBA), Salvador, BA; Museu de Zoologia João Moojen (MZUFV), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG; Museu Nacional (MNRJ), Universidade

Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ; Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Belém, PA; Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Paris, França; Museum of Comparative Zoology (MCZ), Harvard University, Cambridge, Massachusetts, EUA; National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM), Department of Vertebrate Zoology, Washington D.C., EUA; Natural History Museum (British Museum of Natural History) (BMNH), Londres, RU; Texas Cooperative Wildlife Collection (TCWC), Texas A&M University, College Station, Texas, EUA; Universidade Federal de Goiás (UFG), Goiânia, GO; Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), PE; Universidade Federal de Sergipe (UFS), São Cristóvão, SE; Universidade Federal do Acre (UFACF), Campus Floresta, Cruzeiro do Sul, AC; Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT), Cuiabá, MT; Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, RS; University of California Museum of Vertebrate Zoology (MVZ), Berkeley, California, EUA; University of Illinois Museum of Natural History (UIMNH), Urbana, Illinois, EUA; University of Kansas Natural History Museum (KU), Lawrence, Kansas, EUA; University of Michigan Museum of Zoology (UMMZ), Ann Arbor, Michigan, EUA; University of Texas at Arlington (UTA), Department of Biology, Texas, EUA.

MÉTODOS & TÉCNICAS

Os exemplares examinados diretamente são tratados como “amostra parcial” e, quando somados aos dados cedidos pelos pesquisadores supracitados, são tratados como “amostra total”. Como a amostra total procede de três fontes distintas (exame direto e

amostras examinadas pelo Drs. Henderson e Guedes), algumas variáveis consideradas no material diretamente examinado não correspondiam àquelas do conjunto total de dados. Essas variáveis são destacadas na descrição dos caracteres a seguir.

Para cada espécime examinado diretamente (amostra parcial), foram mensuradas 22 variáveis relativas à folidose, 15 variáveis morfométricas e 17 de coloração, totalizando um universo amostral de 54 variáveis. Os dados oriundos do Dr. Henderson apresentam 28 variáveis (nove de folidose, cinco morfométricas e 14 de coloração) e da Dra. Guedes apresentam 17 variáveis de folidose. Destas, apenas 14 variáveis foram utilizadas nos testes estatísticos da amostra total, por serem comuns aos três conjuntos de dados.

Os dados quantitativos (variáveis merísticas e morfométricas) foram analisados por meio de técnicas estatísticas multivariadas (análises discriminantes e de variância univariada e multivariada), enquanto os dados qualitativos (padrões de coloração e, micro-ornamentação de escamas dorsais, colorido da íris e morfologia hemipeniana) foram analisados por meio da distribuição das frequências relativas de cada um dos estados dos caracteres definidos ao nível populacional (veja item análises qualitativas).

As contagens e medidas de estruturas pares são apresentadas ordenadamente “direita/esquerda”. Caso não haja indicação, considera-se que a avaliação foi realizada apenas no lado direito. A terminologia usada para as escamas cefálicas segue Peters (1964), Henderson (1997) e Henderson *et al.*, (2009), enquanto que a contagem de escamas ventrais e subcaudais segue Dowling (1951). As medidas de comprimento rostro-cloacal (CRC) e comprimento da cauda (CC) foram tomadas usando-se régua flexível, com precisão de 1 mm. Para os exemplares mal fixados e/ou muito enrolados, fez-se uso de um barbante para a mensuração direta dos espécimes. Nesses casos, o exemplar foi medido diretamente com o barbante e os valores das medidas foram obtidos ao se esticar o

barbante frente à régua milimetrada. Outras medidas, como a altura e largura do corpo e as medidas da cabeça foram aferidas por meio de paquímetro com precisão de 0,05 mm (Marberg ®).

O sexo dos exemplares foi determinado pela presença ou ausência de hemipênis, verificado por meio de uma incisão sagital mediana na superfície ventral da base da cauda, com início na altura da quarta subcaudal, estendendo-se até a décima subcaudal.

Com o objetivo de investigar a variabilidade de cunho geográfico expressa na morfologia hemipeniana de *Corallus hortulanus*, foram selecionados 16 hemipênis de indivíduos ao longo da distribuição da espécie (apêndice II). De modo a reduzir os vieses causados por artefatos de preparação em hemipênis semi-evertidos ou totalmente evertidos (*cf.* Martins, 2012), sempre que possível, deu-se preferência à preparação de hemipênis totalmente retraídos.

Os hemipênis foram evertidos e preparados, em linhas gerais, segundo o protocolo descrito por Pesantes (1994), com as modificações e recomendações propostas por Zaher & Prudente (2003). Embora estes autores recomendem o uso de KOH (hidróxido de potássio) para facilitar o processo de eversão dos órgãos tornando o tecido maleável, essa base foi substituída, sempre que possível, por água (H₂O) clorificada ou destilada. Esta modificação visa à preservação do material a longo prazo, uma vez que a reação de tecidos preservados ao KOH muitas vezes é imprevisível e, caso a base não seja completamente neutralizada, a digestão do tecido continua por muitos anos após o término do estudo (Passos *et al.*, 2013). Findo o processo de eversão, os hemipênis foram imersos em solução alcoólica (etanol 70%) de alizarina durante cerca de 30 minutos, com intuito de destacar as micro e macro-ornamentações eventualmente calcificadas (Uzzel, 1973). Depois de coloridos, os hemipênis foram preenchidos com uma mistura homogênea de parafina

colorida (verde escura para aumentar o contraste com o vermelho de alirazina) e vaselina líquida e mantidos acondicionados em álcool 70% (Nunes *et al.*, 2012).

Para a análise de micro-ornamentação das escamas em microscopia eletrônica de varredura (MEV), foram removidas amostras de *Oberhäutchen* (camada mais externa da epiderme) da região dorsal (22 exemplares) e ventral (10 exemplares) de *Corallus hortulanus* ao longo da distribuição geográfica da espécie (apêndice III), bem como visando representar algumas populações avaliadas neste estudo para as demais fontes de caracteres morfológicos. Exceto pelo exemplar MZUSP 6110 (único exemplar da amostra parcial disponível para a Colômbia), todos os indivíduos da amostra para análises da micro-dermatografia de escamas representam indivíduos adultos.

As escamas foram preparadas sobre fita condutiva de carbono e metalizadas em ouro, para posterior a análise em microscópio eletrônico de varredura, segundo o protocolo estabelecido por Ramos (2012). As fotomicroscopias foram realizadas no MEV (modelo JEOL JSM 6460LV), com aumentos de 3.000x e 10.000x, com voltagem de 15kV. As análises foram realizadas no Laboratório de Microscopia Eletrônica da Engenharia Metalúrgica e de Materiais da COPPE/UFRJ.

As definições e/ou codificações dos padrões de manchas e coloração do corpo seguem o modelo estabelecido por Henderson (1997), com algumas modificações propostas aqui. Para esta análise foram utilizados apenas os exemplares conservados em coleções (fixados em formalina a 10% e preservados em etanol a 70%) da amostra parcial.

DADOS GEOGRÁFICOS

As coordenadas das localidades foram obtidas por meio de consulta direta aos catálogos de museus e bases de dados (quando apresentavam dados georreferenciados com seus respectivos *datum*) e *gazetteers* (e.g., Bérnils, 2009) ou online (e.g., Falling Rain Genomics, 2010). Os mapas foram confeccionados da seguinte maneira: as coordenadas geográficas previamente obtidas foram refinadas ou corrigidas, sempre que possível, através do programa *Google Earth*® versão 7.1.1.1888 (Google Earth, 2013), em seguida esta base de dados foi transportada para o programa *QuantumGis*® versão 1.8.0 (QuantumGis Development Team, 2013), onde os mapas foram editados.

SISTEMAS DE CARACTERES EXAMINADOS

Os dados quantitativos referem-se aos caracteres de foliose (merísticos) e de medidas (morfométricos). O uso dos símbolos “+” e “++” em cada caráter se refere respectivamente àqueles das amostras parcial e total. Estes caracteres foram utilizados nas análises quantitativas descritas na seção seguinte.

Os demais complexos morfológicos (coloração do corpo e da íris, micro-ornamentação de escamas e morfologia hemipeniana) foram tratados qualitativamente, sendo avaliados por meio da distribuição de suas frequências relativas em nível populacional de acordo com os grupos estabelecidos (veja abaixo). Os caracteres de micro-ornamentação de escamas também foram avaliados qualitativamente por meio de um

dendrograma de similaridade expressando os padrões compartilhados em nível populacional (veja abaixo).

Sempre que possível o primeiro uso e definição de dado caráter ou o seu emprego mais aceito, em grupos menos inclusivos de serpentes (*e.g.*, Boidae > *Corallus* > *C. hortulanus*), foi mencionado dando o devido crédito aos estudos prévios. Porém, esta “autoria” sobre os caracteres não foi realizada de modo exaustivo ou mesmo visando o crédito ao primeiro uso de determinada feição, mas somente com intuito de situar o leitor dentro do universo conhecido mais relacionado ao grupo de estudo. Quando determinado caráter não foi previamente relatado na literatura relacionado à família Boidae o mesmo é tratado como novo caráter.

CARACTERES DE FOLIDOSE (FIGURA 3)

Pré-frontais (PF +) (Figura 3a): escamas localizadas na porção dorsal da cabeça, imediatamente anteriores ao escudo frontal, que permanecem anteriores às margens das órbitas (Peters, 1964), posteriores às internasais. As pré-frontais, nos Booidea, podem ser inteiras (pareadas), divididas ou ausentes (Underwood, 1976). Henderson *et al.* (2009) não nomearam as escamas cefálicas localizadas nesta região, preferindo se referir a elas como “escamas sobre o topo do focinho ao nível da sutura entre a terceira e quarta supralabiais”. Ainda que não exista consenso sobre a homologia destas estruturas (*cf.* Kluge, 1991; 1993), adota-se aqui o nome “pré-frontais” para estas escamas, considerando-as divididas

(*sensu* Underwood, 1976) como em *Corallus batesii* ou inteiras como em *Corallus caninus* (Henderson *et al.*, 2009).

Escamas entre as nasais e as circumorbitais (nas-circ+) [caráter novo] (Figura 3a): fileira de escamas que se estende, sobre a cabeça, entre as nasais às circumorbitais.

Intersupraoculares (intras++) (Figura 3a): escamas situadas entre as supraorbitais e contadas no plano transversal da cabeça. Henderson (1997) indica dois nomes possíveis para estas escamas: “intersupraorbitais” ou “intersupraoculares”, aqui se adota o segundo nome.

Interictais (interric+) (Figura 3c): escamas dorsais, contadas no plano transversal da cabeça, entre as supralabiais de um lado ao outro da cabeça, excluindo-se as supralabiais da contagem (Passos & Fernandes, 2009).

Loreais (lor++) (Figura 3c): escamas grandes, situadas na porção lateral da cabeça, entre as circumorbitais e as nasais, limitadas ventralmente pelas escamas infraloreais (Henderson, 1997).

Circumorbitais (circorb++) (Figura 3c): escamas que se dispõem ao redor da órbita ocular, formando um círculo completo (Henderson, 1997).

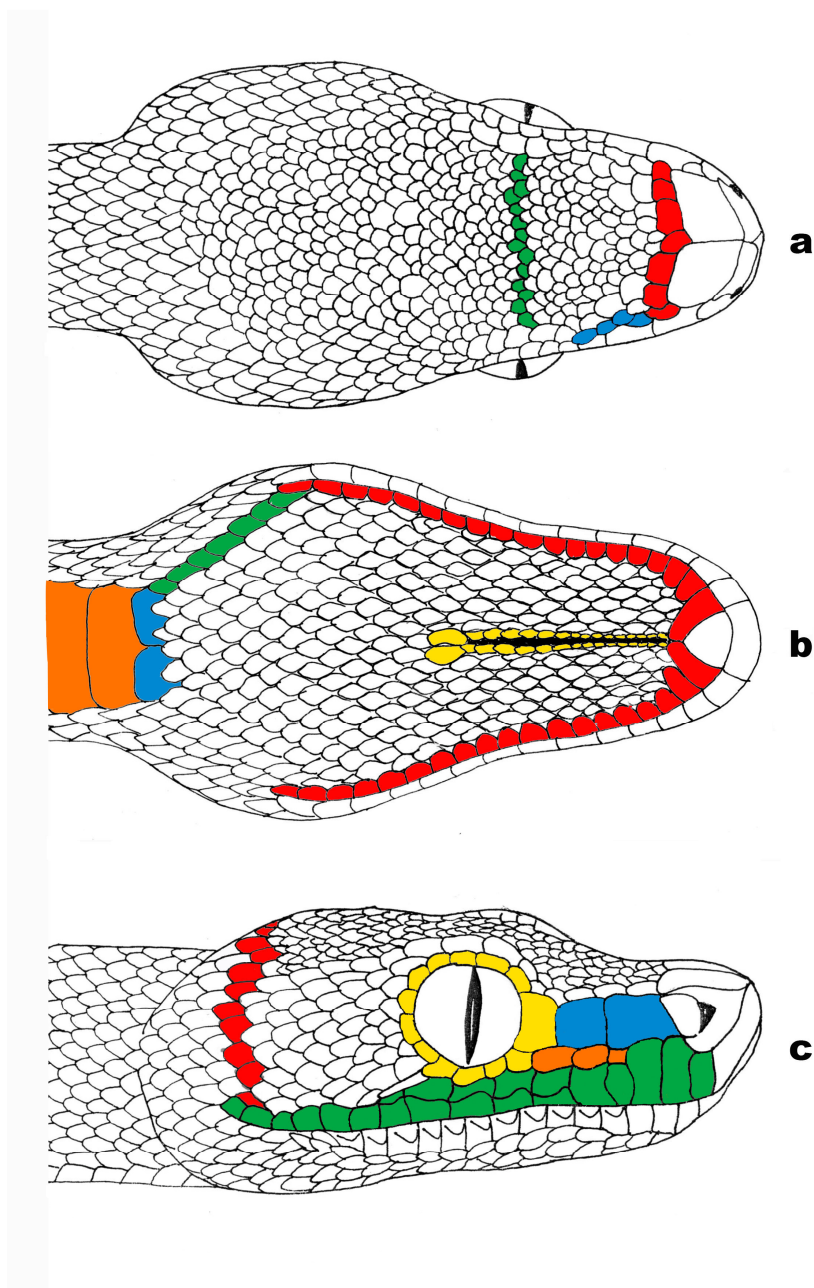


Figura 3 – Caracteres de foliose avaliados na cabeça dos exemplares de *Corallus hortulanus*: a) vista dorsal: (vermelho) pré-frontais; (azul) escamas entre as nasais e circumorbitais; (verde) intrasupraoculares; b) vista ventral: (vermelho) infralabiais; (amarelo) escamas ao redor do sulco mentoniano; (verde) gulares entre a última infralabial e a primeira ventral (ou pré-ventral); (azul) pré-ventrais; (laranja) ventrais; c) vista lateral: (azul) loreais; (laranja) infraloreais; (verde) supralabiais; (amarelo) circumorbitais; (vermelho): interrictais.

Infraloreais (inflo++) (Figura 3c): escamas dispostas na lateral da cabeça, limitadas dorsalmente pelas escamas loreais, ventralmente pelas escamas supralabiais, anteriormente pelas escamas nasais e posteriormente circumorbitais (Henderson, 1997).

Supralabiais (SL++) (Figura 3c): escamas que margeiam o lábio superior, separadas anteriormente pela escama rostral e se estendem até o final da região rictal (Peters, 1964).

Chanfro supralabial (chanSL1, chanSL2+) [caráter novo]: representam especializações das escamas supralabiais, constituindo dobras onde se situam as fossetas labiais. A extensão em escamas destas dobras nas escamas supralabiais foram contadas, marcando o início (chanSL1) e o final (chanSL2) do chanfro.

Infralabiais (IL++) (Figura 3b): escamas que margeiam os lábios inferiores, sendo anteriormente limitadas pelas mentais e posteriormente pelo final da região rictal (*sensu* Peters, 1964).

Chanfro infralabial (chanIL1, chanIL2+) [caráter novo]: representam especializações das escamas infralabiais, constituindo dobras onde se situam as fossetas labiais. A extensão em escamas destas dobras nas escamas infralabiais foram contadas, marcando o início (chanIL1) e o final (chanIL2) do chanfro.

Escamas do sulco mentoniano (ment+) (Figura 3b): escamas gulares que margeiam o sulco mentoniano (Passos & Fernandes, 2009).

Gulares entre a última infralabial e a primeira ventral (gula+) (Figura 3b): fileiras de escamas gulares contadas desde a comissura labial (última infralabial) até a primeira escama pré-ventral ou ventral (Passos & Fernandes, 2009).

Dorsais (dor1+, dor2++, dor3+): fileiras de escamas dorsais contadas diagonalmente em três locais distintos do corpo, de acordo com métodos propostos por Peters (1964), Peters & Orejas-Miranda (1970) e Passos & Fernandes (2009). Dor1 corresponde à contagem na altura do pescoço, a distância de uma cabeça da própria cabeça; Dor2 foi contada no meio do corpo, na região média da distância do focinho à cloaca e Dor3 a uma cabeça de distância da cloaca.

Dorsais da cauda (dorc+): fileiras de escamas dorsais similares às do corpo, mas que revestem a cauda (Passos & Fernandes, 2009), contadas na altura da terceira subcaudal em sentido antero-posterior.

Pré-ventrais (pv+) (Figura 3b): escamas de tamanho reduzido na superfície ventral da cabeça e região nugal imediatamente anteriores às escamas ventrais verdadeiras (Dowling, 1951).

Ventrais (v++) (Figura 3b): escamas que revestem a superfície ventral do corpo. A primeira ventral é definida como a primeira escama que toca simultaneamente as fileiras de dorsais dos dois lados do corpo e a última é a escama imediatamente anterior à escama cloacal, sendo que a escama cloacal não é considerada nesta contagem (Dowling, 1951).

Subcaudais (sc++): escamas que revestem a superfície ventral da cauda. Quando inteiras (como nos Boidae: Dowling & Duellmann, 1978; McDowell, 1987; Ferrarezzi, 1994), considera-se como a primeira subcaudal a primeira escama imediatamente após a abertura cloacal, em contato com as fileiras de dorsais de ambos os lados do corpo, sem interrupções (Peters, 1964). As últimas escamas da cauda se fundem formando o “espinho terminal”, sendo que esta estrutura é excluída da contagem, mas indicado na notação (*e.g.*, 144 + t), atestando a integridade da cauda.

CARACTERES MORFOMÉTRICOS (FIGURA 4)

Os caracteres morfométricos aqui examinados são bastante usuais em herpetologia e amplamente citados sem referências, sendo difícil traçar a autoria ou o primeiro uso dos mesmos. Como se crê que a forma de medir seja a mesma, aqui se optou por não fazer citações acerca desse aspecto. Todavia, exemplos de medições em Boidae podem ser encontrados nos trabalhos de Boback (2006), Pizzatto & Marques (2007), entre outros.

Comprimento da cabeça (ccab++) (Figura 4a): corresponde a distância aferida entre as tangentes da articulação quadrado-mandibular e a margem anterior do escudo rostral.

Altura da cabeça atrás dos olhos (Hcab+) (Figura 4b): distância entre as superfícies dorsal e ventral aferida na região posterior aos olhos, onde geralmente se encontram os maiores valores de altura.

Maior largura da cabeça (Lcab++) (Figura 4b): distância entre os contornos laterais da cabeça aferida na região posterior aos olhos, onde geralmente se encontram os maiores valores de largura.

Distância do olho a rostral (dor+) (Figura 4b): corresponde a menor distância entre a região proximal do olho à tangente anterior da escama rostral.

Altura e largura do olho (Ho+, Lo++) (Figura 4b): corresponde a duas medidas distintas do globo ocular (elipsóide): a altura medida verticalmente (Ho) e a largura horizontal (Lo).

Distância interorbitais (doo+) (Figura 4a): menor distância entre as margens dos olhos, aferidas no plano transversal entre as bordas laterais das escamas circumorbitais superiores.

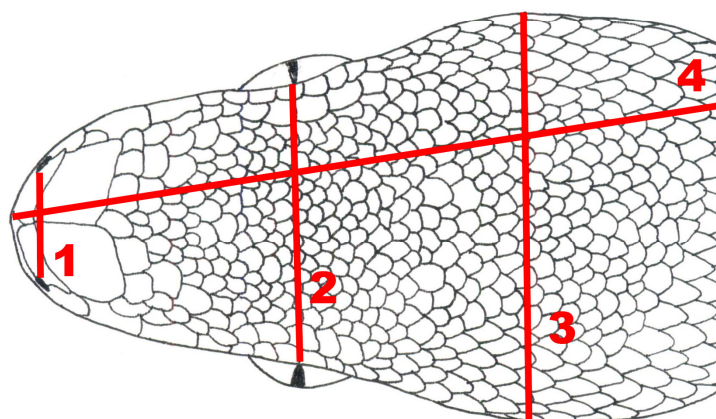
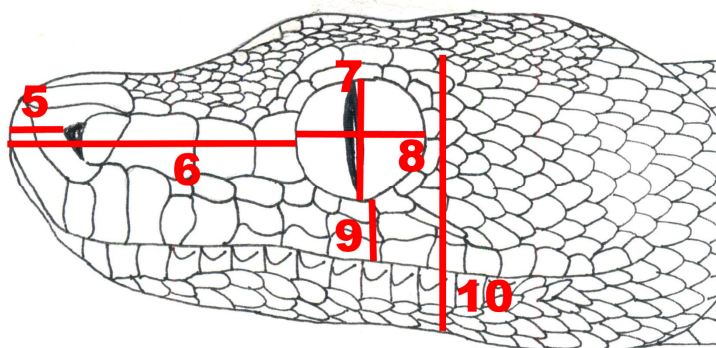
a**b**

Figura 4 – Variáveis morfométricas aferidas na cabeça dos exemplares de *Corallus hortulanus*: a) vista dorsal da cabeça: (1) distância entre as narinas; (2) distância interorbital; (3) largura da cabeça; (4) comprimento da cabeça; b) vista lateral da cabeça: (5) distância da narina à rostral; (6) distância do olho à rostral; (7) altura do olho; (8) largura do olho; (9) distância do olho à boca; (10) altura da cabeça.

Distância da narina a rostral (dnr+) (Figura 4b): menor distância, entre a região posterior da narina à tangente anterior da escama rostral.

Distância do olho à boca (dob+) (Figura 4b): menor distância da margem inferior do globo ocular à comissura labial.

Distância entre as narinas (dnn+) (Figura 4a): aferida no plano transversal da cabeça entre as margens das narinas.

Altura da região nugal (hpes+): mediu-se a altura da região nugal imediatamente após a cabeça, posterior à articulação quadrado-mandibular.

Largura da região nugal (lpes+): mediu-se a largura da região nugal imediatamente após a cabeça, na mesma região em que se mediu a altura (hpes).

Comprimento rostro-cloacal (CRC++): distância entre a tangente anterior da escama rostral à margem anterior da escama cloacal.

Comprimento da cauda (cc++): distância entre a margem posterior da escama cloacal ao ápice do espinho terminal.

Altura do meio do corpo (Hcor+): distância aferida no eixo dorsoventral, entre as superfícies dorsal e ventral do corpo na altura da metade do CRC.

Largura do meio do corpo (Lcor+): distância aferida no eixo lateral, entre os lados do corpo na altura da metade do CRC.

CARACTERES DE COLORAÇÃO

Número de manchas dorsais completas (mandor): são consideradas manchas completas aquelas que se estendem desde as escamas ventrais, até a fileira vertebral (mais dilatada que as paravertebrais). A contagem foi feita desde a primeira mancha do pescoço até a abertura cloacal (Henderson, 1997).

Número de manchas caudais completas (mancau): tratam-se das manchas dorsais que ornamentam a cauda. Estas manchas são a continuação das manchas dorsais, separadas aqui de modo a preservar as contagens das manchas dorsais do corpo quando a cauda é amputada. A contagem foi realizada desde a abertura cloacal até a última mancha próxima ao espinho terminal (Henderson, 1997).

Padrão dorsal da cabeça (pdcab) (Figura 5): o padrão de manchas no dorso da cabeça é variável em *Corallus hortulanus*, formando um *continuum*. Henderson (1997) dividiu estes padrões em seis categorias (embora apresente apenas a figura, sem descrições). Aqui se adicionam mais dois padrões, o “imaculado” e também o “difuso” (quando as manchas possuem contornos muito irregulares) e apresenta-se a seguinte organização: a região dorsal da cabeça pode (a) ser imaculada ou recoberta por pintas; (b) apresentar manchas irregulares (marmoreada) e sem bordas definidas; (c) apresentar poucas manchas esparsas; (d) apresentar três manchas longitudinais (uma central e duas laterais) sem ou com poucas conexões; (e) apresentar de três a cinco manchas interrompidas e conectadas formando desenhos, mas ainda com amplo espaço entre elas; (f) apresentar mais de três manchas longitudinais (às vezes muito interrompidas) formando desenhos grandes e com poucos espaços entre as manchas; (g) apresentar mais de três manchas longitudinais com aspecto anastomosado e pouco espaço entre as “manchas”; (h) quase totalmente tomada pelas manchas, tornando-a marrom-escura ou preta, em muitos locais não se pode ver limites entre as manchas.

Padrão ventral da cabeça (pvcab) (Figura 6) [novo caráter]: a porção ventral da cabeça (regiões mentoniana e gular) pode apresentar manchas irregulares e/ou pontuações. Este caráter foi categorizado da seguinte maneira: (a) imaculado (quando não há manchas); (b) pouco manchado (com manchas esparsas); (c) muito manchado (com muitas manchas unidas, deixando a região ventral da cabeça muito escurecida).

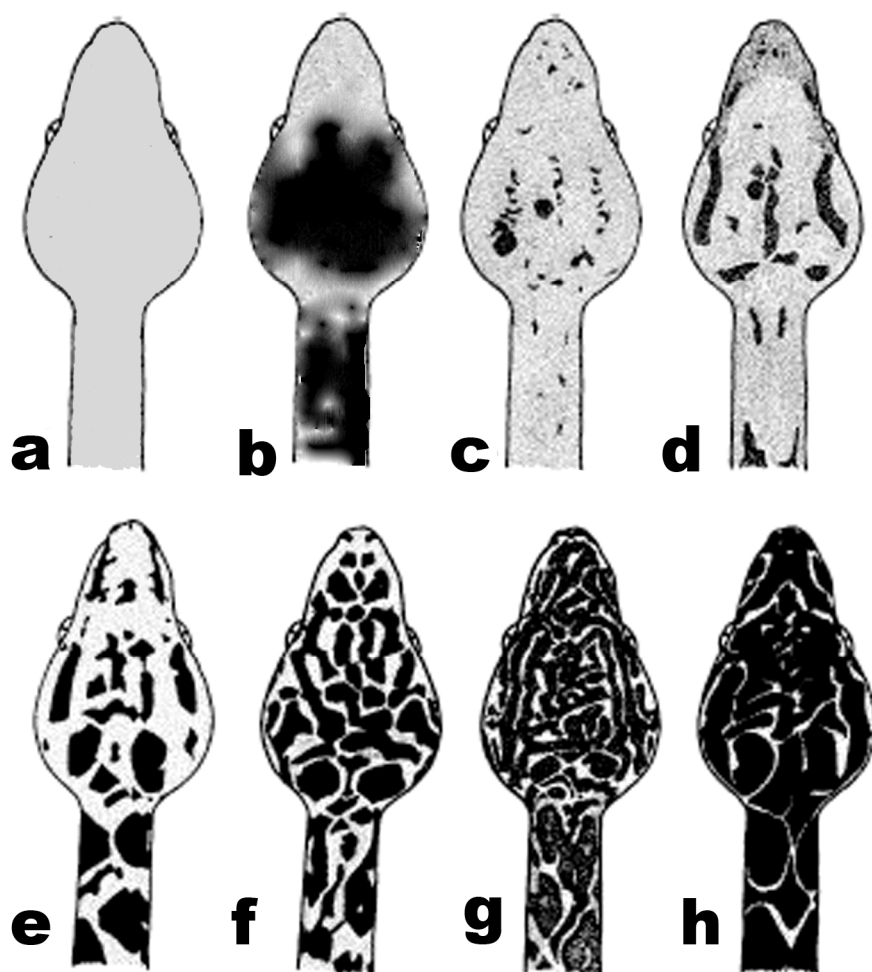


Figura 5 – Desenho esquemático do padrão de manchas do dorso da cabeça de *Corallus hortulanus*: (a) imaculada ou recoberta por pintas; (b) manchas irregulares, sem bordas definidas; (c) poucas manchas esparsas; (d) três manchas longitudinais, sem ou com poucas conexões; (e) três a cinco manchas interrompidas e conectadas, com amplo espaço entre elas; (f) mais de três manchas longitudinais, com poucos espaços entre elas; (g) aspecto anastomosado e pouco espaço entre as manchas; (h) quase totalmente tomada pelas manchas, quase sem limites entre elas. Adaptado de Henderson, 1997.

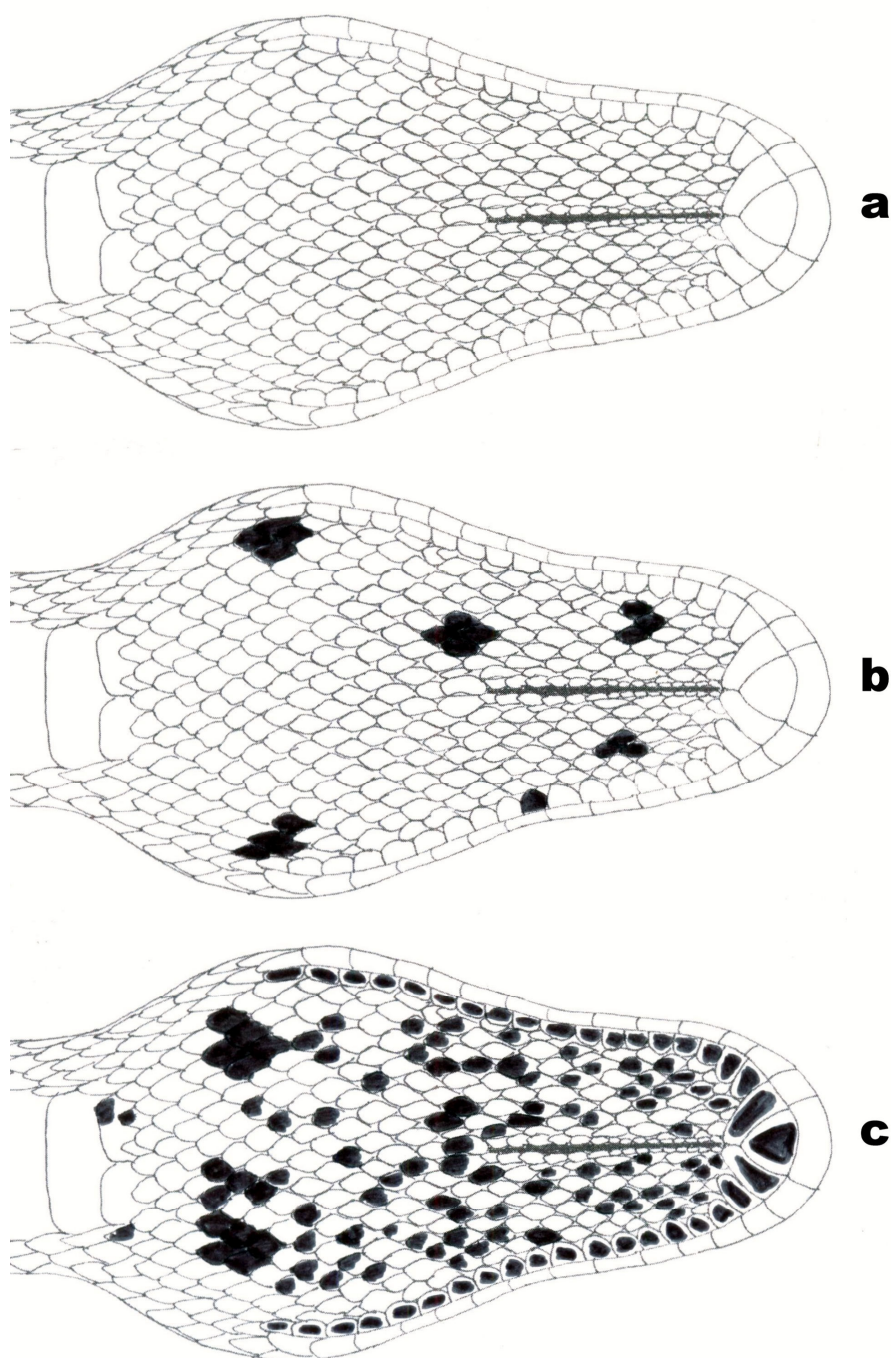


Figura 6 – Desenho esquemático do padrão de manchas região ventral da cabeça (regiões mentoniana e gular) de *Corallus hortulanus*: (a) imaculado; (b) pouco manchado; (3) muito manchado.

Número de faixas pós-oculares (nppo): refere-se às faixas lineares que se estendem posteriormente da região pós-ocular até a região da articulação quadrado-mandibular (Henderson, 1997).

Coloração de fundo do dorso (cordf): refere-se à coloração do fundo (externa às manchas dorsais) dos indivíduos (Stafford & Henderson, 1996; Henderson, 1997).

Coloração das manchas dorsais completas (cormand): refere-se à coloração interna da mancha completa, exceto o contorno que é tratado à parte (Henderson, 1997).

Destaque das manchas dorsais completas (destmc) [novo caráter]: as manchas dorsais completas de *Corallus hortulanus*, quando presentes, podem ser de duas formas distintas: (1) uniforme ou completa ou (2) incompleta, sendo destacada apenas em sua parte superior e esmaecida (ou ausente) nos flancos.

Contorno branco das manchas dorsais completas (contbr) [novo caráter]: avaliou-se a presença e extensão dos contornos brancos: (1) ausente, (2) apenas apical ou (3) contorno branco completo.

Presença e forma das manchas dorsais completas no meio do corpo (Figura 7) (fmancc): as manchas dorsais configuram-se de forma bastante variável, Henderson

(1997) as dividiu em sete categorias. Aqui se fez adaptações para alguns padrões: (a) imaculado (sem manchas); (b) padrão salpicado (com pequenos grupos de manchas esparsos ao longo do dorso); (c) manchas elípticas (orientada dorsoventralmente); (d) manchas romboidais (com lados aproximadamente iguais); (e) manchas com formato de ampulheta; (f) manchas com formato de colher ou cogumelo; (g) manchas com formato de pá (a parte mais larga da mancha é voltada dorsalmente, sendo ligeiramente triangular); (h) manchas com formato de círculo cheio (mancha circular sem o centro vazado); (i) manchas com forma de círculo vazado (mancha circular com o centro vazado, apresentando coloração semelhante ao fundo); (j) padrão marmoreado (quando as manchas não formam desenhos, sendo difusas e apresentando bordas irregulares, embora se note sua presença devido à pigmentação mais escura na região).

Coloração do ventre (corvc): refere-se à coloração de fundo da superfície ventral dos exemplares (Henderson, 1997).

Pigmentação da superfície ventral do corpo (pignv) (Figura 8): foi categorizada em cinco classes: (a) imaculado; (b) apresentando poucas manchas e/ou pontos escuros; (c) com grande invasão das manchas paraventrais escuras; (d) com manchas ventrais escuras bem definidas e a presença de pontuações escuras entre as manchas; (e) apresentando muitas manchas escuras (de origem ventral e paraventral) e com espaçamento (coloração de fundo clara) reduzido entre as manchas (Stafford & Henderson, 1996; Henderson, 1997).

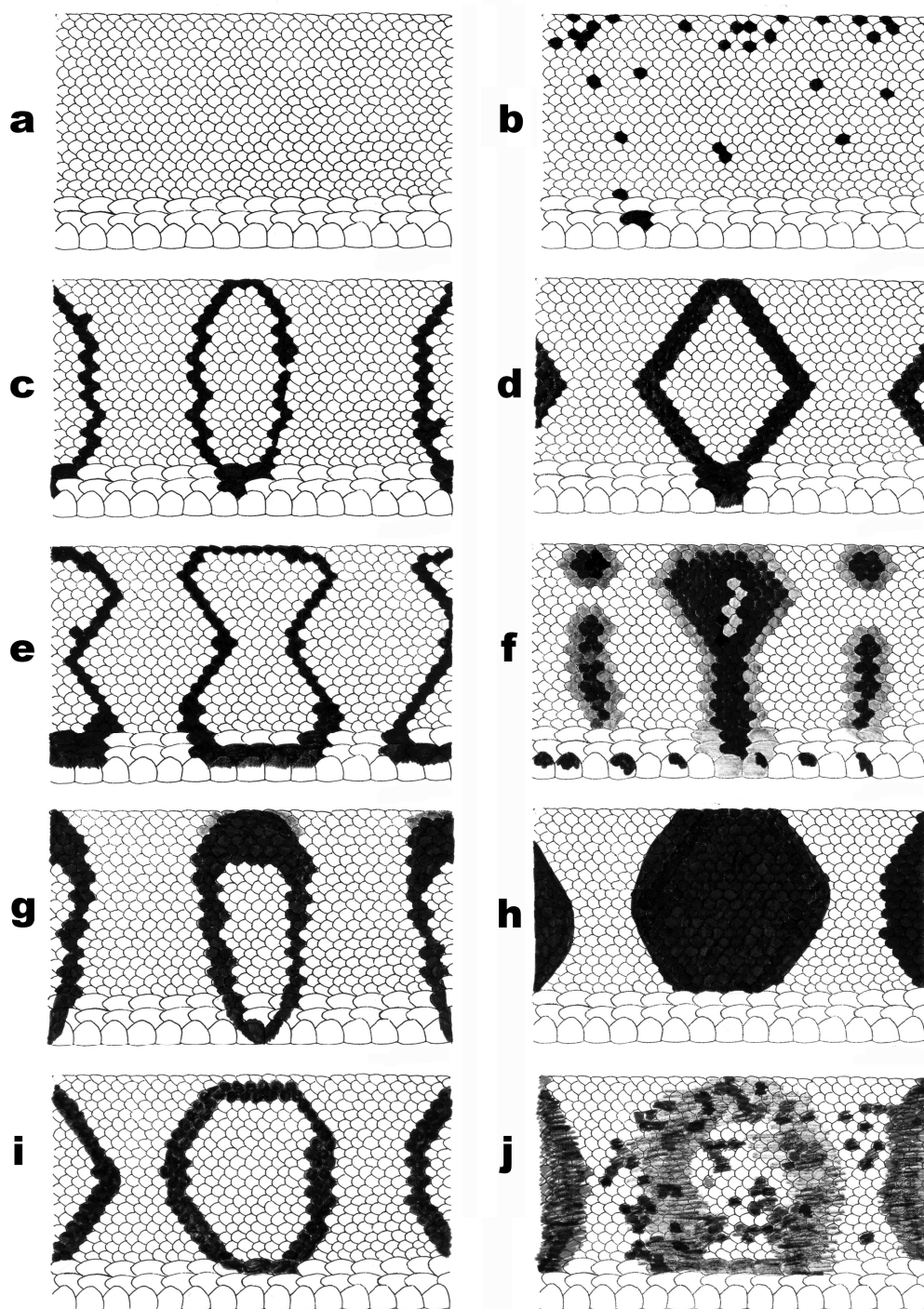


Figura 7 – Desenho esquemático do formato das manchas dorsais principais de *Corallus hortulanus*: (a) imaculado; (b) salpicado; (c) elipse; (d) rombo; (e) ampulheta; (f) colher/cogumelo; (g) pá; (h) círculo cheio; (i) círculo vazado; (j) padrão marmoreado.

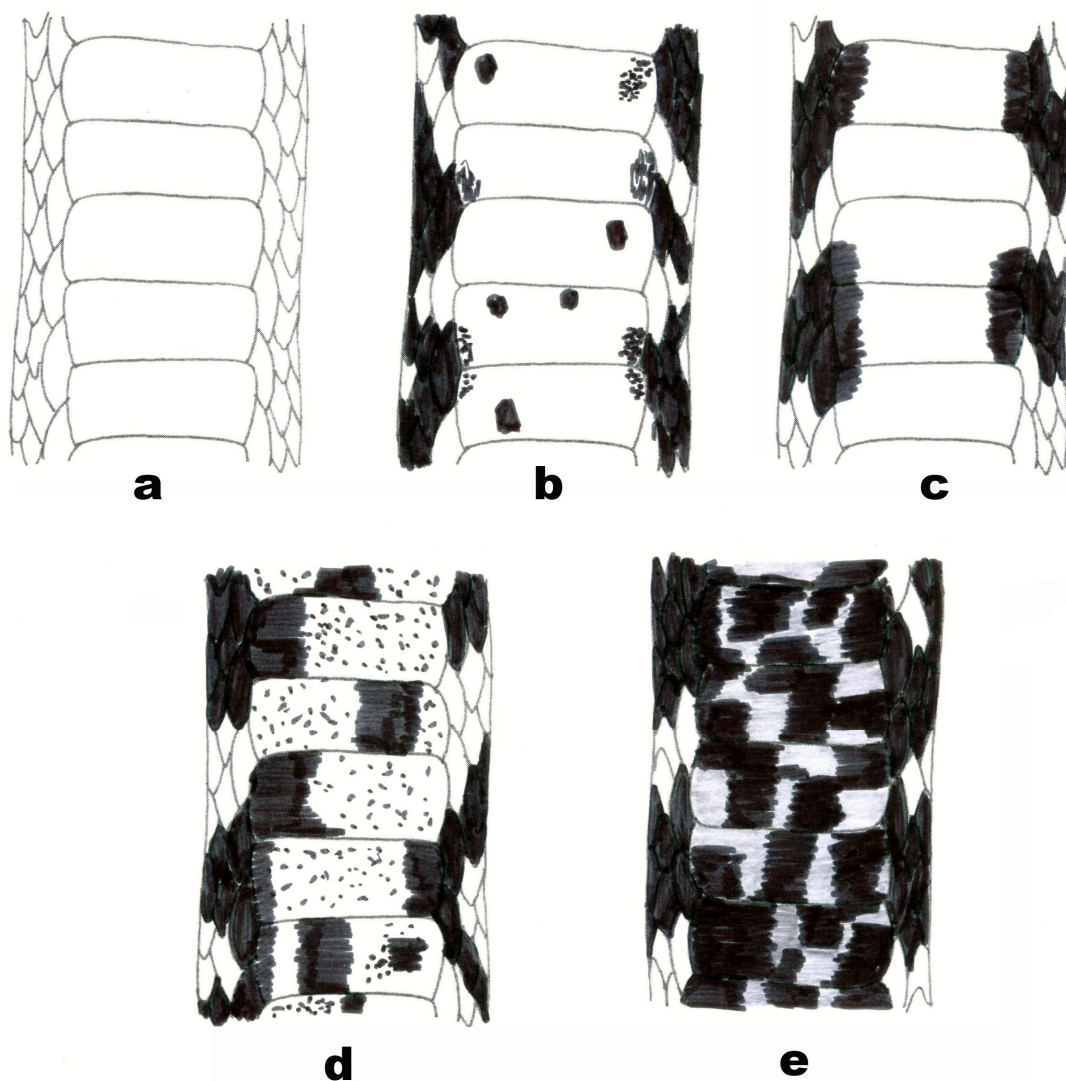


Figura 8 – Desenho esquemático dos padrões de pigmentação da superfície ventral do corpo de *Corallus hortulanus*: (a) imaculado; (b) poucas manchas e/ou pontos; (c) invasão lateral na região paraventral e ventral; (d) com manchas ventrais escuras e pontuações; (e) muitas manchas escuras, com espaçamento entre elas.

Extensão do padrão de manchas ventrais (extmv): categorizado em três classes, de acordo com a distribuição das manchas: (1) pigmentado apenas anteriormente, (2) pigmentado apenas posteriormente (3) ou uniformemente pigmentado. A codificação “anterior” e “posterior” teve o primeiro terço da extensão do CRC como parâmetro (Stafford & Henderson, 1996).

Pigmentação da superfície ventral da cauda (pige) (Figura 9): categorizada em quatro classes: (a) imaculadas, (b) ligeiramente marcadas (com manchas e pintas esparsas); (c) moderadamente marcadas (com manchas e pintas grandes, mas ainda bastante espaço entre elas) (d) completamente pigmentadas (densamente manchadas, coloração de fundo pouco visível) (Stafford & Henderson, 1996; Henderson, 1997).

Número de escamas da borda das manchas dorsais principais (escbor) (Figura 10): representam as escamas que formam as bordas das manchas dorsais principais. As contagens foram realizadas no meio do corpo, do lado direito, paralelamente ao eixo longitudinal do corpo do animal (Stafford & Henderson, 1996).

Número de escamas do centro das manchas dorsais principais (esccent) (Figura 10): representam as escamas que formam o centro (mais claros) das manchas dorsais. As contagens foram realizadas no meio do corpo, do lado direito, de forma paralela ao eixo longitudinal do corpo do animal (Stafford & Henderson, 1996).

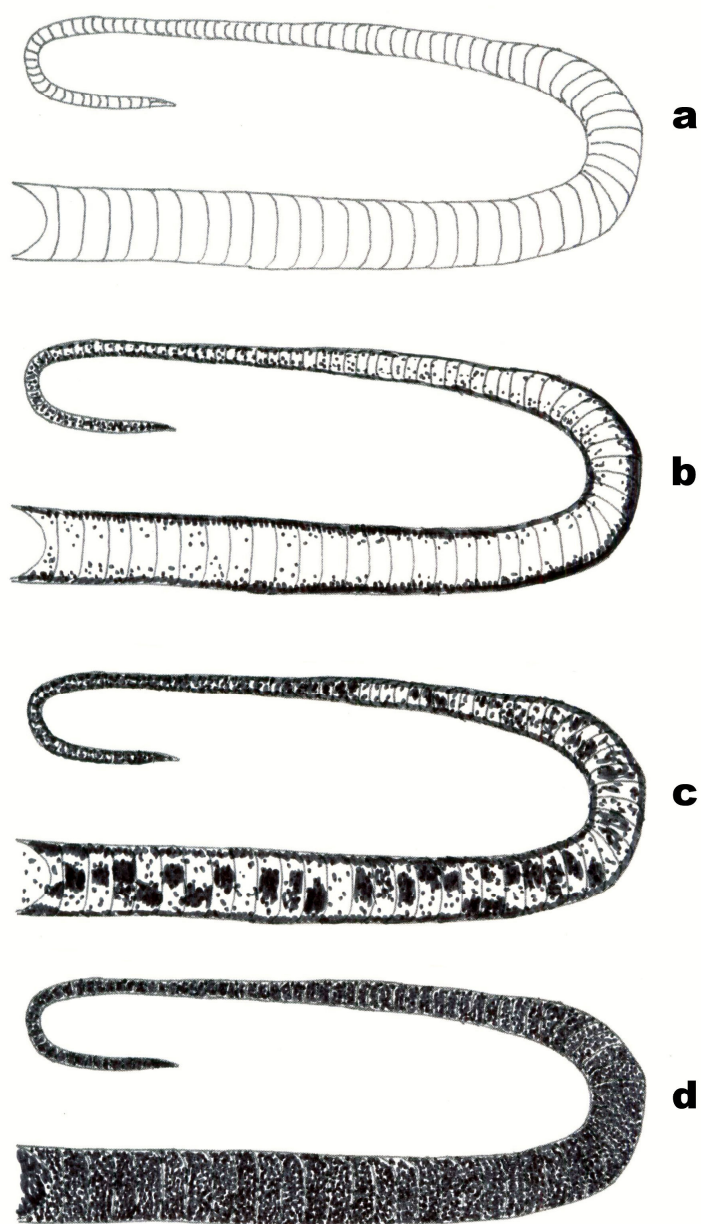


Figura 9 – Desenho esquemático dos padrões de pigmentação da superfície ventral da cauda de *Corallus hortulanus*: (a) immaculadas; (b) ligeiramente marcadas; (c) moderadamente marcadas; (d) completamente pigmentadas.

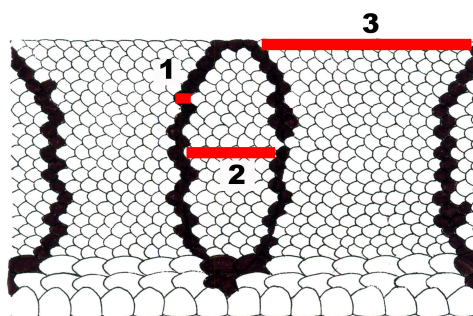


Figura 10 – Desenho esquemático das contagens realizadas nas manchas dorsais completas (em números de escamas): (1) número de escamas da borda das manchas dorsais principais; (2) número de escamas do centro das manchas dorsais principais; (3) número de escamas da região intermanchas.

Número de escamas da região intermanchas (escinter) (Figura 10): trata-se da distância (mensurada em número de escamas) entre as manchas dorsais principais. Nesta contagem, foram incluídas as manchas paraventrales quando presentes. As contagens foram realizadas no meio do corpo, do lado direito, paralelamente ao eixo longitudinal do corpo do animal (Stafford & Henderson, 1996).

Cor da íris (cori): Henderson (2004) dividiu em três categorias: amarelo, laranja/vermelho e cinza. Aqui foram feitas as seguintes modificações: o grupo laranja/vermelho foi dividido em grupos distintos, o grupo verde foi separado do amarelo e o grupo castanho equivale ao grupo cinza de Henderson (2004), englobando as serpentes com olhos escuros (castanho, cinza e a combinação de seus tons). Portanto, neste trabalho, as íris de *Corallus hortulanus* se dividem em cinco estados: (1) amarelo; (2) castanho; (3) laranja; (4) verde; (5) vermelho.

CARACTERES DE MICRO-ORNAMENTAÇÃO DE ESCAMAS

O padrão de Micro-ornamentação das escamas de *Corallus hortulanus* foi avaliado por meio de 10 caracteres de acordo com Price (1982) e Price & Kelly (1989), incorporando as modificações propostas por Ramos (2012). Escamas dorsais e escamas ventrais foram examinadas em três regiões distintas para cada escama: apical, medial e basal (Figura 11).

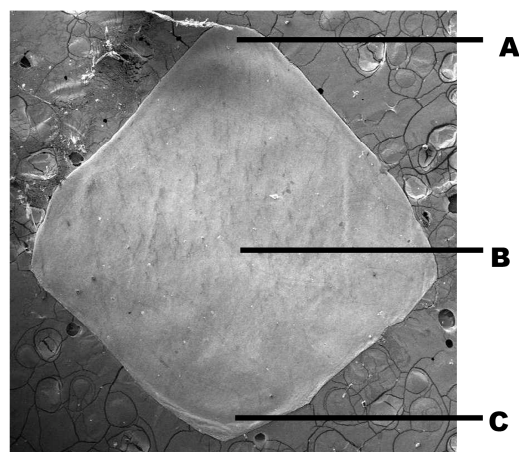


Figura 11 – Regiões amostradas das escamas dorsais para a análise de micro-ornamentação: a) região apical, b) região medial, c) região basal. Foto: Luciana Ramos.

Os caracteres utilizados para a análise de escamas dorsais foram:

Posicionamento das células (celp): trata-se do posicionamento entre as células do *Oberhäutchen*: (1) niveladas: quando as células estão dispostas lado a lado, sem

sobreposição com as células adjacentes; (2) sobrepostas: quando apresentam sobreposição, sem que haja projeção dorsal em relação à superfície da escama ou (3) imbricadas: quando apresentam sobreposição com as células adjacentes, em que as bordas apicais celulares projetam-se dorsalmente em relação à superfície da escama (Ramos, 2012).

Formato das células (celf): (1) circulares: células com formato circular ou (2) poligonais: com quatro ou mais lados regulares (Price, 1982; Price & Kelly, 1989).

Tipo de margens das células (celtm): trata-se do limite entre duas células contíguas, podendo ser: (1) denticulada: quando a margem celular apresenta inúmeras projeções; (2) ondulada: quando a margem apresenta apenas ondulações ou (3) lisa: quando destituída de ornamentações (Ramos, 2012).

Tipo de superfície celular da região apical (celsa): (1) estriada (estruturas filiformes dispostas longitudinalmente em relação do maior eixo da escama) ou (2) pontuada (marcada com pontos ou depressões) (Price, 1982; Ramos, 2012).

Micro-ornamentação da região apical (celma): foram codificados quatro estados que representam: (1) estrias anastomosadas (quando as estrias não apresentam nenhuma conexão ou revelam poucas conexões e, por vezes, se ligam e se separam nas porções terminais), (2) estrias conectadas por linhas laterais (com grande número de conexões, formando uma espécie de rede), (3) estrias placóides (semelhante a uma placa de estrias

com pequenos espaços entre elas), (4) poros arredondados ou poligonais (Price, 1982; Price & Kelly, 1989; Ramos, 2012).

Tipo de superfície celular da região medial (celsm): (Price, 1982; Ramos, 2012) para os tipos de superfície celular *cf.* tipo de superfície da região apical.

Micro-ornamentação da região medial (celmm): (Price, 1982; Price & Kelly, 1989; Ramos, 2012) para os tipos de micro-ornamentação *cf.* micro-ornamentação da região apical.

Tipo de superfície celular da região basal (celsb): (Price, 1982; Ramos, 2012) para os tipos de superfície celular *cf.* tipo de superfície da região apical.

Micro-ornamentação da região basal (celmb): (Price, 1982; Price & Kelly, 1989; Ramos, 2012) para os tipos de micro-ornamentação *cf.* micro-ornamentação da região apical.

Quantidade média de linhas laterais das estrias na porção medial (qtdml) [novo caráter]: trata-se da média de 10 contagens das projeções laterais entre duas estrias contíguas.

CARACTERES DOS HEMIPÊNIS

Foram observados 15 caracteres informativos para a espécie, os quais foram adaptados de estudos prévios conduzidos com grupos variados de serpentes (Dowling & Savage, 1960; Underwood, 1976; Branch, 1981; Zaher, 1999), da seguinte maneira:

Comprimento do hemipênis (mm) (hpc): trata-se do comprimento do órgão plenamente evertido, preenchido e maximamente expandido, mensurado da base à tangente anterior da superfície apical.

Relação entre o comprimento do hemipênis e comprimento da cauda (%) (chcc): trata-se da relação proporcional (expressa em porcentagem) entre o comprimento do hemipênis (hpc) e o tamanho da cauda (cc) do mesmo exemplar do qual foi removido (Underwood, 1976).

Formato do hemipênis (hpf): três estados correspondentes a: (a) unilobado (com ápice irregular e assimétrico, sem evidência de bilobação); levemente bilobado (divididos apenas no ápice por uma distância menor do que a porção basal indivisa) ou moderadamente bilobado (quando a porção dividida é maior do que a porção basal indivisa) (Dowling & Savage, 1960).

Divisão relativa do hemipênis (lobação) em relação ao corpo do hemipênis (%) (hpd):

trata-se da relação percentual entre o comprimento da parte indivisa do hemipênis com o seu comprimento total (hpc) (Underwood, 1976).

Simetria dos lobos (hpsm) [novo caráter]: quando bilobados, os lobos dos hemipênis de *Corallus hortulanus* podem ser assimétricos. Aqui se anotou qual dos lobos (direito ou esquerdo) apresentava maior tamanho em relação ao outro.

Grau de ornamentação do ápice por papilas (hpoa): há três categorias para *Corallus hortulanus*: (1) superfície nua (quando não apresenta ornamentações); (2) apresentando poucas papilas (quando apresenta papilas esparsas, distantes umas das outras de modo que se pode ver o fundo do corpo do hemipênis); (3) com grande concentração de papilas (quando há presença de inúmeras papilas [projeções digitiformes] recobrindo toda a porção apical do hemipênis, de modo que não se pode ver o fundo do hemipênis). As definições de papila seguem Dowling & Savage (1960).

Ornamentação da face sulcada (hpofs): dois tipos básicos de ornamentação são possíveis de serem encontradas nos hemipênis de *Corallus hortulanus*: (1) franjas (dobras lineares de tecido que circundam o hemipênis); (2) papilas (projeções digitiformes) (Dowling & Savage, 1960; Branch, 1981; Zaher, 1999).

Ornamentação da face assulcada (hpofa): (Dowling & Savage, 1960; Zaher, 1999), para os tipos de ornamentação *cf.* ornamentação da face sulcada (hpofs).

Tipo de sulco espermático (hptsp): trata-se do formato do sulco espermático (1) simples (quando não se divide); (2) dividido (quando se divide e seus ramos se estendem ao longo dos lobos) (Dowling & Savage, 1960).

Divisão do sulco espermático em relação do comprimento do hemipênis (%) (hpds): trata-se da relação percentual entre o comprimento da parte indivisa do sulco espermático, com o comprimento total do hemipênis (hpc) (Underwood, 1976).

Número total de franjas (hpnf): trata-se do número de franjas presentes no corpo do hemipênis (Branch, 1981).

Micro-ornamentação das franjas (hpof): tipo de micro-ornamentação das franjas (visíveis sob estereomicroscópio): (1) lisas (sem qualquer ornamentação); (2) onduladas (quando as margens apresentam ondulações); (3) papiladas (quando apresentam projeções digitiformes), (4) espinuladas (quando apresentam pequenos espinhos) (Dowling & Savage, 1960).

Número de franjas que se ligam ao sulco espermático na face sulcada (hpfa): contou-se o número e a posição (1ª, 2ª, 3ª...) de franjas que se ligam às margens do sulco espermático na face sulcada (Branch,1981).

Número de franjas contínuas na face assulcada (hpfs) [novo caráter]: contou-se o número e a posição (1ª, 2ª, 3ª...) de franjas que se ligam umas às outras na face assulcada do hemipênis (Branch,1981).

Ornamentação da base do hemipênis (hpob): (1) nua; (2) ornamentada (Dowling & Savage, 1960). Para os tipos de ornamentação *cf.* Ornamentação da face sulcada (hpofs).

DEFINIÇÃO DAS UNIDADES OPERACIONAIS ANALÍTICAS DE *Corallus hortulanus*

A definição dos grupos em cada uma das análises foi estabelecida com base em possíveis barreiras naturais à dispersão de indivíduos (*e.g.*, bacias hidrográficas, biomas e acidentes topográficos) e, conseqüentemente, à manutenção do fluxo gênico entre as subpopulações de *Corallus hortulanus*. Ainda que descontinuidades na distribuição das subpopulações de *C. hortulanus* tenham sido eventualmente levadas em conta na rotulagem dos grupos a partir da amostra disponível, é sabido que estes hiatos podem

representar fatores causais artificiais (*i.e.*, deficiência amostral). Por conseguinte, tentou-se minimizar este efeito realizando diversas análises exploratórias a partir dos seguintes grupos definidos:

(i) Platô das Guianas – delimitado a oeste pelo Rio Orinoco, Rio Negro e o Canal de Cassiquiare (que conecta as bacias do Amazonas e Orinoco), ao sul pelo Rio Amazonas e ao norte e leste pelo Oceano Atlântico. O Platô das Guianas inclui a Guiana, Guiana Francesa, Suriname, parte da Venezuela (estados de Bolívar e Amazonas), os estados brasileiros de Roraima, Amapá e parte dos estados do Amazonas e Pará (Hoogmoed, 1979; Henderson *et al.*, 2009).

(ii) Amazônia Oeste – compreendendo toda a porção amazônica a oeste do Rio Tapajós, delimitada a leste pela Cordilheira dos Andes e a noroeste pelos rios Negro e Amazonas. Inclui: Bolívia, Peru, Equador, Colômbia e os estados brasileiros do Acre, Rondônia, parte do Mato Grosso e parte do Amazonas. A Amazônia foi fragmentada em duas porções (ii) e (iii) devido à grande extensão territorial e à presença do Rio Tapajós, que poderia servir como barreira geográfica entre as populações (*sensu* Henderson *et al.*, 2009; Passos & Prudente, 2012).

(iii) Amazônia Leste – toda a porção de domínio Amazônico ao sul do Rio Amazonas, Leste do Rio Tapajós (incluindo os domínios de Cerrado) até o Estado do Piauí. Inclui parte do estado do Mato Grosso, Pará, Tocantins, Goiás e Maranhão (*sensu* Henderson *et al.*, 2009; Passos & Prudente, 2012).

(iv) Norte da Mata Atlântica (acima do Rio São Francisco e Caatinga) – Toda a região nordeste desde o estado do Piauí até o estado de Alagoas. Delimitados a oeste pelos

domínios da diagonal seca e ao Sul pelo Rio São Francisco. Inclui os estados de Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco e Alagoas. Esta região foi escolhida devido à descontinuidade das amostras desde o sul da Bahia até o estado de Sergipe.

(v) Centro da Mata Atlântica (sul do Rio São Francisco e Norte do Rio Doce) – Inclui todos os estados entre esses dois Rios: Sergipe, Bahia e parte do Espírito Santo (ao norte do Rio Doce).

(vi) Sul da Mata Atlântica (ao sul do Rio Doce) – inclui todos os estados abaixo do Rio Doce, até o limite sul de disponibilidade de material coletado para a espécie: parte do Espírito Santo, Rio de Janeiro, Minas Gerais e São Paulo.

(vii) Cerrado/Caatinga – trata-se da diagonal de formações abertas brasileiras (*sensu* Ab’Saber, 1977), que inclui as regiões secas do Nordeste e o Brasil central.

(viii) Base Amazônica – (reunião dos grupos ii, iii e parte de vii) incluindo toda a área de domínio da floresta Amazônica, exceto o Platô das Guianas (*sensu* Henderson *et al.*, 2009; Passos & Prudente, 2012). É limitado ao norte pelo Rio Amazonas, ao sul pelo domínio de Cerrado, a leste pelo domínio da Caatinga e Cerrado, e a oeste pela Cordilheira dos Andes. Devido à ausência de barreiras efetivas entre Cerrado e Amazônia, os espécimes do Cerrado (por proximidade geográfica) foram reunidos neste grupo. Ainda que, a ocorrência de *Corallus hortulanus* dentro do domínio morfoclimático do Cerrado (*sensu* Ab’Saber, 1977.) esteja aparentemente restritas as matas ciliares dos grandes rios e regiões ecotonais entre Cerrado/Caatinga e Amazônia (*e.g.*, porção sudoeste do estado do Piauí).

(ix) Mata Atlântica – (reunião dos grupos iv, v, vi e parte de vii) inclui todo o domínio de Mata Atlântica *sensu* Ab’Saber (1977). É limitado ao norte e leste pelo Oceano

Atlântico, a oeste pelo domínio de Cerrado e ao noroeste pelo domínio do Cerrado e pela Caatinga (ao norte). Nesta análise, inclui os estados no sudeste e os pontos mais a leste dos estados do Nordeste do Brasil. Alguns indivíduos da Caatinga, por proximidade, foram incluídos nesse grupo.

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

ANÁLISES QUANTITATIVAS

Primeiramente foram avaliados indivíduos e variáveis segundo o percentual de dados ausentes. Embora os dados ausentes possam ser estimados, um excesso deles pode gerar mais ruídos nas análises do que resolução (Passos & Fernandes, 2009). Dessa forma, tornou-se necessário estabelecer um limite de corte para estes dados. Aqui se adotou o mesmo corte feito por Passos & Fernandes (2009) e Henderson *et al.* (2009), no qual indivíduos ou variáveis com mais de 30% de dados ausentes foram excluídos das análises estatísticas. Para os indivíduos ou variáveis com dados ausentes abaixo desse limite, os valores foram estimados através da função “*estgroup*” do programa MATLAB (Mathworks, 1994), ou substituídos pela média da população nas análises feitas no Statistica 7.0 (StatSoft, 2004), de acordo com a análise proposta.

As análises descritas a seguir foram realizadas no programa MATLAB (Mathworks, 1994), exceto os testes de Levene, Kolgomorov-Smirnoff e Análises de

Variância Univariada e Multivariada, que foram realizados no Statistica 7.0 (StatSoft, 2004). O nível de significância assumido nos testes foi de 95% ($\alpha = 0.05$).

Para avaliar a homocedasticidade dos dados, cada variável foi submetida ao teste de Levene, que funciona sob o pressuposto de que a hipótese nula seria a homogeneidade de variâncias na amostra. No caso do “ p ” ser menor do que o valor crítico (α), as variâncias são consideradas heterocedásticas e não devem ser usadas em testes paramétricos (Zar, 2010). De forma análoga, as variáveis foram submetidas ao teste de Kolgomorov-Smirnoff para avaliar a normalidade dos dados, no caso de “ p ” menor que o valor crítico (α), a distribuição dos dados é considerada normal (Zar, 2010). Ambos os testes são necessários, uma vez que análises paramétricas (*e.g.*, ANOVA) partem do pressuposto que os dados são homocedásticos e normais (Zar, 2010). Variáveis que violaram esses pressupostos foram excluídas das análises estatísticas ou empregadas somente em abordagens exploratórias (*e.g.*, análises discriminantes), onde os valores de significância geralmente não são utilizados para a tomada de decisões, ao menos em estudos de sistemática biológica.

Para avaliar a ocorrência de dimorfismo sexual em *Corallus hortulanus*, empregou-se a análise de variância multivariada (MANOVA) com a amostra parcial dos dados. Este teste faz a comparação entre as variâncias das subamostras (machos e fêmeas), inferindo o grau de significância das diferenças entre as médias de todas variáveis. O teste fornece um valor “ p ” que, se inferior ao nível de significância estabelecido, a hipótese nula é estatisticamente aceita (Zar, 2010).

Com o intuito de eliminar o efeito do tamanho em espécimes imaturos, foram selecionados apenas indivíduos adultos (*sensu* Pizzatto & Marques, 2007) para esta análise. Estes autores examinaram 475 exemplares de *Corallus hortulanus* e, de acordo com o grau de maturação das gônadas, estabeleceram os menores indivíduos sexualmente

maduros com: 802 mm e 1168 mm (machos e fêmeas, respectivamente), encontrando dimorfismo sexual na amostra. No entanto, não ficou claro neste estudo quantos indivíduos de cada sexo tiveram suas gônadas diretamente avaliadas. Por se tratar de uma abordagem muito invasiva e relativamente imprecisa no caso das fêmeas (Shine, 1994), é possível que os autores tenham usado apenas uma fração desta amostra para estabelecer os menores valores de maturidade sexual em ambos os sexos (veja abaixo).

Neste estudo, foram realizadas duas análises para o mesmo conjunto de variáveis: na primeira análise o corte de tamanho foi estabelecido segundo os valores obtidos no trabalho de Pizzatto & Marques (2007). Na segunda análise, no entanto, de forma a padronizar os valores de corte e evitar diferenças em função do possível viés de amostragem aludido acima, utilizou-se o menor valor encontrado por Pizzatto & Marques (2007). Dessa forma, o corte foi estabelecido em 800 mm para ambos os sexos.

As variáveis utilizadas nestas análises foram: CRC, CC, Ccab, Lcab, V, SC. Estas variáveis foram escolhidas, por serem frequentemente sexualmente dimórficas na maior parte das espécies de serpentes (*cf.* Pizzatto *et al.*, 2007; Pizzatto & Marques, 2007). Não se encontrando dimorfismo sexual, procedeu-se em todas as análises subsequentes tratando machos e fêmeas conjuntamente.

ANÁLISES DISCRIMINANTES

A análise discriminante (AD) e a análise discriminante independente de tamanho (ADIT) são muito utilizadas em estudos de variação geográfica, distinção de espécies e de

macroevolução (Reis *et al.*, 1990), sendo que o seu emprego em estudos taxonômicos de serpentes tem se tornado cada vez mais frequente (*e.g.*, Passos *et al.*, 2005; Boback, 2006; Passos & Fernandes, 2009; Henderson *et al.*, 2009; Passos *et al.*, 2009).

O objetivo destas análises é transformar as n variáveis inicialmente estabelecidas em uma combinação de variáveis (= funções discriminantes) de tal modo que a variância intra-grupo seja minimizada e a variância entre os grupos definidos *a priori* seja maximizada para obter a melhor discriminação possível entre os n grupos (Reis *et al.*, 1990). Estas técnicas permitem avaliar o grau de variabilidade entre e dentro dos grupos pré-estabelecidos e verificar a eventual discriminação dos mesmos (Reis *et al.*, 1990; Manly, 2000).

A principal diferença entre AD e ADIT é que, na ADIT, o efeito do tamanho é parcialmente removido dentro dos grupos. Dessa forma, vieses de cunho alométrico têm seus efeitos reduzidos ou eliminados nas discriminações dos grupos (Reis *et al.*, 1990). Essa redução do efeito do tamanho é feita a partir de regressões de cada caráter com o primeiro componente principal (ou seja o que apresentou maior variância) e, em seguida, aplicando-se a análise discriminante canônica aos resíduos obtidos nessas regressões (Strauss, 1985; Reis *et al.*, 1990). O emprego da ADIT é especialmente recomendado em casos onde a distinção do limiar entre indivíduos imaturos e maduros sexualmente é difícil, como no caso de várias espécies de serpentes (Shine 1993, 1994).

De forma resumida, ambas as técnicas resultam na obtenção de uma matriz contendo escores dos indivíduos em cada uma das funções discriminantes, sendo que a inspeção gráfica da inserção dos eixos ortogonais de variância no espaço multivariado evidencia a melhor discriminação possível por meio desta base de dados (Neff & Marcus, 1980; Reis *et al.*, 1990).

O cálculo das elipses de confiança e a inspeção gráfica do grau de sobreposição entre elas determina o nível de discriminação dos grupos previamente estabelecidos no espaço multivariado ortogonal. Ampla sobreposição entre as elipses de confiança sugere que estes grupos definidos *a priori* podem não ser homogêneos em relação a algumas variáveis, sendo que as análises podem ser refeitas considerando-se a realocação de indivíduos dentro dos grupos, de modo a se obter variáveis intra-grupos mais homogêneas em relação à variância observada (q.v. Passos & Fernandes, 2009). Uma forma de nortear estas realocações é através das matrizes classificatórias das análises discriminantes (AD e ADIT), que fornecem o número de indivíduos corretamente rotulados dentro de cada um dos grupos previamente estabelecido de acordo com nível de confiança estatística implementado, sendo que a ocorrência de muitos indivíduos incorretamente classificados pode sugerir também que os grupos não apresentam grande discriminação entre si (Passos *et al.*, 2009).

Tanto AD quanto ADIT requerem equivalência nas matrizes de variância e covariância e normalidade na distribuição dos dados (Manly, 2000). Por este motivo, de forma a avaliar o viés da variância nessas análises e de obter maior robustez nos resultados, as análises foram conduzidas com 1000 pseudorréplicas de *bootstrap*, no sentido de inferir o intervalo de confiança das principais funções discriminantes (Efron, 1979; Passos & Fernandes, 2009).

Os *loadings* das análises discriminantes foram utilizados para elaborar gráficos de vetores direcionais de variação, que por estarem correlacionados às variáveis originais, fornecem o grau de contribuição de cada variável na discriminação dos *n* grupos estabelecidos *a priori* (Strauss, 1985; Passos *et al.*, 2009).

De forma exploratória foram realizadas análises discriminantes (AD) e análises discriminantes independentes de tamanho (ADIT) tanto para a amostra total, quanto para a amostra parcial, com os agrupamentos organizados da seguinte maneira:

- a) Platô das Guianas (i) X Amazônia Oeste (ii) X Amazônia Leste (iii) X Norte da Mata Atlântica (iv) X Centro da Mata Atlântica (v) X Sul da Mata Atlântica (vi).
- b) Platô das Guianas (i) X Amazônia (ii + iii) X Cerrado/Caatinga (vii) X Mata Atlântica (ix).
- c) Platô das Guianas (i) X base Amazônica (viii) X Mata Atlântica (ix).
- d) Amazônia total (i + ii + iii) X Cerrado/Caatinga (vii) X Mata Atlântica (ix).

Na primeira análise (a), os grupos foram divididos a partir do maior número de barreiras naturais e/ou descontinuidades na distribuição no sentido de observar alguma estruturação geográfica dos dados.

A segunda análise (b) testou os indivíduos do Platô das Guianas (i), Amazônia (ii + iii), Cerrado/Caatinga (vii) e Mata Atlântica (ix), de modo a expressar os grandes domínios morfoclimáticos da América do Sul a leste dos Andes (*sensu* Ab'Sáber, 1977). Para esta análise o grupo do Platô das Guianas (i) foi mantido, os grupos da Mata Atlântica (iv, v, vi) foram reunidos em um único grupo (ix). Os indivíduos do Cerrado e da Caatinga foram separados das populações da Amazônia e da Mata Atlântica e reunidos em um mesmo grupo (vii), representando a grande “diagonal aberta” da América do Sul cis-Andina *sensu* Ab'Sáber (1977).

Para a terceira análise (c), o Platô das Guianas (i) foi mantido e o restante das populações da Amazônia (ii, iii e parte de vii) foi reunido em “base Amazônica (viii)”, o mesmo ocorrendo com os grupos da Mata Atlântica (iv, v, vi e parte de vii) reunidos em “Mata Atlântica” (ix). Isso foi feito de modo a incluir as grandes barreiras ou descontinuidades morfoclimáticas que ocorrem na América do Sul a leste dos Andes.

Por fim, na última análise (d), as populações da Mata Atlântica (ix) e Cerrado/Caatinga (vii) foram mantidas e a população da Amazônia foi reunida em uma só (i + ii + iii).

ANÁLISES DE VARIÂNCIA MULTIVARIADA (MANOVA)

A MANOVA tem o objetivo de investigar as diferenças estatísticas entre grupos por meio da comparação dos centróides (média das médias entre todas as variáveis empregadas) dos n grupos definidos *a priori* e determina o grau de significância das diferenças entre esses grupos (Zar, 2010; Passos & Fernandes, 2009). Sobre a interpretação dos resultados da MANOVA, Neff & Marcus (1980) esclarecem que “... se a hipótese nula é aceita, conclui-se que os k grupos de indivíduos representam amostras aleatórias de uma mesma população ao invés de k populações com centroides diferentes, mas se a hipótese nula é rejeitada, conclui-se que há diferenças estatísticas significativas entre as populações e que algumas delas têm médias diferentes de vetores e centróides”.

Como mencionado anteriormente, as análises de variância são baseadas em um conjunto de premissas que devem respeitar os pressupostos de normalidade e

homocedasticidade (Zar, 2010). Em face dos dados terem sido reorganizados em novos grupos, faz-se necessário re-submetê-los aos testes de Kolgomorov-Smirnoff (para normalidade) e Levene (para homocedasticidade), com o intuito de averiguar se algumas variáveis não violaram esses pressupostos dentro de cada grupo. Apenas as variáveis que não os violaram os pressupostos de homocedasticidade foram utilizadas nos testes.

UPGMA (UNWEIGHTED PAIR-GROUP METHOD USING ARITHMETIC AVERAGES)

De forma a investigar a existência de similaridades entre os padrões de micro-ornamentação de escamas e uma eventual hierarquia na estruturação geográfica, fez-se uma análise de agrupamento, empregando-se o método UPGMA (*unweighted pair-group method using arithmetic averages*) (Michener & Sokal, 1957). Trata-se de um algoritmo que computa as médias de similaridade de cada OTU (*operational taxonomic unit*), pesando-as de forma idêntica (*unweighted*), as agrupa em grupos cada vez mais inclusivos, resultando graficamente em um dendrograma de similaridade (Manly, 2000; Wheeler, 2012). A distância entre duas unidades de agrupamento é calculada comparativamente entre todos os pares de agrupamentos (Manly, 2000; StatSoft, 2013). Para esta análise, utilizou-se a distância euclidiana (a partir de dados brutos), que corresponde à distância geométrica entre dois objetos no espaço multidimensional (StatSoft, 2013).

Por ser fundamentada em semelhanças simples (sem determinação de características derivadas) e na ausência do estabelecimento de hipóteses de homologia primária para os caracteres considerados, esta técnica não é ideal para propósitos

filogenéticos, sendo pouco utilizada atualmente para análises de parentesco devido à ancestralidade comum imediata (Wheeler, 2012). Todavia, os resultados expressos em um dendograma de similaridade simples podem apontar semelhanças compartilhadas passíveis de investigação mais detalhada (Manly, 2000), sobretudo em grupos menos inclusivos, como subpopulações ou subespécies de uma dada espécie.

Os indivíduos foram rotulados conforme a região de origem (R1: Platô das Guianas (i), R2: base Amazônia (viii); R3: Mata Atlântica (ix)).

De modo a evitar ruídos na análise em face da disponibilidade de amostra reduzida, os indivíduos com dados ausentes foram removidos do teste e os caracteres de micro-ornamentação 4, 6 e 8 foram removidos da análise por serem relacionados aos caracteres 5, 7, 8 (respectivamente).

ANÁLISES QUALITATIVAS

PADRÃO COLORIDO DO CORPO

Os objetivos das avaliações do padrão colorido são determinar as variações ontogenéticas, sexuais e geográficas dentro e entre os grupos estabelecidos.

Os padrões de coloração encontrados foram avaliados e descritos qualitativamente, baseando-se na semelhança global de desenhos, tipo de manchas e contagens das manchas.

Considerando as mesmas divisões de grupos estabelecidas nas análises quantitativas, fez-se uma avaliação das frequências de ocorrência de cada padrão de

coloração nas populações estudadas ao longo da distribuição de *Corallus hortulanus*. (e.g. Passos & Prudente, 2012).

A questão das diferenças ontogenéticas nos padrões de coloração é tratada descritivamente por serem basicamente diferenças nas tonalidades de coloração e presença de cores diferentes nos padrões de jovens e adultos.

Com o intuito de avaliar a predominância de um padrão colorido sobre o outro entre os sexos (dicromatismo sexual) foram quantificadas as frequências relativas (proporção) de cada padrão de coloração dentro de cada sexo.

PADRÃO COLORIDO DA ÍRIS

A coloração da íris nas serpentes do complexo *Corallus hortulanus* também é variável (Henderson, 2004). Contudo, esta observação só pode ser realizada em exemplares vivos, pois os pigmentos (e.g., laranja e vermelho) são perdidos no processo de fixação e manutenção dos exemplares (Henderson, 1997). Portanto, para avaliar o padrão colorido das íris, foram solicitadas fotografias de exemplares vivos a diversos pesquisadores que coletaram *C. hortulanus* ao longo de sua ampla área de distribuição. Ao todo, somam-se 136 fotos (= indivíduos) (apêndice IV).

Os padrões de coloração da íris foram avaliados através da frequência relativas de cada um deles no conjunto total e dentro de cada uma das subpopulações previamente definidas para as análises quantitativas.

A avaliação das frequências de cada padrão de coloração da íris tem por objetivo averiguar a existência de estruturação geográfica nesses padrões ao longo da distribuição da espécie. De forma complementar, foi confeccionado um mapa mostrando a distribuição dos pontos dos exemplares utilizados nesta análise. Padrões de coloração repetidos para o mesmo ponto não foram representados neste mapa.

PADRÃO DE MICRO-ORNAMENTAÇÃO DE ESCAMAS

Além da análise de agrupamento (UPGMA) descrita anteriormente, foi feita uma análise comparativa em nível populacional dos padrões de micro-ornamentação de escamas. Esta análise visou verificar a presença de variação e estruturação geográfica em cada um dos caracteres estudados dentro de cada população amostrada. Os resultados são apresentados na forma de frequência absoluta de caracteres para cada população.

PADRÃO DOS HEMIPÊNIS

A análise comparativa dos hemipênis visou verificar a presença de variação e/ou estruturação geográfica nos caracteres hemipenianos, uma vez que os órgãos foram selecionados a partir de exemplares oriundos de diferentes localidades ao longo da distribuição de *Corallus hortulanus*. Para isso, computou-se a frequência absoluta na

ocorrência de cada caráter dentro das populações previamente estabelecidas. Devido ao baixo número amostral ($n=17$) optou-se por representar os estados por meio de frequência absoluta e não relativa, que poderiam mascarar o número reduzido de observação, em cada população.

RESULTADOS

ANÁLISES QUANTITATIVAS

VARIABILIDADE SEXUAL

As variáveis investigadas quanto à presença de dimorfismo sexual secundário (comprimento rostro-cloacal, comprimento da cauda, comprimento da cabeça, largura da cabeça, número de ventrais e número de subcaudais) se mostraram homocedásticas e normais através dos testes de Levene e Kolgomorov-Smirnoff (respectivamente).

O resultado das análises de variância univariadas (ANOVA) e multivariadas (MANOVA) realizadas com machos e fêmeas por meio de inferência de cortes diferentes no tamanho corporal de indivíduos supostamente sexualmente maduros (machos CRC $\geq$ 802 mm e fêmeas CRC $\geq$ 1168 mm, *sensu* Pizzatto & Marques, 2007) não foi significativo ($W=0,938$; $F=0,93$; $p = 0,513$; $n = 242$), exceto para o tamanho do corpo (CRC), que embora significativo ($F= 4,082$; $p= 0,04$; $n= 242$), obteve valores muito próximos ao limite do nível de significância estatística empregado.

Devido ao possível ruído gerado pelo crescimento contínuo das serpentes (Vitt & Caldwell, 2009), os eventuais problemas destes valores de corte propostos na literatura (veja material e métodos) e a ausência de dimorfismo sexual secundário no número de escamas ventrais (variável que frequentemente apresenta médias distintas entre os sexos em espécies dimórficas de serpentes), as diferenças no CRC na amostra estudada sugerem a ausência de dimorfismo sexual como encontrado nos demais espécies da subfamília Boinae, exceto *Eunectes murinus* (Rivas *et al.*, 2007). Além disso, as análises de variância realizadas com o mesmo corte entre machos e fêmeas (CRC $\geq$ 800 mm) não obteve

resultado significativo, apontando ausência de dimorfismo sexual em todos os caracteres avaliados nesta análise ($W=0,938$; $F= 1,549$; $p = 0,102$; $n = 299$). Os valores das médias do CRC obtidos para machos e fêmeas são apresentados na Tabela 1, juntamente com os resultados de Pizzatto & Marques (2007).

Tabela 1 – Comparações entre as médias do CRC de *Corallus hortulanus* obtidas neste estudo (Análise 1 e Análise 2) e as médias obtidas no trabalho de Pizzatto & Marques (2007).

	Análise 1		Análise 2		Pizzatto & Marques, 2007	
	p = 0,04		p = 0,33		p < 0,0001	
	machos	fêmeas	machos	fêmeas	machos	fêmeas
$\bar{x}$	1157,1	1352,2	1157,1	1164,4	1233,3	1389,2
dp	±183,6	±117,8	±183,6	±217,5	±161,2	±136,9
mín-máx	800– 1690	1176–1649	800–1690	801–1640	802–1600	1168–1887
n	137	105	158	141	107	104

Frente aos resultados das duas análises, mesmo com os valores marginalmente significativos em relação a diferenças nas médias do CRC seguindo os valores de menores machos e fêmeas de *Corallus hortulanus* estabelecidos na literatura, definiu-se que a espécie não apresenta dimorfismo sexual para efeito desse estudo. Desse modo, todos os demais testes estatísticos foram realizados conjuntamente para machos e fêmeas.

VARIAÇÃO POPULACIONAL DE *Corallus hortulanus*

As unidades operacionais analíticas previamente estabelecidas com base em possíveis barreiras geográficas e/ou descontinuidades na distribuição de *Corallus hortulanus*: **(a)** Platô das Guianas (i) X Amazônia Oeste (ii) X Amazônia Leste (iii) X Norte da Mata Atlântica (iv) X Centro da Mata Atlântica (v) X Sul da Mata Atlântica (vi); **(b)** Platô das Guianas (i) X Amazônia (ii + iii) X Cerrado/Caatinga (vii) X Mata Atlântica (ix); **(c)** Platô das Guianas (i) X base Amazônica (viii) X Mata Atlântica (ix); **(d)** Amazônia total (i + ii + iii) X Cerrado/Caatinga (vii) X Mata Atlântica (ix) demonstraram sobreposição, em maior ou menor grau, entre os grupos definidos *a priori* nas análises discriminantes (Figuras 12 a 19) ou análises de variância multivariada. Contudo, em face deste estudo ter explorado inúmeras possibilidades do ponto de vista de delimitação espacial da amostra disponível de *Corallus hortulanus*, aqui serão apresentados apenas os resultados obtidos mais estruturados ou relevantes.

Para a análise exploratória **(a)** embora certa estruturação dos grupos previamente definidos tenha sido observada, não houve plena discriminação entre os grupos, haja vista a grande sobreposição observada entre eles. Deste modo, este agrupamento foi desconsiderado nas análises subsequentes.

Para a análise exploratória **(b)**, obteve-se melhor estruturação das unidades operacionais com discriminações parciais entre os grupos pré-estabelecidos. A análise com a amostra parcial (n=38, com 430 espécimes) apresentou 85.3% de discriminação na primeira função discriminante e 11.4% de discriminação na segunda função discriminante. Foram observadas sobreposições entre as elipses de confiança de 95% entre os grupos do

Platô das Guianas e Mata Atlântica, Mata Atlântica e Base Amazônica, Base Amazônica e Cerrado/Caatinga (Figura 12).

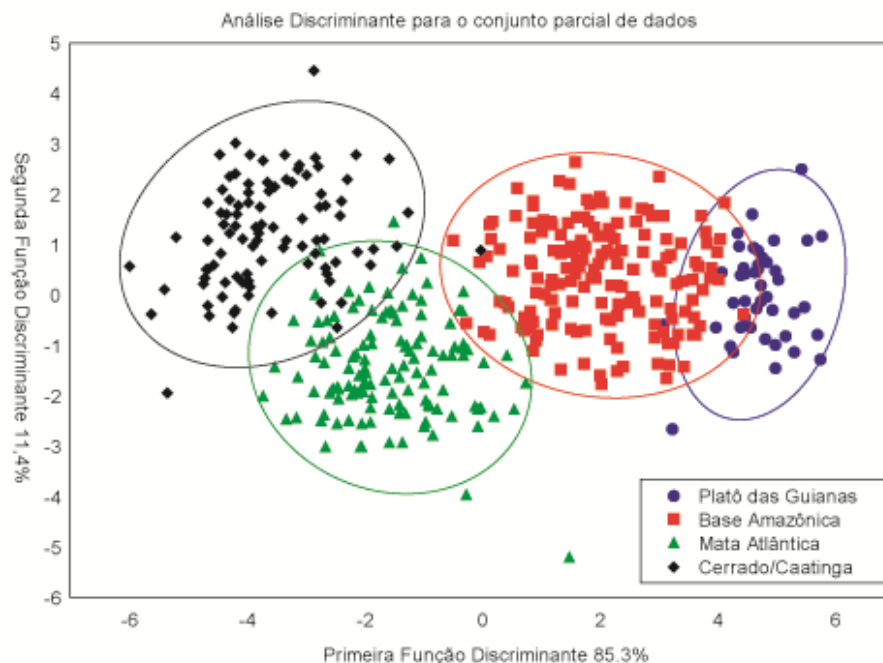


Figura 12 – Plot dos escores da análise discriminante para a amostra parcial do agrupamento (b) (n = 430 indivíduos e 38 variáveis).

A análise exploratória **(b)**, ainda, obteve estruturação para a amostra total (n=14, com 629 espécimes), com 86.4% de discriminação pela primeira função discriminante e 10.8% de discriminação resultado da segunda função discriminante. Neste caso, no entanto, houve sobreposição de todos os grupos em variados graus (Figura 13). A MANOVA para o grupo obteve resultados significativos **(b)** ($W = 0,22873$; $p < 0,001$; $n = 431$), o que exprime diferenças entre a(s) média(s) de alguma(s) variável(is) considerada(s) para os grupos definidos *a priori* nesta análise.

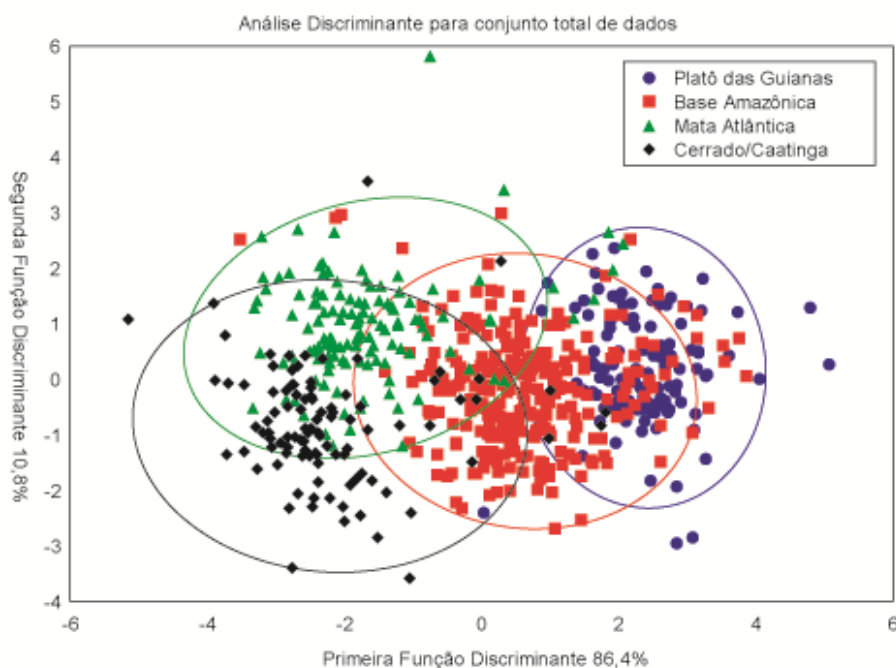


Figura 13 – Plot dos escores da análise discriminante para a amostra total do agrupamento (b) (n = 629 indivíduos e 14 variáveis).

A análise exploratória **(d)** também evidenciou discriminação parcial entre os grupos definidos *a priori*. A amostra parcial (n=38, com 430 espécimes) obteve 90.1 % de discriminação na primeira função discriminante e 9.9% de discriminação na segunda função discriminante. As sobreposições entre as elipses de confiança de 95% foram observadas entre os grupos da Amazônia com Cerrado/Caatinga e Cerrado/Caatinga com Mata Atlântica (Figura 14). De modo similar, a MANOVA para o grupo **(d)** teve valores significativos ($W = 0,61834$; $p=0,000$; $n= 431$), demonstrando haver diferenças entre a(s) média(s) de alguma(s) variável(is) considerada(s) para os grupos definidos *a priori*. Convém ressaltar que a análise para a amostra total segundo a análise exploratória **(d)** não foi realizada.

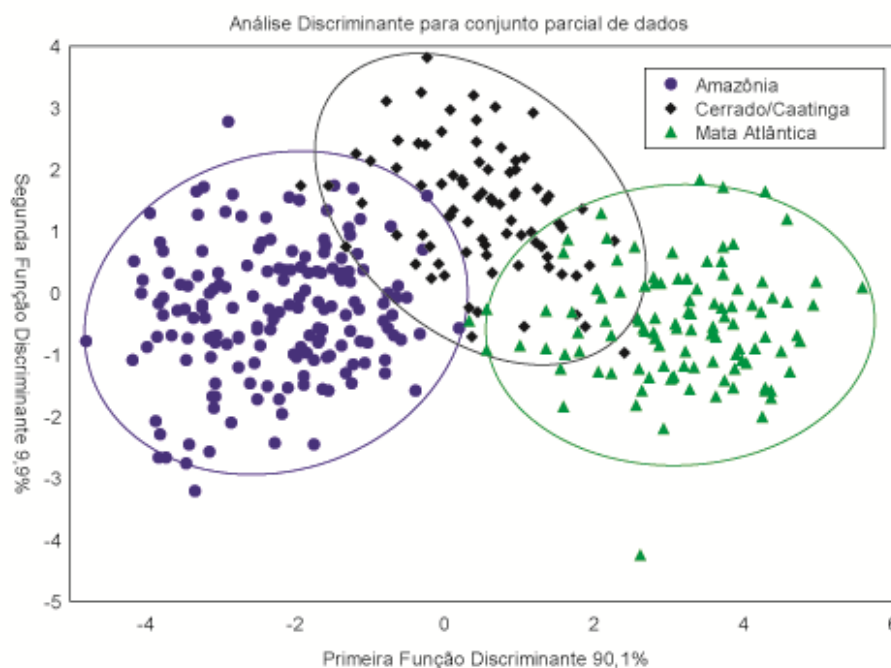


Figura 14 – Plot dos escores da análise discriminante para a amostra parcial do agrupamento (d) ($n = 430$ indivíduos e 38 variáveis).

Para a abordagem exploratória **(c)** a análise discriminante compreendendo a amostra parcial ($n = 37$, com 418 espécimes) obteve melhor discriminação global, ainda que também se possam observar sobreposições marginais entre as elipses de confiança de 95% de cada um dos três grupos referidos acima (Figura 15). A primeira função discriminante correspondeu a 89.4% e segunda função discriminante a cerca de 10.6% da discriminação global dos exemplares a partir das variáveis originais. As sobreposições ocorreram entre os grupos da Base Amazônica e Platô das Guianas e Mata Atlântica e Base Amazônica. Por sua vez, a análise exploratória **(c)** com a amostra total ($n=13$, com 610 espécimes) apresentou grande sobreposição entre as elipses de confiança de 95% (Figura 16).

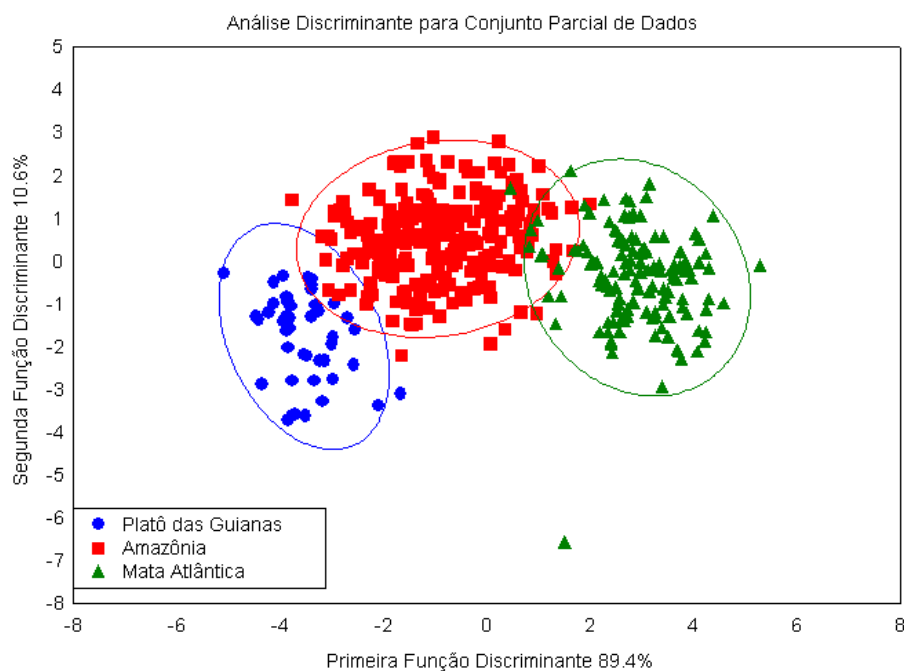


Figura 15 – Plot dos escores da análise discriminante para a amostra parcial do agrupamento (c) ($n = 418$ indivíduos e 37 variáveis).

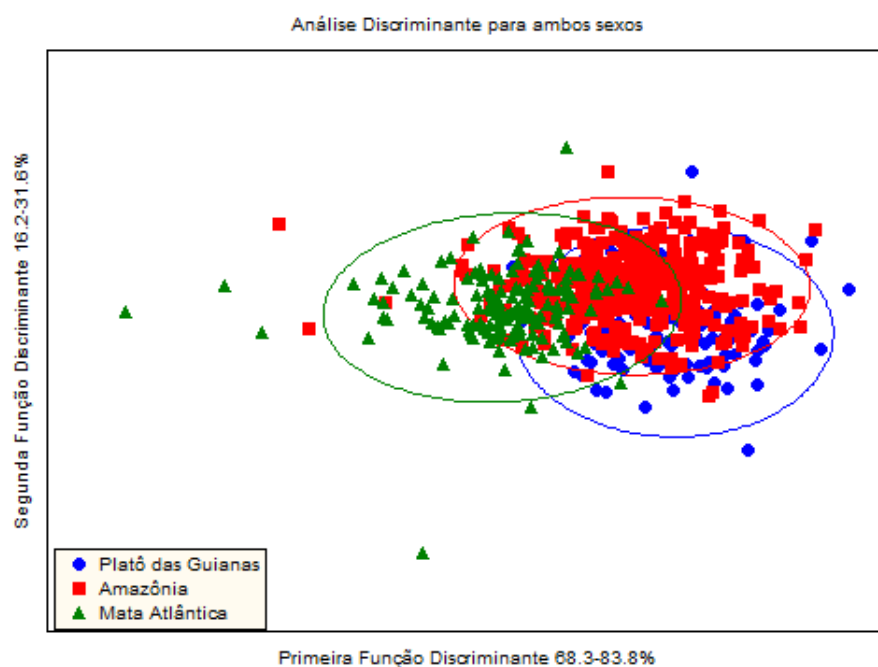


Figura 16 – Plot dos escores da análise discriminante para a amostra total do agrupamento (c) ($n = 610$ indivíduos e 13 variáveis).

As sobreposições entre as elipses de confiança resultam das similaridades entre os indivíduos dentro dos eixos ortogonais do espaço multivariado, o que pode indicar que alguns indivíduos previamente rotulados como da Mata Atlântica foram melhor classificados no grupo da Base amazônica, enquanto que alguns espécimes da Base amazônica se ajustaram melhor ao grupo estabelecido para o Platô das Guianas. Na amostra total (Tabela 2) nota-se que um grande número de exemplares do Platô das Guianas está alocando dentro do grupo da Base Amazônica, bem como praticamente todo o grupo da Mata Atlântica.

Tabela 2 – Matriz classificatória da análise discriminante para os três grupos definidos para a análise exploratória (c) compreendendo a amostra total, exibindo o número de indivíduos classificados corretamente através da classificação por Jackknife. Os valores “p” representam o nível de significância estatística.

		Platô das Guianas	Base Amazônica	Mata Atlântica
	% alocação correta	p=,18009	p=,60348	p=,21643
Platô Guianas	24,6	28	84	2
Base Amazônica	93,4	15	357	10
Mata Atlântica	2,2	5	129	3
Total	61,29	48	570	15

Já na amostra parcial (Tabela 3), cerca de 50% dos indivíduos do Platô das Guianas foram alocados dentro de Base Amazônica, porém os grupos da Base Amazônica e Mata Atlântica apresentam melhor resolução, pois poucos indivíduos foram alocados em outros grupos.

Tabela 3 – Matriz classificatória da análise discriminante para os três grupos definidos para a análise exploratória (c) para a amostra parcial, exibindo o número de indivíduos classificados corretamente através da classificação por Jackknife. Os valores “p” representam o nível de significância estatística.

		Platô das Guianas	Base Amazônica	Mata Atlântica
	% alocação correta	p=,10417	p=,59722	p=,29861
Platô Guianas	46,6	21	23	1
Base Amazônica	86,8	12	224	22
Mata Atlântica	80,6	1	24	104
Total	80,7	34	271	127

A MANOVA para a análise exploratória (c) obteve resultado significativo ($W = 0,72631$; $p < 0,001$; $n = 431$), o que confirma haver diferença(s) entre a(s) média(s) de alguma(s) variável(is) entre os grupos avaliados nesta análise.

A análise exploratória (c) foi também submetida à análise discriminante com 1000 pseudorréplicas de *bootstrap* (Figura 17). Os resultados obtidos foram similares à análise

discriminante sem *bootstrap* (Figura 15), pois apresentaram 88% de discriminação na primeira função discriminante e 22% de discriminação da segunda função discriminante e as sobreposições entre os grupos foram também observadas com estruturação multivariada similar.

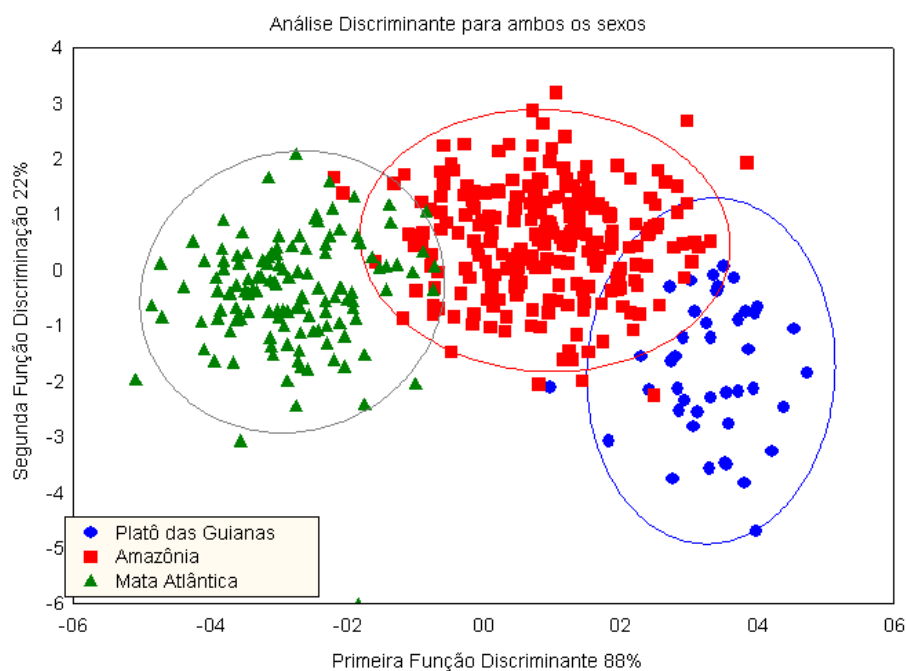


Figura 17 – Plot dos escores da análise discriminante para o agrupamento (c), com 1000 pseudorréplicas de *bootstrap*.

Para o grupo (c), também foram feitas análises discriminantes independentes de tamanho (ADIT) que revelaram estruturação na distinção entre os grupos tanto na amostra parcial (Figura 18), como na amostra total (Figura 19), embora com maior sobreposição das elipses de confiança. Neste caso, a maior sobreposição pode estar relacionada tanto à remoção parcial do fator “tamanho” das variáveis, como também pela redução dos números de variáveis na amostra total.

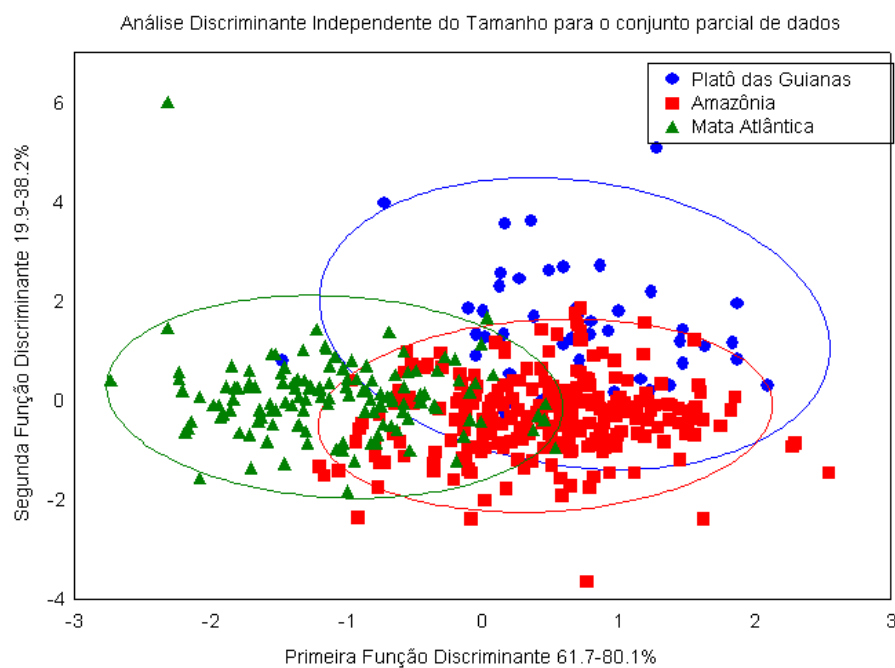


Figura 18 – Plot dos escores da análise discriminante independente de tamanho para a amostra parcial ($n = 418$, 37 variáveis).

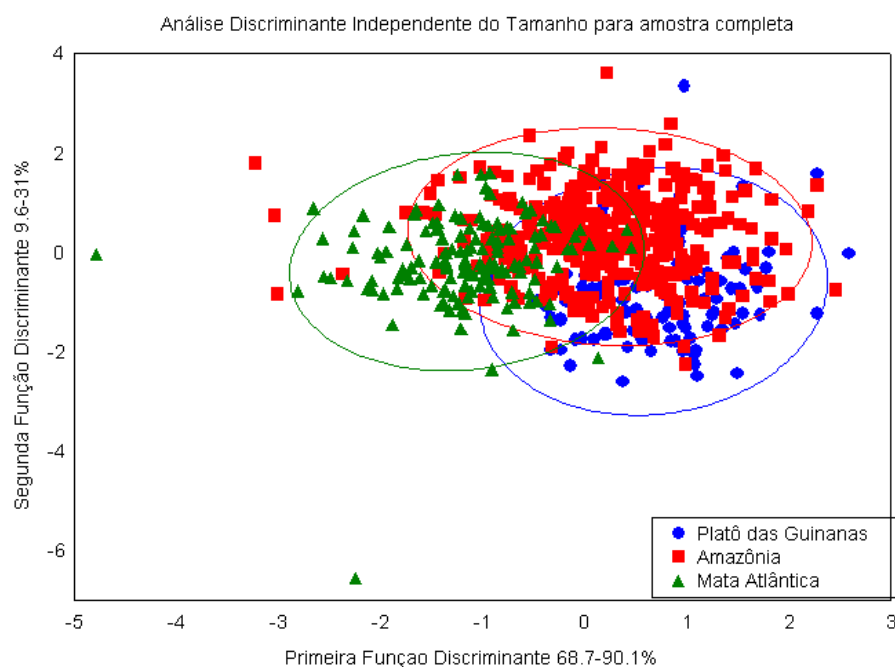


Figura 19 – Plot dos escores da análise discriminante independente de tamanho para a amostra total ($n = 609$, 12 variáveis).

A ADIT realizada para a amostra parcial com os grupos representando o grupo (c) com a amostra parcial (n=37/418) não resultou na distinção significativa dos grupos, sendo que o intervalo de confiança das funções discriminantes foi grande, representando 69.2–90.4% no primeiro eixo e 9.6–30.7% no segundo eixo (Figura 19). Similarmente, a ADIT realizada para a amostra total, a partir de 13 variáveis e 609 indivíduos, também não obteve discriminação dos três grupos previamente estabelecidos, na qual o intervalo de confiança das funções discriminantes foi igualmente muito estendido representando 68.7–90.1% no primeiro eixo e 9.6–31% no segundo (Figura 18).

As variáveis que mais contribuíram para os resultados do grupo (c) na amostra total foram: CRC, lor, inflo, SL e SC. Já para a amostra parcial, as variáveis que mais contribuíram foram: CRC, inflo, lor, chanSL1 e chanSL2. Os vetores direcionais de cada variável mostrando sua magnitude na discriminação dos grupos estão figurados para o 1° e 2° eixo para a amostra total (Figura 20) e parcial (Figura 21).

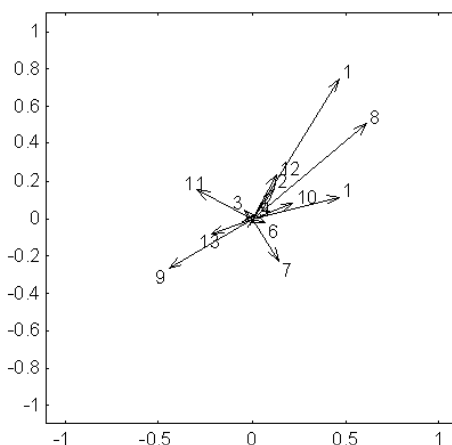


Figura 20 – Plot de vetores direcionais da análise discriminante para a amostra total dos grupos Platô das Guianas (i), Base Amazônica (vii) e Mata Atlântica (viii): Legenda: 1) CRC; 2) CC; 3) Ccab; 4) Lcab; 5) dor2; 6) V; 7) SC; 8) lor; 9) inflo; 10) circorb; 11) SL; 12) IL; 13) intras.

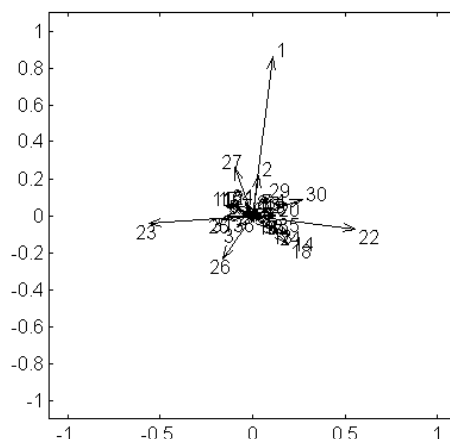


Figura 21 – Plot de vetores direcionais da análise discriminante para a amostra parcial dos grupos Platô das Guianas (i), Base Amazônica (vii) e Mata Atlântica (viii): Legenda: 1) CRC; 2) CC; 3) Hcpr; 4) Lcor; 5) Hpes; 6) Ccab; 7) Hcab; 8) Lcab; 9) Dor; 10) Ho; 11) Doo; 12) Dnr; 13) Dob; 14) Dnn; 15) Dor1; 16) Dor2; 17) Dor3; 18) dorc; 19) PV; 20) V; 21) SC; 22) lor; 23) inflo; 24) circorb; 25) SL; 26) chanSL1; 27) chanSL2; 28) IL; 29) chanIL1; 30) chanIL2; 31) intras; 32) Pf; 33) interric; 34) nas-circ; 35) ment; 36) gula.

Para estas variáveis, calculou-se o intervalo de confiança de 95%, do qual os valores mínimos e máximos são apresentados na Tabela 4. Considerando apenas estes valores do intervalo de confiança, nota-se que somente SC e SL não apresentam sobreposições entre as três populações avaliadas no grupo (c). No entanto, os valores são muito próximos uns dos outros e indivíduos que apresentam determinado valor podem ser encontrados em populações diferentes da sua população de origem, *i.e.*: a condição de 120–124 subcaudais na população do Platô das Guianas foi encontrada em 64 exemplares da Base Amazônica e 42 exemplares da Mata Atlântica; 115–116 subcaudais presentes na Base Amazônica foi encontrada em cinco exemplares do Platô das Guianas e 13 da Mata Atlântica e a condição de 118–119 subcaudais para a Mata Atlântica foi encontrada em

cinco exemplares do Platô das Guianas e 41 da Base Amazônica. Do mesmo modo, para as supralabiais, a condição de 12 (Platô das Guianas) foi encontrada em 41 exemplares da Base Amazônica e cinco da Mata Atlântica; 13 supralabiais (Base Amazônica) foi encontrada em 12 exemplares do Platô das Guianas e 29 da Mata Atlântica e, por fim, 14 supralabiais (da Mata Atlântica) foi encontrada em 19 exemplares do Platô das Guianas e 113 da Base Amazônica (v. apêndice V).

Tabela 4 – Valores de mínimo e máximo do intervalo de 95% calculado para as variáveis que mais contribuíram aos resultados das análises discriminantes nas populações examinadas no agrupamento (c). (os valores de mínimo e máximo, se iguais, são representados uma única vez).

Variável	Platô das Guianas	Amazônia	Mata Atlântica
ChanSL1	7 (n=45)	7 (n=252)	7 (n=122)
ChanSL2	10–11 (n=45)	10 (n=252)	11 (n=122)
CRC	885,7–1011,6 (n=116)	908,1–973,4 (n=382)	936,4–1042,8 (n=134)
Inflo	3–4 (n=116)	3–4 (n=376)	4–5 (n=127)
Lor	2 (n=116)	2–4 (n=380)	2 (n=128)
SC	120–124 (n=116)	115–116 (n=357)	118–119 (n=125)
SL	12 (n=116)	13 (n=378)	14 (n=128)

VARIABILIDADE QUANTITATIVA DE *Corallus hortulanus*

Embora diversos arranjos populacionais tenham sido avaliados para *Corallus hortulanus*, a análise exploratória (c) [Platô das Guianas (i) X base Amazônica (viii) X Mata Atlântica (ix)] foi a que obteve melhor discriminação entre os grupos. Todavia, é imprescindível observar que o grupo “Mata Atlântica” obteve uma distinção parcial dos demais também nas análises “b” e “d”.

Embora as variáveis chanSL1, chanSL2, CRC, Inflo, Lor, SC e SL tenham contribuído para a discriminação dos grupos nas análises discriminantes, todos os caracteres de foliose avaliados apresentam ampla sobreposição entre os grupos representados pelo Platô das Guianas, Base Amazônica e Mata Atlântica (Tabela 5). Ainda que as médias dos valores de número de ventrais e subcaudais sejam diferentes nessas populações, o que pode explicar a significância das MANOVAs realizadas para este arranjo populacional, observou-se sobreposição das amplitudes nas referidas populações.

O número de escamas dorsais no começo do corpo (dor1), no meio do corpo (dor2), interictais (interic), ventrais (V) e subcaudais (SC) são os caracteres com os maiores valores de desvio padrão e amplitude entre os caracteres de foliose avaliados. Isso mostra um alto grau de dispersão dos valores dessas variáveis dentro das três populações (análises exploratórias c) e, portanto, alto grau de polimorfismo também (o detalhamento populacional da variabilidade observada na amostras se encontra no apêndice V).

Por outro lado, o número de escamas pré-ventrais, loreais e intra-supraoculares representam as variáveis que apresentaram menor variação, ainda que mostrem também ampla sobreposição entre os grupos. Em síntese, nenhum dos grupos definidos *a priori*

apresentou qualquer intervalo exclusivo para os caracteres de folidose fixados dentro da amostra, de modo que fosse possível o distinguir qualquer uma das populações das demais.

Os caracteres morfométricos, por sua vez, também apresentaram alto grau de dispersão (desvio padrão alto) em todas as análises multivariadas exploratórias. Os maiores valores de desvio padrão foram encontrados nas seguintes variáveis (ordem decrescente): CRC, CC, Ccab, Lcab, Lcor, Hcab.

Embora os dados morfométricos apresentem também certa sobreposição, observa-se que os indivíduos da população da Mata Atlântica possuem as maiores médias para cinco variáveis (CRC, CC, Hcor, Hpe, Ccab) e os indivíduos da Amazônia são mais robustos, pois possuem as maiores médias para a Lcor. De modo geral, as médias da população do Platô das Guianas são menores do que as das outras populações (Tabela 6). No entanto, os maiores exemplares registrados são ambos da Base Amazônica, o maior macho (MNRJ 14554) apresenta $CRC = 1690\text{mm} + CC = 282\text{mm}$, sendo que a maior fêmea (KU 204895) apresenta $CRC = 1640\text{mm} + CC = 349\text{mm}$.

As sínteses comparativas das variabilidades observadas nos caracteres merísticos e morfométricos entre as populações de *Corallus hortulanus* do Platô das Guianas, Base Amazônica e Mata Atlântica se encontram nas Tabelas 5 e 6, respectivamente.

Além da folidose e morfometria, outros caracteres (coloração da íris, padrão colorido, micro-ornamentação de escamas e hemipênis) foram avaliados com base neste mesmo arranjo populacional (agrupamento **(c)** [Platô das Guianas (i) X base Amazônica (viii) X Mata Atlântica (ix)]), uma vez que este foi o padrão de variabilidade populacional que se mostrou mais estruturado dentro das inúmeras abordagens exploratórias empregadas (veja seções abaixo).

Tabela 5 – Variação observada nos caracteres merísticos entre as populações de *Corallus hortulanus* provenientes do Platô das Guianas, Base Amazônica e Mata Atlântica. As abreviaturas correspondem respectivamente aos seguintes parâmetros da amostra: Mín. = mínimo; Máx. = máximo; $\bar{x}$ = média; dp = desvio padrão; n = número amostral.

	Platô das Guianas					Base Amazônica					Mata Atlântica				
	Mín.	Max.	$\bar{x}$	dp	n	Mín.	Máx.	$\bar{x}$	dp	n	Mín.	Máx.	$\bar{x}$	dp	n
Dorsais (dor1)	27	49	38	3,95	45	27	45	38	2,85	263	26	44	37	2,75	131
Dorsais (dor2)	40	63	54	3,70	116	42	63	53	3,54	383	44	59	53	2,92	134
Dorsais (dor3)	23	31	27	1,65	45	17	57	27	3,55	265	22	36	27	1,73	130
Dorsais da cauda (dorc)	11	17	14	1,40	44	12	18	15	1,24	258	12	19	14	1,07	129
Pré-ventrais (pv)	0	5	2	0,96	45	0	4	2	0,94	257	0	4	1	0,97	128
Ventrais (v)	250	297	281	6,56	113	211	298	276	9,57	378	250	285	268	5,36	132
Subcaudais (sc)	78	140	122	8,24	102	84	137	116	9,91	357	107	133	118	4,32	125
Loreal (Lor)	1	4	2	0,48	116	2	4	2	0,51	377	2	3	2	0,33	128
Infraloreal (Inflor)	0	6	3	1,11	116	1	8	4	1,11	376	2	8	5	1,21	127
Circumorbitais (circor)	8	17	15	1,31	112	11	18	14	1,25	374	11	16	14	1,08	128

Supralabiais (SL)	9	15	12	1,72	116	9	16	13	1,44	378	7	16	14	1,11	128
Infralabiais (IL)	12	21	16	2,09	115	10	21	17	1,96	374	14	20	18	1,11	126
Intersupraoculares (intras)	6	14	11	1,74	112	6	17	11	1,64	374	9	16	13	1,38	130
Pré-frontais (Pf)	6	10	7	1,02	45	2	13	7	1,23	260	4	12	8	1,39	125
Interrietais (interric)	28	43	35	3,17	45	26	44	34	2,84	255	27	44	35	3,44	123
Nasais-circumorb (nas-circ)	4	7	5	0,78	45	4	9	5	0,72	256	4	7	5	0,79	127
Esc. Sulco ment. (ment)	21	30	25	2,14	45	20	31	25	2,00	256	19	29	24	1,89	120
Gulares IL-1^aV (gula)	10	17	14	1,36	45	10	19	14	1,63	258	9	18	14	1,48	124

Tabela 6 – Variação observada nos caracteres morfométricos entre as populações de *Corallus hortulanus* provenientes do Platô das Guianas, Base Amazônica e Mata Atlântica. As abreviaturas correspondem respectivamente aos seguintes parâmetros da amostra: Mín. = mínimo; Máx. = máximo; $\bar{x}$ = média; dp = desvio padrão; n = número amostral.

	Platô das Guianas					Base Amazônica					Mata Atlântica				
	Mín.	Máx.	$\bar{x}$	dp	n	Mín.	Máx.	$\bar{x}$	dp	n	Mín.	Máx.	$\bar{x}$	dp	n
Comp. ros.-cloa.(CRC)	370,0	1555,0	948,7	345,7	116	213,0	1690,0	940,8	325,6	382	390,0	1617,0	989,6	314,3	134
Comp. Cauda (CC)	85,0	391,0	237,6	88,1	102	75,0	810,0	243,7	88,9	359	114,0	410,0	261,8	77,2	126
Altura Corpo (Hcor)	7,8	36,6	21,1	8,1	44	8,8	48,6	24,62	8,3	255	11,3	47,5	25,2	8,7	127
Largura Corpo (Lcor)	3,4	22,3	11,9	5,8	44	3,6	40,4	14,2	6,9	256	3,6	38,8	13,4	6,0	127
Altura r. nugal (hpes)	3,8	14,8	7,7	2,6	45	3,1	26,0	8,9	3,4	257	3,5	28,3	9,5	4,0	125
Largura r. nugal (lpes)	2,9	12,9	6,2	2,3	44	2,7	23,1	7,0	3,0	258	1,2	14,5	7,1	2,7	125
Comp. cabeça (Ccab)	17,4	49,4	31,1	9,1	113	4,4	60,4	31,4	9,4	370	8,9	54,3	33,6	9,4	126
Altura cabeça (Hcab)	6,3	36,6	11,8	5,0	45	6,6	30,5	12,7	4,0	261	6,4	23,0	12,9	3,9	121
Largura cabeça (Lcab)	8,4	45,3	17,8	6,3	112	2,9	38,1	17,7	5,9	370	2,7	31,9	18,9	6,0	126
Dist. olho-rostral (dor)	5,7	16,8	10,6	3,4	45	1,2	28,4	11,8	3,9	261	1,4	29,5	11,8	4,3	122

Altura olho (Ho)	2,9	6,3	4,6	0,9	45	2,9	16,7	4,8	1,6	259	2,9	16,5	5,0	1,7	122
Largura olho (Lo)	3,1	6,6	5,0	0,9	72	3,2	16,6	5,0	1,5	314	3,0	16,6	5,1	1,7	121
Dist. interorbitais (doo)	5,8	14,7	9,6	2,6	45	1,4	25,9	10,5	3,4	262	3,8	16,9	10,8	3,0	121
Dist. Nar-rostral (dnr)	0,7	10,8	1,8	1,8	45	0,6	17,0	2,1	2,2	250	0,4	15,7	2,1	1,9	121
Dist. olho-boca (dob)	1,1	3,7	2,3	0,9	45	0,8	18,8	2,9	2,0	257	0,5	11,0	2,6	1,2	122
Dist. Nar-nar (dnn)	2,1	7,3	4,7	1,5	45	2,1	17,6	5,4	2,1	257	2,1	8,9	5,4	1,5	122

ANÁLISES QUALITATIVAS

VARIAÇÃO CROMÁTICA DO CORPO EM PRESERVATIVO

O padrão de colorido dos exemplares foi baseado apenas nos exemplares da amostra parcial. Vinte e dois exemplares (*ca.*, 5% da amostra) não foram incorporados na análise devido ao seu mal estado de conservação e/ou desbotamento, o que impediu a observação de forma acurada das feições avaliadas.

Os pigmentos responsáveis pela coloração (principalmente vermelhos, rosa e laranja) são perdidos ao longo do processo de fixação e conservação e o exemplar acaba (após muitos anos) ficando completamente bege. A perda de pigmentos, por vezes, altera o padrão de coloração.

Alguns exemplares, podem inclusive apresentar um padrão “negativado”, por exemplo: se o fundo é de um tom mais escuro do que as manchas dorsais, quando o exemplar é desbotado, este fundo se torna mais claro do que as manchas dorsais, invertendo as tonalidades de coloração (Figura 22). Esse viés pode causar diferentes interpretações, caso o exemplar seja analisado apenas após a sua preservação.

Os padrões dorsais da cabeça, embora possam ser reunidos em grupos, são bastante variáveis entre os indivíduos. As diferenças e similaridades residem na quantidade, forma e tamanho das manchas. Os padrões aqui apresentados são representados por letras (a–h), segundo o texto e figura dos materiais e métodos na seção correspondente (*q.v.*, Figura 5).

As faixas pós-oculares podem ser ausentes ($n=29$), únicas ($n=397$) ou duplas ($n=20$). Essas três formas aparecem em todos os padrões de coloração observados.

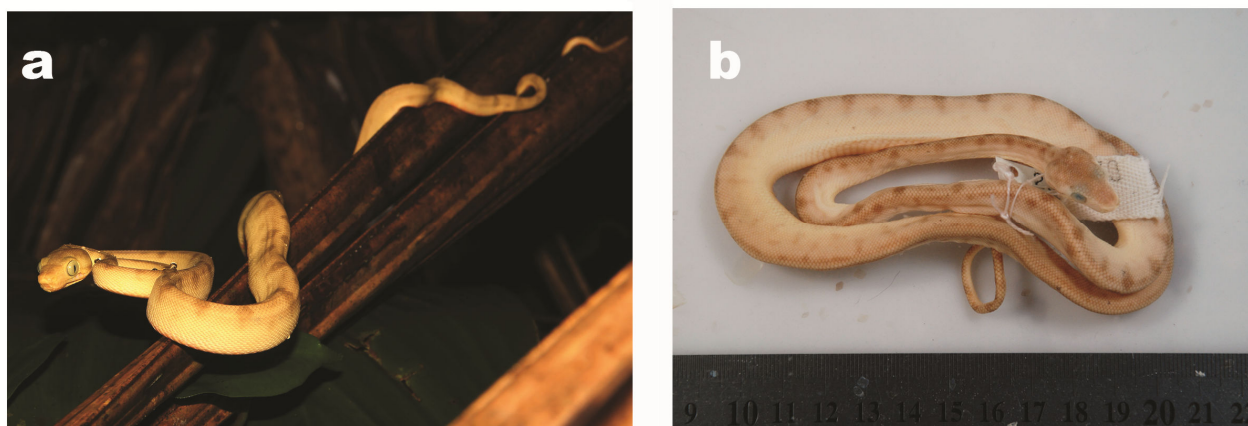


Figura 22 – Exemplar de *Corallus hortulanus* (MNRJ 23287), procedente de Ariquemes, RO, evidenciando a perda de pigmentação amarela: (a) antes e (b) depois da fixação. Notar o destaque das manchas dorsais após a fixação e também a opacidade da íris na foto (b). Foto (a): Glauco Zeferino.

O colorido de fundo é muito variável, tanto na cor, quanto na tonalidade, podendo ser: amarelo, bege, laranja, rosa, vermelho, verde-acinzentado, cinza, marrom-acinzentado, marrom claro, marrom escuro e/ou preto. As manchas dorsais, quando presentes, são mais escuras do que a coloração de fundo, podendo ser laranja, bege, marrom claro, marrom escuro, preto. O formato dessas manchas corporais é também bastante variável tanto entre os indivíduos, como em um mesmo indivíduo, pois é comum que um mesmo indivíduo apresente mais de um tipo de mancha ao longo do corpo. Os formatos dessas manchas podem variar em: elipses, ampulhetas, “pás”, círculos cheios e vazados, rombos, setas, pintas e, até mesmo, bandas transversais. As manchas podem ter coloração uniforme ou terem nitidez apenas na região dorsal e ventral, sendo esmaecidas nos flancos. Alguns indivíduos apresentam desenhos distintos apenas no início do corpo e o restante esmaecido ou mesmo ausente.

O contorno das manchas dorsais também é variável, podendo apresentar-se ausente (n= 171), contornar apenas a região mais dorsal ou contornar completamente a mancha. Quando presente, este contorno pode ser branco (n= 273), amarelo (n=4) ou vermelho (juvenis, n=1). Enfatiza-se aqui que as manchas avermelhadas podem estar subestimadas na amostra, uma vez que esse pigmento é perdido rapidamente após a fixação.

A coloração de fundo do ventre pode apresentar diversos tons de amarelo, bege, branco, cinza, laranja, marrom, róseo ou oliva. As manchas que ornamentam a superfície ventral são continuidades das manchas dorsais, portanto apresentam a mesma tonalidade destas. Quanto à distribuição de manchas no ventre, elas podem estar ausentes (n=80), alcançar apenas as laterais das escamas ventrais (invasão lateral) (n=64), apresentar poucas manchas e/ou pontos (n=101), manchas grandes (n =116) ou quase recobrir o ventre completamente (n= 82). Exceto pelo padrão I, no qual o ventre é quase sempre imaculado (veja abaixo), estas variações estão presentes em todos os outros padrões. Ainda sobre as manchas ventrais, elas podem cobrir apenas o terço anterior do ventre (n=12), apenas a região posterior (n=110) ou ainda cobrir completamente a face ventral do corpo (n= 326).

De forma análoga, toda a variabilidade cromática das subcaudais está representada nos seis padrões de coloração: imaculadas (n= 79), ligeiramente marcadas (n= 101), moderadamente marcadas (n= 121) ou completamente marcadas (n= 146).

Apesar da grande variabilidade de cores e desenhos dentro da amostra estudada de *Corallus hortulanus*, os indivíduos foram agrupados em seis principais padrões coloração, levando-se em conta, sobretudo, a coloração de fundo (e suas reticulações, quando presentes), o formato, os contornos, o número e a distribuição das manchas dorsais.

PADRÃO I (n=46) – (Figura 23 a,b)

O padrão dorsal da cabeça pode ser do tipo a (n=33), c (n=5), d (n=2) ou e (n=1). Cinco exemplares apresentaram manchas em formas de pontos ou pintas sobre a cabeça (de forma distinta dos padrões descritos). A região gular é imaculada (n=45), apenas um exemplar (MPEG 15297) apresentou esta região com o padrão “pouco manchado”.

A coloração de fundo varia entre amarelo, rosa claro, salmão e laranja. A coloração é uniforme ao longo do corpo, eventualmente com pontuações (com uma escama de comprimento) marrons ou pretas. Essas pontuações podem ser esparsas, se agrupar em pequenos grupos (de três a cinco pontos isolados e distribuídos aleatoriamente), ou formar grupos de manchas dando um aspecto “salpicado” ao animal.

Poucos indivíduos (n=5) apresentam manchas dorsais completas. Essas manchas variam de 37–61 ($\bar{x} = 56,2$; $dp = 11,43$), e as manchas da cauda em 24–27 ($\bar{x} = 24,75$; $dp = 1,5$), com bordas variando de 1–5 ($\bar{x} = 2,0$; $dp = 1,87$). A mancha central pode ser ausente ou variar de 1–4 ($\bar{x} = 0,8$; $dp = 1,79$) e a distância entre as manchas de 5–6 ($\bar{x} = 5,2$; $dp = 0,45$). As manchas são uniformes, sem contornos e com formato romboidal (n=3) ou “salpicado” (n=2). O espécime MNRJ 23287 (amarelo) apresentou manchas romboidais completas (37+24) com tonalidade um pouco mais escura que o fundo, que foram evidenciadas apenas depois da fixação do exemplar, com a perda dos pigmentos de fundo (Figura 22).

A região ventral do corpo, por sua vez, pode variar entre o amarelo (n=26), branco (n= 14) ou laranja (n= 6). O ventre é, geralmente, completamente imaculado (n=40), ou pode apresentar poucas manchas e/ou pontos (n= 5) ou manchas grandes (n=1).

Este padrão corresponde a 10,2% da amostra avaliada (46/450) e ocorre apenas na região Amazônica (n=41) e no Platô das Guianas (n=5), em altitudes que variam de 9–527m acima do nível do mar (anm daqui em diante). Não foi observada predominância deste padrão entre machos e fêmeas (machos n =25; fêmeas n =21) e não há variação ontogenética notável entre jovens e adultos.

PADRÃO II (n=147) – (Figura 23 c,d)

O padrão dorsal da cabeça pode variar entre os desenhos a (n= 2), c (n= 19), d (n= 75), e (n= 6), f (n= 7), g (n= 19), h (n= 18). A região gular pode se apresentar imaculada (n= 75), pouco manchada (n= 67) ou muito manchada (n=3).

A coloração dorsal de fundo dos indivíduos desse padrão é cinza escuro, marrom-acinzentado (claro) ou marrom claro. Normalmente, o colorido de fundo não apresenta outras manchas além das manchas completas. Os indivíduos classificados neste padrão apresentam de 34–67 manchas dorsais ($\bar{x}$ = 47; dp = 7,0; n=147) alternadas e 11–33 manchas na cauda ($\bar{x}$ = 20,97; dp = 3,97; n=147) que se fundem no final da cauda, formando bandas irregulares.

As bordas das manchas têm de 1–7 ($\bar{x}$ = 2,25; dp = 1,34; n=147) escamas de largura. O centro da mancha pode estar ausente ou variar de 1–13 escamas de largura ($\bar{x}$ = 2,89; dp = 2,07; n=147) e a distância entre uma mancha dorsal principal e outra varia de 1–20 ($\bar{x}$ = 7,2; dp = 3,12; n=147). Estas manchas dorsais variam de tonalidade entre o marrom claro e o preto. As manchas podem ser uniformes ou esmaecidas nos flancos, quando esmaecidas nos flancos, a mancha pode ser percebida apenas nas suas regiões superior

(região mais dorsal) e/ou inferior (próxima às manchas paraventrals). A parte superior dessas manchas é destacada do restante por um conjunto de duas cores (descritas em sentido dorsoventral): contorno externo branco ou amarelo (da largura de uma escama), margeados internamente por uma linha marrom escura ou preta (da largura de uma escama). A coloração ventral pode variar entre amarela (n=90), branca (n=54), cinza (n=2) e bege (n=1). Este padrão corresponde a 32% da amostra avaliada (147/450): 14 registros são da região do Platô das Guianas, 95 registros para a Base Amazônica e 38 para a Mata Atlântica, em altitudes que variam de 4–928 m anm.

Neste padrão, não há predominância entre machos (n=70) e fêmeas (n=77). Juvenis e adultos são muito similares quanto aos desenhos e coloração de fundo. Variações ontogenéticas de coloração podem aparecer, contudo, no contorno superior das manchas, que pode apresentar-se avermelhado, laranja ou róseo nos indivíduos mais jovens.

PADRÃO III (n=88) – (Figura 23 e,f)

O padrão dorsal da cabeça pode ser dos tipos a (n=14), c (n=34), d (n=35), e (n=3) f (n=2). A região gular pode ser imaculada (n=50), pouco manchada (n=37) ou apresentar muitas manchas (n=1). A coloração de fundo do dorso é muito variável: amarelo, bege, cinza, laranja, e marrom. As manchas dorsais principais podem estar ausentes ou variar de 35–66 ($\bar{x}$ =43,09; dp = 12,93; n=88), da mesma forma, as manchas da cauda podem estar ausentes ou variar de 10–28 ($\bar{x}$ =19,02; dp =6,34; n=88). As bordas das manchas dorsais principais variam de 1–7 ($\bar{x}$ =1,71; dp = 1,24; n=83) escamas de comprimento, com o

centro das manchas ausente ou variando de 1–6 ($\bar{x}$ =2,97; dp = 1,45; n =83) escamas de comprimento. A distância entre as manchas varia de 1–13 ($\bar{x}$ =6,36; dp = 2,96; n =83).

A coloração das manchas varia desde laranja/vermelho a vários tons de marrom até preto. Em muitos indivíduos, as manchas são praticamente da mesma cor do fundo, variando apenas na tonalidade (ligeiramente mais escuras), tornando difícil (às vezes impossível) a distinção entre mancha e o fundo em grande parte da extensão do corpo. Em outros, o padrão é em “negativo”, ou seja: o fundo é mais escuro do que as manchas, provavelmente devido ao desbotamento. As manchas principais podem estar ausentes ou ser muito esmaecidas, quando presentes e conspícuas. As manchas dorsais são uniformes e sem contorno (n =63), ou com contorno apenas apical (n =25). Diferentemente do padrão II (anterior), estas manchas não apresentam duas ou mais cores abaixo do contorno branco apical da mancha. Outras manchas, além das principais, podem estar presentes. Neste caso, estas manchas secundárias são menores e restritas a região paravertebral e/ou paraventral dos intervalos entre as manchas principais. A coloração do ventre também é bastante variável, podendo ser: branco, amarelo, marrom, cinza, oliva ou róseo; apresentando diversos tons em cada uma dessas cores (do claro ao escuro).

Este padrão corresponde a 19,6% da amostra (88/450) e está presente em todas as populações avaliadas: Platô das Guianas (n =2), Base Amazônica (n =30), Mata Atlântica (n =52), sendo encontradas em altitudes que variam de 2–902 m anm. Não parece haver predominância entre os sexos neste tipo de coloração (machos n =38 e fêmeas n =46). Quanto às variações ontogenéticas, devido à extrema variabilidade e à perda de pigmentos vermelhos, é difícil de ser avaliada. Porém, variações de cunho ontogenético podem estar presentes no topo das manchas mais avermelhadas (ou laranja) nos jovens. Ressalta-se,

contudo, que exemplares jovens podem apresentar o padrão de coloração e manchas semelhante ao adultos, sendo essa variação, portanto ausente.

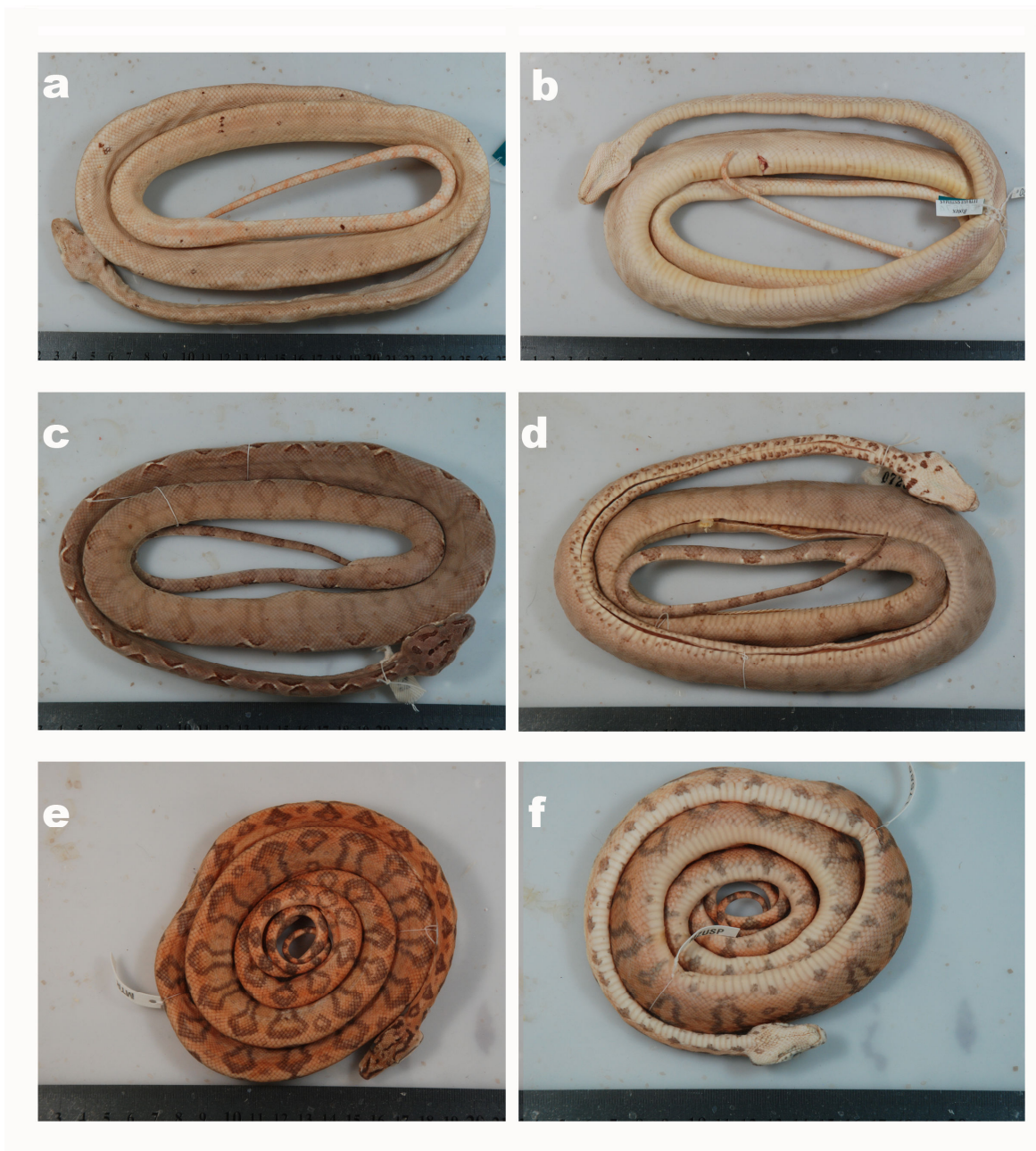


Figura 23 – Variação no padrão colorido de *Corallus hortulanus*: Padrão I (UFMT 8335, Porto Estrela, MT): (a) dorso, (b) ventre. Padrão II (ZUEC 723, Iguape, SP): (c) dorso, (d) ventre. Padrão III (MZUSP 20062, Marlieria, MG):(e) dorso, (f) ventre.

PADRÃO IV (n=52) – (Figura 24 a,b)

A cabeça é bastante escura e ornamentada com os padrões d (n=3), e (n=3), f (n=11), g (n=15), h (n=20). A região gular pode ser imaculada (n=13), pouco manchada (n=24) ou muito manchada (n=15). O colorido de fundo é escuro, variando do cinza ao marrom, com muitas manchas menores (secundárias) que dão um aspecto muito escuro ao fundo.

As manchas dorsais principais são alternadas e seu número varia de 45–66 ($\bar{x}$ = 53,54; dp = 5,17; n=52) e as manchas caudais de 16–35 ($\bar{x}$ = 25,07; dp = 3,14; n=53). As bordas das manchas dorsais principais variam de 1–9 ($\bar{x}$ = 2,98; dp = 1,92; n=53) escamas, o centro dessas manchas pode estar ausente ou variar de 1–5 ($\bar{x}$ = 2,00; dp = 1,5; n=52) escamas, sendo que a distância entre as manchas varia de 3–13 ($\bar{x}$ = 6,23; dp = 2,56; n=52) escamas.

As manchas dorsais têm coloração marrom escuro uniforme, apresentando bordas bem delineadas e apenas a parte superior margeada de branco, rosa, vermelho ou laranja. O formato dessas manchas é bastante variável, pois além dos formatos mencionados anteriormente, podem ser encontradas manchas circulares vazadas (com centro claro) ou cheias (sem centro). A coloração do ventre pode ser amarela (n= 35), branca (n=16) ou marrom claro (n= 1).

O padrão IV corresponde a 11,5% da amostra avaliada (52/450), distribuídas nas subpopulações da seguinte maneira: Platô das Guianas (n=6), Base Amazônica (n=45), Mata Atlântica (n=1). Este último é um exemplar de Canavieiras, BA (CZGB 1620). Ao longo da área de ocorrência, podem ser encontradas em altitudes que variam de 2–503 m

anm. Machos (n=24) e fêmeas (n=28) possuem proporções equivalentes nesse padrão. As variações ontogenéticas, neste padrão, são mais evidentes. Os juvenis são marrom escuros (até mesmo pretos), com o ápice da mancha dorsal ornamentado de rosa, vermelho ou laranja. Já os adultos, podem ser escuros ou claros, mas as manchas dorsais possuem o ápice branco ou amarelo.

PADRÃO V (n=67) – (Figura 24 c,d)

A coloração dorsal da cabeça é escura, podendo apresentar os padrões: c (n=2), e (n=21), f (n=20), g (n=12), h (n=12). A região gular pode ser imaculada (n=7), pouco manchada (n= 22) ou muito manchada (n= 37). A coloração de fundo varia entre tons escuros de bege, marrom acinzentado e cinza.

As manchas dorsais principais variam de 36–55 ($\bar{x}$ =43,37; dp =4,60; n=67) manchas dorsais completas e 16–30 ($\bar{x}$ = 24,03; dp = 3,30; n=67) manchas caudais. As bordas das manchas variam entre 1–8 ($\bar{x}$ =3,39; dp =1,74; n=67) escamas, o centro da mancha pode estar ausente ou variar entre 1–11 ($\bar{x}$ =2,32; dp =2,20; n=67) escamas. A distância entre duas manchas completas consecutivas varia de 1–19 ($\bar{x}$ =7,02; dp = 3,67; n=67).

O dorso também apresenta diversas manchas secundárias, que acabam por torná-lo ainda mais escuro. Todas as manchas dorsais (principais ou secundárias) são de coloração marrom uniforme. As manchas principais, por sua vez, são contornadas completamente por uma borda branca (n=66) ou amarela (n=1). As manchas podem ter todos os formatos

descritos anteriormente e também ser circular: círculo vazado ou círculo cheio. A coloração do ventre varia entre: branco (n=36), amarelo (n=29) ou cinza (n=1).

Correspondem a 14,6% da amostra (66/450), sendo distribuídas da seguinte maneira: Platô das Guianas (n=8), Base Amazônica (n=12), Mata Atlântica (n=42). Na área de ocorrência, este padrão colorido pode ser encontrado em altitudes que variam de 7–876 m anm. Machos e fêmeas apresentam proporções ligeiramente semelhantes na amostra avaliada: machos (n=29), fêmeas (n=37).

Os juvenis são muito escuros (marrom escuro a preto). Neste grupo, os jovens apresentam a parte superior do contorno das manchas completas de coloração vermelha (rosa ou laranja). Essa parte superior se conecta dorsalmente com outras manchas adjacentes formando uma linha regular entre as manchas principais. Nos indivíduos adultos, esta linha é branca.

PADRÃO VI (n=38) – (Figura 24 e,f)

O padrão de manchas do dorso da cabeça também é variável, podendo ser b (n= 5), c (n=18), d (n=16), e (n=6), f (n=2), g (n=2). Já a região gular pode ser imaculada (n=35), pouco manchado (n=12) ou muito manchado (n=1). A coloração de fundo do dorso varia entre tons de amarelo, bege, cinza, laranja e marrom, bastante manchado com manchas secundárias de diversos tamanhos e formados irregulares.

As manchas dorsais podem estar ausentes ou variar de 41–79 ($\bar{x}$ =53,10; dp =12,71; n=49) manchas dorsais e as manchas da cauda podem estar ausentes ou variar de 16–36 ($\bar{x}$

=21,79; dp=5,93;n=49). As bordas das manchas apresentam 1–6 ($\bar{x}$ =1,63; dp=1,26; n=47) escamas de comprimento e as manchas centrais podem estar ausentes ou variar de 1–8 ($\bar{x}$ =3,09; dp=1,26; n=47) escamas de comprimento. As manchas principais distam 3–13 ($\bar{x}$ =5,31; dp=2,75; n=47) umas das outras. Embora sejam conspícuas, as bordas das manchas são bastante difusas, dificultando sua delimitação. Em poucos casos (n= 3), as manchas de formato elíptico estão colapsadas em bandas transversais.

As manchas dorsais, de modo geral, são de coloração escura (marrom ou preto), com tom uniforme ao longo de seu comprimento e podem apresentar o contorno branco apenas apical (n= 5) ou nenhum contorno branco (n=44). A coloração do ventre varia entre amarelo (n= 28), branco (n= 18), laranja (n= 2), róseo (n=1).

Este padrão de coloração corresponde a 8,4% da amostra total avaliada (38/450), e se distribuem da seguinte maneira: Platô das Guianas (n=6), Base Amazônica (n=29) e Mata Atlântica (n=3). Na área de ocorrência, podem ser encontradas em altitudes que variam de 1–847 m anm. Na amostra disponível, o número de fêmeas (n=16) é ligeiramente maior do que o de machos (n=22) e não há indicativo de variações ontogenéticas nesta forma.

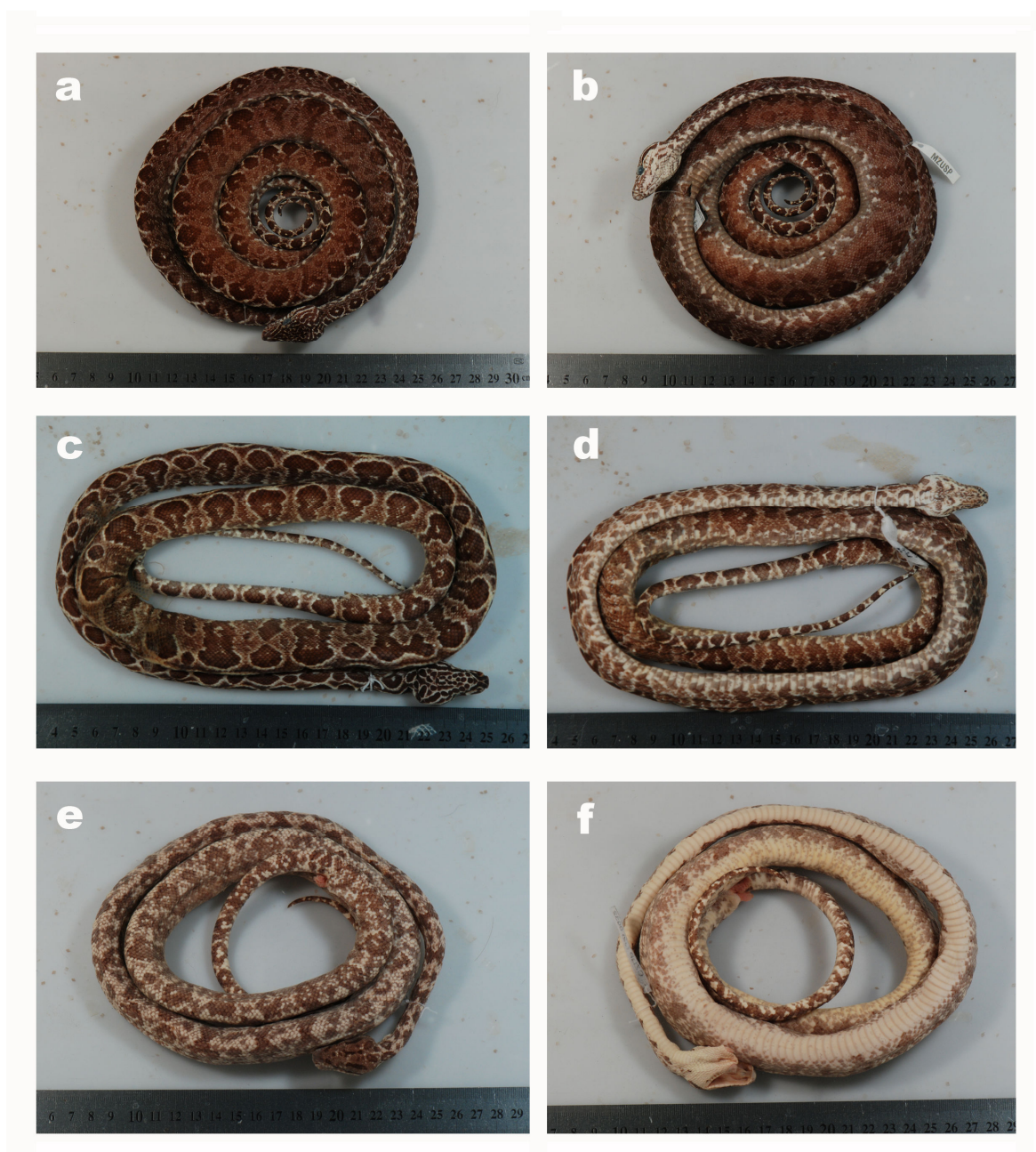


Figura 24 – Variações no padrão colorido de *Corallus hortulanus*: Padrão IV (MZUSP 20202, Guiana): (a) dorso, (b) ventre. Padrão V (MBML 494, Santa Teresa, ES): (c) dorso, (d) ventre. Padrão VI (CZDP(J2)0032, Mutuns, Ilha Grande, PI): (e) dorso, (f) ventre.

VARIAÇÃO CROMÁTICA DA ÍRIS

As fotografias dos indivíduos vivos de *Corallus hortulanus* avaliados mostraram cinco cores distintas para a íris: laranja, amarelo, castanho, verde e vermelho (Figura 25).

Considerando a amostra total de fotografias avaliadas (n=136), foram predominantes as cores: amarelo e laranja (27,2%, n=37 cada), seguidas por castanho (25,0%, n=34) e vermelho (17,6%, n=24). A cor verde ocorreu em um menor número de exemplares (2,9%, n=4).

No total das fotografias avaliadas, 78 espécimes pertencem à região da base Amazônica, 44 à Mata Atlântica e 14 ao Platô das Guianas (apêndice IV).

No Platô das Guianas, embora o número de fotografias de exemplares amostrados seja baixo, pode-se notar que o laranja (n=7) foi predominante sobre o amarelo (n=4) e o castanho (n=3).

Como as amostras da base Amazônia e Mata Atlântica são maiores (n >30), torna-se possível fazer inferências mais seguras acerca da frequência de ocorrência dos padrões de coloração da íris nessas populações.

Na Amazônia, castanho (35,9%, n=28) e o amarelo (30,8%, n=24) são as cores predominantes, seguidos por laranja (n=23,1%, n=18). Os indivíduos com íris vermelha e verde representam cerca de 5% da amostra cada, ambos com n=4.

Na Mata Atlântica, ocorre uma inversão, com a cor vermelha sendo predominante na amostra (45,4%; n=20), seguido por laranja (27,3%, n=12), amarelo (20,45%, n=9) e castanho (6,82%, n=3). A coloração verde não foi observada na Mata Atlântica.

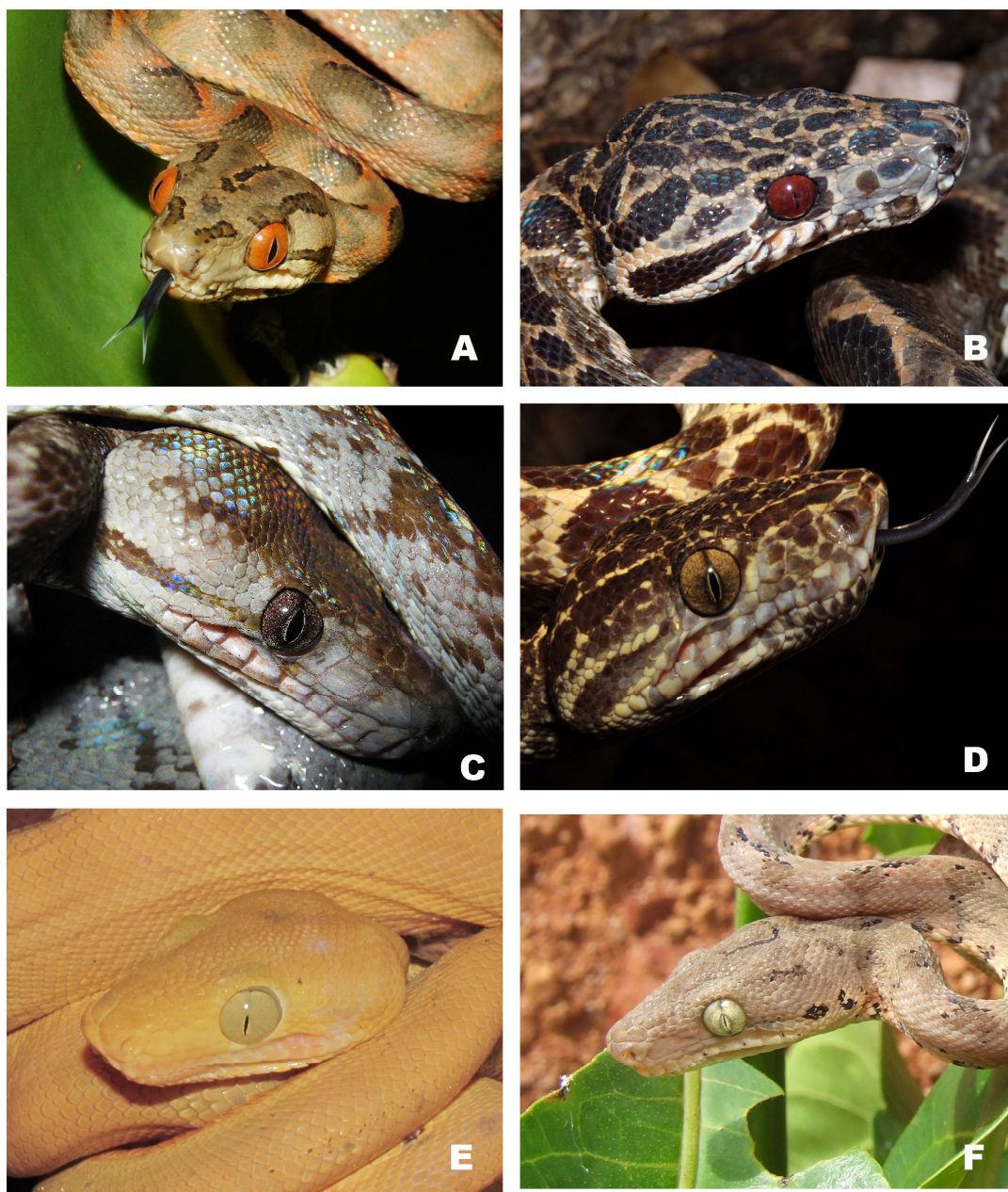


Figura 25 – Variações cromáticas da íris de *Corallus hortulanus*: a) Laranja (Guarapari - ES, foto: Pedro Peloso); b) vermelho (Casimiro de Abreu - RJ, foto: Thiago S. Soares); c) castanho escuro (Porto Velho - RO, foto: Diego Meneghelli); d) castanho claro (Porto Velho - RO, foto: Renato Gaiga); e) amarelo (Tabajara - RO, foto: Paulo Machado F.); verde (Aripuanã - MT, foto: Diego J. Santana).

A Figura 26 mostra a coloração da íris distribuída entre os três grupos geograficamente definidos de acordo com os resultados das análises multivariadas. As cores castanha, amarela e laranja foram observadas em todos os grupos, porém vermelho ocorreu apenas na Base Amazônica e Mata Atlântica e o verde apenas para a Base Amazônica.

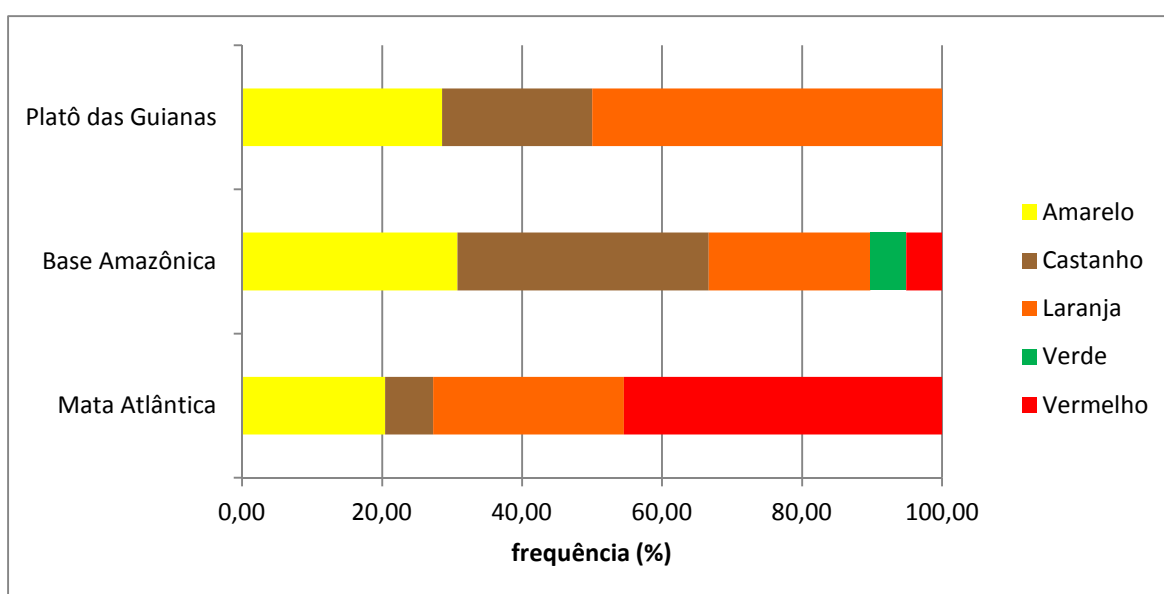


Figura 26 – Frequências de coloração de íris dos indivíduos amostrados para cada região de estudo. A amostra para a população do Platô das Guianas é menor do que 20 indivíduos.

O mapa da distribuição (Figura 27), feito a partir dos pontos de coleta dos exemplares, mostra uma tendência à grande dispersão dos pontos amarelos, laranjas e castanhos. Contudo, os pontos verdes são restritos aos estados do Pará e Mato Grosso (no domínio Amazônico). Ao passo que os pontos vermelhos aparecem em duas regiões distintas: no Oeste Amazônico (Rondônia, sudoeste do Estado do Amazonas e norte do Peru) e na Mata Atlântica (restritos e concentrados nas regiões setentrionais de São Paulo

ao Espírito Santo e um ponto isolado na Bahia). O ponto amarelo na região norte de Santa Catarina representa um registro de literatura (Puerto & Henderson, 1994; Stafford & Henderson, 1996; Henderson, 2002).

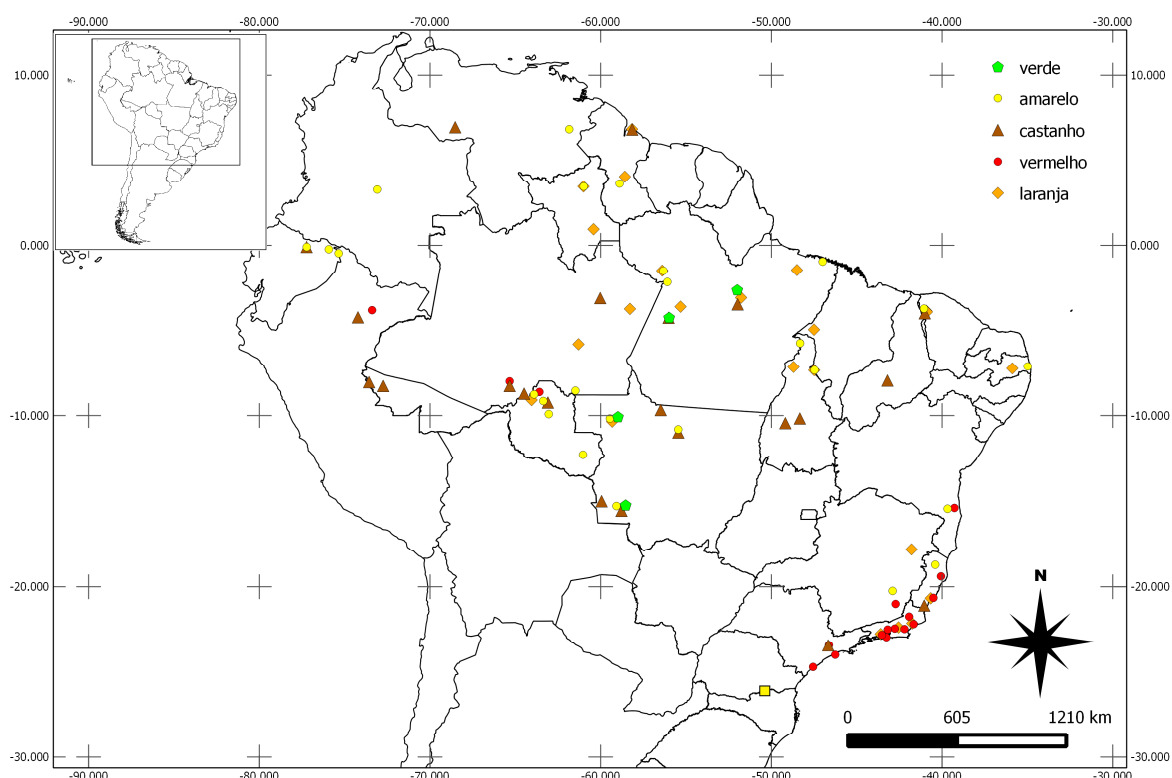


Figura 27 – Distribuição da coloração da íris de *Corallus hortulanus* obtida a partir das fotografias avaliadas neste estudo.

VARIAÇÃO DE MICRO-ORNAMENTAÇÃO DE ESCAMAS

O padrão de micro-ornamentação das escamas ventrais de *Corallus hortulanus* mostrou-se bastante conservado nas amostras avaliadas (n=22), sendo representado por células poligonais planas e niveladas. Em todas as amostras, a região basal das escamas ventrais é composta por superfície celular pontuada, com poros arredondados, bastante conspícuos e dispostos de forma difusa (Figura 28c).

Da mesma forma, nas regiões apical e medial das escamas ventrais, a superfície celular é pontuada, porém os poros são arredondados, muito pequenos (às vezes pouco conspícuos ou ausentes) e dispostos de forma organizada, longitudinalmente em relação ao maior eixo da escama (Figura 28 a,b). A superfície celular das escamas ventrais é sempre bastante desgastada devido ao efeito abrasivo dessa região com o substrato.

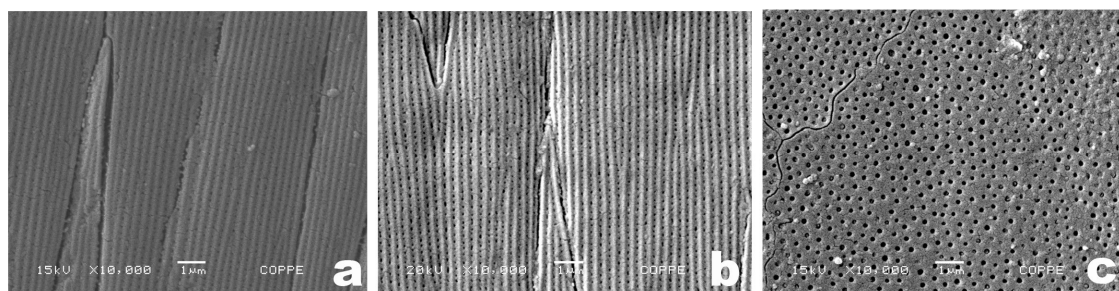


Figura 28 – Padrão de micro-ornamentação das escamas ventrais de *Corallus hortulanus*: a) ápice (MPEG 23781); b) medial (FUNED 2039); c) base (MCP 4274). (Aumento: 10.000x).

Foi observada muita variação nas escamas dorsais da amostra analisada. Os elementos comuns a todas as amostras (n=22) foram: células niveladas e com formato poligonal. Os outros caracteres (margens das células, superfície celular e tipo de estrias ou poros) podem ser variáveis tanto entre os indivíduos, como entre as regiões (apical, medial e basal) de uma mesma escama.

VARIAÇÕES INTER-POPULAÇÕES

Considerando a amostra total, foram encontrados três tipos de margem nas células epiteliais de *Corallus hortulanus*: lisa (n=9), denticulada (n=6) e ondulada (n=4) (Figura 29). As margens celulares não foram visualizadas em três exemplares tanto pela má qualidade da amostra como porque a margem estava fora do campo de visão retratado.

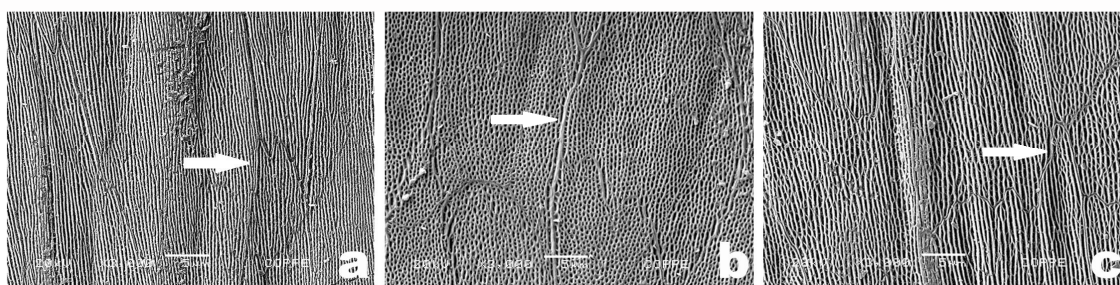


Figura 29 – Padrão de micro-ornamentação das margens celulares das escamas dorsais de *Corallus hortulanus*: a) denticulada (CZDP J2 0032); b) lisa (UFPE s/n); c) ondulada (UFBA 653). As setas indicam a posição das margens. (Aumento 3.000x).

A margem denticulada está presente em todas as populações (Platô das Guianas n=2, Base Amazônica n=3; Mata Atlântica n=1). As margens lisas estão presentes na Mata Atlântica (n=4) e Base Amazônica (n=5), mas não foram amostradas para o Platô das Guianas. Já a margem ondulada ocorreu em maior frequência na Mata Atlântica (n=3), estando ausente na base Amazônica e presente nos Platô das Guianas (n=1) (Figura 30).

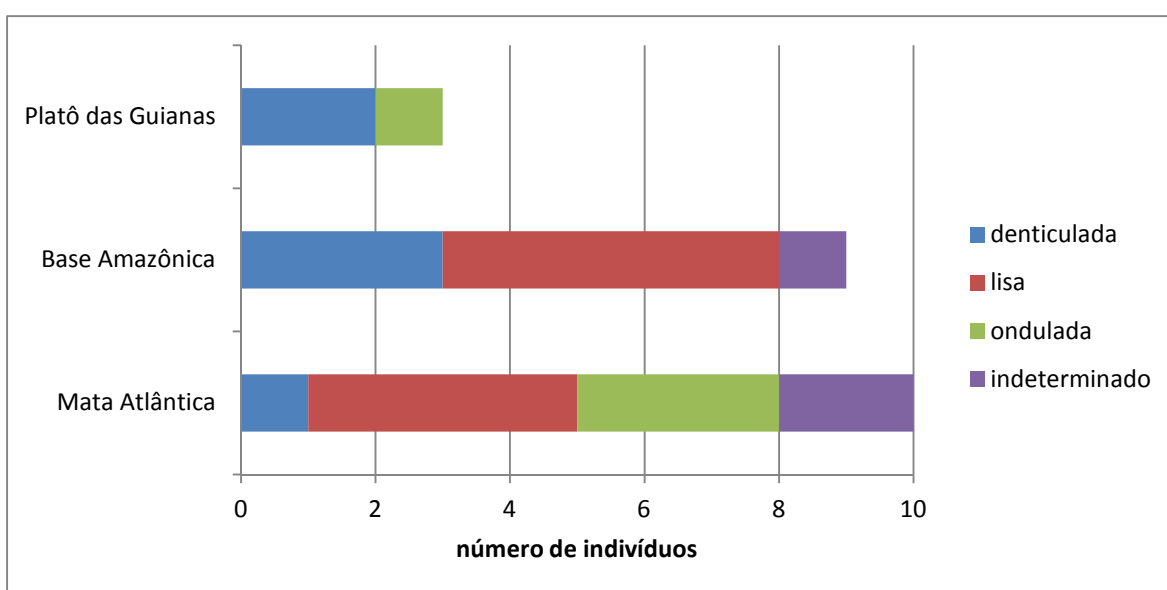


Figura 30 – Distribuição dos tipos de margens celulares nos três grupos definidos de *Corallus hortulanus*.

A superfície celular do ápice da escama dorsal pode ser estriada (n=10), pontuada (n=10) ou mista (n=2). Quando estriada, pode apresentar estrias anastomosadas (n=1), estrias conectadas por linhas laterais (n=7) ou estrias placóides (n=2). Quando pontuadas, podem apresentar poros arredondados (n=6) ou poros poligonais (n=4) (Figura 31). O tipo misto encontrado foi de poros arredondados e estrias conectadas por linhas laterais (n=2). Porém, nos dois casos, os poros arredondados estavam presentes em maior quantidade.

Metade da amostra da população da Mata Atlântica apresenta estrias (estrias conectadas $n=4$ e placóides $n=1$) e a outra metade apresenta poros (poligonais $n=1$ ou arredondados $n=4$). Já na base Amazônica, observou-se a ocorrência de várias ornamentações, porém nota-se a predominância de estrias (conectadas $n=3$, anastomosadas $n=1$, poros com estrias conectadas $n=2$), mas também ocorrem poros arredondados ($n=1$) e poligonais ($n=1$). Já no Platô das Guianas, a predominância foi de poros (poligonais $n=2$, arredondados $n=1$) (Figura 32).

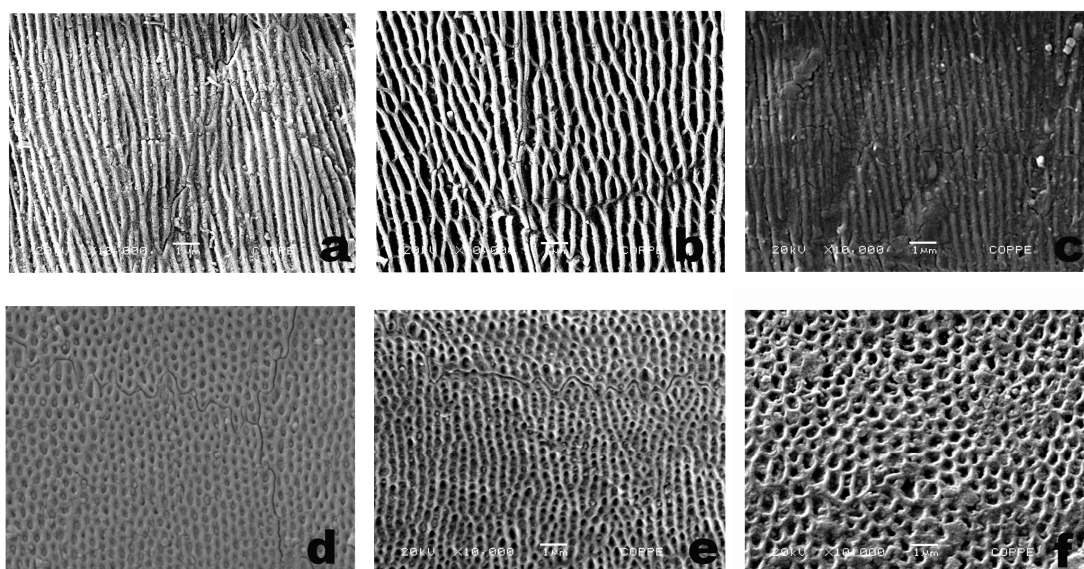


Figura 31 – Padrão de micro-ornamentação da superfície apical das escamas dorsais de *Corallus hortulanus*: a) estrias anastomosadas (UFMT 2400); b) estrias conectadas por linhas laterais (UFBA 653); c) placóide (estrias anastomosadas?) (MNRJ 19323); d) poros arredondados (MNRJ 19323); e) estrias conectadas por linhas laterais e poros arredondados (CCBN 416); f) poros poligonais (MZUSP 6110). Aumento 10.000x.

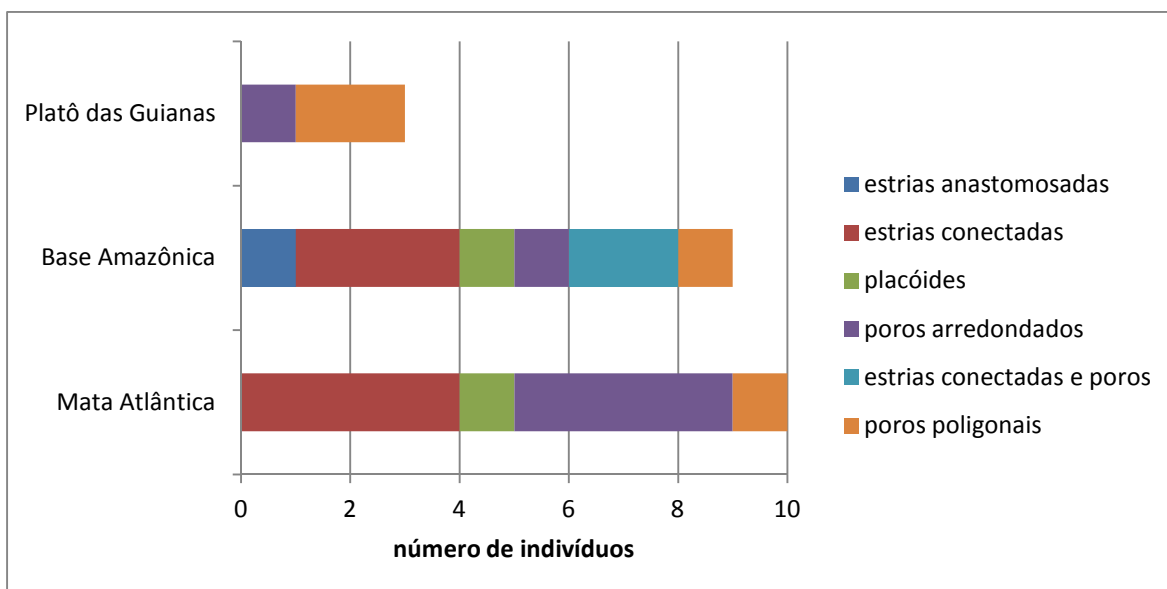


Figura 32 – Distribuição dos tipos de micro-ornamentação da superfície celular apical da escama dorsal nos grupos definidos de *Corallus hortulanus*.

Da mesma forma, a região medial da escama apresentou os padrões estriado (n=19), pontuado (n=2) e misto (n=1). O que evidencia uma forte redução do padrão pontuado do ápice em favor do padrão estriado na região medial.

Já os subtipos de cada micro-ornamentação nesta região da escama podem ser: estrias conectadas por linhas laterais (n=11); estrias anastomosadas (n=3); estrias placóides (n=3); estrias mistas (anastomosadas e conectadas por linhas laterais) (n=2); padrão de ornamentação misto com estrias conectadas por linhas laterais e poros arredondados (n=1); poros arredondados (n=1); poros poligonais (n=1) (Figura 33).

Estrias anastomosadas ocorrem no Platô das Guianas (n=1) e na Base Amazônica (n=2), já as estrias conectadas por linhas laterais ocorrem em todas as populações, mas predominam na Mata Atlântica (n=7).

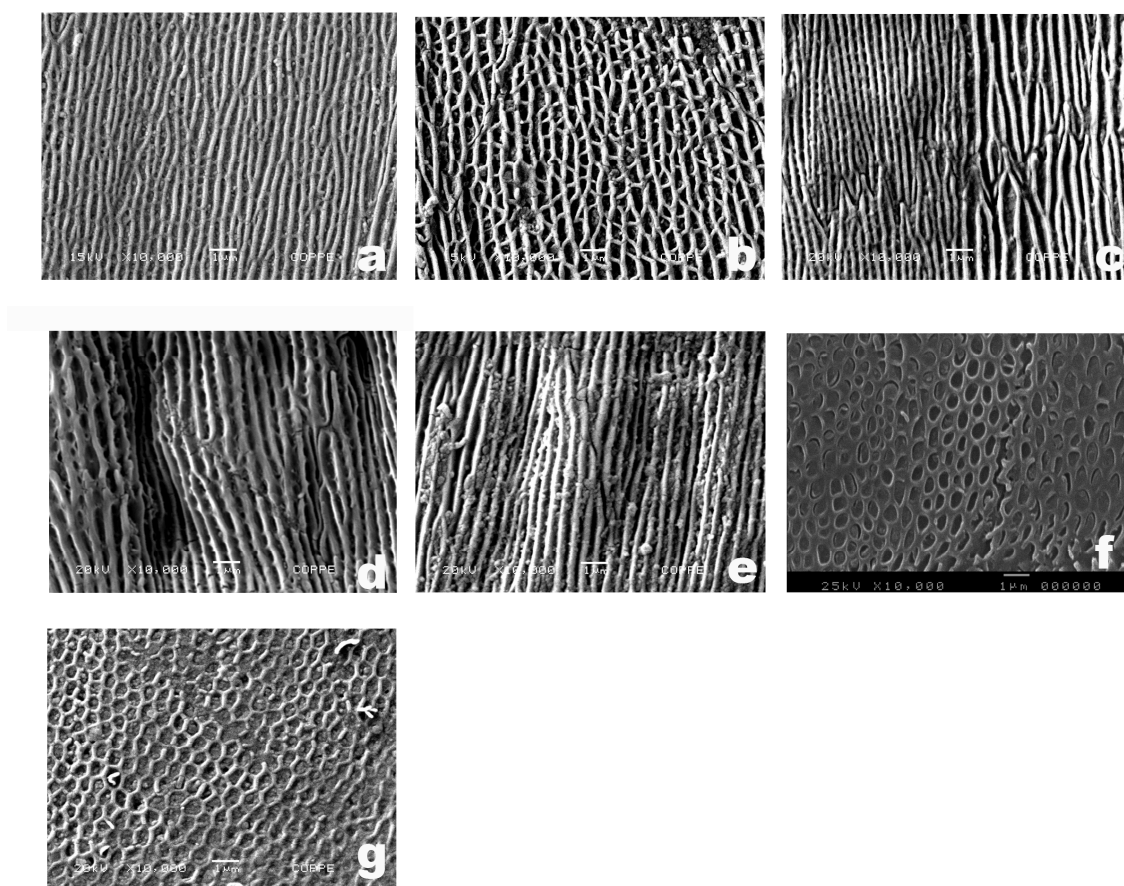


Figura 33 – Padrão de micro-ornamentação da superfície medial das escamas dorsais de *Corallus hortulanus*: a) estrias anastomosadas (MPEG 23781); b) estrias conectadas por linhas laterais (ZUEC 723); c) estrias mistas (anastomosadas e conectadas por linhas laterais) (CCBN 416); d) estrias conectadas por linhas laterais e poros arredondados (MCP 13421); e) placóides (CHUNB 64749); f) poros arredondados (MNRJ 19973); g) poros poligonais (MZUSP 6110). Aumento 10.000x. Foto (f): Luciana Ramos.

Estrias mistas (conectadas por linhas laterais e anastomosadas) ocorreram apenas na Amazônia, porém nos dois casos em que isso foi observado, a predominância foi de estrias conectadas por linhas laterais. O padrão de poros com estrias conectadas ocorreu na região das Guianas (n=1). Os poros arredondados ocorreram apenas na Mata Atlântica em um

exemplar e poros poligonais apenas em um exemplar imaturo procedente da Colômbia (Figura 34).

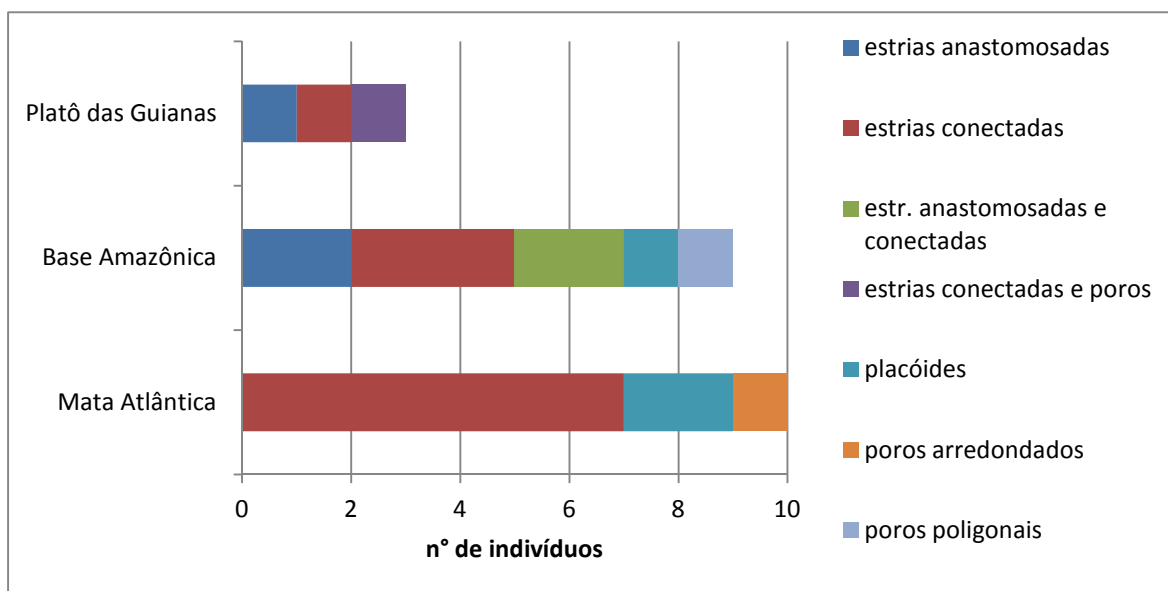


Figura 34 – Distribuição dos tipos de micro-ornamentação da superfície celular medial da escama dorsal nos grupos definidos de *Corallus hortulanus*.

Considerando apenas o padrão estriado, a quantidade média de conexões laterais entre as estrias variaram de 0–25. Estes foram divididos em três classes: 0–8 (n=7), 9–16 (n=8) e mais do que 17 (n=3).

Os três padrões ocorreram em todos os grupos previamente estabelecidos, porém as estrias com menores conexões são mais frequentes na Base Amazônica (n=5). Ao passo que as estrias com 9–16 conexões predominam na Mata Atlântica (n=6) e, por fim, o maior número de conexões (25) foi observado num exemplar do Platô das Guianas (Figura 35).

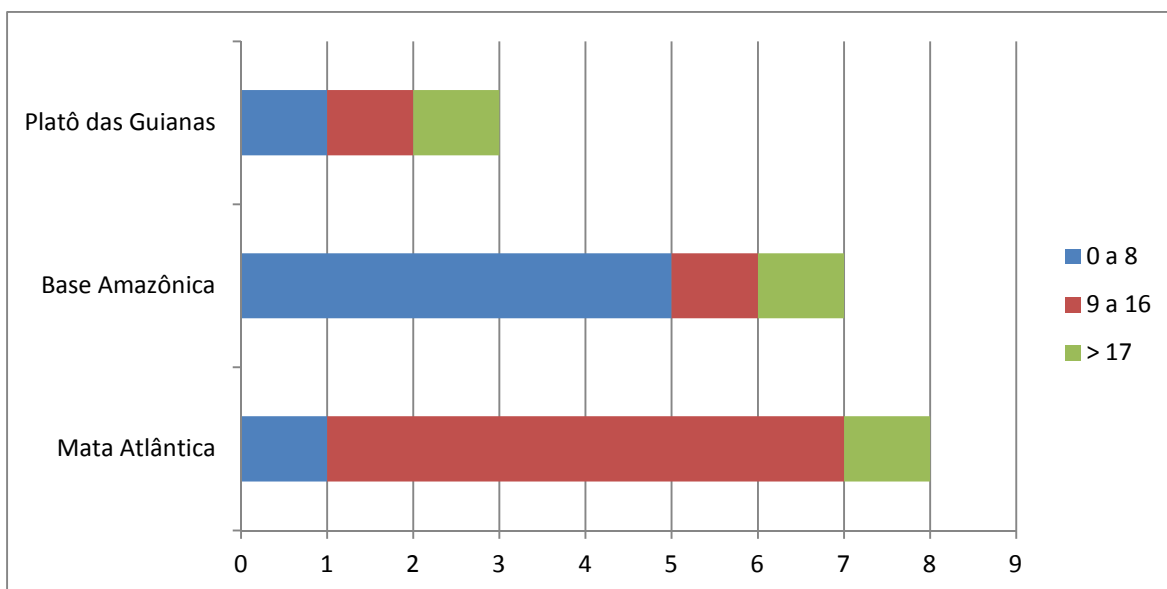


Figura 35 – Distribuição dos padrões de conexões entre as estrias na superfície celular medial da escama dorsal nos grupos definidos de *Corallus hortulanus*.

Finalmente, a superfície celular da base pode também apresentar os mesmos tipos de micro-ornamentação, porém aqui o tipo pontuado (n=20) foi mais frequente em detrimento dos estriado (n=1) e misto (n=1) (Figura 36).

A grande maioria dos indivíduos amostrados apresentou micro-ornamentação constituída por poros arredondados (n=19) e o restante da amostra tem apenas um exemplar cada: poros poligonais (n=1, na Mata Atlântica), estrias conectadas por linhas laterais (n=1, na Base Amazônica) e padrão misto, com estrias conectadas por linhas laterais e poros arredondados (n=1, na base Amazônica) (Figura 37).

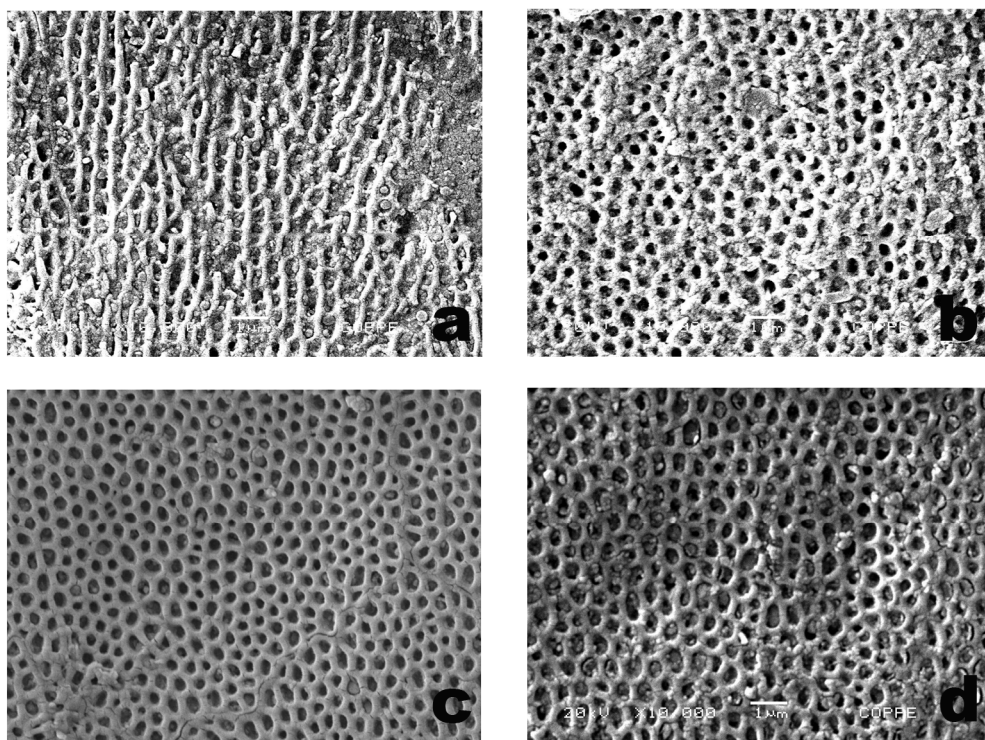


Figura 36 – Padrão de micro-ornamentação da superfície basal das escamas dorsais de *Corallus hortulanus*: a) estrias conectadas por linhas laterais (UFBA 2253); b) estrias conectadas por linhas laterais e poros poligonais (UFMT 2400); c) poros arredondados (MNRJ 19323); d) poros poligonais (MNRJ 15586). Aumento: 10.000x.

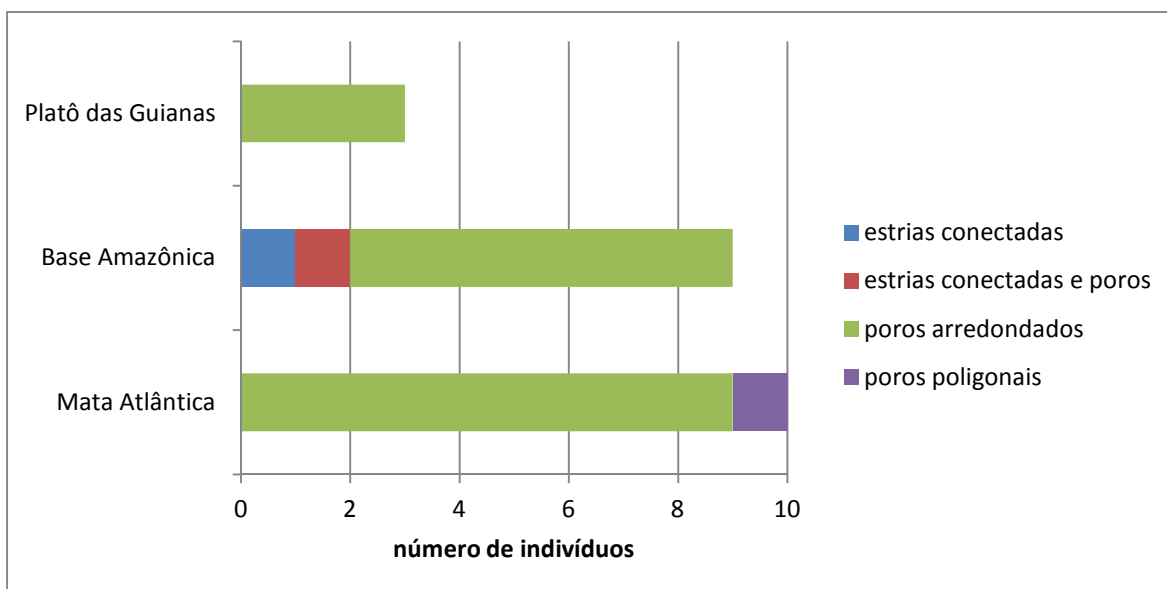


Figura 37 – Distribuição dos tipos de micro-ornamentação da superfície celular basal da escama dorsal nos grupos definidos de *Corallus hortulanus*.

O dendrograma de similaridade entre os padrões de escamas dos indivíduos analisados (Figura 38) sugere um agrupamento das amostras em quatro grupos principais. No primeiro grupo, estão reunidos dois exemplares do Oeste Amazônico (CCBN 416 e CHUNB 21990, respectivamente Acre e Rondônia) e um indivíduo do Piauí (CZDP J2 32) e no segundo grupo, estão agrupados indivíduos de todas as regiões amostradas, sendo um indivíduo de São Paulo (IBSP 81268), um de Goiás (MCP 13421) e dois do Pará (MNRJ 16604 e MPEG 23781).

O terceiro grupo, por sua vez, resultou no agrupamento entre um indivíduo do Mato Grosso (CHUNB 47111), dois da Mata Atlântica (MNRJ 19323, ES) e UPFE [sem número] (PE) e o indivíduo da Guiana (MZUSP 20202). Já o quarto agrupamento reúne apenas indivíduos da Mata Atlântica, pela ordem em que são citados são dos seguintes estados: MG, AL, BA, SP e RJ. Finalmente, os grupos 3 e 4 são reunidos com o MZUSP

6110 (Colômbia), formando um grupo maior (grupo 5) e o exemplar MRNJ 19657 (Roraima) não se enquadrou em qualquer um dos grupos anteriores.

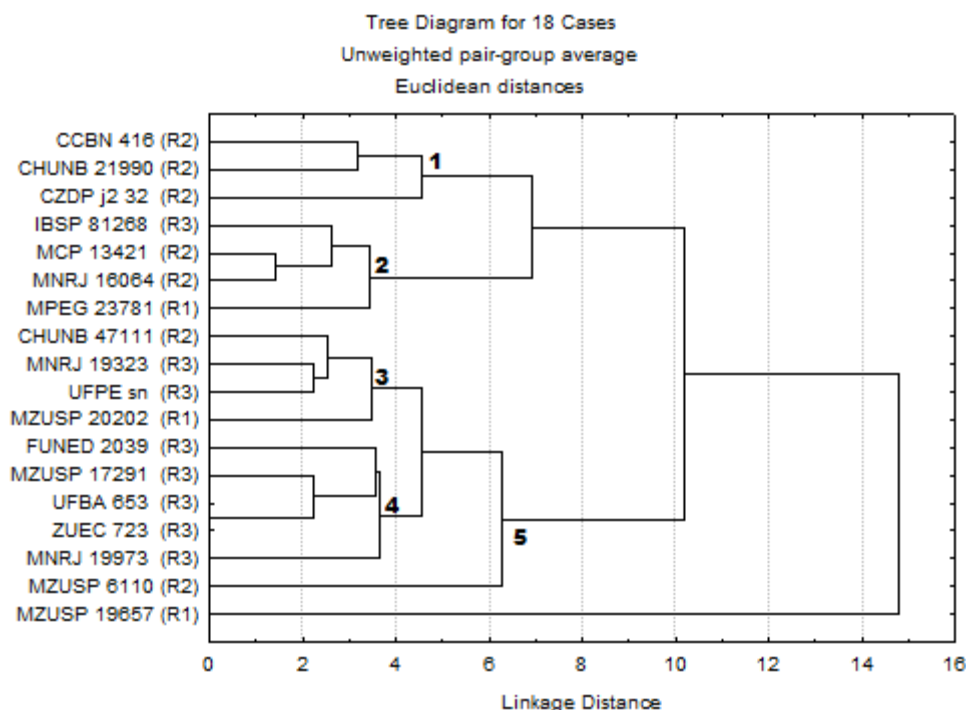


Figura 38 – Análise de agrupamentos (UPGMA) para os padrões de micro-ornamentação de escamas de 18 indivíduos analisados de *Corallus hortulanus*. As regiões de origem estão indicadas dentro dos parênteses após o acrônimo e número do exemplar: (R1) Platô das Guianas, (R2) Base Amazônica e (R3) Mata Atlântica.

VARIAÇÃO HEMIPENIANA (Figura 39 & 49)

De modo geral, os hemipênis analisados de *Corallus hortulanus* variaram de 17 a 29,5 mm de comprimento, correspondendo entre 6 a 10% do tamanho da cauda. Dois formatos foram encontrados: unilobado (n=5) e bilobado (n=11) (Figura 39), sendo o

primeiro com formato clavado. Quando bilobado, os lobos podem ser simétricos (n=10) ou assimétricos, neste caso o lado esquerdo (n=3) pode ser maior do que o direito (n=1).

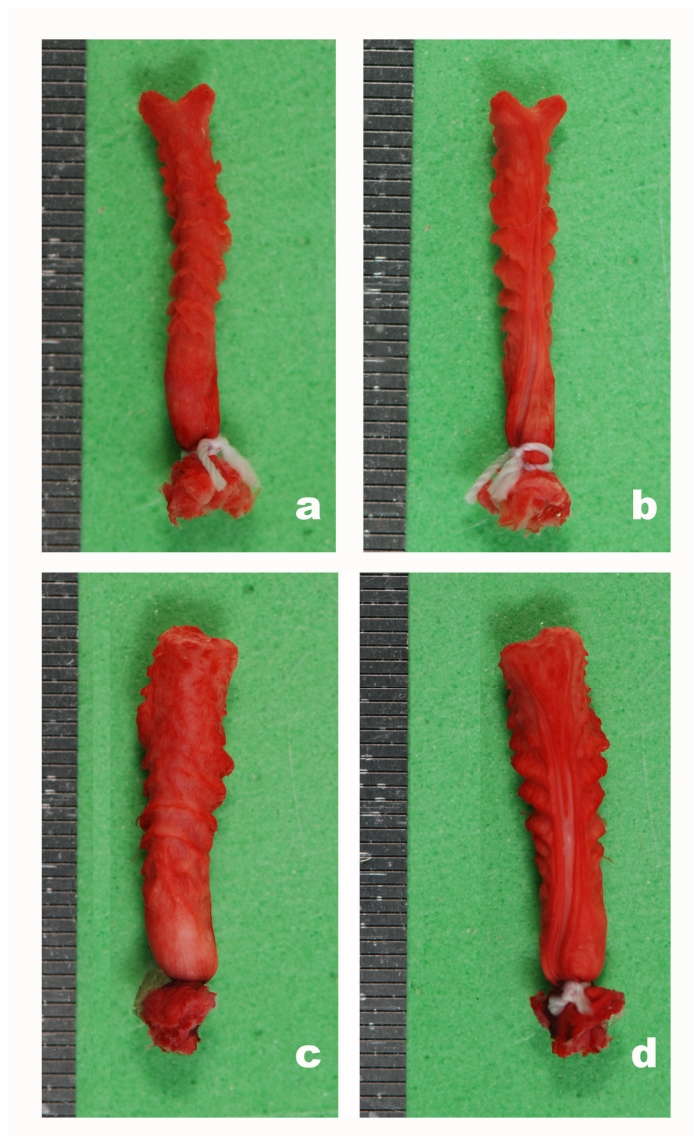


Figura 39 – Variação hemipeniana de *Corallus hortulanus*: (a) face assulcada e (b) sulcada do órgão levemente bilobado (MPEG 17393, Presidente Figueiredo, AM); (c) face assulcada e (d) sulcada do órgão unilobado (MBML 1135, Santa Teresa, ES).

Todos os hemipênis examinados apresentam base nua e corpo ornamentado por 4 a 6 franjas lisas e papilas (numerosas ou esparsas) nas porções distais. A face assulcada é ornamentada por franjas espaçadas, sendo as mais basais conectadas umas às outras na face assulcada e as mais apicais não. Na face sulcada, encontra-se o sulco espermático longo e com margens lisas, tendo as franjas das porções mais basais conectadas a ele lateralmente. O sulco espermático é bifurcado, se dividindo em dois ramos centrífugos na altura de dois terços do comprimento do hemipênis.

Os caracteres hemipenianos onde se detectou variação dentro da amostra analisada foram: formato do hemipênis, tipo e grau de ornamentação do ápice, número de franjas, número de franjas que se ligam ao sulco espermático na face sulcada e número de franjas contínuas na face assulcada.

PLATÔ DAS GUIANAS (N=3)

A média do comprimento dos hemipênis dessa região foi de 20,8 mm, relativos a 6,4 % do comprimento da cauda dos exemplares. Dos três hemipênis examinados para a região, apenas um tinha o formato unilobado e clavado (MZUSP 20202), os outros dois foram classificados como levemente bilobados.

O ápice do hemipênis é ornamentado por papilas pequenas e muito esparsas entre si, porém no exemplar de Macapá, AP (MNRJ 3021), as papilas estão presentes em grande quantidade, revestindo completamente a superfície do ápice.

Todos os hemipênis apresentavam cinco franjas, sendo que em dois deles as franjas de II a V eram conectadas ao sulco espermático na face sulcada e em um exemplar (MNRJ 3021) apenas as franjas I e II. Além disso, neste mesmo exemplar (MNRJ 3021) apenas as franjas I e II são continuamente conectadas na face assulcada, enquanto que nos outros dois a conexão ocorre entre as franjas II–IV.

BASE AMAZÔNICA (N=6)

O comprimento médio dos hemipênis nos exemplares da base Amazônica foi de 23,58 mm, o que corresponde a 8,2 % do comprimento da cauda dos exemplares. Dos hemipênis examinados, apenas um tinha o formato unilobado e clavado, o restante (n=5) apresentou um pequeno grau de bilobação apenas na região apical (levemente bilobado).

A ornamentação do corpo dos hemipênis é composta por franjas lisas, mas estas gradualmente são substituídas por uma fileira de duas a quatro papilas grandes que se projetam distalmente e o ápice dos lobos é recoberto por inúmeras papilas minúsculas.

O corpo do hemipênis é ornamentado por 4 (n=1), 5 (n=3) ou 6 franjas (n=2). As franjas mais basais se conectam às margens do sulco espermático na face sulcada, podendo variar de: I – IV (n=3), II – V (n=2), II – VI (n=1). Na face assulcada, por sua vez, as franjas contínuas variam entre I – III (n=2), I – IV (n=3) e II – IV (n=1).

MATA ATLÂNTICA (N=7)

Os exemplares da Mata Atlântica apresentaram comprimento médio dos hemipênis de 24,84 mm, relativos à média de 7,6 % do comprimento da cauda dos exemplares. Da mesma forma que as anteriores, os hemipênis apresentam variação quanto ao formato: unilobado (Figura 39 c, d) com formato clavado (n=3) ou levemente bilobado (n=4).

Quanto à ornamentação, a região apical se apresentou recoberta por papilas pequenas e esparsas, embora três exemplares tenham se mostrado diferentes: CZGB 355 (Ilhéus, BA) (Figura 49 c) e FUNED 2039 (Lavras, MG) apresentam poucas papilas, mas também possuem as quatro papilas laterais grandes e contínuas às franjas. A outra exceção refere-se ao exemplar de Peruíbe-SP (IBSP 81268). Neste exemplar, a região apical é recoberta por muitas papilas, o que o diferencia dos demais.

Os corpos dos hemipênis apresentaram 5 (n=2) ou 6 (n=5) franjas. Na face sulcada, as franjas que se conectam ao sulco espermático variam da seguinte forma: I – V (n=1), II – V (n=3), II – VI (n=2), III – VI (n=1) e as franjas contínuas na face assulcada: I – II (n=1), I – III (n=3), II – IV (n=1), II – V (n=2).

IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS

Neste estudo foram avaliados diversos conjuntos de dados originários de complexos morfológicos a princípio não correlacionados entre si (*e.g.*, micro-ornamentação de escamas, coloração do íris e do corpo e morfologia hemipeniana), bem como outros sabidamente com algum grau de correlação (dados merísticos e morfométricos), a partir de uma amostra numericamente e geograficamente expressiva de exemplares.

Esta abordagem representa um dos esforços mais exaustivos, tanto em número de exemplares como em complexos morfológicos abrangidos, já estudada em se tratando de uma única espécie de serpente Neotropical. Embora tenham sido observadas frequências distintas e/ou certa estruturação geográfica em alguns caracteres oriundos de distintos complexos morfológicos, todas as abordagens realizadas a partir das análises quantitativas e qualitativas foram insuficientes para discriminar, de modo não ambíguo, qualquer das populações amostradas de *Corallus hortulanus*. Ainda que várias análises ou aproximações com base nos dados disponíveis (= análises exploratórias) mostrem claramente algumas tendências de estruturação geográfica dentro do conceito atual de *Corallus hortulanus*, sobretudo ao considerarmos as populações Amazônicas (incluindo o Platô das Guianas e a Base Amazônica) da Mata Atlântica, todos os caracteres quantitativos investigados demonstram ampla sobreposição populacional, enquanto que nenhum dos caracteres qualitativos avaliados apresentou frequências fixadas em quaisquer populações amostradas, com exceção ao padrão de coloração do tipo I, que aparentemente está restrito à região Amazônica (englobando o Platô das Guianas e a Base Amazônica). Contudo, na Amazônia estão igualmente representados todos os outros padrões de coloração que ocorrentes na Mata Atlântica e, além disso, a congruência, distribuição e frequências

populacionais entre todas as demais classes de dados morfológicos avaliados sugerem a manutenção fluxo gênico inter-populacional para *Corallus hortulanus* (veja a sessão de perspectivas futuras).

O nome *Corallus hortulanus* está associado à população do Platô das Guianas, a qual se mostrou indistinguível das populações da Base Amazônica e da Mata Atlântica a partir das fontes de dados aqui estudadas, uma vez diversas características morfológicas são compartilhadas por essas três populações. Dessa forma, a partir da congruência no conjunto de caracteres avaliados neste estudo, não é possível reconhecer nenhuma das três populações amostradas de *Corallus hortulanus* como uma linhagem reciprocamente diagnosticável das demais.

LISTA DE SINÔNIMOS

Devido a provável relação entre o acentuado polimorfismo apresentado por *Corallus hortulanus* e a consequente descrição de inúmeros sinônimos baseados nesses diferentes padrões ou formas, apresenta-se a seguir a lista completa de sinônimos da espécie, lembrando que a mesma não foi apresentada detalhadamente no trabalho de Henderson (1997). A presente lista de sinônimos foi baseada nos trabalhos de McDiarmid *et al.* (1996, 1999) e Henderson (1997), além disso todas as obras originais citadas foram consultadas para a conferência dos dados e eventual incremento da listagem.

***Corallus hortulanus* (Linnaeus, 1758)**

Coluber hortulanus Linnaeus, 1754, Mus. Adolph. Frid. 1:96 [37].

Boa hortulana Linnaeus, 1758, 215. Syst. Nat. 10^aed, 1:824 [215].

Boa enydris Linnaeus, 1758, 215. Syst. Nat. 10^aed, 1:824 [215].

Boa hortulana Linnaeus, 1766. Syst. Nat. 12^aed, 1:532 [374].

Vipera bitis Laurenti, 1768, Synop. Rept., 214 [102].

Vipera madarensis Laurenti, 1768, Synop. Rept., 214 [102].

Coluber madarensis – Gmelin, 1788, Syst. Nat. 13^aed, 1:1033–1516 [1092].

Coluber bitis – Gmelin, 1788, Syst. Nat. 13^aed, 1:1033–1516 [1092].

Boa merremii Sentzen, 1796, Meyer's Zool. Arch. 2:49–74 [53] [*nomen dubium*].

Boa ambleocephala Donndorff, 1798, Zool. Beyträge Amph. Fisch. 3:980 [149].

Boa merremi Schneider, 1801, Hist. Amphi. 2:374 [259].

Boa obtusiceps Bechstein, 1802, Herrn De la Cepede's Naturgesch. Amphi. 5:200 [46].

Boa elegans Daudin, 1803, Hist. Nat. Gén. Part. Rept. 5:365 [123].

Corallus obtusirostris Daudin, 1803, Hist. Nat. Gén. Part. Rept. 5:365 [259].

Draco hortulanum – Oken, 1816, Lehrb. Naturgesch. T.3 [277]. [Rejeitado, ICZN, 1956, Opinião 417].

Xiphosoma ornatum Wagler, 1824, Spec. Nov. Serp. Brasil, 75 [40, pl. 14, fig. 2].

Xiphosoma dorsuale Wagler, 1824, Spec. Nov. Serp. Brasil, 75 [43, pl. 15].

X[iphosoma]. hortulanum – Fitzinger, 1826, Neue Classif. Rept. 66 [54].

Xiphosoma hortulana – Fitzinger, 1826b, Neue Classif. Reptl. [883].

[Xiphosoma] Merremii – Wagler, 1830, Nat. Syst. Amph. 354 [167].

Boa modesta Reuss, 1834, Abh. Mus. Senckenb. Naturforsch Ges. 1:129–162 [129].

Boa hortulana – Schlegel, 1837, Essai Physion. Serp. 2:606 [392, pl. 14, figs. 10–11].

Corallus maculatus Gray, 1842, Zool. Misc. (2)41–46 [42].

Corallus hortulanus – Gray, 1842, Zool. Misc. (2)41–46 [42].

Xiphosoma hortulanum – Duméril & Bibron, 1844, Erp. Gén. 6:609 [545].

Corallus hortulanus – Boulenger, 1893, Cat. Snakes Brit. Mus. 1:448 [101].

Boa hortulana – Ihering, 1911, Rev. Mus. Paulista 8:273–379 [316].

Boa hortulana – Griffin, 1916, Mem. Carnegie Mus. 7. 163–228 [167].

Boa enydris enydris – Stull, 1935, Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 40:387–408 [388].

Corallus enydris – Forcart, 1951, Herpetologica 7:197–199 [197].

Corallus enydris enydris – Forcart, 1951, Herpetologica 7:197–199 [197].

Corallus hortulanus hortulanus – Roze, 1966, Taxon. Zoogeo. Ofid. Venez. 362 [59–60].

Corallus enydris – Henderson, 1993, Cat. Am. Amph. Rept. 1993:756.1–6 [756.1].

Corallus hortulanus – McDiarmid, Touré & Savage, 1996, J. Herpetol. 30:320–326 [320].

Corallus hortulanus – Henderson, 1997, Carib. Journ. Herpet. 198–221 [206–207].

Corallus hortulanus – McDiarmid, Touré & Savage, 1999, Snake Species of the World. 511 [191–193].

DEFINIÇÃO DE *Corallus hortulanus*

Aqui se apresenta a síntese dos caracteres de *Corallus hortulanus* de acordo com o presente estudo, sendo que as comparações os demais congêneres é apresentada no item “considerações acerca das espécies de *Corallus*” na discussão.

Corallus hortulanus apresenta as seguintes características: nasais em contato; 26–49 dorsais anteriores; 40–63 no meio do corpo; 17–57 posteriores e 11–19 na cauda; pré-ventrais ausentes ou variando de 1–5; 211–298 ventrais; 78–140 subcaudais; 1–4 loreais; infraloreais ausentes ou variando de 1–8; 8–18 circumorbitais; 7–16 supralabiais; chanfro supralabial com início nas escamas 5–9; chanfro supralabial terminando nas escamas 8–15; 10–21 infralabiais; chanfro infralabial com início nas escamas 7–16; chanfro infralabial terminando nas escamas 9–18; 2–13 pré-frontais; 4–9 escamas entre as nasais e circumorbitais; 6–17 intersupraoculares; 26–44 interrietais; 19–31 escamas ao redor do sulco mentoniano; 9–19 escamas gulares entre a última infralabial e a primeira escama ventral; coloração muito variável (amarelo, bege, cobre, laranja, laranja-tijolo, rosa, vermelho, verde-acinzentado, cinza grafite, marrom-acinzentado, marrom claro, marrom escuro e/ou preto), com desenhos muito variados e com diversas tonalidades de coloração

(do marrom claro ao preto); ventre também com coloração variável (branco, amarelo, creme, laranja, marrom, róseo) com manchas sempre da mesma coloração que as manchas dorsais; coloração da íris laranja, vermelha, amarela, verde ou castanha; micro-ornamentação de escamas dorsais com estrias (anastomosadas, conectadas por linhas laterais, placas ou mistas), ou poros (poligonais ou arredondados); hemipênis uni ou bilobado, quando bilobado geralmente apresentando assimetria entre os lobos, ornamentado por franjas e papilas em diversos graus de concentração e desenvolvimento.

DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

O material examinado de *Corallus hortulanus* é composto por espécimes coletados em nove países da América do Sul: Brasil, Bolívia, Colômbia, Equador, Guiana, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela. Totalizando 58 unidades federais e 296 municípios diferentes (Figura 40). No Brasil, os representantes da espécie são encontrados em todos os estados das regiões Norte (AC, AM, AP, RO, RR, PA, TO), Nordeste (AL, BA, CE, MA, PE, PB, PI, RN, SE), Sudeste (SP, MG, ES, RJ) e em (MT, GO) no Centro-oeste (Figura 40).

A latitude máxima onde um exemplar foi encontrado é Rio Moruca, município de Coomoka, Pomeroon-Supenaam, Guiana ($7^{\circ}39'60''\text{N}$, $58^{\circ}48'00''\text{O}$) e a latitude mínima (desconsiderando o registro de Santa Catarina, mencionado a seguir) é na Juréia, município de Iguape, São Paulo, Brasil ($24^{\circ}42'35''\text{S}$, $47^{\circ}33'22''\text{O}$) (Figura 40).

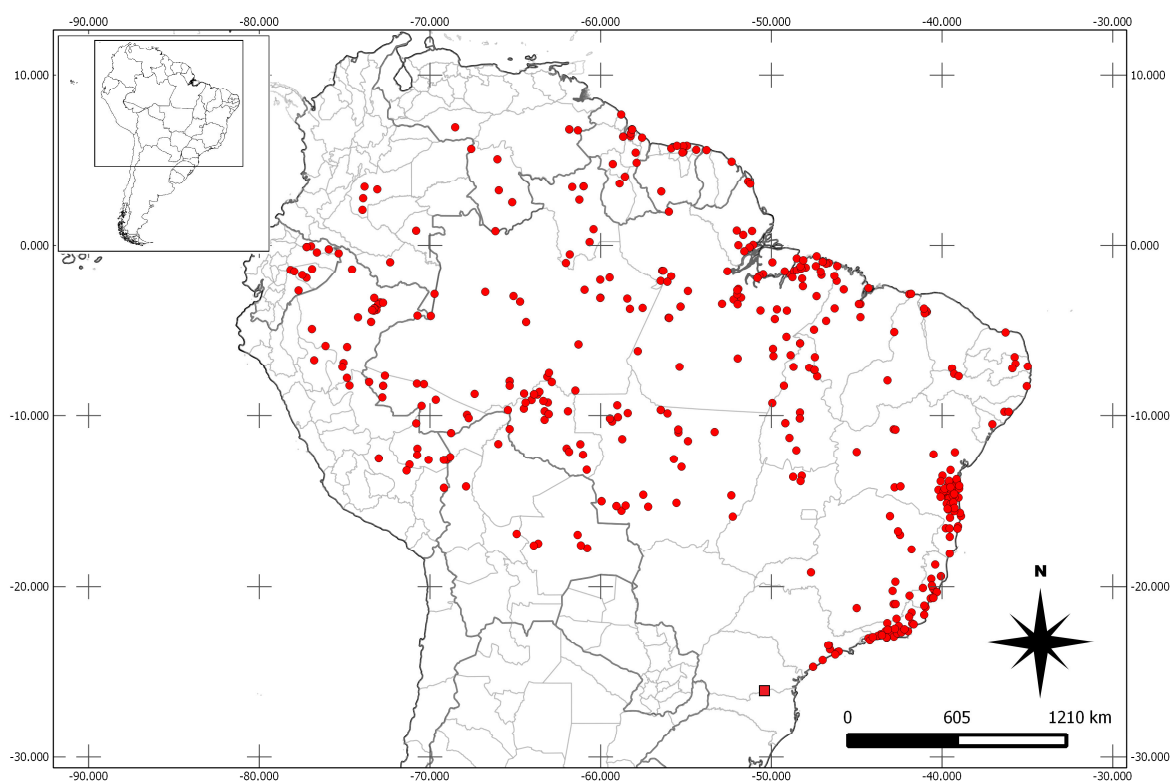


Figura 40 – Mapa político mostrando a distribuição de *Corallus hortulanus*. Obtido através dos exemplares preservados em coleção examinados neste estudo.

O ponto representado mais ao sul no mapa de distribuição da espécie (Marcílio Dias, Santa Catarina; Figura 40) constitui um registro de literatura publicado por Puerto & Henderson (1994) e posteriormente mencionado por Stafford & Henderson (1996) e Henderson (2002). Aqui esse registro é colocado em dúvida, porque está muito distante da área de distribuição conhecida para a espécie, extrapolado a partir de um número expressivo de registros ($n= 661$ exemplares depositados em coleções científicas e 136 registros fotográficos georeferenciados aqui utilizados). O referido exemplar se encontrava na coleção herpetológica Alphonse Richard Hoge, do Instituto Butantan, sob o número IBSP 55346, no dia do incêndio de 15 de maio de 2010. Embora parte do material tenha

sido resgatado, ainda não se sabe sobre o estado de conservação (ou permanência) deste exemplar.

Além disso, coleções herpetológicas do sul e sudeste do Brasil foram consultadas e não apresentam registros de *Corallus hortulanus* para os estados de Santa Catarina e Paraná, sendo o registro supracitado o único disponível para a região sul (inclusive na base de dados do IBSP). Além das coleções referidas nos materiais e métodos, também foram consultadas as seguintes coleções (sem registros de *Corallus hortulanus* para Paraná e Santa Catarina): Museu de História Natural do Capão da Imbuia (MHNCI), Curitiba, PR; Universidade do Vale do Itajaí (CCNG), Itajaí, SC; Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC), Florianópolis, SC; Universidade Luterana do Brasil (ULBRA), Cachoeira do Sul, RS; Universidade Regional de Blumenau (FURB), Blumenau, SC.

Os exemplares de *Corallus hortulanus*, em sua grande maioria, foram coletados em locais próximos a corpos d'água (*e.g.*, rios e lagos). Embora essa prática seja comum na Amazônia (pois os rios são considerados o principal meio de transporte nessa região), isso também ocorreu em outras localidades como no Nordeste, Sudeste e Centro-Oeste (Figura 41), sugerindo uma forte associação da espécie com ambientes aquáticos (Stafford & Henderson, 1996).

Segundo o mapa de bacias hidrográficas do IBGE (2000), *Corallus hortulanus* é encontrada em oito, das dez bacias hidrográficas em que o Brasil foi dividido, a saber: Bacia hidrográfica do Rio Amazonas, Bacia hidrográfica do Tocantins, Bacia hidrográfica do Parnaíba, Bacias Costeiras do Norte, Bacias Costeiras do Nordeste Ocidental, Bacias Costeiras do Nordeste Oriental e Bacias Costeiras do Sudeste. A bacia do Rio São Francisco apresenta poucos registros para a espécie, enquanto que as bacias do Rio da Prata e as Bacias costeiras do Sul não apresentam registros da espécie (Figura 41).

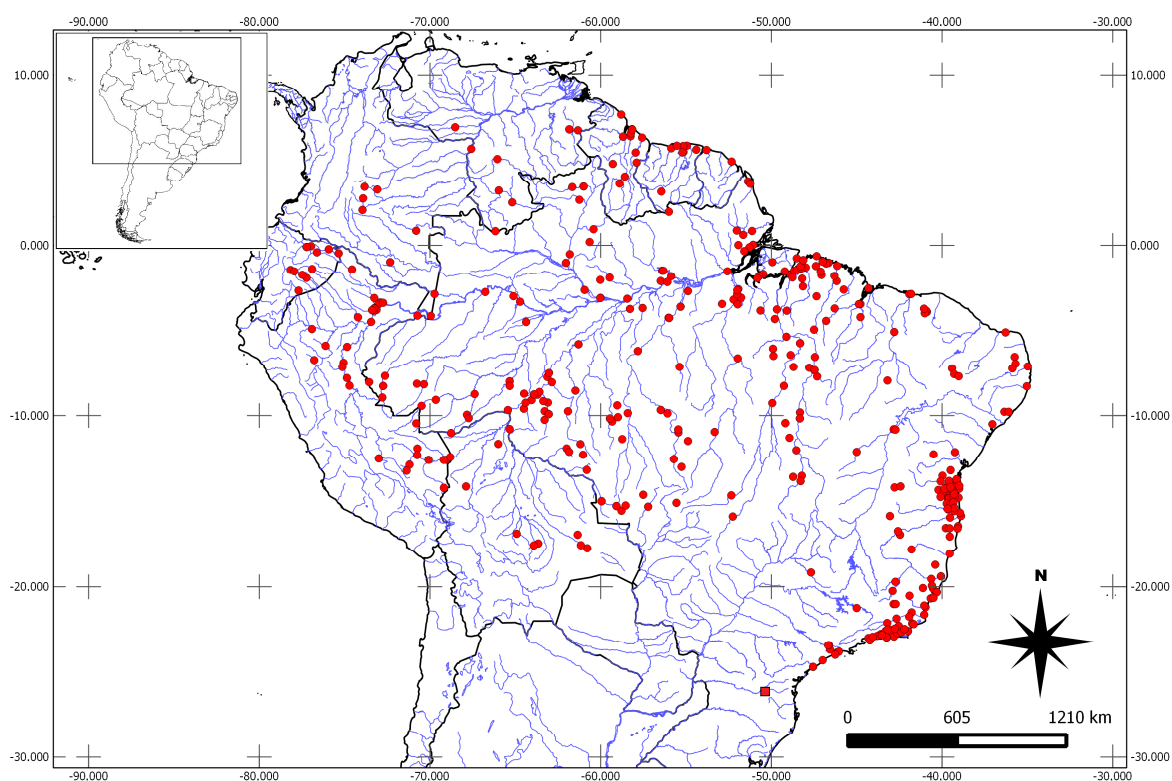


Figura 41 – Relação entre a distribuição de *Corallus hortulanus* e a hidrografia sul-americana. Obtido através dos exemplares preservados em coleção examinados neste estudo.

Quanto aos biomas (Figura 42), pode-se notar que existem grandes conjuntos de populações disjuntas relacionada respectivamente à floresta ombrófila densa no norte e oeste da América do Sul e outro conjunto de populações, também na floresta ombrófila densa, na costa leste do Brasil, restrito ao bioma da Mata Atlântica, concentrada principalmente nas regiões de baixada litorânea em altitudes pouco elevadas (Figura 42 & 43). As populações distribuídas ao longo do bioma do Cerrado estão, aparentemente, associadas aos rios da região, sendo encontradas nas matas ciliares ou de galeria.

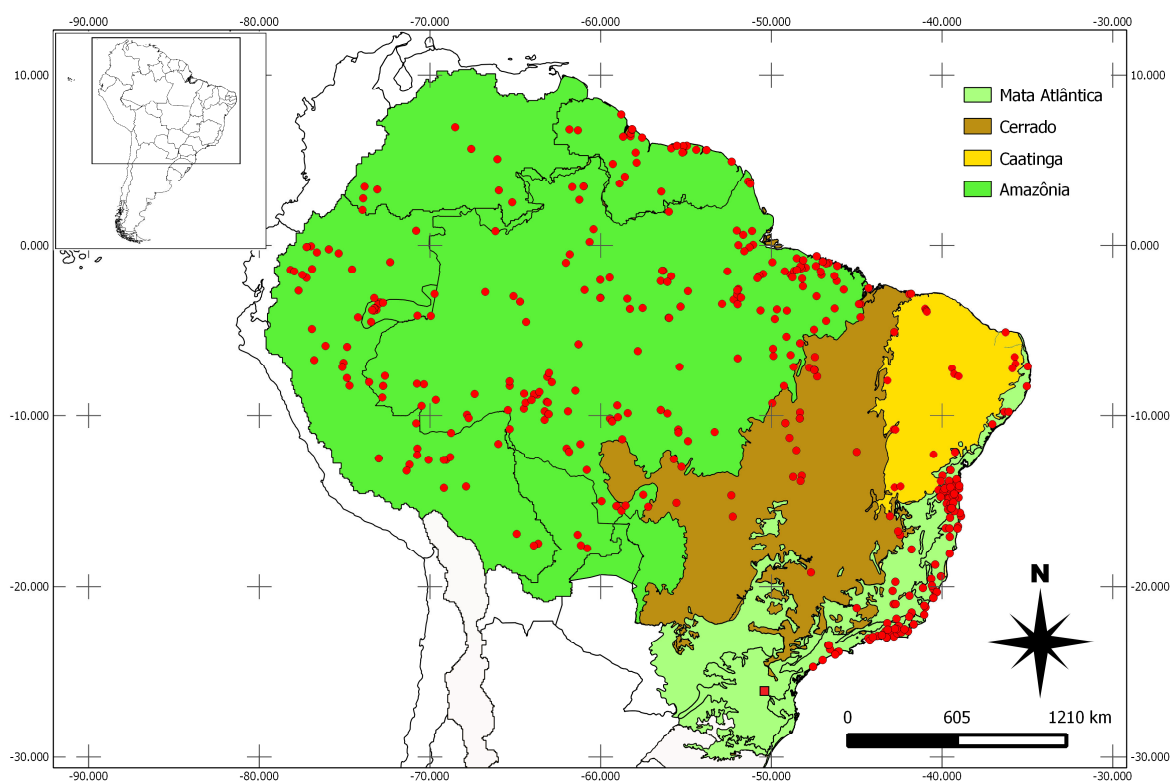


Figura 42 – Distribuição de *Corallus hortulanus* em relação aos biomas sul-americanos. Obtido através dos exemplares preservados em coleção examinados neste estudo.

A região da Caatinga, aparentemente com base na amostra disponível, parece atuar como uma barreira à dispersão da espécie. Consequentemente, os registros disponíveis estão concentrados entre a porção litorânea da Mata Atlântica e nas regiões ecotonais entre Caatinga e Cerrado (*e.g.*, estados do Piauí e Bahia), Caatinga e Mata Atlântica (*e.g.*, estado da Bahia) ou remanescentes de floresta ombrófila densa no domínio morfoclimático das Caatingas (*e.g.*, Serra de Baturité; brejo de altitude localizado no estado do Ceará). Convêm ressaltar que todos os pontos dentro da Caatinga se referem aos brejos de altitude nos municípios de Crato, Jardim, Jati e Ubajara (Ceará), todos com altitude superior a 500 m anm (Figura 42 & 43). Ainda sobre a região Nordeste, parece haver um hiato de

distribuição de *Corallus hortulanus* entre o Município de Feira de Santana (BA) e o Município de Capela no estado de Sergipe.

Corallus hortulanus aparentemente está mais associada ao relevo menos acidentado, tendo seus registros mais concentrados em elevações entre 0–600m anm. Considerando toda a amostra examinada (*ca.*, 600 exemplares) por volta de 90% dos indivíduos foram coletados dentro desta faixa de altitude. Ainda, considerando a amostra total cerca de 42% (n=263) ocorrem em altitudes até 100 m anm (Figura 43).

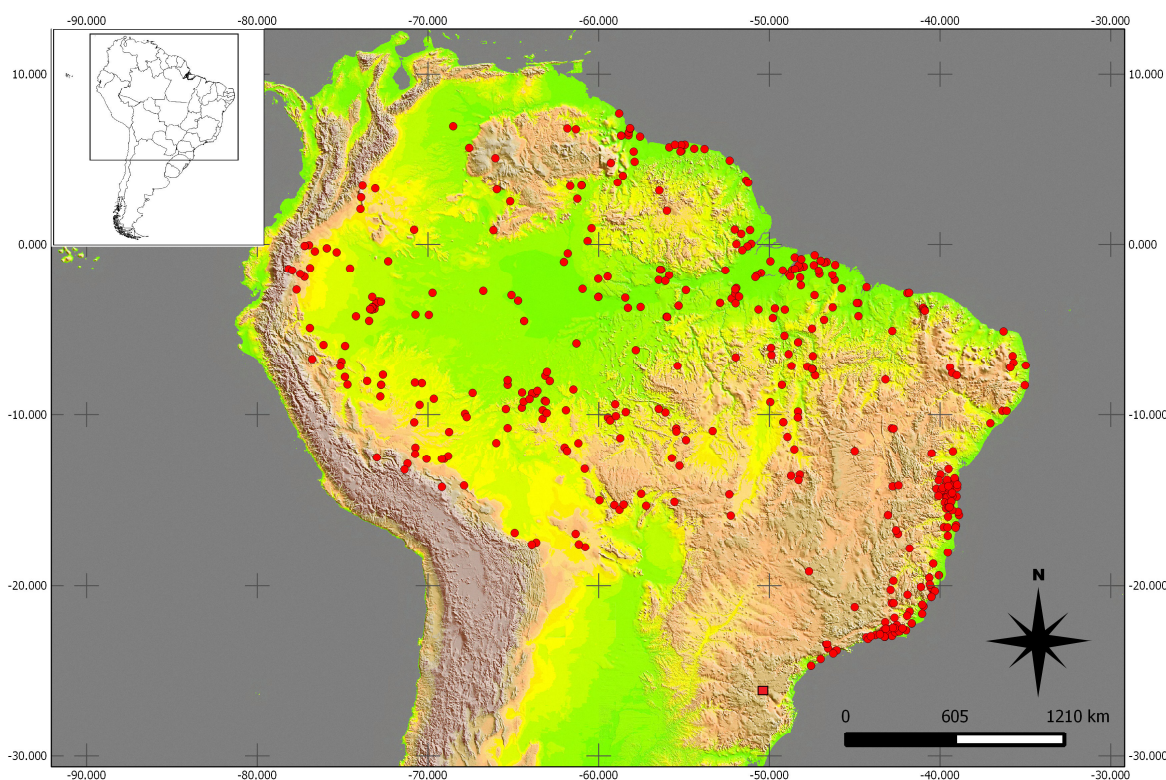


Figura 43 – Distribuição de *Corallus hortulanus* em relação ao relevo sul-americano. Obtido através dos exemplares preservados em coleção examinados neste estudo.

Corallus hortulanus é uma espécie com distribuição a leste da Cordilheira dos Andes, relacionada às terras baixas de domínio Amazônico, porém alguns poucos exemplares foram coletados em altitudes superiores a 600 m: vinte e um exemplares foram encontrados em altitudes que variam de 600–1000 m e três indivíduos foram coletados em altitudes entre 1000–2300 m: (1) Rio Chambo, Equador (AMNH 49136), a 1439 m anm; (2) Reserva Tambopata, Peru (USNM 222348), a 1708 m anm e (3) Quincemil, Peru (LSUMZ 27355), a 2245 m anm. Sendo o último o mais alto registro obtido para a espécie.

AS SÉRIES TIPOS DE *Corallus hortulanus* E *Corallus enydris*

Por meio de contato com o curador da Universidade de Uppsala, Hans Mejlön, foram obtidas fotos não de um, mas de dois exemplares de *Corallus hortulanus*, depositados na referida coleção e pertencentes à coleção de tipos de Linnaeus [UPSZTY 77a & UPSZTY 77b]. Um dos exemplares, segundo a fotografia, apresenta o ventre bastante inflado devido à presença de conteúdo estomacal, fato não retratado nas figuras de Seba (1735) (Figura 44). Hans Mejlön, curador da coleção, acredita serem sítipos da espécie (Hans Mejlön com. pessoal, 2013). Contudo, menções a esses exemplares na literatura são raras e ainda contraditórias (*e.g.*, Lönnberg, 1896; Wallin, 2005). Lönnberg (1896), por exemplo, cita três exemplares: um adulto e dois jovens.

Acreditamos que esses exemplares encerram dados ainda inéditos (desde Linnaeus, 1758) e tenham sido “esquecidos” ao longo dos processos de curadoria e trocas de museus pelos quais passaram, como reportado por Andersson (1899) e Kullander (2001).



Figura 44 – Exemplos da série tipo de *Boa hortulana* Linnaeus, 1758 depositados na coleção da Universidade de Uppsala, sob os números [UPSZTY 77a & UPSZTY 77b].

Foto: Hans Mejlön.

Conforme dito no histórico taxonômico, na descrição original de *Boa hortulana*, Linnaeus (1758) menciona apenas um exemplar, embora a descrição seja também baseada em duas ilustrações de Seba (1735). O texto original atribui à espécie: “*Pallida maculis lividis cuneiformibus, Caput areolis luteis horti insstar, 290 + 128*” (manchas pálidas cuneiformes e cabeça com áreas amarelas, como um jardim, 290 ventrais + 128 subcaudais) (Linnaeus, 1758: 215).

Através das análises das fotografias, foram obtidas as seguintes contagens desses exemplares: UPSZTY 77a: nasais em contato; 1 pré-ventral; 2 loreais; 1 infraloreais; 13 circumorbitais; 14 supralabiais; chanfro supralabial com início na escama 6; chanfro

supralabial terminando na escama 12; 7 pré-frontais; 4 escamas entre as nasais e circumorbitais; 11 intersupraoculares; 22 escamas ao redor do sulco mentoniano. UPSZTY 77b: nasais em contato; 1 pré-ventral; 2 loreais; 3 infraloreais; 15 circumorbitais; 14 supralabiais; chanfro supralabial com início na escama 6; chanfro supralabial terminando na escama 11; 7 pré-frontais; 13 intersupraoculares.

Convém ressaltar que alguns caracteres (*e.g.*, infralabiais) estão ausentes nas contagens devido à qualidade da foto ou posição do exemplar, que não permitiram a aferição destes valores.

A suposta perda do sítipo de *Boa hortulana* reportado por Andersson (1899) e os equívocos na menção do material tipo de *B. hortulana* e *B. enydris* feitos na literatura demonstram claramente a instabilidade nomenclatural de *Boa hortulana* (veja histórico taxonômico para mais detalhes). Portanto, a redescoberta dos sítipos de *Boa hortulana* na coleção da Universidade de Uppsala, proporciona a rara oportunidade de estabilizar a nomenclatura da espécie em conformidade com artigo 74 do ICZN (1999). De acordo com os requisitos necessários para a designação do lectótipo de *Boa hortulana*, o exemplar UPSZTY 77a atende a todas condições qualificantes estando fixado, inclusive, em condição idêntica ao retratado no trabalho de Seba (veja Figuras 1 e 44). Infelizmente, apenas por meio das fotografias não é possível confirmar o número de escamas ventrais e subcaudais mencionados em Linnaeus (1758) e o padrão de coloração retratado em Seba (1735) já está completamente esmaecido neste exemplar em face do tempo decorrido desde sua preservação. Portanto, com intuito de estabilizar a nomenclatura de *B. hortulana* o sítipo de *Boa hortulanus* Linnaeus, 1758 UPSZTY 77a é designado aqui o lectótipo da espécie [por designação atual].

DISCUSSÃO

CONSIDERAÇÕES ACERCA DAS ESPÉCIES DE *Corallus*

O gênero *Corallus* apresenta grande variação em diversos aspectos: individual, ontogenético e geográfico (Henderson, 1990, 1993a,b,c,d, 1997, 1998; Stafford & Henderson, 1996; Henderson *et al.*, 2009) e *Corallus hortulanus* é a mais variável dentre os *Corallus* spp, devido ao grande polimorfismo exibido por diversos complexos de caracteres morfológicos.

Quatro espécies *Corallus* (*C. cookii*, *C. grenadensis*, *C. ruschenbergerii* e *C. hortulanus*) fazem parte do complexo *Corallus hortulanus*, que por muito tempo foi reconhecido como um táxon único “*Corallus enydris*” (McDiarmid *et al.*, 1996; Henderson, 1997, 2002). Estas espécies se distinguem de todas as demais do gênero pelo contato medial entre as nasais (Peters & Orejas-Miranda, 1970; Henderson, 1997, 2002) (Figura 45).

A presença de *tapetum lucidum* nestas espécies também poderia ser utilizada como caráter diagnóstico do complexo em relação aos outros *Corallus*, mas tem sido ignorada pela maioria dos trabalhos, sendo apenas citada em alguns casos (*e.g.*, Henderson, 1993e; Henderson, 1996, 2002; Stafford & Henderson, 1996; Gorzula & Señaris, 1998). No entanto, este fato ainda é passível de investigação, pois não se sabe se está presente em *Corallus cropanii* e não há menções da presença desta estrutura para *C. caninus*, *C. batesii*, *C. annulatus* e *C. blombergii*.

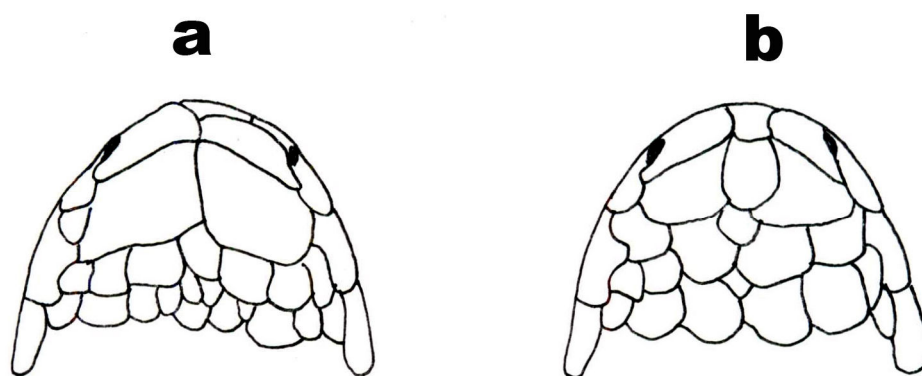


Figura 45 – Região antero-superior da cabeça (focinho) mostrando a relação entre as escamas. (a) contato medial entre as nasais em *Corallus hortulanus*; (b) nasais separadas em *Corallus annulatus*. Adaptado de Peters & Orejas-Miranda (1970).

Corallus hortulanus se diferencia de *C. cookii*, *C. grenadensis* e *C. ruschenbergerii* pelo número de escamas dorsais, pois as três últimas apresentam amplitudes inferiores a 50 escamas no meio do corpo (respectivamente: 39–48, 37–46 e 38–43) (Henderson, 1997, 2002). Porém, no presente estudo, encontrou-se o intervalo de 40–63 dorsais para *Corallus hortulanus*, sendo que oitenta exemplares (ca., 12%) obtiveram contagens de escamas dorsais abaixo de 50. Exemplares apresentando estas características estão presentes ao longo de toda a distribuição geográfica da espécie, mas são mais comuns na região Amazônica. Convém ressaltar que o registro de valores menores de contagens de escamas dorsais já era conhecido para algumas populações de *C. hortulanus* nas Guianas, Suriname, Bolívia e Peru (Espinoza, 1966, 1970; Dixon & Soini, 1977; Gasc & Rodrigues, 1980; Chippaux, 1986; Henderson, 1997, 2002). Estas áreas, no entanto, são distantes das áreas de distribuição de *C. cookii* (endêmica das ilhas de São Vicente, no Caribe), *C. grenadensis* (endêmica das ilhas do Banco de Granada, no Caribe) e *C. ruschenbergerii* (da Costa Rica à Venezuela) (Henderson, 1997).

Quanto às demais espécies do gênero (*C. batesii*, *C. caninus*, *C. cropanii*, *C. annulatus* e *C. blombergii*), convém ressaltar que outras características podem ser empregadas para diferenciá-las de *C. hortulanus*: *C. hortulanus* se distingue de *C. caninus* e *C. batesii* pelo padrão colorido (variável em *C. hortulanus* e verde em adultos de *C. caninus* e *C. batesii*), pelo número de dorsais no início do corpo (26–49 em *C. hortulanus* e 43–56 em *C. caninus* e *C. batesii*), pelo número de dorsais no meio do corpo (40–63 em *C. hortulanus* e 58–73 em *C. caninus* e *C. batesii*) e pelo número de ventrais (211–298 em *C. hortulanus* e 191–212 em *C. caninus* e *C. batesii*) (Henderson, 1993c; Henderson *et al.*, 2009). *Corallus hortulanus* se distingue de *C. cropanii* pelo número de dorsais no meio do corpo (40–63 em *C. hortulanus* e 29–32 em *C. cropanii*) e pelo número de subcaudais (78–140 em *C. hortulanus* e 51–53 em *C. cropanii*) (Hoge, 1953; Henderson, 1993a; Henderson & Puerto, 1993). Por fim, *Corallus hortulanus* se distingue de *Corallus annulatus* e de *C. blombergi* pelo número de subcaudais (78–140 em *C. hortulanus* e 79–88 em *C. annulatus* e 76–86 em *C. blombergi*) (Henderson, 1993b; Henderson *et al.*, 2001). Convém ressaltar que apenas sete exemplares de *C. hortulanus* apresentaram menos do que 100 subcaudais, destas, quatro não apresentam procedência e das três restantes, uma é oriunda do Platô das Guianas, outra da Amazônia e a última da Mata Atlântica, ou seja: esta variação também está presente em todas as populações examinadas aqui.

VARIABILIDADE SEXUAL

O dimorfismo sexual em serpentes pode ser encontrado em caracteres relacionados ao tamanho e proporções corporais, foliose e, mais raramente, na coloração e forma do corpo (Shine, 1993, 1994; Pizzatto *et al.*, 2007). O tipo mais comum de dimorfismo sexual em serpentes está relacionado com o comprimento total do animal e também com variação de placas ventrais e subcaudais. Nesses casos, espera-se que a fêmea seja maior do que o macho e também que os machos tenham caudas maiores do que as fêmeas (Shine, 1993, 1994; Pizzatto *et al.*, 2007). Consequentemente, espera-se também um aumento do número de placas ventrais nas fêmeas e subcaudais nos machos.

Em relação ao tamanho corporal, um possível ruído pode ser causado nas análises devido às diferentes taxas de crescimento apresentadas pelos dois sexos. Serpentes apresentam crescimento contínuo, mas as maiores taxas de crescimento ocorrem antes da maturidade sexual (Vitt & Caldwell, 2009). O crescimento mais acelerado, portanto, é evidente até que a maturidade sexual seja alcançada. Se a maturidade sexual for alcançada em tamanhos (idades) diferentes em machos e fêmeas, o resultado é que um dos sexos pode ser maior do que o outro na idade adulta (Shine 1978, 1994).

As hipóteses que podem esclarecer essas diferenças no crescimento entre os sexos estão baseadas no sucesso reprodutivo, características biológicas e comportamentais das espécies nas quais esse evento ocorre (Shine, 1993, 1994). Acredita-se que fêmeas maiores podem ter maior sucesso reprodutivo por gerarem proles maiores em número e/ou em tamanho (CRC), já os machos com menor tamanho obtêm vantagem de suas dimensões por poderem fugir e se esconder com maior facilidade ou por deslocarem menor quantidade de

energia para o crescimento (Shine, 1993, 1994; Pizzatto & Marques, 2007; Pizzatto *et al.*, 2007). Essa condição, todavia, pode ser alterada quando a espécie apresenta ritual de corte envolvendo combate e seleção sexual. Nesses casos, os machos podem ser maiores ou apresentar tamanhos similares às fêmeas (Pizzatto & Marques, 2007; Pizzatto *et al.*, 2007).

Já o maior tamanho da cauda nos machos estaria relacionado à necessidade de maior espaço para abrigar os hemipênis e seus respectivos músculos retratores, além de poder ser utilizada para o afastamento de outros machos em caso de disputa pela fêmea (Pizzatto & Marques, 2007; Pizzatto *et al.*, 2007).

Embora as referências sobre dimorfismo sexual em *Corallus* spp. sejam escassas, acredita-se que este fenômeno seja pouco conspicuo ou ausente no gênero como um todo (Henderson, 1993a; 1997, 2002; Stafford & Henderson, 1996). Henderson *et al.* (2009) afirmam não haver dimorfismo sexual em *Corallus caninus* e *C. batesii*. *Corallus cropanii*, por sua vez, só é conhecida de cinco exemplares, quatro machos e uma fêmea (apenas cabeça, pele e cauda) (Machado-filho *et al.*, 2011). *Corallus annulatus* e *C. blombergii* são duas espécies pouco conhecidas e escassamente representadas em coleções científicas (menos de 100 exemplares) (Stafford & Henderson, 1996; Henderson *et al.*, 2001, 2013), e a questão do dimorfismo sexual dessas espécies é pouco conhecida e discutida. No entanto, Parker & Plummer (1987) [*apud* Henderson, 2002] afirmam terem encontrado diferenças de tamanho em *Corallus hortulanus*.

Pizzatto & Marques (2007) obtiveram diferenças entre os sexos em relação ao tamanho corporal (CRC) e tamanho da cabeça (Ccab) em *Corallus hortulanus*, sendo essas variáveis relativamente maiores nas fêmeas do que nos machos. Nos resultados aqui obtidos, a partir de cortes distintos de maturidade sexual para machos e fêmeas (seguindo o modelo de Pizzatto & Marques, 2007), as mesmas variáveis (comprimento rostro-cloacal,

comprimento da cauda, comprimento da cabeça, largura da cabeça, número de ventrais e número de subcaudais) não foram estatisticamente dimórficas; exceto o tamanho do corpo (CRC). Contudo, ainda que tenham se encontrado diferenças entre os sexos com baixa significância estatística nesta variável, a significância estatística do CRC entre os sexos não foi corroborada ao se estabelecer o mesmo corte para o dimorfismo sexual (valor do menor macho sexualmente maduro), neste caso os resultados não foram estatisticamente significativos.

A análise empregada tanto no presente estudo, quanto por Pizzatto & Marques (2007), foi a MANOVA que constitui um teste bastante sensível às diferenças no tamanho das amostras e apresenta grande poder estatístico (Zar, 2010). Como na segunda análise, provavelmente, o ajuste dos tamanhos mínimos para machos e fêmeas sexualmente maduros acarretou o aumento do número de fêmeas na amostra, este efeito fez com que as diferenças entre os sexos fossem reduzidas. Portanto, sugere-se aqui que as diferenças nos tamanhos mínimos de indivíduos sexualmente maduros de *Corallus hortulanus* aplicadas em estudos prévios possam ter causado um viés na obtenção de significância com respeito ao dimorfismo sexual de tamanho.

Sabe-se, contudo, que espécies de boíneos de forma geral atingem grandes dimensões quando adultos e que ambos os sexos atingem maturidade sexual de forma tardia (Pizzatto & Marques, 2007). Embora os machos sejam menores a princípio, a equivalência do tamanho entre os sexos não difere muito entre os adultos (Pizzatto & Marques, 2007), exceto em *Eunectes murinus*, cuja fêmea ultrapassa 4 m de comprimento (Rivas *et al.*, 2007).

Quanto ao comprimento da cauda, as diferenças de tamanho podem estar ausentes em serpentes arborícolas, pois a pressão seletiva relacionada ao uso do ambiente arbóreo

pode favorecer o maior tamanho de cauda também nas fêmeas, já que permite maior equilíbrio e mobilidade neste ambiente (Lillywhite & Henderson, 1993; Pizzatto & Marques, 2007; Pizzatto *et al.*, 2007).

Por fim, convém lembrar a questão dos esporões látero-cloacais. Essas estruturas são resquícios de cintura pélvica e estão presentes em diversas linhagens de serpentes basais, sendo interpretadas como estruturas secundariamente dimórficas, especialmente nos Boidae. Embora variem de tamanho entre as espécies, são maiores nos machos do que nas fêmeas (Hoge, 1947; Pizzatto & Marques, 2007). Pizzatto *et al.* (2007) e Pizzatto & Marques (2007) apontam que os machos de *Epicrates* spp. e *Corallus* spp. apresentam esporões látero-cloacais pequenos e que, provavelmente, tais estruturas não teriam a função de estimular a fêmea durante a cópula. No entanto, Stafford & Henderson (1996) descrevem brevemente o comportamento reprodutivo de *Corallus* (sem citar a espécie) e destacam a função dos esporões no estímulo da fêmea durante a corte. Além disso, Pizzatto & Marques (2007) também não deixam claro se os esporões são conspícuos em machos. Embora não contemplados neste estudo, os esporões látero-cloacais são relativamente reduzidos em tamanho em ambos os sexos, mas proporcionalmente ou ligeiramente maiores nos machos adultos, podendo ser pouco conspícuos nas fêmeas e também em juvenis (obs. pess.).

VARIABILIDADE QUANTITATIVA DE *Corallus hortulanus*

Baseados na variabilidade, sobretudo de coloração e número de ventrais e subcaudais observada em *Corallus hortulanus*, diversos autores propuseram ou corroboraram a distinção deste táxon em mais de uma “linhagem” (Shaw, 1802; Daudin, 1803b; Wagler, 1824; Gray, 1842, 1849; Boulenger, 1893; Boettger, 1898; Amaral, 1930; Stull, 1935; Dunn, 1944; Forcart, 1951; Roze, 1966; Stimson, 1969; Peters & Orejas-Miranda, 1970; Amaral, 1977; Henderson, 1993d; Stafford & Henderson, 1996). Igualmente extensa é a lista dos trabalhos que propuseram a sinonimização desses táxons (*q.v.*, histórico taxonômico), até o trabalho de Henderson (1997), que estabilizou a taxonomia do grupo como é conhecido atualmente.

De modo a avaliar a existência de diferenças entre populações da espécie, a amostra examinada aqui foi submetida a análises discriminantes (AD e ADIT), análises de variância multivariada e as variáveis mais significativas tiveram seus intervalos de confiança comparados entre os agrupamentos rotulados *a priori*.

As análises discriminantes independentes do tamanho (ADIT) mostraram pouca ou nenhuma discriminação entre os grupos. Isso demonstra que o componente “tamanho” foi um fator importante na discriminação dos grupos, já que a redução ou eliminação de sua contribuição nos resultados implicou na menor discriminação dos grupos previamente estabelecidos (Reis *et al.*, 1990). Isso pode ser explicado pelas diferenças de tamanho entre os grupos da Mata Atlântica e Platô das Guianas + Base Amazônica, pois os indivíduos da Mata Atlântica apresentam algumas médias (CRC, CC, Hcor, Hpes, Ccab) maiores do que

as demais populações, sendo que, de forma geral, os indivíduos da Base Amazônica apresentam maior robustez corporal ($> L_{cor}$).

Nas análises discriminantes (AD), a abordagem exploratória (a) obteve grande sobreposição entre os grupos, já as abordagens (b) e (d) obtiveram discriminações, ainda que com sobreposições significativas entre as elipses de confiança de 95%. Além disso, em ambos os “agrupamentos” (b) e (d), ocorreu a discriminação do Cerrado/Caatinga. Embora esse grupo tenha sido estabelecido de forma exploratória, os limites entre Cerrado e Amazônia (*lato sensu*) não são bem definidos (Ab’Saber, 1977) e as populações de *Corallus hortulanus* presentes no Cerrado estão, aparentemente de acordo com a amostra examinada, restritas apenas a regiões próximas aos rios tributários das bacias hidrográficas que drenam a região Amazônica, sendo provavelmente restritos às matas de galeria e arredores, como observados pelos pontos plotados nos mapas (Figura 41). Ademais, na abordagem exploratória (c), o Cerrado foi colapsado à “Base Amazônia”, indicando, portanto, similaridade nas variáveis empregadas nas respectivas análises. Na análise exploratória (d), inclusive, Platô das Guianas e Amazônia são colapsados em um único grupo (Amazônia), sugerindo também haver ampla similaridade entre estes conjuntos de populações.

É importante notar que o acréscimo no número de grupos *a priori* pode aumentar a discriminação entre os mesmos, uma vez que se também se aumenta o número de funções discriminantes, pois o número de funções discriminantes se dá a partir do número total de grupos pré-estabelecidos (Manly, 2000). Esta pode ser a razão da discriminação obtida na abordagem exploratória (b) (com quatro grupos), pois de modo similar, a análise exploratória (c) (com três grupos) obteve igualmente uma boa discriminação.

Um possível viés nas análises discriminantes foi identificado ao notar-se que a versão 5.0 do programa Statistica® utiliza matrizes de correlação, ao invés das matrizes de covariância (P. Passos com. pessoal, 2013). A substituição das matrizes de covariância pelas de matrizes de correlação só pode ser efetuada se as variáveis originais de natureza distinta (*e.g.*, dados merísticos e morfométricos) forem padronizadas por meio do uso de logaritmos ou funções exponenciais, do contrário as análises realizadas a partir de matrizes de correlação, através de variáveis com unidades de medida distintas (como no caso de medidas e contagens de escamas), viola os pressupostos das análises discriminantes com respeito à homocedasticidade da variância intergrupo (Manly, 2000). Desta forma, as análises feitas a partir do programa Statistica® 5.0 no decorrer deste estudo foram confirmadas no MATLAB® (onde existe a opção de se utilizar matrizes de covariância ou correlação), inclusive inferindo o intervalo de confiança das funções discriminante por meio de 1000 pseudorréplicas de *bootstrap* (Efron, 1979; Passos & Fernandes, 2009).

A análise exploratória (c) foi a que obteve a melhor discriminação entre todos os agrupamentos definidos *a priori*, apresentando apenas sobreposições marginais das elipses de confiança de 95%. Contudo, os grandes intervalos de confiança obtidos nas ADIT (69.2–90.4% no primeiro eixo e 9.6–30.7% no segundo eixo) e na AD (68.7–90.1% no primeiro eixo e 9.6–31% no segundo) sugerem grande heterogeneidade nas funções discriminantes para cada um dos grupos, visto que quanto mais corretas as alocações dos indivíduos dentro dos grupos pré-estabelecidos, menores são esses intervalos (Efron, 1979).

Incongruências com respeito à homogeneidade intragrupos foram observadas nas matrizes classificatórias da amostra total. Já a matriz classificatória da amostra parcial

revela uma melhor alocação dos exemplares dentro dos grupos previamente definidos. Evidentemente, o maior número de variáveis (embora as que mais tenham contribuído ao resultado sejam CRC, Inflo, Lor, ChanSL1 e ChanSL2) pode ter auxiliado na melhor alocação dos indivíduos em cada um de seus respectivos grupos.

Não se pode deixar de mencionar que o método de substituição pela média populacional para os dados ausentes pode também gerar vieses nas análises, mesmo que tenha sido aplicado apenas em indivíduos com menos de 30% de dados ausentes. Além disso, medidas oriundas de três observadores distintos podem gerar um viés não desprezível nas diferenças entre as médias de cada uma das variáveis aferidas de modo independente pelos observadores, sobretudo as que apresentam maior desvio padrão (*e.g.*, CRC, CC).

Quanto às sobreposições que ocorrem entre as elipses de confiança de 95% (tanto na AD, quanto na ADIT), sabe-se que elas são indicativos de similaridade entre os elementos de um agrupamento e outro e quanto maior for esta interpolação, mais similares serão as médias dos centroides desses grupos (Neff & Marcus, 1980; Reis *et al.*, 1990; Manly, 2000). Embora tenham sido observadas tendências de segregação entre os grupos, diversos indivíduos de *Corallus hortulanus* apresentam sobreposição nas variáveis originais (*e.g.*, ventrais, subcaudais, dorsais, etc.) em todos os agrupamentos pré-definidos. Deste modo, esses indivíduos previamente rotulados em um grupo podem, na realidade, se adequar melhor a outro grupo dentro do espaço multivariado e, desta forma, causar aproximações ou sobreposição das elipses de confiança de 95% no espaço multivariado (Manly, 2000; Passos & Fernandes, 2009).

Levando em consideração todas as análises, pode-se notar que sobreposições entre Amazônia ou Base Amazônica com o Cerrado/Caatinga ocorreram duas vezes (nas

análises b e d). O mesmo ocorreu para Mata Atlântica e Base Amazônica (análises b e c). O único resultado inusitado, contudo, foi o agrupamento do Platô das Guianas com Mata Atlântica na análise exploratória (b), por serem geograficamente distantes e também por se encontrarem “separados” pelas populações da base amazônica. Já as sobreposições de Base Amazônica e Platô das Guianas (c) e Cerrado/Caatinga com Mata Atlântica (d) são mais compreensíveis devido à proximidade geográfica desses biomas e/ou províncias biogeográficas e, portanto, de suas populações residentes. Convém ressaltar que apenas a população da Mata Atlântica obteve maior discriminação em todas as análises efetuadas (análises b, c & d).

No que concerne à análise de variância multivariada (MANOVA), como já mencionado previamente, esta técnica é bastante sensível para as diferenças entre as médias populacionais, pois tem um alto poder estatístico e pode ressaltar pequenas diferenças entre os grupos (Zar, 2010). As aplicações desse teste são diversas, contudo, para taxonomia, valores muito pequenos ou próximos podem não ser suficientes para o reconhecimento de unidades distintas, uma vez que esses valores podem ser muito próximos (*e.g.*, decimais) ou sobrepostos. Um problema inerente à MANOVA é que esse teste aponta a existência de diferenças entre os grupos, mas não aponta em quais variáveis essas diferenças estão presentes (Neff & Marcus, 1980; Zar, 2010). Para isso, é necessário o uso de um teste *post hoc* (Zar, 2010).

De modo a descobrir quais variáveis influenciaram nos resultados, foram feitos gráficos de vetores direcionais, que foram computados a partir dos *loadings* das análises discriminantes. Estes gráficos apontam a magnitude de contribuição e o sentido de variação para cada variável (Passos *et al.*, 2005; Passos & Fernandes, 2009), dessa forma pode-se determinar as variáveis que mais contribuíram para a distinção dos grupos e,

então, avaliar o intervalo de confiança de 95% destas variáveis de acordo com os n grupos melhor discriminados. No caso das três populações “discriminadas” na análise (c), as variáveis que mais contribuíram para os resultados foram chanSL1, chanSL2, CRC, Inflo, Lor, SC e SL.

Embora SC e SL, apresentem médias e intervalos de confiança distintos, ocorrem sobreposições entre eles se considerarmos a amostra total. De modo geral, mesmo considerando o intervalo de confiança de 95% para cada uma das variáveis originais, a sobreposição entre as mesmas permanece.

Qualquer caráter pode conter algum grau de variação, uma vez que a evolução ocorre no tempo e no espaço de forma contínua e que certo grau de polimorfismo é esperado para uma população (Wiens, 1995; Zaher & Prudente, 1999). Por conseguinte, foi observado no presente estudo que grande parte dos caracteres quantitativos de *Corallus hortulanus* são extremamente polimórficos (*e.g.*, dor1, dor2, interric, V, SC) (veja também apêndice V).

Considerando o número de escamas ventrais e subcaudais, foi observado que estas variáveis atingem as maiores médias nas populações do Platô das Guianas ($\bar{x}V=281$; $\bar{x}SC=122$) e da Base Amazônica ($\bar{x}V=276$; $\bar{x}SC=116$) em comparação com a Mata Atlântica ($\bar{x}V=268$; $\bar{x}SC=118$). Essa variação clinal norte-sul nas médias de ventrais e subcaudais é bem conhecida para diversas espécies de serpentes (Passos *et al.*, 2005; Passos & Fernandes, 2009) e pode ser relacionada a fatores ambientais durante o processo de somitogênese em regiões com médias mais altas de temperatura. Fox (1948) sugere que o aumento de temperatura favorece um incremento na divisão dos somitos durante a embriogênese, consequentemente implicando em maior número de vértebras e, por conseguinte, de escamas e placas segmentares. Passos & Fernandes (2009) não

reconheceram sinais filogenéticos dessas variações para *Epicrates*, contudo isto não foi testado para *Corallus hortulanus*.

Por essas razões, é impossível definir um intervalo que possa ser utilizado, de modo não ambíguo, na distinção de qualquer população de *Corallus hortulanus*. Além disso, os mesmos estados de caracteres qualitativos ocorrem de forma aleatória em todas as subpopulações consideradas aqui (Platô das Guianas, Base Amazônica e Mata Atlântica), o que configura o polimorfismo de caracteres de foliose a exemplo do que ocorre com outros conjuntos de caracteres, como coloração, padrão de micro-ornamentação de escamas, hemipênis e coloração dos olhos (veja abaixo). A presença de polimorfismos e a sobreposição dos intervalos dos caracteres de foliose sugerem que as três populações avaliadas de *Corallus hortulanus* sejam parte de uma mesma unidade evolutiva.

VARIAÇÃO CROMÁTICA DO CORPO

O padrão de colorido serve como identidade dos animais uma vez que, frequentemente, configura-se como conspícuo para cada espécie, sendo que em diversos casos (obviamente não em todos) é possível identificá-las a partir da observação destes dados (Forsman *et al.*, 2008). Um exemplo disso são as espécies da subfamília Boinae que podem ser identificadas facilmente a partir do padrão colorido (Henderson *et al.*, 1995; Henderson & Powell, 2007).

Três funções básicas podem ser atribuídas ao padrão colorido de uma espécie: para o reconhecimento intraespecífico, como modo de defesa contra predadores visualmente

orientados e para a manutenção da termorregulação (Shine & Harlow, 1998; Henderson, 2002; Wilson *et al.*, 2007; Forsman *et al.*, 2008).

Esta última função é importante para animais ectotérmicos, pois o padrão colorido pode influenciar na regulação de temperatura do corpo (*e.g.*, cores mais escuras absorvem maior quantidade de energia), o que afeta diretamente a energia relacionada ao metabolismo corporal e à locomoção e, por conseguinte, o escape de predadores e a competição por recursos (Forsman *et al.*, 2008).

No caso de defesa contra predadores, a coloração pode ser críptica ou aposemática, respectivamente para se esconder ou alertar o predador sobre o perigo ou impalatabilidade individual (Greene, 1997; Wilson *et al.*, 2007). Casos especiais de coloração aposemática ocorrem em espécies miméticas “inofensivas” que apresentam padrões coloridos similares aos de outras, notoriamente perigosas (mimetismo batesiano) (Greene, 1997; Wilson *et al.*, 2007; Vitt & Caldwell, 2009).

O padrão de colorido, contudo, por si só não é o suficiente para funcionar como proteção ou como alerta. Essas funções, na realidade, são resultados da interação do padrão colorido com o meio ambiente, do comportamento, dos movimentos e também do tamanho do corpo (Shine & Harlow, 1998; Henderson, 2002; Forsman *et al.*, 2008). Porém, a compreensão das funções do padrão de colorido torna-se complexa quando os indivíduos apresentam variações ontogenéticas ou polimorfismos (Shine & Harlow, 1998; Wilson *et al.*, 2007). De acordo com Wilson *et al.* (2007) em ambos os casos os estudos são escassos e os fenômenos pouco compreendidos.

O policromatismo pode ser vantajoso à espécie como meio de defesa contra predadores visualmente orientados, pois as diversas formas existentes impedem que o

predador forme uma imagem de busca conspícua da presa, dificultando seu reconhecimento (Stafford & Henderson, 1996; Forsman *et al.*, 2008). Policromatismos estão presentes em diversos grupos de vertebrados (Wilson *et al.*, 2007; Forsman *et al.*, 2008) e parecem ser bastante difundidos entre as serpentes (Shine & Harlow, 1998). Henderson (2002) chama atenção para o fato de que muitas espécies policromáticas são arbóreas (*e.g.*, *Atheris squamiger*, *Bothriechis schlegelii* e *Oxybelis wilsoni*). Exemplos comuns de policromatismo na fauna brasileira são encontrados em diversas famílias e podem ser de naturezas diversas, como ontogenético (*Chironius* spp., *Clelia* spp., *Liophis* spp., *Oxyrhopus* spp.), sexual (*Bothrops jararacussu*) ou individual (*Bothrops jararaca*, *Xenodon merremii*) (Amaral, 1977; Cunha & Nascimento, 1978, 1993; Marques *et al.*, 2001; 2005; Argôlo, 2004).

No caso das algumas espécies de Boinae (*Boa* spp., *Epicrates* spp., *Eunectes* spp.) o padrão colorido é bastante conservado e variações, se presentes, são pouco significativas (RCG, obs. pess.). O mesmo não ocorre para as espécies arbóreas do gênero *Corallus*, pois apresentam expressivas variações individuais, ontogenéticas ou ambas (Henderson, 1993a; Stafford & Henderson, 1996). Exceto por *Corallus cropanii*, da qual não se dispõe de um número expressivo de exemplares, nem de juvenis (Machado-Filho *et al.*, 2011) para se conhecer os padrões de variação, as outras espécies do gênero apresentam diferentes colorações ou na fase juvenil (*C. batesi*, *C. caninus*, *C. annulatus* e *C. blombergii*) (Henderson, 2005; Henderson *et al.*, 2009) ou na fase juvenil e também entre indivíduos (*C. cookii*, *C. grenadensis*, *C. hortulanus* e *C. ruschenbergerii*) (Stafford & Henderson, 1996; Henderson, 1993d; 1997, 2002).

As diferenças mais marcantes e conspícuas entre os indivíduos de *Corallus hortulanus* residem nos padrões coloridos apresentados pelos mesmos. Os padrões de

coloração são tão diversos que Cunha & Nascimento (1978; 1993) declararam que as “variações parecem tender mais ao indivíduo, do que ao geográfico”. Diversos trabalhos se prestaram a descrever e tentar padronizar esses padrões (*e.g.*, Boulenger, 1893; Henderson, 1993d, 1997, 2002; Stafford & Henderson, 1996).

Frente à enorme complexidade e variedade de cores e desenhos, Henderson (1997) propôs a divisão dos padrões de coloração de *Corallus hortulanus* em três categorias, de modo a facilitar a classificação: acinzentada (incluindo vários tons de cinza e marrom), amarelo (incluindo amarelo, vermelho-tijolo e bege) e laranja. Todavia, essas divisões não parecem ser suficientes para explicar a complexidade dos padrões coloridos da espécie. Henderson (1997), inclusive, declara ter “forçado” alguns exemplares dentro de algumas categorias e também ter deixado alguns à parte por não se enquadrarem em qualquer uma delas. Não surpreendentemente, o mesmo ocorreu neste trabalho. Aqui foram levados em consideração não apenas a coloração de fundo, mas também os desenhos, contornos, os padrões de reticulação do fundo e o número de manchas. No total, os exemplares foram separados em seis categorias, de acordo com esses parâmetros. Contudo, novamente não será surpreendente se essas categorias puderem ser novamente subdivididas em outras.

Por si só, a coloração de fundo é bastante variável, a saber: amarelo, bege, laranja, rosa, vermelho, verde-acinzentado, cinza, marrom-acinzentado, marrom claro, marrom escuro e/ou preto. A coloração ventral e padrões de pigmentação do ventre são concordantes com os padrões encontrados nas outras espécies do complexo *hortulanus* (*C. cookii* e *C. grenadensis*, exceto *C. ruschenbergerii*) (veja Henderson, 1997; 2002). Em *C. cookii*, *C. grenadensis* e *C. hortulanus* o ventre é geralmente amarelado e imaculado ou pigmentado apenas posteriormente, mas eventualmente pode ser branco, róseo ou laranja (Henderson, 1993d, 1997, 2002; Stafford & Henderson, 1996). Todavia, neste trabalho, as

cores rosa e laranja raramente foram observadas nos exemplares (veja comentários adiante), sendo que as fotografias dos exemplares vivos poderão, em estudos futuros, trazer à luz algumas dessas questões. Convém ressaltar que em *C. ruschenbergerii* o ventre é amarelo, podendo chegar à tonalidade “verde-limão” (Stafford & Henderson, 1996), isso não ocorre nas outras espécies do antigo complexo de *Corallus hortulanus* (antes da revisão de Henderson, 1997).

As manchas dorsais principais são derivações de formas romboides (Henderson, 1993d), mas difíceis de padronizar (Henderson, 1997; 2002), pois em muitos casos, elas apresentam formatos variáveis no mesmo indivíduo (*e.g.*, rombo, elipse e ampulheta). Ou seja: podem ter formatos distintos ao longo do corpo. Além disso, existem também manchas esmaecidas nos flancos, nas quais a coloração é preservada apenas nas porções superior e inferior. Uma variação deste padrão é a ausência total das manchas apenas na região dos flancos, mantendo o ápice e a base destacados.

Considerando as manchas totais, não raros são os casos em que as diferenças de tonalidade entre as manchas e a coloração de fundo é tão sutil que ambas se confundem, o que dificulta muito a visualização dos limites da mancha, embora possa se notar que ela está presente. Alguns indivíduos apresentam manchas dorsais apenas na região anterior do corpo, sendo que no restante do corpo estas são esmaecidas ou ausentes. No entanto, de modo geral, as manchas são mais escuras do que o fundo e que seu próprio centro (que é da mesma coloração do fundo). Os contornos também são variáveis podendo ser brancos ou amarelos nos adultos (juvenis são comentados abaixo). Estes podem ser completos ou estar presentes apenas na região superior da mancha.

Alguns padrões presentes em *Corallus hortulanus* podem ser visualizados também em *Corallus grenadensis*, sendo as manchas em forma de “pá”, “colher” as mais comuns,

além dos indivíduos completamente amarelos ou laranjas e sem desenhos. A coloração de fundo mais comum em *C. grenadensis* é a cinza-amarronzado (Henderson, 1997; 2002; Stafford & Henderson, 1996). *Corallus ruschenbergii* apresenta, por sua vez, pouca variação, sendo que a coloração de fundo varia do marrom ao cobre e as bordas das escamas dorsais são negras. Por fim, *C. cookii*, que possui padrão colorido bastante conservado, não apresentando as variações encontradas em *C. hortulanus* e *C. ruschenbergii*. O padrão colorido típico são manchas em forma de ampulheta ao longo de todo corpo (Henderson, 1997; 2002).

Estudos com *Corallus grenadensis*, Henderson (1990, 1995, 1996, 2004), conseguiram estabelecer uma correlação entre os padrões de coloração (muito variáveis na espécie), com fatores ambientais, como precipitação e altitude. Embora o trabalho careça de refinamento (Henderson, 1997, 2002) a cor dorsal parece conferir vantagem termorregulatória aos indivíduos, pois serpentes amarelas (e mais claras) são encontradas em baixas altitudes, com maior incidência solar e menor precipitação e o oposto ocorre para as serpentes mais escuras (castanho escuras). Já as de coloração intermediária (cinza-amarronzado) permanecem em altitudes e precipitações médias.

No caso de *Corallus hortulanus*, a ampla distribuição geográfica e, conseqüentemente a grande diversidade de microhabitats dificulta um estudo de correlação semelhante ao que ocorreu com *C. grenadensis* (Henderson, 2002), pois o estudo com essa última foi facilitado justamente pelo fato da espécie ser restrita à ilha de Granada, com uma extensão geográfica muito menor. Todavia, alguns padrões são apontados por Henderson (1997) e confirmados aqui: as serpentes sem manchas (amarelas) são bastante raras e são mais comuns nas Guianas e norte da América do sul. Curiosamente, Henderson (2002) afirma que as formas amarelas estão presentes nas áreas costeiras do Brasil, nos estados de

MG (*sic*), BA, ES, RJ e SP. Esta hipótese não foi corroborada por nossos resultados, pois nenhum exemplar amarelo foi encontrado para a região da Mata Atlântica.

Por outro lado, corrobora-se a afirmação de Henderson (1997; 2002) de que os outros padrões (mais escuros) podem ser encontrados em todas as populações, com diferentes frequências. Além disso, aqui se aponta que os padrões I, IV e VI são predominantes na região amazônica (incluindo o escudo das Guianas) e o padrão V é predominante na Mata Atlântica.

Quanto à variação ontogenética de coloração, com exceção de *C. cropanii* (espécie da qual não se conhece formas jovens), virtualmente todas as espécies de *Corallus* apresentam esse tipo de variação em menor ou maior grau. Descrições de tais variações estão presentes em: Stafford & Henderson, (1996) para *Corallus annulatus* (+*C. blombergii*), *C. caninus* (+*C. batesii*) e “*C. enydris*”; em Henderson (2002, 2005) e Henderson *et al.* (2009) para *C. caninus* e *C. batesii*; em Henderson (1993b, 2002) e Henderson *et al.* (2001) para *C. annulatus* e *C. blombergii*; e em Smith & Grant (1958) e Henderson (1997, 2002) para *C. cookii*, *C. grenadensis*, *C. ruschenbergerii* e *C. hortulanus*.

Em *Corallus hortulanus* a variação ontogenética de coloração não é conspícua em algumas das formas aqui encontradas. De acordo com os registros de coleção e também fotografias, três grupos (I, III, VI) não apresentam variações ontogenéticas no padrão colorido. Já nos outros grupos, (II, IV, V) as variações do padrão colorido do juvenil estão presentes nas bordas das manchas e na cabeça, que podem ser de cor de laranja, rosa ou vermelha. Essa coloração é substituída por branco no padrão de coloração dos adultos (Figura 46). Estas variações são bem documentadas na literatura (Ihering, 1911; Cunha & Nascimento, 1993; Stafford & Henderson, 1996; Henderson, 1997; 2002). Ihering (1911)

também registrou o fato dos filhotes serem mais escuros do que os adultos. Isso ocorreu em apenas um grupo (padrão V), em que os filhotes são muito escuros, quase negros.

Variações ontogenéticas na dieta e no modo de uso do ambiente também são conhecidas para as espécies do complexo de *C. hortulanus* (Henderson, 1993e; 1993f, 2002; Henderson *et al.*, 1998; Henderson & Pauers, 2012).

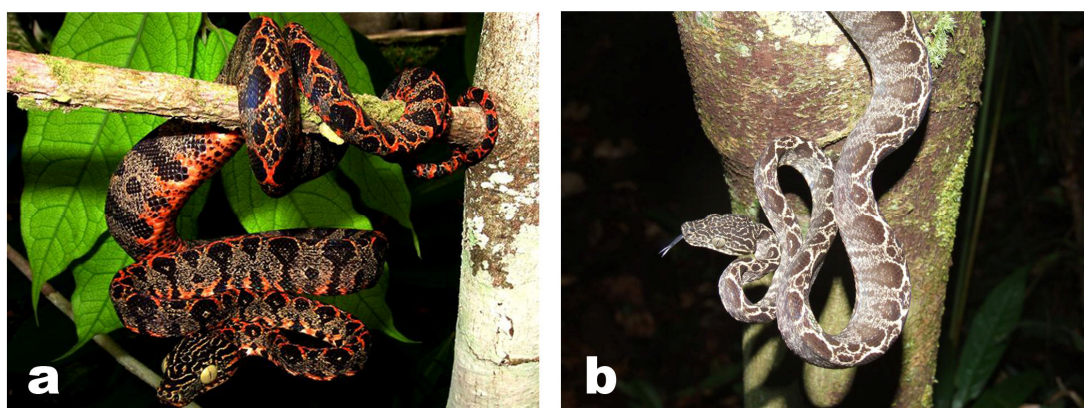


Figura 46 – Exemplo de variação ontogenética em *Corallus hortulanus*. (a) Jovem mostrando coloração vermelho-alaranjada nas bordas superiores das manchas dorsais e no ventre. (b) coloração definitiva no adulto, na qual ocorre a substituição da coloração da borda das manchas e ventre por branco ou amarelo. Foto (a): William W. Lamar, (b) Paulo Bernarde.

Embora lagartos, anuros, aves e mamíferos possam ser consumidos em diferentes proporções e pelas quatro espécies do complexo (Henderson, 2002; Henderson & Pauers, 2012), sabe-se que juvenis de *Corallus cookii* e *C. grenadensis* se alimentam de lagartos e se concentram nos estratos mais altos das árvores, ao passo que, quando adultos, passam a se alimentar preferencialmente de pressas endotérmicas (aves e mamíferos) e ocupar os estratos mais baixos. Já para as espécies continentais (*C. ruschenbergerii* e *C. hortulanus*)

a alimentação dos juvenis é baseada em “voadores” (aves e quirópteros) e, dos adultos, em pequenos mamíferos, primariamente não-voadores (Henderson, 1993e; 2002; Henderson *et al.*, 1998, 2013; Henderson & Pauers, 2012). Convém ressaltar que enquanto quirópteros são reportados em diversos trabalhos nas espécies continentais (Dixon & Soini, 1977; Esbérard & Vrcibradic, 2007; Henderson, 1993e; 1993f), nenhum quiróptero foi encontrado na dieta das espécies insulares (Henderson, 1993e).

Em relação a *Corallus grenadensis*, Henderson (1993e) dividiu os indivíduos amostrados para a alimentação em classes etárias e notou que os menores do que 600 mm se alimentavam de lagartos, os intermediários (600 a 1100 mm) se alimentam de lagartos e endotermos e os adultos (> 1000 mm) exclusivamente de pressas endotérmicas. Henderson (2002) aponta que a mudança ontogenética de coloração, por sua vez, ocorre quando “a serpente tem poucos meses de vida” (*sic*), embora não esclareça, contudo, o tamanho em que isso ocorre. Extrapolando esses resultados para *Corallus hortulanus* e lembrando que os Boidae, de modo geral, atingem a maturidade sexual tardiamente (Pizzatto & Marques, 2007), é possível que a variação do padrão colorido dos juvenis não acompanhe o processo de maturação das gônadas e, sim, a variação de alimentação (veja Henderson, 1993e; 2002). Ou seja, é possível que representem, sobretudo, mudanças no padrão de forrageamento da espécie.

Murphy *et al.* (1978) e Blody & Mehaffey (1989), ainda que baseados em poucos exemplares (respectivamente: sete e cinco), descrevem a mudança de coloração em *Corallus annulatus* como um processo gradual que se inicia quando a serpente tem cerca de um ano e se estende até os quatro anos, mas também não fornecem dados quanto ao tamanho dos exemplares à época do início e fim da mudança. Esses dados se contrapõem a idade estimada por Henderson (2002), porém dados de literatura sobre as mudanças

ocorrentes em *C. hortulanus* não foram encontrados e estão pendentes de investigação futura.

Todo o estudo realizado com animais preservados em coleção é passível de um viés inerente ao processo de fixação do material. Para a coloração, este viés pode ser bastante significativo, uma vez que alguns dos pigmentos presentes na íris e na pele dos exemplares são rapidamente perdidos ou gradualmente difundidos ao solvente até o total desbotamento do exemplar. Henderson (1997), por exemplo, notou que os indivíduos com laranja perdiam a cor muito rapidamente após sua fixação e, por essa razão, este autor acredita que essa cor pode estar sub-representada nas amostras examinadas em coleção. Devido às características químicas de cada pigmento, a velocidade de difusão é diferenciada. Carotenóides, por exemplo, são lipossolúveis e, portanto, bastante solúveis em solventes orgânicos (como o álcool 70%) (Morais, 2006). Isso pode explicar a perda rápida dos pigmentos vermelhos e laranjas desses exemplares. No caso de *Corallus hortulanus*, a perda de pigmentação, aparentemente, influenciou os resultados tanto com respeito a presença de alguns pigmentos na coloração de indivíduos adultos, quanto sobre as variações ontogenéticas, pois este fenômeno está associado principalmente às mudanças nos pigmentos vermelho, rosa ou laranja das bordas das manchas dorsais ou do ventre. Por exemplo, algumas formas adultas são avermelhadas/alaranjadas, com manchas beges (Figura 47), mas nenhum exemplar examinado conservado em coleções apresentou este padrão devido, provavelmente, à perda da pigmentação vermelha/laranja. Neste caso em particular, o resultado do desbotamento pode causar outro viés pois, nos indivíduos vivos, o fundo avermelhado pode ter tonalidade mais escura do que as manchas beges e, com o desbotamento, este fundo torna-se mais claro do que as manchas, o que resulta num padrão “negativado”.

Esses problemas com a perda de pigmentação foram parcialmente contornados graças à ajuda de dados de literatura e a consulta de fotografias tomadas a partir de exemplares vivos. De modo geral, o estudo da coloração depende de exemplares vivos e estes dados raramente são registrados antes da fixação. Muitos espécimes são fotografados antes desse processo, mas poucos são os registros fotográficos atrelados a um *voucher* depositado em uma coleção científica.



Figura 47 – *Corallus hortulanus* em vida, mostrando a variação laranja do padrão III. (exemplar sem procedência). Foto: Breno Handam.

Uma vez que esse problema é inerente à maioria das coleções científicas, aqui se sugere a adoção irrestrita da prática fotográfica detalhada e depósito das fotos em arquivos digitais nas coleções sob o mesmo número do exemplar, de modo a preservar o máximo de informações possíveis acerca do exemplar antes de sua fixação. Deste modo o problema supracitado seria facilmente sanado, caso essa prática fosse frequentemente adotada.

Outro viés acerca do padrão colorido foi apontado por Henderson (1997, 2002): uma vez que diversas formas ocorrem na mesma localidade, o autor afirma (por experiência própria, *sic*) que as formas de cor menos comuns são coletadas mais frequentemente do que as acinzentadas (mais comuns). Obviamente, este viés (se os resultados forem baseados apenas em exemplares de coleção) pode ter efeitos significativos sobre as distribuições de frequências de cada padrão dentro da amostra.

Uma das razões para essa distribuição sintópica dos padrões de colorido ao longo da grande área geográfica é a ocorrência de proles heterogêneas (com diferentes padrões de coloração). Em 2008, no Parque Nacional dos Campos Amazônicos, estado do Amazonas (Base Amazônica), foi coletada uma fêmea (no chão), junto com quatro filhotes recém-nascidos (P. Bernarde com. pess. 2012). Esta fêmea apresenta padrão de coloração do tipo II, três dos seus filhotes são esverdeados e têm o mesmo padrão da mãe e o quarto filhote é negro com manchas avermelhadas no dorso (grupo IV) (Figura 48) (veja também Bernarde & Machado, 2010).

Outro registro de proles com diferentes fenótipos está presente em Stafford & Henderson (1996). Neste trabalho, os autores mostram fotografias de alguns indivíduos e apontam que o exemplar da prancha 18 nasceu do indivíduo da prancha 17. Atualmente, contudo, os exemplares das pranchas 17 e 18 são reconhecidos como *Corallus ruschenbergerii* (Henderson, 1997).

Estas evidências indiretas sugerem, portanto, que os diferentes padrões de coloração representam policromatismo da espécie, pois um indivíduo com um padrão de coloração pode ter sua prole composta de outros padrões.

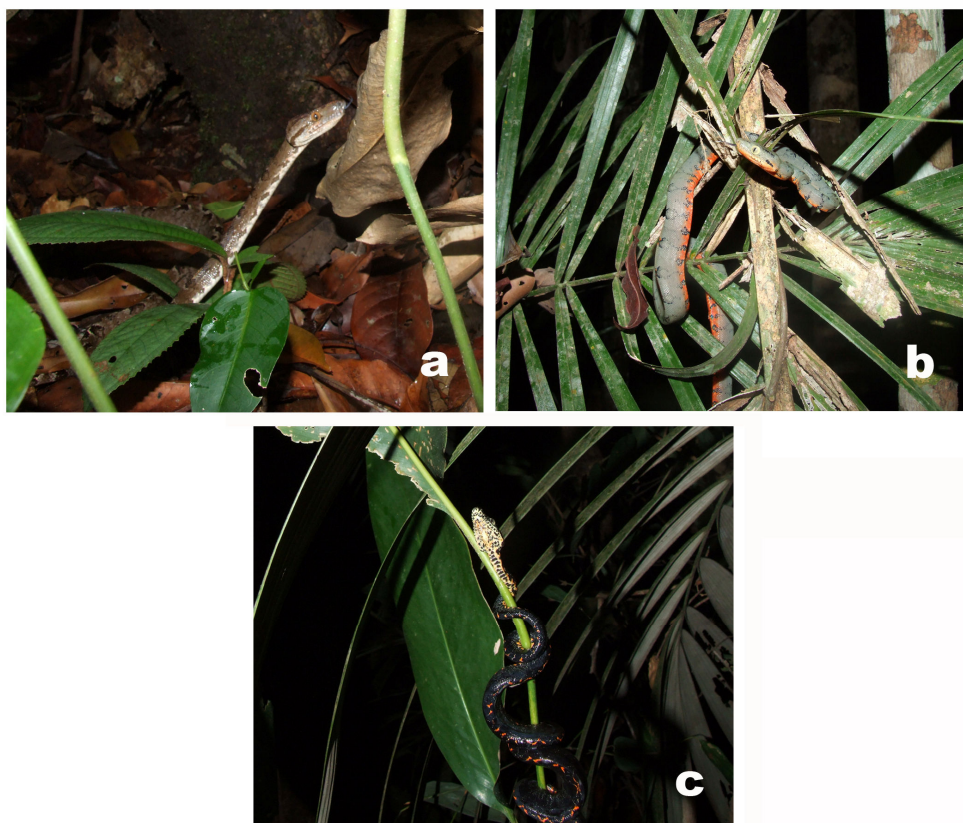


Figura 48 – Evidência de prole heterogênea em *Corallus hortulanus*. a) mãe (padrão de coloração II); b) juvenil 1 (padrão de coloração II); c) juvenil 2 (padrão de coloração IV) em Parque Nacional dos Campos Amazônicos, AM. Foto: Paulo Bernarde.

Não foram encontrados outros registros sobre esse tema e as bases genéticas da transmissão destes padrões à prole são pouco conhecidas na maior parte das espécies de serpentes. Apesar disso, os padrões de colorido de *Corallus hortulanus* parecem representar polimorfismos intra- e inter-populações. Esse fato poderia elucidar porque é possível coletar exemplares com padrões diferentes em uma mesma localidade, como apresentado por Stafford & Henderson (1996) em que os indivíduos das pranchas 27, 28, 29, 30 (respectivamente padrões III, III, IV e V) foram todos coletados na mesma trilha em Maracá, RR, Brasil (veja também Henderson, 1998).

As causas dos polimorfismos não são bem compreendidas (Shine & Harlow, 1998; Wilson *et al.*, 2007; Forsman *et al.*, 2008), pois diversos fatores podem estar envolvidos na produção e manutenção de diferentes fenótipos (Shine & Harlow, 1998). Mutações nos genes responsáveis pela coloração podem produzir diferentes morfos, que serão submetidos a diferentes pressões seletivas em um determinado habitat. Em uma espécie polimórfica, o sucesso depende de que esses morfos tenham plasticidade nas respostas a essas pressões e a ambientes distintos (Shine & Harlow, 1998; Henderson, 2002). Como *Corallus* é um gênero de hábito arbóreo, o isolamento de populações causado por barreiras naturais (*e.g.*, rios) ou artificiais (*e.g.*, descontinuidades florestais ligadas às atividades antrópicas) pode interromper o fluxo gênico e essa interrupção a longo prazo pode causar alterações de frequências nos padrões de colorido submetidos, eventualmente, a diferentes regimes de seleção. Por outro lado, a reunião posterior dessas populações pode promover variações adicionais de cor e padrões (Henderson, 1997; 2002).

O policromatismo está presente nas quatro espécies do complexo de *C. hortulanus*, sendo mais acentuado em *Corallus grenadensis* e *C. hortulanus* (Henderson, 2002). A soma das áreas de dispersão das quatro espécies do complexo é enorme, e ao longo de períodos geológicos pretéritos, muitas dessas áreas foram submetidas a processos de fragmentação e reunião posterior (veja adiante em considerações biogeográficas). Esses fatos sugerem que o policromatismo observado nas espécies do complexo de *C. hortulanus* poderia representar uma característica ancestral (anterior aos eventos que causaram a especiação dos táxons atualmente reconhecidos), retida nas populações e transmitidas ao longo das gerações (retenção de polimorfismo ancestral), o que configura um quadro de polimorfismo trans-espécies (Forsman *et al.*, 2008).

A distribuição das espécies é regida por um grande número de fatores ambientais ou históricos e fenótipos distintos tendem a ocupar nichos diferentes no ambiente. Essa coexistência de morfos diferentes aumenta, portanto, o potencial evolutivo da espécie, pois aumenta a resistência a eventos de mudança temporal (Forsman *et al.*, 1998).

Henderson (1997) hipotetiza que vários fatores podem ser responsáveis pela diversidade de coloração de *Corallus hortulanus* (1) grande abrangência geográfica, onde esta espécie ocorre em uma grande diversidade de habitats, (2) adultos são predadores de espreita que confiam na coloração críptica para se esconder de predadores e presas, (3) pouca mobilidade, sendo os indivíduos restritos a um tipo de ambiente e uma região climática. Dessa forma, indivíduos apresentando determinados fenótipos podem ter um incremento em sua aptidão (= *fitness*) sob determinadas condições ambientais locais.

Shine & Harlow (1998) acreditam que três fatores podem estar envolvidos na manutenção do polimorfismo: (1) seleção dependente de frequência, (2) variações espaciais e temporais na aptidão dos diferentes fenótipos ou (3) vantagem heterozigótica. Na seleção dependente de frequência, os morfos mais comuns são passíveis de detecção visual pelas presas ou predadores, sendo assim, uma condição polimórfica pode ser vantajosa porque dificulta a formação dessa memória visual do predador/presa. As variações espaciais estão relacionadas com o modo distinto que cada morfo pode explorar um determinado nicho ecológico, por exemplo se alimentando de itens diferentes. Já as variações temporais se referem às flutuações da frequência de cada fenótipo dentro de uma população, o que auxiliaria na condição da seleção dependente de frequência. Por fim, numa condição de vantagem heterozigótica, os indivíduos heterozigotos para um determinado caráter podem ter mais vantagens ecológicas do que os indivíduos que exibem uma condição homozigótica, em face de mudanças espaço temporais.

Shine & Harlow (1998) ressaltam que o policromatismo se desenvolveu de forma independente em diversas linhagens de serpentes, o que sugere vantagens adaptativas a essa condição. Neste mesmo trabalho, os autores descrevem o quadro de policromatismo de *Python brongersmai* sob uma ótica ecológica. Embora não tão diversa quanto *Corallus hortulanus* (pois possui apenas quatro morfos), *P. brongersmai* também pode conter ninhadas de diferentes cores que acabam por coexistir espaço e temporalmente. Graças ao expressivo número de exemplares utilizados no trabalho (> 2000), foi possível inferir detalhes sobre a ecologia da espécie. Os autores descobriram que os diferentes morfos apresentavam diferenças temporais (flutuações nas populações) e espaciais, bem como diferenças significativas sexuais, etárias, robustez e forma corporal nos adultos (CRC, CC e massa), acúmulo de gordura, número de parasitas, tipos de presas, frequências de alimentação e tamanho das ninhadas.

Como já mencionado previamente, a espécie mais bem estudada complexo *C. hortulanus* (do ponto de vista ecológico) é *Corallus grenadensis*. Contudo, sendo anteriores ao trabalho de Henderson (1997), a maioria dos trabalhos foram escritos para o nome “*C. enydris*”. Há uma tendência a tentar extrapolar os resultados de uma espécie para as outras do complexo, no entanto, sabe-se que existem diferenças ecológicas entre essas espécies no que tange a alimentação, uso do ambiente, entre outros aspectos relevantes de sua biologia e história natural (Henderson, 2002) e essa prática não deve ser estimulada. Partindo do pressuposto que fenótipos distintos podem estar mais associados a diferentes nichos ecológicos, muitos aspectos da biologia de *Corallus hortulanus* ainda permanecem obscuros (*e.g.*, detalhes da alimentação, reprodução, entre outros) e carecem, portanto, de estudos mais detalhados. Shine & Harlow (1998) ainda sugerem que os genes que controlam as cores dos morfos podem estar ligados a outros grupos de genes que codificam

para outros caracteres morfológicos, o que explicaria o polimorfismo presente em praticamente todo o conjunto de caracteres analisados (veja abaixo).

VARIABILIDADE CROMÁTICA DA ÍRIS

O padrão de coloração da íris em *Corallus hortulanus* é outro aspecto pouco estudado e raras são as referências que citam ou tratam a respeito desse tema (*e.g.*, Henderson, 2004; Argôlo, 2004; Whithworth & Beirne, 2011). Uma das causas dessa escassez de estudos pode estar relacionada com a perda de pigmentos em material preservado em coleções científicas, pois os pigmentos presentes nas íris são os primeiros a desbotar no processo de fixação em formalina 10% (obs. pess.).

O estudo mais completo sobre padrões de colorações de íris em *Corallus* é o estudo de Henderson (2004) sobre *C. grenadensis*. Neste trabalho, o autor examinou exemplares vivos da espécie e dividiu as colorações de íris em três categorias: amarelo, laranja/vermelho e cinza (cinza + castanho). A partir disso, conseguiu estabelecer uma correlação entre os padrões de coloração do corpo, língua e íris (todos polimórficos). Porém, a correlação mais significativa foi entre o padrão colorido do corpo e a cor da íris: os espécimes mais claros (amarelos) possuem íris amarela e mais de 90% das escuras (cinza e marrom) têm íris escuras e línguas pretas (Henderson, 2004). Além disso, o autor estabeleceu uma relação entre a altitude e os padrões coloridos na população de Granada, apontando que as serpentes mais claras são encontradas com maior frequência em

ambientes mais baixos da ilha (com maior incidência solar, maior temperatura e menor índice pluviométrico) e as mais escuras nos ambientes mais altos e mais florestados (com menor incidência solar, menor temperatura e maior índice pluviométrico).

Neste estudo, através da análise de fotografias de exemplares vivos de *Corallus hortulanus*, pôde-se observar a coloração da íris nas populações do Platô das Guianas, Base Amazônia e Mata Atlântica. Ao longo da ampla distribuição geográfica, foram encontradas cinco cores distintas para a íris desta espécie: amarelo, laranja, castanho, vermelho e verde; sendo amarela e laranja as cores mais comuns na amostra total. Essas cinco cores podem ser encontradas em todos os padrões coloridos do corpo estudados, exceção é feita apenas para o padrão amarelo (imaculado) no qual os exemplares apresentam apenas íris amarelas.

Embora o Platô das Guianas apresente baixa amostragem neste estudo, é possível que a coloração da íris dos indivíduos desta população seja semelhante à Base Amazônica, devido à proximidade geográfica, muito embora o isolamento dessas populações seja expressivo (*e.g.*, Rio Amazonas) (*q.v.*, Hoogmoed, 1979; Henderson *et al.*, 2009). No entanto, ainda será necessário um número maior de fotos de indivíduos vivos oriundos dessa região para se fazer inferências mais seguras acerca da maior frequências de coloração da íris nestas populações.

A Base Amazônica, por outro lado, contém indivíduos com todos os padrões de coloração de íris, embora as cores vermelha e verde ocorram com baixas frequências. Convém ressaltar que a coloração verde foi encontrada exclusivamente nesta população. Os exemplares amarelos (imaculados), com íris amarela (referidos acima) também são encontrados apenas nestas populações. Contudo, a íris amarela está presente nos outros padrões coloridos do corpo e, por isso, também pode ser encontrada na Mata Atlântica.

A coloração vermelha de íris (aqui separadas das laranjas, diferentemente de Henderson, 2004) aparece concentrada na Mata Atlântica, principalmente na região sudeste e parte do nordeste, com predominância de 50% da amostra avaliada. Esta coloração de íris ocorre desde o limite sul de distribuição da espécie (próximo a Iguape: extremo sul do litoral paulista) até a região sul da Bahia. Como os exemplares de *Corallus hortulanus* da região nordeste, como um todo, são pouco representadas nas coleções brasileiras (inclusive em relação aos registros fotográficos), não foi possível inferir um limite norte da concentração de exemplares com íris vermelhas. A única referência encontrada para a região é de Argôlo (2004), que cita o encontro de exemplares com íris vermelha “às vezes” (*sic*), no entanto não menciona o número de exemplares em que isso foi encontrado.

O sistema de coloração dos olhos é poligênico (Eiberg & Mohr, 1996) e pouco estudado nos animais em geral (Kardong, 2008). Nos seres humanos, a coloração do olho é determinada pela interação de, ao menos, três pares de genes, porém diversas nuances das colorações básicas (verde, azul e castanho) ainda carecem de explicações (Eiberg & Mohr, 1996).

De modo geral, nos vertebrados a coloração do olho se faz não só pela deposição de pigmentos no tecido da íris, mas também em interações complexas entre a quantidade de cada pigmento, a fisiologia e estrutura física e química do tecido da íris (Kardong, 2008).

Os pigmentos são de diversas naturezas: melanina (preto e marrom), purinas (branco, ou azul ou verde iridescente), pteridinas (amarelo) e carotenoides (vermelho, laranja e amarelo) (Kardong, 2008; Vitt & Caldwell, 2009). Levando em consideração apenas a coloração dos pigmentos, a cor amarela e vermelha, encontradas na íris de *Corallus hortulanus* são as únicas cores primárias, o restante são secundárias (laranja = amarelo + vermelho; verde = amarelo + azul) ou terciárias (castanho = laranja + preto). É

possível, portanto, que as cores laranja, verde e castanho sejam oriundas das misturas entre as cores primárias parentais, todavia os mecanismos genéticos e os fatores causais responsáveis pelo policromatismo da íris em *Corallus hortulanus* carecem de investigação.

Ainda que estes resultados possam expressar uma tendência de agregação da coloração vermelha e a diferença nas frequências populacionais dos estados observados seja informativa, o isolamento geográfico das populações de *Corallus hortulanus* não é corroborado pelas frequências da coloração da íris.

VARIAÇÕES NA MICRO-ORNAMENTAÇÃO DE ESCAMAS

Embora os trabalhos sobre micro-ornamentação de escamas de serpentes sejam menos frequentes em relação a outros conjuntos de caracteres (*e.g.*, folidose, medidas, coloração, hemipênis, entre outros), esta fonte de dados se mostra informativa para efetuar comparações e, até mesmo, reconstruções filogenéticas (Ramos, 2012). Uma das limitações inerentes desta fonte de dados é que as microestruturas não são passíveis de observação por meio de microscópio óptico comum, apenas através de microscopia eletrônica de transmissão ou varredura (Hoge & Souza-Santos, 1953).

Hoge & Souza-Santos (1953) compararam a microestrutura de cinco espécies de Boidae e sugeriram que os caracteres de micro-ornamentação poderiam ser utilizados como “ferramentas taxonômicas” adicionais para diferenciar táxons ao nível específico, apontando que *Eunectes notaeus* e *E. deschauenseei* (duas espécies morfologicamente

semelhantes com base em outros complexos morfológicos) poderiam ser facilmente diagnosticadas a partir de diferenças nos padrões de micro-ornamentação de escamas. Porém, não ilustraram essas comparações no corpo do trabalho. Esta hipótese não foi corroborada por Ramos (2012), pois embora os padrões de micro-ornamentação encontrados tenham sido diferentes entre os gêneros de Boidae por ela estudados, o mesmo não ocorreu para algumas espécies, como *Eunectes notaeus* e *E. murinus*, sendo impossível diagnosticá-las, *a priori*, a partir desta fonte de dados. Dessa forma, Ramos (2012) sugere que os padrões de micro-ornamentação sejam usados com cautela para a diferenciação de grupos em nível infragenérico. De qualquer modo, a autora conseguiu estabelecer padrões de micro-ornamentação para as espécies de Boidae, exceto para *Corallus hortulanus*, pois as variações individuais apresentadas pelos exemplares examinados não permitiram uma síntese dos inúmeros padrões observados. A autora, então, sugeriu que essas variações poderiam estar relacionadas a dois fatores: polimorfismos nos caracteres de microestrutura das escamas ou variações dentro de um complexo de espécies crípticas.

De fato, confrontando as micro-ornamentações da região medial das escamas dorsais do trabalho de Ramos (2012) com os resultados aqui obtidos, nota-se que as micro-ornamentações para *Corallus batesii* (estrias conectadas por linhas laterais), *C. caninus* (estrias anastomosadas), *C. cropanii* (estrias anastomosadas) e *C. ruschenbergerii* (poros poligonais) são todos encontrados em *Corallus hortulanus*. Isto corrobora o polimorfismo presente na espécie e reforça a hipótese de que diagnósticos em nível infragenérico podem ser difíceis de realizar a partir desta fonte de dados. Todavia, o trabalho de Ramos (2012) carece de espécimes de *Corallus grenadensis* e *C. cookii*, (o exemplar de *C. cookii* examinado no referido trabalho trata-se, na verdade, de outro *C. ruschenbergerii*), que

seriam fundamentais para se averiguar a existência de padrões dentro do complexo de *C. hortulanus*.

De um modo geral, as células epidérmicas de *Corallus hortulanus* são poligonais, planas e justapostas com, basicamente, dois tipos de micro-ornamentação: estriado (anastomosado ou conectado por linhas laterais) e pontuado (com poros poligonais ou arredondados). A região basal das escamas, tanto das ventrais quanto das dorsais, apresenta pouca variação, consistindo basicamente no padrão pontuado (na maioria das vezes, ornamentadas por poros do tipo arredondado). Price & Kelly (1989) e Ramos (2012) ressaltam que a porção basal das escamas é protegida pela escama adjacente e, por isso, sofre pouca influência do meio. Ramos (2012) ainda sugere que a superfície basal das escamas é bastante conservada nos Boinae e poderia ser usada como caráter diagnóstico da subfamília.

A superfície das escamas ventrais são menos variáveis do que das dorsais. Ramos (2012) também sugere que a baixa variabilidade desta região pode estar relacionada à funcionalidade e ecologia do grupo de serpente, pois as regiões apical e medial das escamas ventrais estão em contato direto com o meio ambiente durante a locomoção. Isso pode ser evidenciado, inclusive, pelo desgaste presente nessas escamas e suas microestruturas.

A funcionalidade das microestruturas das escamas de serpente ainda é um campo a ser pesquisado com maior detalhamento (Ebert *et al.*, 2006) e com base em hipóteses de relacionamento atuais. Price (1982) estudou a micro-ornamentação de escamas em 40 espécies de serpentes, encontrando grande variedade nos padrões de micro-ornamentação. O objetivo deste trabalho era correlacionar as micro-ornamentações com habitat explorado pela serpente. No entanto, o autor encontrou grande diversidade nesses padrões e não

houve correlação entre esses fatores, pois não ocorreu predomínio de um determinado padrão para um habitat específico e, além disso, padrões semelhantes foram encontrados em espécies distantes. Porém, Price (1982) sugere que alguns caracteres poderiam refletir relacionamentos filogenéticos, fato que veio a ser confirmado, nos Boidae, por Ramos (2012).

Berthè *et al.*, (2009) apontam que as diversas partes do corpo de uma serpente apresentam funções distintas. Diferentemente do esperado, esses autores encontraram grandes coeficientes de fricção nas escamas dorsais, sugerindo que essa propriedade poderia ser importante para reduzir o reflexo e auxiliar na remoção de resíduos das escamas. Diferentemente do que ocorre nas escamas ventrais (com propriedades friccionais menores do que as dorsais), que se relacionam à locomoção.

Embora as superfícies das regiões apical e medial das escamas dorsais sejam mais variáveis e também desprotegidas das escamas adjacentes, elas não estão o tempo inteiro em contato com superfícies abrasivas (como as escamas ventrais) (Berthè *et al.*, 2009). Essas superfícies podem sofrer ações mais diretas de outras naturezas, como o sol durante a termorregulação. De qualquer modo, a superfície do animal como um todo vai sofrendo desgastes ao longo do tempo, entre uma muda e outra, que acaba por gerar o acúmulo de resíduos e danificações no *Oberhäutchen* e suas microestruturas. Esse parece ser o caso das estrias placóides (encontradas apenas no dorso), pois embora se assemelhem a uma placa de estrias com pequenos espaços entre elas, elas sempre apresentam bastantes partículas depositadas sobre e nos espaços entre as estrias, impedindo a visualização de maiores detalhes da microestrutura. Aparentemente, se tratam de escamas velhas, já em processo de muda (L. Ramos, com. pessoal, 2013). Este problema seria resolvido se este indivíduo fosse submetido ao mesmo tipo de análise das escamas antes e depois do período de muda.

Quanto às diversas micro-ornamentações encontradas nas escamas dorsais, Hoge & Souza-Santos (1953) afirmaram que as escamas de Boidae apresentavam padrões uniformes de micro-ornamentação ao longo de sua superfície, fato que foi contestado por Price & Kelly (1989) e Ramos (2012). Estes autores afirmam que a superfície das escamas não é uniforme ao longo de seu comprimento e ressaltam a existência de zonas de transição microdermatográficas (ZTM), onde dois padrões podem ocorrer. Essas zonas de transição correspondem ao padrão “misto” descrito aqui, nos quais mais de um tipo de microestrutura foi encontrado para determinada amostra. Aparentemente, ZTMs podem ocorrer em outras escamas do corpo, como as supralabiais, que apresentam poros de diferentes tamanhos, de acordo com a localização em que se encontram (Ebert *et al.*, 2006).

Ramos (2012), inclusive, demonstra que é possível se identificar a região (basal, medial ou apical) através dos diferentes padrões de micro-ornamentação dessas regiões, mas recomenda fazer a amostragem de micro-ornamentação nos extremos basal e apical de modo a evitar as ZTMs. Nosso estudo, todavia, mostra que ZTMs podem ocorrer nas regiões mediais das escamas de *Corallus hortulanus*, causando padrões mistos de micro-ornamentações na mesma escama.

Price & Kelly (1989) também apontam a ocorrência de variações ontogenéticas na micro-ornamentação de escamas. Em *Pseudaspis cana*, por exemplo, os autores revelam que a escama do juvenil é completamente micro-ornamentada por estruturas similares à porção basal das escamas dos adultos, que seriam substituídos pelo padrão adulto à medida que as mudas ocorrem. O único exemplar juvenil examinado neste estudo foi MZUSP 6110 (oriundo do departamento de Meta na Colômbia). Este foi o único exemplar que apresentou uniformidade ao longo da escama, com o padrão de poros poligonais

(faveolados). Embora o padrão predominante na região das escamas de *Corallus hortulanus* seja de poros arredondados, este resultado pode refletir duas hipóteses distintas: (1) também ser uma evidência de variação ontogenética na micro-ornamentação da escama ou (2) simplesmente ser mais uma forma de polimorfismo presente na população de origem do exemplar. De qualquer modo, é necessário examinar mais exemplares da mesma localidade para resolver esta questão.

Os exemplares examinados por Ebert *et al.* (2006) também são juvenis, portanto não se pode saber se o padrão pontuado encontrado nas supralabiais está presente devido à morfologia da região termorreceptora ou é devido à idade do espécime.

Embora exista certa estruturação na ornamentação das escamas dorsais de indivíduos de populações da Mata Atlântica, os resultados encontrados aqui corroboram a hipótese de Ramos (2012) de que se trata de polimorfismos dos caracteres de micro-ornamentação, pois nenhum dos padrões de micro-ornamentação de escamas observados para *Corallus hortulanus* foi exclusivo de uma população, não sendo possível se inferir limites para a variabilidade observada neste complexo morfológico.

VARIAÇÕES NOS HEMIPÊNIS

Os hemipênis são estruturas membranosas ocas, que permanecem invertidos dentro da cauda do macho, sendo presos em suas extremidades apicais pelos *musculus retractor hemipenis magnus* e se abrem para a superfície através de aberturas laterais na cloaca (Dowling & Savage, 1960; Peters, 1964; Pesantes, 1994). Constituem órgãos pares (direito e esquerdo) e intromitentes, que são preenchidos por sangue no momento da eversão,

porém são usados um de cada vez (Shine *et al.*, 2000; Vitt & Caldwell, 2009). A eversão do hemipênis pode ocorrer basicamente em dois casos: por ocasião de acasalamento ou como estrutura adicional de defesa em algumas espécies (descrito para serpentes), que o exibem para confundir o predador visualmente orientado (*c.f.*, Wüster & Cox, 1992).

Juntamente com o formato peculiar, quando evertidos, os hemipênis exibem em suas paredes externas uma série de ornamentações (micro- e macroscópicas), sendo muitas delas consideradas espécie-específicas (Dowling & Savage, 1960; Zaher, 1999). O formato do hemipênis é compatível com desenho anatômico da cloaca da fêmea, permitindo o encaixe de estruturas e, desta forma, funcionando como um mecanismo de isolamento mecânico pré-zigótico entre espécies (Arnold, 1986; Keogh, 1999; Prudente & Passos, 2010; Nunes *et al.*, 2012).

Como o órgão permanece invertido dentro da cauda, se crê que o hemipênis sofra pouca influência de pressões seletivas externas e, portanto, menos variação de natureza adaptativa (Dowling, 2002). Desta forma este órgão é tido por alguns autores como uma fonte “mais confiável” de caracteres (em contraposição a outras fontes de dados, *e.g.* folidose) e, por isso, é amplamente usado em estudos de taxonomia alfa e filogenia em Squamata (Arnold, 1986; Dowling & Savage, 1960; Zaher & Prudente, 1999).

Os estudos sobre hemipênis são baseados tanto na forma quanto nas ornamentações presentes nas paredes externas do órgão, pois além de serem variáveis de forma interespecífica nos grupos de Squamata, suas características são também consideradas estáveis para espécies ou grupos de espécies (Dowling & Savage, 1960; Zaher, 1999). Em serpentes, diversos parâmetros e estruturas representam fontes de diferenças entre os hemipênis como: o tamanho, a forma, a condição do sulco espermático, a natureza e tipo de ornamentação e o tipo de ápice (Dowling & Savage, 1960; Zaher, 1999). Prudente &

Passos (2010) sintetizaram algumas das fontes de variações comumente encontradas nos hemipênis de serpentes e sugerem que alguns fenômenos causais (ontogenéticas, individuais, intraespecíficas e interespecíficas) para a variabilidade de formas .

As variações no hemipênis, no entanto, devem ser avaliadas com cautela (Martins, 2012), pois algumas podem ser de natureza artificial (artefatos de preparação) e podem mascarar estruturas, causando interpretações equivocadas durante as análises dos caracteres hemipenianos. Artefatos de preparação podem ser basicamente de dois tipos: devido à má preparação do órgão em si e os artefatos de preparação causados pelo processo de fixação dos hemipênis (*c.f.*, Martins, 2012).

Um exemplo simples de má preparação são as perfurações nas paredes dos hemipênis oriundas dos próprios métodos de preparação. A presença dessas perfurações pode impedir que os hemipênis sejam maximamente expandidos e, deste modo, impedir a visualização do “formato natural” de cada órgão (Pesantes, 1994; Martins, 2012). Outro problema inerente ao processo de preparação é a remoção insuficiente dos músculos retratores do hemipênis. Como os músculos retratores do hemipênis estão intimamente associados ao tecido membranoso do órgão, sua remoção completa pode causar rupturas na porção apical e, conseqüentemente, danificar o material por não permitir que ele seja preenchido e expandido adequadamente. Todavia, a manutenção de fragmentos grandes destes músculos pode impedir que os lobos hemipenianos sejam evertidos adequadamente, pois acabam por reter uma porção do hemipênis invertida e, desta maneira, podem causar má interpretações quanto ao formato do órgão e características dos lobos (Dowling, 2002; Martins, 2012). Este assunto foi tema de ampla discussão entre pesquisadores na década de 2000 e as referências acerca deste tema são abundantes (Dowling, 2002; Myers & Cadle, 2003; Zaher & Prudente, 2003; Dowling, 2004; Prudente & Passos, 2010).

O outro tipo de variação artificial é tratado em Martins (2012). Neste trabalho, a autora alerta que métodos de preparação podem alterar a condição natural dos hemipênis, devido à rigidez apresentada pelo tecido após o processo de fixação com formalina, pois isso acarreta uma redução dos espaços internos dos órgãos, o que seria evidenciado no momento do preenchimento. Segundo Martins (*opus cit.*), três formatos podem ser identificados, de acordo com o grau de exposição do corpo hemipeniano ao formol durante a fixação do exemplar. O primeiro tipo seria quando os exemplares possuem os hemipênis totalmente invertidos, em que a exposição ao líquido de fixação é reduzida, neste caso a preparação dos órgãos resultaria em hemipênis subcilíndricos, com lobos visíveis e uma leve constrição medial devido à fenda capitular. O segundo tipo seria evidente em hemipênis semi-evertidos, que permaneceram apenas com parte do órgão em contato direto com a formalina. Neste caso, o hemipênis apresentaria uma constrição mediana entre as regiões que permaneceram *ex* e *in situ*. Por fim, a autora descreve o terceiro tipo no qual os hemipênis estariam totalmente evertidos e, portanto, em total contato com o líquido fixador. Neste caso, eles se apresentariam mais robustos e com lobos pouco diferenciados. Ainda que o principal viés que a fixação possa causar seja relacionado ao formato do hemipênis, Prudente & Passos (2010) alertam que cálices e franjas também podem ser afetados pela exposição prolongada ao formol durante a fixação.

Embora a preparação de hemipênis totalmente invertidos seja trabalhosa, aqui se priorizou o seu uso, pois são mais fáceis de serem encontrados em exemplares fixados, uma vez que grande parte dos exemplares são depositados sem que os hemipênis sejam evertidos e/ou preparados. Dessa forma, objetivou-se a padronização dos resultados e exemplares com hemipênis parcial ou totalmente evertidos foram utilizados apenas quando únicos para determinada localidade. Em todos os casos, as observações de Martins (2012)

foram confirmadas, sugerindo as mesmas influências nos resultados da morfologia dos hemipênis de *Corallus hortulanus*, de acordo com condição inicial dos órgãos (Figura 49).

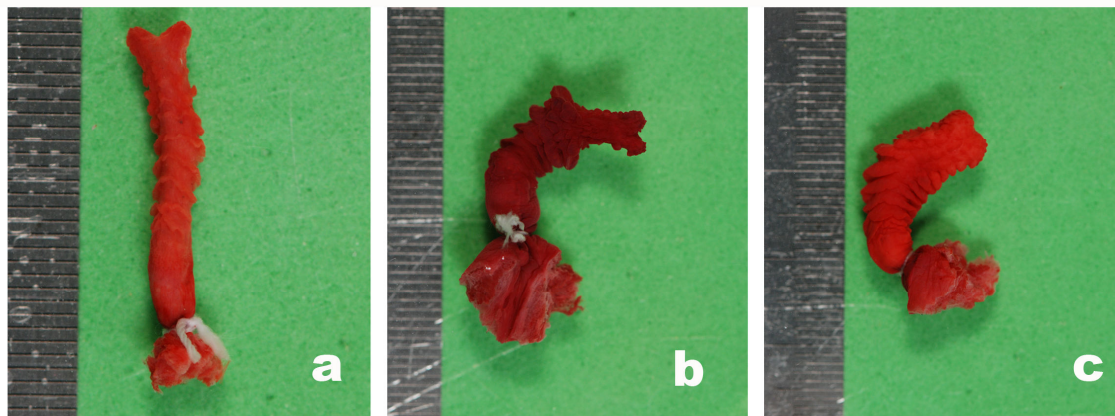


Figura 49 – Artefatos de preparação dos hemipênis de *Corallus hortulanus* causados pela condição dos órgãos quando da preservação dos exemplares (*sensu* Martins, 2012): a) hemipênis totalmente invertido (MPEG 17393, Presidente Figueiredo, AM); b) hemipênis semi-evertido (MPEG 24720, Estreito, MA); c) hemipênis completamente invertido (CZGB 355, Ilhéus, BA).

Branch (1981) aparentemente se baseou em hemipênis completamente evertidos (*sensu* Martins, 2012) para as descrições. Segundo (Branch, 1981), todos os Boinae (*sensu* Underwood, 1967) possuem hemipênis similares: bilobados, com base nua, sulco espermático bifurcado com ramos centrífugos, corpo ornamentado apenas por 4–9 franjas anastomosadas e ápice papilado em diversos graus (papilas densamente agrupadas ou esparsas). Estes resultados foram corroborados por McDowel (1987).

Branch (1981) reporta que, à época, havia poucos dados sobre os hemipênis das espécies do gênero *Corallus* e, neste trabalho, descreve o hemipênis de duas espécies (e duas subespécies): *Corallus caninus*, *C. e. enydris* e *C. e. cookii*. Contudo, devido às

recentes mudanças taxonômicas ocorridas no grupo (e.g., McDiarmid *et al.*, 1996; Henderson, 1997; Henderson *et al.*, 2001 e Henderson *et al.*, 2009) a identidade desses hemipênis são relativamente dúbias. Cruzando os dados do trabalho de Branch (1981), com os dados do trabalho de Henderson (1997), Henderson *et al.* (2009) e do presente estudo, pôde-se confirmar a identidade taxonômica de duas espécies cujos hemipênis foram descritos por Branch (1981): *C. e. enydris* (KU 167563, Bolívar, Venezuela), trata-se de um exemplar de *C. hortulanus* que foi avaliado por Henderson (1997) e também incluído nas análises do presente trabalho (apêndice I); *C. e. cookii* (KU 107636, Rio Ucuganti, Darien, Panamá) trata-se de um *C. ruschenbergerii* (examinado por Henderson, 1997:221); *C. caninus* (BM IV.7.1B, Brasil) não pôde ter sua identidade confirmada, pois este táxon foi dividido em duas espécies por Henderson *et al.* (2009): *C. caninus* e *C. batesii* e o exemplar cujo hemipênis foi descrito por Branch (1981) não foi examinado por Henderson *et al.* (2009). Este fato aliado à imprecisão da localidade designada “Brasil” não permitiu fazer inferências sobre a identidade do espécime, pois tanto *C. caninus*, quando *C. batesii* ocorrem no Brasil. Das espécies restantes, o hemipênis de *Corallus cropanii* não apresenta uma descrição detalhada (*c.f.*, Hoge, 1953; Branch, 1981, McDowel, 1987) e não foram encontradas descrições dos hemipênis de *C. annulatus*, *C. blombergi*, *C. cookii* e *C. grenadensis*.

Todos os exemplares de *Corallus hortulanus* avaliados neste estudo apresentam franjas e papilas como ornamentação, concordando com Branch (1981). A variabilidade nos hemipênis, porém, foi encontrada para o tamanho do órgão, formato, simetria dos lobos, quantidade de papilas no ápice, número de franjas, número de franjas contínuas na face assulcada e número de franjas ligadas ao sulco espermático na face sulcada.

As diferenças de simetria dos lobos e comprimento nos hemipênis podem ser consideradas variações individuais (Shine *et al.*, 2000; Prudente & Passos, 2010), os outros caracteres, contudo, variam mais raramente de forma intraespecífica (Zaher, 1999; Zaher & Prudente, 1999; Prudente & Passos, 2010).

O número de franjas em *Corallus hortulanus* varia de 4 a 6. Todavia, apenas um exemplar apresentou 4 franjas como ornamentação (CHUNB 42343, Pacajá, PA). O restante apresentam 5 ou 6 franjas no corpo do hemipênis, estando essa variação presente nas três populações.

Mesmo que variáveis, Branch (1981) não cita com clareza o número de franjas contínuas na face assulcada, nem o número de franjas que se ligam à margem do sulco espermático na face sulcada, muitas vezes se limitando a dizer que “as franjas mais basais” possuem essa configuração. Aqui, porém, nota-se que existe uma grande variação nestes caracteres, pois em *Corallus hortulanus*, as franjas contínuas na face assulcada podem variar entre a primeira e quinta e as franjas que se ligam ao sulco espermático na face sulcada variam da primeira à quarta. Estes dados também apresentam-se polimórficos nas três populações definidas.

A distribuição de papilas no hemipênis de *Corallus hortulanus* também é variável, podendo ser densamente agrupadas ou muito escassas e distantes uma das outras. Esse padrão também remete ao polimorfismo, pois foi encontrado em todas as populações avaliadas.

Finalmente, o formato dos hemipênis de *Corallus hortulanus* também apresentou variações, com a presença de dois tipos: unilobado e bilobado. Da mesma forma que os

outros caracteres hemipenianos, estes dois formatos foram encontrados nas três populações avaliadas, sem que houvesse indicação de qualquer estruturação geográfica.

Baseando-se no estudo de Pyron *et al.*, (2013a) *Sanzinia madagascariensis* representaria o táxon mais basal de Boidae e, dentro de Boinae, o grupo mais basal seria a linhagem de *Boa constrictor*. Em ambos os casos, o hemipênis (*sensu* Branch, 1981) apresentariam franjas e papilas em diversos graus e o formato do hemipênis é bilobado. Este, possivelmente, representaria o estado ancestral dos hemipênis para os Boinae (Branch, 1981) e está presente nos outros gêneros: *Epicrates* spp., *Chilabotrus* spp., *Eunectes* spp. e nas outras espécies de *Corallus*. Aqui, interpreta-se o formato unilobado dos hemipênis presentes em alguns exemplares de *Corallus hortulanus* como característica derivadas que ainda não estão fixadas na espécie. Esta hipótese, todavia, deve ser submetida a uma análise filogenética para ser adequadamente corroborada.

A variação intraespecífica no formato do hemipênis é um evento raro em serpentes (Inger & Marx, 1962; Keiser, 1974; Zaher & Prudente, 1999; Prudente & Passos, 2010) e, até então, não era descrito para nenhum táxon de Boidae (Branch, 1981; Passos & Fernandes, 2009). Variações, como na lobação e na condição do sulco espermático só são conhecidas para *Calamaria lumbricoidea* (*q.v.*, Inger & Marx, 1962; Prudente & Passos, 2010). Prudente & Passos (2010) defendem que a variação apresentada por *C. lumbricoidea* parece ser exclusiva da espécie (Inger & Marx, 1962).

Os resultados aqui obtidos não se configuram como artefatos de preparação, pois os hemipênis comparados se encontravam totalmente invertidos, foram preparados com a devida remoção dos músculos retratores e foram maximamente expandidos pelo mesmo método, além disso, os mesmos padrões se repetiram dentro da amostra examinada.

Convém ressaltar que os hemipênis apresentados por Branch (1981) parecem ter sido preparados a partir de exemplares totalmente evertidos ou frescos, pois o formato do hemipênis remete ao tipo III do trabalho de Martins (2012) e também foi obtido neste trabalho em condições semelhantes (totalmente evertidos) (Figura 49c).

Mais uma vez, estes resultados sugerem polimorfismo, pois estas características não estão geograficamente fixadas, uma vez que as diferentes formas podem ser encontradas em localidades próximas. Para *Corallus hortulanus*, como comentado previamente, sabe-se que indivíduos de uma mesma localidade podem exibir padrões de coloração e valores médios de escamas segmentares diferentes e, por vezes, estes mesmos padrões podem ser encontrados em pontos muito distantes dentro dos limites geográficos da espécie. Henderson (1998) comenta que exemplares de *Corallus hortulanus* podem ser coletados lado a lado e exibir diferenças marcantes no padrão de coloração. Aqui, sugere-se que o mesmo se aplica aos outros conjuntos de caracteres aqui avaliados (coloração da íris, micro-ornamentação de escamas e hemipênis).

CONSIDERAÇÕES DISTRIBUCIONAIS E BIOGEOGRÁFICAS

A distribuição dos membros da família Boidae atuais é praticamente global, pois eles são encontrados nas Américas (Boinae, Calabariinae, Ungaliophiinae), África (Erycinae, Sanziniinae), Ásia (Erycinae) e ilhas do pacífico e Oceania (Candoiinae) (McDowell, 1987; Kluge, 1993; McDiarmid *et al.*, 1999; Vitt & Caldwell, 2009). Este padrão de distribuição se deve a diversos eventos vicariantes e dispersões no Cretáceo e Paleoceno e está relacionada à fragmentação de Gondwana (Noonan & Chippindale,

2006). No caso dos Boinae, a presença no novo mundo é bastante antiga (Kluge, 1993; Henderson *et al.*, 1995; Noonan & Chippindale, 2006).

Duas espécies se destacam por apresentar as maiores distribuições no continente sul americano: *Boa constrictor* e *Corallus hortulanus* (Henderson *et al.*, 1995). Convém ressaltar que *Epicrates cenchria* fora incluída na lista de grandes distribuições por Henderson *et al.*, (1995), porém após a revisão de Passos & Fernandes (2009), algumas das subespécies foram elevadas ao nível específico e a nova configuração do gênero não suporta mais essa hipótese, talvez exceto por *Epicrates cenchria*.

Uma vez reconhecida como uma única unidade evolutiva, *Corallus hortulanus* apresenta uma área de distribuição bastante ampla na América do Sul, pois engloba nove países (Brasil, Bolívia, Colômbia, Equador, Guiana, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela), com cerca de 5 milhões de km² (Henderson, 2002). No entanto, a maior parte da área de dispersão da espécie está situada dentro do território brasileiro, ocorrendo no norte, nordeste, centro-oeste e sudeste em 22 unidades federais, das 27 nas quais o Brasil é dividido.

Frente a esse fato, *Corallus hortulanus*, por vezes, é citada como tendo uma das maiores distribuições entre as espécies monotípicas de serpentes neotropicais (Henderson *et al.*, 1995, 2013; Puerto & Henderson, 1994; Henderson & Hedges, 1995; Henderson, 1997, 2002). Tendo, inclusive, áreas de simpatria com diversas outras espécies de Boidae (Henderson *et al.*, 1995), porém, no que diz respeito ao gênero *Corallus*, *C. hortulanus* tem distribuição simpátrica e sintópica com *C. caninus* e *C. batesii*; simpátrica com *C. cropanii* e marginalmente simpátrica ou parapátrica com *C. ruschenbergerii* (Henderson, 1997, 2002). Esta área de simpatria *Corallus hortulanus* e *C. ruschenbergerii* está localizada ao

sul do Rio Orinoco (Venezuela) e a leste da cordilheira dos Andes, na província de meta (Colômbia) (Roze, 1966, Henderson, 1997, 2002; Gorzula & Señaris, 1998).

A ampla área de dispersão está completamente situada dentro dos trópicos (latitudes máxima e mínima respectivamente: 7°39'60"N / 24°42'35"S) e graças às suas dimensões continentais, abrange quatro biomas: a Amazônia, o Cerrado, a Caatinga e a Mata Atlântica. A vegetação é bastante heterogênea ao longo da distribuição, porém a maior parte é constituída de florestas tropicais equatoriais amazônicas ou mata atlântica, porém vegetações de outros tipos como arbustos decíduos do tipo montana, cerrado, florestas secas de área baixa ou florestas de espinhos, áreas abertas ou campos com espécies arbóreas lenhosas e regiões próximas à caatinga também contam com a ocorrência da espécie (Henderson *et al.*, 1995; Henderson, 1997, 2002). Obviamente, o regime de chuvas também é heterogêneo ao longo área de dispersão da espécie, com precipitações ao redor de 1500–4000 mm por ano (Puorto & Henderson, 1994; Henderson *et al.*, 1995; Stafford & Henderson, 1996; Henderson, 1993d, 1997; 2002).

Para *Corallus hortulanus*, esses biomas estão inseridos dentro de três grandes províncias biogeográficas, que são separadas por acidentes topográficos ou rios: Platô das Guianas, base Amazônica e Mata Atlântica. O Platô das Guianas é fisicamente separado da base Amazônia pelo curso dos Rios Amazonas e Negro (Hoogmoed, 1979; Henderson *et al.*, 2009). Já a base Amazônia se separa da Mata Atlântica pela presença de uma área seca, de domínio do Cerrado e a Caatinga (Ab'Saber, 1977).

De modo geral, as condições climáticas da Base Amazônica e do Platô das Guianas são bastante similares (Hoogmoed, 1979; Ab'Saber, 1977) e a dispersão da espécie está restrita às localidades mais baixas nestas regiões: a leste da cordilheira dos Andes por praticamente toda a região de florestas baixas da planície Amazônica (Nicéforo-Maria,

1942; Roze, 1966; Dixon & Soini, 1977; Lancini, 1986; Pérez-Santos & Moreno, 1988; Cunha & Nascimento, 1993; Henderson, 1997, 2002; Gorzula & Señaris, 1998; Bernarde *et al.*, 2011; Whithworth & Beirne, 2011) e, no platô das Guianas, na porção litorânea do nordeste da Guiana, Guiana Francesa e Suriname (áreas com menos de 1000m de altitude) (Hoogmoed, 1979; Gasc & Rodrigues, 1980; Chippaux, 1986).

Ao que parece, as incursões de *Corallus hortulanus* no Cerrado foram possíveis graças à presença das matas de galeria (Henderson *et al.*, 1995) nos cursos dos rios que são interligados ao Rio Amazonas e seus tributários. Já na região da Caatinga, devido ao clima semiárido seco e quente (Vanzolini *et al.*, 1980), a população de *Corallus hortulanus* se situa marginalmente nesse bioma, na porção litorânea da Mata Atlântica, nos ecótonos entre Caatinga e Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica ou remanescentes de nos brejos de altitude, com altitudes superiores a 500 m (Puerto & Henderson, 1994), onde o clima é mais ameno e o regime de chuvas é distinto (Vanzolini *et al.*, 1980).

Essas regiões são enclaves de Mata Atlântica dentro do bioma da Caatinga (Passos *et al.*, 2007; Puerto & Henderson, 1994), por vezes consideradas como refúgios da fauna e flora (incluindo diversas espécies endêmicas), que estão separadas dos outros biomas pelo clima menos favorável da Caatinga (Passos *et al.*, 2007).

Curiosamente, a ocorrência de *Corallus hortulanus* na Mata Atlântica foi ignorada por muitos autores no passado, incluindo Amaral (1937 e 1977) e Peters & Orejas-Miranda (1970), embora tivesse sido citada em Ihering (1911) e também em Roze (1966), embora seja uma espécie relativamente comum. Na Mata Atlântica, as populações de *Corallus hortulanus* são separadas pela serra do mar em boa parte do território. Existe uma população bastante representativa nas áreas litorâneas mais baixas e outra, mais dispersa, em locais mais a oeste, em regiões de altitudes moderadas. Além disso, a espécie está

presente na Ilha Grande, no litoral do Rio de Janeiro. O limite sul da área de distribuição, o município de Iguape (SP), no extremo sul do litoral Paulista, está situado poucos graus abaixo do trópico de capricórnio, que é conhecido como limite sul de distribuição para diversas espécies de répteis, por exemplo as serpentes dos gêneros: *Tropidophis*, *Drymarchon*, *Drymoluber*, *Oxybelis*, *Pseustes*, *Simophis* e *Lachesis* (Bérnils *et al.*, 2008).

Os registros de ocorrência de *Corallus hortulanus* para o Paraná e Santa Catarina, publicados, respectivamente, em Puerto & Henderson (1994) e Henderson (1997) são colocados em dúvida, pois diversas evidências reforçam a incerteza da origem desses exemplares. Os registros para o estado do Paraná (USNM 76386–87) carecem de localidade específica, por isso podem se tratar de coletas realizadas nas regiões de São Paulo próximas ao estado do Paraná, como Iguape (SP). Já o registro de Santa Catarina (IBSP 55346), embora bem documentado (Puerto & Henderson, 1994) é um exemplar do tipo I (amarelo) e embora Henderson (2002) tenha dito que os exemplares amarelos ocorrem na Mata Atlântica, durante o presente estudo não foi observado nenhum exemplar desta categoria para a região nas coleções científicas examinadas ou nos registros fotográficos obtidos.

Os municípios de Marcílio Dias (SC) e Iguape (SP) são distantes cerca de 300 km lineares um do outro e não há registros para *Corallus hortulanus* nas regiões entre esses dois pontos, além disso, nenhum outro registro foi realizado para os estados do sul do Brasil considerando todas as coleções consultadas e a literatura. Outro fator preponderante é o tipo de clima local e a cobertura vegetal da região. A região sul do Brasil possui clima do tipo subtropical, com temperaturas médias mais baixas do que o restante do país, sendo os invernos mais rigorosos e frequentemente com temperaturas abaixo de 0°C (Ab'Saber, 1977; Bérnils *et al.*, 2008; Bérnils, 2009).

Através de dados oriundos de exemplares mantidos em cativeiro, Stafford & Henderson (1996) ressaltam que *Corallus hortulanus* é bastante intolerante a temperaturas inferiores a 22°C. Este fato, associado ao rareamento da população até o eventual desaparecimento da espécie ao sul do trópico de capricórnio, sugere que a temperatura também pode ser um fator limitante a distribuição da espécie. Ademais, a cobertura vegetal da área em que o exemplar foi encontrado é do tipo floresta de Araucária (Bérnils *et al.*, 2008; Bérnils, 2009), sabidamente com menor diversidade de presas e microhabitats do que a Mata Atlântica e a Amazônia (Bérnils *et al.*, 2008; Bérnils, 2009).

Uma hipótese que pode explicar a ocorrência deste exemplar na região é o transporte de animais por meio do comércio de frutas, verduras e legumes (obs. pess.) ou pelo comércio ilegal de animais de companhia, uma vez que a espécie (ainda que agressiva) é utilizada para essa finalidade (Henderson, 2002, 2005; Henderson & Powel, 2007). Contudo, essa informação só seria resolvida através de comparações do DNA do exemplar com as diversas populações da espécie ao longo da área de distribuição.

De modo geral, as regiões mais baixas da Mata Atlântica são coincidentes com as grandes metrópoles do país e, portanto, são também as áreas mais populosas (Morellato & Haddad, 2000). Ao longo dos 500 anos de descobrimento, a Mata Atlântica vem sofrendo um expressivo processo de remoção da cobertura vegetal original tanto para a exploração comercial dos recursos florestais, quanto para a substituição dessa cobertura vegetal por monoculturas (*e.g.*, café, cacau, banana e cana de açúcar) (Coimbra-Filho & Câmara, 1996; Morellato & Haddad, 2000; Tabarelli *et al.*, 2005). No nordeste brasileiro, a porção da mata atlântica não era muito extensa e a remoção da cobertura vegetal, com substituição por monoculturas foi muito intensa no passado, culminando com a extinção de porções inteiras da Mata Atlântica e, junto com ela, da fauna local (Coimbra-Filho & Câmara,

1996; Argôlo, 2004; Tabarelli *et al.*, 2005). Os poucos remanescentes de floresta são constituídos por pequenos fragmentos de mata distantes um do outro e bastante alterados (Gascon *et al.*, 2000; Tabarelli *et al.*, 2005).

Corallus grenadensis é uma espécie que consegue obter vantagem das alterações ambientais (Henderson, 1995, 2002). Há relatos do aumento da densidade populacional com a remoção da cobertura vegetal, substituição desta por monoculturas e introdução de presas de espécies exóticas (Henderson *et al.*, 1995; Henderson, 2002). No entanto, não se sabe se o mesmo se aplica à *Corallus hortulanus* e às outras espécies deste complexo. De qualquer modo, todas são conhecidas por suportar certo grau de alteração ambiental, podendo ser encontradas tanto em florestas primárias, quanto secundárias (Dixon & Soini, 1977; Henderson, 1997, 2002; Whithworth & Beirne, 2011) e até mesmo florestas mistas, como a plantação de cacau do tipo cabruca (Argôlo, 2004). Embora restritas ao ambiente arbóreo, ao que parece, as espécies do complexo de *Corallus hortulanus* são especialistas em ambientes de borda de mata (*e.g.*, estradas, rios), podendo ser encontradas com maior facilidade nesses ambientes do que dentro da mata em si (Henderson, 1996; Stafford & Henderson, 1996). Ao menos dois registros independentes ocorridos na região sudeste do Brasil, relatam o encontro de *Corallus hortulanus* sobre os galhos de uma árvore sozinha em meio a um pasto e sem conexão próxima com alguma outra mata (Thiago S. Soares e Rodrigo Salles, com. pess. 2013).

Porém, embora a espécie possa exibir certo grau de plasticidade e resiliência a alterações ambientais, é provável que a intensa remoção da cobertura vegetal ocorrida no nordeste (Coimbra-Filho & Câmara, 1996; Argôlo, 2004; Tabarelli *et al.*, 2005) tenha dizimado populações, restando apenas poucos indivíduos, restritos a algumas manchas de vegetação. Inclusive, devido à raridade da espécie em determinadas localidades, *Corallus*

hortulanus é apontada como uma espécie vulnerável nos estados da Bahia, Minas Gerais e São Paulo (Machado *et al.*, 2008; Argôlo, 2013).

Esses fatos podem explicar a baixa amostragem obtida para a região nordeste como um todo, além da falha amostral aqui registrada entre os municípios de Feira de Santana (BA) e Capela (SE). Marques *et al.* (2012) reportam a coleta de um exemplar em Lauro de Freitas, BA (ca., 20 km ao norte de Salvador). Os autores afirmam que esta amostragem preencheria o hiato amostral entre os municípios de Ituberá (BA) e Coruripe (AL). Na realidade, frente aos nossos registros, o registro de Feira de Santana (BA) (12°16'0.74"S, 38°57'59.93"O) é o registro mais ao norte do estado da Bahia e não Ituberá (13°43'31.40", 39°8'54.30"O) ou Lauro de Freitas (12°52'55.41"S, 38°18'53.35"O). E, obviamente, nosso registro do município de Capela (SE) (10°30'36.76"S, 37°3'10.81"O) é mais ao sul do que Coruripe (AL) (10°7'41.03"S, 36°10'19.39"O). No entanto, o registro de Marques *et al.*, (2012) é, deverás, importante por evidenciar a presença da espécie nos arredores de Salvador (BA), até então sem registros de ocorrência de *Corallus hortulanus*.

A altitude também parece ter um papel preponderante na distribuição de *Corallus hortulanus*, a maioria dos exemplares examinados neste trabalho foram coletados entre 0 e 600 m anm, o que concorda com dados de literatura previamente publicados sobre o tema (Henderson, 1993d, 1997, 2002; Whithworth & Beirne, 2011). Três registros obtidos aqui são superiores a 1000m de altitude, sendo o mais alto no município de Quincemil, no Peru (2245 m anm). Contudo, os registros oriundos da vertente Atlântica do Andes devem ser considerados com cautela, pois muitos deles não foram georreferenciados no campo e têm como pontos de referência os rios, sendo que é comum identificar erros em base de dados nas quais, ao invés de se usar coordenadas de localidades no curso médio de um rio, foram empregadas as coordenada de sua nascente (P. Passos, com. pessoal, 2013). No entanto,

Passos (com. pess. 2014) afirma ter encontrado fenômeno semelhante para algumas espécies do gênero *Atractus* (e.g., *Atractus elaps*), que embora tenham distribuição nas terras baixas da planície Amazônica, alguns indivíduos parecem ter alcançado a cabeceira dos rios andinos até grandes altitudes, provavelmente seguindo o curso dos rios.

É importante ressaltar que Henderson (2002) invalidou dois registros de *Corallus hortulanus* que supostamente ocorreriam a oeste dos Andes: o registro de Pérez-Santos & Moreno (1998) coletado na Colômbia “entre Aguadita e Fusagasugá a cerca de 1900 m”, trata-se na realidade de um *Chironius monticola* e o registro de Lehr (2002) para o município de Bolognesi (Peru) trata-se de um *Corallus ruschenbergerii*. A rigor, portanto, *Corallus hortulanus* não ocorre a oeste dos Andes.

Outro aspecto preponderante no padrão de distribuição de *Corallus hortulanus* é a hidrografia. A espécie está presente em praticamente todas as grandes bacias hidrográficas brasileiras (Figura 41). Henderson (2002) cita que W.W. Lamar possui um registro de avistamento da espécie longe de corpos d’água. No entanto, *Corallus hortulanus* é comumente encontrada na vegetação das proximidades de corpos d’água lênticos e lóticos (Henderson *et al.*, 1995; Stafford & Henderson, 1996; Henderson, 2002; Whithworth & Beirne, 2011). Henderson (2002) atribui esse comportamento à criação de borda de mata pelo curso d’água; sabidamente o tipo de ambiente preferido pelas espécies do complexo (*q.v.*, Stafford & Henderson, 1996; Henderson, 1996, 1998, 2002).

Um possível viés nos resultados poderia ser causado pelo fato de que o transporte, na Amazônia, é feito através dos próprios rios, pois a população em geral raramente faz uso de caminhos longos dentro da mata para se deslocar de um ponto a outro (C. Canedo com. pess. 2013). Esse fato potencializaria a coleta dos exemplares nesse tipo de ambiente. No entanto, os registros de *Corallus hortulanus* em outras regiões como Guianas, Mata

Atlântica e no Cerrado, estão basicamente vinculados a regiões próximas a lagos, lagoas, rios ou riachos (de grande, média ou pequena vazão), o que reforça a hipótese da relação estreita com os corpos d'água.

A forte relação com a hidrografia sugere que a história evolutiva do táxon também esteja atrelada às mudanças na hidrografia e pode refutar a função dos rios como barreiras efetivas à dispersão da espécie. Ao contrário do que se espera para táxons terrestres ou arbóreos, embora ainda não haja observações disponíveis para o fato, no caso de *Corallus hortulanus*, os rios podem servir como meio de dispersão de indivíduos entre populações isoladas por áreas mais áridas (através das matas ciliares associadas à hidrografia mesmo em ambientes abertos, como o Cerrado), ao invés de servirem como barreiras naturais para sua dispersão durante retração das florestas sulamericanas no Pleistoceno (Haffer, 1969) ou pela reorientação dos cursos dos rios durante o Plioceno (Lovejoy *et al.*, 2006).

Ainda sobre a capacidade de dispersão aquática das congêneres, Henderson & Sajdak (2003) reportam dois eventos, um de *Corallus cookii* e outro de um provável *C. grenadensis* nadando em mar aberto entre as ilhas do Banco de Granada durante o mar calmo. Henderson & Hedges (1995), Henderson (1997, 2002) e Colston *et al.*, (2013) sugerem ainda que as populações do Banco de Granada (*Corallus grenadensis* e *Corallus cookii*) têm maior similaridade genética, nos dados merísticos e padrão de coloração com as populações das Guianas, do que com a espécie mais próxima *Corallus ruschenbergerii* (presente no continente e na Ilha de Trindade). Uma vez que não há evidências de que as ilhas do Banco de Granada foram ligadas ao continente americano (Maury *et al.*, 1990 *apud* Henderson & Hedges, 1995), este fato sugere um evento de dispersão via corrente equatorial do sul.

A Amazônia constitui um bioma com diferentes tipos de vegetação entremeados por um complexo sistema de rios, que passaram por diversos eventos de reorientações nos cursos e mudanças climáticas nos últimos 25 milhões de anos (Hoorn *et al.*, 1995, 2010; Lovejoy *et al.*, 2006; Borges, 2007; Henderson *et al.*, 2009; Prudente & Passos, 2010; Passos & Prudente, 2012). Como consequência, determinar quais os eventos vicariantes ocorridos na Amazônia foram responsáveis pela especiação deste táxon é bastante complexo na ausência de dados mais robustos de filogeografia ou genética de populações (Henderson, 2005).

Os principais eventos históricos que ocorreram nesse período de 25 milhões de anos na Amazônia foram as incursões marinhas no final do Mioceno (*ca.* 11–12 milhões de anos atrás, daqui em diante m.a.a.) e o soerguimento dos Andes entre o final do Mioceno e início do Pleistoceno (*ca.* 2.5–11 m.a.a.) (Hoorn *et al.*, 1995, 2010; Aleixo, 2004; Lovejoy *et al.*, 2006). Segundo Passos & Prudente (2012), esses dois eventos, juntamente com os refúgios do Pleistoceno e as Barreiras Ribeirinhas, são utilizados separadamente ou em conjunto para explicar a diversidade da biota Amazônica.

Tanto as incursões marinhas, quanto o soerguimento dos Andes causaram um grande impacto na biota da região por alterar o sistema de drenagem e, desta forma, refletindo também na reconfiguração da distribuição da biota terrestres (Hoorn *et al.* 2010). A combinação dessas barreiras de rios e mudanças na vegetação acabou por isolar populações localmente (Aleixo, 2004). Além disso, no Pleistoceno ocorreram diversas mudanças climáticas globais e, na região Amazônica, alguns blocos de vegetação foram novamente isolados, criando os “refúgios” para a fauna e flora locais (Aleixo, 2004; Borges, 2007).

Obviamente, uma grande área de distribuição, associada a inúmeros eventos históricos complexos e diversidade de ambientes acabam por criar diferentes condições ambientais e, conseqüentemente, afetam de maneira distinta às populações ao longo do tempo (*e.g.*, incremento da variabilidade interpopulacional, divergência populacional, reconexão de populações previamente isoladas, etc.). É neste cenário extremamente dinâmico e complexo que o gênero *Corallus* teve sua diversificação (Henderson, 1997; Colston *et al.*, 2013).

Colston *et al.* (2013) hipotetizaram, por meio de uma filogenia molecular calibrada pelo registro fossilífero, que o gênero *Corallus* tenha se originado no norte da América do sul durante o Eoceno (*ca.* 49 m.a.a.) (Henderson & Hedges, 1995; Henderson, 1997; Colston *et al.*, 2013).

Segundo a hipótese proposta por Colston *et al.*, (2013) a evolução do grupo ocorreu por múltiplos eventos de dispersão e vicariância. O primeiro evento de divergência ocorreu ainda no Eoceno, entre 35–49 m.a.a., dando origem aos ancestrais de *Corallus caninus*, *C. batesii* e *C. cropanii*. Já o ancestral comum do complexo de *C. hortulanus*, teria se dispersado pela América do Sul há cerca de 11,9 m.a.a. (Mioceno). No final do Mioceno (*ca.* 10 m.a.a.), uma das linhagens migrou para a América central, dando origem a *Corallus annulatus*. Mais recentemente (*ca.* 2,5 m.a.a., no Pleistoceno), ocorrera outro evento de dispersão, desta vez para ilhas do Banco de Granada, dando origens às linhagens de *C. cookii* e *C. grenadensis* e, finalmente, uma segunda dispersão à América Central (*ca.* 1,5 m.a.a, Pleistoceno), dando origem à linhagem de *C. ruschenbergerii*.

Por outro lado, a formação da porção oeste da bacia Amazônica é também bastante recente, datando do final do Pleistoceno (*ca.* 2,5 milhões de anos) (Hoorn, *et al.* 1995). Acredita-se, portanto, que a colonização da região pela fauna terrestre (o que incluiria o

gênero *Corallus*) tenha ocorrido apenas no final deste período (Hoorn, *et al.* 1995; Aleixo 2004; Borges, 2007). Convém ressaltar que os rios desta região parecem não funcionar como barreira efetiva para a dispersão das espécies que ocorrem no oeste amazônico (Borges *et al.*, 2007; Henderson *et al.*, 2009; Prudente & Passos, 2010).

Já a colonização da Mata Atlântica pelas espécies com origem no norte da América do Sul (e vice-e-versa) pode ter ocorrido durante o Quaternário, quando esses biomas estavam conectados (Bigarella & Andrade-Lima, 1982; Passos & Fernandes, 2009). Diversos táxons de serpentes (além de *Corallus hortulanus*) possuem distribuição disjunta tanto para a Amazônia quanto para a Mata Atlântica (*e.g.* *Bothrops*, *Chironius*, *Dipsas*, *Epicrates*, *Lachesis*, *Oxybelis*, *Pseustes*, *Spilotes*, etc.) (Bérnils, 2009; Passos & Fernandes, 2009), sendo esses táxons considerados uma espécie única (*e.g.*, *Spilotes pullatus*), ou proximamente relacionadas (*e.g.*, *Chironius foveatus* e *Chironius multiventris*) (Bérnils, 2009). Atualmente duas hipóteses são usadas para explicar esse padrão: (1) a conexão entre Amazônia e Mata Atlântica através da área hoje reconhecida como Caatinga durante o quaternário (Bigarella & Andrade-Lima, 1982) ou (2) a conexão entre esses biomas através da vegetação ripária de um complexo hidrográfico das bacias do Madeira e Paraná (Dixon, 1979; Passos & Fernandes, 2009).

As relações entre as populações de *Corallus hortulanus* da Amazônia e da Mata Atlântica, contudo, são pouco conhecidas, uma vez que tanto Henderson & Hedges (1995), quanto Colston *et al.*, (2013) usaram apenas um terminal oriundos da Mata Atlântica nos seus estudos, procedente da região de Iguape, SP. Henderson (1997) contudo, observou poucos exemplares da Mata Atlântica, entre eles alguns exemplares de Guaratuba, Iguape (SP) e Rio de Janeiro (RJ).

Por fim, algumas particularidades do trabalho de Colston *et al.* (2013) merecem destaque: em primeiro lugar a dispersão do ancestral de *Corallus annulatus* à América Central, segundo esses dados, foi anterior à consolidação do Istmo do Panamá (que data de *ca.* 3 m.a.a.), o que sugere a primeira dispersão pela água. O mesmo não teria ocorrido na segunda dispersão à América Central, por *C. ruschenbergerii*, que teria feito uso do Istmo. A outra peculiaridade é a corroboração da hipótese de (Henderson & Hedges, 1995) acerca da dispersão do ancestral de *C. grenadensis* e *C. cookii* a partir de uma população do norte da América do Sul para as Antilhas, também via oceânica (uma vez que não há evidências históricas da junção das Antilhas com a América do Sul). Além disso, Colston *et al.*, (2013) recuperaram *C. cookii* e *C. grenadensis* dentro de *C. hortulanus*, mostrando o parafiletismo de *C. hortulanus* (*sensu* Henderson, 1997) com respeito às primeiras duas espécies, colocando em dúvida a validade das mesmas.

De qualquer modo, frente a esses resultados, a origem e diversificação de *Corallus hortulanus* ocorreram tanto durante as repetidas incursões marinhas do Mioceno, quanto durante o soerguimento dos Andes no Mioceno/Pleistoceno e foram anteriores aos refúgios do Plesitoceno. Contudo, as dispersões das espécies do complexo de *C. hortulanus* ocorreram durante ou após esses eventos, o que sugere que essas espécies retiveram a condição policromática que, provavelmente, já estava presente no ancestral comum imediato a elas. Isso reforça a hipótese de Forsman *et al.*, (2008) de que a manutenção de polimorfismos a longo prazo é evidente quando está presente em espécies proximamente relacionadas. No entanto, convém ressaltar que o polimorfismo pode ser um estágio intermediário na formação de novas espécies (Forsman *et al.*, 2008).

Aqui se conjectura se esse polimorfismo, ao menos em menor grau, também pudesse já estar presente no ancestral comum com *C. annulatus* e, até mesmo de *C.*

caninus e *C. batesii*, uma vez que todas essas espécies mostram algum grau de policromatismo nos adultos e diferenças ontogenéticas (*q.v.*, Stafford & Henderson, 1996, Henderson *et al.*, 2001, 2009; Henderson, 2005, 2002).

CONCLUSÕES

- *Corallus hortulanus* é considerada uma espécie válida, pois se distingue das outras espécies do gênero por apresentar contato medial entre as escamas nasais, 40–63 dorsais no meio do corpo, 211–298 ventrais, 78–140 subcaudais e pelo padrão de coloração.
- *Corallus hortulanus* não apresentou dimorfismo sexual secundário significativo para o comprimento da cauda, comprimento da cabeça, largura da cabeça, número de ventrais e número de subcaudais. Exceto para o comprimento rostro-cloacal, que obteve significância marginal na hipótese testadas com maior número de fêmeas.
- Embora as análises quantitativas exploratórias realizadas tenham sido congruentes em apontar uma segregação parcial entre as populações de *Corallus hortulanus* do Platô das Guianas, Base Amazônica e Mata Atlântica, devido às sobreposições entre as variáveis contínuas examinadas, os resultados foram insuficientes para discriminar de modo não ambíguo essas populações, ainda que o agrupamento relativo à Mata Atlântica tenha sido segregado dos demais em todas as análises realizadas.

- A coloração de fundo da espécie é bastante variável, bem como as colorações do ventre e manchas e o formato das manchas. Seis categorias distintas de acordo com o padrão de coloração (desenhos, contornos, os padrões de reticulação do fundo e o número de manchas) podem ser reconhecidas para *Corallus hortulanus*. Destas apenas a variedade amarela está estruturada geograficamente (nas Guianas e norte da América do sul).
- As variações de coloração do padrão colorido do juvenil são conspícuas nas bordas das manchas dorsais e na cabeça, que podem ser cor de laranja, rosa ou vermelha. Essa coloração é substituída por branco ou amarelo no padrão de coloração dos indivíduos adultos. Em três grupos (I, III, VI) não foram observados variações ontogenéticas de coloração.
- A ocorrência de proles heterogêneas sugere que os diferentes padrões de coloração representam apenas formas distintas de uma mesma espécie e, em última instância, explica porque os diferentes fenótipos têm distribuição sintópica ao longo de grande parte da distribuição da espécie.
- Os indivíduos de *Corallus hortulanus* podem apresentar cinco cores diferentes na pigmentação da íris: amarelo, laranja, vermelho, castanho e verde. Destas, amarelo e laranja são mais comuns, embora a cor vermelha seja encontrada em maior frequência na Mata Atlântica, mas em simpatria ou sintopia com as outras cores.
- Fotografias de indivíduos vivos são indispensáveis para compor estudos de variações no padrão de coloração, pois os pigmentos presentes na íris e na pele dos exemplares são gradualmente difundidos ao solvente até o total desbotamento do exemplar, o que pode mascarar detalhes do padrão colorido dos espécimes (*e.g.*, variações ontogenéticas) ou alterar as cores do fundo e manchas tornando o animal com coloração negativada.

- Os padrões de micro-ornamentação de escamas observados nas populações de *Corallus hortulanus* foram muito variáveis e distribuídos aleatoriamente dentro da amostra considerada. Além disso, nenhum dos padrões observados foi exclusivo, o que reforça a inadequação desta fonte de dados para o diagnóstico de táxons em nível infragenérico.
- Do mesmo modo que os outros sistemas de caracteres, os hemipênis de *Corallus hortulanus* apresentam variações em praticamente todos os caracteres examinados e as variações não se encontram fixadas em nível populacional. Dois formatos podem ser encontrados: unilobado e bilobado. A variação na condição de lobação dos hemipênis é rara em serpentes e o formato unilobado constitui o primeiro registro para a família Boidae.
- *Corallus hortulanus* apresenta uma das distribuições mais abrangentes entre as serpentes Neotropicais, se estendendo em nove países da América do Sul (Brasil, Bolívia, Colômbia, Equador, Guiana, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela), tendo a maior parte da sua área de dispersão situada no Brasil. A ampla área de dispersão abrange quatro biomas (Amazônia, Cerrado, Caatinga [brejos de Altitude e Litoral] e Mata Atlântica), inseridos nas três grandes províncias biogeográficas (Platô das Guianas, Base Amazônica e Mata Atlântica), o que configura uma distribuição do tipo disjunta.
- *Corallus hortulanus* é uma espécie típica de regiões de baixada (< 600m anm), com raros registros acima de 1000m anm. As populações habitam áreas que coincidem com as regiões mais populosas, especialmente na Mata Atlântica. Neste contexto, a espécie mostra uma forte relação com a hidrografia, estando presente em praticamente todas as bacias hidrográficas brasileiras, exceto as mais meridionais.

PERSPECTIVAS FUTURAS

Embora os Boidae representem um táxon, do qual vários aspetos de sua biologia e/ou história sejam bem conhecidos tanto no âmbito acadêmico, quanto no leigo, diversos parâmetros biológicos ainda são obscuros e carecem de esclarecimentos (Henderson *et al.*, 1995; Henderson, 2002). Sem dúvida, a espécie mais estudada do complexo de *Corallus hortulanus*, no que se refere à história natural, é *C. grenadensis*, graças ao trabalho do Dr. Robert Henderson, que desde a década de 1990 vem se dedicando exaustivamente ao estudo das “*Tree Boas*”.

Durante muito tempo, essas quatro espécies foram reconhecidas como um táxon único, sob o nome de *Corallus enydris* e, com a configuração atual do táxon dividido em quatro espécies, diversos aspectos da biologia de cada uma continuam obscuros. Vários detalhes incluídos aqui e também presentes na literatura pertinente revelam que existem diferenças entre esses táxons e que não se pode, obviamente, serem extrapoladas de uma espécie às outras, como quando todas elas eram reconhecidas como “*Corallus enydris*”.

Os trabalhos de Pizzatto *et al.* (2007) e Pizzatto & Marques (2007) levantam dúvidas sobre a biologia reprodutiva de *Corallus* spp., a partir destes trabalhos, aqui se sugere novas pesquisas nos seguintes temas: (1) o papel dos esporões látero-cloacais na reprodução das espécies do gênero, também incerto devido à ausência de descrições detalhadas de eventos reprodutivos com indivíduos vivos; (2) a ocorrência de dimorfismo sexual no tamanho dos esporões e determinação sexual em *Corallus hortulanus* e Boidae, a partir de um número amostral expressivo; (3) a ocorrência de bimaturismo em *Corallus hortulanus* através de dissecções de machos e fêmeas para se estabelecer um corte seguro através de um número amostral conhecido e expressivo.

Quanto à coloração da íris, além do estudo mais detalhado das populações do Platô das Guianas, dois aspectos do estudo das variações de coloração de íris serão deixados para estudos futuros: (1) os mecanismos de transmissão genética dessas colorações e (2) as correlações entre o padrão colorido do corpo, a coloração da íris e a distribuição altitudinal desses padrões.

O estudo da micro-ornamentação de escamas também apresenta questões a serem respondidas em análises futuras, como: (1) variações no mesmo indivíduo antes e após a muda; (2) avaliação da microestrutura da escama dorsal na região de Meta (Colômbia) e ao sul do Rio Orinoco (Venezuela), áreas consideradas de “hibridação” entre *Corallus hortulanus* e *C. ruschenbergerii*; (3) a ocorrência de variação ontogenética nas microestruturas, pois a espécie apresenta variações ontogenéticas de outras naturezas (coloração, comportamental e na dieta); (4) variações dentro do complexo de *C. hortulanus*, pois *Corallus cookii* e *Corallus grenadensis* não apresentam descrições da micro-ornamentação de escamas.

Quanto ao estudo do hemipênis, das nove espécies do gênero *Corallus*, cinco não apresentam descrições formais do hemipênis, seja pela raridade do material (*Corallus cropanii*, *C. annulatus*, *C. blombergi*) ou por se tratarem de táxons recentemente elevados a condição de espécies plenas, endêmicos de ilhas e protegidos por leis internacionais, o que dificulta a coleta e preparação dos exemplares (*C. cookii* e *C. grenadensis*).

Em relação às variações cromáticas do corpo, análises de DNA poderiam identificar o modo de herança genética do padrão colorido pelo compartilhamento de haplótipos. Estudos que cruzassem dados anatômicos, dieta e padrão colorido poderiam elucidar a questão da existência (ou não) de correlações entre a mudança ontogenética de padrão colorido, a maturação das gônadas e a mudança de alimentação. Estudos em campo

poderiam ajudar a elucidar os padrões de distribuição espacial de cada um dos tipos de coloração apresentados pela espécie e, juntamente com estudos com radiotelemetria, poderiam também auxiliar a evidenciar minúcias do comportamento e biologia de cada morfótipo, como a seleção de diferentes microhabitats e itens da dieta.

Em relação à taxonomia e sistemática do grupo, na topologia apresentada por Henderson & Hedges (1995) (veja também Henderson, 1997, 2002), *C. hortulanus* torna-se parafilética ao reconhecermos *Corallus grenadensis* e *C. cookii* como espécies distintas. Henderson *et al.*, (2013) e Colston *et al.*, (2013) chamam atenção para este fato, mas afirmam não haver análises moleculares suficientemente robustas para resolver essa questão. Filogenias moleculares ou análises filogeográficas com técnicas baseadas em coalescência poderiam elucidar tanto as relações entre as espécies do complexo de *C. hortulanus* (especialmente no que tange a validade de *Corallus cookii* e *C. grenadensis*), quanto das variações dentro de *Corallus hortulanus sensu stricto*. Possivelmente, essas análises poderiam iluminar também questões como a provável retenção do polimorfismo ancestral presente nessas espécies, bem como a possíveis reticulações (separação e reconexão das linhagens) entre estes conjuntos de populações de *Corallus hortulanus (lato sensu*, ou seja incluindo *C. cookii* e *C. grenadensis*).

O presente trabalho, portanto, pode ser considerado um ponto de partida para o estudo mais aprofundado de diversos aspectos não só de *Corallus hortulanus*, mas também das outras espécies gênero *Corallus*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AB’SABER, A. N. 1977. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul: primeira aproximação. **Geomorfologia**, São Paulo, 52: 1–22.
- ALEIXO, A. 2004. Historical diversification of a terra-firme forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. **Evolution**. 58(6):1303–1317.
- AMARAL, A. 1930a [datado 1929]. Contribuição ao conhecimento dos ophídios do Brasil. IV. Lista remissiva dos ophídios do Brasil. **Mem. Inst. Butantan**. 4:71–125.
- AMARAL, A. 1930b [datado 1929]. Estudos sobre ophídios neotropicos. XVIII. Lista remissiva dos ophídios da região neotropical. **Mem. Inst. Butantan**. 4:129–271.
- AMARAL, A. 1977. **Serpentes do Brasil. Iconografia Colorida**. São Paulo, Melhoramentos/EDUSP. 247p.
- ANDERSSON, L. G. 1899. **Catalogue of Linnean types–pecimens of snakes in the Royal Museum in Stockholm**. Bihang Till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. 24:1–35.
- ARGÔLO, A. J. S. 2004 **As serpentes dos cacauais do sudeste da Bahia**. Editus. 260p.
- ARGÔLO, A. J. S. 2013. **Avaliação do Estado de Conservação – Serpentes**. In: Lista Vermelha da Bahia. Avaliação do Estado de Conservação da Fauna e Flora do

Estado da Bahia. Disponível em <<http://www.listavermelhabahia.org.br/>>.

Acessado em: Março de 2014.

- ARNOLD, E. N. 1986. Why copulatory organs provide so many useful taxonomic characters: the origin and maintenance of hemipenial differences in lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae). **Zoological Journal of Linnean Society** 29:263–281.
- BARBOUR, T. 1914. A contribution to the zoogeography of the West Indies, with special reference to amphibians and reptiles. **Mem. Mus. Comp. Zoöl.** 44:209–346.
- BECHSTEIN, J. M. 1802. **Herrn De la Cepede's Naturgeschichte der Amphibien oder der eyerlegenden vierfüßigen Thiere und der Schlangen.** Vol. 5. Industrie-Comptoir's, Weimar. pp. 46–49.
- BERNARDE, P. S. & MACHADO, R. A. 2010. *Corallus hortulanus* (Amazon tree boa). Timing of reproduction. **Herpetological review.** 41(1):89.
- BERNARDE, P. S.; MACHADO, R. A. & TURCI, L. C. B. 2011. Herpetofauna da área do Igarapé Esperança na Reserva Extrativista Riozinho da Liberdade, Acre – Brasil. **Biota Neotrop.** 11(3):117–144.
- BÉRNILS, R. S. 2009. Composição e padrões de distribuição de Caenophidia (Serpentes, Squamata) dos planaltos e serras atlânticas do Sudeste da América do Sul. **Tese de Doutorado.** Rio de Janeiro.
- BÉRNILS, R. S., GIRAUDO, A. R., CARREIRA, S., & CECHEIN, S. Z. 2007. Répteis das porções subtropical e temperada da Região Neotropical. **Ciência & Ambiente.** 35:101–136.

- BERTHÈ, R.A.; WESTHOFF, G.; BLECKMANN, H. & GORB, S.N.. 2009. Surface structure and frictional properties of the skin of the Amazon tree boa *Corallus hortulanus* (Squamata, Boidae). **Journal of Comparative Physiology**, 195:311–318.
- BIGARELLA, J. J. & ANDRADE-LIMA, D. D. 1982. Paleoenvironmental changes in Brazil. **Biological diversification in the tropics**. 27–40.
- BLODY, D. A., & MEHAFFEY, D.T. 1989. The reproductive biology of the annulated boa *Corallus annulatus* in captivity. **International Zoo Yearbook**, 28(1): 167-172.
- BOBACK, S. M. 2006. A Morphometric comparison of island and mainland Boas (*Boa constrictor*) in Belize. **Copeia**. 2006(2):261–267.
- BOETTGER, O. 1898. **Katalog der Reptilien–Sammlung im Museum der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt am Main. II. Theil (Schlangen)**. Frankfurt a. M. ix + 160 pp.
- BORGES, S. H. (2007). Análise biogeográfica da avifauna da região oeste do baixo Rio Negro, Amazônia Brasileira. **Revista Brasileira de Zoologia**. 24(4): 919–940.
- BOULENGER, G. A. 1893. Catalogue of the Snakes in the British Museum (Natural History). I. **Trustees of the British Museum**, London.
- BRANCH, W. R. 1981. Hemipenes of the madagascan boas *Acrantophis* and *Sanzinia*, with a review of hemipenial morphology in the Boinae. **J. Herpetol.** 15: 91–99.
- BRICEÑO-ROSSI, A. L. 1934. El problema del ofidismo en Venezuela. **Bol. Minist. Salubr. Agric. Cria, Venezuela**. Año II. 1(14):1079–1177.

- CHIPPAUX, J. P. 1986. **Les serpents de la Guyane Française**. Ed. Orstom, Coll. Faune Trop. 27. Paris. 165p.
- COIMBRA-FILHO, A. F. & CÂMARA, I. DE G. 1996. **Os limites originais do bioma Mata Atlântica na Região Nordeste do Brasil**. Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza (FBCN), Rio de Janeiro, Brasil.
- COLSTON, T. J.; GRAZZIOTIN, F. G.; SHEPARD, D. B.; VITT, L. J.; COLLI, G. R.; HENDERSON, R. W.; HEDGES, S. B.; BONATTO, S.; ZAHER, H. & BURBRINK, F.T. 2013. Molecular systematics and historical biogeography of tree boas (genus *Corallus* spp.). **Molecular phylogenetics and evolution**, 66(3): 953–959.
- COPE, E. D. 1875. On the Batrachia and Reptilia of Costa Rica. **J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia**. (2)8:93–154, figs. 24–28.
- CUNHA, O. R. & NASCIMENTO, F. P. 1978. Ofídios da Amazônia X - As cobras da região leste do Pará. **Publicações Avulsas do Museu Paraense Emílio Goeldi**. 31(1): 1–218.
- CUNHA, O. R. & NASCIMENTO, F. P. 1993. Ofídios da Amazônia. As cobras da região leste do Pará. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Sér. Zool.** 9(1). 191p.
- DAUDIN, F. 1803a. Division des ophidiens en vingt-trois genres. **Bull. Sci. Soc. Philomath.**, Paris, ser. 2, 3 (72):187–188.
- DAUDIN, F. 1803b. **Histoire naturelle, generale et particuliere des reptiles**. vol. 5. F. Dufart, Paris. 365p.

- DIXON, J. R. & SOINI, P. 1976. The reptiles of the upper Amazon basin, Iquitos region, Peru. **Contr. In Biol. Geol.** Milwaukee Pub. Mus. (12):1–91.
- DONNDORFF, J. A. 1798. **Zoologische Beyträge zur XIII. Ausgabe des Linneischen Natursystems. Dritter Band. Amphibien und Fische.** Weidmannschen Buchhandlung, Leipzig. pp. 142–149.
- DOWLING, H. G. 1951. A proposed standard system of counting ventrals in snakes. **British Journal of Herpetology**, 1, 1951, 97–99.
- DOWLING, H. G. 2002. Intraspecific variation of the hemipenis, a correction, with comments on other erroneous descriptions. **Herpetological Review**, 33(1):12–14.
- DOWLING, H. G. 2004. On the structure of snake hemipenis with comments on their proper preparation for analysis: a reply to Cadle, Myers, Prudente and Zaher. **Herpetological Review** 35(4):320–328.
- DOWLING, H. G. & DUELLMAN, W. E. 1978. **Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories.** Herpetology Information Search System (HISS), New York. 273p.
- DOWLING, H. G. & J. SAVAGE, M. 1960. A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. **Zoologica**. 45: 17–28.
- DUMÉRIL, A. M. C. & BIBRON, G. 1844. **Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles**. 6. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris.
- DUNN, E. R. 1944. Los generos de anfibios y reptiles de Colombia, III Tercera parte: reptiles; orden de las serpientes. **Caldasia**. 3:155–224.

- EBERT, J.; SCHMITZ, A. & WESTHOFF, G. 2006. Surface structure of the infrared sensitive pits of the boa *Corallus hortulanus*. In: M. Vences, J. Köhler, T. Ziegler, W. Böhme (eds): *Herpetologia Bonnensis II. Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica*. 215–217.
- EFRON, B. 1979. Bootstrap methods: another look at the Jackknife. **Annals of Statistics** 7:1–26.
- EIBERG, H. & MOHR, J. 1996. Assingment of genes coding for brown eye colour and brown hair colour to chromosome 15q. **Eur. J. Human Genet.** 4:237–241.
- ESBÉRARD, C. E. & VRCIBRADIC, D. 2007. Serpentes predando morcegos: novos registros no Brasil e uma revisão dos casos registrados na Região Neotropical. **Revista Brasileira de Zoologia**. 24(3): 848–853.
- ESPINOZA, N. C. 1966. Contribuicion al conocimiento de los boideos peruanos (Boidae, Ophidia, Reptilia). **Publ. Mus. Hist. Nat. “Javier Prado”**. Ser. A., Zool. 21:86–136.
- ESPINOZA, N. C. 1970. Contribuicion al conocimiento de los reptiles del Peru. **Publ. Mus. Hist. Nat. “Javier Prado”**. Ser. A., Zool. 22:1–64.
- FALLING RAIN GENOMICS. 2010. **Directory of cities, towns, and regions in Brazil**. Disponível em: < <http://www.fallingrain.com/world/BR/> >. Acessado em: Outubro, 2013.
- 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.
- FITZINGER, L. J. 1826a. Kritische Bemerkungen über J. Wagler's Schlangenwerk. **Isis von Oken** 19:881–909 (colunas).
- FITZINGER, L. J. 1826b. **Neue Classification der Reptilien nach ihren natürlichen Verwandtschaften nebst einer Verwandtschaften-Tafel und einem Verzeichnisse der Reptilien-Sammlung des K. K. Zoologischen Museum's zu Wien.** J. G. Huebner, Wien. p 54.
- FORCART, L. 1951. Nomenclature remarks on some generic names of the snake family Boidae. **Herpetologica**. 7:197–199.
- FORSMAN, A.; AHNESJÖ, J.; CAESAR, S. & KARLSSON, M. 2008. A model of ecological and evolutionary consequences of color polymorphism. **Ecology**. 89(1): 34–40.
- FOX, W. 1948. Effects of temperature on development of scutellation in the garter snake *Thamnophis elegans atratus*. **Copeia**. 1948:252–262.
- FRANZEN, M. & GLAW, F. 2007. Type catalogue of reptiles in the Zoologische Staatssammlung München. **Spixiana**, (30)2: 201–274.
- GASC, J. P. & RODRIGUES, M. T. 1980. Liste préliminaire des serpents de la Guyane Française. **Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.** Paris, 4(2): 559–598.
- GASCON, C., B. WILLIAMSON & FONSECA, G. A. B. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. **Science**. 288: 1356-1358.

- GMELIN, J. F. 1788. **Caroli a Linné, Systema naturae per regne tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis**. Tomus I. Pars III. G. E. Beer, Lipsiae. p. 1092.
- GOOGLE. **Google Earth (versão 7.1.1.1888)**. Disponível em: <http://www.google.com.br>. Acessado: Novembro de 2013.
- GORZULA, S. & SEÑARIS, J.C. 1998. Contribution to the herpetofauna of the Venezuelan Guayana. I. A data base. **Scientia Guaiana**. 8: 1–267.
- GRAY, J. E. 1842. Synopsis of the species of prehensile-tailed snakes, or family Boidae. **Zool. Misc.**, London 2:41–46.
- GRAY, J. E. 1849. Catalogue of the Specimens of Snakes in the Collection of the British Museum. **Trustees of the British Museum**, London. p. 96–98.
- GREENE, H.W. 1997. **Snakes: The Evolution of Mystery in Nature**. Berkeley: University of California Press. 351p.
- GRIFFIN, L. E. 1916. A catalog of the Ophidia from South America at present (June, 1916) contained in the Carnegie Museum with descriptions of some new species. **Mem. Carnegie Mus.** 7:163–228.
- HAFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. **Science**, 165(3889): 131–137.
- HENDERSON, R. W. 1990. Correlation of environmental variables and dorsal color in *Corallus enydris* (Serpentes, Boidae) on Grenada: some preliminary results. **Caribbean Journal of Science**, 26(3–4): 166–170.
- HENDERSON, R. W. 1993a. *Corallus*. **Cat. American Amphib. Rept.** 572.1–572.2.

- HENDERSON, R. W. 1993b. *Corallus annulatus*. **Cat. American Amphib. Rept.** 573.1–572.3.
- HENDERSON, R. W. 1993c. *Corallus caninus*. **Cat. American Amphib. Rept.** 574.1–574.4.
- HENDERSON, R. W. 1993d. *Corallus enydris*. **Cat. American Amphib. Rept.** 576.1–576.6.
- HENDERSON, R. W. 1993e. Foraging and diet in West Indian *Corallus enydris* (Serpentes: Boidae). **J. Herpetol.** 27:24–28.
- HENDERSON, R. W. 1993f. On the diets of some arboreal boids. **Herpetological Natural History**. 1(1): 91–96.
- HENDERSON, R. W. 1995. Altitudinal variation in body temperature in foraging tree boas (*Corallus enydris*) on Grenada. **Caribbean Journal of Science**, 31(1–2): 73–76.
- HENDERSON, R. W. 1996. Searching for tree boas high, low and in-between. **Lore**. 46(1). 18–23.
- HENDERSON, R. W. 1997. A taxonomic review of the *Corallus hortulanus* complex of Neotropical Tree Boas. **Caribbean Journal of Science**, 33(3–4): 198–221.
- HENDERSON, R. W. 1998. Back to the future: tree boas, collections, and history. **Lore** 48(1): 4–11.
- HENDERSON, R. W. 2002. **Neotropical Treeboas: Natural History of the *Corallus hortulanus* Complex**. Krieger Publishing Company, Malabar, USA. 197p.

- HENDERSON, R. W. 2004. Correlation among dorsal body, iris, and tongue color in a local population of treeboas (*Corallus grenadensis*) on Grenada, Lesser Antilles. **Caribbean Journal of Science**, 40(2): 270–273.
- HENDERSON, R. W. 2005. The emerald puzzle: geographic variation in *Corallus caninus*. **Iguana**, 12(1): 3–7.
- HENDERSON, R. W. & HEDGES, S. B. 1995. Origin of West Indian populations of the geographically widespread boa *Corallus enydris* inferred from mitochondrial DNA sequences. **Molec. Phylogen. Evol.** 4: 88–92.
- HENDERSON, R. W.; HÖGGREN, M.; LAMAR, W.W. & PORRAS, L. W. 2001. Distribution and variation in the Treeboa *Corallus annulatus* (Serpentes: Boidae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**. 36(1): 39–47.
- HENDERSON, R. W.; MICUCCI, T. W. P.; PUORTO, G. & BOURGEOIS, R.W. 1995. Ecological correlates and patterns in the distribution of Neotropical boines (Serpentes: Boidae): a preliminary assessment. **Herpetol. Nat. Hist.** 3(1): 15–27.
- HENDERSON, R. W.; PASSOS, P. & FEITOSA, D. 2009. Geographic variation in the Emerald Treeboa, *Corallus caninus* (Squamata: Boidae). **Copeia**. 3(2009): 572–582.
- HENDERSON, R. W. & PAUERS, J. M. 2012. On the Diets of Neotropical Treeboas (Squamata: Boidae: Corallus) 1. **South American Journal of Herpetology**. 7(2): 172–180.
- 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(2):466–475.
- HENDERSON, R. W. & POWELL, R. 2007. The biology of Boas and Pythons: a retrospective look to the future. *In*: HENDERSON, R.W. & R. POWELL. (eds.) 2007. **Biology of Boas and Pythons**. Eagle Mountain Publ. Utah. pp. 3–22.
- HENDERSON, R. W. & PUORTO, G. 1993. *Corallus cropanii*. **Cat. American Amphib. Rept.** 575.1–575.2.
- HENDERSON, R. W. & SAJDAK, R. A. 2003. *Corallus* spp (Treeboas). Evidence of over-water dispersal. **Herpetological Review**. 34(1):63–64.
- HENDERSON, R. W., SAJDAK, R. A., & WINSTEL, R. A. 1998. Habitat utilization by the arboreal boa *Corallus grenadensis* in two ecologically disparate habitats on Grenada. **Amphibia-Reptilia**, 19(2): 203-214.
- HOGUE, A. R. 1947. Dimorfismo sexual nos Boídeos. Notas Herpetológicas. **Mem. Inst. Butantan**. 20: 181–188.
- HOGUE, A.R. 1953. A new genus and species of Boinae from Brazil. *Xenoboa cropanii*, gen. nov., sp. nov. **Mem. Inst. Butantan**. 25(1): 27–34.
- HOGUE, A.R. & SOUZA-SANTOS, P. 1953. Sub-microscopic structure of "stratum corneum" of snakes. **Science**, 118:410–411.
- HOOGLMOED, M. S. 1979. The herpetofauna of the Guianan region. *In*: Duellman, W. E. (ed.). **The South American Herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal**. University of Kansas Museum of Natural History Monograph 7, Lawrence, Kansas: 241–279.

- HOOGMOED, M. S. & GRUBER, U. 1983. Spix and Wagler type specimens of reptiles and amphibians in the Natural History Museum in Munich (Germany) and Leiden (The Netherlands). **Spixiana**. 9: 319–415.
- HOORN, C.; GUERRERO, J.; SARMIENTO, G.A. & LORENTE, M.A. 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. **Geology**. 23: 237–240.
- HOORN, C.; WESSELINGH, F.P.; TER STEEGE, H.; BERMUDEZ, M.A.; MORA, A.; SEVINK, J.; SANMARTÍN, I.; SANCHEZ-MESEGUER, A.; ANDERSON, C.L.; FIGUEIREDO, J.P.; JARAMILLO, C.; RIFF, D.; NEGRI, F.R.; HOOGHMSTRA, H.; LUNDBERG, J.; STADLER, T.; SÄRKINEN, T. & ANTONELLI, A. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. **Science**. 339; 927 – 931.
- 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.
- IBGE. 2000. **Atlas Nacional do Brasil**. Mapa de saneamento básico segundo bacia hidrográfica. p. 99. Disponível em <www.ibge.gov.br>.
- ICZN. 1956. **Opinion 417. Rejection for nomenclatorial purposes of volume 3 (Zoologie) of the work by Lorenz Oken entitled Oken's Lehrbuch der Naturgeschichte published in 1815–1816**. Ops. Decls. Int. Comm. Zool. Nomencl. 14:1–42.
- ICZN. 1999. **International code of Zoological nomenclature**. 4^a Ed. Disponível on-line: <<http://iczn.org/iczn/index.jsp>>. Acessado em: 15.viii.2013.

- IHERING, R. 1911. As cobras do Brasil. Primeira parte. **Rev. Mus. Paulista**. 8: 273–379.
- INGER, F. R. & MARX, H. 1962. Variation of the hemipenis and cloacae in the colubrid snake *Calamaria lumbricoidea*. **Systematic Zoology** 11:32–38.
- KARDONG, K. V. 2008. **Vertebrates—comparative anatomy, function and evolution**. 5a ed. McGraw-Hill. 783p.
- KEISER, E. D., Jr. 1974. A systematic study of the Neotropical vine snake *Oxybelis aeneus* (Wagler). **Bulletin of the Texas Memorial Museum** 22:1–51.
- KEOGH, J. S. 1999. Evolutionary implications of hemipenial morphology in the terrestrial Australian elapid snakes. **Zoological Journal of Linnean Society** 125:239–278.
- KLUGE, A. G. 1991. Boine 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.
- KULLANDER, S.O. 2001. **Swedish Museum of Natural History Collections: Museum Adolphi Friderici**. Disponível em <<http://linnaeus.nrm.se/welcome.html.en>>. Acessado em: 05.XI.2013.
- LANCINI, A. R. 1986. **Serpientes de Venezuela**. E. Armitano. 264p.
- LAURENTI, J. N. 1768. **Specimen medicum, exhibens synopsin reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium austriacorum**. Joan. Thomae Trattner, Viena. 214p.

- LEHR, E. 2002. **Amphibien und Reptilien in Peru: Die Herpetofauna entlang des 10. Breitengrades von Peru: Arterfassung, Taxonomie, ökologische Bemerkungen und biogeographische Beziehungen.** NTV. 208p.
- LINNAEUS, C. 1754. **Museum S:ae R:ae M:tis Adolphi Friderici ... in quo Animalia rariora imprimis, et exotica: Quadrupedia, Aves, Amphibia, Pisces, Insects, Vermes describuntur et determinantur, Latine et Svetice, cum iconibus, jussu Sac. Reg. Maj:tis a Car. Linnnao, Equ. Tomus 1.** Typographia Regia, Holmiae. xxx + 96 + (8) pp. + 33 pls.
- LINNAEUS, C. 1758. **Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus differentiis, synonymis, locis.** 10^a ed. Reformata, Tom. I. Laurentii Salvii, Holmiae. p. 215.
- LINNAEUS, C. 1766. **Systema naturae per regne tria natura, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.** 12^a ed., Reformata. Tom. I. Part 1. Laurentius Salvius, Holmiae. p. 174.
- LILLYWHITE, H. B. & HENDERSON, R. W. 1993. Behavioral and functional ecology of arboreal snakes. *In*: R. A. Seigel J. T. Collins, J.T. (Eds.), **Snakes: Ecology and Behavior.** McGraw-Hill Inc., New York: 1-48.
- LÖNNBERG, E. 1896. **Linnaean type-specimens of birds, reptiles, batrachians and fishes in the zoological museum of the R. University in Upsala.** Bihang till Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar 22: 1-45.
- LOVEJOY, N. R.; ALBERT, J. S. & CRAMPTON, W. G. R. 2006. Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: evidence from Neotropical fishes. **Journal of South American Earth Sciences.** 21:5 – 13.

- MACHADO, A. B. M.; DRUMMOND, G. M.; PAGLIA, A.P. (eds). 2008. **Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção**. 1ed. Fundação Biodiversitas. 2v. 1420p.
- MACHADO-FILHO, P. R.; DUARTE, M. R.; CARMO, L. F. & FRANCO, F. L. 2011. New record of *Corallus cropanii* (Boidae, Boinae): a rare snake from the Vale do Ribeira, State of São Paulo, Brazil. **Salamandra**, 47(2): 112–115.
- MANLY, B. F. J. 2000. **Multivariate statistical methods**. A primer. 2a ed. Chapman & Hall. 215p.
- MARQUES, O.A.V.; ETEROVIC, A.; SAZIMA, I. 2001. **Serpentes da Mata Atlântica – guia ilustrado para a Serra do Mar**. Ribeirão Preto: Holos. 184p.
- MARQUES, O.A.V.; ETEROVIC, A.; STRÜSSMANN, C.; SAZIMA, I. 2005. **Serpentes do Pantanal – guia ilustrado**. Ribeirão Preto: Holos. 179p.
- MARQUES, R.; BROWNE-RIBEIRO, H. C.; TINÔCO, M. S.; FAZOLATO, C. P.; COELHO, H.E.A.; AMORIN, P. 2012. *Corallus hortulanus* (Amazon tree boa). Brazil: Bahia. **Herpetological Review**. 43(3):448.
- MARTINS, A. R. 2012. Variação morfológica de *Atractus paraguayensis* Werner, 1924 (Serpentes, Dipsadidae, Dipsadinae). Dissertação de mestrado em Ciências Biológicas (Zoologia). Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional. 146p.
- MATHWORKS. 1994. Matlab for Windows 4.2c1. Mathworks, Inc., Natick, Massachusetts, U.S.A.

- 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.
- MCDIARMID, R. W.; TOURÉ, T. & SAVAGE, J. M. 1996. The proper name of the Neotropical tree boa often referred to as *Corallus enydris* (Serpentes: Boidae). **J. Herpetol.** 30: 320–326.
- 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.
- MICHENER, C. D. & SOKAL, R. R. 1957. A quantitative approach to a problem in classification. **Evolution** 11:130–162.
- MERREM, B. 1790. **Beytraege zur Geschichte der Amphibien**. Zweytes Heft. Verlagshandlung der Gelehrten, Leipzig. p.13–19.
- MERREM, B. 1821. **Beitraege zur Geschichte der Amphibien**. Drittes Heft. G. D. Baedeker, Essen. p. 42–43.
- MORAIS, F. L. 2006. Carotenóides: características biológicas e químicas. **Trabalho final de curso de especialização em qualidade de alimentos**. Universidade de Brasília. Brasília. 70p.
- MORELLATO, L. P. C., & HADDAD, C. F. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest1. **Biotropica**. 32(4b): 786 – 792.
- MURPHY, J. B., BARKER, D. G. & TRYON, B. W. 1978. Miscellaneous notes on the reproductive biology of reptiles. 2. Eleven species of the family Boidae, genera

- Candoia*, *Corallus*, *Epicrates* and *Python*. **Journal of Herpetology**, 12(3): 385-390.
- MYERS, C.W. & CADLE, J. E. 2003. On the snake hemipenis, with notes on *Psomophis* and techniques of eversion: a response to Dowling. **Herpetological Review** 34(4):295–302.
- NEFF, N. A. & MARCUS, L. F. 1980. A survey of multivariate methods for systematic. American Museum of Natural History. New York: [publicação interna].
- NICÉFORO-MARIA, H. 1942. Los ofidios de Colombia. **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**. 5: 84–101.
- NOONAN, B. P., & CHIPPINDALE, P. T. 2006. Dispersal and vicariance: the complex evolutionary history of boid snakes. **Molecular phylogenetics and evolution**. 40(2), 347–358.
- NUNES, P. M. S.; FOUQUET, A.; CURCIO, F. F.; KOK, P. J. R.; RODRIGUES, M. T. 2012. Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 166: 361–376.
- OKEN, L. 1816. **Lehrbuch der Naturgeschichte**. Dritter Theil Zoologie, Zweite Abtheilung: Fleischthiere. C. H. Reclam, Leipzig. p. 277.
- PASSOS, P.; CHIESSE, A.; TORRES-CARVAJAL, O. & SAVAGE, J. M. 2009. Testing species boundaries within the *Atractus occipitoalbus* complex (serpentes: dipsadidae). **Herpetologica**, 65(4): 384–403.

- PASSOS, P., FERNANDES, D. S., & BORGES-NOJOSA, D. M. (2007). A new species of *Atractus* (Serpentes: Dipsadinae) from a relictual forest in northeastern Brazil. **Copeia**. 2007(4): 788–797 .
- PASSOS, P. & FERNANDES, R. 2009. Revision of the *Epicrates cenchria* complex (Serpentes: Boidae). **Herpetological Monographs**, 22:1–30.
- PASSOS P.; FERNANDES, R. & PORTO, M. 2005. Geographical variation and taxonomy of the snail-eating snake *Dipsas albifrons* (Sauvage, 1884), with comments on the systematic status of *Dipsas albifrons cavalleiroi* Hoge, 1950 (Serpentes: Colubridae: Dipsadinae). **Zootaxa**. 1013: 19–34.
- PASSOS, P.; KOK, P. J. R.; ALBUQUERQUE, N. R. & RIVAS, G. A. 2013. Groundsnakes of the lost world: a review of *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae) from the Pantepui Region, Northern South America. **Herpetological Monographs**. 27: 52–86.
- PASSOS, P. & PRUDENTE, A. L. C. 2012. Morphological variation, polymorphism, and Taxonomy of the *Atractus torquatus* complex (Serpentes: Dipsadidae). **Zootaxa** 3407: 1–21.
- PÉREZ-SANTOS, C. & MORENO, A. G. 1988. **Ofidios de Colombia**. Monografia VI, Museo Regionale do Scienze Naturali, Torino. 520p.
- PESANTES, O. S. 1994. A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. **Journal of Herpetology**, 28: 93–95.
- PETERS, J. A. 1964. **Dictionary of Herpetology. A brief and meaningful definition of words and terms used in herpetology**. Hafner, New York, 492p.

- PETERS, J. A. & B. OREJAS-MIRANDA. 1970. Catalogue of the neotropical squamata: Part I. Snakes. **Bull. U.S. Natl. Mus.** 297:1–347.
- PIZZATTO, L.; ALMEIDA-SANTOS, S. M.; MARQUES, O. A. V. 2007. Biologia reprodutiva de serpentes brasileiras. *In*. NASCIMENTO, L. B.; OLIVEIRA, M. E. (eds) 2007. **Herpetologia no Brasil II**. Sociedade Brasileira de Herpetologia. 201–221.
- PIZZATTO, L. & MARQUES, O. A. V. 2007. Reproductive ecology of Boine snakes with emphasis on Brazilian species and a comparison to Pythons. **South American Journal of Herpetology**. 2(2): 107–122.
- PIZZATTO, 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 (2009): 533–544.
- 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.
- POWELL, R.; HENDERSON, R. W.; ADLER, K.; & DUNDEE, H.A. 1996. An annotated checklist of West Indian amphibians and reptiles. **Contributions to West Indian herpetology: a tribute to Albert Schwartz**. 51–93.
- PRICE, R. M. 1982. Dorsal snake scale microdermatoglyphics: Ecological indicator or taxonomic tool? **Journal of Herpetology**, 16:294–306.
- PRICE, R. M. & KELLY, P. 1989. Microdermatoglyphics: basal patterns and transition zones. **Journal of Herpetology**, 23:244–261.
- PRUDENTE, A. L. C. & PASSOS, P. 2010. New cryptic species of *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae) from Brazilian Amazonia. **Copeia** 3:397-404.

- PUERTO, G. & HENDERSON, R. W. 1994. Ecologically significant distribution records for the common tree boa (*Corallus enydris*) in Brasil. **Herpetol. Nat. Hist.** 2(2):89–91.
- PYRON, R. A.; BURBRINK, F. T. & WIENS, J. J. 2013a. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. **BMC Evolutionary Biology**. doi:10.1186/1471-2148-13-93. p. 13:93.
- PYRON, R. A.; KANDAMBI, H. K. D.; HENDRY, C. R.; PUSHPAMAL, V.; BURBRINK, F. T. & SOMAWEERA, R. 2013b. Genus-level phylogeny of snakes reveals the origins of species richness in Sri Lanka. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 66 (2013): 969–978.
- QUANTUM GIS DEVELOPMENT TEAM. 2013. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
- RAMOS, L. O. 2012. Microdermatografia de escamas dorsais da Família Boidae (Squamata: Serpentes). **Dissertação de mestrado em Ciências Biológicas (Zoologia)**. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional. 189p.
- REIS, S. F.; PESSÔA, L. M.; STRAUSS, R. E. 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. **Rev. Brasil. Genet.** 13(3): 590–520.
- REUSS, A. 1834. Zoologische Miscellen, Reptilien. Ophidier. **Mus. Senckenbergianum** 1: 127–162.
- REYNOLDS, R. G.; NIEMILLER, M. L.; HEDGES, S. B.; DORNBURG, A.; PUENTE-ROLÓN A. R. & REVELL, L. J. 2013. Molecular phylogeny and

- historical biogeography of West Indian boid snakes (*Chilabothrus*). **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 68 (2013): 461–470.
- RIVAS, J. A.; MUÑOZ, M. C.; BURGHARDT, G. M. & THORBJARNARSON, J. B. 2007. Sexual size dimorphism and mating system of the Green Anaconda (*Eunectes murinus*). In: HENDERSON, R.W. & R. POWELL. (eds.) 2007. **Biology of Boas and Pythons**. Eagle Mountain Publ. Utah. pp. 312–325.
- ROZE, J. A. 1966. **La taxonomía y zoogeografía de los ofídios en Venezuela**. Univ. Central de Venezuela, Caracas. 362p.
- SCHLEGEL, H. 1837. **Essai sur la Physionomie des Serpens**. J. Kips, J. Hz. et W. P. Van Stockum, La Haye: 362–401.
- SCHNEIDER, J. G. 1801. **Historiae amphibiorum naturalis et literariae. Fasciculus Secundus continens Crocodilos, Scincos, Chamaesauras, Boas, Pseudoboas, Elapes, Angues, Amphisbaenas et Caecilias**. Fried. Frommann, Jenae. p. 259.
- SCHWARZ, A. & HENDERSON, R. W. 1991. **Amphibians and reptiles of the West Indies: descriptions, distributions and natural history**. Univ. Press of Florida. 720p.
- SEBA, A. 1734. **Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio, et iconibus artificiosissimis expressio, per universam physices historiam**. Tom. 1. Janssonio–Waesbergios, & J. Westinium, & G. Smith, Amstelaedami. p. 89.
- SEBA, A. 1735. **Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio, et iconibus artificiosissimis expressio, per universam physices historiam**.

- Tom. 2, Janssonio–Waesbergios, & J. Westinium, & G. Smith, Amstelaedami. p. 18.
- SENTZEN, U. I. 1796. Ophiologische Fragmente. **Meyer's Zool. Arch.** 2:49–74.
- SHAW, G. 1802. **General Zoology or systematic natural history. Amphibia.** 3. Part 2. Thomas Davison, London.
- SHINE, R. A. 1978. Growth rates and sexual maturation in six species of Australian elapid snakes. **Herpetologica** 34:73–79.
- SHINE, R. A. 1993. Sexual dimorphism. *In*: Seigel, R. & Collins, J. (Eds). **Snakes: Ecology and behavior.** New York: McGraw–Hill: 49–86.
- SHINE, R. A. 1994. Dimorphism in Snakes Revisited. **Copeia**, 1994(2): 326–346
- SHINE, R. A.; OLSSON, M. M.; LEMASTER, M. P.; MOORE, I. T. & R. T. MASON. 2000. Are snakes right-handed? Asymmetry in hemipenis size and usage in gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*). **Behavioral Ecology** 11:411–415.
- SHINE, R., & HARLOW, P. S. 1998. Ecological divergence among sympatric colour morphs in blood pythons, *Python brongersmai*. **Oecologia**, 116(1-2): 113–119.
- SMITH, H. M. & GRANT, C. 1958. New and noteworthy snakes from Panama. **Herpetologica** 14:207-215.
- SPJØTVOLL, E. & STOLINE, M. R. 1973. An extension of the t-methods of multiple comparisons to include the cases with unequal sample sizes. **Journal of American Statistics Association.** 68:975–978.
- STAFFORD, P. J., & HENDERSON, R. W. 1996. **Kaleidoscopic tree boas: the genus Corallus of tropical America.** Krieger Publ. Co., Malabar. 86p.

- STATSOFT, INC. 2004. **Statistica for windows (data analysis software)**. Version 7. Tulsa, Oklahoma, E.U.A. Disponível em: <www.statsoft.com>.
- STATSOFT, INC. 2013. **Electronic Statistics Textbook**. Tulsa, Oklahoma, E.U.A. Disponível em: <<http://www.statsoft.com/textbook/>>.
- STEJNEGER, L. 1901. An annotated list of batrachians and reptiles collected in the vicinity of La Guaira, Venezuela, with descriptions of two new species of snakes. **Proc. U.S. Natl. Mus.** 24:179–192.
- STIMSON, A. F. 1969. Liste der renzenten Amphibien und Reptilien. Boidae (Boinae + Bolyeridae + Loxoceminae + Pythoninae). **Das Tierreich**. 89.
- STRAUSS, R. E. 1985. Static allometry and variation in body form in the South American catfish genus *Corydoras* (Callichthyidae). **Syst. Zool.**, 34: 381–396.
- STULL, O. G. 1935. A checklist of the family Boidae. **Proc. Boston Soc. Nat. Hist.** 40:387–408.
- TABARELLI, M; PINTO, L. P.; SILVA, J. M. C.; HIROTA, M. M. & BEDÊ, L. C. 2005. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. **Megadiversidade**. 1(1):132–138.
- 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.

- UZZELL, T. 1973. A revision of lizards of the genus *Prionodactylus*, with a new genus for *P. leucostictus* and notes on the genus *Euspondylus* (Sauria, Teiidae). **Postilla**. 159: 1–67.
- VANZOLINI, P. E.; RAMOS-COSTA, A. M. M. & VITT, L. J. 1980. **Répteis das Caatingas**. Academia Brasileira de Ciências. 161p.
- VITT, L. J. & CALDWELL, J. P. 2009. **Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles**. 3^aed. Academic Press. 720p.
- WAGLER, J. G. 1824. **Serpentum brasiliensium species novae ou Histoire naturelle des especes nouvelles de serpens, recueillies et observées pendant le voyage dans l'intérieur du Brésil dans les années 1817, 1818, 1819, 1820, exécuté par ordre de Sa Majesté le Roi de Bavière, publié par Jean de Spix (...), écrite d'après les notes du voyageur par Jean Wagler (...)**. Franc. Seraph. Hübschmanni, Monachii.
- WAGLER, J. G. 1830. **Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugthiere und Vogel**. J. G. Cotta, München, Stuttgart und Tübingen. p. 167.
- WALLIN, L. 2005. **Catalogue of type specimens. 4. Linnaean specimens. ver. 6**. Uppsala University, Museum of Evolution, Zoology section. Uppsala, Sweden.
- WHEELER, W. D. 2012. **Systematics: A Course of Lectures**. Wiley-Blackwell, Oxford, 426p.
- WHITHWORTH, A. & BEIRNE, C. 2011. **Reptiles of the Yachana Reserve**. Global Vision. 130p.
- WIENS, J. J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. **Systematic Biology**, 44(4):482–500.

- WILSON, D.; HEINSOHN, R. & ENDLER, J. A. 2007. The adaptive significance of ontogenetic colour change in a tropical python. **Biology letters**. 3(1): 40–43.
- WÜSTER, W & COX, M. J. 1992. Defensive hemipenis display in the Kukri Snake *Oligodon cyclurus*. **Journal of Herpetology**, 26(2): 238–241.
- ZAHER, H. 1999. Hemipenial morphology of the South American Xenodontinae snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubriod hemipenes. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 240: 1–168.
- ZAHER, H. & PRUDENTE, A. L. C. 1999. Intraspecific variation of the hemipenis in *Siphlophis* and *Tripanurgos*. **Journal of Herpetology** 33, 698–702.
- ZAHER, H. & PRUDENTE, A. L. C. 2003. Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: A response to Dowling. **Herpetological Review**, 34 (4): 302–307.
- ZAR, J. H. 2010. **Biostatistical Analysis**. 5^a ed. Prentice-Hall, Nova Jersey. 944p.

APÊNDICE I – Material Examinado

PAÍS: UNIDADE FEDERAL: Município (Localidade) ACRÔNIMO NÚMERO

Exemplares marcados com (*) foram examinados pelo Dr. Henderson e com (**) pela Dra. Guedes.

SEM PROCEDÊNCIA: USNM 12501*; **BOLÍVIA:** **COCHABAMBA:** AMNH 6776*; **EL BENI:** Vaca Diéz (Tumi Chucua) USNM 280358*, USNM 280359*, USNM 280360*, USNM 280361*, USNM 280362*, USNM 280363*, USNM 280364*, USNM 280365*, USNM 280366*, USNM 280367*, USNM 280368*, USNM 280369*, USNM 280370*; **LA PAZ:** Tumupasa AMNH 22448*; **PANDO:** Manao (extremo NE; Rio Abunã com Madeira) UMMZ 56865*; Nicolás Suárez (23km S de Cobija) USNM 281762*, USNM 281763*; **SANTA CRUZ:** Chiquitos (Rio San Julian) CMNH 2755*; El Porton CMNH 34845*; Santa Cruz: Ichilo (Buena Vista) AMNH 36011*, CMNH 2756*, UMMZ 60642*, UMMZ 60643*, Sara BMNH 1904.10.29.3*, CMNH 2837*, (Rio Colorado) CMNH 2950*, CMNH 2951*. **BRASIL:** **SEM PROCEDÊNCIA:** LPHA 28, UFBA 1415, USNM 449*, ZUFRJ 1145, ZUFRJ 1323, ZUFRJ 847, ZUFRJ 848, ZUFRJ 849, ZUFRJ 852; **AC:** Alto Purus MZUSP 2500, Feijó (Rio Jupari) CCBN 325; Marechael Thaumaturgo (Reserva Extrativista Auto Juruá, Rio Juruá) CCBN 001; Porto Walter MZUSP 7356, (Rio Juruá) MPEG 19651, MPEG 19653; Rio Branco CCBN 416, CCBN 419; (Chácara de Jesus, estrada do Quixadá, km 03) CCBN 364, (Parque Zoobotânico, Univ. Fed. Do Acre, Campus Rio Branco) CCBN 106; Santa Rosa do Purus (Parque Estadual Chandless) CCBN 428; Senador Guimard (Fazenda Experimental Catuaba) CCBN 425; Tarauacá (Reserva

Extrativista Riozinho da Liberdade) UFACF 738, UFACF 747, UFACF 766; (Rio Juruá) MPEG 20401, MPEG 20402. **AL:** São Miguel dos Campos MNRJ 3957, Campo Alegre MZUSP 17291. **AM:** Balbina FUNED 896, FUNED 897, FUNED 898; Boca do Acre CHUNB 59354, CHUNB 59355; Coari (Porto Urucu) MPEG 22201, MPEG 22203, MPEG 22204, MPEG 23567, MPEG 23627; Humaitá CHUNB 33907; Itacotiara (Rodovia AM-010) MPEG 23768; Jutai (Rio Mutum, Cujubim) MPEG 24621; Manaus MNHN 1892-298*; Manicoré (Fazenda Passo Formoso) MPEG 20842, Novo Airão (Parque Nacional do Jaú) MPEG 24371; Presidente Figueiredo MPEG 17385, MPEG 17398, MPEG 17467, (Margem esquerda do Rio Uatumã) MPEG 17393, (UHE Balbina) MPEG 17455, MCP 2870, Tefé (Est. Ecológica Mamirauá, Rio Solimões) MPEG 18753; Uarini MPEG 18833; (Rio Maues) IBSP 78867; (Estrada de Humaitá – Porto Velho) MNRJ 4528, MNRJ 4529; (Rio Ituxi) MPEG 20403, MPEG 20404; (Cabeceira do Rio Urucu) MZUSP 10525, MZUSP 10526; (Barreira do Matupiri, Rio Madeira) MZUSP 5911. **AP:** Macapá CHUNB 3809, MNRJ 3021, Manzagão CHUNB 56731, CHUNB 56730, (Rio Maracá) MPEG 23303, MPEG 23304, (Projeto Amapari) MPEG 19935; Serra do Navio MPEG 19678; (Reserva DNERU, Posto 2, Rio Tracajatuba) MPEG 345; (Rio Maracá, Boca do Igarapé Camaipi) MZUSP 11715, MZUSP 11721, MZUSP 11722; (Aldeia dos Índios Uaça) MZUSP 1962. **BA:** SEM PROCEDÊNCIA BMNH 62.11.23.49*; Almadina MZUESC 3934; Arataca MZUESC 1732; Aurelino Leal CZGB 2111; Barra do Rocha MZUESC 592; Barreira Saco UMMZ 108821*; Barro Preto CZGB 929; Belmonte CZGB 2511; Boa Nova MZUESC 5397; Camacã MZUESC 6131; Camamu UFBA 644, UFBA 648, UFBA 652, UFBA 653; Canavieiras CZGB 1620; Coaraci MZUESC 8791; Dário de Meira CZGB 3345; Floresta Azul CZGB 3638; Gongogi CZGB 2177; Guanambi IBSP 53398**; Guaratinga MZUESC 931; Ibicarai MZUESC 5498; Ibiraba MZUSP 10036;

Ibirapitanga MZUESC 991; Ibirataia MZUESC 4689; Igrapiúna MZUESC 1432; Iguaí MZUESC 8547; Ilhéus MZUESC 4056, CZGB 355; Itabela CZGB 6972; Itabuna CZGB 3539; Itacaré CZGB 607; Itagibá CZGB 9295; Itaju da Colônia CZGB 2010; Itajuípe CZGB 853; Itamaraju MZUESC 791; Itapebi MZUESC 774; Ituberá MZUESC 1088; Jaguaquara CZGB 6894; Jequie CZGB 4739; Jussari CZGB 4222; Manaína–Anguera MZUEFS 389**; Maraú CZGB 5354; Mascote CZGB 332; Mucuri CZGB 7558; Mutuipe MZUESC 1469; Nova Ibia MZUESC 7529, Pau Brasil MZUESC 8953, Porto Seguro CZGB 8723, Ruy Barbosa IBSP 45953**, Santa Luzia CZGB 788, São José da Vitória CZGB 775, Trancoso MNRJ 24097, Ubatã MZUESC 6338, Uruçuca CZGB 2279, Xique–xique IBSP 40318**. **CE:** Crato CHUNB 64747, CHUNB 64748, CHUNB 64749, CHUNB 64750, IBSP 20015**; Jardim (Linha de Transmissão São João do Piauí) CHUNB 56914; Jatí IBSP 75990**; Ubajara IBSP 77056**. **ES:** SEM LOCALIDADE FUNED 826, MNRJ 1450, MNRJ 1532; Afonso Claudio FUNED 49, FUNED 52, FUNED 53, FUNED 54, FUNED 55; Cariacica (Represa da Reserva Biológica de 2 bocas) MNRJ 14007, MNRJ 14008; Colatina FUNED 522; Guarapari MNRJ 23360, (Rodovia do Sol) MBML 2141, MBML 2142, MBML 2812; Linhares (Povoação Cabruca) MBML 719, (Estrada Pontal, Mata Remanescente) MBML 868, (Fazenda Lagoa Suruaca, Pontal do Ipiranga) MBML 893, (Fazenda Caporanga, Povoação Linhares) MBML 2133, (Flona Goytacazes) MNRJ 24068; Praia das Neves (Região Portuária) PUCMG 3734; Presidente Kennedy MNRJ 19323; Santa Leopoldina (Rio da Prata) MBML 861; Santa Teresa MNRJ 1449, (Santo Antonio da Penha) MBML 494, (Encantado, Propriedade Sete Irmãos) MBML 1135; Vitória (Restinga de Camburi) MBML 1931, (Alto Fradinho, Próximo a encosta da pedra dos dois olhos) MBML 1840; (Boa Sorte) MNRJ 8870. **GO:** Colinas do Sul (UHE Serra da Mesa) MZUSP 16171; Minaçu (UHE Cana Brava) CHUNB 29852, CHUNB 29853, CHUNB

29854, CHUNB 29855, MCP 13035; MCP 13420, MCP 13421, (UHE Serra da Mesa) MCP 12009, MCP 12025; Serra da Mesa MNRJ 4800, MNRJ 4860, MNRJ 4861. **MA:** Araioses (Ilha das Canárias, igarapé Guirindó) CZDP (J2) .0004; Arari (Gancho do Arari, BR 222) MPEG 13547, MPEG 14636, MPEG 14637, MPEG 14638, MPEG 15024; Bacabal MPEG 16449; Carolina CHUNB 52148, UFBA 2253, (UHE Estreito) MPEG 24719; Centro Novo do Maranhão MPEG 24364; Estreito MPEG 24718, MPEG 24720, MZUSP 18757; Nova Vida (25km do Rio Gurupi – BR316) MPEG 10223, MPEG 14784, MPEG 14785, MPEG 14786, MPEG 15297, MPEG 15298, MPEG 16211; Paruá MPEG 15048, (BR 316) MPEG 10834, MPEG 12019, MPEG 12020; Puraqueú MPEG 15696; São Luís (Ponta da Madeira) MNRJ 17481; (Posto indígena Awa. Reserva Indígena Caru) MPEG 18294. **MG:** Além Paraíba (UHE Simplício) MNRJ 21160; Berilo (UHE Irapé) PUCMG 2333, PUCMG 2334, PUCMG 896; Caparaó (Pedra Roxa, próximo ao Parque Nacional Caparaó) MBML 2104; Lavras FUNED 2039, FUNED 2040; Marlieria (Parque Estadual do Rio Doce) MZUFV 718, MZUFV 741, MZUSP 20062; Mocambinho MZUFV 998; Nova Ponte MZUFV 1016; Visconde do Rio Branco MZUFV 319. **MT:** Norte do Mato Grosso (sem localidade) MNRJ 4036, MNRJ 4037, MNRJ 4038, MNRJ 4039; Alta Floresta MPEG 18738, (Baixo Rio Cristalino) CHUNB 47111; Aripuanã UFMT 974, MZUFV 1507, MZUFV 1813, UFMT 6666, UFMT 6852, UFMT 7370; Barra do Garças UFMT 8273; Chapada dos Guimarães CHUNB 15396, CHUNB 15397, CHUNB 15398, CHUNB 15399, CHUNB 15400, CHUNB 15401, CHUNB 15402, CHUNB 15403, CHUNB 15404, CHUNB 15405, CHUNB 15406, CHUNB 15407, CHUNB 15408, CHUNB 17493, CHUNB 17494, CHUNB 30501, CHUNB 35991, UFMT 1706, UFMT 1707, UFMT 2391, UFMT 2392, UFMT 2393, UFMT 2396, UFMT 2397, UFMT 476, UFMT 615, (Rios Casca, Manso, Quilombo e Palmeiras) CHUNB 55248, CHUNB 55235, CHUNB

55243, CHUNB 55249, CHUNB 55244, CHUNB 55241, CHUNB 55245, CHUNB 55234, CHUNB 55233, (UHE Manso) MNRJ 9827, MZUSP 13855; Cláudia UFMT 3896; Colíder (UHE Colíder, Rio Teles Peres) UFRGS 6049; Colniza UFMT 7759; Cotriguaçu UFMT 8910; Juína UFMT 5740; Nova Ubiratã UFMT 5220; Nova Xavantina (Campus UNEMAT e Rio Noidore; Margem direita do rio Noidore) CHUNB 63634; Paranaitá UFMT 7287, (Rio Teles Pires) ZUEC 3264; Porto Estrela UFMT 8335; Sorriso MCP 12870; Tangará da Serra UFMT 7490; Vale de São Domingos UFMT 2400, UFMT 2401; Vila Bela da Santíssima Trindade (LT Madeira) MZUSP 19816; (Rio Manissauá–Miçu (afluente do Xingú)) MNRJ 2951. **PA:** Abaetuba MPEG 18259; Acará MPEG 19383; Almeirim MPEG 23710; Altamira CHUNB 57198, (50 km S de cachoeira de espelho) USNM 303482*, (Belo Monte) MPEG 23100; Alveiro LPHA 1263; Anajás (Ilha do Marajó) MPEG 19336; Ananindeua MPEG 1504; Apeú MPEG 2728; Augusto Corrêa MPEG 1076; Barbacena KU 128090*, KU 129869*; Belém ZUFRJ 180, (MPEG: Av. Perimetral) MPEG 21077; Belterra LPHA 4210, LPHA 5654; Benevides MPEG 18921; Bragança MPEG 2239; Breves (Ilha de Marajó) MPEG 18801; Canãa dos Carajás MPEG 20614; Capitão Poço MPEG 14866; Conceição do Araguaia MPEG 19934; Goianésia do Pará CHUNB 67072; Itaituba (Maloquinha) MCP 4457, (Miritituba) MPEG 24445, (Pimental) MZUSP 19560; Jacareacanga UFMT 8526; Juruti (Rio Mamuru) MPEG 23753; Marabá MPEG 23819, (Reserva Biológica do Tapirapé) MZUSP 17447, MZUSP 17448, MZUSP 17508, MZUSP 17509; Medicilândia CZGB 1969; Melgaço MPEG 21790; Moju (Estação Experimental da Embrapa) MPEG 24934; Muaná KU 140150*; Nova Timboteua MPEG 19268; Novo Progresso CHUNB 57196; Novo Repartimento CHUNB 42342; Oriximiná MPEG 19769, MPEG 19939, MPEG 23781, MPEG 24008, (Flona Saracá–Taquera, Porto Trombetas) MNRJ 15004, MNRJ 16813, MPEG 21704, PUCMG 2642;

Ourém MPEG 1254; Pacajá CHUNB 42343; Palestina do Pará (Porto Jarbas Passarinho, Rio Araguaia) MPEG 11772; Paragominas MPEG 25164; Parauapébas (Barragem do Pera) MPEG 22900; Piçarra MNRJ 16064; Portel (Caxiuanã, PPBIO) MPEG 23141; Salinópolis MPEG 19713, Salvaterra (Ilha de Marajó) MPEG 18636; Santa Bárbara do Pará MPEG 19026; Santarém AMNH 2839*, AMNH 2840*, LPHA 294, LPHA 32, LPHA 395, MPEG 19093; São Félix do Xingu (Fazenda Cascatinha) MPEG 19561; Senador José Porfírio MPEG 24995; Terra Santa (Igarapé Xingu, Comunidade Maracanã) MNRJ 17960, MNRJ 18951, Tome-Açú MPEG 21310; Tucuruí MPEG 18920; Vigia MPEG 8556; Viseu MPEG 15945; Vitória do Xingú (Belo Monte) MPEG 19985. **PB:** Araruna MZUSP 20262; Areia MNRJ 20310; Campina Grande MNRJ (AL) 5494. **PE:** Cabo de Santo Agostinho (Reserva do Gurjaú) UFPE s/n. **PI:** Mutuns, Ilha Grande CZDP (J2) 0032; Teresina CHUFPB 4476, IBSP 49773**. **PR:** SEM PROCEDÊNCIA USNM 76386*, USNM 76387*. **RJ:** Angra dos Reis MNRJ 4526, MNRJ 8348, MNRJ 8869; Barra de São João (Casimiro de Abreu) MNRJ 13127, MNRJ 19167; Barro Branco MNRJ 397; Cachoeiras de Macacu MNRJ 18550, MNRJ 19973; Casimiro de Abreu MNRJ 19824; Duque de Caxias MNRJ 9233, (Parque Natural da Taquara) MNRJ 19604; Guapiaçu (Reserva Ecológica de Guapiaçu) MNRJ 19231; Guapimirim MNRJ 12230, MNRJ 8872; Ilha Grande (Praia Preta) MNRJ 24212; Itaguaí MNRJ 13267; Mage MNRJ 23263; Mangaratiba (Reserva Rio das Pedras) MNRJ 16442; Maricá MNRJ 13030, MNRJ 8026; Nova Friburgo MNRJ 8804, MNRJ 8865; Nova Iguaçu MNRJ 2711; Rio Bonito MNRJ 4527; Rio de Janeiro MNRJ 4530, (Gávea) BMNH 1910.5.4.19*, (Serra do Mendanha) MNRJ 20376; São João da Barra (Porto do Açó) MNRJ 17438, (Restinga de Iquiapará) MNRJ 20065; Silva Jardim MNRJ 4784; Três Rios (Área da PCH Santa Fé) MNRJ 15586; Xerém ZUFRJ 546. **RN:** Galinhos (Ilha da Amarra Negra) IBSP 58694**. **RO:** Alta Floresta do Oeste UFMT

7026; Alto Alegre dos Parecis UFMT 7044; Alto Paraíso MZUSP 8356; Ariquemes MNRJ 23287; Cachoeira de Nazaré (Rio Machado) MZUSP 9036; Calama MZUSP 5898; Cerejeiras CHUNB 50784; Guajará-Mirim CHUNB 21990, (Pq Estadual Guajará-Mirim) MPEG 19523; Monte Negro MZUESC 4614; Pimenta Bueno MPEG 19387; Porto Velho MCP 3779, MCP 3882, MNRJ 3029, MPEG 17942, UMMZ 56857*, (Reserva Extrativista Jaci-Paraná) CHUNB 33814, CHUNB 33815; Porto Velho (UHE Jirau (margem direita do rio Madeira)) MZUSP 19507, MZUSP 19508, (UHE Samuel) MCP 4271, MCP 4273, MCP 4274. **RR:** Sem procedência MNRJ 20782, Cararara (Vila do Caicubi, Rio Jufari) MZUSP 19657, MZUSP 19659, MZUSP 19658; Apiaú (Colônia de Apiaú: Igarapé Serrinha) MZUSP 9245, MZUSP 9771; Santa Maria do Boiaçu MZUSP 10327; Ilha de Maracá MZUSP 10895; Apiaú MZUSP 10697; Ilha de Maracá MZUSP 9267, USNM 302375*. **SE:** Mun. Capela (Refúgio de Vida Silvestre Mata do Junco) UFS C -521. **SP:** Bertioga (Praia de Boracéia) MZUSP 15261, MZUSP 15262, (Praia de Guaratuba) MZUSP 5529; Iguape (Juréia) ZUEC 723; Peruíbe IBSP 81268, IBSP 81573; São Bernardo do Campo IBSP 83826. **TO:** Aliança dos Tocantins CHUFPB 4477; Babaçulândia MZUSP 12667; Caseara CHUNB 13896, CHUNB 14004, (Parque Estadual do Cantão) CHUNB 45357, CHUNB 45358, CHUNB 45359; Goiatins MNRJ 14554; Lajeado e Miracema do Tocantins (UHE Luis Eduardo Magalhães) UFG 500, Lajeado e Miracema do Tocantins (UHE Luis Eduardo Magalhães) UFG 501, UFG 502, UFG 503, (UHE Luis Eduardo Magalhães) MZUSP 14627, MZUSP 14649; Palmas CHUNB 14689, CHUNB 21969; Peixe CHUNB 12499, MZUSP 12027, (UHE Peixe Angical) CHUNB 52497, CHUNB 52498, MZUSP 15503, MZUSP 15504, MZUSP 15505; Pium (Centro de Pesquisa Cambuçú) CHUNB 24748.

COLÔMBIA: **AMAZONAS** Leticia FMNH 81928*, FMNH 83603*; Tarapaca CAS 135344*; **CAQUETA** (Rio Macaya) FMNH 69654*; **META** La Macarena (Rio

Guayabero) MZUSP 6110, San Juan de Arama (Los Micos) FMNH 81308*, FMNH 81309*; **VAUPÉS** (Wacará) UTA 3780*. **EQUADOR: MORONA – SANTIAGO** Cusuime, Rio Cusuime (60km airline SE) AMNH 113638*, **PASTAZA** (Paracachi, Rio Curaray) USNM 204091*; (Rio Chambo, reg. do Rio Pastaza) AMNH 49136*; (Rio Pindo, prox. Rio Tigre) USNM 204092*; (Rio Rytuna, tributário do Rio Babonaza) USNM 204093*; Sarayacu (Rio Bobonaza) USNM 204090*; **SUCUMBINOS** Limoncocha KU 98607*, UIMNH 61195*, (Cuyabeno) UIMNH 61194*; Santa Cecília KU 148282*. **GUIANA: BERBICE:** BMNH 1946.1.10.43*, (Dubulay Ranch) AMNH 140232*, AMNH 140233*, AMNH 140234*; **CUYUNI–MAZARUNI:** (Floresta próx. à Penitenciária Mazaruni) BMNH 1934.11.1.112*, Kartabo AMNH 67869*, FMNH 14838*; **DEMERARA–MAHAICA:** Georgetown FLMNH 76141*; Kosu Kosu Creek (Rio Demarara) UMMZ 77819*; Timehri (Aeroporto Internacional Ceddi Jagan (Atkinson Airport)) USNM 166830*; **ILHAS ESSEQUIBO–DEMERARA OCIDENTAL:** (Rio Demerara) BMNH 1929.7.13.6*; **MAHAICA–BERBICE:** (Leste de Demerara; Costa Oeste de Berbice; Abary R., 50 mi. de Georgetown) USNM 141763*, USNM 145462*, USNM 145463*, USNM 145464*, USNM 145465*, USNM 145466*, USNM 145467*, USNM 145469*, USNM 145469*, USNM 145470*, USNM 145471*, USNM 145472*; **POMEROON–SUPENAAM:** Coomoka (Rio Moruca) UMMZ 55859*; **PORTARO–SIPARUNI:** (Região do Rio Kuribrong) MZUSP 20202. **GUIANA FRANCESA:** Sem procedência: MNHN 1903–232*, MNHN 1955–44*, MNHN 1978–2548*, MNHN 1986–161*, MNHN 1986–574*; Acarouany MNHN 1989–95*; Cayenne MNHN 5548*. **PERU: CUZCO:** Quince mil (102 km Oeste de Quincemil) LSUMZ 27355*; Rio Comercio USNM 60693*, Rio Cosereni USNM 60694*; **Loreto:** (Cabeceira do Rio Ucayali) AMNH 71163*, (Isla Lupuna) AMNH 56100*; (Rio Maniti; 50 km sul de Iquitos) USNM 197251*; (Rio

Moman, tributário esquerdo do Rio Nonay) USNM 197254*; (Rio Ucayali) FMNH 4009*, FMNH 4010*, Alto Amazonas (Rio Potro) FMNH 109812*, FMNH 109813*; Estirón (Rio Anpiyacu) MZUSP 4389; Indiana TCWC 44602*; Iquitos TCWC 41403*, TCWC 44603*, USNM 197249*, (Centro Union) TCWC 41404*, TCWC 42072*, TCWC 44605*, (Morropon) TCWC 41398*, TCWC 41399*, TCWC 42070*; (Rio Itaya) AMNH 54351*; (Santa Luisa, Rio Nanay) FMNH 109809*, FMNH 109810*, FMNH 109811*, FMNH 109814*, FMNH 45634*, KU 159738*; Mishana TCWC 42075*, USNM 197247*, USNM 197248*; Orellana AMNH 54611*; Pampa Hermosa (Rio Cushabatay) AMNH 53547*, AMNH 53583*, AMNH 53808*, AMNH 55426*; Rio Yanayacu (Sul do Rio Amazonas) USNM 197252*, USNM 197253*; Roabaya (Rio Ucayali) AMNH 52891*, AMNH 53106*; Santa Mara (Rio Napo) USNM 197250*; Ucayali (Lago Yarinacocha) FMNH 45631*, FMNH 45632*, FMNH 45633*, FMNH 56136*, LSUMZ 25401*; Yanamono TCWC 41400*, Yanamono TCWC 41401*; Yanayacu TCWC 42069*; Yurimaguas BMNH 84.2.18.12*; **Madre de Dios:** (Alto Madre de Dios, Salvacion) FMNH 224504*, FMNH 224505*, (Fazenda Erika, Rio Alto Madre de Dios, Salvacion) MVZ 197155*, MVZ 197156*, MVZ 197157*; (Lago Sandoval, Rio Madre de Dios) MVZ 173761*; (Pakitza, ca. 57km Rio Manú) MVZ 197158*, MVZ 197159*; (Rio Curanja) LSUMZ 14583*, LSUMZ 26830*, LSUMZ 26831*, LSUMZ 26832*, Boca Amigo FMNH 81517*, FMNH 81518*; Lago Valencia MVZ 197160*, Puerto Maldonado (15km Leste Puerto Maldonado) KU 204894*, KU 204895*; Selvas del Rio FMNH 40020*, FMNH 40021*; **Puno:** (30 km SSW Pto Maldonado, reserva Tambopata) USNM 222348*; **San Martin:** Huallaga (Chiparana) AMNH 52224*. **SURINAME: COMMEWIJNE:** (plantação Nieuw grond) MCZ 152627*; **MAROWIJNE:** Moengo USNM 64624*, USNM 66867*; Tepoe FLMNH 73146*, UTA 15698*, UTA 15699*; **PARA:** Hanover Savana KU

206414*, Zanderij AMNH 130485*, AMNH 130486*; **PARAMARIBO:** Paramaribo AMNH 8660*, BMNH 1946.4.4.12*, (Jardim Botânico) AMNH 104607*; **SARAMACCA:** Batavia BMNH 1946.4.4.13*; Josikreek MCZ 154829*, MCZ 154830*, MCZ 154831*, MCZ 154832*, MCZ 154833*; **SIPALIWINI:** (próximo ao Sipaliwini Airport) MCZ 152628*, (Zuid River) FMNH 128781*. **VENEZUELA:** **AMAZONAS:** (163 km ESE Pto Ayacucho, Rio Manapiare, San Juan,) USNM 217155*, (32 km Pto Ayacucho) USNM 217156*, USNM 217164*, USNM 217165*; (84 km SSE Esmeralda, 10 km Rio Mavaca) USNM 217153*, USNM 217154*; (Acamp Base Neblina, Rio Mawarinuma) AMNH 133173*, AMNH 133712*; (Rio Pacimani (Marurividi, Estación Climatologia) AMNH 127826*; Esmeralda (56km NNW de Esmeralda, Rio Cunucunuma Belen) USNM 217149*, USNM 217150*, USNM 217151*, USNM 217152*, USNM 217160*, USNM 217161*, USNM 217199*; **BOLIVAR:** (1km E da Ponte Cuyuni) KU 167563*; (50km SE El Monteco, Rio Supamo) USNM 217158*, USNM 162817*.

APÊNDICE II – Lista dos Hemipênes examinados

Acrônimo	Número	Procedência	Hemipênis
CCBN	416	Rio Branco, AC	Dir.
CHUNB	21969	Palmas, TO	Esq.
CHUNB	21990	Guajará–Mirim, RO	Dir.
CHUNB	42343	Pacajá, PA	Dir.
CHUNB	64747	Crato, CE	Esq.
CZGB	355	Ilhéus, BA	Dir.
FUNED	2039	Lavras, MG	Dir.
IBSP	81268	Peruíbe, SP	Esq.
MBML	1135	Santa Teresa, ES	Esq.
MNRJ	3021	Macapá, AP	Esq.
MNRJ	3957	São Miguel dos Campos, AL	Dir.
MNRJ	4530	Rio de Janeiro, RJ	Esq.
MPEG	17393	Presidente Figueiredo, AM	Dir.
MPEG	24720	Estreito, MA	Esq.
MZUSP	20202	Portaro–Siparuni, Guiana	Esq.
UFMT	7490	Tangará da Serra, MT	Esq.

APÊNDICE III – Lista de escamas (*Oberhäutchen*) examinadas.

Acrônimo	Número	Procedência	Material Coletado
CCBN	416	Rio Branco, AC	Dorsal e ventral
CHUNB	21990	Guajará–Mirim, RO	Dorsal
CHUNB	47111	Alta Floresta, MT	Dorsal
CHUNB	64749	Crato, CE	Dorsal e ventral
CZDP j2	0032	Mutuns, Ilha Grande, PI	Dorsal
FUNED	2039	Lavras, MG	Dorsal e ventral
IBSP	81268	Peruíbe, SP	Dorsal e ventral
MCP	13421	Minaçu, GO	Dorsal
MNRJ	15586	Três Rios, RJ	Dorsal
MNRJ	16064	Piçarra, PA	Dorsal
MNRJ	19323	Presidente Kennedy, ES	Dorsal
MNRJ	19973	Cachoeiras de Macacu, RJ	Dorsal
MPEG	23781	Oriximiná, PA	Dorsal e ventral
MZUSP	6110	La Macarena, Meta, Colômbia	Dorsal e ventral
MZUSP	17291	Campo Alegre, AL	Dorsal e ventral
MZUSP	19657	Cararara, RR	Dorsal e ventral
MZUSP	20202	Portaro–Siparuni, Guiana	Dorsal e ventral
UFBA	653	Camamu, BA	Dorsal e ventral
UFBA	2253	Carolina, MA	Dorsal
UFMT	2400	Vale de São Domingos, MT	Dorsal
UFPE	sn	Cabo de Santo Agostinho, PE	Dorsal
ZUEC	723	Iguape, SP	Dorsal

APÊNDICE IV – Lista das Fotografias examinadas para a coloração da íris

autor	fonte	País	UF	Município	Localidade	cor do olho
ACM Dourado	foto do autor	Brasil	PA	Belém		laranja
ACM Dourado	foto do autor	Brasil	PA	Juruti		amarelo
Adriano Maciel	foto do autor	Brasil	PA	Itaituba	Mina do Palito	castanho
Antônio J. S. Argôlo	Argôlo, 2004	Brasil	BA			vermelho
Antônio J. S. Argôlo	Argôlo, 2004	Brasil	BA			laranja
Antônio J. S. Argôlo	Argôlo, 2004	Brasil	BA			vermelho
Breno Hamdan	foto do autor	Brasil	MA	Carolina		amarelo
Breno Hamdan	foto do autor	Brasil	RO	sem proc.		castanho
Carlos José Morais	foto do autor	Brasil	TO		Parque estadual do Cantão	castanho
Christine Strüssmann	Marques et al., 2005	Brasil	MT	Vale São Domingos	UHE Guaporé	castanho
Christine Strüssmann	Marques et al., 2005	Brasil	MT	Vale São Domingos	UHE Guaporé	verde
Daniel Loebmann	foto do autor	Brasil	CE	Ubajara	Sítio do Alemão	castanho
Daniel Loebmann	foto do autor	Brasil	CE	Tianguá		amarelo
Daniel Loebmann	foto do autor	Brasil	CE	Tianguá		amarelo
Daniel Loebmann	foto do autor	Brasil	CE	Ubajara		laranja

Davor Vrcibradic	foto do autor	Brasil	RJ		Régua	laranja
Diego J Santana	foto do autor	Brasil	MT	Aripuanã		laranja
Diego J Santana	foto do autor	Brasil	MT	Aripuanã		verde
Diego Meneghelli	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		castanho
Diego Meneghelli	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		castanho
Diego Meneghelli	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		vermelho
Diego Meneghelli	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		castanho
Drausio H Moraes	foto do autor	Brasil	MT	Aripuanã		amarelo
Fagner Delfim	foto do autor	Brasil	PB	Santa Rita	Japungú	amarelo
Fernando R S da Silva	foto do autor	Brasil	AC		Pq Nacional da Serra do Divisor	castanho
Gisele Wink	foto do autor	Brasil	ES	Praia das Neves		castanho
Giuseppe Puerto	Henderson, 2002	Brasil	SC	Marcílio Dias		amarelo
Giuseppe Puerto	Marques et al., 2001	Brasil	ES	Nova Venécia		amarelo
Glauco Zeferino	foto do autor	Brasil	RO	Ariquemes		amarelo
Henrique C Costa	foto do autor	Brasil	MG	Poté		laranja
Henrique C Costa	foto do autor	Brasil	MT	Aripuanã		amarelo
Henrique C Costa	foto do autor	Brasil	MT	Aripuanã		amarelo
Henrique C Costa	foto do autor	Brasil	MG	Guiricema		vermelho

Iuri Ribeiro Dias	foto do autor	Brasil	BA	Camacan		amarelo
Iuri Ribeiro Dias	foto do autor	Brasil	BA	Camacã		vermelho
Iuri Ribeiro Dias	foto do autor	Brasil	BA	Camacan		amarelo
Iuri Ribeiro Dias	foto do autor	Brasil	CE	Ibiapina		laranja
Ivan Sazima	Henderson, 2002	Brasil	SP	Iguapé	Est. Ecológica Juréia–Itatins	vermelho
jorge al pontes	foto do autor	Brasil	RJ		Serra da Carioca	vermelho
jorge al pontes	foto do autor	Brasil	RJ		serra do mendanha	vermelho
jorge al pontes	foto do autor	Brasil	RJ		serra do mendanha	laranja
JP Caldwell	Henderson, 2002	Brasil	PA	Santarém	101 km ao sul	amarelo
Juan Camilo Arredondo	foto do autor	Brasil	MT		vila bela da santíssima trindade	castanho
Juan Camilo Arredondo	foto do autor	Brasil	MT		vila bela da santíssima trindade	castanho
Juan Camilo Arredondo	foto do autor	Brasil	MT		vila bela da santíssima trindade	castanho
L J Vitt	Henderson, 2002	Equador	Sucumbinos	Cuyabeno		amarelo
L J Vitt	Henderson, 2002	Equador	Sucumbinos	Cuyabeno		amarelo
L J Vitt	Henderson, 2002	Brasil	AC	Porto Walter		castanho
L J Vitt	Henderson, 2002	Brasil	AM	Rio Ituxi		vermelho
L J Vitt	Henderson, 2002	Brasil	AM	Rio Ituxi		castanho
L J Vitt	Henderson, 2002	Brasil	PA		Acampamento Juruá, R. Xingu	verde

leandro alves da silva	foto do autor	Brasil	TO	Palmas		castanho
Luis Alejandro Rodriguez	foto do autor	Venezuela	Bolivar		Rio Cuyuni	amarelo
Manoela Voitovicz	foto do autor	Brasil	RJ	Carapebus		laranja
Manoela Voitovicz	foto do autor	Brasil	RJ	Carapebus		vermelho
Marcelo Duarte	foto do autor	Brasil	SP	Guarujá	Praia de Pernambuco	vermelho
Marcelo Duarte	foto do autor	Brasil	SP	São Paulo	Horto Florestal	castanho
Marcelo Duarte	foto do autor	Brasil	SP	São Paulo		vermelho
Marco Sena	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		vermelho
Marco Sena	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		laranja
Marco Sena	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		amarelo
Marco Sena	foto do autor	Brasil	TO	Santa Fé do Araguaia		laranja
Marco Sena	foto do autor	Brasil	MG		Rio Doce	amarelo
Mark O'Shea	Henderson, 2002	Guiana	Rupununi	Iworkrama		laranja
Mark O'Shea	Henderson, 2002	Guiana	Rupununi	Iworkrama		castanho
Mark O'Shea	Henderson, 2002	Guiana	Rupununi	Karanambo		amarelo
Mark O'Shea	Stafford & Henderson, 1996	Guiana		Apoteri		laranja
Mark O'Shea	Stafford & Henderson, 1996	Brasil	RR	Maracá		laranja
Mark O'Shea	Stafford & Henderson, 1996	Brasil	RR	Maracá		amarelo

Mark O'Shea	Stafford & Henderson, 1996	Brasil	RR	Maracá		laranja
Mark O'Shea	Stafford & Henderson, 1996	Brasil	RR	Maracá		laranja
Mark O'Shea	Stafford & Henderson, 1996	Brasil	AM	Manaus		castanho
OAV Marques	Marques et al., 2001	Brasil	SP	Guarujá		vermelho
OAV Marques	Marques et al., 2001	Brasil	SP	sem proc.		laranja
OAV Marques	Marques et al., 2005	Brasil	MT	Vale de São Domingos	UHE Guaporé	amarelo
P. J. de Vries	Henderson, 2002	Equador	Sucumbinos	Garza Cocha		amarelo
Paulo Bernarde	foto do autor	Brasil	AM		Parque Nacional dos Campos Amazônicos	amarelo
Paulo Bernarde	Bernarde et al., 2011	Brasil	AC		Riozinho da Liberdade	laranja
Paulo Bernarde	Bernarde et al., 2011	Brasil	AC		Riozinho da Liberdade	amarelo
Pedro Peloso	foto do autor	Brasil	PA	Belo Monte		laranja
Pedro Peloso	foto do autor	Brasil	AM		Flona Pau Rosa	laranja
Pedro Peloso	foto do autor	Brasil	ES	Guarapari		laranja
Pedro Peloso	foto do autor	Brasil	ES	Guarapari		laranja
Pedro Peloso	foto do autor	Brasil	ES	Guarapari		vermelho
Pedro Peloso	foto do autor	Brasil	PA	Palestina do Pará		amarelo
Pedro Peloso	foto do autor	Brasil	RR	Vila do Equador		laranja
Rafael Jonas	foto do autor	Brasil	RJ	Guapiaçu	Régua	vermelho

Rafael Jonas	foto do autor	Brasil	MA	Açailândia		laranja
Rafael Pontes	foto do autor	Brasil	RJ	Desengano		vermelho
Rafael Pontes	foto do autor	Brasil	RJ	Petrópolis		vermelho
Renan D Moyses	foto do autor	Brasil	ES	Linhares	Reserva Natural Vale	vermelho
Renato Gaiga	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		laranja
Renato Gaiga	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		castanho
Renato Gaiga	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		laranja
Renato Gaiga	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		amarelo
Renato Gaiga	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		amarelo
Renato Gaiga	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		laranja
Renato Gaiga	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		laranja
Renato Gaiga	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		amarelo
Renato Gaiga	foto do autor	Brasil	PI	Pavussu		castanho
Roberta R Pinto	foto do autor	Brasil	PA	Porto Trombetas		amarelo
Roberta R Pinto	foto do autor	Brasil	PA	Porto Trombetas		laranja
Roberta R Pinto	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho	UHE Jirau	laranja
Roberta R Pinto	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho	UHE Jirau	laranja
Rodrigo Salles	foto do autor	Brasil	RO	Boa Esperança		amarelo

Rodrigo Salles	foto do autor	Brasil	RO	Boa Esperança		amarelo
Rodrigo Salles	foto do autor	Brasil	RJ	Cachoeiras de Macacu		vermelho
Silvia Cardoso	foto do autor	Brasil	SP	Iguape		vermelho
Thais Barreto Guedes	foto do autor	Brasil	PB	Campina Grande		laranja
Thiago Barbosa da Silveira	foto do autor	Brasil	MT	Colíder		castanho
Thiago Barbosa da Silveira	foto do autor	Brasil	MT	Colíder		amarelo
Thiago Barbosa da Silveira	foto do autor	Brasil	TO	Filadélfia		laranja
Thiago Bilce	foto do autor	Brasil	PA	Altamira		castanho
Thiago Bilce	foto do autor	Brasil	MT	Paranaita		castanho
Thiago S Soares	foto do autor	Brasil	RJ	Casimiro de Abreu		vermelho
Thiago S Soares	foto do autor	Brasil	AM	Manicoré		laranja
Thiago S Soares	foto do autor	Brasil	RJ	Cachoeiras de Macacu	Reserva Ecológica de Guapiaçu	laranja
Thiago S Soares	foto do autor	Brasil	RJ	Cachoeiras de Macacu	Reserva Ecológica de Guapiaçu	vermelho
Uecson Suendel	foto do autor	Brasil	RO	Porto Velho		castanho
Uecson Suendel	foto do autor	Brasil	RO	Itapuã do Oeste		castanho
Uecson Suendel	foto do autor	Brasil	RO	Itapuã do Oeste		amarelo
Uecson Suendel	foto do autor	Brasil	RO	Itapuã do Oeste		castanho
Vivian Trevine	foto do autor	Brasil	PA	Itaituba	Com. Pimental	verde

Vivian Trevine	foto do autor	Brasil	PA	Itaituba	Com. Pimental	castanho
Vivian Trevine	foto do autor	Brasil	PA	Aveiro		laranja
Vivian Trevine	foto do autor	Brasil	PA	Aveiro		laranja
Vivian Trevine	foto do autor	Brasil	MT	Vila bela da santíssima trindade		castanho
W. F. Holmstrom	Stafford & Henderson, 1996	Venezuela	Apure		Río Matiyure	castanho
Whitworth & Beine	Whitworth & Beine, 2011	Equador		Yachana		castanho
Whitworth & Beine	Whitworth & Beine, 2011	Equador		Yachana		castanho
Whitworth & Beine	Whitworth & Beine, 2011	Equador		Yachana		amarelo
Whitworth & Beine	Whitworth & Beine, 2011	Equador		Yachana		castanho
Willianilson Pessoa	foto do autor	Brasil	PB	Areia		amarelo
WW. Lamar	Henderson, 2002	Peru	Loreto	Momoncillo		castanho
WW. Lamar	Henderson, 2002	Peru	Loreto	Baixo Rio Nanay		vermelho
WW. Lamar	Stafford & Henderson, 1996	Colombia	META		Puerto Portfía	amarelo

APÊNDICE V – DETALHAMENTO DAS VARIAÇÕES DOS CARACTERES DE FOLIDOSE NAS POPULAÇÕES DE *Corallus hortulanus*

Platô das Guianas

Maior macho: CRC = 1555mm + CC= 359mm

Maior fêmea: CRC = 1540mm + CC = 330mm

Pré-frontais (Pf): 6 (n=13), 7 (n=18), 8 (n=9), 9 (n=4) e 10 (n=1).

Escamas entre as nasais e as circumorbitais (nas-circ): 4 (n=4), 5 (n=24), 6 (n=13) e 7 (n=4).

Intersupraoculares (intras): 6 (n=1), 7 (n=2), 8 (n=6), 9 (n=20), 10 (n=16), 11 (n=26), 12 (n=20), 13 (n=15) e 14 (n=6).

Interrictais (interric): 28 (n=1), 29 (n=1), 30 (n=1), 31 (n=2), 32 (n=4), 33 (n=6), 34 (n=4), 35 (n=5), 36 (n=9), 37 (n=4), 38 (n=1), 39 (n=4), 40 (n=1), 42 (n=1) e 43 (n=1).

Loreal (lor): 1 (n=1), 2 (n=85), 3 (n=29), 4 (n=1).

Infraloreal (inflor): 0 (n=3), 1 (n=1), 2 (n=11), 3 (n=51), 4 (n=33), 5 (n=13) e 6 (n=4).

Circumorbitais (circor): 8 (n=1), 12 (n=3), 13 (n=16), 14 (n=38), 15 (n=27), 16 (n=23) e 17 (n=4).

Supralabial (SL): 9 (n=1), 10 (n=20), 11 (n=39), 12 (n=11), 13 (n=12), 14 (n=19) e 15 (n=14).

Chanfro Supralabial (chanSL1, ChanSL2): 5–10 (n=1), 6–9 (n=1), 6–10 (n=3), 6–12 (n=1), 7–9 (n=1), 7–10 (n=15), 7–11 (n=17), 7–12 (n=4), 8–10 (n=1) e 8–12 (n=1).

Infralabial: 12 (n=1), 13 (n=2), 14 (n=17), 15 (n=38), 16 (n=8), 17 (n=7), 18 (n=15), 19 (n=19), 20 (n=7) e 21 (n=1).

Chanfro infralabial (chanIL1, ChanIL2): 7–15 (n=1), 8–15 (n=3), 8–17 (n=1), 9–13 (n=1), 9–15 (n=7), 9–16 (n=1), 9–17 (n=1), 10–14 (n=6), 10–15 (n=16), 10–16 (n=1), 10–17 (n=1), 11–14 (n=1), 11–15 (n=1), 11–16 (n=2) e 12–15 (n=1).

Escamas ao redor do sulco mentoniano (ment): 21 (n=1), 22 (n=6), 23 (n=3), 24 (n=10), 25 (n=2), 26 (n=9), 27 (n=8), 28 (n=5) e 30 (n=1).

Gulares entre a última infralabial e a primeira ventral (gula): 10 (n=1), 12 (n=6), 13 (n=12), 14 (n=14), 15 (n=7), 16 (n=4) e 17 (n=1).

Dorsais no início do corpo (dor1): 27 (n=2), 34 (n=2), 35 (n=1), 36 (n=5), 37 (n=9), 38 (n=5), 39 (n=7), 40 (n=3), 41 (n=3), 42 (n=4), 44 (n=1), 45 (n=1), 46 (n=1) e 49 (n=1).

Dorsais no meio do corpo (dor2): 40 (n=1), 43 (n=1), 46 (n=1), 47 (n=1), 48 (n=3), 49 (n=5), 50 (n=5), 51 (n=8), 52 (n=14), 53 (n=11), 54 (n=20), 55 (n=13), 56 (n=9), 57 (n=6), 58 (n=6), 59 (n=6), 60 (n=1), 61 (n=2), 62 (n=2) e 63 (n=1).

Dorsais no final do corpo (dor3): 23 (n=1), 25 (n=6), 26 (n=7), 27 (n=7), 28 (n=16), 29 (n=5), 30 (n=1) e 31 (n=2).

Dorsais da cauda (dorc): 11 (n=1), 12 (n=4), 13 (n=5), 14 (n=12), 15 (n=12), 16 (n=8) e 17 (n=2).

Pré-ventrais (pv): 0 (n=6), 1 (n=10), 2 (n=25), 3 (n=3) e 5 (n=1).

Ventrais (v): 250 (n=1), 254 (n=1), 268 (n=1), 269 (n=1), 271 (n=3), 273 (n=1), 274 (n=4), 275 (n=5), 276 (n=5), 277 (n=3), 278 (n=7), 279 (n=8), 280 (n=7), 281 (n=11), 282 (n=4), 283 (n=7), 284 (n=11), 285 (n=10), 286 (n=5), 287 (n=6), 288 (n=2), 289 (n=5), 290 (n=1), 291 (n=1), 293 (n=1), 294 (n=1) e 297 (n=1).

Subcaudais (sc): 78 (n=1), 100 (n=1), 104 (n=1), 107 (n=2), 111 (n=2), 113 (n=4), 114 (n=1), 115 (n=2), 116 (n=3), 117 (n=7), 118 (n=2), 119 (n=3), 120 (n=7), 121 (n=5), 122 (n=7), 123 (n=9), 124 (n=9), 125 (n=8), 126 (n=3), 127 (n=3), 128 (n=6), 129

(n=2), 130 (n=3), 131 (n=1), 132 (n=3), 133 (n=1), 134 (n=1), 135 (n=1), 136 (n=1), 137 (n=1), 138 (n=1) e 140 (n=1).

Base Amazônica

Maior macho, CRC = 1690mm + CC = 282mm

Maior fêmea: CRC = 1640mm + CC = 349mm

Pré-frontais (Pf): 2 (n=1), 4 (n=2), 5 (n=12), 6 (n=48), 7 (n=82), 8 (n=78), 9 (n=32), 10 (n=4) e 13 (n=1).

Escamas entre as nasais e as circumorbitais (nas-circ): 4 (n=38), 5 (n=157), 6 (n=53), 7 (n=7) e 9 (n=1).

Intersupraoculares (intras): 6 (n=1), 7 (n=3), 8 (n=14), 9 (n=35), 10 (n=55), 11 (n=93), 12 (n=90), 13 (n=56), 14 (n=20), 15 (n=4), 16 (n=2) e 17 (n=1).

Interrictais (interric): 26 (n=1), 27 (n=3), 28 (n=5), 29 (n=7), 30 (n=14), 31 (n=26), 32 (n=35), 33 (n=31), 34 (n=29), 35 (n=34), 36 (n=34), 37 (n=15), 38 (n=9), 39 (n=8), 40 (n=1), 41 (n=2) e 44 (n=1).

Loreal (lor): 2 (n=270), 3 (n=99), 4 (n=8).

Infraloreal (inflor): 1 (n=3), 2 (n=54), 3 (n=150), 4 (n=107), 5 (n=40), 6 (n=18), 7 (n=3) e 8 (n=1).

Circumorbitais (circor): 11 (n=1), 12 (n=15), 13 (n=79), 14 (n=117), 15 (n=93), 16 (n=47), 17 (n=20) e 18 (n=2).

Supralabial (SL): 9 (n=3), 10 (n=20), 11 (n=49), 12 (n=41), 13 (n=105), 14 (n=113), 15 (n=43) e 16 (n=4).

Chanfro Supralabial (chanSL1, ChanSL2): 5-8 (n=1), 5-10 (n=1), 5-11 (n=1), 6-8 (n=10), 6-9 (n=7), 6-10 (n=30), 6-11 (n=3), 6-12 (n=10), 7-9 (n=4), 7-10 (n=140), 7-11 (n=45), 7-12 (n=2), 7-13 (n=1), 8-10 (n=2), 8-12 (n=4), 8-15 (n=1), 9-11 (n=1) e 9-12 (n=1).

Infralabial: 10 (n=2), 13 (n=5), 14 (n=23), 15 (n=53), 16 (n=33), 17 (n=60), 18 (n=70), 19 (n=83), 20 (n=39) e 21 (n=6).

Chanfro infralabial (chanIL1, ChanIL2): 7-12 (n=3), 7-14 (n=2), 8-12 (n=3), 8-13 (n=3), 8-14 (n=8), 8-15 (n=2), 9-12 (n=5), 9-13 (n=16), 9-14 (n=32), 9-15 (n=38), 9-16 (n=9), 9-17 (n=3), 9-18 (n=1), 10-13 (n=5), 10-14 (n=29), 10-15 (n=62), 10-16 (n=13), 10-17 (n=1), 11-14 (n=1), 11-15 (n=5), 11-16 (n=5), 11-17 (n=1), 12-15 (n=2) e 12-16 (n=2).

Escamas ao redor do sulco mentoniano (ment): 20 (n=3), 21 (n=6), 22 (n=24), 23 (n=41), 24 (n=50), 25 (n=47), 26 (n=37), 27 (n=28), 28 (n=11), 29 (n=5), 30 (n=3) e 31 (n=1).

Gulares entre a última infralabial e a primeira ventral (gula): 10 (n=4), 11 (n=16), 12 (n=41), 13 (n=57), 14 (n=62), 15 (n=45), 16 (n=20), 17 (n=10), 18 (n=2) e 19 (n=1).

Dorsais no início do corpo (dor1): 27 (n=1), 29 (n=3), 31 (n=1), 32 (n=2), 33 (n=8), 34 (n=8), 35 (n=25), 36 (n=32), 37 (n=39), 38 (n=42), 39 (n=50), 40 (n=14), 41 (n=15), 42 (n=6), 43 (n=7), 44 (n=5) e 45 (n=5).

Dorsais no meio do corpo (dor2): 42 (n=1), 43 (n=2), 45 (n=2), 46 (n=3), 47 (n=11), 48 (n=15), 49 (n=14), 50 (n=27), 51 (n=41), 52 (n=35), 53 (n=39), 54 (n=45), 55 (n=44), 56 (n=33), 57 (n=18), 58 (n=21), 59 (n=17), 60 (n=10), 61 (n=2), 62 (n=2) e 63 (n=1).

Dorsais no final do corpo (dor3): 17 (n=1), 22 (n=1), 23 (n=5), 24 (n=19), 25 (n=38), 26 (n=55), 27 (n=62), 28 (n=44), 29 (n=27), 30 (n=4), 31 (n=3), 32 (n=1), 33 (n=2), 54 (n=1), 55 (n=1) e 57 (n=1).

Dorsais da cauda (dorc): 12 (n=8), 13 (n=38), 14 (n=80), 15 (n=78), 16 (n=32), 17 (n=20) e 18 (n=2).

Pré-ventrais (pv): 0 (n=38), 1 (n=85), 2 (n=104), 3 (n=23) e 4 (n=7).

Ventrais (v): 211 (n=1), 214 (n=1), 217 (n=1), 222 (n=1), 227 (n=1), 250 (n=1), 258 (n=1), 260 (n=1), 261 (n=6), 262 (n=3), 263 (n=1), 264 (n=3), 265 (n=3), 266 (n=8), 267 (n=7), 268 (n=7), 269 (n=13), 270 (n=11), 271 (n=23), 272 (n=20), 273 (n=11), 274 (n=21), 275 (n=18), 276 (n=20), 277 (n=21), 278 (n=24), 279 (n=19), 280 (n=16), 281 (n=30), 282 (n=15), 283 (n=16), 284 (n=7), 285 (n=15), 286 (n=9), 287 (n=7), 288 (n=5), 289 (n=3), 290 (n=3), 291 (n=1), 292 (n=1), 294 (n=1), 297 (n=1) e 298 (n=1).

Subcaudais (sc): 84 (n=1), 89 (n=1), 102 (n=1), 103 (n=1), 104 (n=4), 105 (n=6), 106 (n=8), 107 (n=9), 108 (n=7), 109 (n=8), 110 (n=15), 111 (n=19), 112 (n=18), 113 (n=25), 114 (n=27), 115 (n=18), 116 (n=27), 117 (n=27), 118 (n=23), 119 (n=19), 120 (n=20), 121 (n=15), 122 (n=16), 123 (n=10), 124 (n=3), 125 (n=7), 126 (n=9), 127 (n=3), 128 (n=4), 129 (n=3), 130 (n=1), 131 (n=1), 137 (n=1).

Mata Atlântica

Maior macho, CRC = 1566mm + CC = 364mm

Maior fêmea: CRC = 1617mm + CC = 367mm

Pré-frontais (Pf): 4 (n=4), 5 (n=4), 6 (n=10), 7 (n=40), 8 (n=36), 9 (n=23), 10 (n=7), 11 (n=1) e 12 (n=1).

Escamas entre as nasais e as circumorbitais (nas-circ): 4 (n=16), 5 (n=61), 6 (n=41) e 7 (n=9).

Intersupraoculares (intras): 9 (n=1), 10 (n=7), 11 (n=24), 12 (n=31), 13 (n=39), 14 (n=20), 15 (n=6) e 16 (n=3).

Interrictais (interric): 27 (n=1), 28 (n=4), 29 (n=4), 30 (n=7), 31 (n=5), 32 (n=13), 33 (n=8), 34 (n=11), 35 (n=16), 36 (n=14), 37 (n=14), 38 (n=11), 39 (n=6), 40 (n=5), 41 (n=2), 42 (n=2) e 44 (n=1).

Loreal (lor): 2 (n=112) e 3 (n=16).

Infraloreal (inflor): 2 (n=4), 3 (n=20), 4 (n=41), 5 (n=36), 6 (n=21), 7 (n=4) e 8 (n=2).

Circumorbitais (circor): 11 (n=2), 12 (n=10), 13 (n=21), 14 (n=48), 15 (n=39) e 16 (n=8).

Supralabial (SL): 7 (n=1), 11 (n=2), 12 (n=5), 13 (n=29), 14 (n=52), 15 (n=38) e 16 (n=1).

Chanfro Supralabial (chanSL1, ChanSL2): 6–10 (n=9), 6–11 (n=3), 7–9 (n=1), 7–10 (n=47), 7–11 (n=35), 7–12 (n=7), 8–11 (n=13), 8–12 (n=6) e 9–12 (n=1).

Infralabial: 14 (n=2), 15 (n=2), 16 (n=11), 17 (n=26), 18 (n=53), 19 (n=30) e 20 (n=3).

Chanfro infralabial (chanIL1, ChanIL2): 7–13 (n= 1), 7–14 (n=2), 8–12 (n=2), 8–13 (n=7), 8–14 (n=1), 8–15 (n=5), 9–12 (n=2), 9–13 (n=10), 9–14 (n=16), 9–15 (n=9), 10–13 (n=7), 10–14 (n=18), 10–15 (n=30), 10–16 (n= 6) e 10–17 (n=1).

Escamas ao redor do sulco mentoniano (ment): 19 (n=1), 20 (n=4), 21 (n=6), 22 (n=17), 23 (n=19), 24 (n=32), 25 (n=16), 26 (n=15), 27 (n=7), 28 (n=2) e 29 (n=1).

Gulares entre a última infralabial e a primeira ventral (gula): 9 (n=1), 10 (n=2), 11 (n=3), 12 (n=17), 13 (n=27), 14 (n=38), 15 (n=23), 16 (n=11) e 18 (n=2).

Dorsais no início do corpo (dor1): 26 (n=1), 29 (n=1), 30 (n=1), 31 (n=2), 32 (n=3), 33 (n=3), 34 (n=11), 35 (n=8), 36 (n=15), 37 (n=27), 38 (n=20), 39 (n=21), 40 (n=10), 41 (n=4), 42 (n=4) e 44 (n=1).

Dorsais no meio do corpo (dor2): 44 (n=1), 46 (n=1), 47 (n=3), 48 (n=5), 49 (n=10), 50 (n=16), 51 (n=12), 52 (n=16), 53 (n=19), 54 (n=16), 55 (n=17), 56 (n=6), 57 (n=6), 58 (n=5) e 59 (n=2).

Dorsais no final do corpo (dor3): 22 (n=1), 24 (n=8), 25 (n=8), 26 (n=17), 27 (n=35), 28 (n=37), 29 (n=16), 30 (n=8) e 36 (n=1).

Dorsais da cauda (dorc): 12 (n=2), 13 (n=26), 14 (n=42), 15 (n=49), 16 (n=8), 17 (n=1), 18 (n=1) e 19 (n=1).

Pré-ventrais (pv): 0 (n=18), 1 (n=53), 2 (n=41), 3 (n=11) e 4 (n=5).

Ventrais (v): 250 (n=1), 256 (n=1), 259 (n=2), 260 (n=5), 261 (n=1), 262 (n=5), 263 (n=10), 264 (n=8), 265 (n=10), 266 (n=5), 267 (n=10), 268 (n=10), 269 (n=18), 270 (n=11), 271 (n=11), 272 (n=4), 273 (n=7), 274 (n=4), 275 (n=1), 276 (n=1), 277 (n=1), 279 (n=2), 280 (n=1), 282 (n=1), 283 (n=1), 284 (n=1) e 285 (n=1),

Subcaudais (sc): 107 (n=1), 108 (n=1), 110 (n=4), 111 (n=4), 112 (n=1), 113 (n=4), 114 (n=9), 115 (n=8), 116 (n=5), 117 (n=9), 118 (n=13), 119 (n=16), 120 (n=15), 121 (n=6), 122 (n=10), 123 (n=5), 124 (n=6), 125 (n=3), 126 (n=3), 127 (n=1), 133 (n=1) e 171 (n=1).