



**MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

**ECOMORFOLOGIA DE TRÊS ESPÉCIES DE *Dipsas* LAURENTI, 1768 E
Sibynomorphus FITZINGER, 1843 (DIPSADIDAE: DIPSADINAE)**

MARINA MEIRELES DOS SANTOS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Curso de Mestrado do Museu Paraense Emílio Goeldi convênio com a Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientadora: Dra. Ana Lúcia da Costa Prudente

Co-orientadora: Dra. Marlúcia Bonifácio Martins

Belém-PA

2013

MARINA MEIRELES DOS SANTOS

**ECOMORFOLOGIA DE TRÊS ESPÉCIES DE *Dipsas* LAURENTI, 1768 E
Sibynomorphus FITZINGER, 1843 (DIPSADIDAE: DIPSADINAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Curso de Mestrado do Museu Paraense Emílio Goeldi convênio com a Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientadora: Dra. Ana Lúcia da Costa Prudente

Co-orientadora: Dra. Marlúcia Bonifácio Martins

Belém-PA

2013

Dedico este trabalho aos meus pais, Emília Meireles dos Santos e Roldão José dos Santos, por todo o amor, apoio e incentivo durante toda a minha vida.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a minha orientadora Dra^a Ana Lúcia da Costa Prudente “Aninha” pela orientação, incentivo, pelas discussões que sem dúvida contribuíram, e muito, para meu crescimento acadêmico, por sua incondicional dedicação e empenho para que a cada dia alcançássemos sempre o melhor resultado, agradeço enormemente por sua verdadeira orientação.

A Dr^a Marlúcia Bonifácio Martins pela co-orientação e apoio essenciais para a concretização deste trabalho.

A Dr^a Erika Hingst-Zaher e ao Msc. Fábio Machado por sempre estarem disponíveis em compartilhar seus conhecimentos relacionados à morfometria geométrica, pelas discussões sobre esta metodologia, por disponibilizarem o material necessário, pelas aulas durante a disciplina de morfometria geométrica e pelo workshop e também por todas as correções do trabalho que contribuíram para seu aperfeiçoamento.

Ao Programa de Pós-graduação da Universidade Federal do Pará em convênio com o Museu Paraense Emilio Goeldi pela estrutura de trabalho fornecida, e a CAPES pela concessão da bolsa.

Aos curadores das coleções e institutos pelo empréstimo dos espécimes analisados: Dr^a Ana Lúcia da Costa Prudente (**MPEG**), Dr^o Francisco Franco (**IBSP**), Dr^o Franco Leandro (**ZUFMS**), Dr^a Glaucia Maria Funk Pontes (**MCT-PUCRS**), Dr^o Guarino Colli (**CHUNB**), Dr^o Hussam Zaher (**MZUSP**), Dr^o Julio Cesar de Moura-Leite (**MHNCI**), Dr^o Marcos André de Carvalho (**UFMT**), Dr^o Oscar Shibatta (**MZUEL**), Dr^o Paulo Roberto Manzani (**ZUEC**), Dr^a Rejane Lira (**UFBA**), Dr^o Richard Vogt (**INPA**) e Dr^a Vanda Lúcia Ferreira (**CEUCH**).

Agradeço enormemente aos curadores das coleções que autorizaram a preparação dos crânios de *Sibynomorphus*: Dr^a Ana Lúcia da Costa Prudente, Dr^o Franco Leandro, Dr^a Glaucia Maria Funk Pontes, Dr^o Guarino Colli, Dr^o Julio Cesar de Moura-Leite, Dr^o Marcos André de Carvalho, Dr^o Oscar Shibatta, Dr^a Rejane Lira, e Dr^a Vanda Lúcia Ferreira.

Ao Msc. Abílio Ohana por toda a ajuda em relação á morfometria geométrica, conversas sobre o assunto, artigos enviados e pronta disposição em ensinar como utilizar os programas e desta forma auxiliar para um melhor entendimento desta metodologia, muito obrigada.

A Dr^a Ana Cristina Mendes de Oliveira por ceder alguns espécimes de dermestes para a limpeza dos crânios.

A Dorotéa de Fátima Silva de Albuquerque e Vanessa Martinna, secretárias do Programa de Pós-graduação em Zoologia pelo auxílio em relação ás questões burocráticas do mestrado.

Ao Laboratório de Herpetologia pela infraestrutura para o desenvolvimento do trabalho.

Aos técnicos do Laboratório de Herpetologia Fabrício Sarmiento e Reginaldo Rocha pela ajuda em relação aos espécimes estudados e por sempre estarem disponíveis.

Aos colegas de Laboratório que em algum momento contribuíram direta ou indiretamente para o melhor andamento deste trabalho: Alexandre Cordeiro Ascenso, Alexandre Missassi, Ângelo Dourado, Áurea Aguiar Cronemberger, Christina Samantha Godinho Santos, Darlan Feitosa, Fernanda Magalhães da Silva, Gerson Moreira, João Carlos, Jossehan Frota, Luciana de Oliveira, Lywouty Reymond, Marcelo Sturaro e Mel de Oliveira, muito obrigada.

A Fernanda Magalhães da Silva por compartilhar durante esses dois anos as mesmas aflições e dúvidas relacionadas à morfometria geométrica e pelas diversas conversas que de algum modo esclareceram (ou não) nossas muitas preocupações sobre como contornar os problemas e dificuldades.

Um agradecimento especial a Lywouty Reymond e Áurea Aguiar Cronemberger que me ajudaram na preparação dos crânios, que não foram poucos, e que sem esta ajuda eu não teria terminado tudo a tempo, muitíssimo obrigada a vocês dois.

Agradeço também ao João Carlos pelo empréstimo da pinça, que foi de extrema importância na fase inicial de preparação dos crânios, mas agradeço principalmente por sempre me ajudar tirando dúvidas relacionadas aos espécimes, enviando artigos, e pela ajuda inicial com as fotos, muito obrigada João.

Aos amigos Sandro Leonardo Alves, Alinne Nayara Negrão Gonçalves, Lenise Chagas Rodrigues e Manoel Barros Aguiar Neto, que tive a oportunidade de conhecer durante o período do mestrado e dividir muitas histórias, conversas produtivas (e também improdutivas) sobre ecologia e diversos assuntos, e principalmente pelas muitas risadas, muito obrigada por fazerem parte desta etapa da minha vida.

A Dr^a Christine Strussmann “Chris” por auxiliar com a obtenção de espécimes para o estudo, mas principalmente, por todo o apoio e incentivo que desde o período da graduação têm me dado. Muito obrigada Chris.

Aos meus “queridos” Robson, Anão e Dráuzio, por terem sido meus primeiros “professores em campo” e terem contribuído bastante em meus primeiros passos e contato com a herpetofauna, além de sempre me ajudarem com fotos/artigos e etc, muito obrigada queridos.

Aos meus pais Emilia Meireles dos Santos e Roldão José dos Santos por todo o amor e carinho incondicionais durante toda a minha vida. Obrigada por me ensinar a importância de fazer as coisas de forma correta sem prejudicar ninguém e principalmente lutar por nossas conquistas através de muito esforço e persistência. Tenho muito orgulho de ter vocês como meus pais e tenho certeza de que tudo que sou hoje é o reflexo de tudo que me ensinaram ao longo da vida. Admiro muito vocês por lutarem a vida toda com honestidade e humildade para proporcionar a mim e a Kamila sempre o melhor e por nos ensinar desde cedo que o caminho para a vitória só é alcançado através de muita dedicação e estudo. Muito obrigada, eu amo muito vocês.

A minha irmã Kamila Meireles dos Santos por todo amor, apoio, amizade e também, é claro, por sempre estar pronta para me ajudar em qualquer circunstância, até mesmo nas coletas de serpentes em Santo Antônio, vencendo seus muitos medos para poder me acompanhar, quando muitas vezes ninguém estava disponível. Muito obrigada minha irmã.

Agradeço a toda a minha família e amigos (em especial aos amigos Nina, Michele, Bruna, Tainá, Thiago, Karla e Mariana Sena) que mesmo de longe sempre torceram e acreditaram em mim.

Agradeço finalmente ao meu amor, José Luiz Costa de Paula, muito obrigada por todo o seu amor, carinho, companheirismo, atenção e dedicação e por sempre estar ao meu lado me acalmando nos momentos difíceis e me aturando nos momentos de estresse, porém, nunca perdendo a paciência em qualquer situação. Eu te amo.

SUMÁRIO

Agradecimentos.....	iv
Sumário.....	viii
Resumo geral.....	xi
Abstract.....	xiii
1. Introdução geral.....	1
1.1 Ecomorfologia de serpentes malacófagas.....	1
1.2 Morfometria geométrica como ferramenta para estudos ecomorfológicos.....	15
2. Objetivos.....	16
3. Material e métodos.....	18
4. Referências bibliográficas.....	27
Artigo.....	37
Resumo.....	38
Abstract.....	39
1. Introdução.....	40
2. Material e métodos.....	43
3. Resultados.....	49

3.1 Convergência morfológica entre espécies de Dipsadini e Tachymenini.....	49
3.1.1 Morfometria linear.....	49
3.1.2 Dentição.....	57
3.1.3 Morfometria geométrica: vista dorsal da cabeça.....	58
3.1.4 Morfometria geométrica: vista lateral da cabeça.....	61
3.2 Análise das divergências morfológicas entre as espécies de Dipsadini..	64
3.2.1 Morfometria linear: análise da morfologia externa.....	64
3.2.2 Morfometria linear: análise da morfologia craniana de <i>Sibynomorphus mikanii</i>, <i>S. neuwiedi</i> e <i>S. turgidus</i>.....	68
3.2.3 Morfometria geométrica: vista dorsal da cabeça.....	72
3.2.4 Morfometria geométrica: vista lateral da cabeça.....	75
3.2.5 Morfometria geométrica: vista dorsal do crânio.....	77
3.2.6 Morfometria geométrica: vista lateral do crânio.....	80
3.2.7 Morfometria geométrica: vista lateral da mandíbula direita.....	83
3.2.8 Morfometria geométrica: vista lateral da mandíbula esquerda.....	86
4. Discussão.....	89
4.1 Dimorfismo sexual.....	89
4.2 Convergência morfológica.....	90
4.3 Divergências morfológicas entre os Dipsadini.....	93

5. Referências bibliográficas.....	100
Anexo 1.....	106

RESUMO GERAL

Fatores ecológicos como a utilização do ambiente e a alimentação, podem influenciar na morfologia corporal e cefálica de um organismo, porém, esta também pode ser o reflexo da linhagem filogenética a que ele pertence. A subfamília Dipsadinae inclui serpentes sul-americanas formadas por dois clados, um incluindo *Geophis* e *Atractus* e outro incluindo *Dipsas*, *Ninia*, *Sibon* e *Sibynomorphus*, que formam a tribo Dipsadini. As serpentes desta tribo apresentam um alto grau de modificações na morfologia corporal e cefálica relacionadas ao ambiente e a alimentação malacófaga. As espécies de *Dipsas* e *Sibon* possuem especializações relacionadas à utilização do ambiente arborícola, conferindo um melhor desempenho na locomoção pela vegetação, enquanto que as espécies de *Sibynomorphus*, em sua grande maioria, são adaptadas ao ambiente terrestre. Quanto à alimentação todas elas apresentam, em diferentes graus, uma série de modificações cranianas relacionadas à manipulação e ingestão de gastrópodes, lesmas e caramujos. Considerando que existe uma relação direta entre a forma da cabeça e a dieta, este trabalho tem como objetivo analisar as divergências da morfologia cefálica relacionadas à dieta entre espécies de *Dipsas* e *Sibynomorphus*, assim como analisar possíveis convergências entre espécies destes gêneros e *Tomodon dorsatus*, espécie da tribo Tachymenini, reconhecidamente especialista em lesmas. Para isto este trabalho está estruturado em duas partes: a primeira refere-se à Introdução geral, onde é apresentada uma ampla abordagem sobre as adaptações morfológicas relacionadas à alimentação dos Dipsadini, assim como as vantagens da utilização da técnica de morfometria geométrica em estudos morfológicos; e a segunda parte refere-se ao trabalho propriamente dito, intitulado “Ecomorfologia de três espécies de *Dipsas* Laurenti, 1768 e *Sibynomorphus* Fitzinger, 1843 (Dipsadidae: Dipsadinae)”.

Palavras-chave: *Dipsas*, *Sibynomorphus*, *Tomodon*, divergência, convergência, morfologia.

ABSTRACT

Ecological factors such as the use of the environment and feeding habits may influence the body and cephalic morphology of an organism, however, this can also reflect the phylogenetic lineage. The subfamily Dipsadinae includes South American snakes formed by two clades, one including *Geophis* and *Atractus* and another including *Dipsas*, *Ninia*, *Sibon* and *Sibynomorphus*, which are the tribe Dipsadini. The snakes of this tribe show a high degree of modification in their body and cephalic morphology which is related to the environment and malacophagous feeding habits. The species of *Dipsas* and *Sibon* have specializations related to the use of arboreal environment, offering a better performance in locomotion in the vegetation, while the *Sibynomorphus* species are mostly adapted to terrestrial environment. Regarding their feeding habits they possess, in varying degrees, a number of changes related to cranial modification and to manipulation and ingestion of gastropods such as slugs and snails. Whereas there is a direct relationship between the shape of the head and the diet, this study aims to analyze the divergences of cephalic morphology between species of diet related to *Dipsas* and *Sibynomorphus*, as well as analyze possible convergences between species of these genera and *Tomodon dorsatus*, species of the tribe Tachymenini, recognized as specialized in slugs. This study is structured in two parts: the first refers to the general introduction, where a broad approach on the morphological adaptations related to feeding habits of Dipsadini, as well as the advantages of the use of geometric morphometry technique in morphological studies; and the second part refers to the work itself, titled "Ecomorphology of three species of *Dipsas* Laurenti, 1768 and *Sibynomorphus* Fitzinger, 1843 (*Dipsadidae: Dipsadinae*)".

Keywords: *Dipsas*, *Sibynomorphus*, *Tomodon*, divergence, convergence, morphology.

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Ecomorfologia de serpentes malacófagas

A análise morfológica é uma abordagem importante para a compreensão das diversas causas da variação e modificação da forma dos organismos. São muitos os processos biológicos que produzem diferenças na forma entre indivíduos ou suas partes, tais como doenças ou lesões, processos ontogenéticos, adaptações a fatores geográficos locais, diversificação evolutiva, diferentes papéis funcionais desempenhados pelas mesmas partes, diferentes respostas as mesmas pressões seletivas, assim como diferenças nas pressões seletivas sofridas no meio ambiente (Zelditch et al., 2004).

Um conceito importante para o entendimento da relação entre a morfologia de um organismo e seus aspectos ecológicos é o conceito de adaptação. Darwin (1859), em sua publicação “*Origem das Espécies*”, afirmou que o processo de seleção natural agiria sobre os organismos de forma que apenas aqueles que conseguissem tolerar determinada mudança ambiental e conseguissem transmitir a seus descendentes tal tolerância, seriam considerados adaptados. Assim, a seleção natural agiria sobre as características morfológicas melhores adaptadas ao longo do tempo, ocasionando a adaptação das populações (Mayr, 2005).

Dentro da morfologia mais geral ou plano básico, as serpentes apresentam adaptações que possibilitam a utilização de diferentes tipos de ambientes. Dentre estas estão incluídas diferenças no comprimento e massa corporal, assim como diferenças no posicionamento dos órgãos, podendo conferir melhor desempenho em determinado ambiente (Gans, 1961). Com base nesses critérios, alguns autores propuseram a organização das serpentes em cinco grupos com forma corporal básica e relacionada ao

ambiente arbóreo, aquático, criptozóico, fossório e terrestre (Cadle & Greene, 1993; Martins, 1994).

Serpentes que utilizam o ambiente arbóreo, como *Imantodes cenchoa*, possuem o corpo e a cauda alongados, massa corporal reduzida, corpo comprimido lateralmente e olhos grandes, enquanto que, as serpentes aquáticas, como *Hydrops triangularis*, possuem maior massa corporal e os olhos e as narinas posicionados dorsal e terminalmente na cabeça (Vitt & Vangilder, 1983; Cadle & Greene, 1993; Hartmann, 2005; Scartozzoni, 2005). Espécies criptozóicas e terrestres como *Micrurus corallinus* e *Pseudoboa neuwiedi*, respectivamente, apresentam morfologia do corpo generalizada, onde o comprimento do corpo é pequeno nas serpentes criptozóicas e médio a grande nas terrestres (Hartmann, 2005; Alencar, 2010). Finalmente, serpentes fossoriais, como *Phalotris tricolor*, possuem comprimento corporal pequeno, largura da cabeça reduzida, olhos pequenos e ossos cranianos reforçados (Cadle & Greene, 1993; Lema et al., 2005).

Além das adaptações relacionadas ao hábitat, existem ainda diversas modificações morfológicas relacionadas ao mecanismo de alimentação, considerando a ampla variedade de presas que podem ser consumidas pelas serpentes em diferentes ambientes. Entre essas presas estão invertebrados, como onicóforos, moluscos e artrópodes, e vertebrados, como peixes, anfíbios, lagartos, aves, ovos de aves, mamíferos e outras serpentes (Strussmann & Sazima, 1993; Martins & Oliveira, 1998; Sawaya, 2004; Hartmann et al., 2009; Bernarde & Abe, 2010).

As serpentes apresentam um complexo mecanismo de alimentação, incluindo inúmeras adaptações morfológicas, principalmente modificações cranianas. Estas adaptações morfológicas estão associadas aos diferentes métodos utilizados para a

detecção, captura, manipulação e digestão da grande variedade de presas utilizadas pelas serpentes (Pough, 1983; Vree & Gans, 1989). Assim, segundo Cundall & Greene (2000) o processo de alimentação nas serpentes pode ser dividido em etapas como a captura, tempo de manipulação, transporte intra-oral e ingestão. Os métodos de captura podem incluir o bote simples, bote e envolvimento da presa com uma volta do corpo pressionando-a contra o substrato enquanto prossegue a deglutição, constrição e envenenamento (Ditmars, 1912). O tempo de manipulação pode variar de acordo com o tamanho da presa, ocasionando em maior gasto de energia e maior exposição a possíveis predadores, quanto maior for o tempo, mas também pode variar de acordo com o ambiente onde a presa é capturada, podendo ser maior, quando ocorre em ambiente aquático (Sazima & Martins, 1990; Santos et al., 2010). Em relação ao transporte intra-oral da presa podem ser reconhecidos o transporte lateral pela mandíbula, lateromedial, medial e o transporte mandibular (Cundall & Greene, 2000).

Independente do processo de alimentação das serpentes, as ligações cranianas permitem a dilatação e retração dos elementos ósseos de um lado da cabeça, enquanto que os elementos do lado oposto permanecem aparentemente imóveis (Cundall & Gans, 1979). Essas ligações presentes no crânio são constituídas por articulações que permitem a rotação e uma grande complexidade de movimentos cranianos. Ao ingerir uma presa, os dois lados do crânio alternadamente se deslocam sobre a mesma e com o auxílio dos dentes, que são curvados, a presa é então encaminhada ao trato digestório (Hutchins et al., 2003).

Tão importantes quanto as ligações cefálicas, o alongamento de determinados ossos cranianos, como o supratemporal e o quadrado, é fundamental no processo de alimentação, pois permitem uma maior abertura bucal, permitindo a ingestão de presas grandes (Pough, 1983).

Além de todo este complexo mecanismo alimentar apresentado pelas serpentes, muitas outras adaptações parecem estar relacionadas à ingestão de presas específicas, como é o caso das especializações para a ingestão de grandes ovos de aves observadas na serpente asiática *Elaphe climacophora* e nas espécies africanas de *Dasypeltis* (Gans, 1961; Pough, 1983). Entre as modificações morfológicas relacionadas à quebra do ovo em *E. climacophora* estão a presença de vértebras em forma de foice que perfuram o ovo na região do esôfago (Gans & Oshima, 1952), enquanto que nas espécies de *Dasypeltis* as modificações incluem a redução do número de dentes, modificações nos ossos quadrado, supratemporal e dentário e presença de vértebras projetadas ventralmente na região do esôfago, que auxiliam na quebra e regurgitação da casca, permitindo a ingestão do conteúdo do ovo (Gans, 1952).

Outra adaptação morfológica relacionada à alimentação pode ser observada em *Xenodon merremii*, em que a rotação do maxilar permite a torção do pescoço, de forma que a mordida na presa seja realizada com a cabeça da serpente posicionada na região ventral do anfíbio (Vitt, 1983). Associada a esta modificação, a presença de um dente maxilar posterior alongado permite a perfuração e esvaziamento do pulmão da presa (anfíbios do gênero *Rhinella*), facilitando o processo de deglutição da mesma (Vitt, 1983; Kardong, 1978).

Recentemente, Knox & Jackson (2010) sugeriram que embora a história filogenética e as pressões seletivas do ambiente tenham determinado as semelhanças morfológicas do maxilar em algumas serpentes com dietas semelhantes das famílias Boidae e Colubridae, as pressões seletivas relacionadas à dieta são mais significativas do que a história evolutiva nesses grupos. No entanto, as características morfológicas podem estar associadas à linhagem filogenética de determinado grupo, como é o caso

dos boídeos *Boa constrictor* e *Epicrates cenchria*, que possuem grande semelhança morfológica, porém são muito distintos ecologicamente, indicando um forte componente filogenético na morfologia (Vitt & Vangilder, 1983).

A tribo Hydropsini (*Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx*) inclui serpentes que apresentam uma série de adaptações morfológicas relacionadas ao hábito piscívoro, como o tamanho e robustez da cabeça e a presença de dentes grandes e recurvados (Nunes, 2006; Scartozzoni, 2009). Entre as espécies adaptadas à ingestão de presas com corpo afilado e alongado (como os peixes da família Synbranchiformes) estão *Hydrops triangularis* e *Pseudoeryx plicatilis*, cuja cabeça é relativamente pequena e pouco robusta. Enquanto que, *Helicops hagmanni*, *H. trivittatus*, *H. modestus*, *H. infrataeniatus* e *H. leopardius* apresentam cabeça robusta (com alongamento do osso supratemporal) e ingerem presas mais robustas e largas (Scartozzoni, 2009). Segundo Peres-Neto (1999), em grupos monofiléticos os processos de seleção resultam em diferenças ou divergências morfológicas, como provavelmente, tenha ocorrido nos Hydropsini.

Estudo comparativo entre serpentes Natricinae dos gêneros *Nerodia* (*N. cyclopion* e *N. rhombifer*, especialistas em peixes) e *Thamnophis* (*T. proximus* que se alimenta preferencialmente de auros) demonstrou que nas espécies piscívoras a forma do crânio é mais alongada (maiores comprimentos do maxilar, quadrado e mandíbulas), enquanto que, na espécie anurófaga o crânio é mais largo (Hampton, 2011). No entanto, Hibbitts & Fitzgerald (2005) sugeriram que *N. harteri* e *T. rufipunctatus*, cuja distribuição é alopátrica, apresentam uma convergência adaptativa na forma da cabeça (como por exemplo, focinho alongado) conferindo uma menor resistência

hidrodinâmica, o que facilita a captura de peixes em riachos de corredeiras rasas (Hibbitts & Fitzgerald, 2005).

Outro exemplo de convergência adaptativa relacionada ao mecanismo alimentar (malacofagia), pode ser observado nas serpentes da família Pareas (serpentes asiáticas dos gêneros *Aplopeltura*, *Asthenodipsas* e *Pareas*) e nos membros da tribo Dipsadini (*Dipsas*, *Ninia*, *Sibon* e *Sibynomorphus*) (Pough, 1983; Vidal et al., 2007; Pyron et al., 2010; Grazziotin et al., 2012). Nestes dois grupos distintos de serpentes, a mandíbula desempenha um importante papel na extração e transporte das partes moles do molusco (gastrópode) para a cavidade bucal da serpente (Cundall & Greene, 2000). Foi observado que em *Dipsas indica* os movimentos mandibulares, durante o processo de alimentação de caramujos, envolvem a expansão e retração da mandíbula em até um terço de seu comprimento (Sazima, 1989).

Além da semelhança quanto ao transporte da presa, ambas as linhagens, Pareas e Dipsadini, apresentam uma série de adaptações cranianas associadas à malacofagia, tais como a presença de: dentes longos e delgados; mandíbulas achatadas, finas e longas; músculo *levator anguli oris* hipertrofiado; redução no número de dentes palatinos e maxilares; grande número de dentes no dentário; e número de dentes mandibulares assimétricos em *Pareas iwasakii* o que favorece a ingestão da presa (caramujos com a abertura da concha voltada para o lado direito são facilmente ingeridos em função do maior número de dentes na mandíbula direita) (Pough, 1983; Hosono et al., 2007). Estas adaptações podem resultar em um melhor desempenho na extração das partes moles dos caramujos, conforme observado em *Pareas iwasakii* e *Dipsas indica* (Pough, 1983; Sazima, 1989; Hosono et al., 2007) (Figura 1).

Adaptações morfológicas relacionadas ao hábito malacófago também podem ser observadas em uma espécie da tribo Tachymenini, *Tomodon dorsatus* (Bizerra et al.,

2005). Esta espécie é considerada especialista em lesmas da família Veronicellidae (Marques & Sazima, 2004; Bizerra et al., 2005; Zanella & Cechin, 2009), e durante o processo de alimentação, foram observados movimentos mandibulares rápidos, além da presença de alongamento e diminuição no número de dentes (Bailey, 1966; Gallardo, 1972; Bizerra et al., 2005).

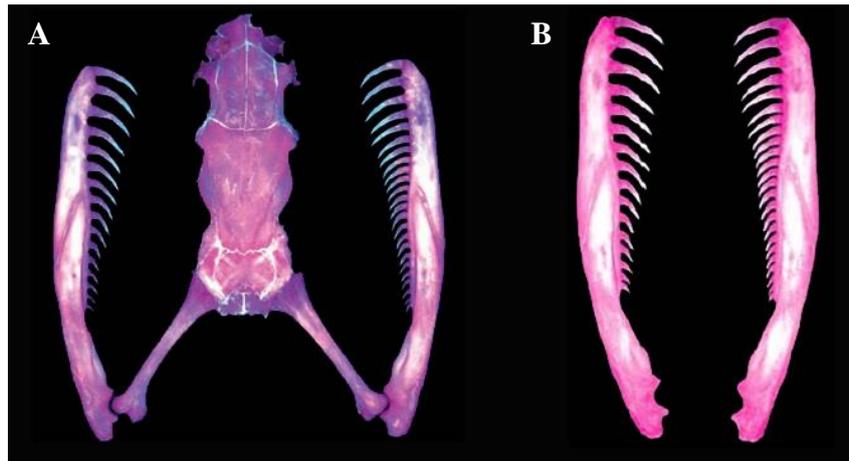


Figura 1 - A) Dentes mandibulares longos e delgados em *Pareas iwasakii*; B) Dentição assimétrica nas mandíbulas de *Pareas iwasakii* (Fonte: Hosoi et al., 2007).

Além de *Tomodon dorsatus* o hábito malacófago também foi observado em outras espécies de Tachymenini (*sensu* Zaher et al., 2009, que inclui espécies de *Calamodontophis*, *Gomesophis*, *Pseudotomodon*, *Ptychophis*, *Tachymenis*, *Thamnodynastes* e *Tomodon*), como *T. ocellatus* e *Calamodontophis paucidens* (Gallardo, 1972).

Ao analisar as variações morfológicas e os fatores ecológicos que possivelmente influenciam essa variação, os grupos monofiléticos são considerados os mais indicados e, portanto, os mais informativos do ponto de vista evolutivo (Martins et al., 2001). Entre os Dipsadinae (*sensu* Peters, 1960; Cadle, 1984; Vidal et al., 2000; Zaher et al., 2009), os Dipsadini são considerados monofiléticos com base na morfologia hemipeniana, dentição, escutelação, osteologia craniana e caracteres moleculares, porém recentemente foi observado com base em estudos moleculares, seu parafilético

(Peters, 1960; Cadle, 1984; Zaher, 1999; Zaher et al., 2009; Vidal et al., 2010; Grazziotin et al., 2012).

Peters (1960) indicou a presença de duas tendências evolutivas para as espécies dos gêneros *Dipsas*, *Sibon* e *Sibynomorphus*: uma em direção à eficiência na utilização do hábitat arborícola e outra a um eficiente modo de alimentação, baseado na malacofagia. Peters (1960) listou para as espécies destes gêneros cinco adaptações morfológicas relacionadas ao hábito malacófago, que são: 1) maxilar e dentes maxilares voltados para dentro e para o centro da boca, permitindo a serpente agarrar firmemente a presa; 2) perda da conexão entre o pterigóide e a articulação do quadrado-mandibular, permitindo movimentos separados e isolados do maxilar-pterigóide e do dentário, proporcionando independência de movimentos ao manipular a presa (observado apenas em *Sibon nebulata*); 3) diminuição do número de dentes no pterigóide, relacionada ao encurtamento do osso correspondente; 4) presença de uma articulação entre o dentário e o articular, permitindo uma maior independência de movimento do dentário no momento de retirada do molusco da concha; e 5) diversas mudanças na musculatura das regiões temporal e mental.

Desta forma, Peters (1960) observou diferentes níveis de especializações morfológicas relacionadas tanto ao hábito malacófago quanto ao hábitat ocupado pelas espécies, que podem ser resumidos da seguinte forma: as espécies de *Dipsas* apresentaram maior número de especializações morfológicas relacionadas tanto ao hábitat arborícola quanto à alimentação malacófaga, sendo estas as mais adaptadas tanto ao ambiente quanto à dieta em relação às demais espécies; as espécies de *Sibon*, apesar de apresentarem um alto grau de especialização relacionado ao hábitat, não apresentaram grandes modificações nos ossos cefálicos e dentes, relacionadas à

alimentação; e as espécies de *Sibynomorphus* apresentaram quase todas as adaptações para a malacofagia, porém a maioria das espécies está restrita ao ambiente terrestre, estando ausentes nelas características corporais relacionadas à vida arbórea (Peters, 1960).

As espécies de *Dipsas* apresentam diversas adaptações morfológicas relacionadas ao ambiente arborícola, como o corpo fortemente comprimido, cabeça curta e distinta do pescoço, olhos grandes com pupila vertical e cauda longa (Peters, 1960). O gênero compreende 33 espécies presentes desde o México até a América do Sul, com dez espécies ocorrendo no Brasil: *Dipsas albifrons*, *D. alternans*, *D. bucephala*, *D. catesbyi*, *D. incerta*, *D. indica indica*, *D. indica petersi*, *D. pavonina*, *D. sazimai* e *D. variegata* (Kofron, 1982; Fernandes et al., 2010; The Reptile Database, 2011; Bérnilis & Costa, 2012) (Figura 2).



Figura 2 - Aspecto em vida de algumas espécies de *Dipsas* ocorrentes no Brasil. A) *Dipsas catesbyi* (Foto: Arthur Georges; B) *Dipsas indica* (Foto: Moloch) e C) *Dipsas variegata* (Foto: Marco Natera).

Beebe (1946) listou como componentes da dieta de *Dipsas catesbyi* pequenos caramujos e baratas da madeira de corpo mole recém-emergidas. No entanto, Bernarde & Abe (2010) encontraram no trato digestório de um indivíduo desta espécie uma lesma da família Veronicellidae. Em relação a *D. indica* Beebe (1946) listou como componentes da dieta, pequenos caramujos além de lesmas e formigas. Em estudo experimental, Sazima (1989) ofereceu a indivíduos de *D. indica* lesmas Veronicellidae e

caramujos das famílias Bulimulidae e Eulotidae, sendo ambos os tipos de presas aceitas pelas serpentes. Vestígios de caramujo (Martins & Oliveira, 1998) e uma lesma Veronicellidae (Hartmann et al., 2009) foram encontrados no trato digestório desta espécie. Para *D. pavonina* a única observação sobre dieta refere-se à presença de uma lesma no trato digestório de um indivíduo (Martins & Oliveira, 1998). Estes dados sugerem que as espécies de *Dipsas* se alimentam tanto de lesmas quanto de caramujos, como já haviam afirmado Barrio-Amorós & Duellman (2009) para *D. catesbyi* e *D. variegata*.

As espécies de *Sibynomorphus* apresentam características morfológicas que permitem a utilização de ambientes terrestres como cauda curta, corpo cilíndrico ou pouco comprimido lateralmente e cabeça distinta do pescoço, porém, *S. neuwiedi*, além do habito terrícola também apresenta hábitos semi-arborícolas (Peters, 1960; Marques & Sazima, 2004; Hartmann, 2005; Barbo, 2008). No entanto, a grande diferença na morfologia craniana observada entre as espécies de *Sibynomorphus* (Laporta-Ferreira et al., 1986, 1988) possivelmente está relacionada à dieta e não ao habitat terrestre. O gênero *Sibynomorphus* apresenta atualmente 12 espécies: *Sibynomorphus oligozonatus*, *S. oneilli*, *S. petersi*, *S. vagrans*, *S. vagus*, *S. williamsi*, *S. inaequifasciatus*, *S. lavillai*, *S. mikanii*, *S. neuwiedi*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus* (Cadle, 2007; Bérnilis & Costa, 2012) (Figura 3). As seis primeiras espécies estão presentes ao longo dos Andes e vales inter-Andinos do Peru e Equador, enquanto que, as seis últimas estão presentes ao sul da Bacia Amazônica, na Argentina, Paraguai, Uruguai, Bolívia e no Brasil estão presentes as últimas cinco espécies (Peters, 1960; Cadle, 2007).



Figura 3 - Aspecto em vida de algumas espécies de *Sibynomorphus* ocorrentes no Brasil. A) *Sibynomorphus mikanii* (Foto: Ricardo Kawashita); B) *Sibynomorphus neuwiedi* (Foto: Henrique Costa) e C) *Sibynomorphus turgidus*.

Embora o monofiletismo da tribo Dipsadini seja corroborado em diversos trabalhos (Fernandes, 1995; Zaher et al., 2009; Vidal et al., 2010), em um estudo recente foi observado o parafiletismo desta tribo (Grazziotin et al., 2012). Dentre os diversos trabalhos que abordaram o relacionamento entre os membros da tribo dipsadini, algumas hipóteses filogenéticas indicaram o parafiletismo de *Sibynomorphus* (Grazziotin et al., 2012; Alves, 2009).

Na hipótese de Grazziotin et al. (2012) *Dipsas articulata* e *D. indica* formaram um clado monofilético e irmão do grupo formado por *Sibon nebulatus*. *Sibynomorphus turgidus* e *S. mikanii* apareceram como espécies-irmãs, formando um clado monofilético com *Ninia atrata*, e este é irmão do clado formado por ((*Dipsas neivai* e *D. variegata*) (*D. albifrons* (*D. catesbyi* e *S. ventrimaculatus* (*S. garmani* e *S. neuwiedi*)))) (Figura 4).

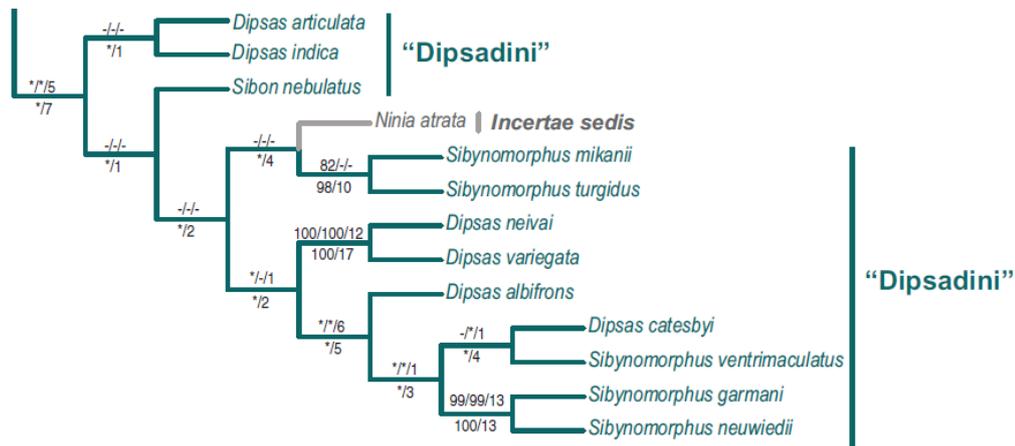


Figura 4 - Hipótese filogenética para os Dipsadini, incluindo *Dipsas* e *Sibynomorphus* (análise filogenética baseada em dados moleculares). Modificado de Grazziotin et al. (2012).

Segundo Laporta-Ferreira et al. (1986, 1988), o esqueleto cefálico de *S. newwiedi* é formado por um conjunto de ossos que permitem a retirada do molusco de sua concha, sem fraturá-la. Segundo os autores, *S. newwiedi* é uma espécie especialista em alimentar-se de caramujos (*Bradybaena* e *Biomphalaria*) e possui as mandíbulas longas e delgadas, dentes maxilares em maior número (12-15), osso articular longo e espesso, presença de quilha na borda superior do dentário e osso quadrado mais longo e delgado. Especialista em predar lesmas, *S. mikanii* não possui as mandíbulas tão alongadas e finas como as de *S. newwiedi* e apresenta menor número de dentes maxilares (7-9), osso articular mais curto, ausência de quilha na borda superior do dentário e quadrado curto e delgado, articulando-se diretamente com o esquamosal (Figura 5).

Por outro lado, alguns autores observaram que lesmas Veronicellidae também fazem parte da dieta de *Sibynomorphus newwiedi*. Marques & Sazima (2004), em estudo sobre história natural dos répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins, São Paulo, encontraram lesmas Veronicellidae no trato digestório de cinco indivíduos de *S.*

neuwiedi coletados nesta Estação, afirmando que sua dieta é composta principalmente por lesmas. Palmuti et al. (2009) em estudo sobre hábitos alimentares em um fragmento de Mata Atlântica do Sudeste do Brasil, Minas Gerais, encontraram lesmas desta família no estômago de três espécimes. Maia-Carneiro et al. (2011) relataram pela primeira vez o consumo da lesma Veronicellidae *Potamojanuarius lamellatus* por indivíduos adultos de *S. neuwiedi* coletados no Parque Estadual da Ilha Grande, Rio de Janeiro.

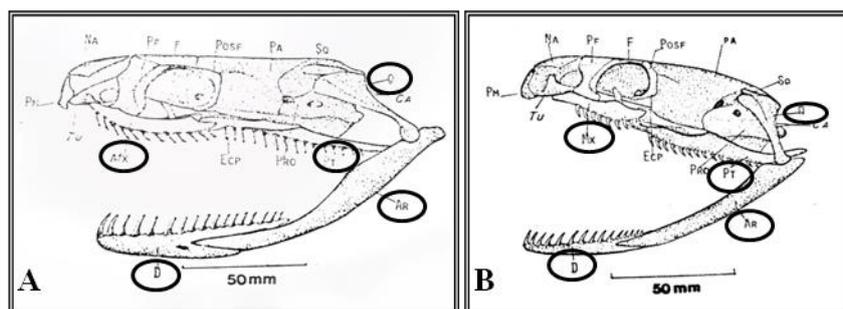


Figura 5 - Desenho esquemático do crânio em vista lateral. A) *Sibynomorphus neuwiedi*; B) *Sibynomorphus mikanii*. Em destaque (círculos em negro) indicam as principais diferenças morfológicas do crânio das duas espécies. Legenda: D: Dentário; Mx: Maxilar; PT: Pterigóide; AR: Articular; Q: Quadrado (Modificado de Laporta-Ferreira et al., 1988).

Apesar de nenhum estudo ter focado as adaptações morfocranianas de *S. turgidus*, um estudo experimental sobre o comportamento alimentar desta espécie foi realizado por Melgarejo (1980), que observou após a oferta de lesmas e caramujos, que a espécie não apresentou preferência por nenhum dos itens, predando ambos. Em relação à *S. ventrimaculatus* poucos dados sobre a dieta estão disponíveis na literatura, dentre eles destaca-se o trabalho de Oliveira (2001) que verificou a presença de lesmas e caramujos no trato digestório de exemplares desta espécie, mais frequentemente de lesmas.

Além das especializações dos ossos do crânio e dentes observados em *S. mikanii* e *S. neuwiedi*, existem ainda evidências de que as substâncias secretadas pelas glândulas

orais destas serpentes desempenham papel importante na sua alimentação. Laporta-Ferreira & Salomão (1991) abordaram a morfologia, fisiologia e toxicidade das glândulas orais de *S. neuwiedi*, através de experimentos, onde extratos das glândulas infralabial, supralabial e de Duvernoy foram injetados em caramujos (*Bradybaena similaris*). As autoras observaram que os caramujos, após a injeção das secreções glandulares, apresentaram abundante secreção mucosa ao redor da boca e da glândula pedal, rompimento dos tecidos musculares e imobilidade, seguida de morte, concluindo que as secreções das glândulas orais, e especialmente da glândula infralabial apresentam atividade proteolítica.

Posteriormente, Salomão & Laporta-Ferreira (1994) analisaram o papel da secreção das glândulas infralabial, supralabial e de Duvernoy de *S. mikanii* na imobilização de lesmas Veronicellidae, observando que as três glândulas orais apresentaram composição química mista e atividade proteolítica. No entanto, os efeitos causados pelas secreções das glândulas foram distintos, onde os extratos da glândula de Duvernoy causaram imobilização das lesmas, enquanto que os das glândulas infralabial e supralabial causaram efeitos locais (Salomão & Laporta-Ferreira, 1994).

Ainda enfocando estudos com glândulas orais em dipsadíneos, aspectos morfológicos e histoquímicos de *Atractus reticulatus*, *Dipsas indica* e *Sibynomorphus mikanii* foram analisados por Oliveira et al. (2008), que observaram a presença de uma glândula infralabial alongada, fina e bem desenvolvida em *D. indica* e *S. mikanii*, com natureza mista e predomínio de células seromucosas, conforme mencionado por Salomão & Laporta-Ferreira (1994). A presença de células seromucosas ou mucoserosas pode, entre outras funções, apresentar um papel fundamental na digestão da presa pela serpente (Oliveira et al., 2008).

Avaliando que existe uma relação direta entre a morfologia do aparato trófico (osteologia craniana e natureza das secreções das glândulas orais) e o hábito alimentar dos dipsadíneos, e tendo como premissa a relação entre a forma da cabeça e a dieta, como já observado para serpentes por alguns autores (p. ex. Scartozzoni, 2009; Hampton, 2011), este estudo tem como objetivo analisar possíveis divergências e convergências morfológicas da cabeça e crânio em espécies das tribos Dipsadini (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi*, *S. mikanii*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus*) e Tachymenini (*Tomodon dorsatus*) relacionadas ao hábito malacófago.

1.2 Morfometria geométrica como ferramenta para estudos ecomorfológicos

Em estudos morfológicos a ferramenta mais utilizada historicamente é a morfometria linear, que analisa quantitativamente a variação de forma entre os organismos através de medidas de distâncias lineares de suas partes (Blackith, 1965).

Porém, com o desenvolvimento de métodos que levam em consideração a geometria das formas biológicas, assim como uma aprofundada análise estatística da variação de forma entre os organismos o termo morfometria foi proposto por Bookstein (1991) como uma abordagem estatística da covariância entre as mudanças de forma e os fatores que a causam, como ecológicos ou filogenéticos, sendo esta nova definição comum a morfometria geométrica (Bookstein, 1991).

Esta ferramenta utiliza a análise da configuração de marcos anatômicos (*landmarks*), que são definidos como pontos nos quais as estruturas biológicas são analisadas e que permitem identificar as variações de forma entre estruturas morfológicas topologicamente homólogas nos diferentes espécimes em estudo (Rohlf, 1999).

A morfometria geométrica apresenta uma série de vantagens sobre a morfometria linear, pois fornece descrições precisas e exatas sobre a forma dos organismos, já que retira o efeito do tamanho, posição e orientação entre eles, para que seja possível acessar apenas informações referentes à forma, enquanto que a morfometria linear fornece precisão nos resultados, porém não leva em consideração a forma geométrica das estruturas biológicas (Zelditch et al., 2004).

Além disso, análises geométricas facilitam a visualização, interpretação e comunicação dos resultados. Uma das maiores vantagens de se utilizar esta metodologia deve-se a sua capacidade de obtenção e comunicação de informações sobre a localização espacial da variação morfológica, sua magnitude, posição e extensão espacial do organismo em análise (Zelditch et al., 2004).

Para uma melhor abordagem dos objetivos propostos neste estudo foram utilizados aqui dois grupos de variáveis morfométricas: o primeiro compreendendo uma análise morfométrica linear e o segundo derivado da morfometria geométrica compreendendo uma análise da configuração de marcos anatômicos (*landmarks*) (Bookstein, 1991).

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Verificar possíveis divergências e convergências morfológicas (cabeça, crânio e mandíbula) relacionadas ao hábito malacófago entre espécies das tribos Dipsadini (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi*, *S. mikanii*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus*) e Tachymenini (*Tomodon dorsatus* e *Thamnodynastes chaquensis*).

2.2 Objetivos Específicos

- Investigar possíveis divergências morfológicas da cabeça relacionadas ao hábito malacófago entre as espécies que se alimentam de lesmas e caramujos (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus*) e apenas de lesmas (*S. mikanii*);
- Investigar possíveis divergências morfológicas do crânio, mandíbula e número de dentes (maxilares, palatinos, pterigóides e mandibulares) relacionadas ao hábito malacófago de *Sibynomorphus mikanii*, *S. newwiedi* e *S. turgidus*, considerando que *S. mikanii* alimenta-se apenas de lesmas e *S. newwiedi* e *S. turgidus* de lesmas e caramujos;
- Investigar possíveis convergências morfológicas da cabeça relacionadas ao hábito malacófago entre espécies da tribo Dipsadini (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi*, *S. mikanii*, *S. turgidus*, *S. ventrimaculatus*) e Tachymenini (*Tomodon dorsatus* e *Thamnodynastes chaquensis*), considerando que apenas *S. mikanii* e *Tomodon dorsatus* alimentam-se apenas de lesmas;
- Investigar possíveis convergências em relação ao número de dentes mandibulares entre as espécies que se alimentam de lesmas e caramujos (*Sibynomorphus newwiedi* e *S. turgidus*), apenas lesmas (*S. mikanii* e *Tomodon dorsatus*) e de vertebrados (*Thamnodynastes chaquensis*).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material analisado

Para a análise ecomorfológica foram analisadas sete espécies da tribo Dipsadini (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi*, *S. mikanii*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus*) e duas da tribo Tachymenini (*Tomodon dorsatus* e *Thamnodynastes chaquensis*). Estas espécies foram selecionadas por apresentar grande especificidade alimentar, sendo os Dipsadini e *Tomodon dorsatus* malacófagos, porém, podendo ser subdivididos em duas categorias ou grupos tróficos como denominados aqui, aquele formado por espécies que se alimentam somente de lesmas (*Sibynomorphus mikanii* e *Tomodon dorsatus*), geralmente as da família Veronicellidae e aquele formado por espécies que se alimentam tanto de lesmas quanto de caramujos (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus*). Esta subdivisão visa auxiliar a detecção de modificações na morfologia cefálica e craniana associadas a cada tipo de presa.

Para verificar a atuação de efeitos ecológicos (hábito alimentar) sobre a morfologia cefálica, sem desconsiderar as relações filogenéticas entre as espécies estudadas, foi incluída outra espécie da tribo Tachymenini (*Thamnodynastes chaquensis*) para verificar se as adaptações morfológicas de *Tomodon dorsatus* estariam relacionadas a fatores ecológicos (hábito alimentar) ou se seriam reflexo de uma história evolutiva compartilhada. Assim, *Thamnodynastes chaquensis* foi incluída nas análises por ser uma espécie terrestre, como *Tomodon dorsatus*, mas que se alimenta de vertebrados, principalmente de anuros, sendo alocada no grupo trófico denominado vertebrados.

Um total de 315 indivíduos destas espécies foi analisado para a morfometria linear e 277 para a morfometria geométrica de coleções científicas nacionais (Anexo 1).

3.2 Dados Morfométricos

3.2.1 Morfometria linear

Dos 315 indivíduos foram analisados as seguintes espécies: *Dipsas catesbyi* (n= 35), *D. indica* (n= 23), *D. variegata* (n= 22), *Sibynomorphus neuwiedi* (n= 38), *S. mikanii* (n= 84), *S. turgidus* (n= 59), *Tomodon dorsatus* (n= 41) e *Thamnodynastes chaquensis* (n= 12). *Sibynomorphus ventrimaculatus* não foi incluída nas análises da morfometria linear.

Foram aferidas sete medidas cefálicas de todos os indivíduos, sob estereomicroscópio, com auxílio de paquímetro digital e régua milimetrada. As medidas morfométricas tomadas da cabeça foram as seguintes: Comprimento da cabeça (Ccab)- medida da extremidade do escudo rostral até o ponto de articulação quadrado-mandibular; Largura da cabeça (Lcab)- medida correspondente à maior largura da cabeça; Comprimento do frontal (Cfron)- medida correspondente ao ponto mais anterior e o ponto mais posterior do escudo frontal; Largura do frontal (Lfron)- medida correspondente às extremidades esquerda e direita do escudo frontal, em sua porção anterior; Distância do frontal ao focinho (Dfron-fo)- medida correspondente ao ponto mais anterior do escudo frontal até a extremidade do escudo rostral; Distância da narina ao focinho (DNF)- medida correspondente ao ponto de encontro do escudo nasal até a extremidade do escudo rostral em uma visão lateral; Distância do olho à narina (DON)- medida correspondente à margem anterior do olho a margem posterior da narina.

Foram preparados 68 crânios, sob estereomicroscópio, com auxílio de água quente e pinças, das seguintes espécies: *S. mikanii* (n= 28), *S. neuwiedi* (n= 15) e *S. turgidus* (n= 25). Foram aferidas as seguintes medidas cranianas, em milímetros:

Comprimento do crânio (Ccra)- medida da extremidade cranial do pré-maxilar até a extremidade caudal dos exoccipitais; Comprimento do osso maxilar (Cmax)- medida da superfície dorsal à superfície ventral do osso; Comprimento do osso palatino (Cpal)- medida da extremidade cranial até a extremidade caudal do osso; Comprimento da mandíbula (Cman)- medida da extremidade posterior do osso composto até a extremidade cranial do osso dentário; e Comprimento do osso dentário (Cden)- medida da extremidade cranial até a extremidade caudal do osso, pelo lado externo. Além das medidas cranianas foi realizada a contagem do número de dentes maxilares, palatinos, pterigóides e mandibulares de todos os crânios preparados, utilizando-se o lado direito de cada crânio. Foi possível analisar também o número de dentes mandibulares de quatorze espécimes de *Tomodon dorsatus* e onze de *Thamnodynastes chaquensis*, e assim, estes exemplares também foram incluídos nas análises referentes aos dentes mandibulares juntamente com *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *S. turgidus*.

As variáveis morfométricas foram testadas quanto à normalidade e homodasticidade das variâncias através dos testes de Shapiro & Wilk (1965) e Levene (1960). Posteriormente, foram realizados testes paramétricos (Teste t) e não paramétricos (Teste U) para verificar a existência de dimorfismo sexual e quando constatado, machos e fêmeas foram tratados separadamente nas análises subsequentes. Análises de Componentes Principais (PCA – “Principal Components Analysis” Manly, 1994), foram realizadas, com o objetivo de reduzir o número de dimensões dos dados. Em seguida foram realizadas Análises Discriminantes, paramétricas e não paramétricas, para avaliar o grau de variação existente entre e dentro dos grupos definidos *a priori*, sendo estes definidos de acordo com o tipo de presa utilizado por cada espécie, sendo definidos os seguintes grupos tróficos: *LESMA a* que inclui a espécie de Dipsadini especialista somente em lesmas, *Sibynomorphus mikanii*; *LESMA b* que inclui a espécie

de Tachymenini especialista somente em lesmas, *Tomodon dorsatus*; *LESMA E CARAMUJO* que inclui as espécies de Dipsadini que se alimentam de lesmas e caramujos, *Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus neuwiedi* e *S. turgidus* e *VERTEBRADOS* que inclui a espécie de Tachymenini que se alimenta de vertebrados, *Thamnodynastes chaquensis*. Na análise discriminante para avaliar as possíveis convergências morfológicas foram utilizados os quatro grupos tróficos, enquanto que, para avaliar as possíveis divergências morfológicas entre as espécies de Dipsadini foram utilizados apenas os grupos formados pelas espécies desta tribo: *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*) e *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus neuwiedi* e *S. turgidus*).

Estas análises visam observar caracteres convergentes e divergentes da morfologia cefálica entre as espécies estudadas e foram realizadas utilizando o programa Statistica 7.1 com nível de significância estatístico de $\alpha = 0,05$. Além disso, o grau de diferenciação entre os grupos tróficos foi analisado utilizando-se como técnica de comparação a Distância de Mahalanobis que é uma medida de dissimilaridade onde maiores valores indicam menor semelhança entre os grupos comparados (Albuquerque, 2005).

Análises de variância (ANOVA) foram realizadas com o objetivo de verificar a existência de diferenças estatisticamente significativas entre as médias do número de dentes maxilares, palatinos, pterigoides e mandibulares entre *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *S. turgidus*, e para *Tomodon dorsatus* e *Thamnodynastes chaquensis* incluindo apenas o número de dentes mandibulares. Quando constatadas diferenças significativas entre as médias das variáveis analisadas foi aplicado um teste *a posteriori*, o teste de Tukey, para detectar quais espécies diferem entre si. Em seguida foi realizada uma análise discriminante não paramétrica utilizando

os grupos tróficos citados acima para verificar a existência de convergência entre as espécies que se alimentam apenas de lesmas, *Sibynomorphus mikanii* e *Tomodon dorsatus* em relação ao número de dentes mandibulares. Além disso, foi realizado um Teste *t* utilizando-se como grupos o número de dentes mandibulares do lado direito e esquerdo, para constatar a existência de diferenças no número de dentes mandibulares (assimetria no número de dentes) entre *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *S. turgidus*.

3.2.2 Morfometria geométrica

Para a análise da morfologia externa da cabeça foram obtidas imagens em vista dorsal e lateral de *Dipsas catesbyi* (dorsal= 28; lateral= 23), *D. indica* (dorsal= 16; lateral= 9), *D. variegata* (dorsal= 21; lateral= 20), *Sibynomorphus neuwiedi* (dorsal= 36; lateral= 34), *S. mikanii* (dorsal= 61; lateral= 29), *S. turgidus* (dorsal= 35; lateral= 34), *S. ventrimaculatus* (dorsal= 13; lateral= 15), *Thamnodynastes chaquensis* (dorsal= 12; lateral= 11) e *Tomodon dorsatus* (dorsal= 39; lateral= 39).

Para a análise da morfologia interna foram obtidas imagens de crânios e mandíbulas das três espécies de *Sibynomorphus*, sendo fotografados um total de vinte e oito crânios de *S. mikanii* (15 machos e 13 fêmeas), quinze de *S. neuwiedi* (seis machos e nove fêmeas) e vinte e cinco de *S. turgidus* (13 machos e 12 fêmeas). Os crânios foram fotografados em vista dorsal (*S. mikanii*= 28; *S. neuwiedi*= 15; e *S. turgidus*= 25), lateral (*S. mikanii*= 24; *S. neuwiedi*= 15; e *S. turgidus*= 25) e as mandíbulas em vista lateral (lado direito *S. mikanii*= 19; *S. neuwiedi*= 13; e *S. turgidus*= 25; e lado esquerdo *S. mikanii*= 22; *S. neuwiedi*= 15; e *S. turgidus*= 25). As imagens foram obtidas com auxílio de Estereomicroscópio Leica M80, com câmera acoplada e câmera Fuji Fine Pix 2.000. Para a obtenção das imagens foi realizado o alinhamento de cada espécime

(cabeça, crânio e mandíbulas), utilizando uma bolha de nível para garantir o mesmo plano geométrico das imagens e assim o posicionamento correto dos marcos anatômicos.

A escolha dos marcos anatômicos seguiu os critérios propostos por Zelditch et al. (2004): 1) Homologia: todos os marcos devem ser inseridos na mesma posição anatômica em todos os espécimes analisados; 2) Topologia: os marcos devem ter consistência na sua posição relativa, por isso as formas a serem comparadas não devem ser muito diferentes; 3) Repetibilidade: os marcos devem ser facilmente localizados, para facilitar a digitalização e deslocamento sem grandes dificuldades, diminuindo o erro de digitalização; 4) Coplanaridade: todas as imagens devem estar no mesmo plano dimensional; 5) Adequada cobertura da forma: o número de marcos deve estar bem distribuído para facilitar a detecção das diferenças morfológicas.

Desta forma, foram definidos vinte marcos anatômicos na cabeça (dez em vista dorsal e dez em vista lateral), vinte e seis no crânio (desesseis em vista dorsal e dez em vista lateral) e cinco em vista lateral da mandíbula (direita e esquerda) (ver Material e Métodos do manuscrito). Os marcos anatômicos da cabeça, crânio e mandíbulas foram estabelecidos conforme listados a seguir:

A) Marcos anatômicos da cabeça, em vista dorsal, definidos nos pontos de interseção das escamas cefálicas: 1- internasal com pré-frontal; 2- pré-frontais com frontal; 3- pré-frontal com frontal e supraocular; 4- pré-frontal com frontal e supraocular; 5- frontal com parietais; 6- frontal com parietal e supra-ocular; 7- frontal com parietal e supra-ocular; 8- supra-ocular com parietal e pós-ocular; 9- supra-ocular com parietal e pós-ocular; e 10- parietais com nucal.

B) Marcos anatômicos da cabeça, em vista lateral, definidos nos pontos de interseção das escamas cefálicas: 1- nasal com loreal superior; 2- nasal e loreal inferior; 3- supralabial com a 4ª supralabial; 4- supra-ocular (região anterior) com o olho; 5- supra-ocular (região posterior) com o olho; 6- parietal com temporal anterior e pós-ocular; 7- pós-ocular inferior com o olho; 8- 2ª com a 3ª escama temporal, em sua porção inferior; 9- penúltima com a última escama supralabial; e 10- última escama supralabial com a escama adjacente a ela.

C) Marcos anatômicos do crânio, em vista dorsal, definidos nos pontos de interseção dos seguintes ossos e suas extremidades: 1- pré-maxilar com o nasal; 2- nasal com o frontal; 3- região anterior do pré-frontal com o frontal; 4- região anterior do pré-frontal com o frontal; 5- região posterior do pré-frontal com o frontal; 6- região posterior do pré-frontal com o frontal; 7- frontal com o parietal em sua extremidade; 8- frontal com o parietal em sua extremidade; 9- frontal com parietal, em sua porção mediada; 10- pós-orbital com o parietal; 11- pós-orbital com o parietal; 12- parietal com o proótico; 13- parietal com o proótico; 14- parietal com o proótico e o supraoccipital; 15- parietal com o proótico e o supraoccipital; e 16- exoccipitais em sua porção posterior.

D) Marcos anatômicos do crânio, em vista lateral, definidos nos pontos de interseção dos seguintes ossos e suas extremidades: 1- pré-maxilar com o nasal; 2- extremidade anterior do osso maxilar; 3- maxilar com o pré-frontal em sua porção anterior; 4- maxilar com o pré-frontal em sua porção posterior; 5- pré-frontal com o frontal; 6- frontal com o parietal; 7- pós-orbital com o parietal; 8- região

posterior do maxilar com o ectopterigide; 9- região posterior do ectopterigoide com o pterigoide; e 10- extremidade do osso exoccipital.

E) Marcos anatômicos da mandíbula, em vista lateral, definidos nos pontos de interseção dos seguintes ossos e suas extremidades: 1- quadrado-mandíbula; 2- extremidade posterior do dentário, em sua porção superior; 3- composto com o dentário; 4- extremidade posterior do osso dentário, em sua porção inferior; e 5- extremidade anterior do dentário.

Após a obtenção de todas as imagens da cabeça, crânio e mandíbulas, estas foram convertidas para o formato TPS, através do programa TPS Util (Rohlf, 2008). Em seguida os marcos anatômicos foram digitalizados, com auxílio do programa TPS Dig2 (Rohlf, 2008) e a escala utilizada para converter as coordenadas para milímetros.

Inicialmente foi realizada uma análise de repetibilidade com o objetivo de se obter a porcentagem do erro de digitalização para cada marco anatômico, para isto os marcos foram digitalizados duas vezes em todas as imagens e o erro testado através de uma análise de variância (ANOVA) e os marcos anatômicos com erro superior a 10% foram excluídos da amostra.

Posteriormente, as coordenadas dos marcos anatômicos passaram por um processo de padronização, onde o efeito da posição, tamanho e orientação de cada imagem foi removido por meio do método denominado Sobreposição Generalizada por Quadrados Mínimos (GLS) ou Sobreposição de Procrustes, utilizando-se o programa MorphoJ (Klingenberg, 2010).

O método de Sobreposição de Procrustes resulta na chamada “Configuração de referência”, que é a forma média de todas as imagens e que será utilizada para

comparação das demais formas entre si, através da configuração de referência (Rohlf & Corti, 2000). Para esta análise uma das configurações foi escolhida aleatoriamente e todas as demais foram transladadas, redimensionadas e rotacionadas a ela de modo que seus centróides se sobrepusessem (as configurações são transladadas para um local comum, a origem do sistema de eixos), que seus tamanhos de centróide fossem iguais a 1 e que as Distâncias de Procrustes entre elas fossem minimizadas (a soma dos quadrados das distâncias entre marcos anatômicos correspondentes é minimizada pela Distância de Procrustes ao quadrado) (Monteiro & Reis, 1999; Zelditch et al., 2004).

A média de todas as configurações foi então calculada, e o processo de translação, reescalonamento e rotação foi repetido, sobrepondo as formas à configuração média e as Distâncias de Procrustes foram recalculadas. Tal processo foi repetido até que não fosse encontrada uma diminuição significativa nas Distâncias de Procrustes entre as configurações. Esta análise é necessária para que seja possível acessar apenas informações referentes à forma (Rohlf & Corti, 2000).

Após o cálculo da configuração de referência, foi obtida a matriz de covariação através do programa MorphoJ e a partir dela foram realizadas as análises multivariadas. Inicialmente foi realizada uma análise discriminante utilizando-se como grupos machos e fêmeas, para determinar a existência de dimorfismo sexual relacionado à forma da cabeça. Posteriormente, uma análise de componentes principais (PCA) foi realizada com o objetivo de verificar os marcos anatômicos responsáveis pela maior parte da variação de forma entre as espécies, e de variáveis canônicas (CVA), para determinar o grau de diferenciação entre os grupos definidos *a priori*. Os grupos tróficos definidos para a análise de variáveis canônicas foram os mesmos definidos para a análise linear: *LESMA a* que inclui a espécie de

Dipsadini especialista somente em lesmas, *Sibynomorphus mikanii*; *LESMA b* que inclui a espécie de Tachymenini especialista somente em lesmas, *Tomodon dorsatus*; *LESMA E CARAMUJO* que inclui as espécies de Dipsadini que se alimentam de lesmas e caramujos, *Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus neuwiedi*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus* e *VERTEBRADOS* que inclui a espécie de Tachymenini que se alimenta de vertebrados, *Thamnodynastes chaquensis*. Na análise discriminante para analisar as possíveis convergências morfológicas entre os grupos tróficos, foram utilizados os quatro grupos citados acima, enquanto que, para analisar as possíveis divergências morfológicas, apenas entre as espécies de Dipsadini, foram utilizados apenas os grupos tróficos formados pelas espécies desta tribo: *LESMA (Sibynomorphus mikanii)* e *LESMA E CARAMUJO (Dipsas catesbyi, D. indica, D. variegata, Sibynomorphus neuwiedi, S. turgidus e S. ventrimaculatus)*. Para as análises discriminantes foi adotado como nível de significância estatístico o valor de $\alpha = 0,05$, além disso, o grau de diferenciação entre os grupos tróficos foi analisado utilizando-se como técnica de comparação a Distância de Mahalanobis, medida de dissimilaridade onde maiores valores indicam menor semelhança entre os grupos comparados (Albuquerque, 2005).

4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albuquerque MA. 2005. Estabilidade em análise de agrupamento (Cluster analysis) [dissertação]. Pernambuco: Universidade Federal Rural de Pernambuco. 64 p.
- Alencar LRV. 2010. Ecomorfologia em serpentes neotropicais: um estudo de caso com a tribo Pseudoboini. [dissertação]. São Paulo: Universidade de São Paulo. 86 p.

- Alves FQ. 2009. Filogenia de *Dipsas* e *Sibynomorphus* (Serpentes: Colubridae: Dipsadinae). [tese] São Paulo: Universidade Estadual Paulista-UNESP, Botucatu. 210 p.
- Bailey J. 1966. Modes of evolution in new world opisthoglyph snakes. Colet. trab. Inst. Butantan 53:67-72.
- Barbo FE. 2008. Composição, história natural, diversidade e distribuição das serpentes no município de São Paulo, SP. [dissertação]. São Paulo: Universidade de São Paulo. 90 p.
- Barrio-Amorós CL, & Duellman WE. 2009. Herpetofauna de la Sierra de Lema, Estado Bolívar, Venezuela. Boletín RAP de Evaluación Ecológica 55:137-155.
- Beebe W. 1946. Field notes on the snakes of Kartabo, British Guiana and Caripito, Venezuela. Zool. 31(1):11-52.
- Bernarde PS. & Abe AS. 2010. Hábitos alimentares de serpentes em Espigão do Oeste, Rondônia, Brasil. Biota Neotrop. 10:167-173.
- Bizerra A, Marques OAV. & Sazima I. 2005. Reproduction and feeding of the colubrid snake *Tomodon dorsatus* from south-eastern Brazil. Amphib. Reptil. 26:33-38.
- Blackith RE. 1965. Morphometrics. In: Waterman TH, and Morowitz HJ, editors. Theoretical and Mathematical Biology. New York: Blaisdell Publishing Company. p 225-249.
- Bookstein FL. 1991. Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology, Cambridge, Cambridge University Press, VII+435p.
- Cadle JE. 1984. Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes: II. Central American xenodontine snakes. Herpetologica 40:21-30.
- Cadle JE. & Greene HW. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of neotropical snake assemblages. In: Ricklets RE & Schuller D, editor.

- Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. Chicago: University of Chicago. p. 281-293.
- Cadle JE. 2007. The snake Genus *Sibynomorphus* (Colubridae, Dipsadinae: Dipsadini) in Peru and Ecuador, White comments on the sistematics of Dipsadini. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 158 (5):183–283.
- Cundall D, & Gans C. 1979. Feeding in water snakes: an electromyographic study. J. Exp. Zool. 209:189-208.
- Cundall D. & Greene H. 2000. Feeding in snakes. In: Schwenk K, editor. Feeding: Form Function, and Evolution in Tetrapod Vertebrates. San Diego, Academic Press London. p 293-333.
- Darwin C. 1859. A Origem das Espécies. Porto: Lello & Irmão. 572p.
- Ditmars RL. 1912. The feeding habits of serpents. Zool. 1:197-238.
- Fernandes R. 1995. Phylogeny of the Dipsadine Snakes. [Ph.D. Dissertation]. University of Texas at Arlington. 115p.
- Fernandes D, Marques OAV, & Argôlo AJS. 2010. A new species of *Dipsas* Laurenti from the Atlantic Forest of Brazil (Serpentes: Dipsadidae). Zootaxa 2691:57–66.
- Gallardo J. 1972. Observaciones biológicas sobre uma falsa yarará, *Tomodon ocellatus* Duméril, Bribon et Duméril. Neotrop. 18:57-63.
- Gans C. 1952. The functional morphology of the egg-eating adaptations in the snake genus *Dasypeltis*. Zool. 37: 209-244.
- Gans C. & Oshima M. 1952. Adaptations for egg eating in the snake *Elaphe climacophora* (Boie). Am. Mus. Novit. 1571:1–16.

- Gans C. 1961. The feeding mechanism of snakes and its possible evolution. *American Zoologist* 1 (2):217-227.
- Grazziotin FG, Zaher H, Murphy RW, Scrocchi G, Benavides MA, Zhang Ya-ping & Bonatto SL. 2012. Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics* 1:1–23.
- Hampton PM. 2011. Comparison of Cranial Form and Function in Association with Diet in Natricine Snakes. *J. Morphol.* 272:1435–1443.
- Hartmann PA. 2005. História natural e ecologia de duas taxocenoses de serpentes na Mata Atlântica. [tese]. São Paulo: Universidade Estadual Paulista. 125 p.
- Hartmann PA, Hartmann MT, & Martins M. 2009. Ecology of a snake assemblage in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 49 (27):343-360.
- Hibbitts TJ. & Fitzgerald LA. 2005. Morphological and ecological convergence in two natricine snakes. *Biol. J. Linnean Soc.* 85:363-371.
- Hoso M, Asami T, & Michio H. 2007. Right-handed snakes: convergent evolution of asymmetry for functional specialization. *Biol. Lett.* 3:169-173.
- Hutchins M, Murphy JB, & Schlager N. 2003. Grzimeck's Animal Life Encyclopedia: Reptilia. Michigan: Gale Group. 670 p.
- Kardong KV. 1978. "Protovipers" and the evolution of snake fangs. *Evolution* 33 (1):433-443.
- Klingenberg CP. 2010. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Resour.* 11:353-357.
- Knox A. & Jackson K. 2010. Ecological and phylogenetic influences on maxillary dentition in snakes. *Phyllomedusa* 9 (2):121-131.

- Kofron CP. 1982. The identities of some dipsadine snakes: *Dipsas elegans*, *D. ellipsifera* and *Leptognathus andrei*. *Copeia* 1982 (1): 46–51.
- Laporta-Ferreira IL, Salomão MG, & Sawaya P. 1986. Biologia de *Sibynomorphus* (Colubridae: Dipsadinae) – Reprodução e hábitos alimentares. *Rev. Bras. Biol.* 46 (4):793-799.
- Laporta-Ferreira IL, Salomão MG, Sawaya P, & Puerto G. 1988. Mecanismo de tomada de alimento por serpentes tropicais moluscófagas (*Sibynomorphus neuwiedi* e *Sibynomorphus mikani*). Adaptações morfofisiológicas do esqueleto cefálico. *Bol. Fisiol. Anim.* 12: 81-88.
- Laporta-Ferreira IL, & Salomão MG. 1991. Morphology, physiology and toxicology of the oral glands of a tropical cochleophagous snake, *Sibynomorphus neuwiedi* (Colubridae—Dipsadinae). *Zool. Anz.* 227:198–208.
- Lema T, D’agostini FM, & Cappellari LH. 2005. Nova espécie de *Phalotris*, redescrição de *P. tricolor* e osteologia craniana (Serpentes, Elapomorphae). *Iheringia Ser. Zool.* (95) 1:65-78.
- Levene H. 1960. Robust test for equality of variance. In: Olkin, editor. *Contributions to Probability and Statistics*. Palo Alto: Stanford University Press. p. 278-292.
- Maia-Carneiro T, Dorigo TA, Gomes SR, Santos SB, & Rocha CFD. 2011. *Sibynomorphus neuwiedi* (Ihering, 1911) (Serpentes;Dipsadidae) and *Potamojanuarius lamellatus* (Semper, 1885) (Gastropoda;Veronicellidae): a trophic relationship revealed. *Biotemas* 25 (1):211-213.
- Manly BFJ. 1994. Principal component analysis. In: *Multivariate statistical methods*. New York, Chapman & Hall. p 76-92.

- Marques OAV, & Sazima I. 2004. História natural dos répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins. In: Marques OAV, & Duleba W, editors. Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna. Ribeirão Preto: Holos, p 257-277.
- Martins M. 1994. História Natural e Ecologia de uma taxocenose de serpentes de mata na região de Manaus, Amazônia Central, Brasil. [tese]. São Paulo:Universidade Estadual de Campinas. 99 p.
- Martins M. & Oliveira ME. 1998. Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonia, Brazil. Herpetolog. Nat. Hist. 6 (20):78-150.
- Martins M, Araújo MS, Sawaya RJ, & Nunes R. 2001. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). J. Zool. 254:529-538.
- Mayr E. 2005. Biologia, ciência única: reflexões sobre a autonomia de uma disciplina científica. São Paulo: Companhia das Letras. 266 p.
- Melgarejo A.R. 1980. Comportamiento depredador de *Sibynomorphus turgidus* (COPE) (Serpentes: Dipsadinae). Revista Jorn. Ciências Naturales 1:127-128.
- Monteiro LR. & Reis SF. 1999. Princípios de morfometria geométrica. São Paulo: Holos Editora. 198 p.
- Nunes PMS. 2006. Filogenia da tribo Hydropsini baseada em caracteres morfológicos (Serpentes: Xenodontinae). [dissertação]. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Oliveira JL. 2001. Ecologia de três espécies de dormideira, *Sibynomorphus* (Serpentes: Colubridae). [dissertação]. São Paulo: Universidade de São Paulo.

- Oliveira L, Jared C, Prudente ALC, Zaher H, & Antoniazzi MM. 2008. Oral glands in dipsadine “goo-eater” snakes: Morphology and histochemistry of the infralabial glands in *Atractus reticulatus*, *Dipsas indica*, and *Sibynomorphus mikanii*. *Toxicon* 51:898–913.
- Palmuti CFS, Cassimiro J, & Bertoluci J. 2009. Food habits of snakes from the RPPN Feliciano Miguel Abdala, an Atlantic Forest fragment of southeastern Brazil. *Biota Neotrop.* 9 (1):263-269.
- Peres-Neto PR. 1999. Alguns métodos e estudos em ecomorfologia de peixes de riachos. In: Caramaschi EP, Mazzoni R, & Peres - Neto PR, editors. *Ecologia de Peixes de Riachos*. Rio de Janeiro: PPGE-UFRJ. p 209-236.
- Peters JA. 1960. The snakes of the subfamily Dipsadinae. *Miscellaneous Publications of Museum of Zoology of the University of Michigan* 114:1-224.
- Pough FH. 1983. *Behavior Energetics: The Cost of Survival in Vertebrates*. Columbus: Ohio State University Press. 300 p.
- Pyron, RA, Burbrink FT, Colli GR, Nieto Montes de Oca A, Vitt LJ, Kuczynski CA, & Wiens JJ. 2010. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Mol. Phylogenet. Evol.* 58:329–342.
- Rohlf FJ. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *J. Classif.* 16:197–223.
- Rohlf FJ, & Corti M. 2000. Use of Two-Block Partial Least-Squares to Study Covariation in Shape. *Syst. Biol.* 49 (4):740–753.

- Rohlf FJ. 2008. tpsDig, Version 2.12. Department of Ecology and Evolution, University of New York, Stony Brook.
- Salomão MG, & Laporta-Ferreira IL. 1994. The role of secretions from the supralabial infralabial, and Duvernoy's glands of the slug-eating snake *Sibynomorphus mikanii* (Colubridae: Dipsadinae) in the immobilization of molluscan prey. *J. Herpetol.* 28 (3): 369–371.
- Santos BS, Huckembeck S, Bergmann FB, & Tozetti AM. 2010. Comportamento alimentar aquático de *Liophis jaegeri* (Günther 1858) (Serpentes, Dipsadidae) em cativeiro. *Biota Neotrop.* 10 (4):343-346.
- Sawaya JR. 2004. História Natural e Ecologia das Serpentes de Cerrado da Região de Itirapina. [tese]. São Paulo: Universidade Estadual de Campinas. 159 p.
- Sazima I. 1989. Feeding behavior of the snail-eating snake *Dipsas indica*. *J. Herpetol.* 23:464-468.
- Sazima I. & Martins M. 1990. Presas grandes e serpentes jovens: quando os olhos são maiores que a boca. *Colet. trab. Inst. Butantan* 52 (3):73-79.
- Scartozzoni RR. 2005. Morfologia de serpentes aquáticas neotropicais: um estudo comparativo. [dissertação]. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Scartozzoni RR. 2009. Estratégias reprodutivas e ecologia alimentar de serpentes aquáticas da tribo Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae). [tese]. São Paulo: Universidade de São Paulo. 161p.
- Shapiro SS, & Wilk MB. 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52:591-611.

- Strüssmann C. & Sazima I. 1993. The snake assemblage of the Pantanal at Poconé, western Brazil: faunal composition and ecological summary. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 28 (2):157-168.
- Bérnilis, R. S. & Costa, H. C. (org.). 2012. Répteis brasileiros: Lista de espécies. Versão 2012.1. Disponível em <<http://www.sbherpetologia.org.br/>>. Sociedade Brasileira de Herpetologia. Acessada em ... [24/06/2012]
- The reptile database, 2011 – Disponível em: < <http://reptile-database.reptarium.cz/search.php?taxon=Dipsadinae&submit=Search>>
- Vidal N, Kindl SG, Wong A, & Hedges SB. 2000. Phylogenetic Relationships of Xenodontine Snakes Inferred from 12S and 16S Ribosomal RNA Sequences. *Molecular. Mol. Phylogenet. Evol.* 14 (3):389-402.
- Vidal N, Delmas AS, David P, Cruaud C, Couloux A, & Hedges SB. 2007. The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. *C. R. Biol.* 330:182-187.
- Vidal N, Dewynter MI, & Gower DJ. 2010. Dissecting the major American snake radiation: A molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). *C. R. Biol.* 333: 48–55.
- Vitt LJ. 1983. Ecology of an anuran-eating guild of terrestrial tropical snakes. *Herpetologica* 39 (1):52-66.
- Vitt LJ, & Vangilder LD. 1983. Ecology of a Snake Community in Northeastern Brazil. *Amphib. Reptil.* 4: 273-296.
- Vree F, & Gans C. 1989. Functional morphology of the feeding mechanisms in lower tetrapods. In: Splechtna H, & Hilgers H, editors. *Fortschritte der Zoologie.* Stuttgart, Gustav Fischer Verlag. p 115-127.

Zaher H. 1999. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 240:1-168.

Zaher H, Grazziotin FG, Cadle JE, Murphy RW, Moura-Leite JC, & Bonatto SL. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia* 49 (11):115-153.

Zanella N. & Cechin SZ. 2009. Influência dos fatores abióticos e da disponibilidade de presas sobre comunidade de serpentes do Planalto Médio do Rio Grande do Sul. *Iheringia Ser. Zool.* 99 (1): 111-114.

Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, & Fink WL. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Elsevier Academic Press, San Diego.

**ECOMORFOLOGIA DE SERPENTES MALACÓFAGAS DA TRIBO
DIPSADINI (DIPSADIDAE: DIPSADINAE)**

MARINA MEIRELES DOS SANTOS¹, ÉRIKA HINGST-ZAHER², FÁBIO DE
ANDRADE MACHADO³ e ANA LÚCIA DA COSTA PRUDENTE⁴

¹Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Universidade Federal do Pará / Museu Paraense Emílio Goeldi-MPEG/UFPA. Avenida Perimetral, 1901. Caixa Postal 399, Terra Firme, Belém, Pará, CEP 66017-970, Brasil. e-mail: mmeireles@museu-goeldi.br

²Museu Biológico do Instituto Butantan, Av. Vital Brazil, 1500, Butantã, 05503-900, São Paulo, SP, Brasil.

³Programa de Pós-Graduação em Biologia-Genética, Universidade de São Paulo, SP, Brasil.

⁴Museu Paraense Emílio Goeldi, Departamento de Zoologia, Laboratório de Herpetologia. Avenida Perimetral, 1901. Caixa Postal 399, Terra Firme, Belém, Pará, CEP 66017-970, Brazil

**para facilitar a leitura, as figuras foram mantidas no corpo do texto.*

RESUMO

Serpentes das tribos Dipsadini (como as espécies de *Dipsas* e *Sibynomorphus*) e Tachymenini (como *Tomodon dorsatus*) apresentam diversas adaptações morfocranianas e glandulares relacionadas a ingestão de moluscos gastrópodes. Considerando a forte relação entre o aparato trófico e o processo de alimentação, neste trabalho foram analisadas possíveis convergências e divergências morfológicas da cabeça, crânio e mandíbula entre as espécies malacófagas das tribos Dipsadini e Tachymenini. Para facilitar a detecção de possíveis adaptações ao tipo de presa, as espécies analisadas foram subdivididas em grupos tróficos, um incluindo as espécies que alimentam-se de caramujos e lesmas (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus*) e outro incluindo as que se alimentam somente de lesmas (*Sibynomorphus mikanii* e *Tomodon dorsatus*). A análise linear e geométrica indicou que não há convergências morfológicas da cabeça entre as espécies destas duas tribos. Em relação às análises de divergência morfológica entre as espécies de Dipsadini a análise linear indicou diferenças apenas para machos de *Sibynomorphus mikanii*. Enquanto que, na análise geométrica foram observadas divergências morfológicas entre *S. mikanii* e as demais espécies da tribo Dipsadini, relacionadas principalmente ao escudo frontal e ao tamanho dos olhos. As análises do crânio e mandíbula indicaram divergências entre *S. mikanii* e as espécies *S. newwiedi* e *S. turgidus*, relacionadas ao comprimento do crânio, ossos palatino, maxilar e dentário, além de diferenças em relação ao número de dentes e a robustez da mandíbula. Todas estas divergências entre as espécies de Dipsadini podem conferir um melhor desempenho durante a alimentação de caramujos e lesmas.

Palavras-chave: *Dipsas*, *Sibynomorphus*, convergência morfológica e divergência morfológica.

ABSTRACT

Snakes of Dipsadini tribe (such as the species of *Dipsas* and *Sibynomorphus*) and the Tachymenini tribe (as *Tomodon dorsatus*) show several skull morphology and glandular adaptations related to ingestion of gastropod molluscs (slugs and snails). Considering the close relationship between the trophic apparatus and the feeding process, in this study we analyzed possible convergences and divergences morphological of the head, skull and mandible among malacophagous species of the tribes Dipsadini and Tachymenini. To facilitate the detection of possible adaptations toward prey type, the species analyzed were subdivided into trophic groups, one including the species that feed on snails and slugs (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi*, *S. turgidus* and *S. ventrimaculatus*) and another including those that feed on slugs only (*Sibynomorphus mikanii* and *Tomodon dorsatus*). Linear and geometric analysis indicated that there are no head morphological convergences among species of these two tribes. Regarding morphological divergence analyses between species of Dipsadini, the linear analysis indicated differences only related to males (*Sibynomorphus mikanii*). However, our geometric analysis indicated morphological differences among *S. mikanii* and other species of the tribe Dipsadini, mainly related to the frontal shield and to the size of the eyes. The analyses of skull and mandible have shown differences between *S. mikanii* and species of *S. newwiedi* and *S. turgidus*, related to the length of the skull, bones maxillary, dentary, palatine and differences in relation to the number of teeth and the robustness of the jaw. All these divergences between the species of Dipsadini can give a better performance during the feeding of snails and slugs.

Keywords: *Dipsas*, *Sibynomorphus*, morphological convergence and morphological divergence.

1. INTRODUÇÃO

Características na morfologia das serpentes podem ser o reflexo da atuação de pressões seletivas, ou ainda, evidências da história evolutiva compartilhada por determinado grupo (Vitt & Vangilder, 1983; Cadle & Greene, 1993; Sawaya, 2004; Zelditch et al., 2004; Hampton, 2011). Fenômenos de convergência e divergência morfológicas são interessantes no sentido de demonstrar a relação entre a forma de um organismo ou estrutura e sua função ecológica (Peres-Neto, 1999).

Nas serpentes, o aparato trófico participa e desempenha funções importantes, como defesa, construção de galerias, combate, corte, e principalmente, aquelas relacionadas à alimentação (Greene, 1988; Wainwright & Richard, 1995; Shine et al., 2000). Uma associação entre o aparato trófico e a alimentação, pode ser observada entre as serpentes malacófagas das tribos Tachymenini (*Tomodon dorsatus*, *T. ocellatus* e *Calamodontophis paucidens*) e Dipsadini (*Dipsas*, *Ninia*, *Sibon* e *Sibynomorphus*), além das serpentes asiáticas da família Preatidae (espécies de *Aplopeltura*, *Asthenodipsas* e *Pareas*) (Gallardo, 1972; Vidal et al., 2007; Zaher et al., 2009; Grazziotin et al., 2012).

Entre os Tachymenini, movimentos mandibulares rápidos foram observados durante o processo de alimentação de *Tomodon dorsatus*, além do alongamento e diminuição no número dentes, características relacionadas à especialização em lesmas da família Veronicellidae (Bailey, 1966; Gallardo, 1972; Sazima 1989; Bizerra et al., 2005). Nos Preatidae e Dipsadini a presença de dentes longos e delgados, mandíbulas achatadas e longas, músculo *levator anguli oris* hipertrofiado, redução no número de dentes palatinos e maxilares, grande número de dentes no dentário e dentição mandibular assimétrica são características que podem refletir um melhor desempenho durante o processo de alimentação malacófaga (Pough, 1983; Sazima, 1989; Hosoi et al., 2007). Em algumas espécies, a mandíbula desempenha papel auxiliar na extração e

transporte das partes moles do molusco para a cavidade bucal, como observado por Sazima (1989) e Hosoi et al. (2007) em *Dipsas indica* e *Pareas iwasakii*, respectivamente.

Entre os Dipsadini, Peters (1960) listou algumas adaptações morfológicas observadas em espécies de *Dipsas*, *Sibon* e *Sibynomorphus*, considerando diferentes níveis de especializações relacionadas ao hábito malacófago e ao hábitat ocupado pelas espécies. Segundo o autor, as espécies de *Dipsas* seriam as mais adaptadas ao ambiente arbóreo e ao hábito malacófago, enquanto que, as espécies de *Sibynomorphus*, em sua grande maioria, estariam restritas ao ambiente terrestre e apresentariam algumas das adaptações cefálicas relacionadas à malacofagia.

Diferenças cranianas entre *S. mikanii* e *S. neuwiedi* foram relacionadas à alimentação baseada em lesmas e caramujos, respectivamente (Laporta-Ferreira et al., 1986, 1988). Em *Sibynomorphus neuwiedi* o mecanismo de retirada do caramujo da concha estaria associado às seguintes características dos ossos cranianos: mandíbulas, maxilares e quadrado longos e delgados; maior número de dentes maxilares, mandibulares e pterigóides; osso articular longo e espesso; e a presença de uma quilha na borda superior do dentário (Laporta-Ferreira et al., 1986, 1988). Enquanto que, em *S. mikanii* as adaptações estariam relacionadas a uma alimentação baseada apenas em lesmas, como: ausência de mandíbulas longas e finas; menor número de dentes maxilares; osso articular curto; ausência de quilha na borda superior do dentário; e quadrado curto e delgado (Laporta-Ferreira et al., 1986, 1988).

Dentre todas estas diferenças morfológicas entre *S. mikanii* e *S. neuwiedi*, o mecanismo de retirada do caramujo da concha por *S. neuwiedi* deve-se principalmente ao maior comprimento do osso quadrado, mas também, ao maior número de dentes maxilares, mandibulares e pterigóides que ocasionam, durante a mordida da serpente, o

contato das secreções das glândulas cefálicas com o tecido do molusco, causando sua imobilização e facilitando sua retirada da concha sem fratura-lá (Laporta-Ferreira et al., 1986, 1988). Assim, além das adaptações morfológicas cranianas, as secreções de algumas glândulas cefálicas parecem desempenhar importante papel na alimentação dos Dipsadini (Laporta-Ferreira & Salomão, 1991; Salomão & Laporta-Ferreira, 1994; Oliveira et al., 2008).

Oliveira et al. (2008) estudando a glândula infralabial de *Dipsas indica* e *S. mikanii*, observaram natureza mista e o predomínio de células seromucosas, conforme mencionado por Salomão & Laporta-Ferreira (1994), demonstrando novamente a importância destas secreções glandulares no processo alimentar de serpentes malacófagas.

Desta forma, assumindo a grande associação entre a morfologia cefálica e craniana de algumas serpentes e o processo alimentar (p. ex. Laporta-Ferreira et al., 1986, 1988; Scartozzoni, 2009; Hampton, 2011), analisamos a relação entre a morfologia da cabeça, crânio e mandíbula das espécies das tribos Dipsadini e Tachymenini, afim de verificar as possíveis convergências e divergências relacionadas à alimentação malacófaga.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O grau de divergência entre as espécies foi avaliado por meio de análises morfológicas lineares convencionais e por meio de análises morfológicas geométricas (Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004). Desta forma, foram analisados 315 espécimes de sete espécies de Dipsadini e duas espécies de Tachymenini para a análise de morfometria linear e 277 para a morfometria geométrica, provenientes das seguintes coleções herpetológicas: Instituto Butantan, Coleção Herpetológica Alphonse Richard Hoge, São Paulo (IBSP); Coleção de Referência de Vertebrados do *Campus* de Corumbá, Seção Herpetologia da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Corumbá, Mato Grosso do Sul (CEUCH); Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, *Campus* de Campo Grande, Campo Grande, Mato Grosso do Sul (ZUFMS); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, São Paulo (MZUSP); Coleção Zoológica de Vertebrados da Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Mato Grosso (UFMT); Museu de Zoologia, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, Paraná (MZUEL); Museu Paraense “Emílio Goeldi”, Belém, Pará (MPEG); Museu de Zoologia da Universidade Federal da Bahia, Salvador, Bahia (UFBA); Museu de História Natural Capão da Imbuia, Curitiba, Paraná (MHNCI); Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo (ZUEC); Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas (INPA); Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul (MCT-PUCRS) e Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal (CHUNB) (Anexo 1).

Entre os Dipsadini estão incluídas *Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi*, *S. mikanii*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus* e entre os Tachymenini estão *Thamnodynastes chaquensis* e *Tomodon dorsatus*. A inclusão de *T.*

chaquensis (hábitat terrestre e dieta baseada em vertebrados) foi necessária para verificar se as adaptações morfológicas de *Tomodon dorsatus* estariam relacionadas ao hábito alimentar ou se seriam reflexo de uma história compartilhada pelos Tachymenini.

As variáveis morfométricas foram analisadas através de medidas de distâncias lineares (morfometria linear) e da configuração de marcos anatômicos ou *landmarks* (morfometria geométrica).

Para as distâncias lineares foram aferidas cinco medidas cefálicas de 315 espécimes das seguintes espécies: *Dipsas catesbyi* (n= 35), *D. indica* (n= 23), *D. variegata* (n= 22), *Sibynomorphus newwiedi* (n= 38), *S. mikanii* (n= 84), *S. turgidus* (n= 59), *Tomodon dorsatus* (n= 41) e *Thamnodynastes chaquensis* (n= 12).

As medidas cefálicas aferidas foram: Comprimento da cabeça (Ccab); Largura da cabeça (Lcab); Comprimento do frontal (Cfron); Largura do frontal (Lfron); Distância do frontal ao focinho (Dfron-fo); Distância da narina ao focinho (DNF); e Distância do olho à narina (DON) (ver Introdução geral).

Foram preparados 68 crânios de *S. mikanii* (15 machos e 13 fêmeas), *S. newwiedi* (seis machos e nove fêmeas) e *S. turgidus* (13 machos e 12 fêmeas), sob estereomicroscópio, com auxílio de água quente e pinças. Foram aferidas as seguintes medidas (em milímetros): Comprimento do crânio (Ccra)- medida da extremidade cranial do pré-maxilar até a extremidade caudal dos exoccipitais; Comprimento do osso maxilar (Cmax)- medida da superfície dorsal à superfície ventral do osso; Comprimento do osso palatino (Cpal)- medida da extremidade cranial até a extremidade caudal do osso; Comprimento da mandíbula (Cman)- medida da extremidade posterior do osso composto até a extremidade cranial do osso dentário; e Comprimento do osso dentário (Cden)- medida da extremidade cranial até a extremidade caudal do osso, pelo lado externo.

Foram contados o número de dentes maxilares, palatinos, pterigóides e mandibulares dos crânios das espécies de *Sibynomorphus*, sendo os dentes mandibulares contados do lado direito e esquerdo, para verificar possíveis assimetrias no número de dentes mandibulares. Para *Tomodon dorsatus* (n= 14) e *Thamnodynastes chaquensis* (n= 11) foram contados apenas os dentes mandibulares.

A normalidade e homodasticidade das variâncias foram testadas através dos testes de Shapiro & Wilk (1965) e Levene (1960) e em seguida foi verificado para cada espécie a existência de dimorfismo sexual relacionado à cabeça e crânio, através do Teste *t* de Student e do Teste U e quando observado o dimorfismo, machos e fêmeas foram analisados separadamente.

As Análises de Componentes Principais (PCA) para as variáveis cefálicas e cranianas foram realizadas com o objetivo de verificar as principais características responsáveis pela maior parte da variação entre as espécies. As Análises Discriminantes, paramétricas e não paramétricas, foram realizadas para avaliar o grau de variação entre e dentro dos grupos tróficos definidos *a priori*, sendo eles: *LESMA a* que inclui *Sibynomorphus mikanii* especialista somente em lesmas; *LESMA b* que inclui *Tomodon dorsatus*, especialista somente em lesmas; *LESMA E CARAMUJO* que inclui *Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus neuwiedi* e *S. turgidus*, que se alimentam de lesmas e caramujos; e *VERTEBRADOS* que inclui *Thamnodynastes chaquensis*, que se alimenta de vertebrados.

Para verificar a existência de diferenças estatisticamente significativas entre as médias do número de dentes maxilares, palatinos, pterigóides e mandibulares entre *S. mikanii*, *S. neuwiedi*, *S. turgidus*, *Tomodon dorsatus* e *Thamnodynastes chaquensis* foram realizadas análises de variância (ANOVA). Quando constata diferenças significativas entre as médias das variáveis analisadas foi aplicado um teste *a posteriori*,

o teste de Tukey, para detectar quais espécies diferem entre si em relação às variáveis estudadas. Uma análise discriminante utilizando os grupos tróficos foi realizada para verificar a existência de convergência em relação ao número de dentes mandibulares entre as espécies que se alimentam apenas de lesmas. Para verificar assimetrias no número de dentes mandibulares entre *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *S. turgidus* foi realizado um Teste *t* utilizando-se como grupos o número de dentes do lado direito e esquerdo. Todas as análises foram realizadas utilizando-se o programa Statistica 7.1.

Para a análise geométrica os marcos anatômicos foram digitalizados em imagens da cabeça, crânio e mandíbula obtidas por meio de Estereomicroscópio Leica M80 com câmera acoplada e câmera Fuji Fine Pix 2.000.

Os marcos anatômicos da cabeça foram digitalizados em 277 imagens (261 imagens em vista dorsal e 214 em vista lateral) das seguintes espécies: *Dipsas catesbyi* (dorsal= 28; lateral= 23), *D. indica* (dorsal= 16; lateral= 9), *D. variegata* (dorsal= 21; lateral= 20), *Sibynomorphus neuwiedi* (dorsal= 36; lateral= 34), *S. mikanii* (dorsal= 61; lateral= 29), *S. turgidus* (dorsal= 35; lateral= 34), *S. ventrimaculatus* (dorsal= 13; lateral= 15), *Thamnodynastes chaquensis* (dorsal=12; lateral=11) e *Tomodon dorsatus* (dorsal= 39; lateral= 39). E os marcos dos crânios foram digitalizados nas imagens dos crânios em vista dorsal (*S. mikanii*= 28; *S. neuwiedi*= 15; e *S. turgidus*= 25), lateral (*S. mikanii*= 24; *S. neuwiedi*= 15; e *S. turgidus*= 25) e das mandíbulas em vista lateral (lado direito *S. mikanii*= 19; *S. neuwiedi*= 13; e *S. turgidus*= 25; e lado esquerdo *S. mikanii*= 22; *S. neuwiedi*= 15; e *S. turgidus*= 25). Foram definidos vinte marcos anatômicos na cabeça (dez em vista dorsal e dez em vista lateral), vinte e seis marcos no crânio (desesseis em vista dorsal e dez em vista lateral) e cinco na mandíbula (vista lateral direita e esquerda) (Figura 1).

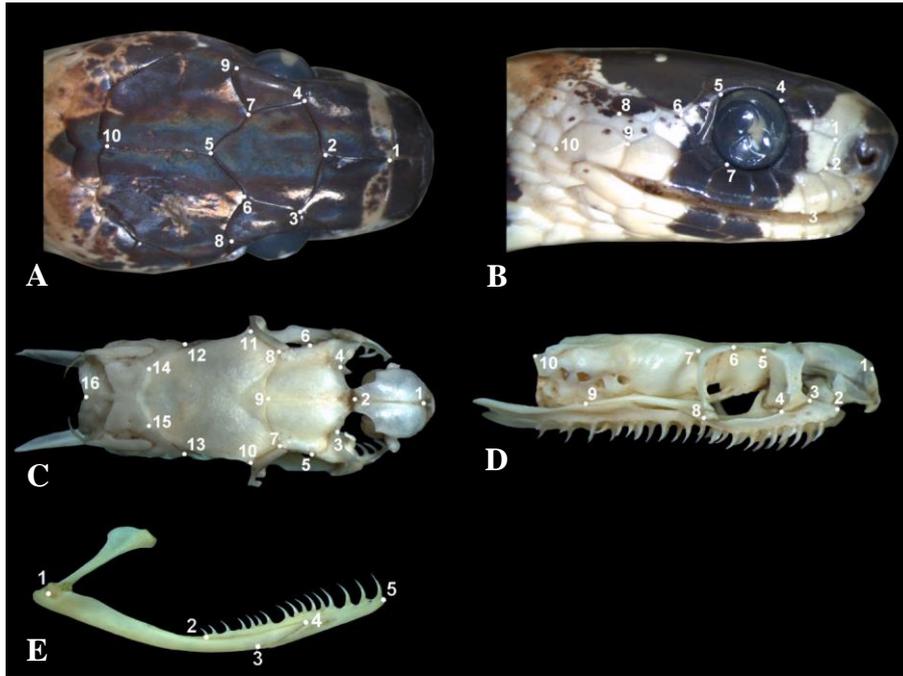


Figura 1 - Marcos anatômicos digitalizados em imagens da cabeça e crânio das espécies analisadas. **A) Marcos anatômicos da cabeça, em vista dorsal:** 1- internasal (IN) com pré-frontal (PF); 2- PF com frontal (FR); 3- PF com FR e supraocular (SO); 4- PF com FR e SO; 5- FR com parietais (PA); 6- FR com PA e SO; 7- FR com PA e SO; 8- SO com PA e pós-ocular (POC); 9- SO com PA e POC; e 10- PA com nucal. **B) Marcos anatômicos da cabeça, em vista lateral:** 1- nasal (NA) com loreal superior (LoS); 2- NA e loreal inferior (LoI); 3- 3ª supralabial (SL) com a 4ª SL; 4- região anterior da SO com o olho; 5- região posterior da SO com o olho; 6- PA com temporal anterior (TA) e POC; 7- POC inferior com o olho; 8- 2ª com a 3ª temporal (TP), em sua porção inferior; 9- penúltima com a última SL; e 10- última SL com a escama adjacente a ela. **C) Marcos anatômicos do crânio, em vista dorsal:** 1- pré-maxilar (pmx) com o nasal (na); 2- na com o frontal (fr); 3- região anterior do pré-frontal (prf) com o fr; 4- região anterior do prf com o fr; 5- região posterior do prf com o fr; 6- região posterior do prf com o fr; 7- fr com o parietal (PA) em sua extremidade; 8- fr com o pa em sua extremidade; 9- fr com pa, em sua porção mediana; 10- pós-orbital (pob) com o pa; 11- pob com o pa; 12- pa com o proótico (pro); 13- pa com o pro; 14- pa com o pro e o supraoccipital (so); 15- pa com o pro e so; e 16- exoccipitais (exo) em sua porção posterior. **D) Marcos anatômicos do crânio, em vista lateral:** 1- pmx com o na; 2- extremidade anterior do maxilar (mx); 3- mx com o prf em sua porção anterior; 4- mx com o prf em sua porção posterior; 5- prf com o fr; 6- fr com o pa; 7- pob com o pa; 8- região posterior do mx com o ectopterigide (ect); 9- região posterior do ect com o pterigóide (ptg); e 10- extremidade do exo. **E) Marcos anatômicos da mandíbula, em vista lateral:** 1- quadrado-mandíbula; 2- extremidade superior do dentário (de); 3- extremidade inferior do de; 4- composto com o de; e 5- extremidade anterior do de.

A digitalização e conversão das imagens para milímetros, para padronização foi realizada com auxílio dos programas da série tps – tpsUtil e tpsDig2 (Rohlf, 2008). Após todas as imagens serem digitalizadas duas vezes foi realizada uma análise de repetibilidade com o intuito de se obter a porcentagem do erro de digitalização para cada marco anatômico. O erro foi testado através de uma análise de variância

(ANOVA) e não ultrapassou 10%. Em seguida foi aplicado o método de Sobreposição de Procrustes para remoção do efeito da posição, tamanho e orientação entre as imagens, utilizando-se o programa MorphoJ (Klingenberg, 2010).

O dimorfismo sexual em relação à forma da cabeça e crânio foi testado para todas as espécies utilizando-se análise discriminante através do programa MorphoJ, com machos e fêmeas sendo os grupos, e quando costatado o dimorfismo sexual, indivíduos de cada sexo foram analisados separadamente. Finalmente, análises de componentes principais (PCA) e de variáveis canônicas (CVA) foram realizadas com o auxílio do programa MorphoJ. Para a análise de variáveis canônicas foram definidos os mesmo grupos tróficos utilizados na análise linear (*LESMA a*; *LESMA b*; *LESMA E CARAMUJO*; e *VERTEBRADOS*).

Visando observar caracteres convergentes da morfologia cefálica entre as espécies estudadas, tanto para as análises de morfometria linear quanto geométrica, foram utilizados os quatro grupos tróficos citados anteriormente, enquanto que, para as análises das divergências morfológicas, incluindo apenas os Dipsadini, foi considerado apenas parte do grupo *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*, exceto *Tomodon dorsatus*) e o grupo *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus neuwiedi*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus*).

Para todas as análises foi adotado como nível de significância estatístico (p) o valor de 0,05 e o grau de diferenciação entre os grupos tróficos foi analisado utilizando-se como técnica de comparação a Distância de Mahalanobis, medida de dissimilaridade onde maiores valores indicam menor semelhança entre os grupos comparados (Albuquerque, 2005).

3. RESULTADOS

3.1 Convergência morfológica entre espécies de Dipsadini e Tachymenini

3.1.1 Morfometria linear

Com exceção de *Sibynomorphus turgidus* e *Thamnodynastes chaquensis*, as demais espécies analisadas apresentaram dimorfismo sexual em relação às variáveis cefálicas e por isto foram tratadas separadamente nas análises de componentes principais e de variáveis canônicas (Tabela 1).

A análise de componentes principais, para machos, explicou nos dois primeiros eixos 67,69% da variância entre as espécies (47,80% no primeiro eixo e 19,88% no segundo) e para fêmeas 83,64% (68,03% no primeiro eixo e 15,61% no segundo). Para os machos o primeiro eixo ordenou as espécies em relação ao Cfron e Lcab, indicando que *Dipsas indica* e os Tachymenini (*Thamnodynastes chaquensis* e *Tomodon dorsatus*) apresentaram maior Cfron e maior Lcab quando comparados às demais espécies de Dipsadini, que apresentaram pouca diferenciação morfológica, formando um grande grupo no sentido dos valores positivos do primeiro eixo (Figura 2A). No segundo eixo as espécies foram ordenadas em relação à variável Cfron no sentido positivo e DNF no sentido negativo, indicando que *Tomodon dorsatus* apresentou maior Cfron, enquanto que as demais espécies apresentaram maior DNF, porém com pouca diferenciação morfológica entre elas. Para as fêmeas, as variáveis responsáveis pela diferenciação no primeiro eixo foram o Ccab e a Lcab, indicando que *Dipsas indica*, *Sibynomorphus neuwiedi* e os Tachymenini (*Thamnodynastes chaquensis* e *Tomodon dorsatus*) apresentaram maior Ccab e Lcab, enquanto que, as demais espécies de Dipsadini apresentaram pouca diferenciação morfológica, formando um grande grupo no sentido dos valores positivos do primeiro eixo (Figura 2B). O

segundo eixo ordenou as espécies em relação ao Cfron no sentido positivo do eixo e a DNF no sentido negativo, indicando que *Thamnodynastes chaquensis* e *Tomodon dorsatus* apresentaram maior Cfron e as espécies de Dipsadini maior DNF, porém, com pouca diferenciação morfológica entre elas.

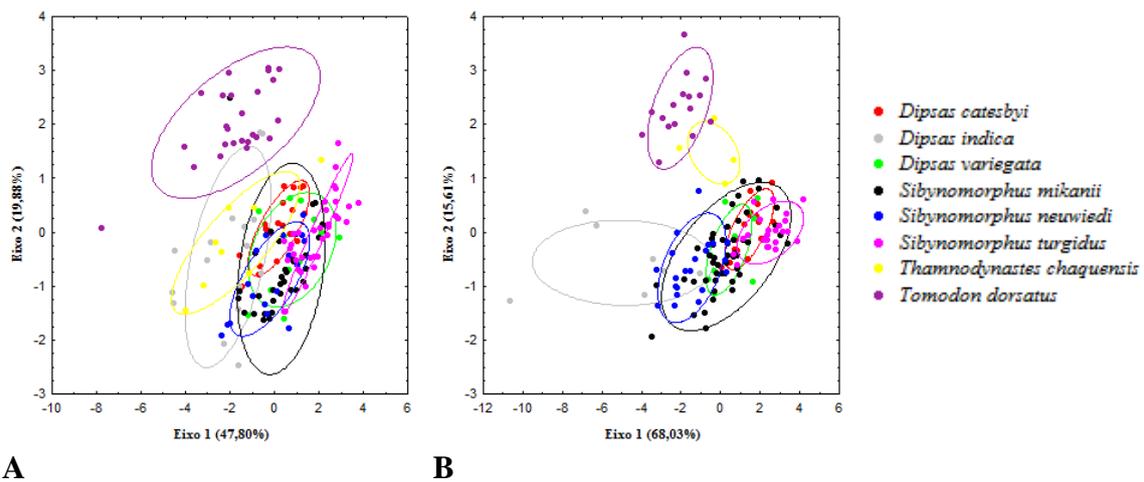


Figura 2 - Análise de componentes principais (PCA) para características morfológicas cefálicas dos machos (A) e das fêmeas (B) de *Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus neuwiedi*, *S. mikanii*, *S. turgidus*, *Thamnodynastes chaquensis* e *Tomodon dorsatus*.

A análise discriminante paramétrica, para machos, indicou que, com exceção dos grupos *LESMA a* e *LESMA E CARAMUJO*, os demais grupos apresentaram diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$) (Tabela 2). No primeiro eixo as variáveis morfológicas responsáveis pela diferenciação foram o Cfron no sentido positivo do eixo e a Lfron no sentido negativo, indicando que os grupos *LESMA b* e *VERTEBRADOS* apresentaram maior Cfron e os grupos *LESMA a* e *LESMA E CARAMUJO* apresentaram maior Lfron. Esta análise evidenciou que os grupos tróficos que se alimentam apenas de lesmas não apresentaram convergências morfológicas associadas a este tipo de presa (Figura 3A).

Tabela 1 – Resultados do Teste *t* e Teste U para a análise de dimorfismo sexual das espécies *Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *Tomodon dorsatus*. Os valores destacados em vermelho são referentes às variáveis cefálicas que apresentaram dimorfismo sexual. Variáveis cefálicas: Ccab – comprimento da cabeça; Lcab – largura da cabeça; Cfron – comprimento do escudo frontal; Lfron – largura do escudo frontal; Dfron-fo – distância do escudo frontal ao focinho; DNF – distância da narina ao focinho; DON – distância do olho à narina.

	<i>Dipsas catesbyi</i>		<i>Dipsas indica</i>		<i>Dipsas variegata</i>		<i>Sibynomorphus mikanii</i>		<i>Sibynomorphus neuwiedi</i>		<i>Tomodon dorsatus</i>	
	<i>t/U</i>	<i>p</i>	<i>t/U</i>	<i>p</i>	<i>t/U</i>	<i>p</i>	<i>t/U</i>	<i>p</i>	<i>t/U</i>	<i>P</i>	<i>t/U</i>	<i>p</i>
Ccab	<i>t</i> = 1.69	<i>p</i> = 0.09	U= 17.00	<i>p</i> = 0.00	<i>t</i> = -2.11	<i>p</i> = 0.04	U= 124.00	<i>p</i> = 0.01	<i>t</i> = -7.88	<i>p</i> = 0.00	<i>t</i> = -2.72	<i>p</i> = 0.00
Lcab	<i>t</i> = 0.84	<i>p</i> = 0.40	U= 26.50	<i>p</i> = 0.04	<i>t</i> = -2.10	<i>p</i> = 0.04	<i>t</i> = -2.90	<i>p</i> = 0.00	<i>t</i> = -3.57	<i>p</i> = 0.00	<i>t</i> = -1.74	<i>p</i> = 0.08
Cfron	<i>t</i> = 4.46	<i>p</i> = 0.00	<i>t</i> = -1.93	<i>p</i> = 0.06	<i>t</i> = -1.88	<i>p</i> = 0.07	U= 150.00	<i>p</i> = 0.08	<i>t</i> = -2.28	<i>p</i> = 0.02	<i>t</i> = -1.54	<i>p</i> = 0.13
Lfron	<i>t</i> = 2.57	<i>p</i> = 0.01	<i>t</i> = -2.42	<i>p</i> = 0.02	<i>t</i> = -1.34	<i>p</i> = 0.19	<i>t</i> = -0.49	<i>p</i> = 0.62	<i>t</i> = -2.87	<i>p</i> = 0.00	<i>t</i> = -0.48	<i>p</i> = 0.63
Dfron-fo	<i>t</i> = 0.66	<i>p</i> = 0.51	<i>t</i> = -3.40	<i>p</i> = 0.00	<i>t</i> = -0.58	<i>p</i> = 0.56	<i>t</i> = -0.75	<i>p</i> = 0.45	<i>t</i> = -3.90	<i>p</i> = 0.00	<i>t</i> = -1.97	<i>p</i> = 0.05
DNF	<i>t</i> = 1.32	<i>p</i> = 0.19	<i>t</i> = -2.82	<i>p</i> = 0.01	<i>t</i> = -0.35	<i>p</i> = 0.72	<i>t</i> = -2.10	<i>p</i> = 0.04	<i>t</i> = -2.31	<i>p</i> = 0.02	<i>t</i> = -0.52	<i>p</i> = 0.60
DON	<i>t</i> = 0.71	<i>p</i> = 0.48	<i>t</i> = -3.47	<i>p</i> = 0.00	<i>t</i> = -2.18	<i>p</i> = 0.04	<i>t</i> = -2.56	<i>p</i> = 0.01	<i>t</i> = -6.09	<i>p</i> = 0.00	<i>t</i> = -2.45	<i>p</i> = 0.01

Tabela 2 – Resultados para o nível de significância (p) e para a Distância de Mahalanobis da análise discriminante paramétrica (incluindo as variáveis: comprimento do frontal - Cfron, largura do frontal - Lfron, distância frontal focinho - Dfron-Fo e distância olho narina - DON) realizada para machos dos grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus turgidus* e *S. newwiedi*), *LESMA a* (*Sibynomorphus mikanii*), *LESMA b* (*Tomodon dorsatus*) e *VERTEBRADOS* (*Thamnodynastes chaquensis*).

	<i>LESMA a</i>	<i>LESMA b</i>	<i>LESMA E CARAMUJO</i>
	p ; Dist. Mahalanobis	p ; Dist. Mahalanobis	p ; Dist. Mahalanobis
<i>LESMA b</i>	0,000 ; 100,34		
<i>LESMA E CARAMUJO</i>	0,099 ; 0,31	0,000 ; 28,43	
<i>VERTEBRADOS</i>	0,000 ; 58,35	0,000 ; 29,68	0,000 ; 54,41

A análise discriminante não paramétrica, para machos, realizada com o C_{cab} e L_{cab} indicou que não existem diferenças estatisticamente significativas entre os grupos tróficos formados pelas espécies de Dipsadini (*LESMA a* e *LESMA E CARAMUJO*) nem entre os grupos tróficos formados pelas espécies de Tachymenini (*LESMA b* e *VERTEBRADOS*) (Tabela 3). Porém, existem diferenças entre os grupos formados pelos Dipsadini e os Tachymenini, com os grupos *LESMA a* e *LESMA E CARAMUJO* diferindo de *LESMA b* e *VERTEBRADOS* por apresentarem menor C_{cab} e L_{cab} (Figura 3B e C). Em relação à variável DNF, com exceção dos grupos *LESMA a* e *VERTEBRADOS*, os demais apresentaram diferenças estatisticamente significativas, com o grupo *LESMA E CARAMUJO* apresentando maior DNF quando comparado ao grupo *LESMA b* (Figura 3D). A análise indicou que não existem convergências morfológicas entre os grupos que se alimentam apenas de lesmas.

Tabela 3 – Resultados para o nível de significância (p) da análise discriminante não paramétrica (incluindo as variáveis comprimento da cabeça - Ccab, largura da cabeça - Lcab e distância narina focinho - DNF) realizada para machos dos grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus turgidus* e *S. newiiedi*), *LESMA a* (*Sibynomorphus mikanii*), *LESMA b* (*Tomodon dorsatus*) e *VERTEBRADOS* (*Thamnodynastes chaquensis*).

	<i>LESMA a</i>			<i>LESMA b</i>			<i>LESMA E CARAMUJO</i>		
	Ccab	Lcab	DNF	Ccab	Lcab	DNF	Ccab	Lcab	DNF
<i>LESMA b</i>	0,000	0,000	0,000						
<i>LESMA E CARAMUJO</i>	1,000	0,290	0,002	0,000	0,000	0,030			
<i>VERTEBRADOS</i>	0,002	0,000	0,663	1,000	1,000	0,000	0,001	0,003	0,001

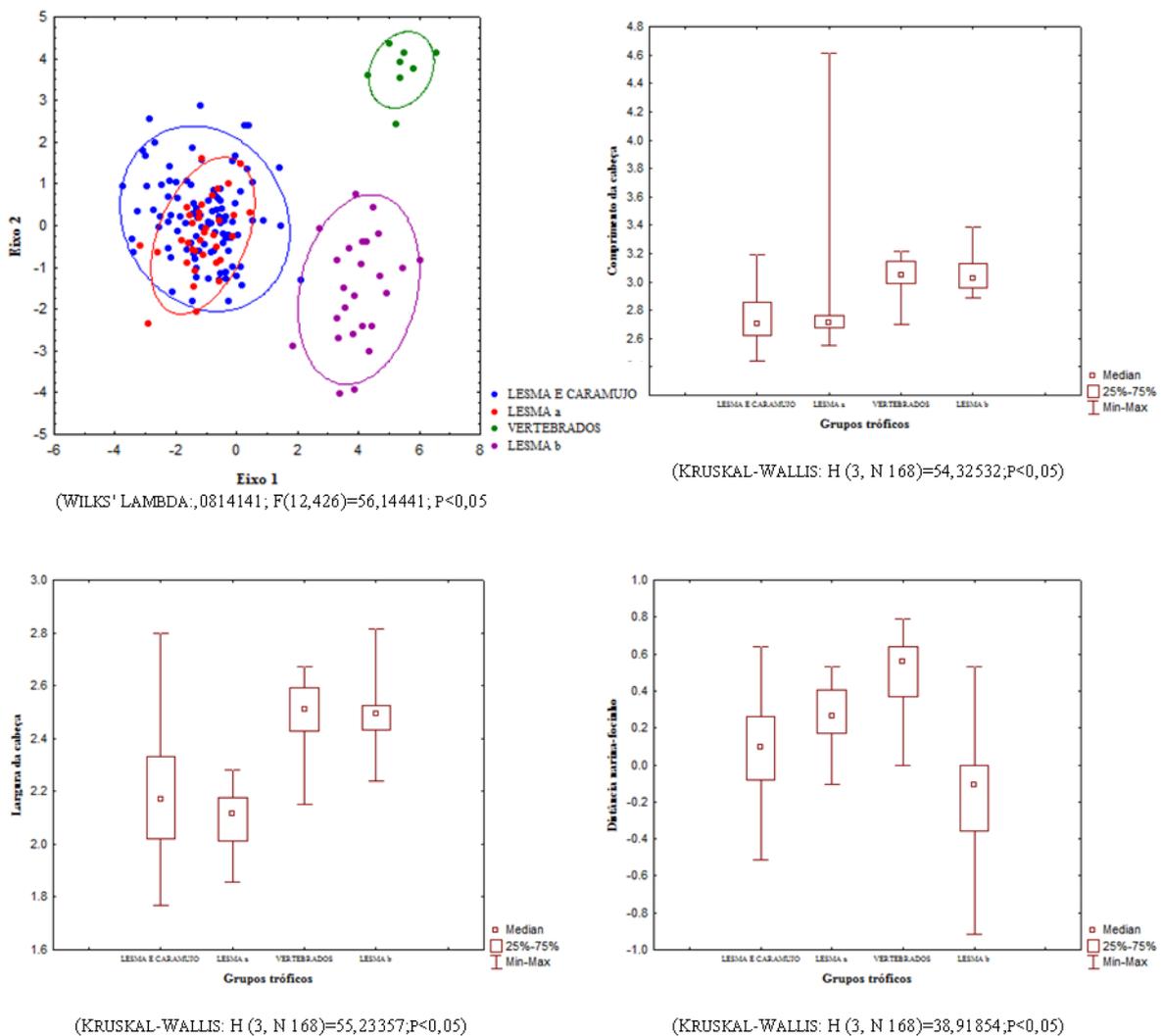


Figura 3 - Análise discriminante paramétrica (A) e não paramétrica (B, C e D), para machos, dos grupos tróficos: *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus turgidus* e *S. newiiedi*), *LESMA a* (*Sibynomorphus mikanii*), *LESMA b* (*Tomodon dorsatus*) e *VERTEBRADOS* (*Thamnodynastes chaquensis*). A análise discriminante paramétrica foi realizada com as variáveis: comprimento do frontal (Cfron), largura do frontal

(Lfron), distância frontal focinho (Dfron-fo) e distância olho-narina (DON); e a não paramétrica com as variáveis: comprimento e largura da cabeça (Ccab e Lcab) e distância narina-focinho (DNF).

A análise discriminante paramétrica, para fêmeas, realizada com a Dfron-fo, DNF e DON, indicou que, com exceção dos grupos *LESMA a* e *LESMA E CARAMUJO*, os demais apresentaram diferenças estatisticamente significativas (Tabela 4; Figura 4). O primeiro eixo ordenou os grupos em relação à Dfron-fo, no sentido dos valores positivos e DON no sentido dos valores negativos, indicando que os grupos *LESMA a*, *LESMA E CARAMUJO* e *VERTEBRADOS* apresentaram maior Dfron-fo, enquanto que o grupo *LESMA b* apresentou maior DON. Assim como observado para os machos, para as fêmeas também não houve convergências morfológicas entre os grupos tróficos que se alimentam apenas de lesmas (Figura 4A).

Tabela 4 – Resultados para o nível de significância (*p*) e para a Distância de Mahalanobis da análise discriminante paramétrica (incluindo as variáveis: comprimento do frontal - Cfron, largura do frontal - Lfron, distância frontal focinho - Dfron-Fo e distância olho narina - DON) realizada para fêmeas dos grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus turgidus* e *S. neuwiedi*), *LESMA a* (*Sibynomorphus mikanii*), *LESMA b* (*Tomodon dorsatus*) e *VERTEBRADOS* (*Thamnodynastes chaquensis*).

	<i>LESMA a</i>	<i>LESMA b</i>	<i>LESMA E CARAMUJO</i>
	<i>p</i> ; Dist. Mahalanobis	<i>p</i> ; Dist. Mahalanobis	<i>p</i> ; Dist. Mahalanobis
<i>LESMA b</i>	0,000 ; 17,83		
<i>LESMA E CARAMUJO</i>	0,235 ; 0,143	0,000 ; 20,32	
<i>VERTEBRADOS</i>	0,007 ; 3,44	0,000 ; 11,71	0,000 ; 4,77

A análise discriminante não paramétrica, para fêmeas, indicou que em relação ao Ccab e Lcab não existem diferenças estatisticamente significativas entre os grupos tróficos formados pelas espécies de Dipsadini (*LESMA a* e *LESMA E*

CARAMUJO) nem entre estes e o grupo trófico *VERTEBRADOS* (Tabela 5; Figura 4B e C).

Tabela 5 – Resultados para o nível de significância (*p*) da análise discriminante não paramétrica (incluindo as variáveis comprimento da cabeça - Ccab, largura da cabeça - Lcab, comprimento do frontal - Cfron e largura do frontal - Lfron) realizada para fêmeas dos grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus turgidus* e *S. neuwiedi*), *LESMA a* (*Sibynomorphus mikanii*), *LESMA b* (*Tomodon dorsatus*) e *VERTEBRADOS* (*Thamnodynastes chaquensis*).

	<i>LESMA a</i>				<i>LESMA b</i>				<i>LESMA E CARAMUJO</i>			
	Ccab	Lcab	Cfron	Lfron	Ccab	Lcab	Cfron	Lfron	Ccab	Lcab	Cfron	Lfron
<i>LESMA b</i>	0,000	0,000	0,000	1,000								
<i>LESMA E CARAMUJO</i>	1,000	1,000	1,000	0,591	0,000	0,000	0,000	1,000				
<i>VERTEBRADOS</i>	0,316	0,108	0,030	0,003	1,000	1,000	1,000	0,028	0,352	0,139	0,015	0,023

Em relação à variável morfológica Cfron, a análise indicou que não existem diferenças entre os grupos formados pelas espécies de Dipsadini (*LESMA a* e *LESMA E CARAMUJO*), nem entre os grupos formados pelas espécies de Tachymenini (*LESMA b* e *VERTEBRADOS*). Porém, existem diferenças significativas entre os Dipsadini e Tachymenini, com os grupos *LESMA E CARAMUJO* e *LESMA a* apresentando menor Cfron quando comparados aos grupos *LESMA b* e *VERTEBRADOS* (Figura 4D). Não existem diferenças significativas entre os grupos em relação à variável Lfron. Então os grupos que se alimentam de lesmas (*LESMA a*, *LESMA e CARAMUJO* e *LESMA b*) apresentaram convergência morfológica apenas em relação a esta variável (Figura 4E).

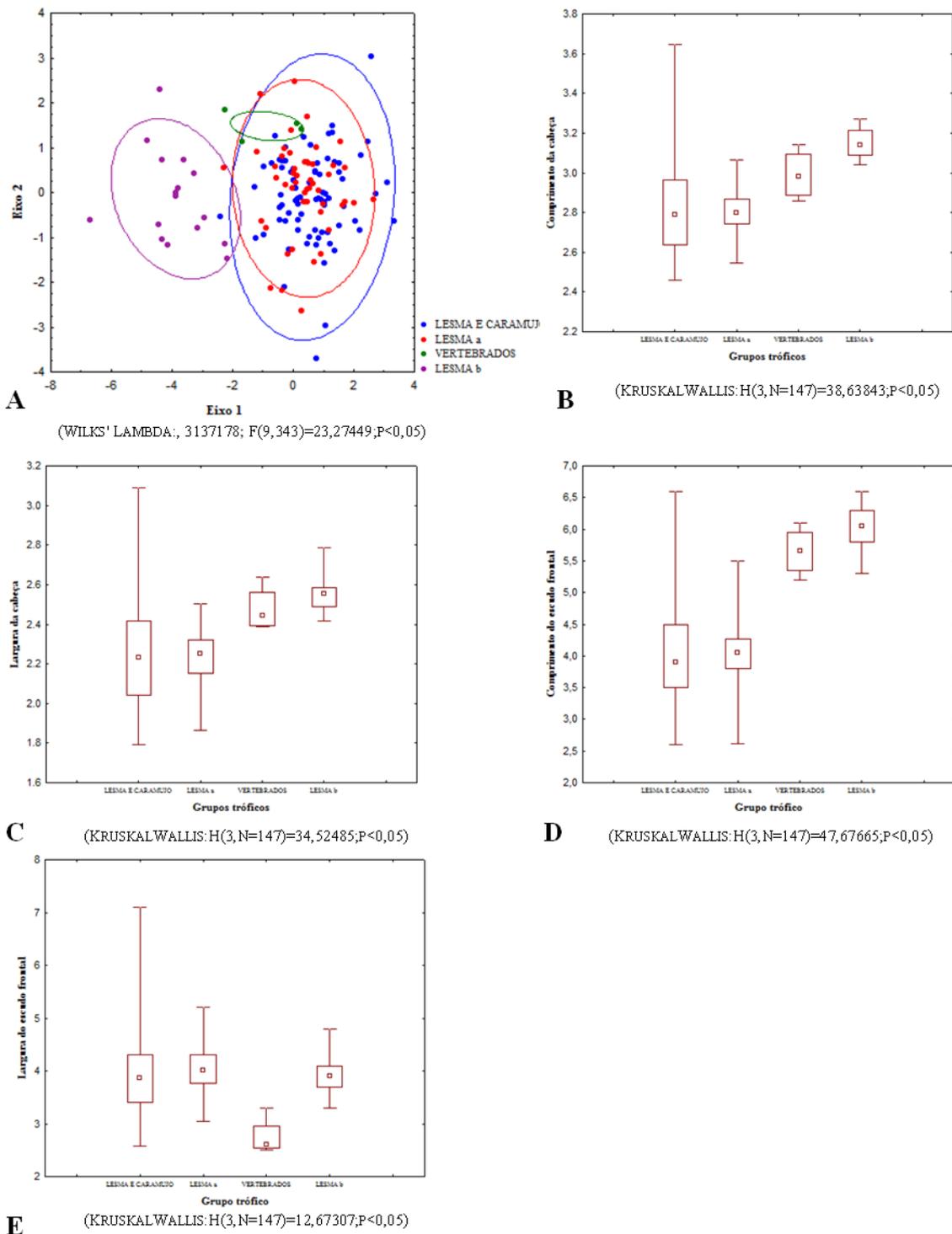


Figura 4 - Análise discriminante paramétrica (A) e não paramétrica (B, C, D e E), para fêmeas, dos grupos tróficos: *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus turgidus* e *S. newiedi*), *LESMA a* (*Sibynomorphus mikanii*), *LESMA b* (*Tomodon dorsatus*) e *VERTEBRADOS* (*Thamnodynastes chaquensis*). A análise discriminante paramétrica foi realizada com as variáveis: distância frontal focinho (Dfron-fo), distância narina focinho (DNF) e distância olho narina (DON), e a não paramétrica com as variáveis:

comprimento e largura da cabeça (Ccab e Lcab) e comprimento e largura do escudo frontal (Cfron e Lfron).

3.1.2 Dentição

Sibynomorphus mikanii apresentou dentes mandibulares variando de 20 a 26 (média= 22,4); *S. neuwiedi* de 17 a 24 (média= 21); *S. turgidus* de 19 a 26 (média= 22,4); *Tomodon dorsatus* de 11 a 14 (média= 12,7); e *Thamnodynastes chaquensis* de 17 a 22 (média= 19). A análise *a posteriori* indicou que apenas *S. mikanii* e *S. turgidus* e *S. neuwiedi* e *T. chaquensis* não difeririam em relação ao número de dentes mandibulares (Figura 5A). A análise discriminante, por grupo trófico, indicou que não existe convergência entre os grupos que se alimentam somente de lesmas (*Sibynomorphus mikanii* e *Tomodon dorsatus*) (Figura 5B). Os grupos LESMA a e LESMA E CARAMUJO e os grupos LESMA b e VERTEBRADOS não apresentaram diferenças estatisticamente significativas.

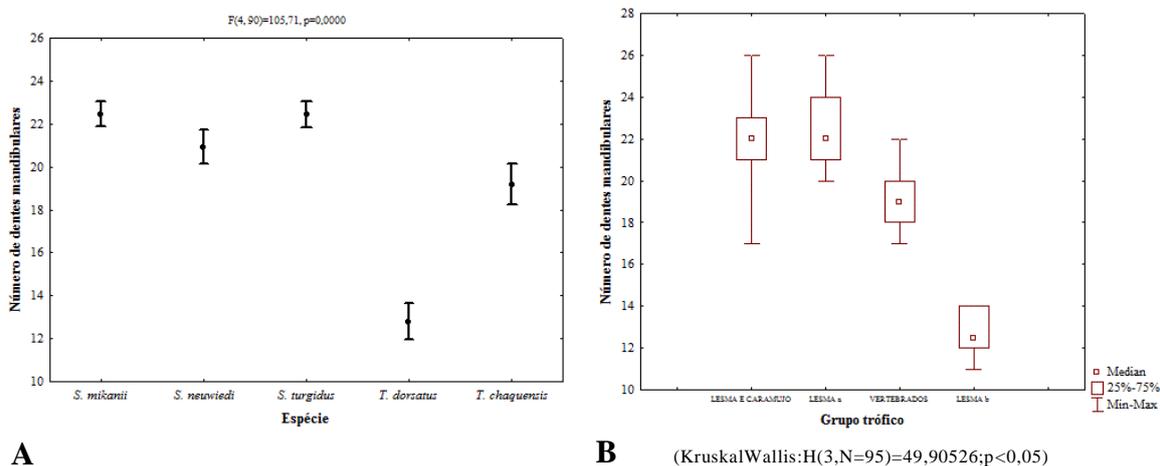


Figura 5 - A) Representação das médias e desvios-padrão do número de dentes mandibulares para as espécies *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi*, *S. turgidus*, *Tomodon dorsatus* e *Thamnodynastes chaquensis*; B) Análise discriminante não paramétrica incluindo o número de dentes mandibulares de machos e fêmeas dos grupos tróficos: LESMA E CARAMUJO (*Sibynomorphus turgidus* e *S. neuwiedi*), LESMA a (*Sibynomorphus mikanii*), LESMA b (*Tomodon dorsatus*) e VERTEBRADOS (*Thamnodynastes chaquensis*).

3.1.3 Morfometria geométrica: vista dorsal da cabeça

As espécies *Dipsas variegata* e *Thamnodynastes chaquensis* apresentaram dimorfismo sexual em relação à forma da cabeça em vista dorsal, desta forma, machos e fêmeas foram tratados separadamente nas análises.

A análise de componentes principais realizada para machos explicou 82,88% da variância entre as espécies (60,42% no primeiro eixo e 22,46% no segundo) e para as fêmeas 79,4% (57,88% no primeiro e 21,51% no segundo eixo) (Figura 6). O primeiro eixo ordenou as espécies de ambos os sexos em relação aos marcos 3 e 4 no sentido positivo e 8 e 9 no sentido negativo. Este resultado indicou que *Dipsas indica*, *D. variegata*, *Thamnodynastes chaquensis* e *Tomodon dorsatus* apresentaram escudo frontal longo e estreito e olhos maiores, enquanto que, em *Sibynomorphus* e *Dipsas catesbyi* o escudo frontal é curto e os olhos são menores. No segundo eixo as espécies foram ordenadas em relação aos marcos anatômicos 9 e 10 e 2 e 8, no sentido positivo e negativo, respectivamente (Figura 6).

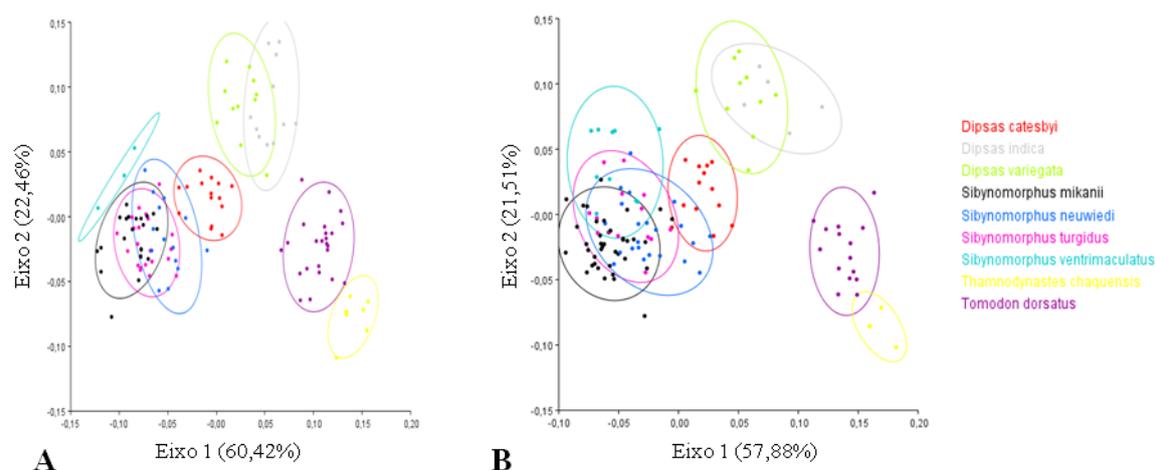


Figura 6 - Análise de componentes principais (PCA) para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista dorsal da cabeça de machos (A) e fêmeas (B) de *Dipsas catesbyi*, *D. indica*,

D. variegata, *Sibynomorphus newwiedi*, *S. mikanii*, *S. turgidus*, *S. ventrimaculatus*, *Thamnodynastes chaquensis* e *Tomodon dorsatus*.

A análise de variáveis canônicas, para machos, indicou diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$) e explicou nos dois primeiros eixos 96,82% da variância entre as espécies (91,73% no primeiro eixo e 5,09% no segundo) (Figura 7A). Para as fêmeas, também foram observadas diferenças estatisticamente significativas entre os grupos tróficos ($p < 0,05$), com os dois primeiros eixos explicando 97,25% da variação (90,44% no primeiro e 6,81% no segundo eixo) (Figura 7B). Os marcos anatômicos responsáveis pela maior variação, em machos e fêmeas, foram o 6 e 7 no sentido positivo e o 2 e 3 no sentido negativo do primeiro eixo. Os grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* e *LESMA a* apresentaram escudo frontal curto e alargado e olhos pequenos em relação à configuração de referência; enquanto que, nos grupos *LESMA b* e *VERTEBRADOS* o escudo frontal é longo e estreito e os olhos são maiores.

Assim como na análise de morfometria linear, na geométrica também foi evidenciado que não existem convergências morfológicas entre as espécies que se alimentam apenas de lesmas (*Sibynomorphus mikanii* e *Tomodon dorsatus*) já que cada uma delas agrupou-se com espécies taxonomicamente próximas.

A Distância de Mahalanobis indicou maior semelhança morfológica entre os grupos *LESMA E CARAMUJO* e *LESMA a*, que compreendem os Dipsadini, e uma menor semelhança morfológica entre os grupos *VERTEBRADOS* e *LESMA a*, tanto para machos quanto para fêmeas (Tabela 6). O baixo valor encontrado para a Distância de Mahalanobis entre os grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus turgidus*, *S. newwiedi* e *S. ventrimaculatus*) e *LESMA a* (*S. mikanii*) indicou maior semelhança morfológica entre as espécies destes grupos, podendo estar refletindo a proximidade filogenética dos grupos.

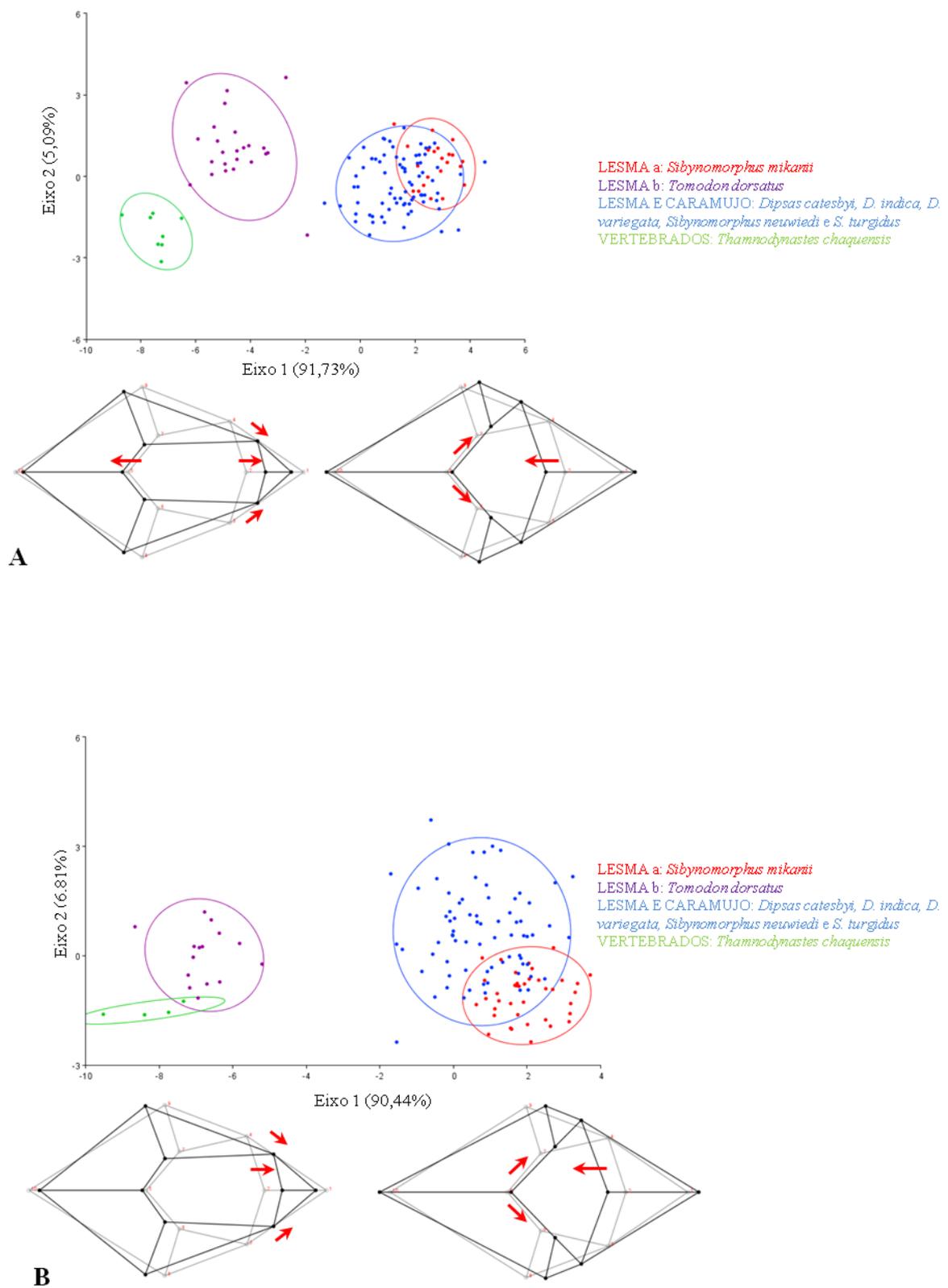


Figura 7 - Análise de variáveis canônicas realizada para as coordenadas dos marcos anatómicos da vista dorsal da cabeça de machos (A) e fêmeas (B) para os grupos tróficos *LESMA E*

CARAMUJO (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi* e *S. turgidus*), *LESMA a* (*Sibynomorphus mikanii*), *LESMA b* (*Tomodon dorsatus*) e *VERTEBRADOS* (*Thamnodynastes chaquensis*). Legenda: esquema em cinza da cabeça = configuração de referência; esquema em preto da cabeça = reflete a forma da cabeça dos grupos tróficos do sentido positivo e negativo do primeiro eixo; e setas vermelhas = direção da mudança dos marcos anatômicos em relação à configuração de referência.

Tabela 6 - Distâncias de Mahalanobis, para machos e fêmeas, entre os grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus turgidus*, *S. newwiedi* e *S. ventrimaculatus*), *LESMA a* (*Sibynomorphus mikanii*), *LESMA b* (*Tomodon dorsatus*) e *VERTEBRADOS* (*Thamnodynastes chaquensis*).

	<i>LESMA a</i>		<i>LESMA b</i>		<i>LESMA E CARAMUJO</i>	
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas
<i>LESMA b</i>	7,4748	8,8624				
<i>LESMA E CARAMUJO</i>	2,097	2,1537	6,1866	7,6387		
<i>VERTEBRADOS</i>	10,4905	10,5622	4,3442	3,8287	9,1455	9,5431

3.1.4 Morfometria geométrica: vista lateral da cabeça

As espécies *Dipsas variegata*, *Sibynomorphus mikanii*, *S. newwiedi*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus* apresentaram dimorfismo sexual quanto à forma da cabeça em vista lateral, desta forma, machos e fêmeas foram tratados separadamente nas análises.

Na análise de componentes principais, para machos, os dois primeiros eixos extraídos pela PCA explicaram 90,07% da variação entre as espécies (84,54% no primeiro eixo e 5,53% no segundo) e para fêmeas 84,85% (76,98% no primeiro eixo e 7,86% no segundo) (Figura 8). Tanto para machos quanto para fêmeas o primeiro eixo ordenou as espécies em relação aos marcos anatômicos 3 e 8 no sentido positivo e 4 e 9 no sentido negativo, indicando que *Tomodon dorsatus* apresentou a região anterior da cabeça estreita e a região posterior alargada, enquanto que os Dipsadini e *Thamnodynastes chaquensis* apresentaram a região anterior da cabeça alargada, olhos maiores e a região posterior da cabeça estreita, em relação à configuração de referência.

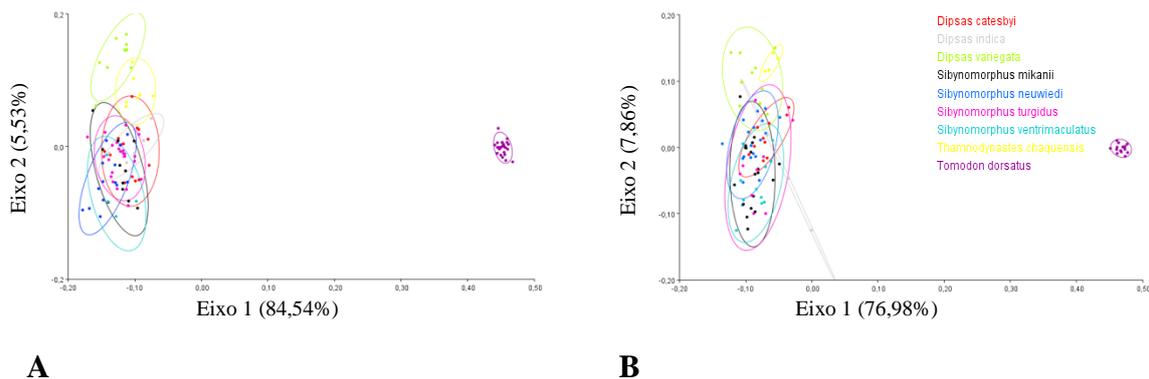


Figura 8 - Análise de componentes principais (PCA) para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista lateral da cabeça de machos (A) e fêmeas (B) de *Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus neuwiedi*, *S. mikanii*, *S. turgidus*, *S. ventrimaculatus*, *Thamnodynastes chaquensis* e *Tomodon dorsatus*.

A análise de variáveis canônicas, para machos e fêmeas, indicou diferenças estatisticamente significativas entre os grupos tróficos ($p < 0,05$) e explicou nos dois primeiros eixos 99,79% da variância para machos (99,37% no primeiro eixo e 0,41% no segundo) e 99,87% para fêmeas (99,14% no primeiro e 0,73% no segundo eixo) (Figura 9). Tanto para machos quanto para fêmeas os marcos anatômicos responsáveis pela maior variação no primeiro eixo foram o 4 e 5 no sentido positivo e o 1 e o 3 no sentido negativo. A análise indicou que não há convergência morfológica entre as espécies que se alimentam somente de lesmas, além disso, os resultados apontaram que os grupos *LESMA a*, *LESMA E CARAMUJO* e *VERTEBRADOS* apresentaram o olho posicionado para cima e para frente da cabeça, em relação à configuração de referência e o grupo *LESMA b* possui um estreitamento na região do focinho (Figura 9).

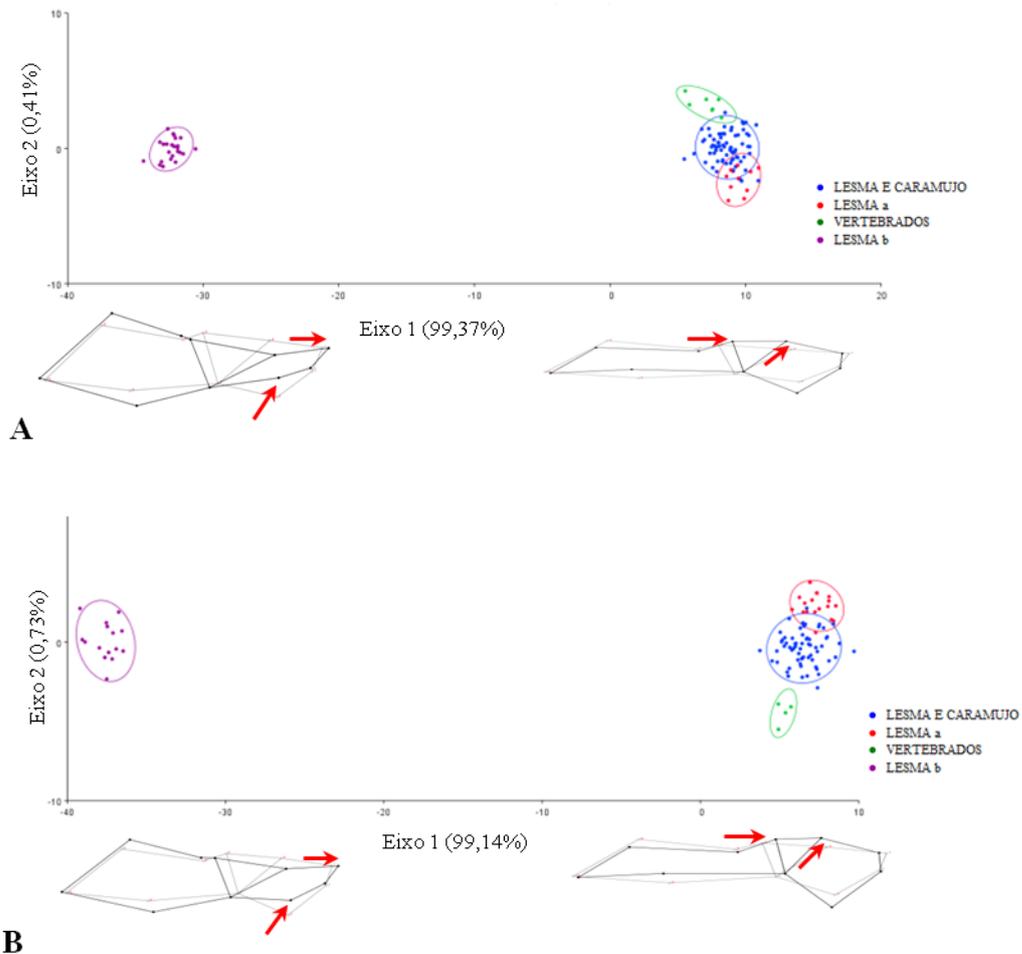


Figura 9 - Análise de variáveis canônicas realizada para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista lateral da cabeça de machos (A) e fêmeas (B) para os grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi* e *S. turgidus*), *LESMA a* (*Sibynomorphus mikanii*), *LESMA b* (*Tomodon dorsatus*) e *VERTEBRADOS* (*Thamnodynastes chaquensis*). Legenda: esquema em cinza da cabeça = configuração de referência; esquema em preto da cabeça = reflete a forma da cabeça dos grupos tróficos do sentido positivo e negativo do primeiro eixo; e setas vermelhas = direção da mudança dos marcos anatômicos em relação à configuração de referência.

O agrupamento de *Thamnodynastes chaquensis* (que se alimenta de vertebrados) com os Dipsadini (malacófagas) foi resultado da semelhança no posicionamento dos olhos, que em relação à configuração de referência, é deslocado para cima e para frente da cabeça (Figura 9). O grupo *LESMA b* apresentou mudanças em relação à região do focinho, que é estreita quando comparada à configuração de referência.

A Distância de Mahalanobis, para machos e fêmeas, indicou grande semelhança morfológica entre os grupos *LESMA a* e *LESMA E CARAMUJO*, e uma menor semelhança entre *LESMA a* e *LESMA b* (Tabela 7). Um aspecto interessante evidenciado pela Distância de Mahalanobis foi a maior semelhança morfológica entre o Tachymenini *Thamnodynastes chaquensis*, incluído no grupo que se alimenta de vertebrados, com os Dipsadini do que com *Tomodon dorsatus* que também pertence à tribo Tachymenini. Os grupos tróficos *LESMA b* e *LESMA E CARAMUJO* apresentaram altos valores para a Distância de Mahalanobis, indicando grande diferença na forma da cabeça em vista lateral, seguido deles, os grupos formados pelas espécies de Tachymenini, *VERTEBRADOS (Thamnodynastes chaquensis)* e *LESMA b (Tomodon dorsatus)*, também apresentaram altos valores para esta distância indicando uma menor semelhança morfológica para a vista lateral da cabeça.

Tabela 7 - Distâncias de Mahalanobis, para machos e fêmeas, entre os grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO (Dipsas catesbyi, D. indica, D. variegata, Sibynomorphus turgidus, S. neuwiedi e S. ventrimaculatus)*, *LESMA a (Sibynomorphus mikanii)*, *LESMA b (Tomodon dorsatus)* e *VERTEBRADOS (Thamnodynastes chaquensis)*.

	<i>LESMA a</i>		<i>LESMA b</i>		<i>LESMA E CARAMUJO</i>	
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas
<i>LESMA b</i>	41,9052	44,9671				
<i>LESMA E CARAMUJO</i>	3,2405	2,9642	40,9726	44,1025		
<i>VERTEBRADOS</i>	60,546	7,2115	39,6214	43,0972	4,2231	4,8795

3.2 Análise das divergências morfológicas entre as espécies de Dipsadini

3.2.1 Morfometria linear: análise da morfologia externa

A análise de componentes principais para machos explicou nos dois primeiros eixos 69,92% da variância entre as espécies (55,88% no primeiro eixo e 14,04% no segundo) e para fêmeas 86,09% (78,97% no primeiro eixo e 7,12% no segundo) (Figura 10). Para os machos, as variáveis responsáveis pela diferenciação no primeiro eixo

foram o Cfron e Lfron, indicando pouca diferenciação morfológica entre as espécies analisadas, apenas *Dipsas indica* foi diferenciada das demais espécies apresentando maior comprimento e largura do escudo frontal (Figura 10A). Para fêmeas, o primeiro eixo ordenou as espécies em relação ao Ccab e a Dfron-fo e assim como para os machos, a análise indicou pouca diferenciação morfológica entre as espécies, apenas *D. indica* e *S. newwiedi* foram as espécies mais diferenciadas morfológicamente apresentando maior Ccab e maior Dfron-fo (Figura 10B).

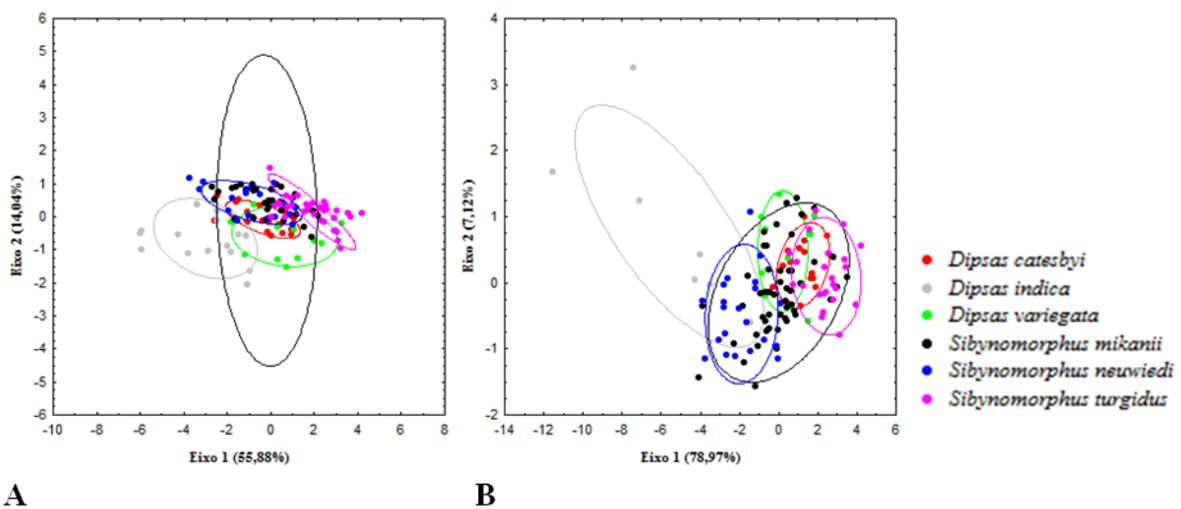
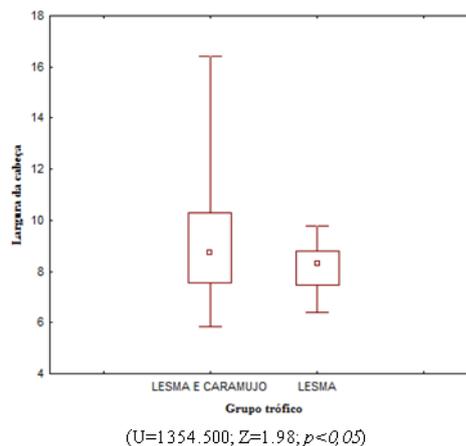
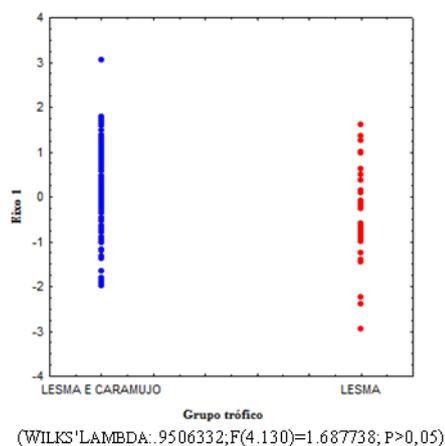


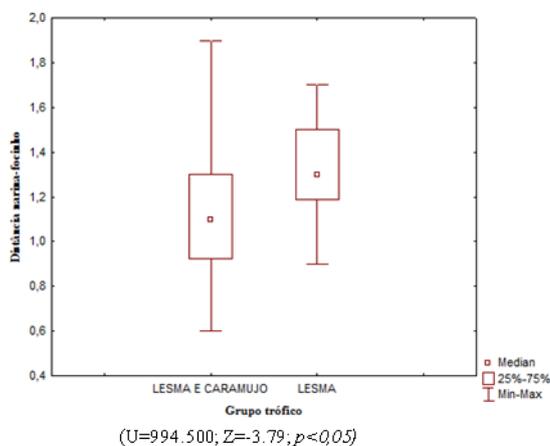
Figura 10 - Análise de componentes principais para características morfológicas cefálicas dos machos (A) e das fêmeas (B) de *Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi*, *S. mikanii* e *S. turgidus*.

A análise discriminante paramétrica, para machos da tribo Dipsadini, realizada com as variáveis Cfron, Lfron, Dfron-fo e DON, indicou que não existem diferenças estatisticamente significativas entre os grupos tróficos *LESMA* e *LESMA E CARAMUJO* (Figura 11A). Enquanto isso, a análise discriminante não paramétrica indicou que existem diferenças estatisticamente significativas entre os grupos tróficos em relação à Lcab e a DNF, com o grupo *LESMA E CARAMUJO* apresentando maior Lcab e o grupo *LESMA* maior DNF (Figura 11B e C).



A

B



C

Figura 11 - Análise discriminante paramétrica (A) e não paramétrica (B e C) para machos dos grupos trófico *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi* e *S. turgidus*) e *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*). A análise discriminante paramétrica foi realizada com as variáveis: comprimento do frontal, largura do frontal, distância frontal focinho e distância olho narina; e a não paramétrica com as variáveis: comprimento da cabeça, largura da cabeça e distância narina focinho.

A análise discriminante paramétrica, para fêmeas da tribo Dipsadini, realizada com as variáveis Cfron, Lfron, Dfron-fo, DNF e DON indicou que não existem diferenças estatisticamente significativas entre os grupos tróficos *LESMA* e *LESMA E CARAMUJO* (Figura 12A), sendo este mesmo resultado encontrado pela análise discriminante não paramétrica, para as variáveis Ccab e Lcab (Figura 12B e C).

A Distância de Mahalanobis para os grupos tróficos *LESMA* e *LESMA E CARAMUJO*, tanto para machos quanto para fêmeas, foi muito pequena, indicando grande semelhança na morfologia cefálica entre os grupos (0,26 para machos e 0,29 para fêmeas).

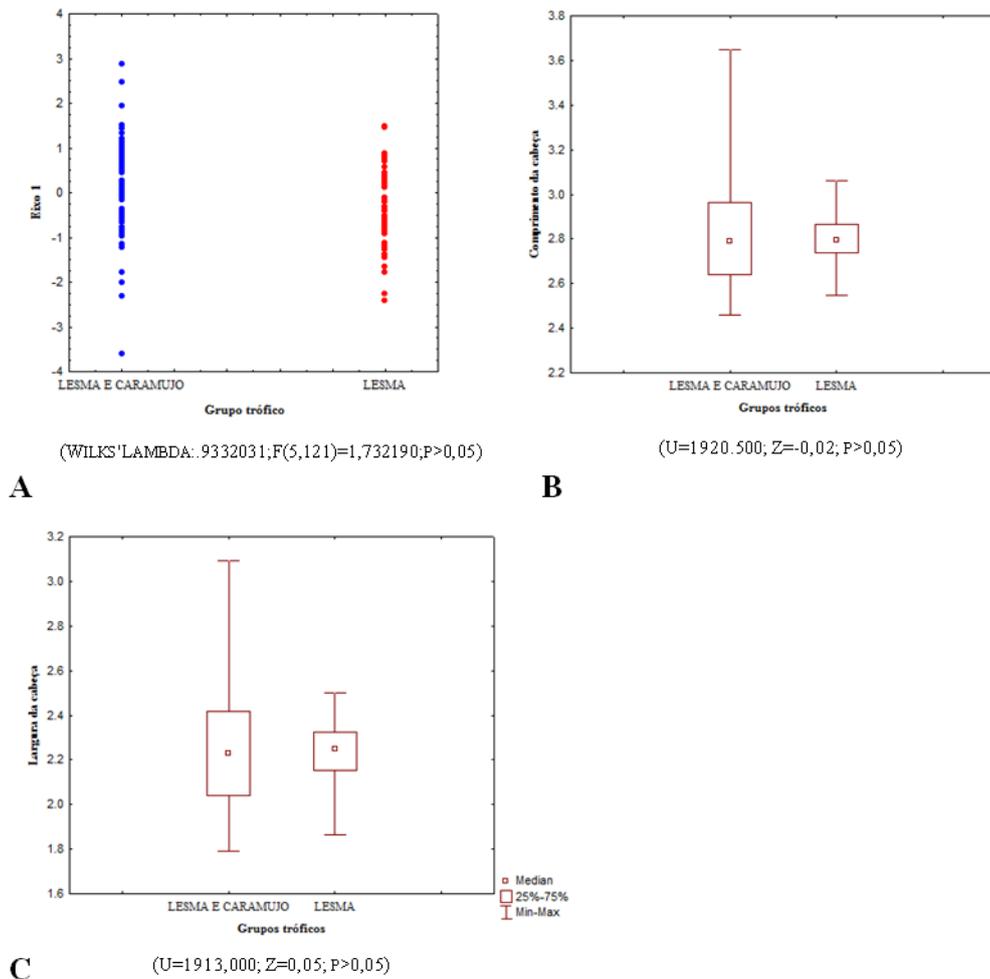


Figura 12 - Análise discriminante paramétrica (A) e não paramétrica (B e C) para fêmeas dos grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi* e *S. turgidus*) e *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*). A análise discriminante paramétrica foi realizada com as variáveis: comprimento do frontal, largura do frontal, distância frontal focinho, distância narina focinho e distância olho narina; e a não paramétrica com as variáveis: comprimento e largura da cabeça.

3.2.2 Morfometria linear: análise da morfologia craniana de *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *S. turgidus*

As espécies *Sibynomorphus mikanii* e *S. neuwiedi* apresentaram dimorfismo sexual em relação a todas as variáveis analisadas, com fêmeas apresentando maior comprimento do crânio, maxilar, palatino, pterigoide, mandíbula e dentário ($F(6,21)=7,6786$ $p<,00019$ e $F(6,8)=9,5843$ $p<,00272$, respectivamente), desta forma, machos e fêmeas foram analisados separadamente.

A análise de componentes principais, para machos, explicou nos dois primeiros eixos 91,63% da variância entre as espécies (85,02% no primeiro eixo e 6,61% no segundo) e para fêmeas 96,41% (92,38% no primeiro eixo e 4,02% no segundo) (Figura 13). Para ambos os sexos todas as variáveis morfométricas foram negativamente correlacionadas com o primeiro eixo. Para machos, as variáveis responsáveis pela diferenciação entre as espécies no primeiro eixo foram o Cman e o Cmax, indicando que *S. neuwiedi* apresentou maior comprimento da mandíbula e do osso maxilar. Para fêmeas as principais variáveis foram o Cman e o Ccra, indicando que *S. neuwiedi* e *S. mikanii* apresentaram maior comprimento da mandíbula e do crânio.

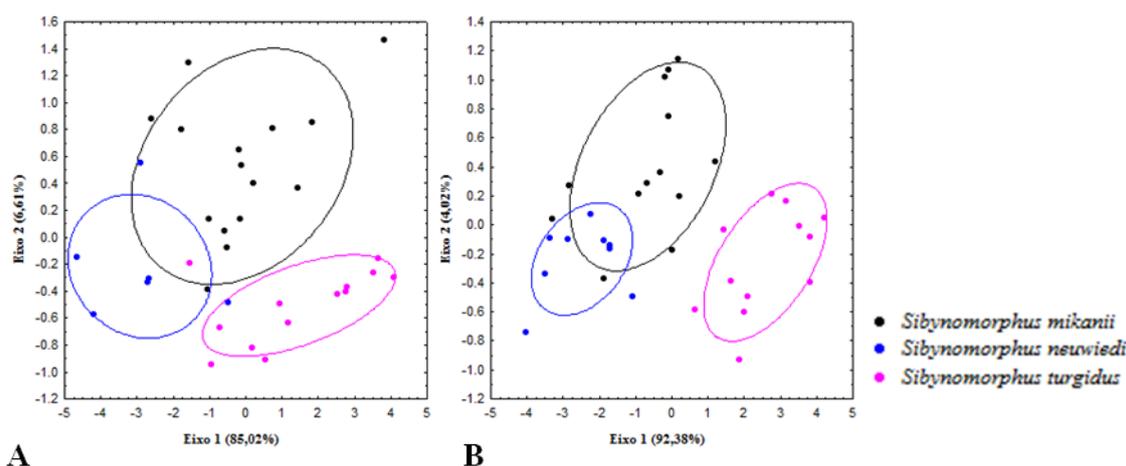


Figura 13 - Análise de componentes principais para características morfométricas cranianas dos machos (A) e das fêmeas (B) de *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *S. turgidus*.

A análise discriminante, para machos, indicou que existem diferenças estatisticamente significativas entre os grupos tróficos, sendo estas diferenças relacionadas ao Cpal no sentido positivo do eixo, e Cmax, no sentido negativo, indicando que o grupo que se alimenta apenas de lesmas (*S. mikanii*) apresentou maior Cpal e o grupo que se alimenta de lesmas e caramujos (*S. neuwiedi* e *S. turgidus*) maior Cmax (Figura 14A). Para fêmeas, a análise discriminante indicou que existem diferenças significativas entre os grupos tróficos, em relação ao Ccra no sentido positivo do eixo, e Cden, no sentido negativo, indicando que o grupo que se alimenta apenas de lesmas (*S. mikanii*) apresentou maior Ccra e o grupo que se alimenta de lesmas e caramujos (*S. neuwiedi* e *S. turgidus*) maior Cden (Figura 14B). Para os machos, a Distância de Mahalanobis entre os grupos tróficos *LESMA* e *LESMA E CARAMUJO* foi igual a 15,74, enquanto que, para fêmeas foi menor, igual a 6,07.

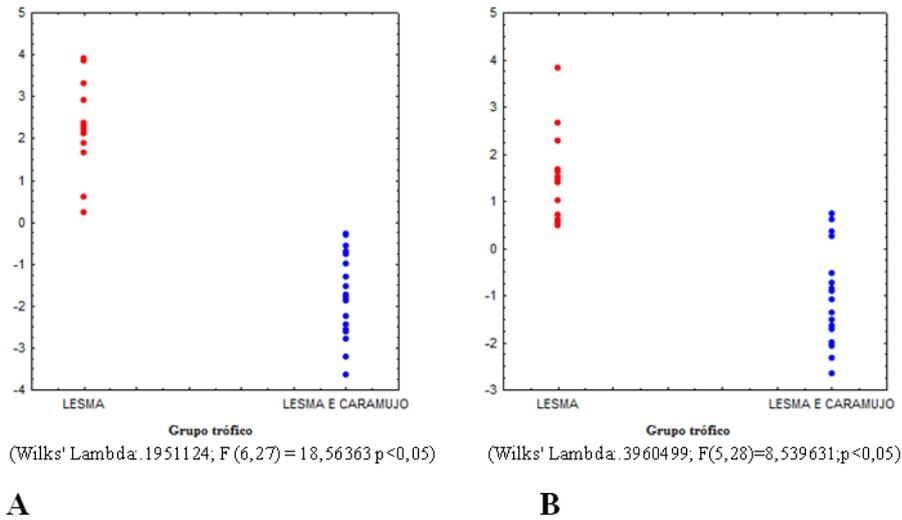


Figura 14 - Análise discriminante para machos (A) e fêmeas (B) dos grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Sibynomorphus neuwiedi* e *S. turgidus*) e *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*).

O número de dentes maxilares de *S. mikanii* variou de 8 a 15 (média=10,7), dentes palatinos de 6 a 8 (média= 7,1), dentes pterigoides de 13 a 19 (média= 16,5) e dentes mandibulares de 20 a 26 (média= 22,4). Em *S. neuwiedi* o número de dentes maxilares variou de 12 a 16 (média= 14), dentes palatinos de 6 a 9 (média= 8), dentes pterigoides de 12 a 18 (média= 15) e dentes mandibulares de 17 a 24 (média= 21). Já em *S. turgidus* o número de dentes maxilares variou de 10 a 15 (média= 13,3), dentes palatinos de 5 a 8 (média= 7,1), dentes pterigoides de 10 a 18 (média= 14,1) e dentes mandibulares de 19 a 26 (média= 22,4) (Tabela 8; Figura 15).

Tabela 8 - Variação no número de dentes maxilares, palatinos, pterigóides e mandibulares em *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *S. turgidus*

	<i>Sibynomorphus mikanii</i>	<i>Sibynomorphus neuwiedi</i>	<i>Sibynomorphus turgidus</i>
Dentes maxilares	8-15	12-16	10-15
Dentes palatinos	6-8	6-9	5-8
Dentes pterigóides	13-19	12-18	10-18
Dentes mandibulares	20-26	17-24	19-26

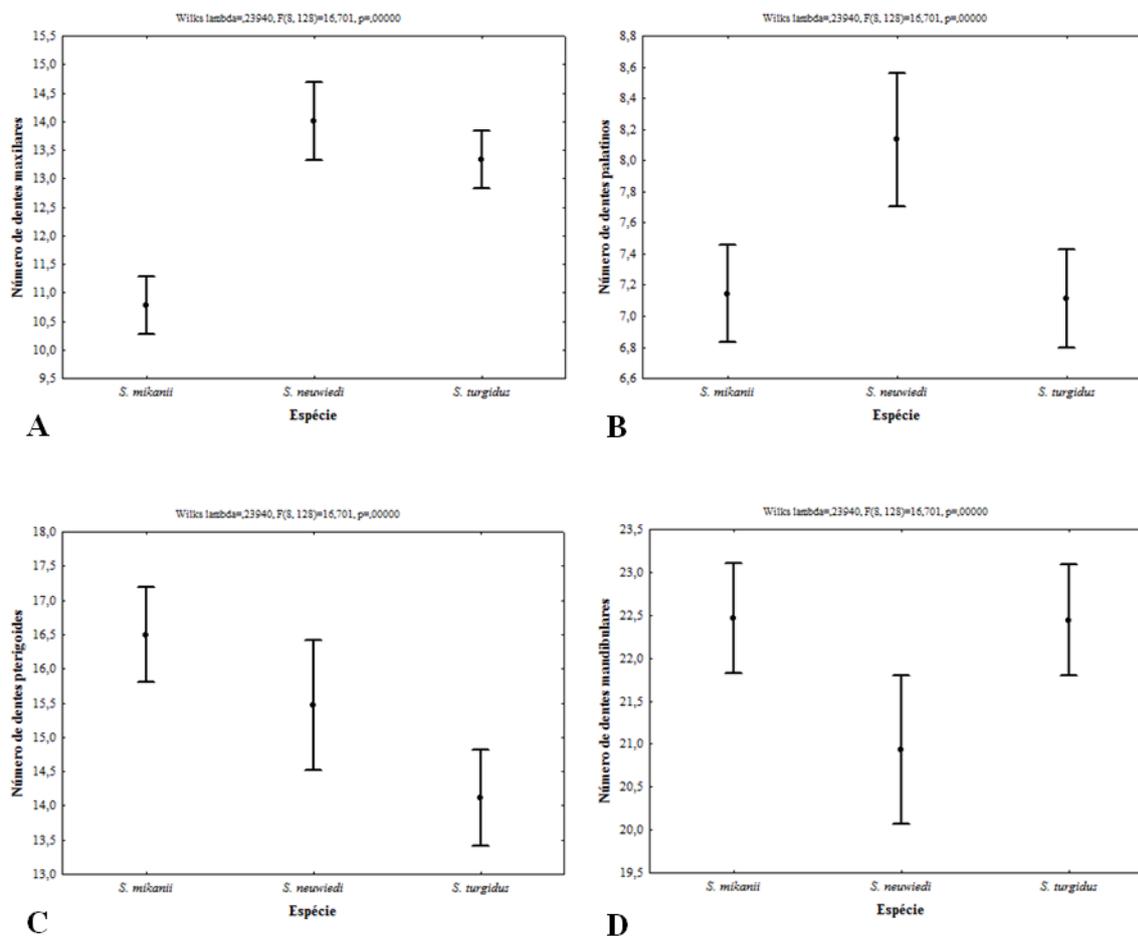


Figura 15 - Representação das médias e desvios-padrão do número de dentes maxilares (A), palatinos (B), pterigóides (C) e mandibulares (D) para as espécies *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *S. turgidus*

A análise *a posteriori* indicou que *S. mikanii* difere de *S. neuwiedi* e de *S. turgidus* em relação ao número de dentes maxilares, e entre estas duas últimas não foram observadas diferenças quanto ao número de dentes maxilares. Em relação ao número de dentes palatinos *S. mikanii* difere de *S. neuwiedi* e esta de *S. turgidus*, apenas *S. mikanii* e *S. turgidus* não apresentaram diferenças significativas em relação ao número de dentes palatinos. Quanto ao número de dentes pterigóides apenas *S. mikanii* e *S. turgidus* apresentaram diferenças e finalmente em relação ao número de dentes

mandibulares a análise indicou que *S. newwiedi* difere de *S. mikanii* e *S. turgidus*, porém estas duas últimas não apresentaram diferenças em relação ao número de dentes mandibulares. A análise discriminante por grupo trófico indicou que existem diferenças significativas entre os grupos em relação ao número de dentes maxilares e pterigóides, com o grupo *LESMA* apresentando menor número de dentes no maxilar e maior número de dentes no pterigóide e o grupo *LESMA E CARAMUJO* maior número de dentes no maxilar e menor número de dentes no pterigóide ($p < 0,05$) (Figura 16).

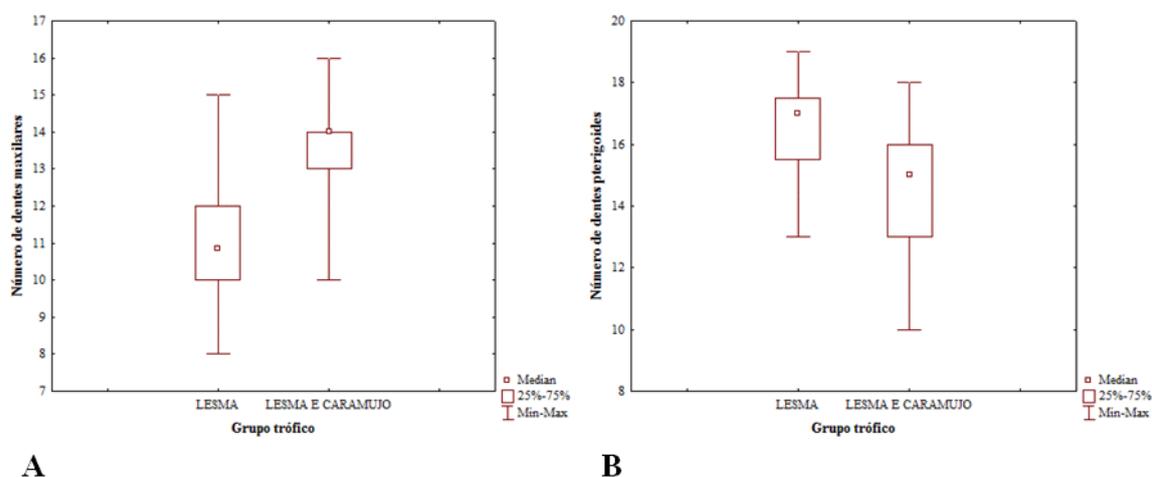


Figura 16 - Análise discriminante dos grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Sibynomorphus newwiedi* e *S. turgidus*) e *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*) incluindo o número de dentes maxilares (A) e pterigóides (B).

O resultado do Teste *t* indicou que apenas *Sibynomorphus turgidus* apresentou assimetria mandibular, com o lado direito apresentando maior número de dentes (média= 22,5) que o esquerdo (média= 21,2) ($t = 2,14$; $p = 0,03$).

3.2.3 Morfometria geométrica: vista dorsal da cabeça

Para os machos a análise de componentes principais explicou nos dois primeiros eixos 76,49% da variância entre as espécies (65,93% no primeiro eixo e 10,55% no segundo) e para as fêmeas 69,79% (54,23% no primeiro eixo e 15,56% no segundo) (Figura 17A e B). Para ambos os sexos os marcos anatômicos responsáveis pela maior parte da variação foram o 9 e 10, no sentido positivo do eixo e o 8 e 9 no sentido negativo. A análise indicou que as espécies de *Dipsas* apresentaram os olhos maiores e a cabeça alargada na região dos olhos, principalmente *Dipsas indica*. Enquanto que, as espécies de *Sibynomorphus* apresentaram olhos pequenos e um estreitamento da cabeça na região dos olhos, porém, com pouca diferenciação morfológica entre elas, já que formaram um grande grupo agregado.

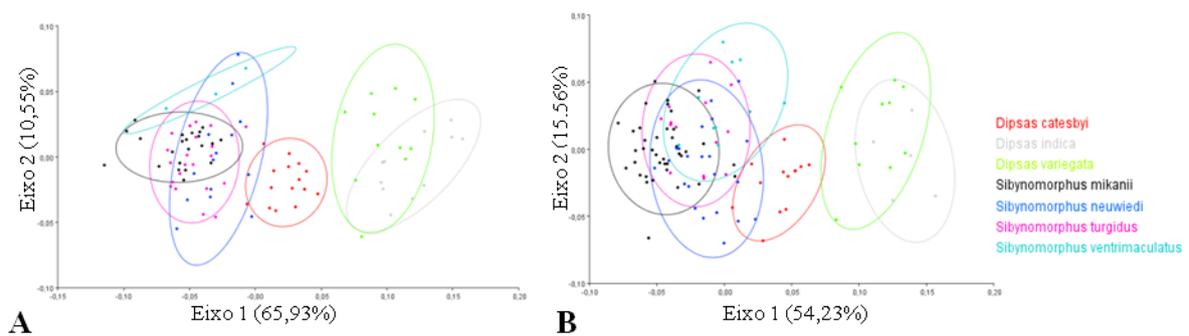
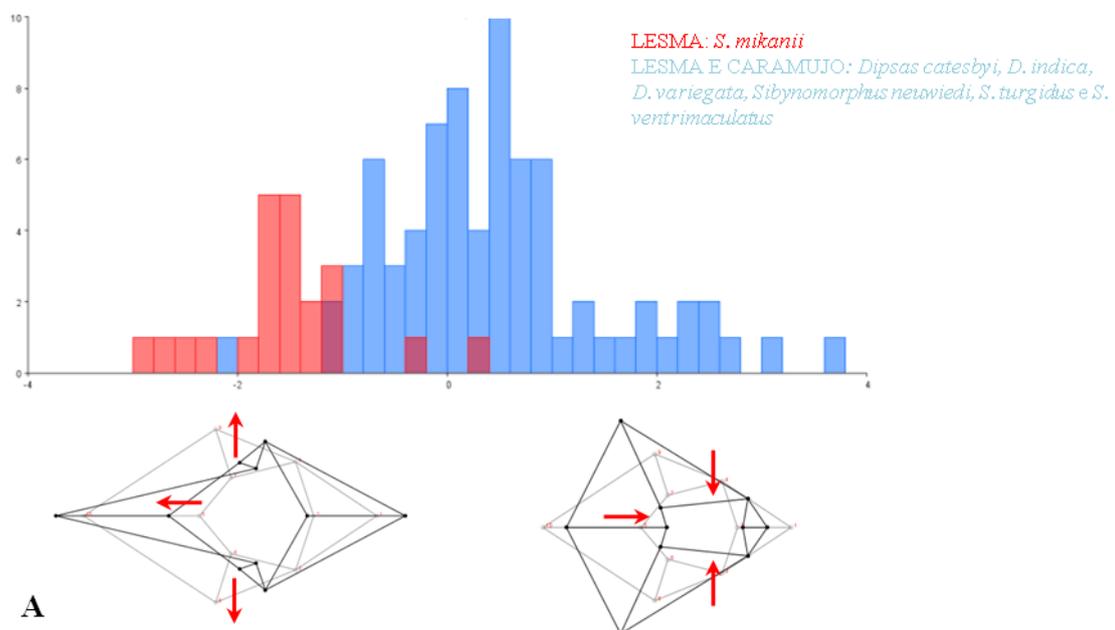


Figura 17 - Análise de componentes principais (PCA) para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista dorsal da cabeça de machos (A) e fêmeas (B) de *Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus mikanii*, *S. newwiedi*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus*.

A análise de variáveis canônicas indicou diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$) entre os grupos tróficos *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*) e *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus*) tanto para machos quanto para fêmeas,

sendo toda a variação explicada pelo primeiro eixo (Figura 18). Para machos, a análise ordenou os grupos em relação aos marcos anatômicos 5 e 3 no sentido positivo do primeiro eixo e 6 e 7 no negativo, indicando que o grupo *LESMA E CARAMUJO* apresentou olhos maiores e escudo frontal estreito e deslocado anteriormente e o grupo *LESMA* apresentou olhos menores e escudo frontal alargado e deslocado posteriormente, em relação à configuração de referência (Figura 18A). Para fêmeas, a análise ordenou os grupos em relação aos marcos anatômicos 6 e 4 no sentido positivo do primeiro eixo e 5 e 7 no negativo, indicando que o grupo *LESMA* apresentou o escudo frontal alargado na região dos olhos e o grupo *LESMA E CARAMUJO* apresentou este mesmo escudo curto e estreito, em relação à configuração de referência (Figura 18B). Apesar destas diferenças a Distância de Mahalanobis entre os grupos tróficos foi baixa, 2,01 para machos e 2,07 para fêmeas, o que indicou grande semelhança na morfologia cefálica entre os grupos.



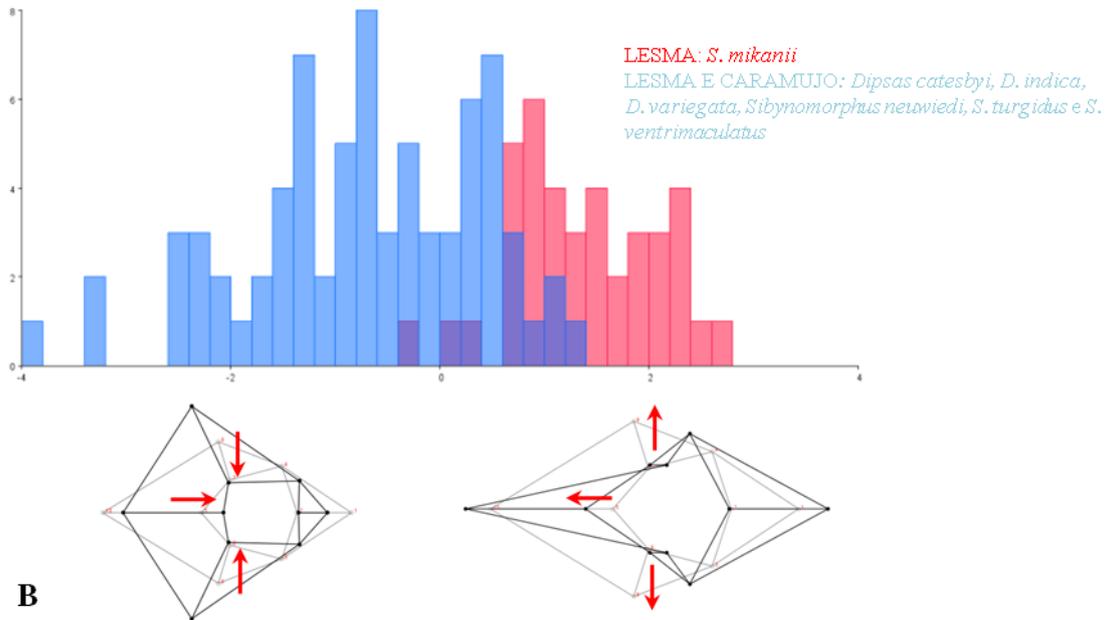


Figura 18 - Análise de variáveis canônicas realizada para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista dorsal da cabeça de machos (A) e fêmeas (B) dos grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus*) e *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*). Legenda: esquema em cinza da cabeça = configuração de referência; esquema em preto da cabeça = reflete a forma da cabeça dos grupos tróficos do sentido positivo e negativo do primeiro eixo; e setas vermelhas = direção da mudança dos marcos anatômicos em relação à configuração de referência.

3.2.4 Morfometria geométrica: vista lateral da cabeça

Para machos, a análise explicou nos dois primeiros eixos 55,73% da variância entre as espécies (34,49% no primeiro eixo e 21,24% no segundo) e para fêmeas 56,19% (30,76% no primeiro eixo e 25,42% no segundo) (Figura 19). No primeiro eixo, para machos, os marcos anatômicos responsáveis pela maior parte da variação foram o 9 e o 10, no sentido positivo do eixo e o 4 e o 8 no sentido negativo, porém a análise indicou pouca diferenciação morfológica entre as espécies, com *D. variegata* sendo a única espécie que se diferenciou morfológicamente das demais, apresentando olho maior e posicionado anteriormente. Para fêmeas, o primeiro eixo ordenou as espécies em relação aos marcos anatômicos 9 e 8, no sentido positivo, e 4 e 8 no negativo

também indicando pouca diferenciação morfológica entre as espécies, com estas formando um grande grupo agregado no centro do gráfico.

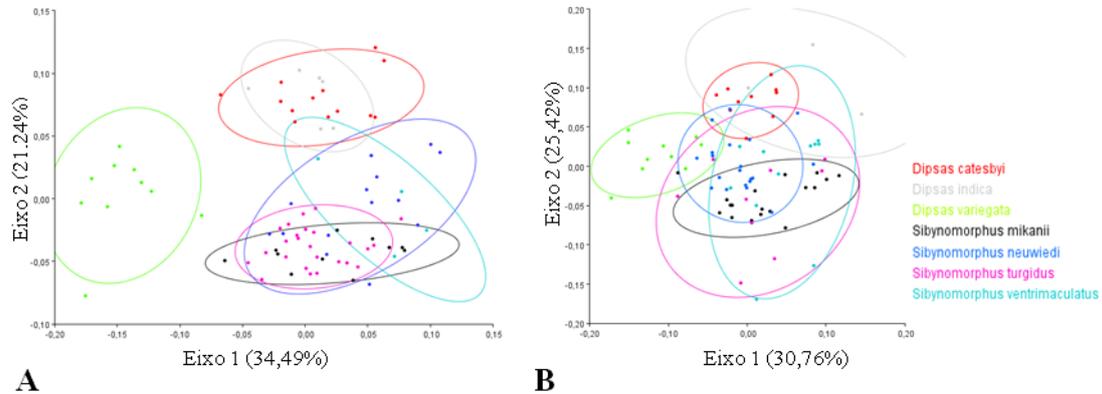


Figura 19 - Análise de componentes principais (PCA) para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista lateral da cabeça de machos (A) e fêmeas (B) de *Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus*.

A análise de variáveis canônicas, para machos e fêmeas, indicou diferenças estatisticamente significativas entre os grupos tróficos ($p < 0,05$) explicando toda a variação entre eles no primeiro eixo. Para machos, os marcos anatômicos responsáveis pela variação entre os grupos foram o 1 e o 5 no sentido positivo e o 5 e o 2 no negativo e para fêmeas o 5 e 2 no sentido positivo e o 2 e 4 no negativo. A análise indicou que o grupo *LESMA* apresentou olhos pequenos e a escama nasal posicionada posteriormente à configuração de referência e o grupo *LESMA E CARAMUJO* olhos grandes e a escama nasal posicionada anteriormente à configuração de referência (Figura 20). A Distância de Mahalanobis para a vista lateral entre os grupos tróficos também foi baixa para machos (3,08) e fêmeas (3,00), indicando pouca diferenciação morfológica entre as espécies dos dois grupos tróficos.

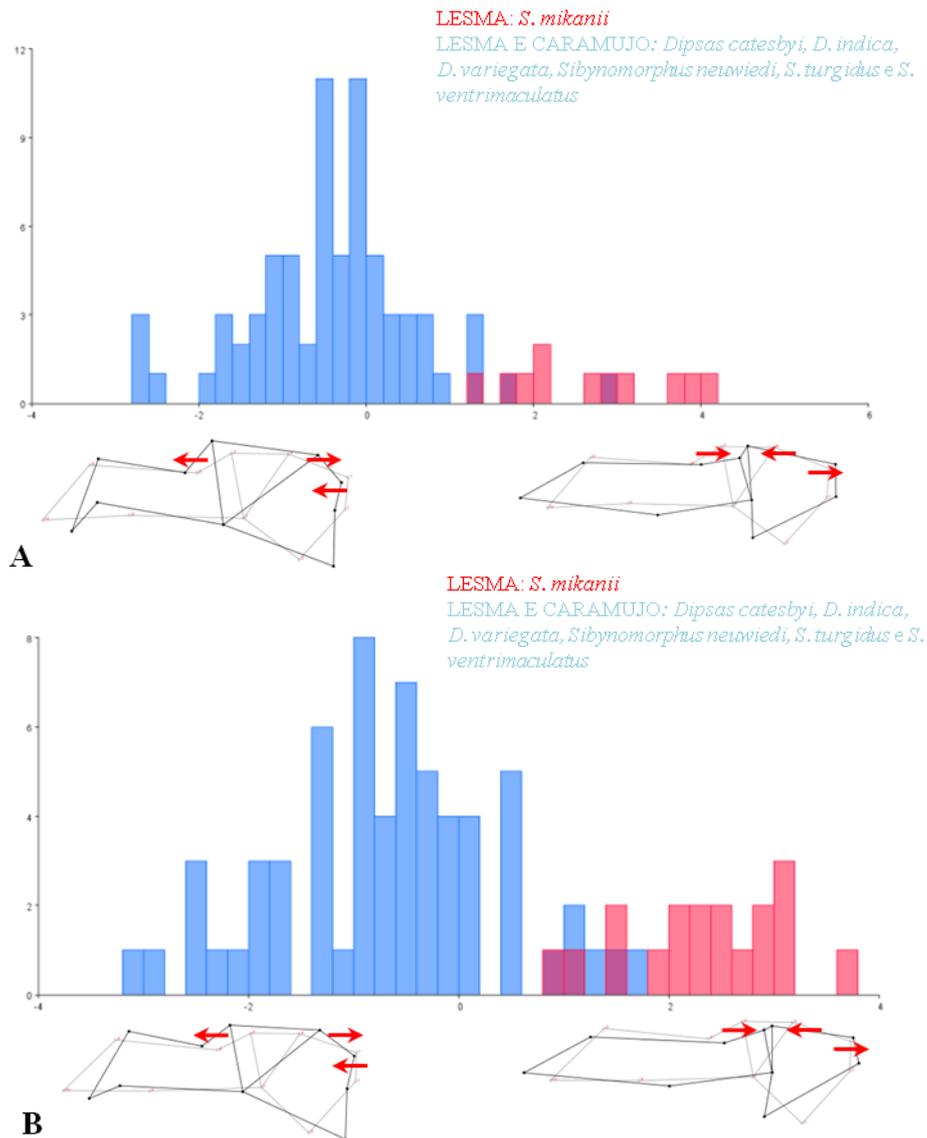


Figura 20 - Análise de variáveis canônicas realizada para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista lateral da cabeça de machos (A) e fêmeas (B) dos grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus neuwiedi*, *S. turgidus* e *S. ventrimaculatus*) e *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*). Legenda: esquema em cinza da cabeça = configuração de referência; esquema em preto da cabeça = reflete a forma da cabeça dos grupos tróficos do sentido positivo e negativo do primeiro eixo; e setas vermelhas = direção da mudança dos marcos anatômicos em relação à configuração de referência.

3.2.5 Morfometria geométrica: vista dorsal do crânio

As três espécies de *Sibynomorphus* analisadas quanto ao crânio em vista dorsal apresentaram dimorfismo sexual em relação à forma craniana, sendo assim, machos e fêmeas foram tratados separadamente nas análises.

A análise de componentes principais para machos explicou nos dois primeiros eixos 48,68% da variação entre as espécies (34,38% no primeiro eixo e 14,3% no segundo) e para fêmeas 47,54% da variação (25,89% no primeiro eixo e 21,65% no segundo) (Figura 21). Para machos, o primeiro eixo ordenou as espécies principalmente em relação aos marcos anatômicos 11 e 4 no sentido positivo e 4 e 10 no sentido negativo, indicando que *S. neuwiedi* e *S. turgidus* apresentaram a região posterior dos olhos alargada, assim como a região anterior do osso frontal curta o que ocasiona no alongamento do focinho. Enquanto isso, *S. mikanii* apresentou a região posterior dos olhos estreita e a região anterior do osso frontal alongada o que ocasiona o encurtamento do focinho. Para fêmeas o primeiro eixo ordenou as espécies em relação aos marcos anatômicos 10 e 11 no sentido positivo e 7 e 1 no sentido negativo, indicando que *S. mikanii* e *S. turgidus* apresentaram os olhos deslocados anteriormente à cabeça enquanto que *S. neuwiedi* apresentou a região posterior do osso frontal estreito, o que ocasiona em olhos maiores.

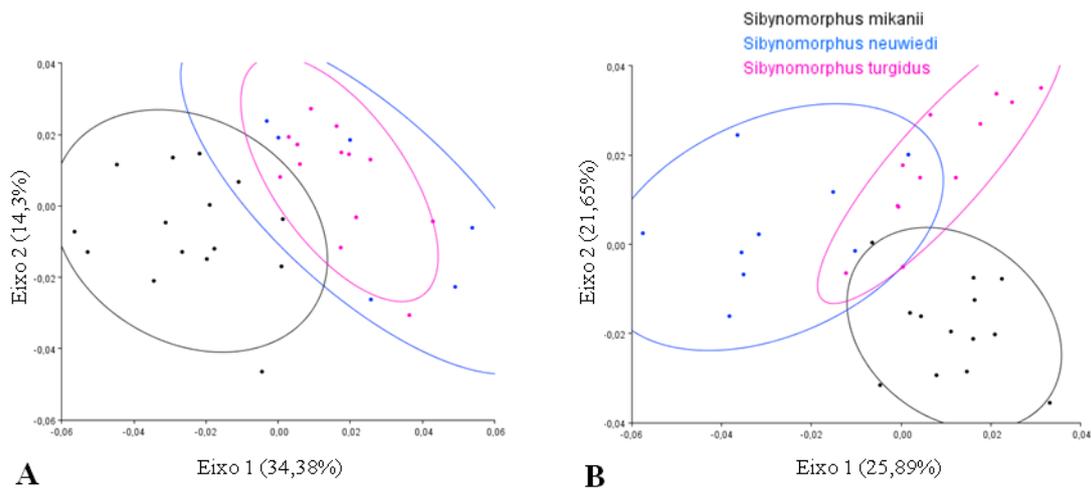


Figura 21 - Análise de componentes principais (PCA) para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista dorsal do crânio de machos (A) e fêmeas (B) de *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *S. turgidus*.

A análise de variáveis canônicas, para machos e fêmeas, indicou diferenças estatisticamente significativas entre os dois grupos tróficos ($p < 0,05$), com toda a variação sendo explicada pelo primeiro eixo (Figura 22). Para machos os marcos anatômicos responsáveis pela diferenciação entre os grupos foram o 15 e 5 no sentido positivo do eixo e o 14 e 11 no negativo, indicando que o grupo trófico *LESMA E CARAMUJO* (*S. neuwiedi* e *S. turgidus*) apresentou a região anterior do osso supraoccipital estreita e a anterior do osso frontal projetada para frente, em relação à configuração de referência (Figura 22A). Enquanto isso, o grupo trófico *LESMA* (*S. mikanii*) apresentou a região do osso supraoccipital alargada e a região posterior dos olhos estreita, em relação à configuração de referência. Para fêmeas os marcos anatômicos responsáveis pela diferenciação entre os grupos foram o 5 e 6 no sentido do positivo do eixo e o 2 e o 10 no sentido negativo. A análise indicou que o grupo *LESMA E CARAMUJO* apresentou a região lateral do frontal alargada e o grupo *LESMA* apresentou o nasal projetado anteriormente e a região posterior dos olhos mais estreita, em relação à configuração de referência (Figura 22B). A

Distância de Mahalaobis entre os grupos tróficos *LESMA* e *LESMA E CARAMUJO*

foi pequena, sendo igual a 4,80 para machos e 5,97 para fêmeas.

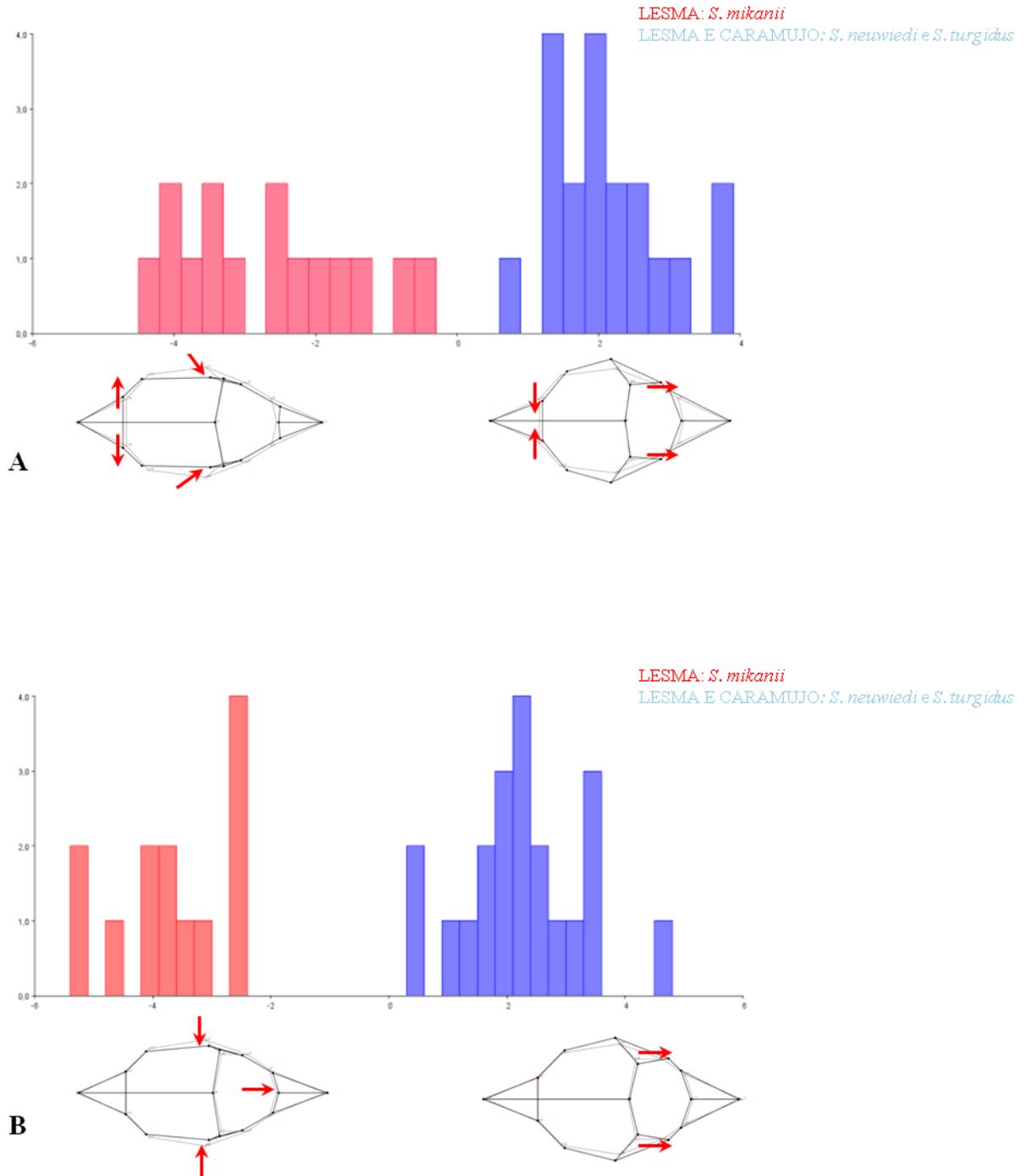


Figura 22 - Análise de variáveis canônicas realizada para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista dorsal do crânio de machos (A) e fêmeas (B) dos grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Sibynomorphus newwiedi* e *S. turgidus*) e *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*).

Legenda: esquema em cinza do crânio = configuração de referência; esquema em preto do crânio = reflete a forma da cabeça dos grupos tróficos do sentido positivo e negativo do primeiro eixo; e setas vermelhas = direção da mudança dos marcos anatômicos em relação à configuração de referência.

3.2.6 Morfometria geométrica: vista lateral do crânio

As espécies *Sibynomorphus mikanii* e *S. neuwiedi* apresentaram dimorfismo sexual em relação à vista lateral do crânio, sendo assim, machos e fêmeas foram tratados separadamente nas análises.

A análise de componentes principais para machos, explicou nos dois primeiros eixos 50,36% da variância entre as espécies (31,26% no primeiro eixo e 19,10% no segundo) e para fêmeas 56% (34% no primeiro eixo e 21,99% no segundo) (Figura 23). Para os machos, o primeiro eixo ordenou as espécies principalmente em relação aos marcos anatômicos 10 e 5 no sentido positivo e 9 e 8 no sentido negativo, indicando que *S. neuwiedi* apresentou a região posterior do crânio com menor comprimento e olhos maiores, enquanto que *S. mikanii* e *S. turgidus* apresentaram a região do focinho com maior comprimento. Para fêmeas o primeiro eixo ordenou as espécies em relação aos marcos anatômicos 9 e 10 no sentido positivo e negativo do eixo, indicando que *S. mikanii* e *S. turgidus* apresentaram o osso ectopterigóide curto e a região posterior do crânio alargada. Já *S. neuwiedi* apresentou a região posterior do crânio estreita e um alongamento no osso ectopterigóide.

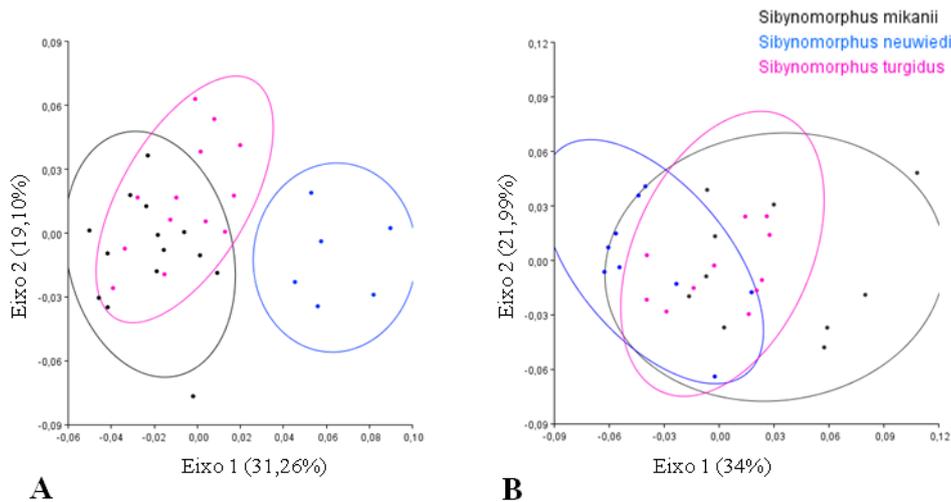


Figura 23 - Análise de componentes principais (PCA) para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista lateral do crânio de machos (A) e fêmeas (B) de *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *S. turgidus*.

A análise de variáveis canônicas, para machos e fêmeas, indicou diferenças estatisticamente significativas entre os grupos tróficos ($p < 0,05$) com o primeiro eixo explicando toda a variação entre os grupos. Para machos, os marcos anatômicos responsáveis pela diferenciação entre os grupos foram o 3 e o 4 no sentido positivo e o 6 e o 7 no sentido negativo do eixo, indicando que, em relação à configuração de referência, o grupo *LESMA E CARAMUJO* apresentou a região anterior do maxilar alargada, enquanto que o grupo *LESMA* apresentou um estreitamento na órbita (Figura 24A). Para fêmeas os marcos anatômicos responsáveis pela diferenciação entre os grupos foram o 3 e o 6 no sentido positivo do eixo e o 7 e o 5 no sentido negativo. A análise indicou que o grupo trófico *LESMA E CARAMUJO* apresentou a região anterior do maxilar alargada e a órbita com maior largura, enquanto que o grupo *LESMA* apresentou a região posterior da órbita posicionada para a região superior do crânio e deslocada posteriormente, quando comparada a configuração de referência (Figura 24B). Apesar destas

diferenças o baixo valor encontrado para a Distância de Mahalanobis para machos (3,57) e fêmeas (3,48), indica maior semelhança morfológica para o crânio em vista lateral entre as três espécies de *Sibynomorphus*.

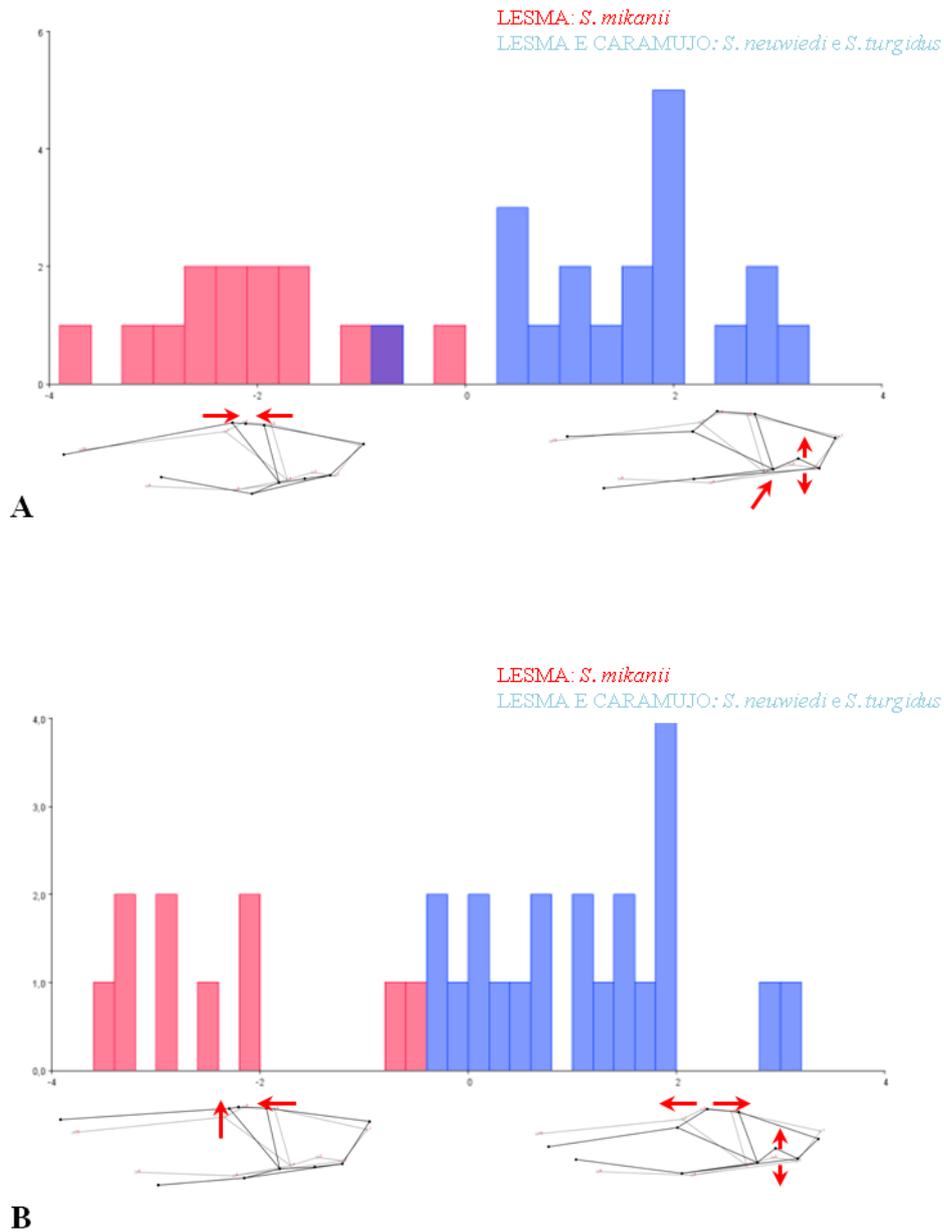


Figura 24 - Análise de variáveis canônicas realizada para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista lateral do crânio de machos (A) e fêmeas (B) dos grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Sibynomorphus newwiedi* e *S. turgidus*) e *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*). Legenda: esquema em cinza do crânio = configuração de referência; esquema em preto do crânio = reflete a forma da cabeça dos grupos tróficos do sentido positivo e negativo do primeiro eixo; e setas vermelhas = direção da mudança dos marcos anatômicos em relação à configuração de referência.

3.2.7 Morfometria geométrica: vista lateral da mandíbula direita

Apenas *S. neuwiedi* apresentou dimorfismo sexual em relação à forma da mandíbula direita em vista lateral, assim, para as três espécies, machos e fêmeas foram tratados separadamente nas análises.

A análise de componentes principais, para machos, explicou nos dois primeiros eixos 82,66% da variância entre as espécies (65,46% no primeiro eixo e 17,20% no segundo) e para fêmeas 84,60% (67,50% no primeiro eixo e 17,10% no segundo) (Figura 25). Para machos e fêmeas, o primeiro eixo ordenou as espécies em relação aos marcos anatômicos 2 e 5 no sentido positivo e 4 e 3 no sentido negativo do eixo, indicando que *S. mikanii* apresentou a mandíbula com maior comprimento, osso composto espesso e o osso dentário delgado. Já *S. turgidus* apresentou menor comprimento da mandíbula e menor comprimento da região inferior do osso dentário, sendo este, de forma geral mais robusto quando comparado ao osso dentário de *S. mikanii*. *Sibynomorphus neuwiedi* se agrupou de forma intermediária às outras duas espécies.

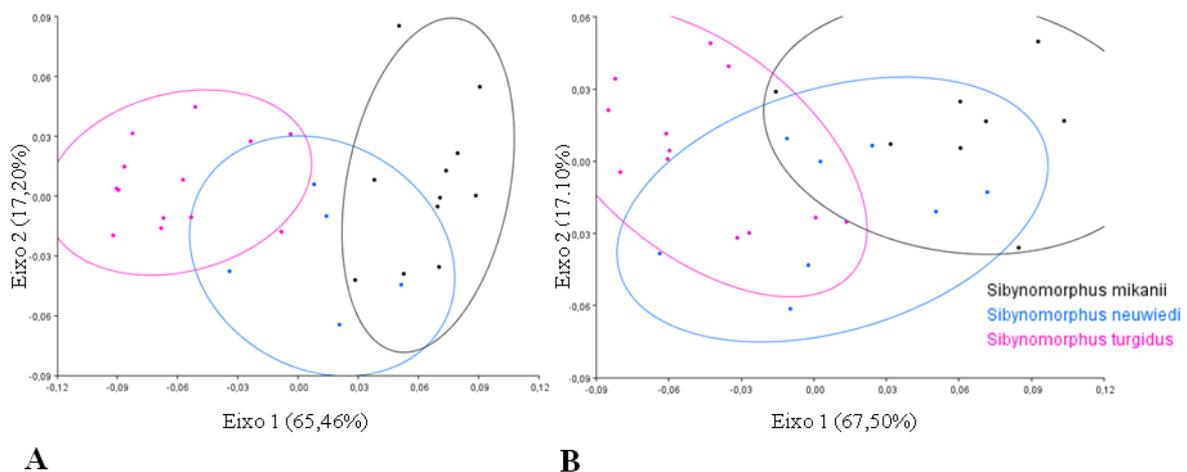


Figura 25 - Análise de componentes principais (PCA) para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista lateral da mandíbula de machos (A) e fêmeas (B) de *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *S. turgidus*.

A análise de variáveis canônicas, para machos e fêmeas, indicou diferenças estatisticamente significativas entre os dois grupos tróficos, com o primeiro eixo explicando toda a variação entre as espécies ($p < 0,05$). Para machos, os marcamos 2 e o 4, tanto no sentido positivo quanto no negativo, indicaram que o grupo *LESMA E CARAMUJO* apresentou a região superior do dentário com maior comprimento e a região inferior com menor comprimento, ocasionando em uma maior robustez na região anterior do dentário. Além disso, observa-se que o osso composto é mais robusto quando comparado à configuração de referência, porém, esta maior robustez é homogênea ao longo de todo o seu comprimento. O grupo *LESMA* apresentou a região superior do dentário com menor comprimento e a região inferior com maior comprimento, o que ocasiona menor robustez na região anterior do dentário, ou seja, nesta região o dentário é bastante delgado. Observa-se ainda uma grande robustez na região mediana do osso composto (Figura 26A). Para fêmeas, os marcamos 2 e o 3 no sentido positivo do eixo e o 4 e o 5 no sentido negativo indicaram que o grupo *LESMA E CARAMUJO* apresentou a mandíbula achatada e plana, a região superior do dentário com maior comprimento e a região inferior com menor comprimento, o que ocasiona maior robustez na região anterior do dentário (Figura 26B). Enquanto que, o grupo *LESMA* apresentou grande robustez na região mediana do osso composto e osso dentário delgado e arqueado, quando comparado à configuração de referência. Apesar das diferenças entre os grupos tróficos, o baixo valor encontrado para a Distância de Mahalanobis, tanto para machos (2,97) quanto para fêmeas (2,96), indicou que os grupos são muito semelhantes quanto à forma da mandíbula direita.

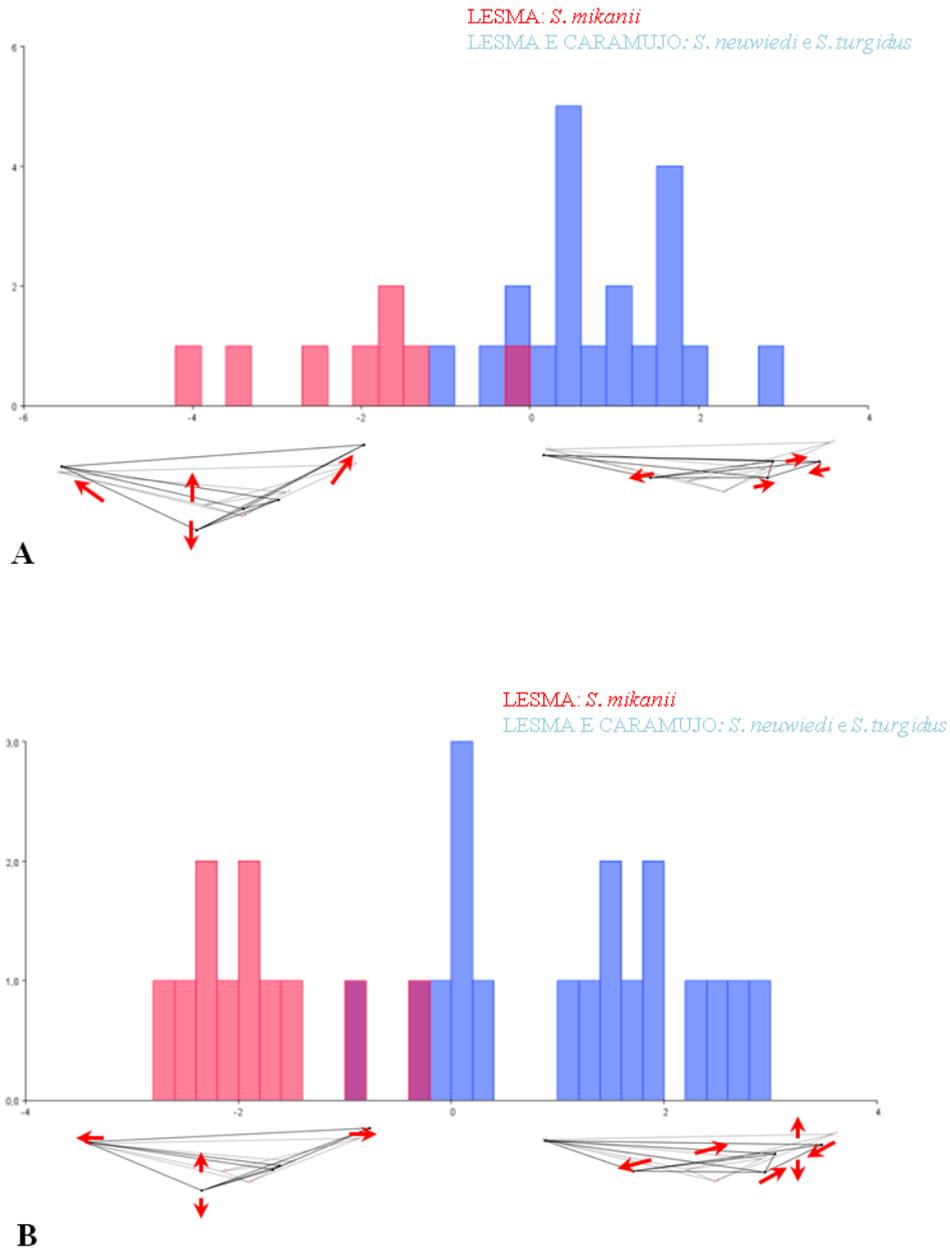


Figura 26 - Análise de variáveis canônicas realizada para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista lateral da mandíbula direita de machos (A) e fêmeas (B) dos grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Sibynomorphus newwiedi* e *S. turgidus*) e *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*). Legenda: esquema em cinza da mandíbula = configuração de referência; esquema em preto da mandíbula = reflete a forma da cabeça dos grupos tróficos do sentido positivo e negativo do primeiro eixo; e setas vermelhas = direção da mudança dos marcos anatômicos em relação à configuração de referência.

3.2.8 Morfometria geométrica: vista lateral da mandíbula esquerda

As espécies *Sibynomorphus mikanii* e *S. neuwiedi* apresentaram dimorfismo sexual em relação à forma da mandíbula esquerda em vista lateral, desta forma, machos e fêmeas foram tratados separadamente nas análises.

A análise de componentes principais para machos explicou nos dois primeiros eixos 83,31% da variância entre as espécies (65,23% no primeiro eixo e 18,07% no segundo) e para fêmeas 82,98% (64,95% no primeiro eixo e 18,02% no segundo) (Figura 27). Para os machos o primeiro eixo ordenou as espécies em relação aos marcos anatômicos 4 e 3 no sentido positivo e 2 e 5 no sentido negativo, indicando que *Sibynomorphus mikanii* apresentou o osso dentário delgado, com maior comprimento, principalmente em sua região inferior, e o osso composto com maior robustez na região em que contacta o dentário. Enquanto isso, *S. turgidus* apresentou o dentário mais robusto e menor, com exceção da região superior deste osso que possui maior comprimento. Já *S. neuwiedi* se sobrepôs as outras duas espécies de *Sibynomorphus*. Para as fêmeas os marcos anatômicos responsáveis pela maior parte da variação entre as espécies foram o 4 e 3 no sentido positivo do eixo e 2 e 3 no sentido negativo, indicando que *Sibynomorphus mikanii* apresentou o osso dentário delgado e com maior comprimento, principalmente em sua região inferior, e o osso composto com maior robustez na região em que contacta o dentário. Já *S. turgidus* apresentou maior robustez no osso dentário assim como maior comprimento da região superior deste osso.

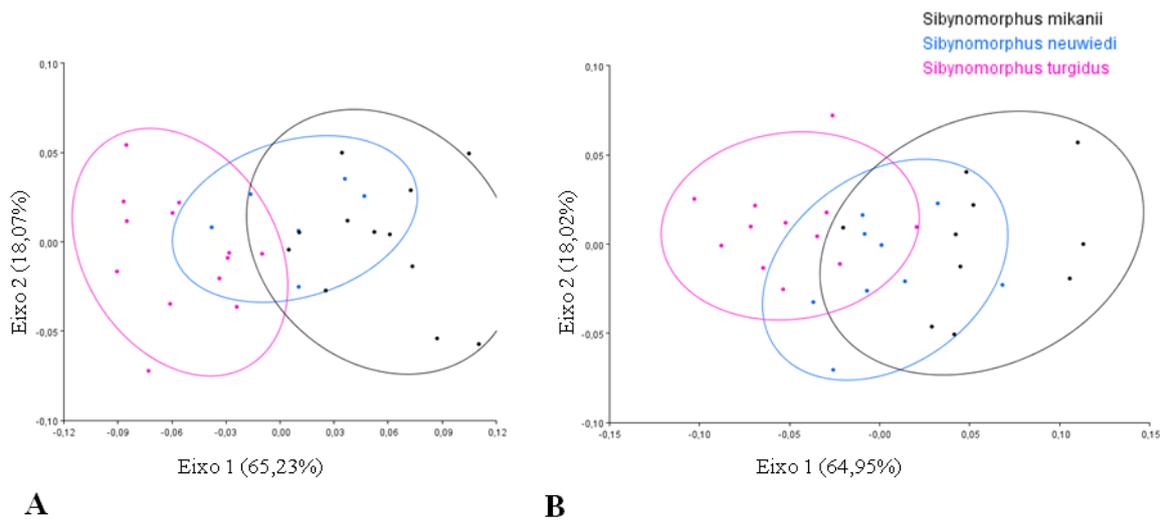


Figura 27 - Análise de componentes principais (PCA) para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista lateral da mandíbula esquerda de machos (A) e fêmeas (B) de *Sibynomorphus mikanii*, *S. newwiedi* e *S. turgidus*.

A análise de variáveis canônicas, para machos e fêmeas, indicou diferenças estatisticamente significativas entre os grupos tróficos com o primeiro eixo explicando toda a variação ($p < 0,05$). Para machos, os marcos anatômicos responsáveis pela diferenciação entre os grupos foram o 4 e o 3 no sentido positivo e o 2 e o 5 no sentido negativo, indicando que o grupo *LESMA* apresentou a região que compreende o segmento dos marcos anatômicos 3-4 maior, o que pode estar refletindo o maior comprimento da mandíbula, quando comparado à configuração de referência, enquanto isso o grupo trófico *LESMA E CARAMUJO* apresentou a região superior do dentário com maior comprimento (Figura 28A). Para fêmeas, os marcos anatômicos responsáveis pela diferenciação entre os grupos foram o 2 e o 3 no sentido positivo e o 5 e o 3 no sentido negativo, indicando que o grupo *LESMA E CARAMUJO* apresentou a mandíbula achatada e o grupo *LESMA* apresentou a região inferior do dentário com maior comprimento (Figura 28B). Apesar destas diferenças o baixo valor encontrado para a Distância de Mahalanobis para machos (2,76) e fêmeas (2,90), indica grande

semelhança morfológica entre os grupos tróficos em relação à forma da mandíbula esquerda.

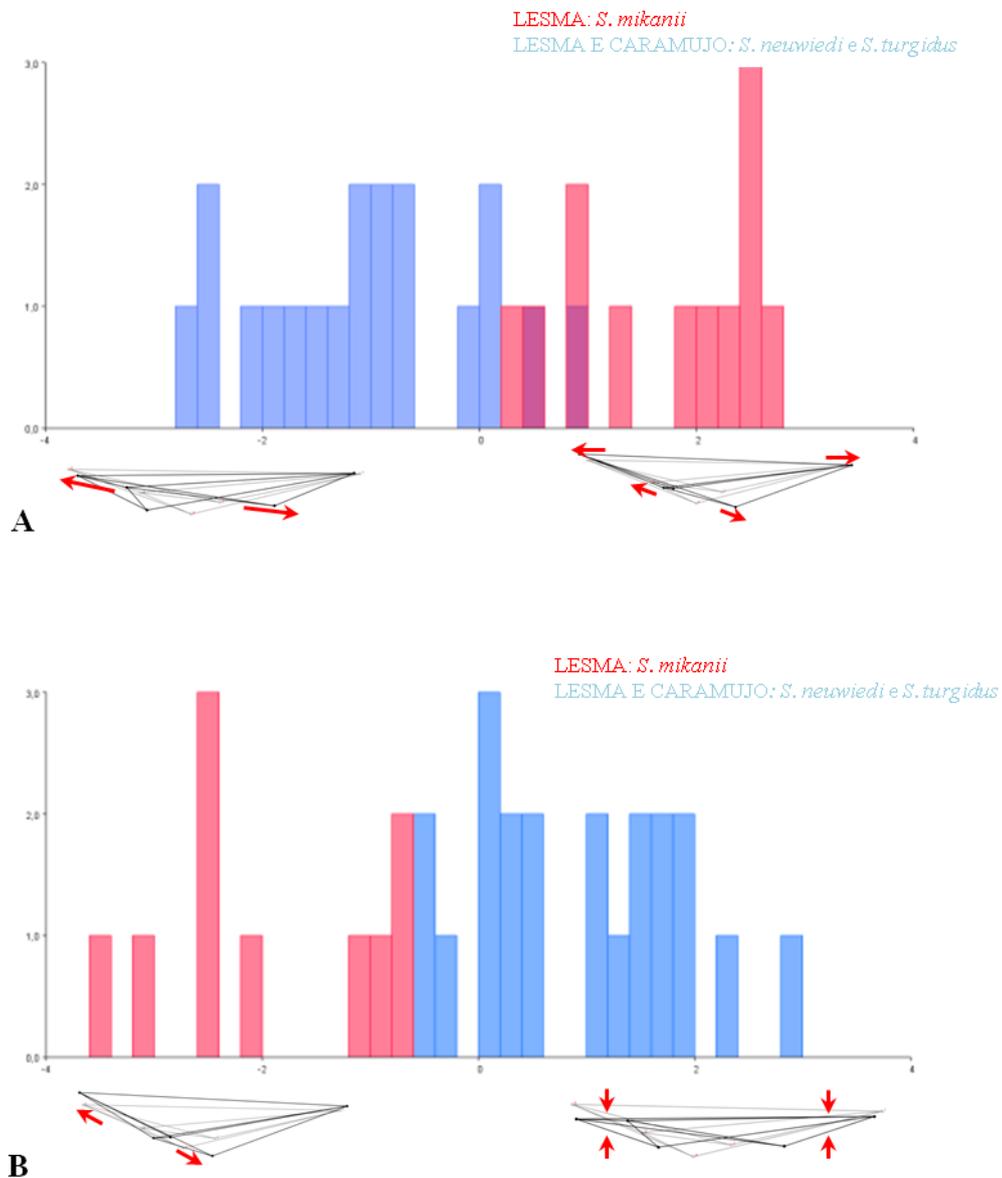


Figura 28 - Análise de variáveis canônicas realizada para as coordenadas dos marcos anatômicos da vista lateral da mandíbula esquerda de machos (A) e fêmeas (B) dos grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Sibynomorphus newwiedi* e *S. turgidus*) e *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*). Legenda: esquema em cinza da cabeça = configuração de referência; esquema em preto da cabeça = reflete a forma da cabeça dos grupos tróficos do sentido positivo e negativo do primeiro eixo; e setas vermelhas = direção da mudança dos marcos anatômicos em relação à configuração de referência.

4. DISCUSSÃO

4.1 Dimorfismo sexual

A presença de machos de *Dipsas indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *Tomodon dorsatus* com comprimentos da cabeça e crânio menores que fêmeas, provavelmente, não esteja relacionada ao comportamento sexual, considerando que não existem informações sobre combate entre machos destas espécies (Hartmann et al., 2002; Bizerra et al., 2005).

Observamos que não existe relação entre o maior comprimento da cabeça das fêmeas e o tipo de presa consumida pelos grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas indica*, *D. variegata*, *S. neuwiedi*) e *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii* e *Tomodon dorsatus*). Este resultado sugere que o dimorfismo sexual deste caráter não esteja relacionado ao tipo de presa consumida, mas, provavelmente, ao tamanho da presa, ou seja, fêmeas com cabeças maiores poderiam predar tanto lesmas quanto caramujos maiores. Assim, conforme sugeriram Shine (1991) e Forsman & Lindell (1993), as fêmeas com cabeças maiores seriam selecionadas ao longo da evolução para armazenarem maior quantidade de energia destinada à reprodução. Além do maior tamanho da cabeça, as fêmeas de muitas espécies apresentam ainda, maior comprimento corporal e maior robustez, quando comparadas aos machos, características relacionadas ao aumento da fecundidade e a maior capacidade de armazenamento de energia, respectivamente (Shine, 1991).

Estudos anteriores envolvendo biologia reprodutiva já haviam indicado que fêmeas de *Dipsas albifrons*, *D. neivai*, *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *S. ventrimaculatus* apresentam maior comprimento rostro-cloacal que os machos e que existe uma correlação entre o tamanho das ninhadas de *Dipsas albifrons* e *D. neivai* e o

tamanho das fêmeas (Hartmann et al., 2002; Alves et al., 2005). Oliveira (2001) observou uma relação direta entre o tamanho das fêmeas de *Sibynomorphus mikanii*, *S. neuwiedi* e *S. ventrimaculatus* e a massa corporal de suas presas, indicando que indivíduos maiores ingerem presas maiores. Para *Tomodon dorsatus*, Bizerra et al. (2005) indicaram também que fêmeas apresentaram maior tamanho do corpo e da cabeça quando comparadas aos machos. O maior tamanho da cabeça das fêmeas de *T. dorsatus* observado aqui sugere a ingestão de lesmas maiores e conseqüentemente, estocagem de maior quantidade de energia, quando comparado com *Sibynomorphus mikanii*.

4.2 Convergência morfológica

A análise de morfometria linear indicou que não existem convergências morfológicas entre as espécies que se alimentam apenas de lesmas (*Sibynomorphus mikanii* e *Tomodon dorsatus*), exceto para a largura do escudo frontal das fêmeas. As diferenças entre o comprimento e largura da cabeça de grupos tróficos similares, mas distantes filogeneticamente (*LESMA a: Sibynomorphus mikanii* e *LESMA b: Tomodon dorsatus*), podem indicar vantagem relacionada à ingestão de presas maiores em espécies com cabeças maiores, como observado em *T. dorsatus*. Entendemos que o comprimento e a largura da cabeça, e não a largura do escudo frontal, podem influenciar diretamente no processo alimentar destas espécies.

A análise de morfometria geométrica também indicou que não existem convergências morfológicas entre as espécies do grupo trófico *LESMA* (*S. mikanii* e *Tomodon dorsatus*). As diferenças indicaram que *S. mikanii* apresenta escudo frontal curto e alargado e olhos pequenos, enquanto que, em *T. dorsatus* o escudo frontal é longo e estreito e os olhos são maiores. A presença de escudo frontal curto pode estar

refletindo o menor comprimento da cabeça de *S. mikanii*, assim como, a presença de escudo frontal longo pode refletir o maior comprimento da cabeça de *T. dorsatus*. O maior tamanho dos olhos em *T. dorsatus* em relação ao de *S. mikanii*, corrobora as afirmações de Liu et al. (2012), indicando que colubrídeos terrestres diurnos apresentam olhos maiores que àqueles com atividade noturna. Segundo Liu et al. (2012), serpentes noturnas que apresentam olhos pequenos, como observado em *S. mikanii*, podem depender de outros mecanismos além da visão para percepção do ambiente e detecção de presas, como a quimiorrecepção, a percepção de vibrações e o mecanismo de dardejar a língua, entre outros.

Apesar das mandíbulas desempenharem importante função durante o processo de deglutição em serpentes malacófagas (Sazima, 1989; Hosoi et al., 2007), aparentemente, o número de dentes mandibulares em *S. mikanii* e *T. dorsatus* parece não ser determinante na alimentação de lesmas, considerando que não houve convergência entre estas espécies em relação a esta variável. Provavelmente, características morfológicas relacionadas aos músculos e glândulas cefálicas sejam mais relevantes durante o processo alimentar destas duas espécies, principalmente durante a apreensão e deglutição de presas (Laporta-Ferreira et al., 1986, 1988; Laporta-Ferreira & Salomão, 1991; Salomão & Laporta-Ferreira, 1994; Oliveira et al., 2008).

As substâncias secretadas pelas glândulas cefálicas desempenham uma importante função no mecanismo de alimentação em serpentes, podendo estar associadas na captura, manipulação, lubrificação e digestão da presa, além de outras funções (Taub, 1966; Kardong, 1982; Pough, 1983; Vree & Gans, 1989). Estudos envolvendo a ação das glândulas supralabial, infralabial e de Duvernoy em serpentes da tribo Dipsadini indicaram a ação tóxica destas substâncias e sua importância no mecanismo alimentar

(Laporta-Ferreira et al., 1986, 1988; Laporta-Ferreira & Salomão, 1991; Salomão & Laporta-Ferreira, 1994; Oliveira et al., 2008).

Em *Sibynomorphus neuwiedi* foi observada atividade proteolítica e toxicidade não apenas da glândula de Duvernoy, mas também das glândulas supralabiais e infralabiais (Laporta-Ferreira & Salomão, 1991). No estudo conduzido pelas autoras, extratos dessas glândulas foram injetados em caramujos gastrópodes (*Bradybaena similaris*) e em camundongos, sendo verificado uma menor sensibilidade dos camundongos. Os extratos das glândulas supralabial e infralabial causaram efeitos locais deixando os tecidos das presas mais frágeis, o que pode auxiliar na retirada das partes moles do caramujo de sua concha sem fraturá-la (Laporta-Ferreira & Salomão, 1991). Posteriormente, Salomão & Laporta-Ferreira (1994) evidenciaram que em *S. mikanii*, especialista em lesmas, as glândulas supralabial e infralabial apresentam atividade proteolítica, ocasionando fragilidade nos tecidos do molusco e que glândula de Duvernoy atua na imobilização do molusco, fatores que auxiliariam no processo digestivo da serpente.

Oliveira et al. (2008) estudando a glândula infralabial de *Dipsas indica* e *S. mikanii*, observaram sua natureza mista e predomínio de células seromucosas, conforme mencionado por Salomão & Laporta-Ferreira (1994). Todos estes estudos evidenciam que nas serpentes malacófagas da tribo Dipsadini as glândulas orais desempenham importante papel no mecanismo alimentar.

Ao contrário dos Dipsadini, Serapicos (2006) verificou que a glândula supralabial de *Tomodon dorsatus* é constituída por células mucosas e que a glândula de Duvernoy, composta por células seromucosas, apresentando fraca positividade à presença de proteínas, sugerindo que esta atuaria na imobilização da presa, facilitando o processo digestivo.

Em serpentes com a glândula de Duvernoy constituída predominantemente por células mucoserosas a subjugação das presas dá-se por constricção, enquanto que, serpentes com a glândula de Duvernoy com características seromucosas a subjugação ocorre por envenenamento, conforme já havia relato Taub (1966). De fato, a subjugação das presas por *Dipsas indica*, *Sibynomorphus newwiedi*, *S. turgidus* e de *Tomodon dorsatus* é por envenenamento e não por constricção (Melgarejo 1980; Sazima, 1989; Bizerra et al., 2005; Martins et al., 2004), embora Greene e Burghardt (1978) tenham indicado que parte do comportamento alimentar de *D. indica* deva ser considerado como constricção, apenas quando caramujos, e não lesmas, são subjulgados.

O papel desempenhado pelas glândulas orais em serpentes malacófagas (*Dipsadini* e *Tomodon dorsatus*) e a ausência de convergências morfológicas entre os grupos tróficos analisados indicaram que a função e constituição das glândulas infralabiais, supralabiais e Duvernoy estariam relacionadas diretamente ao mecanismo alimentar (apreensão, manipulação e deglutição) desses grupos.

4.3 Divergências morfológicas entre os Dipsadini

A análise de morfometria linear da cabeça indicou que não existem divergências morfológicas entre os grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Dipsas catesbyi*, *D. indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus newwiedi* e *S. turgidus*) e *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*), exceto para dois caracteres nos machos (largura da cabeça e distância entre a narina e o focinho). Machos do grupo trófico *LESMA E CARAMUJO* apresentaram cabeças mais largas que as fêmeas, embora na análise de dimorfismo sexual as fêmeas de *Dipsas indica*, *D. variegata*, *Sibynomorphus mikanii* e *S. newwiedi* é que apresentaram maior largura da cabeça em relação aos machos. A maior distância entre a

narina e o focinho dos machos no grupo *LESMA* (*S. mikanii*), pode estar refletindo o dimorfismo sexual para esta variável observado em *S. mikanii*. Apesar destas diferenças, as análises apontaram para uma discreta diferenciação morfológica entre os grupos tróficos, o que pode indicar que não existem caracteres morfológicos ou adaptações associadas diretamente ao hábito alimentar destas espécies.

As divergências morfológicas entre os grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (incluindo *Sibynomorphus ventrimaculatus*) e *LESMA* na análise geométrica, podem ser atribuídas tanto a fatores históricos quanto a fatores ecológicos. As diferenças observadas em relação ao escudo frontal e nasal nos dois grupos tróficos (em *S. mikanii* frontal largo e nasal deslocado posteriormente e nas demais espécies o frontal é curto e o nasal deslocado anteriormente) podem refletir diferenças interespecíficas, conforme observado por Franco (1994) para *S. mikanii* e *S. turgidus*. No entanto, as diferenças em relação ao tamanho dos olhos (em *S. mikanii* olhos são pequenos, enquanto que nas demais espécies são grandes) podem ser atribuídas ao tipo de ambiente utilizado e ao período de atividade destas espécies. Segundo Liu et al. (2012), olhos maiores em espécies de serpentes noturnas e arborícolas, como as espécies de *Dipsas*, podem ter sido favorecidos pela seleção natural, principalmente, em espécies que se alimentam de presas que não geram vibrações detectáveis, como moluscos. Essa estratégia alimentar facilitaria o reconhecimento da presa durante o período noturno, como acontece com as espécies malacófagas de Dipsadini.

A análise de morfometria linear e geométrica do crânio indicou que existem divergências morfocranianas entre os grupos tróficos *LESMA E CARAMUJO* (*Sibynomorphus neuwiedi* e *S. turgidus*) e *LESMA* (*Sibynomorphus mikanii*). Na análise linear, *S. mikanii* apresentou maior comprimento do crânio e do osso palatino, enquanto que *S. neuwiedi* e *S. turgidus* apresentaram maior comprimento do maxilar e dentário.

Na análise geométrica, *S. mikanii* apresentou o supraoccipital alargado, nasal projetado anteriormente, além de mudanças relacionadas a orbita (região posterior da orbita estreita e posicionada póstero-superior do crânio), enquanto que *S. neuwiedi* e *S. turgidus* apresentaram a região anterior do supraoccipital estreita e o frontal projetado anteriormente. A análise geométrica indicou que *S. mikanii* apresentou maior comprimento mandibular, maior comprimento da região inferior do dentário e maior robustez na região mediana do osso composto, enquanto que, *S. neuwiedi* e *S. turgidus* apresentaram a mandíbula achatada, maior comprimento da região superior do dentário e maior robustez na região anterior do dentário.

Segundo Cundall (1983), o crânio de alguns Colubroidea (espécies dos gêneros *Nerodia*, *Elaphe*, *Heterodon* e *Agkistrodon*) é constituído por duas unidades funcionais que atuam separadamente, uma unidade mediana (incluindo os ossos palatinos e pterigóides) responsável pela deglutição e outra lateral (mandíbulas) responsável pela captura das presas. O maior comprimento do osso palatino em *S. mikanii*, provavelmente esteja relacionado ao processo de deglutição das presas, considerando que este mecanismo é atribuído principalmente aos ossos palatino e pterigoide, que corresponderiam à unidade funcional mediana proposta por Cundall (1983). Segundo este autor, o processo de deglutição é caracterizado pela movimentação independente dos ossos da caixa craniana, desta forma, o maior comprimento do osso palatino em *S. mikanii* poderia aumentar sua eficácia durante o processo de deglutição, principalmente por alimentarem de presas viscosas, como as lesmas. Assim, o maior comprimento deste osso aumentaria a área de contato com a presa, garantindo sua ingestão. Por outro lado, o maior comprimento craniano e maior estreitamento da região posterior dos olhos em *S. mikanii*, provavelmente, conferem a espécie um crânio estreito e alongado, favorecendo a ingestão de presas alongadas (lesmas Veronicellidae, que apresentam

corpo elíptico-alongado segundo Thomé et al., 2001). O processo de deglutição em *S. mikanii* pode ser favorecido também pelo maior número de dentes pterigóides, quando comparada a *S. neuwiedi* e *S. turgidus*. Além disso, características como dentário delgado e região mediana do osso composto robusta, possivelmente, podem conferir à *S. mikanii* um melhor desempenho na captura e manipulação de lesmas, assim como o maior comprimento das mandíbulas.

O maior comprimento dos ossos maxilares e dentários, além do maior número de dentes maxilares em *S. neuwiedi* e *S. turgidus* pode estar associado, principalmente, ao processo de captura de caramujos. Em *S. neuwiedi* o maxilar é o osso que participa da fase inicial de captura de caramujos, sendo responsável pelo apoio e imobilidade da concha, enquanto que a mandíbula adentra a cavidade do molusco (Laporta-Ferreira & Salomão, 1991). Segundo Laporta-Ferreira & Salomão (1991), durante o mecanismo de alimentação de *S. neuwiedi* a serpente aguarda a saída do caramujo da concha e aproxima a cabeça da abertura da espiral da mesma e quando o caramujo encontra-se completamente distendido, a serpente o agarra e em consequência o caramujo se retrai para dentro da concha, assim, a serpente o acompanha apenas com as mandíbulas, ficando o maxilar superior apoiado sobre a concha, imobilizando o animal. Após a serpente inserir a mandíbula na concha, inicia-se uma série de mordidas com rápidos movimentos, até não haver mais nenhuma reação por parte da presa (Laporta-Ferreira & Salomão, 1991). Em *S. turgidus* o mecanismo alimentar é semelhante ao observado em *S. neuwiedi*, a serpente fica em posição de ataque, agarra o caramujo pela columela utilizando os dentes mandibulares e através de uma série de avanços e retrocessos alternados da mandíbula, extrai o molusco da concha (Melgarejo, 1980). Em *S. turgidus* também foi observado que o maxilar fica apoiado na concha do caramujo, fato que segundo Melgarejo (1980) forneceria firmeza aos movimentos mandibulares. O maior

alargamento na extremidade do maxilar em *S. neuwiedi* e *S. turgidus* observados no presente trabalho, pode conferir maior robustez para esta região que pode auxiliar também na captura e imobilização de caramujos. Como relatado por Melgarejo (1980) e Laporta-Ferreira & Salomão (1991), *S. neuwiedi* e *S. turgidus* utilizam a região superior do maxilar para se apoiar na concha do caramujo mantendo-o imóvel. Provavelmente, a maior robustez na extremidade deste osso pode garantir sua integridade e impedir que o osso se quebre em consequência da pressão exercida durante o processo de apreensão da concha. Associado ao maior comprimento do maxilar, o maior comprimento do dentário nestas duas espécies, pode garantir que a mandíbula seja inserida totalmente no interior da concha do gastrópode, como observado em *D. indica* (Sazima, 1989). Esta espécie é capaz de inserir um terço da mandíbula no interior da concha fazendo com que a mandíbula se dobre acompanhando o formato da concha e retirando as partes moles do molusco de seu interior, conforme relatado por Sazima (1989). O autor, observou que durante a extração de um caramujo, as mandíbulas de *D. indica* moviam-se em excursões semelhantes aquelas observadas durante a deglutição de lesmas, porém, o grau de deslocamento do osso composto e do quadrado foi maior na ingestão de caramujos. Portanto, esta maior movimentação da mandíbula durante a predação de caramujos em *S. neuwiedi* e *S. turgidus* pode ser auxiliada pela maior robustez da região anterior do dentário e do composto, como observamos através das análises.

Embora as mandíbulas desempenhem importante função durante a captura, deglutição e manipulação da presa em serpentes malacófagas (Sazima, 1989; Laporta-Ferreira & Salomão, 1991), acreditamos que, o número de dentes mandibulares e palatinos presente em *S. mikanii* e *S. turgidus* não esteja relacionado diretamente ao tipo específico de presa consumida (lesmas ou caramujos). Peters (1960) sugeriu que independente da espécie de dipsadíneo haverá predomínio de ingestão de lesmas em

relação a caramujos, como já observado em *S. ventrimaculatus* e *Dipsas indica* (Oliveira, 2001; Sazima 1989). Desta forma, espécies que se alimentam tanto de caramujos quanto de lesmas, mas com predomínio de lesmas, podem apresentar, como observado neste trabalho, as mesmas adaptações de espécies que se alimentam exclusivamente de lesmas. Estes resultados sugerem que as adaptações observadas nos dipsadíneos estão associadas ao hábito malacófago e não ao grupo de molusco envolvido (lesmas ou caramujos).

A ausência de diferenças em relação ao número de dentes maxilares e mandibulares em *S. mikanii* e *S. turgidus* pode estar relacionada ao hábito malacófago e não ao tipo de presa. Segundo a proposta filogenética de Grazziotin et al. (2012), estas duas espécies são irmãs e embora *S. neuwiedi* esteja em um clado distante de *S. mikanii* e *S. turgidus* ((*D. neivai* *D. variegata*) (*D. albifrons* ((*D. catesbyi* e *S. ventrimaculatus*) (*S. garmani* *S. neuwiedi*))), o maior comprimento do dentário e maxilar presentes tanto em *S. neuwiedi* quanto em *S. turgidus* poderiam indicar uma grande associação com a ecologia trófica, principalmente como o consumo de caramujos. A maior associação entre a morfologia do crânio e a alimentação pode ser observada através das Distâncias de Mahalanobis, que tiveram valores maiores para as análises cranianas, evidenciando uma maior relação entre a morfologia craniana e o hábito alimentar das espécies de *Sibynomorphus*, quando comparada à morfologia externa da cabeça.

Apesar de *S. mikanii* e *S. turgidus* não apresentarem diferenças em relação ao número de dentes mandibulares, indicando ausência de adaptações ao tipo de presa específica (lesma ou caramujo), a análise indicou que dentre as três espécies de *Sibynomorphus* analisadas, *S. turgidus* apresentou assimetria mandibular, como relatado para *Pareas iwasaki* (Hoso et al., 2007). No entanto, a média do número de dentes

mandibulares esquerdo em *S. turgidus* foi igual a 21,2 dentes e do lado direito igual a 22,5, enquanto que em *Pareas iwasakii* esta variação é bem maior (17,5 dentes do lado esquerdo e 24,9 do lado direito). Assim, apesar de *S. turgidus* ter apresentado assimetria no número de dentes mandibulares, não podemos relacionar à maior eficiência na predação de caramujos com a abertura da concha voltada para o lado direito, como observado em *Pareas iwasakii* (Hoso et al., 2007).

As pressões seletivas do meio ambiente são importantes determinantes para a fixação de caracteres adaptativos, por meio de seleção natural (Losos & Miles, 1994). Assim, as divergências morfológicas entre as espécies de Dipsadini, observadas neste estudo, podem ter sido selecionadas para fornecer melhor desempenho no processo de alimentação de lesmas e caramujos. Porém, em muitos casos a morfologia de um grupo de organismos pode ser o reflexo principalmente da ancestralidade comum compartilhada por ele, ou ainda, ser o resultado do conservadorismo do nicho, definido como a retenção de características ecológicas ao longo do tempo por determinada espécie ou clado, podendo ser ocasionado por seleção natural, interações bióticas, como a competição, ou ainda pela redução no fluxo gênico (Losos & Miles, 1994; Wiens et al., 2010).

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albuquerque MA. 2005. Estabilidade em análise de agrupamento (Cluster analysis) [dissertação]. Pernambuco: Universidade Federal Rural de Pernambuco. 64p.
- Alves FQ, Argôlo AJS, & Jim J. 2005. Biologia reprodutiva de *Dipsas neivai* Amaral e *D. catesbyi* (Sentzen) (Serpentes, Colubridae) no sudeste da Bahia, Brasil. Rev. Bras. Zool. 22 (3):573-579.
- Bailey J. 1966. Modes of evolution in new world opistoglyph snakes. Colet. trab. Inst. Butantan 53:67-72.
- Bizerra A, Marques OAV. & Sazima I. 2005. Reproduction and feeding of the colubrid snake *Tomodon dorsatus* from south-eastern Brazil. Amphib. Reptil. 26:33-38.
- Cadle JE. & Greene HW. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of neotropical snake assemblages. In: Ricklets RE & Schuller D, editor. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. Chicago: University of Chicago. p. 281-293.
- Cundall D. 1983. Activity of head muscles during feeding by snakes: a comparative study. Am. zool. 23:383-396.
- Forsman A. & Lindell LE. 1993. The advantage of a big head: swallowing performance in adders, *Vipera berus*. Funct. Ecol. 7: 183-189.
- Franco FL. 1994. O gênero *Sibynomorphus* Fitzinger, 1843 no Brasil (Colubridae: Xenodontinae, Dipsadini). [dissertação]. São Paulo: Universidade de São Paulo. 148p.
- Gallardo, J. 1972. Observaciones biológicas sobre una falsa yarará, *Tomodon ocellatus* Duméril, Bribon et Duméril. Neotrop. 18:57-63.

- Grazziotin FG, Zaher H, Murphy RW, Scrocchi G, Benavides MA, Zhang Ya-ping & Bonatto SL. 2012. Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics* 1:1–23.
- Greene HW. 1988. Antipredatory mechanisms in reptiles. In: Gans C, Huey RB, editors. *Biology of Reptilia*. New York: Alan R. Liss. p 1–152.
- Greene HW, & Burghardt GM. 1978. Behavior and phylogeny: constriction in ancient and modern snakes. *Science*. 200:74-77.
- Hampton PM. 2011. Comparison of Cranial Form and Function in Association with Diet in Natricine Snakes. *J. Morphol.* 272:1435–1443.
- Hartmann MT, Del Grande ML, Gondim MJC, Mendes MC & Marques OAV. 2002. Reproduction and activity of the snake-eating snake, *Dipsas albifrons* (Colubridae), in the southern Atlantic Forest in Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 37 (2):111-114.
- Hoso M, Asami T, & Michio H. 2007. Right-handed snakes: convergent evolution of asymmetry for functional specialization. *Biol. Lett.* 3:169-173.
- Kardong KV. 1982. The evolution of the venom apparatus in snakes from colubrids to viperids e elapids. *Colet. trab. Inst. Butantan* 46: 105-118.
- Klingenberg CP. 2010. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Resour.* 11:353-357.
- Laporta-Ferreira IL, Salomão MG, & Sawaya P. 1986. Biologia de *Sibynomorphus* (Colubridae: Dipsadinae) – Reprodução e hábitos alimentares. *Rev. Bras. Biol.* 46 (4):793-799.
- Laporta-Ferreira IL, Salomão MG, Sawaya P, & Puerto G. 1988. Mecanismo de tomada de alimento por serpentes tropicais moluscófagas (*Sibynomorphus newwiedi* e

- Sibynomorphus mikani*). Adaptações morfofisiológicas do esqueleto cefálico. Bol. Fisiol. Anim. 12: 81-88.
- Laporta-Ferreira IL, & Salomão MG. 1991. Morphology, physiology and toxicology of the oral glands of a tropical cochleophagous snake, *Sibynomorphus neuwiedi* (Colubridae—Dipsadinae). Zool. Anz. 227:198–208.
- Levene H. 1960. Robust test for equality of variance. In: Olkin, editor. Contributions to Probability and Statistics. Palo Alto: Stanford University Press. p. 278-292.
- Liu Y, Ding L, Lei J, Zhao E, & Tang Y. 2012. Eye size variation reflects habitat and daily activity patterns in colubrid snakes. J. Morphol. 1-11.
- Losos JB, & Miles DB. 1994. Adaptation, constraint, and the comparative method: phylogenetic issues and methods. In: Wainwright PC, & Reilly S. editors. Ecological morphology: integrative organismal biology. Chicago, University of Chicago. p. 60–98.
- Martins TGS, Eras IJDA, Silva ALS, Leonardo SD, Mizani NC, Silva DCQ, & Cogo JC. 2004. Comportamento alimentar e desenvolvimento da serpente *Sibynomorphus neuwiedi* (Ihering, 1910) em cativeiro. In: VIII Encontro Latino Americano de Iniciação Científica e IV Encontro Latino Americano de Pós-Graduação – Universidade do Vale do Paraíba. Disponível em: http://www.inicepg.univap.br/cd/INIC_2004/trabalhos/inic/pdf/IC2-6.pdf. [Acessado em: 20 de janeiro de 2012].
- Melgarejo AR. 1980. Comportamiento depredador de *Sibynomorphus turgidus* (COPE) (Serpentes: Dipsadinae). Resúmenes de la I Jornada de Ciencias Naturales de Montevideo 1:127-128.

- Oliveira JL. 2001. Ecologia de três espécies de dormideira, *Sibynomorphus* (Serpentes: Colubridae). [dissertação]. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Oliveira L, Jared C, Prudente ALC, Zaher H, & Antoniazzi MM. 2008. Oral glands in dipsadine “goo-eater” snakes: Morphology and histochemistry of the infralabial glands in *Atractus reticulatus*, *Dipsas indica*, and *Sibynomorphus mikanii*. *Toxicon* 51:898–913.
- Peres-Neto PR. 1999. Alguns métodos e estudos em ecomorfologia de peixes de riachos. In: Caramaschi EP, Mazzoni R, & Peres - Neto PR, editors. *Ecologia de Peixes de Riachos*. Rio de Janeiro: PPGE-UFRJ. p 209-236.
- Peters JA. 1960. The snakes of the subfamily Dipsadinae. *Miscellaneous Publications of Museum of Zoology of the University of Michigan* 114:1-224.
- Pough FH. 1983. *Behavior Energetics: The Cost of Survival in Vertebrates*. Columbus: Ohio State University Press. 300 p.
- Rohlf FJ. 2008. tpsDig, Version 2.12. Department of Ecology and Evolution, University of New York, Stony Brook.
- Scartozzoni RR. 2009. Estratégias reprodutivas e ecologia alimentar de serpentes aquáticas da tribo Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae). [tese]. São Paulo: Universidade de São Paulo. 161p.
- Shapiro SS & Wilk MB. 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52:591-611.
- Salomão MG, & Laporta-Ferreira IL. 1994. The role of secretions from the supralabial infralabial, and Duvernoy’s glands of the slug-eating snake *Sibynomorphus mikanii*

- (Colubridae: Dipsadinae) in the immobilization of molluscan prey. *J. Herpetol.* 28 (3): 369–371.
- Sawaya JR. 2004. História Natural e Ecologia das Serpentes de Cerrado da Região de Itirapina. [tese]. São Paulo: Universidade Estadual de Campinas. 159 p.
- Sazima I. 1989. Feeding behavior of the snail-eating snake *Dipsas indica*. *J. Herpetol.* 23:464-468.
- Serapicos EO & Merusse JLB. 2006. Morfologia e histoquímica das glândulas de Duvernoy e supralabial de seis espécies de colubrídeos opistoglifodontes (Serpentes, Colubridae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 43 (15):187-195.
- Shine R. 1991. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *Am. Nat.* 138 (1): 103–122.
- Taub AM. 1966. Ophidian cephalic glands. *J. Morphol.* 118:529-542.
- Thomé JW, Santos SS, & Jeske VL. 2001. Novos registros de Veronicellidae (Gastropoda, Mollusca) para Itabuna, Bahia, Brasil e sua ocorrência no conteúdo estomacal de serpentes do gênero *Dipsas* Laurenti (Colubridae). *Rev. Bras. Zool.* 18 (1): 301-303.
- Vidal N, Delmas AS, David P, Cruaud C, Couloux A, & Hedges SB. 2007. The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. *C. R. Biol.* 330:182-187.
- Vitt LJ, & Vangilder LD. 1983. Ecology of a Snake Community in Northeastern Brazil. *Amphib. Reptil.* 4: 273-296.

- Vree F, & Gans C. 1989. Functional morphology of the feeding mechanisms in lower tetrapods. In: Splechtna H, & Hilgers H, editors. Fortschritte der Zoologie. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag. p 115-127.
- Wainwright PC. & Richard BA. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environ. Biol. Fishes* 44:97–113.
- Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, Anacker BL, Buckley LB, Cornell HV, Damschen EI, Davies TJ, Grytnes JA, Harrison SP, Hawkins BA, Holt RD, McCain CM, & Stephens PR. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecol. Lett.* 13: 1310-1324.
- Zaher H, Grazziotin FG, Cadle JE, Murphy RW, Moura-Leite JC, & Bonatto SL. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia* 49 (11):115-153.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, & Fink WL. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Elsevier Academic Press, San Diego.

ANEXO 1

Material analisado

Dipsas catesbyi

Brasil: **Amazonas:** Maraã (MPEG 17868, MPEG 18022); Tefé (MPEG 18230); Uarini (MPEG 18839). **Maranhão:** Santa Luzia do Paruá (MPEG 14241, MPEG 15049). **Pará:** Almeirim (MPEG 21375); Belém (MPEG 262); Benevides (MPEG 1094, MPEG 2070, MPEG 3975, MPEG 6031); Bragança (MPEG 23073); Itaituba (MPEG 24602, MPEG 24603, MPEG 24604, MPEG 24668); Marabá (MPEG 16478, MPEG 17128, MPEG 19375); Oriximiná (MPEG 19933); Parauapebas (MPEG 23323, MPEG 23233); Santo Antônio do Tauá (MPEG 3301); São Domingos do Capim (MPEG 5751, MPEG 9384, MPEG 8079, MPEG 12790, MPEG 14265, MPEG 15511, MPEG 16332); **Sem procedência** (MPEG 12715, MPEG 16236, MPEG 20329, MPEG 20767, MPEG 23465).

Dipsas indica

Brasil: **Espírito Santo:** Linhares (MZUSP 2460); **Goiás:** Minaçu (MZUSP 16699, MZUSP 16700, MZUSP 16701). **Mato Grosso do Sul:** Rio Brillhante (MZUSP 10126). **Pará:** Belém (MPEG 24412); Melgaço (MPEG 18722); Oriximiná (MPEG 22168, MPEG 22314); Viseu (MPEG 10134). **Rondônia:** Porto Velho (MPEG 24209; MZUSP 18606, MZUSP 18607, MZUSP 19041). **São Paulo:** Cosmópolis (ZUEC-REP 2920). Mogi Guaçu (ZUEC-REP 2128); Vinhedo (ZUEC-REP 3542). **Sem procedência** (INPA 1365, INPA 21562, INPA 27853, MPEG 21111, MPEG 22848).

Dipsas variegata

Brasil: **Mato Grosso:** Cláudia (UFMT 3866, UFMT 3868); Colniza (UFMT 7165). **Pará:** Belém (MPEG 16565); Maracanã (MPEG 1597); São Domingos do Capim (MPEG 8083, MPEG 9379, MPEG 10788); Tomé-Açu (MPEG 21307, MPEG 21308); Vigia (MPEG 4611); Viseu (MPEG 6388). **Rondônia:** Alto Alegre dos Parecis (UFMT 6937); Guajará-Mirim (MPEG 19470). **Sem procedência** (MZUSP 8279, MZUSP 9248, MPEG 14783, MPEG 19265, UFMT 10133, UFMT 8495, UFMT 8473, UFMT 4075).

Sibynomorphus mikanii

Brasil: **Bahia:** Barreiras (UFBA 2126, UFBA 2131). **Distrito Federal:** Brasília (CHUNB 12508, CHUNB 13079, CHUNB 24074, CHUNB 24016, CHUNB 25631, CHUNB 29403, CHUNB 29919, CHUNB 29920, CHUNB 29921, CHUNB 29922, CHUNB 29923, CHUNB 30493). **Goiás:** Goiânia (MPEG 24947, MPEG 24948, MPEG 24950, MPEG 24952, MPEG 24953); Pirenópolis (CHUNB 25075, CHUNB 29376). **Maranhão:** Carolina (MPEG 24160, MPEG 24162, MPEG 24163); Estreito (MPEG 23129); Santa Luzia do Paruá (MPEG 21694); Urbano Santos (MPEG 20556, MPEG 20557, MPEG 21521). **Mato Grosso:** Alto Taquari (UFMT 6260); Campinópolis (UFMT 7272); Chapada dos Guimarães (UFMT 1967; UFMT 6274); Cuiabá (UFMT 2116; UFMT 5149); Tangará da Serra (UFMT 6310). **Mato Grosso do Sul:** Campo Grande (CEUCH 1503). **Minas Gerais:** Paracatu (CHUNB 26491); Unai (CHUNB 24451). **Paraná:** Apucarana (MHNCI 1239, MHNCI 1522, MHNCI 2158, MHNCI 2159, MHNCI 4633, MHNCI 4772, MHNCI 6886); Astorga (MHNCI 6359); Campo Mourão (MHNCI 759); Cianorte (MHNCI 3898); Cornélio Procópio (MHNCI 2425); Fênix (MHNCI 11190); Ibiporã (MZUEL 153, MPEG 1320); Ivaiporã (MHNCI 4761, MHNCI 9438); Londrina (MZUEL 60, MZUEL 154, MZUEL 155, MZUEL 156,

MZUEL 157, MZUEL185, MPEG 276, MZUEL 615, MZUEL 620, MZUEL 764, MHNCI 7728); Marechal Cândido Rondon (MHNCI 4773); Maringá (MHNCI 1129); Sarandi (MHNCI 3763); Telêmaco Borba (MHNCI 2980); Toledo (MHNCI 4637). **Paraíba:** Mamanguape (CHUNB 29287); **São Paulo:** Assis (MPEG 10403); Charqueada (MPEG 19232); Jundiaí (CHUNB 6136); Santana de Parnaíba (UFBA 1851); São Paulo (CHUNB 6134, CHUNB 6135); São Roque (UFMT 4330). **Tocantins:** Xambioá (MPEG 19855); Filadélfia (UFBA 2346). **Sem procedência** (MZUEL 1312, MZUEL 1490, MZUEL 1577, MZUEL 1607, MPEG 19231, MPEG 19233, UFMT 9836).

Sibynomorphus newwiedi

Brasil: **Bahia:** Cachoeira (UFBA 1790); Caetité (UFBA 2147); Catú (UFBA 545, UFBA 548, UFBA 549, UFBA 2239); Cruz das Almas (UFBA 1519); Jacobina (UFBA 902); Salvador (UFBA 759). **Minas Gerais:** Juiz de Fora (UFBA 330); **Paraná:** Antonina (MHNCI 6450, MZUEL 534); Balsa Nova (MHNCI 6376); Blumenau (MHNCI 7585); Campina Grande do Sul (MHNCI 2181, MHNCI 7253); Campo Largo (MHNCI 4759); Campo Magro (MHNCI 3861); Morretes (MHNCI 12161); Paranaguá (MHNCI 1374, MHNCI 4597); Piraquara (MHNCI 5987, MHNCI 9954); Pontal do Paraná (MZUEL 430); Quatro Barras (MHNCI 289). **Santa Catarina:** Garuva (MHNCI 12069); Itapoá (MHNCI 260). **São Paulo:** Arujá (MZUSP 12934); Bertiooga (MZUSP 15257); Eldorado (ZUEC-REP 1546); Iguapé (MPEG 19234); Ilhabela (MPEG 19237); Mogi das Cruzes (MZUSP 12833); Pariqueraçu (MZUSP 12733); São Bernardo do Campo (MZUSP 12405); Sete Barras (ZUEC-REP 1568). **Sem procedência** (MHNCI 10544, MZUSP 4174, UFBA 2380, ZUEC-REP 1395).

Sibynomorphus turgidus

Brasil: **Mato Grosso:** Araputanga (UFMT 6037); Cáceres (IB 54310, IB 54311); Cuiabá (IB 47743, UFMT 1974, UFMT 2113, UFMT 2245, UFMT 3712, UFMT 3993, UFMT 4549, UFMT 5788, UFMT 5882, UFMT 7964, UFMT 8537); Indiavaí (UFMT 2118); Jauru (UFMT 2120, UFMT 2998; UFMT 6055); Poconé (UFMT 3200); Pontes e Lacerda (IB 51988); Rosário Oeste (UFMT 8327); Santo Antônio do Leverger (UFMT 2254); Vale de São Domingos (UFMT 2121, UFMT 2122, PUC-RS 14071); Várzea Grande (UFMT 4290); Vila Bela da Santíssima Trindade (UFMT 8876). **Mato Grosso do Sul:** Aquidauana (CEUCH 1449, CEUCH 1504); Corumbá (CEUCH 277, CEUCH 314, CEUCH 347, CEUCH 533, CEUCH 534, CEUCH 581, CEUCH 733, CEUCH 774, CEUCH 937, CEUCH 1095, CEUCH 1099, CEUCH 1722, CEUCH 1836, CEUCH 1837, CEUCH 1904, CEUCH 1909, CEUCH 1947, CEUCH 1972, CEUCH 1985, CEUCH 1986, CEUCH 3559, UFMT 1401, UFMT 1406, UFMT 1409, UFMT 1411, UFMT 1413, UFMT 1414, UFMT 1421, UFMT 1426, UFMT 1436, UFMT 1438, UFMT 1440). **Rio Grande do Sul:** São Francisco de Assis (PUC-RS 18735). **Sem procedência** (UFMT 9350).

Thamnodynastes chaquensis

Brasil: **Mato Grosso:** Poconé (UFMT-R 15, UFMT-R 90, UFMT-R 284, UFMT-R 1770, UFMT-R 2206, UFMT-R 3709, UFMT-R 1790); Porto Estrela (UFMT-R 9874); Santo Antônio do Leverger (UFMT-R 1503); Vila Bela da Santíssima Trindade (UFMT-R 8879). **Mato Grosso do Sul:** Corumbá (UFMT-R 1390).

Tomodon dorsatus

Brasil: **São Paulo:** Barueri (MZUSP 12941, MZUSP 16548); Biritiba-Mirim (MZUSP 14642); Boracéia (MZUSP 4079, MZUSP 4518, MZUSP 4519, MZUSP 4520, MZUSP 4521, MZUSP 4578); Caieiras (MZUSP 16501); Cotia (MZUSP 11586, MZUSP 12088, MZUSP 16525, MZUSP 16530); Ibiúna (MZUSP 13064, MZUSP 16536); Itanhaém (MZUSP 268); Itapeçerica da Serra (MZUSP 13186); Itapevi (MZUSP 16524, MZUSP 13129); Itu (MZUSP 4179); Juquiá (MZUSP 1960); Juquitiba (MZUSP 14732, MZUSP 16490, MZUSP 16520, MZUSP 12942); Mauá (MZUSP 12344); Piracicaba (MZUSP 258); Poá (MZUSP 12150); Salesópolis (MZUSP 5068); Santana de Parnaíba (MZUSP 16499, MZUSP 16500, MZUSP 16558, MZUSP 12437); Santo André (MZUSP 18525); São Bernardo do Campo (MZUSP 14638); São Roque (MZUSP 12286). **Sem procedência** (MZUSP 3505, MZUSP 10602, MZUSP 14606, MZUSP 14639)