

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

ANÁLISE FILOGENÉTICA DE *Leptodeira* FITZINGER, 1843 E
TAXONOMIA DAS ESPÉCIES DO CLADO DO SUL DO COMPLEXO
Leptodeira annulata/septentrionalis (SERPENTES, DIPSADIDAE)

João Carlos Lopes Costa

Tese de doutorado apresentado ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Curso de Doutorado do Museu Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Zoologia.

Orientadora: Dra. Ana Lúcia da Costa Prudente

Co-orientador: Hussam Zaher

Belém-PA
2014

JOÃO CARLOS LOPES COSTA

ANÁLISE FILOGENÉTICA DE *Leptodeira* FITZINGER, 1843 E
TAXONOMIA DAS ESPÉCIES DO CLADO DO SUL DO COMPLEXO
Leptodeira annulata/septentrionalis (SERPENTES, DIPSADIDAE)

Tese de doutorado apresentado ao Programa de
Pós-graduação em Zoologia, Curso de Doutorado
do Museu Emílio Goeldi e Universidade Federal
do Pará, como requisito parcial para obtenção do
grau de Doutor em Zoologia

Orientadora: Dra. Ana Lúcia da Costa Prudente

Co-orientador: Hussam Zaher

Belém-PA

2014

*Dedico este trabalho à Elza Ferreira Costa
e José Calazans Pereira Costa,
(In memoriam)*

Agradecimentos

Peço desculpas pelos curtos agradecimentos, mas saibam que serei eternamente grato a todos que participaram, de qualquer forma, na construção dessa tese.

Agradeço a,

Minha orientadora Dr^a. Ana Lúcia da Costa Prudente, por toda ajuda, ensinamentos, conselhos, apoio e compreensão durante todo esse tempo. Ao meu co-orientador Dr. Hussam Zaher pelo apoio no desenvolvimento da tese.

A Ana Raquel Garcia Loayza Costa, minha filha, por transformar minha vida e por ser a filha mais linda do mundo. A toda minha família pelo apoio durante esses anos. A Thiare Fortes por seu companheirismo, amizade e apoio durante grande parte dessa jornada. A família Feitosa por me acolher como um membro.

A Isabela Brcko por seu companheirismo nesse período final do doutorado, obrigado pela paciência, apoio e carinho.

Aos curadores e técnicos das coleções do Brasil, em ordem alfabética: Antônio Jorge Suzart Argôlo (MZUESC), Diva Maria Borges Nojosa (UFC), Eliza Maria Xavier (UFRN), Francisco Luis Franco (IBSP), Franco L. Souza, Gustavo Graciale (UFMS) Gilda V. de Andrade (UFMA), Guarino Colli (CHUNB), Gustavo H. C. Vieira (UFPB), Helder Lúcio, Nelson Silva Júnior e Darlan Tavares Feitosa (CEPB-GO), Hussam Zaher e Carolina Castro Mello (MZUSP), Jucivaldo Lima (IEPA), Leonardo Carvalho (UFPI), Marcos Carvalho e Felipe Franco Curcio (UFMT), Miguel Trefaut Rodrigues (MTR), Moisés Barbosa (UFAC), Paulo Manzani (ZUEC), Paulo Passos (MNRJ), Rejiáne Lira (UFBA), Richard Vogt e Vinicius Tadeu de Carvalho (INPA), Selma Torquato (UFAL), Taran Grant e Gláucia Pontes (PUC-RS).

Aos curadores e técnicos das coleções Internacionais, em ordem alfabética: Christoph Kucharzewski (ZMB), Claudia Medina e Carlos Montana (IAvH), Francisco Bisbal, Javier Sánchez, Edward G. Camargo e Douglas Mora (EBRG), Hermano José Espitia (MSL), Hyran Moreno (MCNC), Jorge Valencia (FHGO), Josefa Celsa Señaris e Fernando Rojas-Runjaic (MHNLS), Jesus Cordova e Claudia Torres (MUSM), Juan Daza e Juan Pablo Hurtado (MHUA), Julio Mario Hoyos e Angelica (MUJ), Martha Calderón e Bessy (ICN), Martha Patricia Ramírez (UIS-R), Mercedes Salazar e Carmen Ferreira (MBUCV), Ned Gilmore (ANSP), Omar Torres-Cavajal e Fernando Ayala (QCAZ), Mario Yanez-Muños (DHMECN), Pablo Venegas e Lurdes (CORBIDI), Roberto Gutierrez e Roy Santa Cruz (MUSA).

Ao Dr. Marinus S. Hoogmoed (MPEG) pela concessão dos dados dos espécimes de *Leptodeira* procedentes do Suriname, além de fotos de espécimes depositados no Museu em Leiden, Naturalis (RMNH). Ao Dr. Willian Duellman pela concessão dos dados merísticos e morfométricos referentes aos espécimes de *Leptodeira*.

Aos curadores, colegas e amigos que concederam tecidos para minha análise molecular.

Aos membros da banca avaliadora, Dr. Miguel Trefaut Rodrigues, Dr. Felipe Grazziotin, Dr. Gleomar Maschio e Dr. Wolmar Wosiacki, pelas importantes sugestões e contribuições.

Aos amigos e colegas do MPEG e redondezas, por toda a ajuda, apoio, café, almoço, pão com requeijão, cervejas, etc. Adriano Maciel, Ângelo Dourado, Áurea Cronemberger, Alexandre Cordeiro, Alexandre Missassi, Ariane Silva, Christina Godinho, Darlan Tavares Feitosa, Dorotea Albuquerque, João Fabrício Sarmiento, Fernanda Silva, Geraldo Rodrigues, Gerson Moreira, Jerriane Gomes, Lincoln Carneiro e todo o povo da ornitologia, Luciana Oliveira, Lywouty Reymond, Marcélia Bastos, Marcelo Sturaro, Marcos Anaicy, Marco Antônio Ribeiro, Marina Meireles, Pedro Peloso, Paula Carolina Almeida, Reginaldo Rocha, Wanessa Martina ...

Aos amigos e colegas do MZUSP, pelos ensinamentos, paciência, apoio e cervejas, Jaqueline Battilana, Felipe Grazziotin, Fausto Erritto Barbo, Giovanna Montingelli, Juan Camillo Arredondo, Juan Pablo Hurtado, Leonardo Oliveira, Paola Sanchez, Roberta Graboski, Rodrigo Souza, Vivian Trevini, ...

Aos amigos e colegas que foram importantes nessa jornada, no Peru, Andy, Juan, Alphonso, Herdy e Cinthya. Equador, Pollito, Pablito, Valeria. Colômbia, Martha. Venezuela, Gilson, Oscar e Luiz Alejandro.

A todos que devido ao curto tempo e grande nervosismo não estão aqui, mas estarão sempre comigo.

Ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Museu Emilio Goeldi e Universidade Federal do Pará, ao CNPq e ao PROTAX, pela concessão da Bolsa e financiamento do projeto.

Resumo

Leptodeira é um gênero Neotropical de serpentes com nove espécies, dividido em quatro grupos morfológicos: *annulata* com as espécies *L. annulata* (*L. a. annulata*, *L. a. ashmeadi*, *L. a. cussiliris*, *L. a. pulchriceps*, *L. a. rhombifera*), *L. bakeri*, *L. maculata*, *L. frenata* (*L. f. frenata*, *L. f. malleisi*, *L. f. yucatanensis*), *L. uribei*; *septentrionalis* com *L. septentrionalis* (*L. s. septentrionalis*, *L. s. larcorum*, *L. s. ornata*, *L. s. polysticta*), *L. splendida* (*L. s. splendida*, *L. s. bressoni*, *L. s. ephippiata*); *nigrofasciata* com apenas a espécie *L. nigrofasciata*; e grupo *punctata* representado por *L. punctata*. Na última revisão taxonômica do gênero, várias espécies foram consideradas como subespécies, sendo caracterizadas principalmente com base no padrão de cor. No entanto, recentes análises moleculares não corroboraram o arranjo taxonômico proposto anteriormente. As duas espécies com distribuição geográfica mais ampla e maior número de subespécies, *L. annulata* e *L. septentrionalis*, não tiveram monofilia validada. Na mais recente proposta filogenética de *Leptodeira*, a monofilia do complexo *L. annulata/septentrionalis* foi obtida a partir de caracteres moleculares, sendo recuperados dois cladogramas geograficamente distintos: um clado Norte presente no sul da América do Norte e norte da América Central (*L. s. polysticta* ((*L. rubricata* - *L. a. rhombifera*) ((*L. a. cussiliris* - *L. maculata*) *L. a. cussiliris*))); e outro clado Sul-americano presente no sul da América Central e toda América do Sul ((*L. s. ornata*-*L. a. annulata*) (*L. s. ornata* (*L. bakeri* (*L. a. ashmeadi*-*L. a. annulata*)))). Neste trabalho, apresento uma hipótese filogenética para *Leptodeira* e reviso taxonomicamente o clado Sul do complexo *L. annulata/septentrionalis*, apresentando um novo arranjo taxonômico para o grupo. Desta forma, a presente tese está organizada em: Introdução Geral, onde foram apresentadas informações sobre taxonomia e sistemática de *Leptodeira*, especialmente do complexo *L. annulata/septentrionalis*; Capítulo 1 intitulado “Análise filogenética de *Leptodeira* (Serpentes, Dipsadidae)”, com o objetivo de propor uma hipótese filogenética para o gênero, com base em caracteres moleculares; e o Capítulo 2 intitulado “Taxonomia das espécies do clado Sul do complexo *L. annulata/septentrionalis* (Serpentes, Dipsadidae)”, que teve como objetivo caracterizar morfologicamente os cladogramas obtidos a partir da análise molecular e propor um novo arranjo taxonômico para o grupo.

Palavras-chave: Revisão taxonômica, Serpentes Neotropicais, Imantodini.

Abstract

Leptodeira is a Neotropical genus of snakes with nine species, divided in four morphological groups: *annulata* with the species *L. annulata* (*L. a. annulata*, *L. a. ashmeadi*, *L. a. cussiliris*, *L. a. pulchriceps*, *L. a. rhombifera*), *L. bakeri*, *L. maculata*, *L. frenata* (*L. f. frenata*, *L. f. malleisi*, *L. f. yucatanensis*), *L. uribei*; *septentrionalis* with *L. septentrionalis* (*L. s. septentrionalis*, *L. s. larcorum*, *L. s. ornata*, *L. s. polysticta*), *L. splendida* (*L. s. splendida*, *L. s. bressoni*, *L. s. ehippiata*); *nigrofasciata* only with *L. nigrofasciata*; and the *punctata* group represented by *L. punctata*. In the last taxonomic review of the genus, many species were considered as subspecies, being characterized primarily based on pattern of color. However, recent molecular analyses did not corroborate the taxonomic arrangement previously proposed. The two species with larger geographic distribution and more number of subspecies, *L. annulata* and *L. septentrionalis*, did not have their monophyly validated. In the more recent phylogenetic proposal of *Leptodeira*, the monophyly of the *L. annulata/septentrionalis* complex was obtained from molecular characters, being recovered two clades geographically distinct: a North clade, in the south of North America and north of Central America (*L. s. polysticta* ((*L. rubricata* - *L. a. rhombifera*) ((*L. a. cussiliris* - *L. maculata*) *L. a. cussiliris*))); and a South clade in south of Central America and entire South America ((*L. s. ornata*-*L. a. annulata*) (*L. s. ornata* (*L. bakeri* (*L. a. ashmeadi*-*L. a. annulata*)))). In this work I present a phylogenetic hypothesis for *Leptodeira* and I review taxonomically the clade South of the *L. annulata/septentrionalis* complex, presenting a new taxonomic arrangement for the group. Thus, the present thesis is organized in: General Introduction, where were presented the information about taxonomy and systematics of *Leptodeira*, specially of the *annulata/septentrionalis* complex; Chapter 1 entitled “Phylogenetic analysis of *Leptodeira* (Serpentes, Dipsadidae)”, with the aim of proposing a phylogenetic hypothesis for the genus, based in molecular characters; and the Chapter 2 entitled “Taxonomy of the species of the South clade of the *L. annulata/septentrionalis* complex (Serpentes, Dipsadidae)”, which have the objective of characterize morphologically the clades obtained from the molecular analysis and of propose a new taxonomic arrangement for the group.

Key words: Taxonomic review, Neotropical snakes, Imantodini.

Lista de Figuras

INTRODUÇÃO GERAL

- Figura 1. Hipóteses filogenéticas para Leptodeirini. A) Relação filogenética dos “Xenodontines da América Central” proposta por Cadle (1984b) utilizando dados de imunologia. B) Hipótese filogenética para Leptodeirini proposta por Dowling & Jenner (1987), utilizando caracteres morfológicos e imunológicos.23
- Figura 2. Hipóteses filogenéticas para Dipsadinae e relações entre os Leptodeirini. A) Cladograma de Fernandes (1995). B) Cladograma de Mulcahy (2007).24
- Figura 3. Mapa de distribuição das espécies e subespécies de *Leptodeira*, apresentado por Daza *et al.* (2009).28
- Figura 4. Hipóteses filogenéticas para as espécies e subespécies de *Leptodeira*, segundo A) Duellman (1958) (*= atualmente alocada em *Pseudoleptodeira*, *L. latifasciata*) e B) Mulcahy (2007).28
- Figura 5. Hipótese filogenética de *Leptodeira* (modificado de Daza *et al.*, 2009). Círculos cinza representam os nós com >95% de suportes obtidos na análise Bayesiana (probabilidade a posteriori) e Máxima Verossimilhança (valores de bootstrap). Número a cima dos nós são probabilidades a *posteriore* e os números em baixo são os valores de bootstrap.29
- Figura 6. Hipótese filogenética do complexo *L. annulata/septentrionalis* (modificado de Daza *et al.*, 2009). Círculos cinza representam os nós com >95% de suportes obtidos na análise Bayesiana (probabilidade a posteriori) e Máxima Verossimilhança (valores de bootstrap). Número a cima dos nós são probabilidades a posteriori e os números em baixo são os valores de bootstrap.30

CAPÍTULO 1

- Figura 1. Comparação das principais diferenças entre as topologias obtidas na Análise de Máxima Verossimilhança (MV) e Inferência Bayesiana (IB). Os nós brancos destacam a tribo Imantodini, nós cinzas destacam as diferenças nas relações obtidas nas duas análises. Número acima dos nós em MV são os valores de bootstraps e em IB as probabilidades a *posteriore*.55

| | |
|---|----|
| Figura 2. Relação filogenética das espécies de <i>Imantodes</i> obtida da Análise de Máxima Verossimilhança utilizando os dados concatenados (3.311 pb) dos genes mitocondriais (COX I, <i>cyt-b</i> , ND4) e nucleares (DNAH3 e NT3). Número acima dos nós são valores os bootstraps e embaixo a probabilidade a <i>posteriore</i> | 56 |
| Figura 3. Relação filogenética das espécies de <i>Leptodeira</i> obtida da Análise de Máxima Verossimilhança utilizando os dados concatenados (3.311 pb) dos genes mitocondriais (COX I, <i>cytb</i> , ND4) e nucleares (DNAH3 e NT3) e os grupos ao qual pertencem. Número acima dos nós são os valores de bootstrap, embaixo a probabilidade a <i>posteriore</i> . “/” o clado não foi recuperado na topologia. Apenas os valores dos principais nós foram referidos. | 59 |
| Figura 4. Relação filogenética das espécies de <i>Leptodeira</i> obtida da Análise de Máxima Verossimilhança utilizando os dados concatenados (3.311 pb) dos genes mitocondriais (COX I, <i>cytb</i> , ND4) e nucleares (DNAH3 e NT3) e os grupos ao qual pertencem. Número acima dos nós são os valores de bootstrap, embaixo a probabilidade a <i>posteriore</i> . “/” o clado não foi recuperado na topologia. Apenas os valores dos principais nós foram referidos. | 60 |
| Figura 5. Relação filogenética das espécies de <i>Leptodeira</i> obtida da Análise de Máxima Verossimilhança utilizando os dados concatenados (3.311 pb) dos genes mitocondriais (COX I, <i>cytb</i> , ND4) e nucleares (DNAH3 e NT3) e os grupos ao qual pertencem. Número acima dos nós são os valores de bootstrap, embaixo a probabilidade a <i>posteriore</i> . “/” o clado não foi recuperado na topologia. Apenas os valores dos principais nós foram referidos.* espécimes de Mata Atlântica ou Brejos de Altitude, # espécimes de regiões de Ecótono. Apenas os valores dos principais nós foram referidos. | 61 |
| Figura 5. Continuação. | 62 |
| Figura 5. Continuação. | 63 |

CAPÍTULO 2

Figura 1: Gráfico da primeira e segunda função discriminante da análise do conjunto 1 para caracteres merísticos do clado do sul do complexo *Leptodeira annulata/septentrionalis* (composto por *Leptodeira annulata annulata* de ambientes florestais da Amazônia, Mata Atlântica, de Brejos de Altitude e áreas ecotonais (*annulata* 1), *L. annulata annulata* do

- oeste da Amazônia (*annulata* 2), *L. annulata pulchriceps* (*pulchriceps*) e *L. annulata* de áreas abertas (= *annulata* A). A – Machos; B – Fêmeas. 83
- Figura 2. Gráfico da primeira e segunda função discriminante da análise do conjunto 2 (formado por *L. annulata ashmeadi* (*ashmeadi*), *L. bakeri* (*bakeri*), *L. septentrionalis larcorum* (*larcorum*), *L. septentrionalis ornata* do Equador e região do Chocó (*ornata* 1) e *L. s. ornata* da região central da Colômbia (*ornata* 2) para caracteres merísticos do clado do sul do Complexo *L. annulata/septentrionalis*. A – Machos; B – Fêmeas..... 85
- Figura 3: Síntipo de *Coluber annulatus* Linnaeus, 1758 (Nº 9, atualmente NRM 69). Fotos: Anders Silfvergrip. Swedish Museum of Natural History. Foto sem escala. 89
- Figura 4: Variação do padrão de desenho dorsal da cabeça de *Leptodeira annulata*. A– Espécime procedente de São João do Caru, Maranhão, Brasil (MPEG 24999); B– Espécime procedente de Marabá, Pará, Brasil (MPEG 24486); C– Espécime procedente de Chaves, Pará, Brasil (MPEG 18865). Escala 10 mm. 92
- Figura 5: Variação do padrão de desenho dorsal do corpo de *Leptodeira annulata*. A–Padrão dorsal de manchas formando zig-zag (CEPEB 997; CRC= 522 mm); B–Padrão dorsal de manchas formando uma linha vertebral escura (CEPEB 999; CRC= 505mm)..... 93
- Figura 6: Padrão geral de coloração de *Leptodeira annulata*, em vida. A– Espécime adulto procedente de Marabá, Pará, Brasil; B– Espécime adulto procedente do Município de Apiacás, no estado do Mato Grosso, Brasil; C– Espécime jovem procedentes do Município de Paranaitá, estado do Mato Grosso, Brasil; D– Espécime jovem procedente do Município de Marabá, Pará, Brasil. Fotos: A e D de Pedro Peloso, C e D de Dráusio Morais. 94
- Figura 7: Hemipênis esquerdo de *Leptodeira annulata*, procedente da Floresta Nacional de Caixuanã, Município de Melgaço, Pará, Brasil (MPEG 20016). A–Face sulcada; B–Face não sulcada; C e D–Vistas laterais. Escala 5 mm. 96
- Figura 8: Distribuição geográfica de *Leptodeira annulata*. Triângulos pretos= material analisado; Triângulos brancos= dados de literatura..... 97
- Figura 9: Padrão geral de desenho e coloração *Leptodeira approximans*, procedente de Lago Agrio, Sucumbíos, Equador (DHMECN 7829). A – Vista dorsal do corpo; B – Vista lateral do corpo; C – Vista dorsal da cabeça; D – Vista lateral da cabeça. CRC= 499mm; CCab= 18,7mm. 104

- Figura 10: Variação do padrão de desenho dorsal da cabeça de *Leptodeira approximans*. A – Procedente de La Convención, Cusco, Peru (MUSA 1047; CCab= 18,7mm); B – Procedente de Arajuno, Pastaza, Equador (DHMECN 169; CCab= 18,8mm); C – Carabaya, Puno, Peru (CORBIDI 13187; CCab= 25,4mm); D – Rioja, San Martín, Peru (CORBIDI 3058; CCab= 16,0mm)..... 105
- Figura 11: Variação do padrão de desenho dorsal do corpo de *Leptodeira approximans*. A – Procedente de Andoas, Loreto, Peru (CORBIDI 1524; CRC= 304mm); B – Procedente de Tambopata, Madre de Deus, Peru (MUSA ILA 286; CRC= 546mm); C – Procedente de La Convención, Cusco, Peru (CORBIDI 8349, CRC= 656mm). 106
- Figura 12: Padrão geral de coloração de *Leptodeira approximans*, em vida. A-D– Espécimes provenientes de La Convencion, Cusco, Peru, adultos com melanismo (A-B) e padrão em zig-zag (C) e espécime juvenil indicando a faixa occipital branca (D). Fotos: A–C, Juan Cusi; D–Alphonso Guzman. 107
- Figura 13: Hemipênis direito de *Leptodeira approximans*, procedente da Dureno, Santa Elena, Município de Lago Agrio, Sucumbios, Equador (QCAZ 7829). A - Face sulcada; B - Face não sulcada; C e D - Vistas laterais. Escala 5 mm. 109
- Figura 14: Distribuição geográfica de *Leptodeira approximans*. Triângulos pretos= material analisado; Triângulos brancos= dados de literatura; Estrela= localidade-tipo. 110
- Figura 15: Lectótipo de *Coluber ashmeadi* Hallowell, 1845 (ANSP 10093). A – Vista dorsal do corpo; B – Vista ventral do corpo; C – Vista dorsal da cabeça; D – Vista lateral da cabeça; E – Vista ventral da cabeça; F – Padrão de desenho dorsal do corpo; G – Padrão de desenho lateral do corpo. Fotos: Darlan Tavares Feitosa. CRC= 383mm, CCab= 15,6 mm. 114
- Figura 16: Padrão desenho dorsal da cabeça de *Leptodeira ashmeadi*. A– Espécime procedente de Guarico, Venezuela (MBUCV 91; CCab= 17,6mm); B– Espécime procedente de Aragua, Venezuela (MBUCV 8228; CCab= 16,3mm); C– Espécime procedente de Bolivar, Venezuela (MBUCV 7207; CCab= 19,4mm); D– Espécime procedente de Monagas, Venezuela (MHNLS 1830; CCab= 16,0mm). 117
- Figura 17: Padrão desenho dorsal do corpo de *Leptodeira ashmeadi*. A – Espécime procedente de Aragua, Venezuela (EBRG 252; CRC= 512mm); B – Espécime procedente de Aragua, Venezuela (EBRG 495; CRC= 522mm); C–Espécime procedente de Meta,

| | |
|---|-----|
| Colombia (ICN 11216; CRC= 536mm); D–Espécime procedente de Miranda, Venezuela (MBUCV 8200; CRC= 801mm)..... | 118 |
| Figura 18: Padrão geral de coloração de <i>Leptodeira ashmeadi</i> , em vida. A – Espécime procedente de Puerto Carreño, Vichada, Colômbia; B – Espécime procedente de Puerto Carreño, Vichada, Colômbia; Fotos: A e B, Juan Pablo Hurtado. | 119 |
| Figura 19: Hemipênis direito de <i>Leptodeira ashmeadi</i> , procedente da Finca El Ceibal, Município de Luruaco, Atlático, Colômbia (ICN 11224). A–Face sulcada; B–Face não sulcada; C e D–Vistas laterais. Escala 5 mm. | 121 |
| Figura 20: Distribuição geográfica de <i>Leptodeira ashmeadi</i> . Triângulos pretos= material analisado; e estrela= localidade-tipo..... | 122 |
| Figura 21: Holótipo de <i>Tarbophis dipsadomorphoides</i> Ahl, 1925 (ZMB 28776). A– Vista dorsal do corpo; B– Vista ventral do corpo. Fotos: Christoph Kucharzewski. Escala equivale a 50 mm. | 124 |
| Figura 22: Holótipo de <i>Leptodeira bakeri</i> Ruthven, 1936 (UMMZ 57130). A– Vista ventral do corpo; B– Vista dorsal do corpo; C– Vista dorsal da cabeça; D– Vista lateral da cabeça. Fotos: University of Michigan Museum of Zoology, Amphibian and Reptile Type Specimens. Escala em A e B 30 mm, C e D sem escala. | 127 |
| Figura 23: Variação do padrão de desenho dorsal da cabeça de <i>Leptodeira bakeri</i> . A – Procedente da Península de Paraguaná, Falcón, Venezuela (EBRG 2299; CCab= 18,1 mm); B – Procedente da Península de Paraguaná, Falcón, Venezuela (EBRG 1731; CCab= 16,1mm); C – Procedente de Zulia, Venezuela (EBRG 3382; CCab= 17,8mm). | 130 |
| Figura 24: Variação do padrão de desenho dorsal do corpo de <i>Leptodeira bakeri</i> . A – Procedente da Península de Paraguaná, Falcón, Venezuela (EBRG 1731; CRC= 337mm); B – Procedente de Zulia, Venezuela (EBRG 3382; CRC= 370mm); C – Procedente da Península de Paraguaná, Falcón, Venezuela (EBRG 2299; CRC= 397mm). | 131 |
| Figura 25: Distribuição geográfica de <i>Leptodeira bakeri</i> . Triângulos pretos= material analisado; e estrela= localidade-tipo..... | 132 |
| Figura 26: Holótipo de <i>Leptodeira larcorum</i> Schmidt & Walker 1943 (FMNH 34302). A– Vista dorsal do corpo; B– Vista lateral do corpo; C– Vista dorsal da cabeça; D– Vista lateral da cabeça; E– Vista ventral da cabeça. Fotos: Joe Martinez. A e B escala igual a 40 mm; C, D e E escala igual a 10 mm. | 135 |

- Figura 27: Variação do padrão desenho da região dorsal da cabeça de *Leptodeira larcorum*. A – Espécime procedente do Peru (CORBIDI 4281; CCab= 20,7mm); B – Espécime procedente de Tumbes, Peru (CORBIDI 7986; CCab= 24,5mm); C - Espécime procedente de Tumbes, Peru (CORBIDI 7982; CCab= 20,6mm); D – Espécime procedente de Morropon, Piúra, Peru (CORBIDI 4252; CCab= 12,0mm); E - Espécime procedente do Peru (MUSA 2983; CCab= 18,1mm); F – Espécime procedente de Celendin, Cajamarca, Peru (CORBIDI 9818; CCab= 2,5mm)..... 139
- Figura 28: Variação do padrão desenho da região dorsal do corpo de *Leptodeira larcorum*. A– Espécime procedente de Tumbes, Peru (CORBIDI 7982; CRC= 513mm); B - Espécime procedente de Morropon, Piúra, Peru (CORBIDI 4253; CRC= 533mm); C - Espécime procedente de Pataz, La Libertad, Peru (CORBIDI 7665; CRC= 262mm). 140
- Figura 29: Padrão geral de desenho de *Leptodeira larcorum*, em vida. A e B - Espécime procedente de Valle del Marañón, Peru. Fotos: Juan Cusi 141
- Figura 30: Hemipênis direito de *Leptodeira larcorum*, espécime procedente de El Mango, Cerromasvalle, Departamento de Guayas, Equador (QCAZ 8779). A–Face sulcada; B– Face não sulcada; C e D–Vistas laterais. Escala 5 mm. 142
- Figura 31: Distribuição geográfica de *Leptodeira larcorum*. Triângulos pretos= material analisado; Triângulos brancos= dados de literatura; Estrela vermelha= localidade do holótipo; Círculo vermelho= localidades dos parátipos. 143
- Figura 32: Síntipo de *Leptodeira ornata* (MNHN 6201). A – Vista dorsal do corpo; B – Vista ventral do corpo; C – Vista dorsal da cabeça; D – Vista lateral da cabeça; E – Vista ventral da cabeça; F- Padrão de desenho lateral do corpo. Fotos: Ivan INech. CRC= 232mm. 147
- Figura 33: Síntipo de *Leptodeira ornata* (MNHN 1994.1356). A – Vista dorsal do corpo; B – Vista ventral do corpo; C – Vista dorsal da cabeça; D – Vista da cabeça; E – Padrão de desenho lateral do corpo. Fotos: Ivan INech. CRC= 153 mm..... 149
- Figura 34: Padrão desenho de dorsal da cabeça de de *Leptodeira ornata*. A – Espécime procedente de Bete, Chcoco, Colômbia (MUD-H 4136; CCab= 16,9mm); B – Espécime procedente de Frontino, Antioquia (ICN 10052; CCab= 18,9mm); C – Espécime procedente de Los Ríos, Equador (QCAZ 8431; CCab= 18,7mm); D – Espécime procedente de Bahia Solano, Chocó, Colômbia (MHUA-R 14097; CCab= 22,3mm). 152

- Figura 35: Padrão desenho de dorsal do corpo de *Leptodeira ornata*. A – Espécime procedente de Manabí, Equador (QCAZ 1638; CRC= 413mm); B – Espécime procedente de Los Ríos, Equador (QCAZ 8431; CRC= 445mm); C – Espécime procedente de Manabí, Equador (QCAZ 10763; CRC= 336mm); 153
- Figura 36: Hemipênis direito de *Leptodeira ornata*, procedente de Colon. Eloy Agua Sucia, município Eloy Alfaro, Departamento de Esmeralda, Equador (DHMECN 7561). A – Face sulcada; B – Face não sulcada; C e D – Vistas laterais. Escala 5mm. 155
- Figura 37: Distribuição geográfica de *Leptodeira ornata*. Triângulos pretos= material analisado; Triângulos brancos= dados de literatura; Estrela= localidade-tipo. 156
- Figura 38: Holótipo de *Leptodeira annulata pulchriceps* Duellman, 1958 (MZUSP 2578). Fotos: Juan Pablo Hurtado. Escala A e B 20 mm; C, D e E 10 mm. 161
- Figura 39: Variação do padrão de desenho da região dorsal da cabeça de *Leptodeira pulchriceps*. A–Espécime procedente de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 103; CCab= 21,4mm); B– Espécime procedente de Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1636; Sem escala); C–Espécime procedente de Aquidauana, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1394; CCab= 23,5mm); D–Espécime procedente de Anastácio, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1563; CCab= 14,3mm); E–Espécime procedente de Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1912; CCab= 28,3mm); F–Espécime procedente de Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1037; CCab= 11,6mm). 165
- Figura 40: Variação do padrão de desenho da região dorsal do corpo de *Leptodeira pulchriceps*. A–Espécime procedente de Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1912; CRC= 689mm); B–Espécime procedente de Anastácio, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1563; CRC= 299mm); C–Espécime procedente de Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1037; CRC= 185mm). 166
- Figura 41: Padrão geral de desenho de *Leptodeira pulchriceps*, em vida. A –Espécime procedente de Nhecolândia, Corumbá, Mato Grosso do Sul; B – Espécime procedente de Nhumirim, Corumbá, Mato Grosso do Sul; C - Espécime procedente de Nhumirim, Corumbá, Mato Grosso do Sul; D - Nhumirim, Corumbá, Mato Grosso do Sul. Fotos: A, Francisco Severo Neto; B e D, Robson Ávila; C Drausio Honorio Moraes. 167

- Figura 42: Hemipênis esquerdo de *Leptodeira pulchriceps*, procedente da Estância Caiman, município de Miranda, Mato Grosso do Sul, Brasil (MZUSP 9558). A–Face sulcada; B–Face não sulcada; C e D–Vistas laterais. Escala 5 mm. 169
- Figura 43: Distribuição geográfica de *Leptodeira pulchriceps*. Triângulos pretos= material analisado; Triângulos brancos= dados de literatura; Estrela vermelha= localidade do holótipo. 170
- Figura 44: Holótipo de *Leptodeira* sp. n. 1 (ICN 10879). A – Vista dorsal do corpo; B – Vista ventral do corpo; C – Vista dorsal da cabeça; D – Vista lateral da cabeça; E – Vista ventral do corpo; F – Padrão de desenho dorsal do corpo; G – Padrão de desenho lateral do corpo. CRC= 500mm, CCab= 18,4mm. 174
- Figura 45: Variação do padrão de desenho dorsal da cabeça de *Leptodeira* sp 1. A-Espécime procedente de Cocorna, Antioquia, Colômbia (MHUA-R 14495; CCab= 13,5mm); B-Espécime procedente de Sonson, Antioquia, Colômbia (MHUA-R 14403; CCab= 18,3mm); C- Espécime procedente de Sonson, Antioquia, Colômbia (MHUA-R 14419; CCab= 23,3mm); D- Espécime procedente de Maceo, Antioquia, Colômbia (MHUA-R 14423; CCab= 22,4mm); E-Espécime procedente de Antioquia, Colômbia (MHUA-R 14493). 176
- Figura 46: Variação do padrão de desenho dorsal do corpo de *Leptodeira* sp. n. 1. A-Espécime procedente de Sonson, Antioquia, Colômbia (MHUA-R 14419; CRC= 591mm); B-Espécime procedente de Caucasia, Antioquia, Colômbia (MHUA-R 14449; CRC= 522mm). 177
- Figura 47: Padrão geral de coloração *Leptodeira* sp. n. 1, em viada. A – Espécime procedente de Sonson, Antioquia, Colômbia; B - Espécime procedente de Sonson, Antioquia, Colômbia; C – Espécime procedente de San Luis, Antioquia, Colômbia. Fotos: A e B, Juan Camilo Arredondo; C, Juan Pablo Hurtado. 177
- Figura 48: Hemipênis esquerdo de *Leptodeira* sp. n. 1, localidade de La Miel II, município de Samaná, departamento de Caldas, Colômbia1 (ICN 10879). A–Face sulcada; B–Face não sulcada; C e D–Vistas laterais. Escala 5 mm. 179
- Figura 49: Distribuição geográfica de *Leptodeira* sp. n. 1. Triângulos pretos= material analisado; Estrela= localidade-tipo. 181

- Figura 50: Holótipo de *Leptodeira* sp. n. 2 (CHUFPB 447). A – Vista dorsal do corpo; B – Vista ventral do corpo; C – Vista dorsal da cabeça; D – Vista lateral da cabeça; E – Padrão de desenho lateral do corpo. CRC= 571mm; CCab= 22,5mm. 184
- Figura 51: Variação do padrão de desenho dorsal da cabeça de *Leptodeira* sp 2. A-Espécime Sem procedência (UFRN 2931); B-Espécime procedente de Cabaceiras, Paraíba, Brasil (CHUFPB 447; CCab= 22,5mm); C-Espécime procedente de Ubajara, Ceará, Brasil (CHUFC 2723; CCab= 14,7mm); D- Espécime procedente de Cabaceiras, Paraíba, Brasil (CHUFPB 446; CCab= 18,6mm); E-Espécime procedente de Cabaceiras, Paraíba, Brasil (CHUFPB 584; CCab= 24,8mm); F-Espécime procedente de Pacatuba, Ceará, Brasil (CHUFC 2227; CCab= 19,2mm)..... 187
- Figura 52: Variação do padrão de desenho dorsal do corpo de *Leptodeira* sp 2. A– Espécime procedente de Canindé do São Francisco, Sergipe, Brasil (UFAL 11772; CRC= 463mm); B– Espécime procedente de Piaçabuçu, Alagoas, Brasil (UFAL 308; CRC= 371mm); C– Espécime procedente de UHE Xingó, entre os estados de Alagoas e Sergipe, Brasil (UFAL 1333; CRC= 458mm). Escala 10 mm. 188
- Figura 53: Padrão geral de coloração de *Leptodeira* sp. n. 2, em vida. A – Espécime procedente de Fazenda Almas, Paraíba, Brasil; B – Espécime procedente de Rio Claro, São Paulo, Brasil; C – Espécime procedente de Primavera do Leste, Mato Grosso, Brasil; D – Espécime procedente de Jeremoabo, Bahia, Brasil. Fotos: A, Giovanna Montingelli; B e C, Drausio Honorio Morais; D, Igor Andrade..... 189
- Figura 54: Hemipênis esquerdo de *Leptodeira* sp. n. 2, localidade Castelo, município de Campo Maior, Piauí, Brasil (MPEG 22781). A–Face sulcada; B–Face não sulcada; C e D–Vistas laterais. Escala 5 mm. 192
- Figura 55: Distribuição geográfica de *Leptodeira* sp. n. 2. Triângulos pretos= material analisado; Estrela= localidade-tipo..... 193

INTRODUÇÃO GERAL

| | |
|---|----|
| Tabela 1. Lista dos nomes genéricos utilizados para as espécies de <i>Leptodeira</i> , os respectivos autores e as espécies descritas. | 34 |
|---|----|

CAPÍTULO 2

| | |
|---|----|
| Tabela 1. Matriz de classificação da análise de discriminante dos machos do conjunto 1 composto por <i>Leptodeira annulata annulata</i> de ambientes florestais da Amazônia, Mata Atlântica, de Brejos de Altitude e áreas ecotonais (<i>annulata</i> 1), <i>L. annulata annulata</i> do oeste da Amazônia (<i>annulata</i> 2), <i>L. annulata pulchriceps (pulchriceps)</i> e <i>L. annulata</i> de áreas abertas (= <i>annulata</i> A)..... | 84 |
|---|----|

| | |
|--|----|
| Tabela 2. Matriz de classificação da análise de discriminante das fêmeas do conjunto 1, composto por <i>Leptodeira annulata annulata</i> de ambientes florestais da Amazônia, Mata Atlântica, de Brejos de Altitude e áreas ecotonais (<i>annulata</i> 1), <i>L. annulata annulata</i> do oeste da Amazônia (<i>annulata</i> 2), <i>L. annulata pulchriceps (pulchriceps)</i> e <i>L. annulata</i> de áreas abertas (= <i>annulata</i> A)..... | 84 |
|--|----|

| | |
|---|----|
| Tabela 3. Matriz de classificação da análise de discriminante dos machos do conjunto 2, formado por <i>L. annulata ashmeadi (ashmeadi)</i> , <i>L. bakeri (bakeri)</i> , <i>L. septentrionalis larcorum (larcorum)</i> , <i>L. septentrionalis ornata</i> do Equador e região do Chocó (<i>ornata</i> 1) e <i>L. s. ornata</i> da região central da Colômbia (<i>ornata</i> 2)..... | 86 |
|---|----|

| | |
|--|----|
| Tabela 4. Matrix de classificação da análise de discriminante das fêmeas do conjunto 2 formado por <i>L. annulata ashmeadi (ashmeadi)</i> , <i>L. bakeri (bakeri)</i> , <i>L. septentrionalis larcorum (larcorum)</i> , <i>L. septentrionalis ornata</i> do Equador e região do Chocó (<i>ornata</i> 1) e <i>L. s. ornata</i> da região central da Colômbia (<i>ornata</i> 2)..... | 86 |
|--|----|

| | |
|---|-----|
| Tabela 5: Variação morfológica de caracteres com dimorfismo sexual registrada na Argentina por Giraudo (2002). Valores apresentados são: Média ± Desvio-Padrão (Valor mínimo–Valor máximo)..... | 163 |
|---|-----|

Sumário

| | |
|--|-----|
| INTRODUÇÃO GERAL | 20 |
| Histórico taxonômico de <i>Leptodeira</i> | 31 |
| Histórico taxonômico das espécies do clado do Sul do complexo..... | 35 |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 39 |
| CAPÍTULO 1. Análise filogenética de <i>Leptodeira</i> Fitzinger 1843 (Serpentes, Dipsadidae) | 48 |
| Resumo..... | 48 |
| Introdução..... | 49 |
| Material e Métodos..... | 52 |
| Resultados | 54 |
| Discussão..... | 64 |
| Referências bibliográficas | 70 |
| CAPÍTULO 2. Taxonomia das espécies do clado do Sul do complexo <i>Leptodeira annulata/septentrionalis</i> (Serpentes, Dipsadidae) | 76 |
| Resumo..... | 76 |
| Introdução..... | 77 |
| Material e Métodos..... | 79 |
| Resultados | 83 |
| Taxonomia..... | 87 |
| Discussão..... | 193 |
| Referências bibliográficas | 196 |
| APÊNDICES | 204 |
| Apêndice 1..... | 204 |
| Apêndice 2..... | 215 |
| Apêndice 3..... | 227 |
| Apêndice 4..... | 237 |

INTRODUÇÃO GERAL

Entre as serpentes modernas (3496 espécies segundo Uetz, 2014), os Alethinophidia correspondem ao grupo mais diverso, com aproximadamente 2000 espécies (Slowinski & Lawson, 2002; Vidal & Hedges, 2002, 2009; Uetz, 2014). Esse grupo é dividido em: Caenophidia, com cerca de 2.550 espécies nominais, que são serpentes que podem utilizar veneno e/ou constrição para subjugar a presa; e Henophidia, aparentemente não formam um grupo natural, que utilizam apenas a constrição como estratégia alimentar (Hoffstetter, 1939; Smith *et al.*, 1977; Cadle, 1988; Lee & Scanlon, 2002; Lee *et al.*, 2007; Slowinsk & Lawson, 2002).

Recentes análises filogenéticas, baseadas em caracteres moleculares, foram propostas para os Caenophidia (Vidal *et al.*, 2007; Vidal & Hedges, 2009; Zaher *et al.*, 2009), tendo como resultado mais significativo o desmembramento da família Colubridae, definindo diferentes linhagens monofiléticas.

Entre os Colubridae, a definição e o reconhecimento da subfamília Dipsadinae (*sensu* Zaher *et al.*, 2009), a partir dos Xenodondinae da América Central, foi inicialmente baseada em análise de similaridade imunológica (Cadle, 1984a,b) e na combinação de análises imunológicas e morfológicas (Jenner & Dowling, 1985). Posteriormente, o monofiletismo dos Dipsadinae foi corroborado por análises moleculares (Kraus & Brown, 1998; Slowinski & Lawson, 2002; Pinou *et al.*, 2004) e da morfologia hemipeniana (Myer & Cadle, 1994; Zaher, 1999).

Os Dipsadinae formam uma parte conspícua da ofidiofauna da América Central, embora alguns gêneros estejam amplamente distribuídos pela América do Sul, como *Atractus*, *Dipsas*, *Sibynomorphus*, *Leptodeira* e *Imantodes* (Cadle, 1985). Cadle (1984a), utilizando dados de similaridade imunológica, reconheceu cinco grupos entre os dipsadíneos, compostos pelos gêneros: 1) *Imantodes*, *Pseudoleptodeira*, *Eridiphas*, *Hypsiglena*, *Cryophis* e

Leptodeira; 2) *Sibon*, *Dipsas*, *Tropidodipsas*, *Sibynomorphus*, *Geophis* e *Ninia*; 3) *Coniophanes*, *Rhadinaea* e *Pliocercus*; 4) *Adelphicos*, *Atractus*, *Amastridium*, *Tretanorhinus* e *Chersodromus*; e 5) *Heterodon*, *Farancia*, *Carphophis*, *Conophis*, *Diadophis* e *Contia*.

Myers e Cadle (1994) propuseram três sinapomorfias hemipenianas para os Dipsadinae: redução ou perda da condição bilobada, unicapitação e divisão distal do sulco espermático dentro ou na base do capítulo. Posteriormente, Zaher (1999) indicou que a redução ou perda da condição bilobada pode ser observada em vários outros grupos de Colubrinae e Xenodontinae e afirmou que, a divisão do sulco espermático dentro do capítulo, de fato, é uma condição exclusiva dos dipsadíneos e de *Geodipsas*. Quanto a condição unicapitada, Zaher (1999) sugeriu que pode variar entre os gêneros de Dipsadinae, embora possa representar uma sinapomorfia, suportando um grupo mais inclusivo entre os dipsadíneos.

Grupos semelhantes de Dipsadinae foram propostos por Savage (2002), embora sem nenhuma hipótese filogenética, utilizando características de história natural e morfologia externa, como os grupos: terrestres e semi-fossoriais com *Coniophanes*, *Rhadinaea*, *Trimetopon* e *Urotheca*; semi-fossoriais e fossoriais com *Geophis*, *Ninia*, *Adelphicos* e *Chersodromus*; aquáticos e semi-aquáticos com *Hydromorphus* e *Tretanorhinus*, respectivamente; grupo denominado “snail- and slug-eating snakes” com *Dipsas*, *Sibon*, *Sibynomorphus* e *Tropidodipsas*; e o grupo terrestre e arborícola com *Imantodes*, *Leptodeira*, *Cryophis*, *Eridiphas* e *Hypsiglena*.

Zaher *et al.* (2009) reafirmaram o monofiletismo dos Dipsadinae e reconheceram 24 gêneros: *Adelphicos*, *Amastridium*, *Atractus*, *Chapinophis*, *Chersodromus*, *Coniophanes*, *Cryophis*, *Dipsas*, *Geophis*, *Hypsiglena* (incluindo *Eridiphas*; ver Mulcahy, 2008), *Imantodes*, *Leptodeira*, *Ninia*, *Plesiodipsas*, *Pliocercus*, *Pseudoleptodeira*, *Rhadinaea*, *Sibon*, *Sibynomorphus*, *Tretanorhinus*, *Trimetopon*, *Tropidodipsas* e *Urotheca*.

Historicamente, as tribos Dipsadini e Leptodeirini são definidas e reconhecidas entre os Dipsadinae, com base em caracteres imunológicos (Dowling *et al.*, 1983; Cadle, 1984b) e morfológicos (Peters, 1960; Myers, 1974; Jenner & Dowling, 1985). A tribo Leptodeirini foi proposta por Jenner (1983) para incluir *Leptodeira*, *Imantodes*, *Eridiphas*, *Hypsiglena* e *Pseudoleptodeira* (Dowling & Jenner, 1987). As espécies deste grupo são caracterizadas pela presença do sulco espermático único, não bifurcado ou levemente bifurcado na extremidade distal do órgão, o que foi interpretado por Myers e Cadle (1994) como uma perda da sinapomorfia que relacionava estes gêneros com os Dipsadinae. Com exceção de *Leptodeira* e *Imantodes*, todos os demais gêneros ocorrem exclusivamente na América Central, no México e extremo Sul dos Estados Unidos (Ferrarezi, 1994; Mulcahy, 2007, 2008).

O monofiletismo de Leptodeirini foi inicialmente suportado por similaridade imunológica, onde *Leptodeira* estaria mais relacionado à *Cryophis* e *Imantodes*, embora apareçam como politomia (Cadle 1984b; Figura 1A). Dowling e Jenner (1987), reanalisando os dados de similaridade imunológica, adicionaram novos caracteres morfológicos e propuseram que *Leptodeira* estaria mais próximo a *Coniophanes* e *Imantodes*, embora a sobreposição e os valores da distância imunológica novamente não permitiram definir a relação entre os gêneros (Figura 1B).

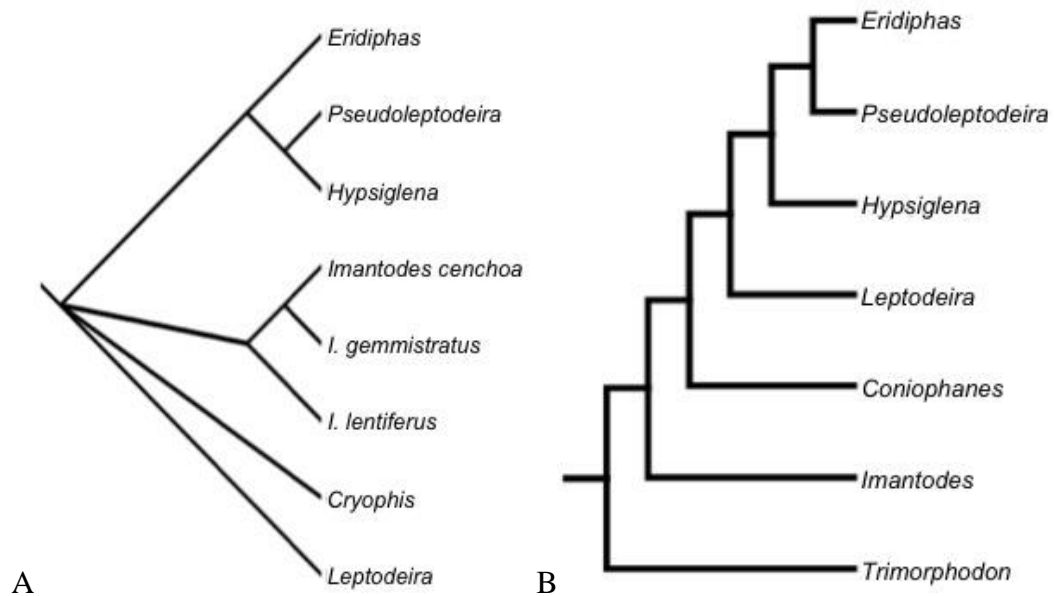


Figura 1. Hipóteses filogenéticas para Leptodeirini. A) Relação filogenética dos “Xenodontines da América Central” proposta por Cadle (1984b) utilizando dados de imunologia. B) Hipótese filogenética para Leptodeirini proposta por Dowling & Jenner (1987), utilizando caracteres morfológicos e imunológicos.

Posteriormente, Fernandes (1995), analisando um maior número de caracteres morfológicos, sugeriu *Leptodeira* como grupo-irmão do clado ((*Eridiphas*-*Pseudoleptodeira*) *Hypsiglena*) e *Imantodes* formando um clado com *Rhadinaea*, *Atractus*, *Sibon* e *Dipsas* (Figura 2A). Segundo o autor, a diferença entre os resultados obtidos e as propostas imunológicas apresentadas anteriormente (Cadle, 1984b; Dowling & Jenner, 1987) poderiam ser reflexo das modificações morfológicas de *Imantodes* relacionadas ao seu hábito arborícola.

Vidal *et al.* (2000), com base em sequências dos RNA ribossomais 12S e 16S, obtiveram uma politomia do clado *Imantodes*-*Leptodeira*, *Atractus*, *Dipsas* e *Tretanorhinus*. Mais tarde, Pinou *et al.* (2004) corroboraram o monofiletismo de *Leptodeira*-*Imantodes*, contudo não obtiveram suporte estatístico para a proposição formal deste clado. Na proposta

de Mulcahy (2007), baseada em DNA mitocondrial *nad4* e *cob*, o monofiletismo de Leptodeirini não foi corroborado, estando as “night-snakes” ((*Hypsiglena-Eridiphas*) *Pseudoleptodeira*) próximas ao clado composto por *Cryophis* e pelos “goo-eaters” (*Atractus*, *Sibon* e *Dipsas*) (Figura 2B). Nesta hipótese, utilizando sete espécies de *Leptodeira* e quatro de *Imantodes*, houve um grande suporte estatístico para o clado *Leptodeira-Imantodes* (Mulcahy, 2007). Posteriormente, Daza *et al.* (2009) reforçaram a relação entre *Leptodeira* e *Imantodes*, assim como as recentes análises de Pyron *et al.* (2011) e Mulcahy *et al.* (2011).

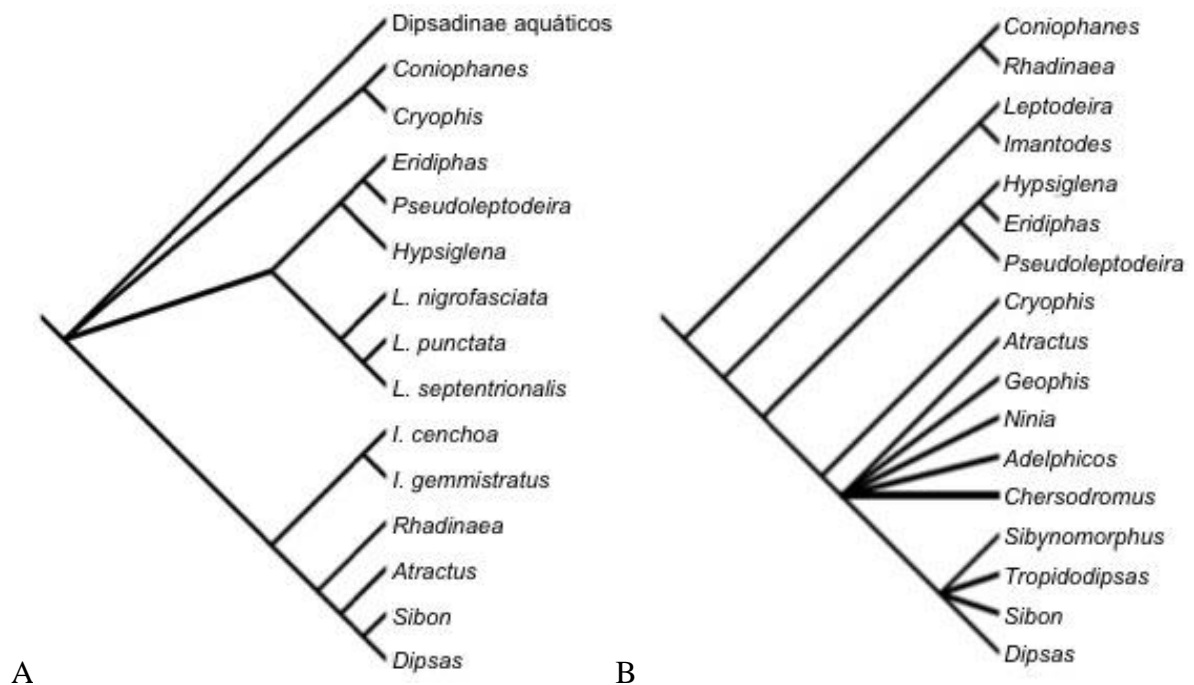


Figura 2. Hipóteses filogenéticas para Dipsadinae e relações entre os Leptodeirini. A) Cladograma de Fernandes (1995). B) Cladograma de Mulcahy (2007).

Na hipótese proposta por Vidal *et al.* (2010) para os Dipsadidae, *Nothopsis* apareceu como grupo-irmão de *Leptodeira*, formando um clado com *Imantodes*, embora o ramo *Leptodeira-Nothopsis* não apresente nenhum suporte estatístico. Com isso, os autores alocaram formalmente *Nothopsis* na tribo Leptodeirini. *Nothopsis* é monotípico, *N. rugosus*,

caracterizado pelo pequeno porte, hábito semifossorial e superfície dorsal da cabeça recoberta por numerosas escamas pequenas, na sua maioria em forma de tubérculos (Savage, 2002). Recentemente, Zaher *et al.* (2014), também obtiveram resultado similar, nas suas análises *Nothopsis* está posicionado ora como irmão do clado *Imantodes+Leptodeira* ora como irmão de *Imantodes inornatus*. Embora *Nothopsis rugosus* apresente a morfologia hemipeniana semelhante aos Dipsadinae (Zaher, 1999), estão presentes ao longo da coluna vertebral uma grande hipapófise, caráter que levou Dowling e Duellman (1978) e Sheil e Grant (2001) a alocar a espécie na tribo Nothopsini. Posteriormente, Zaher *et al.* (2009) reconheceram este gênero como Dipsadinae *incertae sedis*.

Recentemente, Myers (2011), com base na morfologia hemipeniana, erigiu a tribo Imantodini para alocar *Leptodeira* e *Imantodes*, anteriormente alocadas em Leptodeirini. Segundo o autor, o nome Leptodeirini é nomenclaturalmente indisponível e, portanto inválido, pois não cumpre os pré-requisitos do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, uma vez que foi utilizado apenas na dissertação de Jennan V. Jenner (1981) (A zoogeographic study and the taxonomy of the xenodontine colubrid snakes), e posteriormente apenas citado por Dowling *et al.* (1983).

Leptodeira não possui características singulares que permitam uma diagnose exclusiva, podendo ser diagnosticado pela seguinte combinação de caracteres: loreal mais longa que alta, número de escamas pré e pós-oculares variando de 1-4, geralmente 2; 7-9 supralabiais, geralmente 8; 9-12 infralabiais, geralmente 10; temporais 1+2+3; 8-18 dentes maxilares, aumentado posteriormente, e seguidos por um diastema e 2 dentes grandes e sulcados; 7-12 dentes palatinos, 16-32 pterigóide e 14-28 dentário; glândula Duvernoy presente; 17-25 dorsais, com redução posterior; escamas lisas e raramente quilhadas na região supracloacal; duas fossetas apiculares; 150-208 ventrais; 54-107 subcaudais divididas; cloacal dividida; hemipênis capitado, suco espermático dividido na porção mais distal, com

ramos curtos ou ainda o sulco espermático pode terminar em um área mais larga e nua dentro do capítulo, com vários espinhos alargados; capítulo espinhos; padrão de coloração dorsal composto de pontos, manchas ou bandas pretas em um fundo de cor mais claro, superfície ventral imaculadas ou com poucas e pequenas manchas escuras (Duellman, 1958; Savage, 2002; Myer, 2011).

Duellman (1958) propôs a organização de *Leptodeira* em quatro grupos de espécies, e uma espécie *incertae sedis*, *Leptodeira discolor*, posteriormente realocada em *Tantalophis* (Duellman, 1958a). Os grupos foram definidos pelos seguintes caracteres: grupo *annulata* (*L. annulata annulata*, *L. a. ashmeadi*, *L. a. cussiliris*, *L. a. pulchriceps*, *L. a. rhombifera*, *L. bakeri*, *L. maculata*, *L. frenata frenata*, *L. f. malleisi*, *L. f. yucatanensis* e *L. uribei*) caracterizado por apresentar hemipênis com uma depressão no capítulo em forma de taça, 7-18 dentes maxilares pré-diaistema e padrão de desenho dorsal composto de manchas escuras em fundo de cor mais clara; grupo *septentrionalis* (*L. septentrionalis septentrionalis*, *L. s. larcorum*, *L. s. ornata*, *L. s. polysticta*, *L. splendida splendida*, *L. s. bressoni*, *L. s. ehippiata*) caracterizado por apresentar hemipênis com muitos espinhos e sem pregas profundas ao redor da base do capítulo, 13-18 dentes maxilares pré-diastemais e padrão de coloração dorsal composto de pontos escuros em fundo mais claro; grupo *nigrofasciata* (*L. nigrofasciata*) apresenta capítulo coberto por cálices espinhosos, 10-13 dentes maxilares pré-diastemais e padrão de desenho dorsal composto de amplas bandas escuras em fundo de cor mais clara; e grupo *punctata* (*L. punctata*) caracterizado por 14-15 dentes maxilares pré-diastemais e padrão de desenho dorsal composto de 5 ou 6 fileiras longitudinais de pontos pretos ou marrons escuro. Os caracteres de coloração, dentição e escutelação, utilizados por Duellman (1958), apresentaram muita sobreposição, e por essa razão Savage (2002) considerou esses grupos fracamente definidos.

Além desses 20 táxons de *Leptodeira*, três populações do Brasil foram identificadas por Duellman (1958) como distinta, embora não tenham sido formalmente reconhecidas, por falta de material disponível. O autor considerou essas populações como *Leptodeira annulata*, diferindo das demais pelo padrão de desenho dorsal e coloração, a saber: população presente nas margens do Rio São Francisco, nas localidades de Aruanã, Goiás e Barreiras, na Bahia; população presente na Costa Norte do Brasil, das proximidades de Salvador (Bahia), Souza (Paraíba) e Recife (Pernambuco); e a população presente na Costa Sul do Brasil, nos estados de Espírito Santos, Rio de Janeiro e São Paulo.

As espécies de *Leptodeira* apresentam distribuição Neotropical, ocorrendo do extremo Sul do Texas, EUA, até a Argentina (Figura 3). A distribuição das subespécies de *L. annulata* e *L. septentrionalis* sobrepõe-se em várias regiões onde, segundo Duellman (1958), ocorrem espécimes com características morfológicas intermediárias. O autor sugeriu que *L. punctata* tenha divergido do primeiro estoque de *Leptodeira*, seguido pela divergência de *L. nigrofasciata*, e mais recentemente o grupo *septentrionalis* teria divergido do grupo *annulata*, antes da divergência de suas espécies (Figura 4A).



Figura 3. Mapa de distribuição das espécies e subespécies de *Leptodeira*, apresentado por Daza *et al.* (2009).

Leptodeira frenata, *L. annulata* e *L. punctata* apresentaram grandes distâncias imunológicas, enquanto que as subespécies *L. septentrionalis septentrionalis* e *L. s. polysticta* apresentaram baixos valores de distâncias imunológicas, não sendo possível diferenciá-las (Cadle, 1984b). Na hipótese apresentada por Mulcahy (2007), *Leptodeira nigrofasciata* apareceu como espécie-basal; *L. frenata* como grupo-irmã de *L. annulata annulata*, *L. a. ashmeadi*, *L. a. cussiliris*, *L. splendida*, *L. septentrionalis polysticta*, *L. s. ornata*, *L. punctata*); *L. punctata* e *L. splendida* formaram um clado irmão de *L. annulata* e *L. septentrionalis*; e *L. a. cussiliris* e *L. septentrionalis polysticta* foram elevadas à categoria de espécie (Figura 4B).

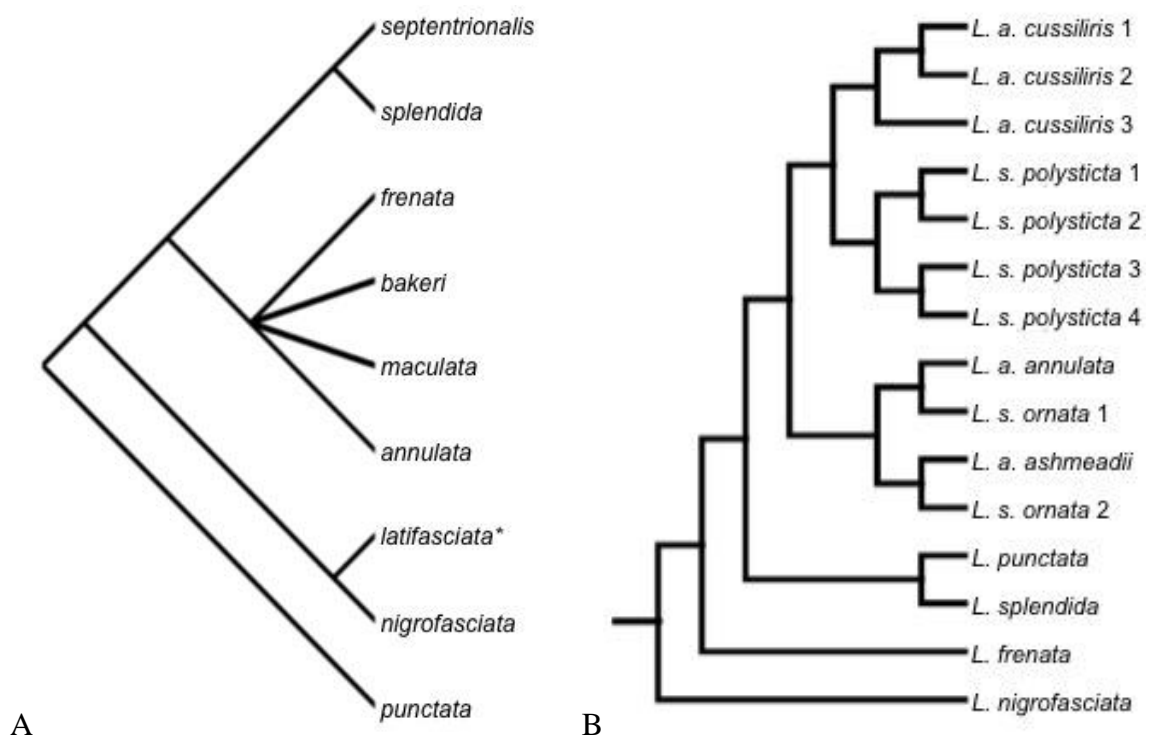


Figura 4. Hipóteses filogenéticas para as espécies e subespécies de *Leptodeira*, segundo A) Duellman (1958) (*= atualmente alocada em *Pseudoleptodeira*, *L. latifasciata*) e B) Mulcahy (2007).

Daza *et al.* (2009) obtiveram o monofiletismo de *L. bakeri*, *L. frenata*, *L. maculata*, *L. nigrofasciata*, *L. punctata* e *L. splendida* (Figura 5), enquanto, *L. annulata* e *L. septentrionalis* formaram agrupamentos parafiléticos (Figura 6). As subespécies de *L. annulata* e *L. septentrionalis*, com exceção de *L. a. rhombifera* e *L. s. polysticta*, formaram agrupamentos parafiléticos com os clados das subespécies posicionados como grupos-irmãos. Além disso, as subespécies de *L. annulata* também formaram agrupamentos com *L. maculata* e *L. bakeri*. Dentro do complexo *L. annulata/septentrionalis* estão presentes dois clado distintos geograficamente: clado com distribuição mais ao norte, presente no norte da América do Norte e norte da América Central (*L. s. polysticta* ((*L. rubricata* - *L. a. rhombifera*) ((*L. a. cussiliris* - *L. maculata*) *L. a. cussiliris*))); e o clado com distribuição mais ao sul, presente no sul da América Central e toda América do Sul ((*L. s. ornata*-*L. a. annulata*) (*L. s. ornata* (*L. bakeri* (*L. a. ashmeadi*-*L. a. annulata*)))) (Daza *et al.*, 2009). De modo geral, os táxons do complexo *L. annulata/septentrionalis* foram relacionadas às linhagens geograficamente contínuas e não às subespécies como tradicionalmente são reconhecidas (Figura 5).

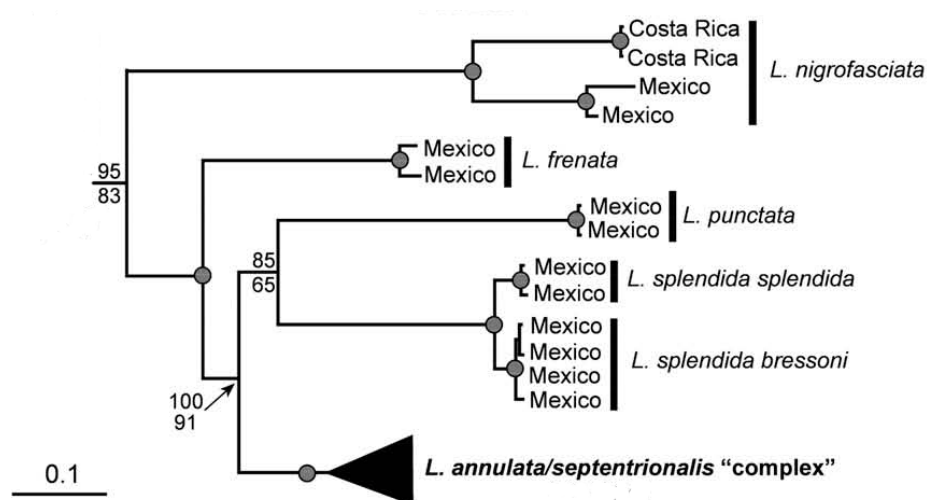


Figura 5. Hipótese filogenética de *Leptodeira* (modificado de Daza *et al.*, 2009). Círculos cinza representam os nós com >95% de suportes obtidos na análise Bayesiana (probabilidade

a posteriore) e Máxima Verossimilhança (valores de bootstrap). Número a cima dos nós são probabilidades a *posteriore* e os números em baixo são os valores de bootstrap.

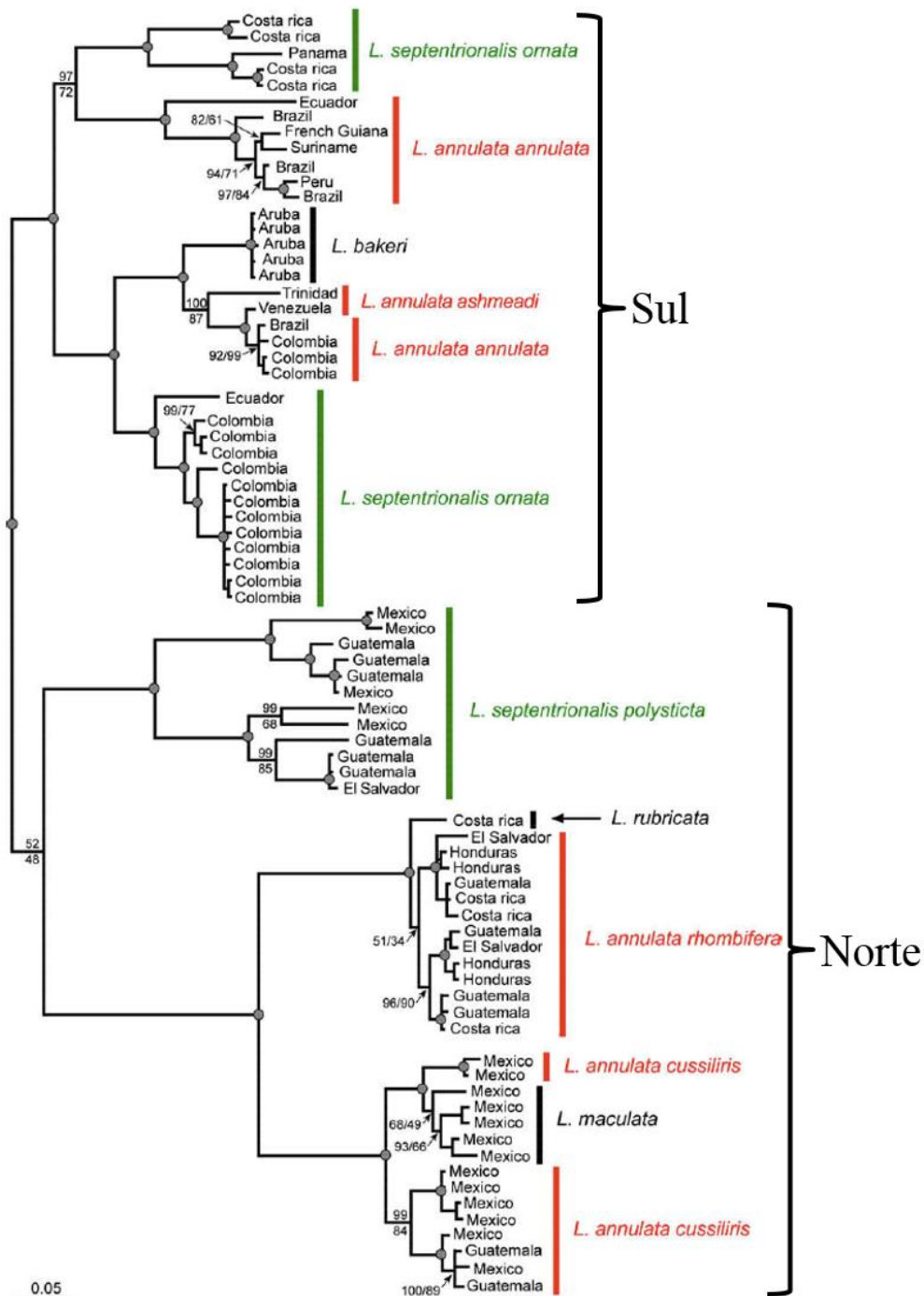


Figura 6. Hipótese filogenética do complexo *L. annulata/septentrionalis* (modificado de Daza *et al.*, 2009). Círculos cinza representam os nós com >95% de suportes obtidos na análise Bayesiana (probabilidade a posteriori) e Máxima Verossimilhança (valores de bootstrap). Número a cima dos nós são probabilidades a posteriori e os números em baixo são os valores de bootstrap.

Histórico taxonômico de *Leptodeira*

Leptodeira foi proposto por Fitzinger (1843), sem apresentação de uma descrição formal, para alocar *Coluber annulata* descrita por Linnaeus (1758), cuja localidade-tipo foi identificada como “América e África”. Anteriormente, essa espécie havia sido alocada em *Dipsas* por Schlegel (1837).

Günther (1858) considerou o gênero africano *Crotaphopeltis* Fitzinger, 1843 (espécie-tipo, *Coronella rufescens* Schlegel, 1837) sinônimo de *Leptodeira*, ficando assim sob este gênero uma espécie africana (*L. rufescens*, nova combinação) e outra sul-americana (*L. annulatai*). Günther (1858) também examinou todos os 64 espécimes de *Leptodeira* da América Central e México depositado no British Museum, alocando-os em uma única espécie, *L. annulata* (Linnaeus).

Hallowell (1861) descreveu *Megalops* para incluir *Megalops maculatus* (= *Leptodeira maculata*) da localidade Tahiti, utilizando um espécime com a cabeça muito danificada e sem a parte posterior dos dentes maxilares, sugerindo que a espécie possivelmente seria da família Opisthoglyphes. Posteriormente, Cope (1893) descreveu *Anoplophallus* para substituir *Megalops*, pois tratava-se de um nome pré-ocupado por um gênero de peixe descrito por Lacépède (1803).

Cope (1866, 1868, 1871, 1874) reconheceu *Leptodeira* com válido, embora em alguns trabalhos posteriores (Cope, 1875, 1886, 1887a,b, 1891) o autor tenha reconhecido como sinônimo de *Sibon* Fitzinger, 1826, transferindo para *Leptognathus* Dumeril & Bibron, 1854 todas as espécies alocadas em *Sibon*. Possivelmente, este equívoco tenha sido resultado da alocação errônea de *Coluber nebulatus* Linnaeus, 1758 (espécie-tipo de *Sibon*) e *Coluber annulatus* Linnaeus, 1758 (espécie-tipo de *Leptodeira*), realizado por Fitzinger (1826) ao propor *Sibon*.

Günther (1895), revisando os espécimes do Museu Britânico (cerca de 79 espécimes da América Central e México e 26 da América do Sul), descreveu *Leptodeira affinis*, *L.*

splendida, *L. polysticta* e *L. ocellata* e realocou outras oito espécies descritas anteriormente: *L. nigrofasciata* Günther, 1868, *L. pacifica* Cope, 1868, *L. mystacina* Cope, 1869, *L. annulata*, *L. yucatanensis* Cope, 1887, *L. personata* Cope, 1869, *L. frenata* Cope, 1887 e *L. rhombifera* Günther, 1872. Neste trabalho, Günther (1895) incluiu *Dipsas septentrionalis* Kennicott, 1859 na sinonímia de *L. annulata* e não reconheceu em *Leptodeira* os táxons *Sibon septentrionale rubricatum* Cope, 1893, *Coluber albofusca* Lacépède, 1789, *Megalops maculatus* e *Crotaphopeltis punctata* Peters, 1866.

Em seguida, Boulenger (1896) restringiu *L. annulata* para América do Sul e relacionou sete espécies para América Central e México: *L. punctata* incluindo como sinônimo *L. pacifica*; *L. nigrofasciata* incluindo como sinônima *L. mystacina*; *L. frenata*; *L. septentrionalis*; *L. personata* incluindo *L. rhombifera* e *L. splendida* na sinonímia; *L. ocellata* incluindo duvidosamente *Sibon septentrionale rubricatum* na sinonímia; e *L. albofusca* (Lacépède, 1789) incluindo na sinonímia *L. yucatanensis*, *L. polysticta* Günther, 1895 e *L. affinis* Günther, 1895.

Barbour e Amaral (1927), discutindo as distribuições geográficas de alguns gêneros de serpentes descritos para África e América, revalidaram *Crotaphopeltis* para incluir as espécies africanas e restringiram *Leptodeira* às espécies americanas.

Amaral (1929) apresentou um arranjo taxonômico onde deixou clara a sua impressão sobre a similaridade entre as espécies de *Leptodeira*, considerando-as como subespécies de *Leptodeira annulata*: *L. a. septentrionalis*; *L. a. punctata* incluindo como sinônimo *L. nigrofasciata*; *L. a. personata* incluindo na sinonímia *L. frenata* e *L. guilleni* Günther, 1905; *L. a. annulata* incluindo na sinonímia *L. maculata* (Hallowell, 1861), *L. albofusca*, *L. dunckeri* Werner, 1901 e *L. weiseri* Müller, 1923. As espécies *L. ocellata* Günther, 1895 e *L. nycthemera* Werner, 1901, assim como alguns espécimes de *L. albofusca* do catálogo do Museu Britânico, foram consideradas por Amaral (1929) híbridos de algumas subespécies.

Dunn (1936), comparando as espécies de *Hypsiglena* com as espécies de *Leptodeira* da América do Norte, considerou *Hypsiglena* como sinônimo de *Leptodeira*, com base no padrão de coloração e por considerar a ausência dos sulcos nos dentes maxilares pós-diastemais como uma perda secundária. Neste trabalho, o autor reconheceu oito espécies e três subespécies: *Leptodeira annulata annulata* e *L. a. polysticta*; *L. rhombifera*; *L. pacifica*; *L. yucatanensis yucatanensis* e *L. y. maleisi* Dunn & Stuart, 1935; *L. frenata*; *L. septentrionalis septentrionalis* e *L. s. maculata*; *L. mystacina*; e *L. nigrofasciata*.

Taylor (1938a) descreveu *Pseudoleptodeira* para alocar *Hypsiglena latifasciata* Günther, 1894, diferindo das demais espécies de *Hypsiglena* pela presença de duas fossetas apiculares e focinho mais curto e das espécies de *Leptodeira* pelo menor número de dentes maxilares e ausência de sulcos nos dentes pós diastemais. Nesse trabalho, o autor descreveu *Leptodeira bressoni* e *L. smith* e reconheceu mais nove espécies válidas: *L. punctata*, *L. splendida*, *L. mystacina*, *L. dunckeri*, *L. yucatanensis* (*L. y. malleisi* e *L. y. yucatanensis*), *L. septentrionalis*, *L. annulata polysticta*, *L. frenata* e *L. maculata*. No mesmo ano, Taylor (1938b) revalidou *Hypsiglena* por diferir de *Leptodeira* pela presença de focinho mais projetado, olhos menores, cauda curta, menos de 10 dentes maxilares, uma fosseta apicular, ausência de dentes sulcados e pequeno número de escamas subcaudais.

Pseudoleptodeira foi considerado sinônimo de *Leptodeira* por Duellman (1958, 1966), embora Shannon e Humphrey (1963) e Dowling e Jenner (1987) consideraram válido. Atualmente, *Pseudoleptodeira* é monotípico, *P. latifasciata*, considerando que *P. uribei* foi realocada em *Leptodeira* por Reyes-Velasco & Mulcahy (2010).

Na Tabela 1 estão listados os gêneros considerados sinônimos de *Leptodeira*.

Tabela 1. Lista dos nomes genêricos utilizados para as espécies de *Leptodeira*, os respectivos autores e as espécies descritas.

| Gêneros | Autores | Espécie |
|-----------------------|---|--|
| <i>Coluber</i> | LINNAEUS, 1758, Systema naturae, ed. 10, vol. 1, p. 224 (<i>annulatus</i>). | <i>C. annulata</i> |
| | LACEPEDE, 1789, Histoire naturelle serpens, vol.2, p. 94. | <i>C. albofuscus</i> |
| | HALLOWELL, 1845, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. 2, p. 244 (<i>ashmeadi</i>). | <i>C. ashmeadi</i> |
| <i>Leptodeira</i> | FITZINGER, 1843, Systema reptilium, p. 27. | <i>L. annulata</i> |
| | GÜNTHER, 1868, Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 4, vol. 1, p. 425 (<i>nigrofasciata</i>). | <i>L. nigrofasciata</i> |
| | COPE, 1869, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. 20, p. 310 (<i>pacifica</i> e <i>personata</i>); 1869, Proc. Amer. Phil. Soc., vol. 11, p. 151 (<i>mystacina</i>). | <i>L. mystacina</i> , <i>L. pacifica</i> e <i>L. personata</i> |
| | GÜNTHER, 1872, Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 4, vol. 9, p. 32 (<i>rhombifera</i>); 1895, Biologia Centrali-Americana, Reptilia, pp. 170-173 (<i>affinis</i> , <i>ocellata</i> , <i>polysticta</i> , e <i>splendida</i>). | <i>L. rhombifera</i> ; <i>L. affinis</i> , <i>L. ocellata</i> , <i>L. polysticta</i> , e <i>L. splendida</i> |
| | WERNER, 1901, Verhandl. Zool.-Bot. Gesell. Wien, pp. 598-599 (<i>nycthemera</i>); 1913, Mitt. Nat. Hist. Mus. Hamburg, vol. 30, pp. 28-29 (<i>dunckeri</i>). | <i>L. nycthemera</i> e <i>L. dunckeri</i> |
| <i>Dipsas</i> | KENNICOTT, 1859, In Baird, Reptiles of the Boundary, vol. 2, p. 16 (<i>septentrionalis</i>). | <i>D. septentrionalis</i> |
| | GÜNTHER, 1872, Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 4, vol. 9, pp. 32-33 (<i>approximans</i>). | <i>D. approximans</i> |
| <i>Megalops</i> | HALLOWELL, 1861, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, for 1860, p. 488 (<i>Megalops maculatus</i>). | <i>M. maculatus</i> |
| <i>Eteirodipsas</i> | JAN, 1863, Elenco systematico ophidi, p. 105 (var. <i>rhomboidalis</i>). | <i>E. rhomboidalis</i> |
| | SAUVAGE, 1884, Bull. Soc. Philom. Paris, ser. 7, vol. 8, p. 146 (<i>weineri</i>). | <i>E. weineri</i> |
| <i>Crotaphopeltis</i> | PETERS, 1867, Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, for 1866, pp. 93-94 (<i>punctata</i>). | <i>C. punctata</i> |
| <i>Comastes</i> | BOCOURT, 1884, Bull. Soc. Philom. Paris, ser. 7, vol. 8, p. 141 (<i>ornata</i>). | <i>C. ornata</i> |
| <i>Sibon</i> | COPE, 1866, in Ferrari-Perez, Proc. U. S. Natl. Mus., vol. 9, p. 184 (<i>frenatum</i>). | <i>S. frenatum</i> |
| | COPE, 1887, Bull. U. S. Natl. Mus., no. 32, p.67 (<i>yucatanensis</i>). | <i>S. yucatanensis</i> |
| | COPE, 1893, Proc. Amer. Phil. Soc., vol. 31, p. 347 (<i>rubricatum</i>). | <i>S. rubricatum</i> |
| <i>Anoplophallus</i> | COPE, 1893, Amer. Nat., vol. 27, p. 480 (nome substituído de <i>Megalops</i> Hallowell, preocupado; tipo, <i>Megalops maculatus</i> Hallowell, 1861). | <i>A. maculatus</i> |
| <i>Hypsiglena</i> | GÜNTHER, 1894, Biologia Centrali-Americana, Reptilia, p. 138, pl. 49, fig.B (<i>latifasciata</i>). | <i>H. latifasciata</i> |

Histórico taxonômico das espécies do clado do Sul do complexo

Leptodeira annulata/septentrionalis

O histórico taxonômico apresentado a seguir abrange o clado Sul-americano do complexo *L. annulata/septentrionalis*, que inclui, *sensu* Daza *et al.* (2009), as seguintes espécies e subespécies: *L. annulata* (*L. a. annulata*, *L. a. ashmeadi*, *L. a. pulchriceps*); *L. bakeri*; *L. septentrionalis* (*L. s. septentrionalis*, *L. s. larcorum* e *L. s. ornata*); além das três populações brasileiras (São Francisco, Costa Norte e Costa Sul, Brasil) indicadas por Duellman (1958). Devido o grande número de espécies inicialmente descritas e de gêneros utilizados, esse histórico está focado apenas na lista sinonímica apresentada por Duellman (1958), nas descrições originais das espécies, nas principais alterações taxonômicas e na atual distribuição geográfica.

Leptodeira annulata annulata

Linnaeus (1758) descreveu *Coluber annulatus* com base em um espécime da América. Lacépède (1789) descreveu *Coluber albofuscus* da mesma localidade, América, utilizando um espécime que, segundo Griffin (1917), seria muito semelhante ao utilizado por Linnaeus (1758). Os nomes dos dois táxons foram considerados válidos até o início do século XX, quando Griffin (1917) demonstrou que *L. albofusca* era sinônimo de *L. annulatus*.

Fitzinger (1843) erigiu o gênero *Leptodeira* para alocar *Coluber annulatus*. *Dipsas approximans* foi descrita por Günther (1872) que a diferenciou das espécies de *Leptodeira* por apresentar o corpo mais delgado, porém, mais robusto que *Dipsas*.

Cope (1875, 1886, 1887a,b, 1891) utilizou o nome genérico *Sibon* Fitzinger, 1826, para *Leptodeira annulata* e as espécies reconhecidas, assim como, para as espécies descritas por ele, isso deve-se possivelmente a utilização de *Coluber annulatus* Linnaeus, 1758 na descrição de *Sibon* proposto por Fitzinger (1826).

Amaral (1929) reconheceu apenas *Leptodeira annulata* para todos os táxons então descritos devido a grande variação morfológica que observou nos espécimes de *Leptodeira*.

Leptodeira annulata annulata apresenta a maior área de distribuição entre seus congêneres, ocorrendo desde 5° N (Caiena, Guiana Francesa) até 23° S (São Paulo, Brasil). Sua distribuição abrange toda a bacia Amazônica, região Central e litoral Nordeste do Brasil até o estado de São Paulo (Duellman, 1958). Não há registro da localidade-tipo, embora Duellman (1958) tenha restringido para a região do baixo Rio Amazonas, no estado do Pará, Brasil.

Leptodeira annulata ashmeadi

Em “*Description of Reptiles from America, supposed to be new*”, Hallowell (1845) descreveu *Coluber ashmeadii*, não definindo o holótipo. Posteriormente, Duellman (1958) realocou esta espécie em *Leptodeira*, designando um lectótipo a partir dos espécimes coletados a 200 milhas de Caracas, Venezuela, por Samuel Ashmead, na mesma localidade da descrição original. Segundo Duellman (1958), esta espécie também foi descrita como *Leptodeira rhombifera kugleri* por Shreve (1947), com base em seis espécimes do Distrito de Acosta, Estado de Falcón, Venezuela.

Leptodeira annulata ashmeadi ocorre no litoral Atlântico da Colômbia e Venezuela e nas Ilhas de Trinidad e Tobago (Duellman, 1958).

Leptodeira annulata pulchriceps

Duellman (1958) descreveu *Leptodeira annulata pulchriceps*, com base em 23 espécimes da Argentina, Bolívia, Brasil e Paraguai, relacionando-a à *L. a. ashmeadi*. O autor considerou *L. a. pulchriceps* uma população relictual de um antigo estoque populacional de *L.*

a. ashmeadii, que se estenderia anteriormente do norte da América do Sul até o Paraguai e norte da Argentina.

Entre as espécies de *Leptodeira*, *L. a. pulchriceps* apresenta a distribuição mais meridional, ocorrendo no Brasil (Mato Grosso e Mato Grosso do Sul), Bolívia, Paraguai e Argentina (Duellman, 1958).

Leptodeira bakeri

Ruthven (1936) descreveu *Leptodeira bakeri* baseado nos espécimes da Ilha de Aruba previamente identificados como *L. annulata*, cuja combinação de caracteres difere das espécies continentais da Colômbia, Venezuela e Guiana. Sua distribuição estava restrita a Ilha de Aruba, quando alguns espécimes foram coletados na Península de Paraguaná na Venezuela (Mijares-Urrutia *et al.*, 1995).

Leptodeira septentrionalis larcorum

Schmidt e Walker (1943) descreveram *Leptodeira larcorum* utilizando 23 espécimes de Chiclin, Libertad, no Peru por diferir de *L. a. annulata* pela presença das fileiras vertebral e paravertebral mais largas e de *L. a. rhombifera* pelo maior número de escamas ventrais e subcaudais.

Ocorre na região trans-andina, na costa e região superior do Vale Marañón, no Peru (Duellman, 1958).

Leptodeira septentrionalis ornata

Bocourt (1884) descreveu *Comastes ornatus*, com base em alguns espécimes do Istmo de Dariel, no Panamá, para incluir uma variedade de *Sibon annulatum* reconhecida por Cope (1875). Posteriormente, Günther (1895) realocou a espécie em *Hypsiglena* e descreveu

Leptodeira affinis para incluir um espécime com localidade America Central. Tanner (1944) sugeriu que *H. ornatus* perteceria a *Pseudoleptodeira*, com base nos caracteres morfológicos externos.

Posteriormente, Duellman (1958) considerou a espécie de Bocourt (1884) como uma subespécie de *L. septentrionalis*, questionado a inclusão de *L. dunckeri* Werner, 1913 na sinonímia, uma vez que o espécime tipo não foi encontrado e a descrição de Werner (1913) apresenta poucas informações sobre a identidade do espécime descrito.

Leptodeira septentrionalis ornata ocorre da Costa Rica (Palmar, Puntarenas) até Equador (Santo Domingo de Los Colorados, Pichincha) e na região central e litorânea da Colômbia (Duellman 1958).

Com base no que foi apresentado, organizamos esta tese em dois capítulos: Capítulo 1 intitulado “Análise filogenética de *Leptodeira* (Serpentes, Dipsadidae)” teve como objetivo testar o monofiletismo e propor uma hipótese filogenética para *Leptodeira*, com base em caracteres moleculares, e consequentemente testar a validade dos grupos morfológicos propostos por Duellman (1958); e o Capítulo 2 intitulado “Taxonomia das espécies do clado do Sul do complexo *Leptodeira annulata/septentrionalis* (Serpentes, Dipsadidae)” teve como objetivo revisar taxonomicamente o clado sul-americano *L. annulata/septentrionalis* (*L. a. annulata*, *L. a. ashmeadi*, *L. a. pulchriceps*, *L. bakeri*, *L. septentrionalis larcorum* e *L. s. ornata*) proposto por Daza *et al.* (2009) e recuperados no Capítulo 1, redescrivendo os táxons e descrevendo novos táxons, quando necessário. Os capítulos foram apresentados na forma de artigos e serão submetidos para a revista Zootaxa. Para facilitar a leitura as figuras permaneceram no corpo do texto. No apêndice 1 foi incluído um manuscrito, submetido à Zootaxa, intitulado “The real identity of *Leptodira nycthemera* Werner, 1901, of Ecuador, a synonym of *Oxyrhopus petolarius* (Linnaeus, 1758) (Serpentes, Dipsadidae)”.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amaral, A. 1929. Estudos sobre ophidios neotropicos, XVIII. Lista remissiva dos ophidios da região neotropical. *Memórias do Instituto Butantan* 4:129–271.
- Barbour, T. & Amaral, A. 1927. Studies on African Ophidia. *Bulletin of the Antivenin Institute of America* 1:25–27.
- Boulenger, G. A. 1896. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). London. 2:1–382, fig. 1–25, pls 1–20.
- Bocourt, M. F. 1884. Note sur quelques ophidiens nouveaux, provenant de l'Amerique intertropicale. *Bulletin de la Société Philomatique de Paris* 8: 133–142.
- Cadle, J. E. 1984a. Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes: I. South American xenodontines. *Herpetologica* 40:8–20.
- Cadle, J. E. 1984b. Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes: II. Central American xenodontines. *Herpetologica* 40:21–30.
- Cadle, J. E. 1985. The Neotropical colubrid snake fauna (Serpentes: Colubridae): Lineage components and biogeography. *Systematic Zoology* 34:1–20.
- Cope, E. D. 1866. Fourth contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 18:123–132.
- Cope, E. D. 1868. Sixth contribution to the herpetology of Tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 20:305–313.
- Cope, E. D. 1871. Ninth contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 23:200–224.
- Cope, E. D. 1874. Description of some species of reptiles obtained by Dr. John F. Bransford, Assistant Surgeon United State Navy, while attached to the Nicaraguan surveying expedition in 1873. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 26:64–72.

- Cope, E. D. 1875. On the Batrachia and Reptilia of Costa Rica. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*.8:93–157.
- Cope, E. D. 1886. Reptiles with descriptions of new species *In*: Ferrari-Perez: Catalogue of animals collected by the geographical and exploring commission of the Republic of Mexico, pp. 125–199 [Part III. Reptiles and Amphibians]. *Proceedings of the United States National Museum* 9:182–199.
- Cope, E. D. 1887a. Synopsis of the Batrachia and Reptilia obtained by H. H. Smith in the Province of Mato Grosso, Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society* 24:44–60.
- Cope, E. D. 1887b. Catalogue of batrachians and reptiles of Central America and Mexico. *Bulletin of the United States National Museum* 32:1–98.
- Cope, E. D. 1891. A critical review of the characters and variations of the snakes of North America. *Proceedings of the American Philosophical Society* 16:589–694.
- Cope, E. D. 1893. Prodromus of a new system of the non-venomous snakes. *American Naturalist* 27:477–483.
- Daza J. M.; Smith, E. N.; Paez, V. P. & Parkinson, C. L. 2009. Complex evolution in the Neotropics: the origin and diversification of the widespread genus *Leptodeira* (Serpentes: Colubridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53:653–667.
- Dowling, H. G. & Duellman, W. E. 1978. *Systematic herpetology: A synopsis of families and higher categories*. HISS Publications, New York.
- Dowling, H. G.; Highton, R.; Maha, G. C. & Maxon L. R. 1983. Biochemical evaluation of colubrid snakes phylogeny. *Journal Morphology* 201:309–329.
- Dowling, H. G. & Jenner, J. V. 1987. Taxonomy of American xenodontine snakes. II. The status and relationships of *Pseudoleptodeira*. *Herpetologica* 43:190–200.

- Duellman, W. E. 1958. A monographic study of the colubrid snake genus *Leptodeira*. *Bulletin of American Museum of Natural History* 114:1–152.
- Duellman, W. E. 1958a. Systematic status of the colubrid snake, *Leptodeira discolor* Günther. *University Kansas Publications of Museum of Natural History* 11:1–9.
- Duellman, W. E. 1966. Remarks on the systematic status of certain Mexican snakes of the genus *Leptodeira*. *Herpetologica* 22:97–106.
- Dunn, E. M. 1936. Notes on North American *Leptodeira*. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 22:689–698.
- Fernandes, R. 1995. The phylogeny of dipsadine snakes. Unpublished PhD Dissertation, University of Texas.
- Ferrarezzi, H. 1994. Uma sinopse dos gêneros e classificação das serpentes (Squamata) II. Família Colubridae. In: Nascimento, L.B.; Bernardes, A. T. & Cotta, G.A. (Eds.), *Herpetologia no Brasil*, I. PUC- MG; Fundação Biodiversitas e Fundação Ezequiel Dias, Belo Horizonte, p.81–91.
- Fitzinger, L. J. 1826. Neue classification der reptilien nach ihren natürlichen verwandtschaften. Nebst einer verwandtschafts-tafel und einem verzeichnisse der reptilien-sammlung des K. K. zoologischen museum's zu Wien, p. 1-67.
- Fitzinger, L. J. 1843. *Systerma Reptilium*. Fasciculus primus. Amblyglossae. Vienna.
- Griffin, L. E. 1917. *Leptodeira albofusca* (Lacépède) a synonym of *Leptodeira annulata* (Linnaeus). *Annals of the Carnegie Museum* 11:321–326.
- Günther, A. 1868. Sixth account of new species of snakes in the collection of the British Museum. *Ann. Mag. nat. Hist.* (4) 1: 413-429.
- Günther, A. 1858. *Catalogue of the colubrine snakes in the collection of the British Museum*. Taylor and Francis, London. 281 pp.

- Günther, A. 1872. Seventh account of new species of snakes in the collection of the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History* 9:13–37.
- Günther, A. (1885-1902). *Biologia Centrali-Americana. Reptilia and Batrachia*. London, pp. xx + 1-326, pls. 1-76.
- Günther, A. 1895. *Reptilia and Batrachia: Biologia Centrali-Americana*. Taylor and Francis, London, UK.
- Hallowell, E. 1845. Description of reptiles from South America, supposed to be new. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 2:241–250.
- Hallowell, E. 1861. Report upon the Reptilia of the North Pacific Exploring Expedition, under command of Capt. John Rogers, U.S.N. *Proc. Acad. Nat. Sci. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* (1860):480–509.
- Hoffstetter, R. 1939. Contribution à l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'ostéologie des ophidiens. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 15:1–78.
- Jan, G. 1863. Prodrómo della Iconografia Generale degli ofidi. Direttore del cívico Musco di Sloria Naturale a Mitano. II Parte. VI Grupo, Coronellidae. Modena.
- Jenner, J. V. 1983. Allocation of genera (Table X). *In*: Dowling, H. G.; Highton, R.; Maha, G. C.; Maxson, L. R. (Eds). Biochemical evaluation of colubrid snake phylogeny. *Journal of Zoology*, London 201:309–329.
- Jenner, J. V. & Dowling, H. G. 1985. Taxonomy of American xenodontine snakes: the tribe Pseudoboini. *Herpetologica* 41:161–172.
- Kennicott, R. (1859) *Dipsas septentrionalis* *In*: Baird, S.F. Reptiles of the Boundary United States and Mexican Boundary Survey under the Order of Lieut. Col. W. H. Emory, Major First Cavalry, and United States Commisioner. 2, Rept. Pt.2. Department of the Interior, Washington, p.16.

- Kraus, F. & Brown, W. M. 1998. Phylogenetic relationships of colubroid snakes based on mitochondrial DNA sequences. *Zoological Journal of the Linnaean Society* 122:455–487.
- Lacépède, B. G. E. L. 1789. *Histoire naturelle des quadrupèdes ovipares et des serpents*. Vol. 2, pp. i-xx, 1–527, pls. 1–22.
- Lacépède, B. G. E. L. 1803. *Histoire naturelle des poisons*. Tomo 5. Chez Plassan, Imprimeur-Libraire, Paris.
- Lee, M. S. Y. & Scanlon, J. D. 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. *Biological Reviews* 77:333–401.
- Lee, M. S. Y.; Hugall, A. F.; Lawson, R. & Scanlon, J. D. 2007. Phylogeny of snakes (Serpentes): combining morphological and molecular data in likelihood, Bayesian and parsimony analyses. *Systematics and Biodiversity* 5:371–389.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae*. Editio decima, reformata. Stockholm, vol.I, pp. i-ii, 1–824.
- Mijares-Urritia, A.; Markezich, A. L.; & Arends A. 1995. Hallazgo de *Leptodeira bakeri* Tuthven (Serpentes: Colubridae) en La Península de Paraguaná, Noroeste de Venezuela; con comentarios diagnósticos y biológicos. *Caribbean Journal of Sciences* 31:77–82.
- Mulcahy, D. G. 2007. Molecular systematics of Neotropical cat-eyed snakes: a test of the monophyly of Leptodeirini (Colubridae: Dipsadinae) with implications for character evolution and biogeography. *Biological Journal of the Linnean Society* 92:483–500.
- Mulcahy, D. G. 2008. Phylogeography and species boundaries of the western North American Night snake (*Hypsiglena torquata*): Revisiting the subspecies concept. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46:1095–1115.
- Mulcahy, D. G., Beckstead, T. H. & Sites, J. W. 2011. Molecular systematics of the Leptodeirini (Colubroidea: Dipsadidae) revisited: Species-tree analyses and multi-locus data. *Copeia* 2011:407–417.

- Myers, C. W. 1974. The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of New World snakes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 153:1–262.
- Myers, C. W. & Cadle, J. E. 1994. A new genus for South American snakes related to *Rhadinaea obtusa* (Colubridae) and resurrection of *Taeniophallus* Cope for the ‘*Rhadinaea*’ *brevirostris* group. *American Museum Novitates* 2102:1–33.
- Myers, C. W. 2011. A new genus and new tribe for *Enicognatus melanauchen* Jan, 1863, a neglected South American snake (Colubridae: Xenodontinae), with taxonomic notes on some Dipsadinae. *American Museum Novitates* 3715:1–33.
- Peters, J. A. 1960. The snakes of the subfamily Dipsadinae. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* 114:1–224, pls.1–8.
- Peters, W. 1867. Mittheilung uiber neue Amphibien und Fische des Kgl. zoologischen Museums. *Monatsber. Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 1866:86–96.
- Pinou, T.; Vicário, S.; Marschner, M. & Caccone, A. 2004. Relict snakes of North America and their relationships within Caenophidia, using likelihood-based Bayesian methods on mitochondrial sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32:563–574.
- Pyron, R. A.; Burbrink, F. T.; Colli, G. R.; Oca, A. N. M.; Vitt, L. J.; Kuczynski, C. A. & Wiens, J. J. 2011. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58:329–342.
- Reyes-Velasco, J. & Mulcahy, D. G. 2010. Additional taxonomic remarks on the genus *Pseudoleptodeira* (Serpentes: Colubridae) and the phylogenetic placement of “*P. uribei*”. *Herpetologica* 66:99–110.
- Ruthven, A. G. 1936. *Leptodeira bakeri*, new species. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 330:1–2.

- Savage, J. M. 2002. *The amphibians and reptiles of Costa Rica*. Chicago, IL: The University Chicago Press.
- Sauvage, H. E. 1884. Sur quelques reptiles de la collection du Museum d'Histoire Naturelle. *Bulletin de la Société Philomatique de Paris* 8:142–147.
- Schlegel, H. 1837. Essai sur la Physionomie des Serpens. Partie Descriptive. Amsterdam. 606.
- Schmidt, K. P. & Walker, W. F. 1943. Snakes of the Peruvian coastal region. *Fieldiana, Zoology* 24:297–324.
- Shannon, F. A. & Humphrey, F. L. 1963. Remarks on *Leptodeira* and *Pseudoleptodeira* from the West coast of Mexico. *Herpetologica* 19:262–269.
- Sheil C. A. & Grant, T. 2001. A new species of colubrid snakes (*Synophis*) from Western colombia. *Journal of Herpetology* 35:204–209.
- Shreve, B. 1947. On Venezuelan reptiles and amphibians collected by H. G. Kluger. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 39:521–537.
- Slowinski, J. B. & Lawson, R. 2002. Snake phylogeny: evidence from nuclear and mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 24:194–202.
- Smith, H. M., Smith, R. B. & Sawin, H. L. 1977. A summary of snake classification (Reptilia, Serpentes). *Journal of Herpetology* 11:115–121.
- Tanner, W.W. 1944. A taxonomic study of the genus *Hypsiglena*. *Great Basin Naturalist* 5:25–92.
- Taylor, E. H. 1938a. Notes on the Mexican snakes of the genus *Leptodeira*, with a proposal of a new snake genus, *Pseudoleptodeira*. *University of Kansas Science Bulletin* 25:315–355.
- Taylor, E. H. 1938b. On Mexican snakes of the genera *Trimorphodon* and *Hypsiglena*. *University of Kansas Science Bulletin* 25:357–383.
- Uetz, P. 2014. The EMBL Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, acessado 20 de julho de 2014.

- Vidal, N. & Hedges, S. B. 2002. Higher-level relationships of snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. *Comptes Rendus Biologies* 325:977–985.
- Vidal, N. & Hedges, S. B. 2009. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. *Comptes Rendus Biologies* 332:129–139.
- Vidal, N.; Kindl, S. G.; Wong, A. & Hedges, S. B. 2000. Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 14:389–402.
- Vidal, N.; Delmas, A. S.; David, P.; Cruaud, C.; Couloux, A. & Hedges, S. B. 2007. The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies* 330:182–187.
- Vidal, N.; Dewynter, M & Gower, D. J. 2010. Dissecting the major American snake radiation: A molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). *Comptes Rendus Biologies* 333:48–55.
- Zaher, H. 1999. Hemipenal 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, F. G.; Cadle, J. E.; Murphy, R. W.; Moura-Leite, J. C. & Bonatto, S. L. 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, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo* 49:1–153.
- Zaher, H.; Oliveira, L. de, Grazziotin, F. G.; Campagner, M.; Jared, C., Antoniazzi, M. M. & Prudente, A. L. 2014. Consuming viscous prey: a novel protein-secreting delivery system in Neotropical snail-eating snakes. *BMC Evolutionary Biology* 14:58

Werner F. 1901. Ueber Reptilien und Batrachier aus Ecuador und Neu-Guinea.

Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien 51:593–614.

Werner, F. 1913 [1912]. Neue oder seltene Reptilien und Frösche des Naturhistorischen

Museums in Hamburg. *Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten* 30:1–

51.

CAPÍTULO 1

Análise filogenética de *Leptodeira* Fitzinger 1843 (Serpentes, Dipsadidae)

Resumo

Leptodeira, com nove espécies, é um gênero amplamente distribuído ocorrendo desde áreas abertas até ambientes florestados da região Neotropical. Atualmente, são reconhecidos quatro grupos de espécies (*annulata*, *septentrionalis*, *nigrofasciata* e *punctata*), bom base em caracteres morfológicos externos. No entanto, estudos recentes com dados moleculares não reconhecem esses grupos de espécies, destacando o parafiletismo de *L. annulata* e *L. septentrionalis*, apresentando algumas subespécies posicionadas como grupos-irmãos e outras próximas de *L. bakeri* e *L. maculata*, formado, assim o complexo *L. annulata/septentrionalis*. Neste complexo foram recuperados dois clados, sendo um com táxons presentes no norte da América do Norte e norte da América Central e outro clado com táxons presentes do sul da América Central e toda América do Sul. Este estudo teve como objetivo testar o monofiletismo de *Leptodeira* e do clado Sul do complexo *L. annulata/septentrionalis*, bem como testar o monofiletismo dos grupos morfológicos tradicionalmente reconhecidos, incluindo as três populações do Brasil, historicamente consideradas distintas das demais populações de *L. annulata*. Utilizamos sequências de três genes mitocondriais (COXI, *cytb* e ND4) e dois nucleares (DNAH3 e NT3) de 118 espécimes e 215 sequências disponíveis no GenBank. No total foram utilizadas sequências de 337 amostras das nove espécies e de onze das 15 subespécies atualmente válidas. Nossos resultados recuperaram o monofiletismo de Imatodini e de *Leptodeira*, sendo *I. inornatus* como grupo-irmão de todos os demais Imantodini. Em nossas análises (Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana) o monofiletismo do clado do Sul do complexo *L. annulata/septentrionalis* foi recuperado, destacando os seguintes resultados: reconhecimento de *L. s. polysticta* como espécie-irmã de todas as demais do complexo; três clados em *L. s. ornata* foram recuperados sendo um clado para os vales interandinos da Colômbia, um clado para o litoral pacífico da Colômbia e Equador como irmão de *L. s. larcorum* e outro clado da América Central como irmão de todas as *L. annulata* da região cisandina; parafiletismo de *L. a. annulata* em relação as populações a oeste da Amazônia, no Equador; e *L. a. pulchriceps* como espécie-irmã do clado formado por *L. a. annulata* e do clado das áreas abertas do Brasil. Deste modo, a atual taxonomia de *Leptodeira*, deve ser totalmente revisada, porque além de não refletir as relações filogenéticas entre os táxons, também subestima a real diversidade do gênero.

Palavras-chave: Filogenia, Neotrópico, Imantodini.

Introdução

Diferentes hipóteses filogenéticas para *Leptodeira* Fitzinger 1843 foram propostas na tentativa de entender os padrões de diversificação deste grupo de serpentes Neotropical. Esse grupo teria se originado no México, desde o Mioceno, com pelo menos dois eventos de dispersão para a América do Sul logo após o fechamento do istmo do Panamá, no Plioceno Superior (Duellman 1958; Mulcahy 2007; Daza *et al.* 2009).

Leptodeira, até recentemente, era alocado, juntamente com *Imantodes*, *Eridiphas*, *Hypsiglena* e *Pseudoleptodeira*, na tribo Leptodeirini proposta na dissertação de Jennan V. Jenner (1981) e posteriormente apenas citada por Dowling *et al.* (1983). As espécies destes gêneros compartilham a presença de sulco espermático único, não bifurcado ou levemente bifurcado na extremidade distal do órgão, o que foi interpretado por Myers & Cadle (1994), como uma perda da sinapomorfia que relacionava estes gêneros aos Dipsadinae. Com exceção de *Leptodeira* e *Imantodes*, todos os demais gêneros ocorrem exclusivamente na América Central, no México e extremo Sul dos Estados Unidos (Ferrarezi 1994; Mulcahy 2007, 2008). Esta hipótese foi inicialmente suportada por dados de similaridade imunológica (Cadle 1984), adicionados à caracteres morfológicos (Dowling & Jenner 1987).

Os recentes trabalhos moleculares, não recuperaram o monofiletismo de Leptodeirini. Mulcahy (2007), com base em DNA mitocondrial, propôs as “night-snakes” (*Hypsiglena-Eridiphas*) *Pseudoleptodeira*) como clado mais próximo ao clado composto por *Cryophis* e “goo-eaters” (*Atractus*, *Sibon* e *Dipsas*), e que clado *Leptodeira* e *Imantodes* não estaria relacionado diretamente as “night-snakes”, e portanto, a tribo não seria monofilética (Mulcahy 2007). Posteriormente, Daza *et al.* (2009) reforçaram a relação de *Leptodeira* e *Imantodes*, assim como as recentes análises de Zaher *et al.* (2009), Pyron *et al.* (2011) e Mulcahy *et al.* (2011). Vidal *et al.* (2010) obtiveram *Nothopsis* como grupo-irmão de *Leptodeira*, formando um clado com *Imantodes*, embora o ramo *Leptodeira-Nothopsis* não

apresente nenhum suporte estatístico, levando os autores a alocar *Nothopsis* formalmente na tribo Leptodeirini.

Recentemente, Myers (2011) erigiu Imantodini para incluir apenas *Leptodeira* e *Imantodes*, uma hipótese sugerida por Mulcahy (2007, 2011), destacando que o nome Leptodeirini era nomenclaturalmente indisponível e, portanto inválido, pois não cumpre os pré-requisitos do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

A relação *Nothopsis–Leptodeira* também foi recuperada por Grazziotin *et al.* (2012), assim como, *Imantodes–Trimetopon*, contudo, estes clados tiveram baixos suportes estatísticos, levando os autores a seguir a proposta de Zaher (1999), Zaher *et al.* (2009) e Mulcahy *et al.* (2011), alocando *Nothopsis* e *Trimetopon* em Dipsadinae *incertae sedis*. Pyron *et al.* (2013) não obtiveram resultados similares, sendo *Nothopsis* mais basal dentro dos Dipsadidae e *Trimetopon* grupo-irmão de *Pseudoleptodeira*. Recentemente, Zaher *et al.* (2014), recuperaram a relação *Nothopsis–Leptodeira* e o posicionamento de *Trimetopon* como grupo irmão de *Pseudoleptodeira*.

O primeiro estudo taxonômico abrangente de *Leptodeira* foi realizado por Duellman (1958), que reconheceu quatro grupos de espécies e uma espécie *incertae sedis*, *Leptodeira discolor*, posteriormente realocada em *Tantalophis* (Duellman 1958a). A organização dos grupos propostos por Duellman (1958) teve uma base morfológica e são ainda aceitos por vários autores: grupo *annulata* com *L. annulata annulata* (Linnaeus 1758), *L. a. ashmeadi* (Hallowell 1845), *L. a. cussiliris* Duellman 1958, *L. a. pulchriceps* Duellman 1958, *L. a. rhombifera* Günther 1872, *L. bakeri* Ruthven 1936, *L. maculata* (Hallowell 1861), *L. frenata frenata* (Cope 1886), *L. f. malleisi* Dunn & Stuart 1935, *L. f. yucatanensis* (Cope 1866), *L. uribei* (Ramírez-Bautista & Smith 1992); grupo *septentrionalis* com *L. septentrionalis septentrionalis* (Kennicott 1859), *L. s. larcorum* Schmidt & Walker 1943, *L. s. ornata* (Bocourt 1884), *L. s. polysticta* Günther 1895, *L. splendida*, *L. s. splendida* Günther 1895, *L.*

s. bressoni Taylor 1938, *L. s. ehippiata* Smith & Tanner 1944; grupo *nigrofasciata* com apenas a espécie *L. nigrofasciata* Günther 1895; e grupo *punctata* com apenas *L. punctata* (Peters 1867) (Duellman 1958; Reyes-Velasco & Mulcahy 2010).

Mulcahy (2007) apontou *L. nigrofasciata* como espécie mais basal de *Leptodeira*, sendo *L. frenata* grupo-irmão das demais (*L. annulata annulata*, *L. a. ashmeadi*, *L. a. cussiliris*, *L. splendida*, *L. septentrionalis polysticta*, *L. s. ornata*, *L. punctata*), enquanto que, *L. punctata* e *L. splendida* formaram um clado com *L. annulata* e *L. septentrionalis*.

Daza *et al.* (2009) recuperaram o monofiletismo de *L. bakeri*, *L. frenata*, *L. maculata*, *L. nigrofasciata*, *L. punctata* e *L. splendida*, enquanto que, *L. annulata* e *L. septentrionalis* formaram agrupamentos parafiléticos. As subespécies de *L. annulata* e *L. septentrionalis* (exceto *L. a. rhombifera* e *L. s. polysticta*) também formaram agrupamentos parafiléticos com os clados das subespécies posicionados como grupos-irmãos. De acordo com os resultados de Daza *et al.* (2009) é possível reconhecer dois clados no complexo *L. annulata/septentrionalis*: um clado mais ao norte, ocorrendo no norte da América do Norte e norte da América Central (*L. s. polysticta* ((*L. rubricata*–*L. a. rhombifera*) ((*L. a. cussiliris*–*L. maculata*) *L. a. cussiliris*))); e o clado mais ao sul, presente no sul da América Central e toda América do Sul ((*L. s. ornata*–*L. a. annulata*) (*L. s. ornata* (*L. bakeri* (*L. a. ashmeadi*–*L. a. annulata*)))).

Neste trabalho, testamos o monofiletismo de *Leptodeira* e dos clados norte e sul do complexo *L. annulata/septentrionalis*, segundo a proposta de Daza *et al.* (2009), utilizando genes mitocondriais e nucleares. Testamos também os grupos morfológicos reconhecidos por Duellman (1958), *annulata*, *septentrionalis*, *nigrofasciata* e *punctata*, incluindo as três populações da costa do Brasil, consideradas distintas morfológicamente das demais populações de *L. annulata*.

Material e Métodos

Utilizamos amostras de tecidos de 118 espécimes de *Leptodeira*, das quais foram extraídas, amplificadas e sequenciadas amostras para cinco genes, sendo três mitocondriais (COX1-cytochrome c oxidase subunit I; *cytb*-cytochrome b; e ND4- NADH dehydrogenase subunit 4) e dois nucleares (DNAH3-dynein, axonemal, heavy chain 3; e NT3-neurotrophin 3), todos codificantes. Foram utilizadas 215 sequências disponíveis no GenBank, sendo uma de COX1, 88 de *cytb*, 18 de DNAH3, 94 de ND4 e 15 de NT3. Nossa amostra abrangeu todas as nove espécies e onze das 15 subespécies atualmente reconhecidas, sendo: grupo *annulata* - *L. annulata* (*L. a. annulata*, *L. a. ashmeadi*, *L. a. cussiliris*, *L. a. pulchriceps* e *L. a. rhombifera*), *L. bakeri*, *L. maculata*, *L. frenata* (*L. f. malleisi*), *L. uribei*; grupo *septentrionalis* - *L. septentrionalis* (*L. s. larcorum*, *L. s. ornata* e *L. s. polysticta*) e *L. splendida* (*L. s. bressoni* e *L. s. splendida*); grupo *nigrofasciata* - *L. nigrofasciata*; e grupo *punctata* - *L. punctata* (Apêndice 2).

O DNA foi extraído de escamas, fígado, músculo ou coração, utilizando o kit de extração comercial da Invitrogen, seguindo o protocolo do fabricante. Para a amplificação dos genes foram utilizados os seguintes primers: COX1, MLepF1.mod e COI_r928 (Hajibabaei *et al.* 2006); *cytb*, 703Botp.mod e MVZ16p.mod (Pook *et al.* 2000); DNAH3, DNAH f1 e DNAH r6 (Townsend *et al.* 2008); ND4, NAD4 e Leu (Arévalo *et al.* 1994); e NT3, NT3F3 e NT3R4 (Noonan & Chippindale 2006).

A reação de amplificação dos genes mitocondriais seguiu o protocolo: tampão de reação (X1), dNTPs (0,2 µM), MgCl₂ (2 µM), primer (25 µM), DNA (0.8 ng/µl), Trehalose (0,3%) e Taq DNA polimerase (0,0025 u/ml), com volume final da reação 10,0 µl. O programa de amplificação para PCR constou de 1 ciclo de 2 min a 94°C, 10 ciclos de 0,2 min a 94°C, 0,45 min a 60°C e 0,45 min a 72°C, 35 ciclos de 0,2 min a 94°C, 0,45 min a 54°C, 0,45 min a 72°C, 1 ciclo de 3 min a 72°C e mantido a 10°C. A reação de amplificação padrão

para genes nucleares seguiu o protocolo: tampão de reação (X1), dNTPs (0,2 μ M), $MgCl_2$ (2 μ M), primer (25 μ M), DNA (0.8 ng/ μ l), Trehalose (0,2%) e Taq DNA polimerase (0,0025 u/ml), com volume final da reação 10,0 μ l. O programa de amplificação para PCR constou de 1 ciclo de 2 min a 94°C, 10 ciclos de 0,2 min a 94°C, 0,45 min a 60°C e 0,45 min a 72°C, 35 ciclos de 0,2 min a 94°C, 0,45 min a 54°C, 0,45 min a 72°C, 1 ciclo de 3 min a 72°C e mantido a 10°C.

Os genes foram sequenciados para ambas as fitas em sequenciador automático. A PCR teve um volume final de 10 μ l, contendo 0,5–3 μ l de DNA diluído, tampão 1X (Invitrogen), 1,5–2,5 mM de $MgCl_2$, 200 μ M para cada dNTP; 0,2 μ M do primer reverso e do primer M13 fluorescente, 0,0133 μ M do primer forward com cauda M13 e 0,5 U de DNA Polimerase Taq Platinum (Invitrogen). A desnaturação do DNA foi composta por diversos ciclos e temperaturas: se iniciando com 10 ciclos a 94°C por 45 segundos, mais 45 segundos a 60–51°C (dependendo do conjunto de primers), 72°C por 90 segundos, 30 ciclos a 94°C por 45 segundos, 50°C por 45 segundos, 72°C por 90 segundos e uma extensão final de 30 minutos ainda a 72°C.

Todas as sequências foram montadas, editadas e alinhadas utilizando o programa Geneious v. 5.3 (Drummond *et al.* 2009). Para o alinhamento foi utilizado o método de múltiplo alinhamento MAFFT (Kato *et al.* 2002) v7.017. Para verificar o melhor modelo evolutivo para as sequências foi utilizado o programa PartitionFinder v 1.1.1 (Lanfear *et al.* 2012). Para a seleção do modelo foi utilizado o critério BIC e foram analisadas todas as possíveis partições.

As análises de Máxima Verossimilhança (MV) e Inferência Bayesiana (IB) foram realizadas no Portal CIPRES (Miller *et al.* 2010), utilizando os programas RAxML 7.2 (Stamatakis 20010) e MrBayes 3.2. (Ronquist *et al.* 2012). Para obtenção da melhor árvore foram realizadas 100 buscas independente e verificados a similaridade dos valores de

likelihood, evitando desta forma, a utilização de árvores sub-ótimas. Para o suporte estatístico dos clados foram realizados 2000 bootstraps não-paramétricos pseudoreplicantes, utilizando, em seguida, a função *drawing bipartition* para verificar o suporte de cada clado obtido na melhor árvore. Valores maiores que 70% de bootstrap foram considerados bem suportados (Hillis & Bull 1993).

Para a Inferência Bayesiana foram utilizadas três corridas independentes com quatro cadeias cada, por 10 milhões de gerações. Os parâmetros das cadeias foram amostrados a cada 1.000 gerações e as primeiras 1.000 árvores de cada corrida foram descartadas como *burn-in*, após verificação prévia das corridas com o auxílio do programa Tracer 1.5 (Rambaut & Drummond 2009).

O grupo externo foi definido com base nas análises de Daza *et al.* (2009). Sequências adicionais de *Imantodes* utilizadas por Torres-Carvajal *et al.* (2012) foram utilizadas nas nossas análises afim de verificar o monofiletismo do gênero-irmão de *Leptodeira* e da tribo Imantodini, sendo utilizadas todas sequências disponíveis no GenBank (Apêndice 4).

Resultados

Foram utilizadas sequências de 337 espécimes (Apêndice 2), com comprimento total de 3.311 pb, sendo 1.266 pb de DNA nuclear (DNAH3= 745 pb; NT3= 521 pb) e 2.045 pb mitocondriais (COX1= 655 pb; *cytb*= 712pb; ND4= 678pb). A topologia da Análise de Máxima Verossimilhança (MV) diferiu pouco da Inferência Bayesiana (IB), em ambos os casos não houve suporte estatístico para as diferenças observadas (Fig. 1). Apenas a melhor árvore de Máxima Verossimilhança ($-\ln L = 41616,274928$) será apresentada, por acreditarmos que a topologia obtida nesta análise é mais conservadora quanto a estimativa de parâmetros que extrapolam a evidência (sequências) e os modelos de evolução nucleotídica. Essa menor dependência de parâmetros definidos *a priori* aumenta o poder explicativo da análise quando

comparada às Análises Bayesianas. Alguns clados foram numerados para facilitar a descrição e a compreensão das relações entre eles.

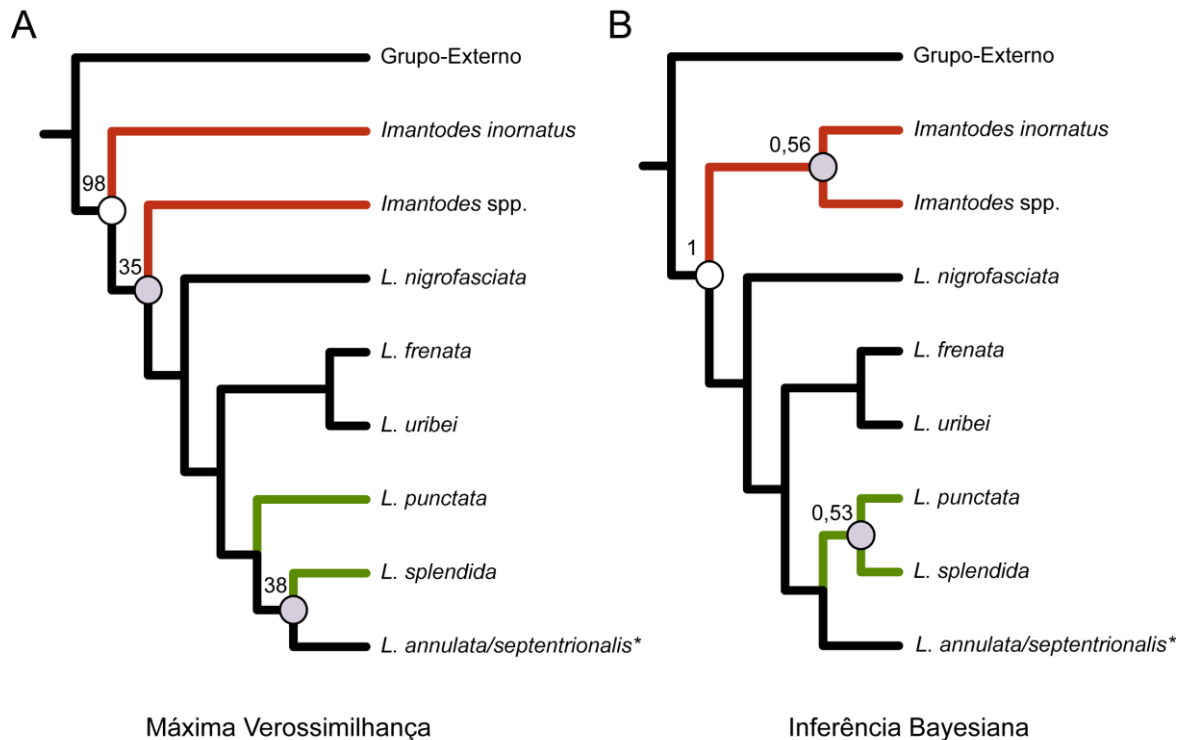


Figura 1. Comparação das principais diferenças entre as topologias obtidas na Análise de Máxima Verossimilhança (MV) e Inferência Bayesiana (IB). Os nós brancos destacam a tribo Imantodini, nós cinzas destacam as diferenças nas relações obtidas nas duas análises. Número acima dos nós em MV são os valores de bootstraps e em IB as probabilidades *a posteriore*.

Nos resultados dos dados concatenados obtivemos o monofilestimo de Imantodini (bootstrap= 98%; PP= 1; Fig. 2), com *Leptodeira* como grupo monofilético (77%; 0,97) e *Imantodes* como parafilético na MV e monofilético na IB, com um baixo apoio nas duas análises. *Imantodes inornatus* aparece como grupo-irmão do clado formado pelas demais *Imantodes* e por *Leptodeira* na MV (35%) e como grupo-irmão das demais *Imantodes* na IB (PP= 0,56), não sendo possível determinar sua relação com os dois gêneros (Fig. 2). Existe uma ambiguidade entre as análises MV e IB com relação ao clado formado pelas demais espécies de *Imantodes*, não o seu monofiletismo recuperado apenas na IB (0,94). Outro

resultado observado para as espécies de *Imantodes* foi o parafiletismo de *I. gemministratus*, com espécimes do México formando um clado com *I. chocoensis* e *I. lentiferus* (74%; 0,85) e com espécimes da Guatemala mais relacionados à *I. cenchoa* (47%; 0,73).

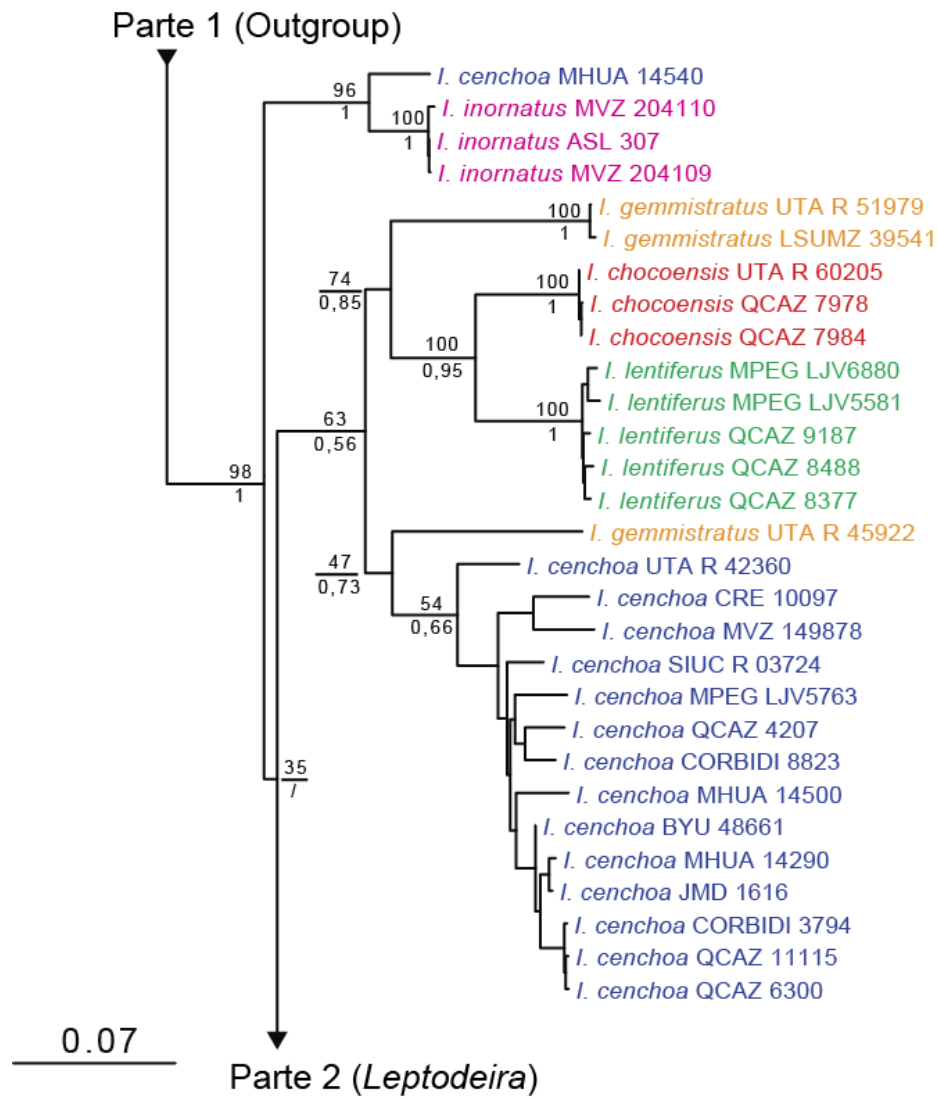


Figura 2. Relação filogenética das espécies de *Imantodes* obtida da Análise de Máxima Verossimilhança utilizando os dados concatenados (3.311 pb) dos genes mitocondriais (COX I, *cyt-b*, ND4) e nucleares (DNAH3 e NT3). Número acima dos nós são valores os bootstraps e embaixo a probabilidade a *posteriore*.

A primeira divergência dos clados de *Leptodeira* ocorreu com o clado 1 formado por *L. nigrofasciata* do México e da Costa Rica (99%; 1) (89%; 0,97; Fig. 3). Em seguida, ocorre a divergência do clado formado por *L. frenata* e *L. uribei* (100%; 1) e do clado 2 formado pelas demais espécies de *Leptodeira*, para o qual foi obtido alto suporte estatístico somente na IB (0,97) (69% na MV).

O clado 2 é formado por *L. punctata* (100%; 1), *L. splendida splendida* + *L. s. bressoni* (100%; 1) e o clado 3 (95%; 1) composto pelo complexo *annulata/septentrionalis* (*sensu* Daza *et al.* 2009). As relações entre *L. punctata*, *L. splendida* e o clado 3 não foram recuperadas nas duas análises realizadas (Fig. 1 e 3).

No complexo *L. annulata/septentrionalis*, *L. septentrionalis polysticta* (99%; 1) aparece como clado-irmão dos demais táxons do complexo (clado 4). O clado 4 é composto por dois clados bem suportados em ambas as análises, um com espécies e subespécies com distribuição mais ao norte, do México até o norte do Panamá (clado 5; 100%; 1), e outro clado com distribuição mais ao sul, ocorrendo do sul do Panamá até a Argentina (clado 6; 96%; 1). O clado 5 é composto por *L. annulata cussiliris* + *L. maculata* (100%; 1) e por *L. annulata rhombifera* (100%; 1). O monofiletismo de *L. a. cussiliris* e *L. maculata* não foram recuperadas nas duas análises, com espécimes de *L. a. cussiliris* posicionados dentro do clado formado por espécimes de *L. maculata*. O espécime CTMZ 11812 de Chiriqui, Panamá, embora inicialmente identificado como *L. annulata rhombifera*, apresenta uma grande divergência genética (22,99%, distância não corrigida) em relação as demais *L. a. rhombifera* (100%; 1). Sua relação com os demais espécimes de *L. a. rhombifera* não apresenta suporte estatístico, em ambas as análises (69%; 0,86). O espécime de *L. rubricata* posicionou-se dentro do clado de *L. a. rhombifera* (Fig.3).

O clado 6 é formado por dois clados menores, um com as espécies e subespécies presentes mais ao norte da América do Sul e região transandina (clado 7; 99%; 1), e o outro

clado formado pelas subespécies presentes na América Central e na maior parte da América do Sul cisandina (clado 8; 88%; 0,97), ambos os clados com grande apoio estatístico (Fig. 4).

No clado 7, espécimes de *L. annulata* de Roraima no Brasil e de Meta na Colômbia estão próximos de *L. annulata ashmeadi* (100%; 1), tendo como clado-irmão *L. bakeri*. O parafiletismo de *L. septentrionalis ornata* foi observado para espécimes da América do Sul, com um clado formado por espécimes da região central da Colômbia, Vale do Cauca e Magdalena (100%; 1) e outro formado por espécimes de *L. s. ornata* do Equador e *L. septentrionalis larcorum* (88%; 0,98).

O clado 8 é composto por espécimes de *L. septentrionalis ornata* da Costa Rica e Panamá e pelo clado formado por *L. annulata annulata* e *L. annulata pulchriceps*, com apoio estatístico (88%; 0,97). Os espécimes de *L. a. annulata* de Sucumbíos, Equador aparece com clado-irmão de *L. a. pulchriceps* e das demais populações de *L. a. annulata* (*sensu* Duellman, 1958) (Fig. 5). Entre as populações de *L. annulata* mais derivadas estão os clados com espécimes de áreas abertas (Cerrado e Caatinga) (69%; 1) e espécimes de ambientes florestais da Amazônia, Mata Atlântica, de Brejos de Altitude e áreas ecotonais nas regiões Centro-Oeste e Nordeste do Brasil (78%;1).

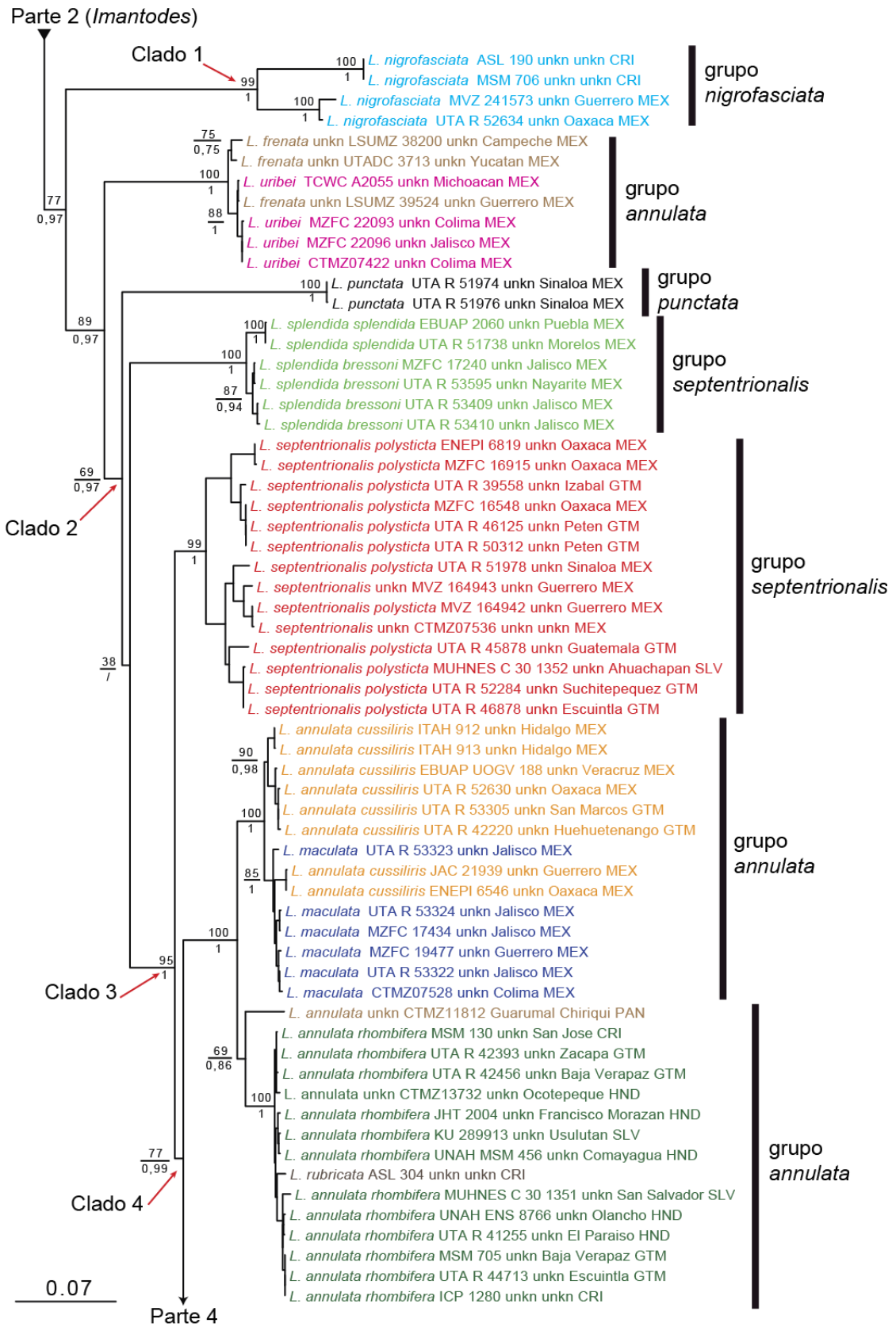


Figura 3. Relação filogenética das espécies de *Leptodeira* obtida da Análise de Máxima Verossimilhança utilizando os dados concatenados (3.311 pb) dos genes mitocondriais (COX

I, *cytb*, ND4) e nucleares (DNAH3 e NT3) e os grupos ao qual pertencem. Número acima dos nós são os valores de bootstrap, embaixo a probabilidade a *posteriore*. “/” o clado não foi recuperado na topologia. Apenas os valores dos principais nós foram referidos.

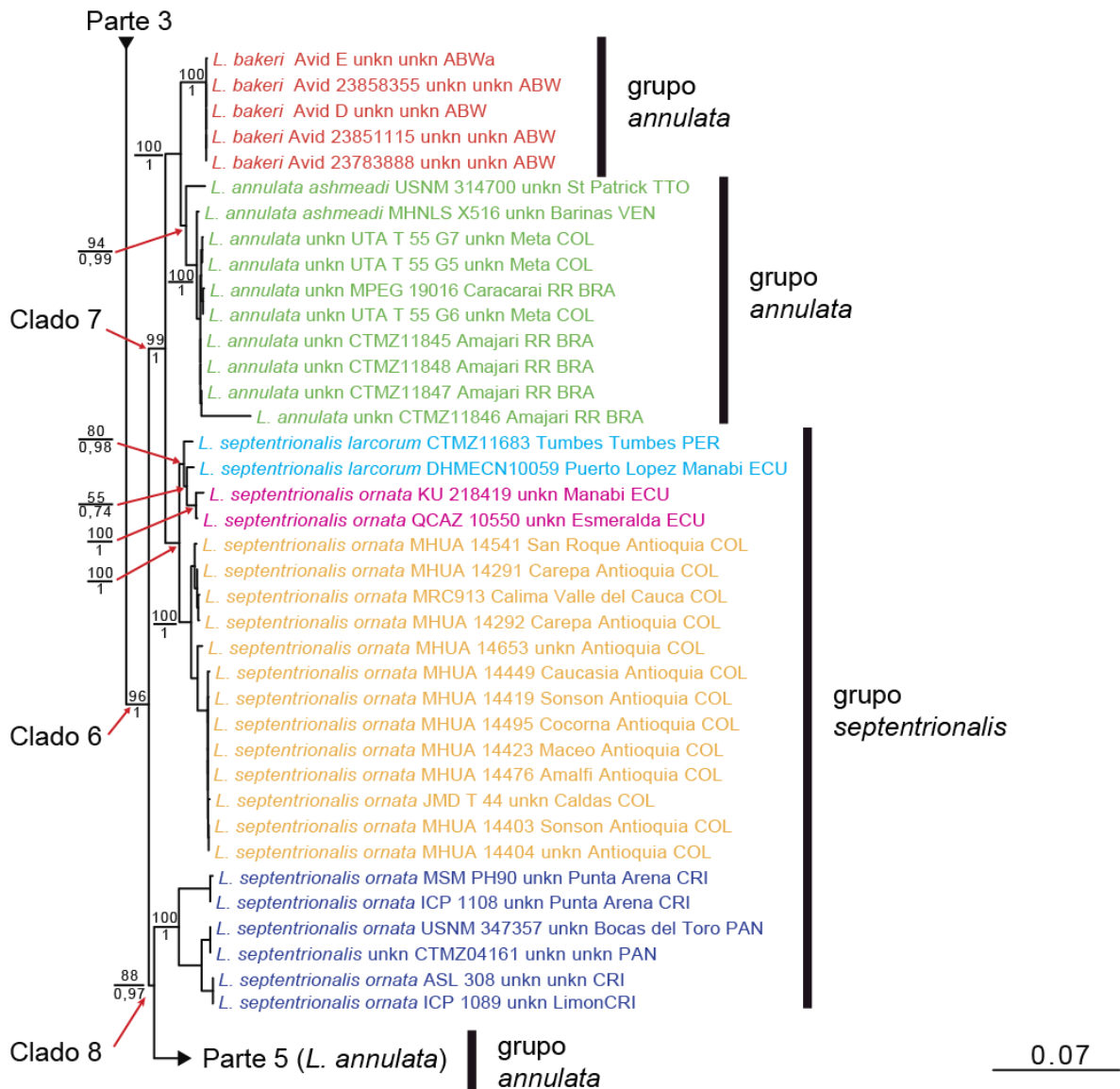


Figura 4. Relação filogenética das espécies de *Leptodeira* obtida da Análise de Máxima Verossimilhança utilizando os dados concatenados (3.311 pb) dos genes mitocondriais (COX I, *cytb*, ND4) e nucleares (DNAH3 e NT3) e os grupos ao qual pertencem. Número acima dos nós são os valores de bootstrap, embaixo a probabilidade a *posteriore*. “/” o clado não foi recuperado na topologia. Apenas os valores dos principais nós foram referidos.



Figura 5. Relação filogenética das espécies de *Leptodeira* obtida da Análise de Máxima Verossimilhança utilizando os dados concatenados (3.311 pb) dos genes mitocondriais (COX I, *cytb*, ND4) e nucleares (DNAH3 e NT3) e os grupos ao qual pertencem. Número acima dos

nós são os valores de bootstrap, embaixo a probabilidade a *posteriore*. “/” o clado não foi recuperado na topologia. Apenas os valores dos principais nós foram referidos.* espécimes de Mata Atlântica ou Brejos de Altitude, # espécimes de regiões de Ecótono. Apenas os valores dos principais nós foram referidos.

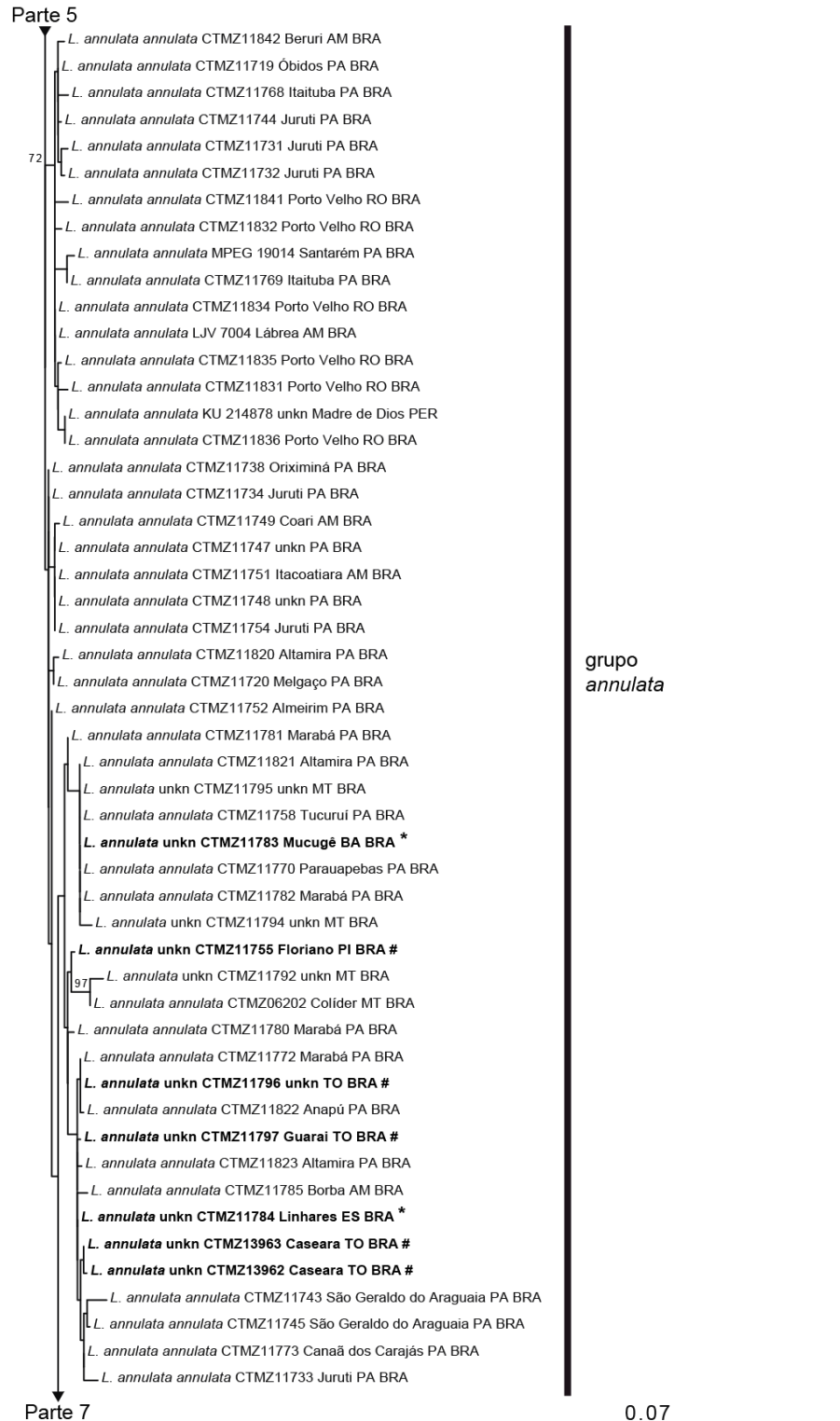


Figura 5. Continuação.

Parte 8

- L. annulata unkn CTMZ11802 Estreito MA BRA #**
- L. annulata annulata CTMZ11763 Marabá PA BRA
- L. annulata annulata CTMZ11765 São Félix do Xingú PA BRA
- L. annulata unkn CTMZ11789 Trancoso BA BRA ***
- L. annulata annulata CTMZ11746 Garrafão do Norte PA BRA
- L. annulata annulata CTMZ11761 Itaituba PA BRA
- L. annulata unkn CTMZ11800 unkn TO BRA #**
- L. annulata annulata CTMZ11788 Nova Olinda do Norte AM BRA
- L. annulata annulata CTMZ11827 Porto Velho RO BRA
- L. annulata annulata CTMZ11766 Nova Olinda do Norte AM BRA
- L. annulata annulata CTMZ11825 Porto Velho RO BRA
- L. annulata annulata CTMZ11742 São Geraldo do Araguaia PA BRA
- L. annulata unkn CTMZ11775 Paranã TO BRA #**
- L. annulata annulata CTMZ11767 Rurópolis PA BRA
- L. annulata annulata CTMZ11764 Manoel Urbano AC BRA
- L. annulata annulata CTMZ11787 Borba AM BRA
- L. annulata unkn CTMZ11801 Filadélfia TO BRA #**
- L. annulata annulata CTMZ11826 Porto Velho RO BRA
- L. annulata annulata CTMZ11824 Porto Velho RO BRA
- L. annulata annulata CTMZ11757 Senador José Porfírio PA BRA
- L. annulata annulata CTMZ11759 Barcarena PA BRA
- L. annulata annulata CTMZ11760 Barcarena PA BRA
- L. annulata annulata CTMZ11771 Ferreira Gomes AP BRA
- L. annulata annulata CTMZ11750 São Félix do Xingú PA BRA
- L. annulata annulata CTMZ11828 Porto Velho RO BRA
- L. annulata annulata CTMZ11762 Marabá PA BRA
- L. annulata unkn CTMZ11798 São Salvador TO BRA #**
- L. annulata unkn CTMZ11786 Linhares ES BRA *
- L. annulata unkn CTMZ11777 Palmas TO BRA #**
- L. annulata unkn CTMZ11778 Camacan BA BRA *
- L. annulata unkn CTMZ11790 Camacan BA BRA *

grupo
annulata

0.07

Figura 5. Continuação.

Discussão

Nas nossas análises, o monofiletismo de Imatodini foi recuperado, com forte apoio estatístico do clado, assim como nas propostas de Mulcahy (2007), Daza *et al.* (2009), Zaher *et al.* (2009), Mulcahy *et al.* (2011), Pyron *et al.* (2011, 2013) e Zaher *et al.* (2014). O monofiletismo de *Imantodes* não foi recuperado na MV, apresentando *I. inornatus* posição indefinida. Na proposta de Mulcahy *et al.* (2011), com os dados combinados dos genes mitocondriais e nucleares, *I. inornatus* apareceu como grupo-irmão de todos os demais Imatodini na IB (apoio de 0,95). Da mesma forma, Zaher *et al.* (2014) obtiveram essa topologia, mas sem suporte estatístico. Torres-Carvajal *et al.* (2012) obtiveram um grande apoio estatístico para *I. inornatus* como grupo-irmão dos demais *Imantodes*, embora não tenham testado o monofiletismo do gênero devido à pouca quantidade de táxons amostrados. Estes autores sugeriram que *I. inornatus* poderia ser um clado distinto de *Imantodes*, por apresentar vários caracteres morfológicos distintos.

De fato *Imantodes inornatus* pode ser facilmente diferenciadas das demais *Imantodes*, pelos seguintes caracteres morfológicos e comportamentais: padrão de desenho composto por pequenos pontos ou salpicado, as vezes formando finas bandas, com menos de uma escama de comprimento; fileira vertebral aumentada, 1,2-1,5x o tamanho da escama lateral; menos que 220 ventrais (Savage 2002); hemipênis com a borda do capítulo livre e projetada, na face não sulcada (Myers 1982); comportamento defensivo “head-flaring”, expandido os ossos quadrados aumentando a largura da cabeça, observado também em *Hypsiglena* e várias espécies de *Leptodeira* (Mulcahy 2007); e que se alimenta de anuros e lagartos, sendo a única *Imantodes* que preda ovos de anuros na vegetação, assim como algumas espécies de *Leptodeira* (Savage 2002). Acreditamos que *I. inornatus* corresponda à um gênero distinto de *Imantodes* e *Leptodeira*, sendo necessária uma análise molecular mais abrangente.

O monofiletismo do clado formado por *I. gemministratus* do México e *I. chocoensis* + *I. lentiferus* foi recuperado nas nossas análises com baixo suporte estatístico, como já observado previamente por Daza *et al.* (2009) e Torres-Carvajal *et al.* (2012). No entanto, *I. gemministratus* da Guatemala apareceu mais relacionada à *I. cenchoa*, corroborando o parafiletismo de *I. gemministratus*, apontado por Torres-Carvajal *et al.* (2012).

Leptodeira teve seu monofiletismo recuperado, com as relações entre as espécies muito semelhantes as apresentadas na proposta de Mulcahy (2007) e Daza *et al.* (2009). No entanto, apenas dois grupos morfológicos de *Leptodeira* propostos por Duellman (1958), foram recuperados nas nossas análises. A falta de caracteres diagnósticos e a grande sobreposição dos caracteres morfológicos desses grupos já havia sido relatada anteriormente por alguns autores (Cadle 1984; Savage 2002). O grupo *L. annulata* (*L. annulata annulata*, *L. a. ashmeadi*, *L. a. cussiliris*, *L. a. pulchriceps*, *L. a. rhombifera*, *L. bakeri*, *L. maculata*, *L. frenata frenata*, *L. f. malleisi*, *L. f. yucatanensis* e *L. uribei*) e o grupo *L. septentrionalis* (*L. septentrionalis septentrionalis*, *L. s. larcorum*, *L. s. ornata*, *L. s. polysticta*, *L. splendida splendida*, *L. s. bressoni*, *L. s. ephippiata*) não foram recuperados nas nossas análises. No entanto, os grupos *L. nigrofasciata* e *L. punctata* foram observados conforme sugerido por Duellman (1958).

Leptodeira nigrofasciata aparece como espécie-irmã de todas as demais *Leptodeira*, com *L. frenata* + *L. uribei* sendo o segundo grupo a divergir, posicionados como clado-irmão das demais espécies de *Leptodeira*. Nossas análises recuperaram *L. frenata* e *L. uribei* como espécies-irmãs, conforme observado por Mulcahy *et al.* (2011).

A relação entre *L. punctata*, *L. splendida* e o clado formado pelas demais espécies de *Leptodeira* permanece não resolvida, considerando que o clado *L. punctata* + *L. splendida* foi recuperado apenas na Inferência Bayesiana, com baixo suporte estatístico. *Leptodeira*

splendida teve seu monofiletismo recuperado, com suas subespécies *L. splendida splendida* e *L. s. bressoni* como grupo-irmãos.

Corroboramos o monofiletismo de *L. bakeri*, *L. frenata*, *L. maculata*, *L. nigrofasciata*, *L. punctata* e *L. splendida* e o parafiletismo de *L. annulata* e *L. septentrionalis*, conforme sugerido por Mulcahy (2007) e Daza *et al.* (2009).

O monofiletismo do complexo *L. annulata/septentrionalis* foi obtido em nossas análises, recuperando dois clados distintos geograficamente. O clado Norte é formado por espécies distribuídas do norte do México até o norte do Panamá e o clado Sul por espécies distribuídas da Costa Rica até a Argentina. *Leptodeira s. polysticta* é monofilética e aparece como grupo irmão das demais espécies do complexo *L. annulata/septentrionalis*, não sendo relacionada ao clado do Norte como havia sugerido Daza *et al.* (2009). Reconhecemos *L. polysticta* como espécie plena, pelo grande apoio estatístico deste clado e sua grande divergência molecular dos demais clados (Apêndice 1). O reconhecimento de *L. polysticta* como espécie válida já havia sido proposto por Campbell (1998), com base em dados morfológicos.

Os resultados com relação ao clado do Norte indicaram o parafiletismo de *L. a. cussiliris* em relação a *L. maculata*, assim como o parafiletismo de *L. a. rhombifera* em relação a *L. rubricata*. Sugerimos que *L. rhombifera* seja reconhecida como uma espécie plena, incluindo *L. rubricata* na sua sinonímia. Acreditamos que o espécime previamente identificado como *L. a. rhombifera* do norte do Panamá e irmão dos demais *L. a. rhombifera*, seja uma espécie distinta das demais, embora seja necessária a análise de mais espécimes desta região.

Nossos resultados corroboram o monofiletismo do clado do Sul *sensu* Daza *et al.* (2009). A inclusão de *L. s. larcorum* nas nossas análises revelou que *L. s. ornata* da América do Sul não é monofilética, apresentando um clado com espécimes da Colômbia e outro com

espécimes do Equador, grupo-irmão de *L. s. larcorum*. Embora não tenha recuperado o monofiletismo de *L. s. larcorum*, em função da pequena quantidade de amostras, não existe nenhum outro indicativo que exista mais de um táxon neste grupo.

A análise morfológica de *L. s. ornata* do Equador e Colômbia corroborou os nossos resultados moleculares, indicando a presença de dois táxons distintos. Os resultados sugerem que o clado *L. s. ornata* do Equador, provavelmente, seja a espécie descrita por Bocourt (1884), para o Istmo de Darien, Panamá. Por outro lado, o clado composto por *L. s. ornata* da América Central, irmão de *L. a. annulata*, trata-se, provavelmente, de um táxon distinto das demais *L. s. ornata*.

Não reconhecemos o parafiletismo de *L. a. annulata* conforme proposto por Daza *et al.* (2009), pois a análise morfológica dos espécimes do estado de Roraima, Brasil e de espécimes provenientes de Meta, Colômbia, revelou que os mesmos correspondem a *L. a. ashmeadi* e não *L. a. annulata*.

Nas nossas análises foram recuperados três clados de *L. a. annulata*, sendo um do grupo *L. a. annulata* do Equador grupo-irmão de *L. a. pulchriceps* e do clado formado por *L. a. annulata* de área aberta e de ambiente florestais. Reconhecemos aqui essas linhagens como espécies independentes, propostas e descritas no Capítulo 2.

Os resultados obtidos aqui, juntamente com os de Mulcahy (2007) e Daza *et al.* (2009), demonstram que a atual taxonomia de *Leptodeira*, deve ser totalmente revisada, porque além de não refletir as relações filogenéticas entre os táxons, também subestima a real diversidade do gênero. Segundo Duellman (1958), apenas três espécies de *Leptodeira* são reconhecidas para a América do Sul, no entanto, os nossos resultados indicam uma diversidade maior do que a conhecida, com pelo menos oito clados Sul-americanos. A revisão taxonômica e a análise da variação morfológica dos táxons válidos serão apresentados no Capítulo 2.

Daza *et al.* (2009) descreveram os possíveis processos que originaram a atual diversidade de *Leptodeira*, principalmente na América Central. Segundo os autores, todas as divergências do clado Sul teriam ocorrido em um recente período de tempo, do Plioceno ao início do Pleistoceno. Apesar de se tratar de um curto período de tempo (aproximadamente 5 ma.), sabe-se que neste período ocorreu uma grande diversidade de processos, como o rápido soerguimento da Cordilheira Ocidental da Colômbia, flutuações climáticas e os diversos ciclos de aumento do nível do mar (Halffter 1992; Nores 2004), que poderiam proporcionar os eventos de cladogêneses observados em nossa hipótese filogenética.

A divergência entre *L. s. ornata* da Colômbia e do litoral Pacífico pode ter ocorrido pelo rápido soerguimento da Cordilheira Ocidental da Colômbia, que até 5 ma. teria aproximadamente 40% da altitude atual, alcançando a altitude atual cerca de 2,7 ma. (Gregory-Wodzicki 2000). O aumento do nível do mar e a baixa altitude das regiões do litoral Caribenho da Colômbia e Venezuela, assim como do litoral Pacífico da Colômbia, Equador e Peru, teriam propiciado incursões marinhas que ocasionariam o isolamento das populações. Esse isolamento teria promovido a divergência entre *L. s. larcorum* e *L. s. ornata* no litoral Pacífico, assim como entre *L. a. ashmeadi* e *L. bakeri* no extremo norte da América do Sul. Padrões de distribuição semelhantes também foram observados em outro grupos animais, como aves (Nores 2004) e anfíbios (Lynch *et al.* 1997).

O padrão de distribuição de *L. s. larcorum* no litoral pacífico e no Vale do Marañón no Peru, também pode ser observado para outras espécies de Squamata, como *Stenocercus* (Cadle 1991; Torres-Cavajal 2007a,b). Nesta região está presente a Depressão de Huacabamba, local onde ocorre a mudança na orientação do eixo principal dos Andes, passando de noroeste para nordeste, sendo registradas as mais baixas altitudes (Cadle 1991). A baixa altitude e a heterogeneidade ambiental permite o fluxo da fauna de terras baixas entre ambos os lados da Cordilheira Ocidental (Dixon 1979).

As divergências dos clados de distribuição cisandina podem estar relacionadas à flutuações climáticas, que ocasionaram retrações e expansões dos ambientes úmidos e xéricos (Lynch 1979; Haffer 2008). O padrão observado do clado *L. annulata annulata* da região oeste da Amazônia e do Rio Ucayali, na vertente oriental dos Andes, é congruente com o observado para outros grupos de répteis (Dixon 1979) e anfíbios (Lynch 1979). A possibilidade do isolamento desta região, durante os períodos de expansão dos ambientes xéricos ou durante a formação de grandes lagos nesta região, poderia explicar o atual padrão de distribuição dos grupos (Haffer 2008).

Entre os clados de áreas abertas, o clado Caatinga + Cerrado foi o mais derivado dentro da diagonal de formações abertas (Vanzolini 1963) e mais relacionado ao clado de ambientes florestais (Amazônica + Mata Atlântica) do que ao clado do Chaco e Pantanal (*L. a. pulchriceps*). Morfologicamente os espécimes dos dois extremos da diagonal seca, Caatinga e Chacos, apresentam caracteres morfológicos externos semelhantes (Capítulo 2). O isolamento de grande parte da região dos Chacos durante períodos de transgressões marinhas, pode ser um possível mecanismo para explicar o isolamento e diferenciação de populações desta região (Werneck *et al.* 2012).

A presença do clado *L. a. annulata* de ambientes florestais (Amazônia, Mata Atlântica e de Brejos de Altitude e de áreas ecotonais nas regiões Nordeste e Centro-Oeste do Brasil) pode ser compreendida pelas conexões recentes entre a Amazônia e Mata Atlântica, cruzando o Cerrado e Caatinga nos períodos de expansão das florestas úmidas durante o Quaternário, como sugerido por Batalha-Filho (2013).

Com nossos resultados, *Leptodeira* torna-se um dos gêneros de serpentes Neotropical com as relações filogenéticas mais compreendidas. A recente diversificação de *Leptodeira* na América do Sul e sua grande abundância nas áreas onde ocorrem o torna um excelente

modelo para pesquisas a respeito dos processos mais recentes que agiram na diversificação das biotas atuais.

Referências bibliográficas

- Arévalo, J.H., Hassig, C.A., Stura, E.A., Sims, M.J., Taussig, M.J. & Wilson, I.A. (1994) Structural-analysis of antibody specificity - detailed comparison of 5 Fab'-steroid complexes. *Journal of Molecular Biology*, 241, 663–690.
- Batalha-Filho, H., Fjeldsa, J., Fabre, P.H. & Batalha, C.Y.M. (2013) Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. *Journal of Ornithology*, 154, 41–50.
- Bocourt, M.F. (1884) Note sur quelques ophidiens nouveaux, provenant de l'Amerique intertropicale. *Bulletin de la Société Philomatique de Paris*, 8, 133–142.
- Cadle, J.E. (1984) Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes: II. Central American xenodontines. *Herpetologica*, 40, 21–30.
- Cadle, J.E. (1991) Sciences Systematics of Lizards of the Genus *Stenocercus* (Iguania: Tropiduridae) from Northern Perú: New Species and Comments on Relationships and Distribution Patterns. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 143, 1–96.
- Campbell, J.A. (1998) *The Amphibians and Reptiles of Northern Guatemala, Yucatán, and Belize*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma. 367 pp.
- Daza J.M., Smith, E.N., Paez, V.P. & Parkinson, C.L. (2009) Complex evolution in the Neotropics: the origin and diversification of the widespread genus *Leptodeira* (Serpentes: Colubridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53, 653–667.
- Dixon, J.R. (1979) Origin and distribution of reptiles in lowland tropical rainforests of South America. p. 217-240. In: Duellman, W.E. (Ed.) *The South American Herpetofauna: Its*

- origin, evolution, and dispersal*. University of Kansas Museum of Natural History, Lawrence.
- Dowling, H.G., Highton, R., Maha, G.C. & Maxon L.R. (1983) Biochemical evaluation of colubrid snakes phylogeny. *Journal Morphology*, 201, 309–329.
- Dowling, H.G. & Jenner, J.V. (1987) Taxonomy of American xenodontine snakes. II. The status and relationships of *Pseudoleptodeira*. *Herpetologica*, 43, 190–200.
- Drummond, A.J., Ashton, B., Cheung, M., Heled, J., Kearse, M., Moir, R., Stones-Havas, S., Thierer, T., Wilson, A. (2009) Geneious v4.6. <http://www.geneious.com>
- Duellman, W.E. (1958) A monographic study of the colubrid snake genus *Leptodeira*. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 114, 1–152.
- Duellman, W.E. (1958a) Systematic status of the colubrid snake, *Leptodeira discolor* Günther. *University Kansas Publications of Museum of Natural History*, 11, 1–9.
- Ferrarezzi, H. (1994) Uma sinopse dos gêneros e classificação das serpentes (Squamata) II. Família Colubridae. In: Nascimento, L.B., Bernardes, A.T. & Cotta, G.A. (Eds), *Herpetologia no Brasil*, I. PUC- MG; Fundação Biodiversitas e Fundação Ezequiel Dias, Belo Horizonte, pp. 81–91.
- Grazziotin, F.G., Zaher, H., Murphu, R.W., Scrocchi, G., Benavides, M.A., Zhang, Y.P. & Bonatto, S.L. (2012) Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics*, 1, 1–23.
- Gregory-Wodzicki, K.M. (2000) Uplift history of the Central and Northern Andes: a review. *Geological Society of American Bulletin*, 112, 1091–1105.
- Halffter, G. (Comp.) (1992) *La Diversidad Biológica de Iberoamérica I. Volumen Especial*, Acta Zoologica Mexicana, nueva serie. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México. 389 pp.

- Haffer, J. (2008) Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology*, 68, 917–947.
- Hajibabaei, M., Janzen, D.H., Burns, J.M., Hallwachs, W., Hebert, P.D.N. (2006) DNA barcodes distinguish species of tropical Lepidoptera. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103, 968–971.
- Hillis D.M. & Bull, J.J. (1993) An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 42, 182–192.
- Katoh K., Misawa K., Kuma K., Miyata T. (2002) MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Res.*, 30, 3059–3066.
- Lanfear R., Calcott, B., Ho, S.Y.W. & Guindon, S. (2012) PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 29(6), 1695–1701.
- Lynch, J. D. (1979) The Amphibians of the Lowland Tropical Forests. 189-216. In: Duellman, W.E. (Ed.) *The South American Herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal*. University of Kansas Museum of Natural History, Lawrence.
- Lynch, J.D., Ruiz-Carranza, P.M. & Ardila-Robayo, M.C. (1997) Biogeographic patterns of Colombian frogs and toads. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas*, 21, 237–248.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T. (2010) Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, New Orleans, LA, 1–8.
- Mulcahy, D.G. (2007) Molecular systematics of Neotropical cat-eyed snakes: a test of the monophyly of Leptodeirini (Colubridae: Dipsadinae) with implications for character evolution and biogeography. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92, 483–500.

- Mulcahy, D.G. (2008) Phylogeography and species boundaries of the western North American Night snake (*Hypsiglena torquata*): Revisiting the subspecies concept. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46, 1095–1115.
- Mulcahy, D.G., Beckstead, T.H. & Sites, J.W. (2011) Molecular systematics of the Leptodeirini (Colubroidea: Dipsadidae) revisited: Species-tree analyses and multi-locus data. *Copeia*, 2011, 407–417.
- Myers, C.W. (1982). Blunt Headed Vine Snakes (*Imantodes*) in Panamá, including a New Species and Other Revisionary Notes. *American Museum Novitates*, 2738, 1–50.
- Myers, C.W. & Cadle, J.E. (1994) A new genus for South American snakes related to *Rhadinaea obtusa* (Colubridae) and resurrection of *Taeniophallus* Cope for the ‘*Rhadinaea*’ *brevirostris* group. *American Museum Novitates*, 2102, 1–33.
- Myers, C.W. (2011) A new genus and new tribe for *Enicognatus melanauchen* Jan, 1863, a neglected South American snake (Colubridae: Xenodontinae), with taxonomic notes on some Dipsadinae. *American Museum Novitates*, 3715, 1–33.
- Noonan BP, Chippindale PT (2006) Vicariant origin of Malagasy reptiles supports late cretaceous Antarctic land bridge. *Am Nat* 168:730–741
- Nores, M. (2004) The implications of Tertiary and Quaternary sea level rise events for avian distribution patterns in the lowlands of northern South America. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 149–161.
- Pook, C.E., Wüster, W., Thorpe, R.S. 2000. Historical biogeography of the western rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus viridis*), inferred from mitochondrial DNA sequence information. *Mol. Phylogenet. Evol.* 15: 269–282.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T., Colli, G.R., Oca, A.N.M., Vitt, L.J., Kuczynski, C.A. & Wiens, J.J. (2011) The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new

- subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58, 329–342.
- Pyron, **R.A.**, Burbrink, F. T. & Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 2013, 13, 93
- Rambaut A & Drummond, A. J. (2009). Tracer version 1.5 [computer program]
- Reyes-Velasco, J. & Mulcahy, D.G. (2010) Additional taxonomic remarks on the genus *Pseudoleptodeira* (Serpentes: Colubridae) and the phylogenetic placement of “*P. uribei*”. *Herpetologica*, 66, 99–110.
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology*, 61, 539–542.
- Savage, J.M. (2002) *The amphibians and reptiles of Costa Rica*. Chicago, IL: The University Chicago Press.
- Stamatakis, A. (2014) RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies. *Bioinformatics* 10.1093/bioinformatics/btu033.
- Torres-Carvajal, O. (2007a) A taxonomic revision of South American *Stenocercus* (Squamata: Iguania) lizards. *Herpetological Monographs*, 21(1), 76–178.
- Torres-Carvajal, O. (2007b) Phylogeny and biogeography of a large radiation of Andean lizards (Iguania, *Stenocercus*). *Zoologica Scripta*, 36, 311–326.
- Torres-Carvajal, O., Yáñez-Muñoz, M.H., Quirola, D., Smith, E.N. & Almendáriz, A. (2012) A new species of blunt-headed vine snake (Colubridae, *Imantodes*) from the Chocó region of Ecuador. *ZooKeys*, 244, 91–110.

- Townsend, A.J., de Lange, P.J., Duffy, C.A.J., Miskelly, C.M., Molloy, J., Norton, D. (2008). *New Zealand Threat Classification System manual*. Wellington, Department of Conservation. 35 pp..
- Vanzolini, P.E. (1963) Problemas faunísticos do cerrado. *In: Simpósio sobre o Cerrado*. EDUSP, São Paulo. 305-321 p.
- Vidal, N., Dewynter, M. & Gower, D.J. (2010) Dissecting the major American snake radiation: A molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). *Comptes Rendus Biologies*, 333, 48–55.
- Zaher, H. (1999) Hemipenal 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, F.G., Cadle, J.E., Murphy, R.W., Moura-Leite, J.C. & Bonatto, S.L. (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, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo*, 49, 1–153.
- Zaher, H., Oliveira, L. de, Grazziotin, F.G., Campagner, M., Jared, C., Antoniazzi, M.M. & Prudente, A.L. (2014) Consuming viscous prey: a novel protein-secreting delivery system in Neotropical snail-eating snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 58.
- Werneck, F.P., Gamble, T., Colli, G.R., Rodrigues, M.T. & Sites, Jack W. Jr. (2012) Deep diversification and long-term persistence in the South American ‘Dry Diagonal’: Integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of Geckos. *Evolution*, 66(10), 3014–3034.

CAPÍTULO 2

Taxonomia das espécies do clado do Sul do complexo *Leptodeira annulata/septentrionalis* (Serpentes, Dipsadidae)

Resumo

Leptodeira é um gênero composto por nove espécies, das quais apenas três ocorrem na América do Sul. As recentes análises moleculares não corroboraram o arranjo taxonômico atual e reconhecem o monofiletismo do complexo *L. annulata/septentrionalis*, com dois cladogramas distintos geograficamente, um Clado do Norte, com espécies presentes do norte do México até o norte do Panamá e outro Clado do Sul, composto por espécies distribuídas da Costa Rica até a Argentina. Recentemente, o monofiletismo do Clado do Sul foi recuperado em uma análise molecular (Capítulo 1), considerando no grupo as espécies *L. a. annulata*, *L. a. ashmeadi*, *L. a. pulchriceps*, *L. bakeri*, *L. septentrionalis larcorum* e *L. s. ornata*. Neste trabalho, revisamos a taxonomia das espécies do clado do Sul do complexo *L. annulata/septentrionalis*, utilizando caracteres merísticos, morfométricos, morfológicos externos (padrão de desenho e coloração) e internos (hemipênis) para diagnosticar as espécies. Apesar da grande sobreposição dos caracteres morfológicos foi possível reconhecer e caracterizar morfológicamente os cladogramas recuperados na proposta filogenética (Capítulo 1), sendo reconhecidas nove espécies plenas para o complexo. Desta forma, seis espécies foram redescritas (*L. annulata*, *L. ashmeadi*, *L. pulchriceps*, *L. bakeri*, *L. larcorum* e *L. ornata*) e uma revalidada (*L. approximans* para as regiões florestadas da Amazônia colombiana, equatoriana e peruana, assim como nas encostas a leste dos Andes.). Duas novas espécies foram descritas, *Leptodeira* sp. n. 1 descrita para os vales interandinos do Rio Cauca e Magdalena e na Planície Caribenha da Colômbia; e *Leptodeira* sp. n. 2 presente em áreas de vegetação secas ou ecotonais da região Nordeste, Centro-Oeste e Sudeste do Brasil.

Palavras-chave: Espécies crípticas, Hemipênis, América do Sul.

Introdução

Leptodeira Fitzinger 1843 abrange um grupo de nove espécies com distribuição Neotropical, ocorrendo desde o sul do Texas até a Argentina, organizadas em quatro grupos morfológicos, segundo Duellman (1958): grupo *annulata* com *L. annulata annulata* (Linnaeus 1758), *L. a. ashmeadi* (Hallowell 1845), *L. a. cussiliris* Duellman 1958, *L. a. pulchriceps* Duellman 1958, *L. a. rhombifera* Günther 1872, *L. bakeri* Ruthven 1936, *L. maculata* (Hallowell 1861), *L. frenata frenata* (Cope 1886), *L. f. malleisi* Dunn & Stuart 1935, *L. f. yucatanensis* (Cope 1866), *L. uribei* (Ramírez-Bautista & Smith 1992); grupo *septentrionalis* com *L. septentrionalis septentrionalis* (Kennicott 1859), *L. s. larcorum* Schmidt & Walker 1943, *L. s. ornata* (Bocourt 1884), *L. s. polysticta* Günther 1895, *L. splendida*, *L. s. splendida* Günther 1895, *L. s. bressoni* Taylor 1938, *L. s. ehippiata* Smith & Tanner 1944; grupo *nigrofasciata* com apenas a espécie *L. nigrofasciata* Günther 1895; e grupo *punctata* com apenas *L. punctata* (Peters 1867) (Duellman 1958; Reyes-Velasco & Mulcahy 2010).

A identificação e o reconhecimento destas espécies é dificultado pela sobreposição dos caracteres morfológicos e pela distribuição contínua das mesmas, com áreas onde os espécimes apresentam características morfológicas intermediárias, conforme relatado por Duellman (1958). As recentes análises moleculares não corroboraram o arranjo taxonômico proposto por Duellman (1958) e reconhecem linhagens evolutivas relacionadas a proximidade geográfica e não às semelhanças morfológicas (Mulcahy 2008; Daza *et al.* 2009; Capítulo 1).

Daza *et al.* (2009) reconheceram monofiletismo do complexo *Leptodeira annulata/septentrionalis*, com *L. annulata* e *L. septentrionalis* formando agrupamentos parafiléticos. No complexo *L. annulata/septentrionalis* foram recuperados dois clados distintos geograficamente, um clado com distribuição mais ao norte (do norte da América do Norte até o norte da América Central) e outro mais ao sul (ao sul da América Central e toda América do Sul) (Daza *et al.* 2009). No clado do sul estão *L. bakeri*, *L. annulata annulata*, *L.*

a. ashmeadi e *L. s. ornata*; e no clado do norte estão *L. s. polysticta*, *L. rubricata*, *L. a. rhombifera*, *L. a. cussiliris* e *L. maculata*.

Os dois cladogramas do complexo também foram recuperados na proposta apresentada no Capítulo 1, com a inclusão uma quantidade maior de amostras e táxons analisados quando comparados com as propostas anteriores. As principais diferenças da proposta apresentada no Capítulo 1 com a de Daza *et al.* (2009) foram: *L. s. polysticta* como espécie-irmã de todas as demais do complexo *L. annulata/septentrionalis*; reconhecimento de um clado para os vales interandinos da Colômbia e outro para as áreas abertas no Brasil; *L. s. larcorum* como espécie-irmã de *L. s. ornata* e *L. annulata pulchriceps* como irmã do clado formado por *L. annulata annulata* e da nova espécie do Brasil Central; reconhecimento de três cladogramas em *L. s. ornata*, com um deles sendo espécie-irmã de *L. s. larcorum*; e o parafiletismo de *L. annulata annulata* em relação as populações a oeste da Amazônia, no Equador.

Entre as subespécies de *Leptodeira annulata*, *L. a. annulata* (Linnaeus 1758) apresenta a maior área de distribuição, ocorrendo desde a região das Guianas até o litoral Sudeste do Brasil (estado de São Paulo), abrangendo toda a bacia Amazônica e o Cerrado do Brasil Central (Duellman 1958; Chippaux 1986; Kornacker 1999). *Leptodeira a. ashmeadii* (Hallowell 1845) ocorre nas regiões baixas e secas do litoral Atlântico da Colômbia e Venezuela, e nas Ilhas Trinidad e Tobago. *Leptodeira a. pulchriceps* Duellman 1958 apresenta distribuição meridional, ocorrendo deste o Centro-Oeste do Brasil até o norte da Argentina (Duellman 1958; Kornacker 1999). *Leptodeira bakeri* Ruthven 1936 foi descrita para a Ilha de Aruba, território autônomo da Holanda, embora ocorra na Península de Paraguaná, a região continental da Venezuela (Duellman 1958; Mijares-Urrutia *et al.* 1995). *Leptodeira septentrionalis larcorum* Schmidt & Walker 1943 ocorre nas vertentes Leste e Oeste dos Andes, sendo descrita para o litoral peruano de Chiclin, La Libertad e para a região do vale do Rio Marañón, a leste dos Andes (Schmidt & Walker 1943). *Leptodeira*

septentrionalis ornata (Bocourt 1884) foi descrita para o Istmo de Dárien, Panamá sendo registrada para a Costa Rica, Equador e na região central e litoral Pacífico da Colômbia (Duellman 1958; Savage 2002).

Neste trabalho, revisamos a taxonomia das espécies do clado Sul do complexo *L. annulata/septentrionalis*, redescrevendo os sete táxons e descrevendo duas novas espécies, segundo a hipótese filogenética apresentada no Capítulo 1.

Material e Métodos

Foram analisados 1.313 espécimes de *Leptodeira* do clado do sul do complexo *L. annulata/septentrionalis* previamente identificadas como: *L. annulata* (n= 313) *L. annulata annulata* (n= 480), *L. a. ashmeadi* (n= 150), *L. a. pulchriceps* (n= 21), *L. septentrionalis larcorum* (n= 109), *L. s. ornata* (n= 204) e *L. bakeri* (n= 36) (Apêndice 3). Para a comparações entre as espécies foram utilizados apenas os táxons presentes da América do Sul, pela distribuição congruente e proximidade filogética. Não foi possível analisar material de *L. s. ornata* proveniente da área de ocorrência do clado da América Central e por isso não será tratado neste trabalho.

Os espécimes encontram-se depositados nas seguintes instituições (Leviton *et al.*, 1985), organizadas em ordem alfabética (acrônimos): Alemanha: Zoologisches Museum Berlin, Universität Humboldt, Berlim (ZMB). Brasil: Coleção Herpetológica da Universidade Nacional de Brasília, Distrito Federal (CHUNB); Coleção Herpetológica da Universidade Católica de Goiás, Goiânia - GO (CEPB); Coleção Zoológica Gregório Bondar, Ilhéus - BA (CZGB); Instituto Butantan, São Paulo - SP (IBSP); Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Manaus - AM (INPA); Museu de Ciências e Tecnologia da Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre - RS (MCTP); Museu Nacional do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro - RJ (MNRJ); Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém - PA (MPEG); Museu de Zoologia da Universidade de Santa Cruz, Ilhéus - BA (MZUESC); Museu de Zoologia da

Universidade de São Paulo, São Paulo - SP (MZUSP); Universidade Federal do Acre - AC (UFAC); Universidade Federal da Bahia, Salvador - PB (UFPB); Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá - MT (UFMT); Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Cuiabá - MS (UFMS); Universidade Federal do Maranhão, São Luís - MA (UFMA); Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa - PB (UFPB); Universidade Federal do Piauí, Teresina - PI (UFPI); Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal - RN (UFRN); Universidade Federal de Santa Cruz, João Pessoa - BA (UFPB); Colômbia: Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá (ICN); Instituto Humboldt, Villa de Leyva (IaVH); Museo de la Universidad de La Salle, Bogotá (MSL); Museo de la Universidade Distrital, Bogotá (MUD); Museo de la Universidade Javeriana, Bogotá (MUJ); Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga (MU); Universidade Nacionalde Antioquia, Medellin (UNA). Equador: Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito (PUCE); Fundación Herpetológica Gustavo Orcés, Quito (FHGO); Museu Ecuatoriano de História Natural (MEHN). Estados Unidos da América: Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia (ANSP); American Museum of Natural History, Nova York (AMNH); Museum of Comparative Zoology - Harvard University, Boston (MCZ); Museum of Vertebrate Zoology, University of California, São Francisco (MVZ); The Field Museum, Chicago (FMNH); United States National Museum ou National Museum of Natural History, Washington, DC (USNM); University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor (UMMZ). França: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHNP). Peru: Museo de la Universidad de San Augustin, Arequipa (MUSA); Colección de Herpetología del Centro de Ornitología y Biodiversidad, Lima (CORBIDI); Museo de la Universidad de San Marco, Lima (MUSM). Venezuela: Estación Biologica de Rancho Grande, Maracay (EBRG); Museo Biológico de La Universidad Central de La Venezuela, Caracas (MBUCV); Museo de Historia Natural La Salle, Caracas (MHNLS).

Foram analisados os seguintes caracteres de merísticos: número de escamas ventrais (VE); número de escamas subcaudais (SC); número de escamas supralabiais (SL); número de escamas supralabiais em contato com a órbita (SL-O); número de escamas infralabiais (IL); número de escamas pré-ocular (PrO); número de escamas pós-ocular (PoO); número de fileiras dorsais no início (DO1), meio (DO2) e fim (DO3) do corpo (DO/DO/DO). As escamas foram contadas em ambos os lados (esquerdo/direito). Foram contados os número de manchas na região dorsal do corpo (MDCo) e da cauda (MDCa).

As medidas foram aferidas com paquímetro digital com precisão de 0.1 mm, exceto o comprimento rostro-colocal (CRC) que foi medido com precisão de 1 mm com uma fita flexível milimetrada. Os seguintes caracteres morfométricos foram aferidos, no lado direito: Comprimento da loreal (CLO): medido no ponto de maior comprimento da escama loreal; Altura da loreal (ALO): medido no ponto de maior altura da escama loreal; Comprimento do rostro-cloacal (CRC): medido da extremidade anterior do escudo rostral até a parte posterior da escama cloacal; Comprimento da cauda (CCau): medido da parte posterior da escama cloacal até a escama terminal da cauda; Comprimento da cabeça (CCab): da extremidade anterior do escudo rostral até a articulação do quadrado-mandibular; Largura da cabeça (LCab): aferida na altura do ponto de maior largura dos parietais; Comprimento do corpo (CCor): igual ao CRC menos CCab.

A descrição da morfologia externa, contagem das escamas ventrais e subcaudais seguiram as propostas de Dowling (1951), número de manchas ao longo do corpo e da cauda, e as variações no padrão de coloração seguiram as propostas de Duellman (1958). O sexo foi verificado através do exame visual e/ou por uma incisão longitudinal entre as escamas subcaudais com o objetivo de verificar a presença ou não de hemipênis.

Os hemipênis foram preparados segundo Manzani e Abe (1988), Pensantes (1994) e Zaher e Prudente (2003). A terminologia utilizada para descrever a morfologia seguiu a proposta de Dowling e Savage (1960) e Zaher (1999).

Os dados inicialmente foram tratados com testes de normalidade (Kolmogorov-Smirnov) e homogeneidade (Teste de Levene) para posteriormente serem analisados por testes univariados e multivariados, e por meio de comparações a partir de estatística descritiva. A análise da Função Discriminante (AFD) foi utilizada tanto para avaliar o grau de distinção entre os táxons como para identificar caracteres taxonomicamente úteis para diferenciá-los (Pessoa & Strauss 1999). As diferenças foram consideradas estatisticamente significativa quando os valores de probabilidade foram menores que 0,05 (Zar 1999). Para todas as análises os sexos foram tratados separadamente por conta do dimorfismo sexual.

As variáveis testadas, DO1, DO2, DO3, V, SC, MDCo e MDCa, foram escolhidas previamente por serem as mais utilizadas na identificação dos táxons. Os grupos utilizados foram baseados nos clados obtidos a partir das análises moleculares (Capítulo 1). As análises foram separadas em dois conjuntos correspondentes aos dois clados monofiléticos, recuperados no Capítulo 1, que são: o conjunto 1 composto por *L. annulata annulata* de ambientes florestais da Amazônia, Mata Atlântica, de Brejos de Altitude e áreas ecotonais (definido como *annulata* 1), *L. annulata annulata* do oeste da Amazônia (definido como *annulata* 2); *L. annulata pulchriceps* (definido como *pulchriceps*) e *L. annulata* de áreas abertas (definido como *annulata* A); e o conjunto 2 formado por *L. annulata ashmeadi* (definido como *ashmeadi*), *L. bakeri* (definido como *bakeri*), *L. septentrionalis larcorum* (definido como *larcorum*), *L. septentrionalis ornata* do Equador e região do Chocó (definido como *ornata* 1) e *L. s. ornata* da região central da Colômbia (definido como *ornata* 2).

Resultados

As análises discriminantes incluíram 856 espécimes do clado do Sul do complexo *L. annulata/septentrionalis*. Nos machos do conjunto 1 ($n= 246$), a análise de discriminante *Stepwise* revelou diferenças significativas entre táxons (Wilks' Lambda= 0,13374; approx. $F(21,678)= 32,781$; $p<0,0000$), com os espécimes sendo classificados corretamente em 82,11% das vezes (Tabela 1), sendo as variáveis DO1, DO2, DO3, V, SC e MDCa as com maior poder discriminatório entre os grupos. Os dois primeiros eixos explicaram 98,87% da variação (Fig. 1A). Para as fêmeas ($n= 253$) a análise também revelou diferenças significativas (Wilks' Lambda= 0,26766; approx. $F(21,698)= 19,371$; $p<0,0000$), com os espécimes classificados corretamente em 74,70% das vezes (Tabela 2). As variáveis selecionadas para o modelo foram DO1, DO2, V, SC e MDCo. Os dois primeiros eixos explicaram 98,87% (Fig. 1B). Em ambos os sexos, no primeiro eixo da função discriminante estão separados *L. a. annulata 2* de *L. a. pulchriceps* e *L. annulata A*, ocorrendo uma pequena sobreposição entre as fêmeas *L. a. annulata 2* e *L. annulata A*. No segundo eixo da função discriminante os machos de *L. a. pulchriceps* estão relativamente separados de *L. a. annulata 1*. Todos os demais grupos apresentam uma grande sobreposição nos eixos.

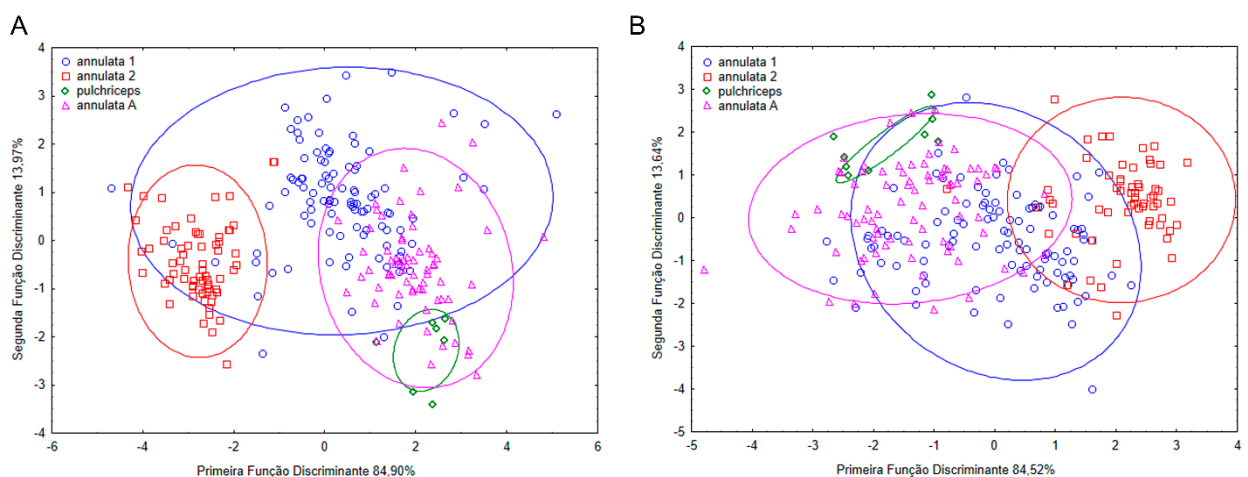


Figura 1: Gráfico da primeira e segunda função discriminante da análise do conjunto 1 para caracteres merísticos do clado do sul do complexo *Leptodeira annulata/septentrionalis* (composto por *Leptodeira annulata annulata* de ambientes florestais da Amazônia, Mata

Atlântica, de Brejos de Altitude e áreas ecotonais (*annulata* 1), *L. annulata annulata* do oeste da Amazônia (*annulata* 2), *L. annulata pulchriceps* (*pulchriceps*) e *L. annulata* de áreas abertas (= *annulata* A). A – Machos; B – Fêmeas.

Tabela 1. Matriz de classificação da análise de discriminante dos machos do conjunto 1 composto por *Leptodeira annulata annulata* de ambientes florestais da Amazônia, Mata Atlântica, de Brejos de Altitude e áreas ecotonais (*annulata* 1), *L. annulata annulata* do oeste da Amazônia (*annulata* 2), *L. annulata pulchriceps* (*pulchriceps*) e *L. annulata* de áreas abertas (= *annulata* A).

| | annulata 1 | annulata 2 | pulchriceps | annulata A | % Correta |
|-------------|------------|------------|-------------|------------|-----------|
| annulata 1 | 77 | 8 | 0 | 18 | 74,7 |
| annulata 2 | 2 | 66 | 0 | 0 | 97,0 |
| Pulchriceps | 0 | 0 | 3 | 4 | 42,9 |
| annulata A | 12 | 0 | 0 | 56 | 82,3 |
| Total | 91 | 74 | 3 | 78 | 82,1 |

Tabela 2. Matriz de classificação da análise de discriminante das fêmeas do conjunto 1, composto por *Leptodeira annulata annulata* de ambientes florestais da Amazônia, Mata Atlântica, de Brejos de Altitude e áreas ecotonais (*annulata* 1), *L. annulata annulata* do oeste da Amazônia (*annulata* 2), *L. annulata pulchriceps* (*pulchriceps*) e *L. annulata* de áreas abertas (= *annulata* A).

| | annulata 1 | annulata 2 | pulchriceps | annulata A | % Correta |
|-------------|------------|------------|-------------|------------|-----------|
| annulata 1 | 73 | 6 | 1 | 24 | 70,2 |
| annulata 2 | 10 | 49 | 0 | 1 | 81,7 |
| Pulchriceps | 0 | 0 | 3 | 6 | 33,3 |
| annulata A | 16 | 0 | 0 | 64 | 80,0 |
| Total | 99 | 55 | 4 | 95 | 74,7 |

Nos machos do conjunto 2 ($n= 192$), as análises também revelaram diferenças significativas entre alguns táxons (Wilks' Lambda= 0,10671; approx. F (28,654)= 20,090; $p<0,0000$), com os espécimes sendo classificados corretamente somente 69,79% (Tabela 3), e as variáveis DO1, DO2, DO3, V, SC e MDCo sendo selecionadas pelo modelo. Os dois

primeiros eixos explicaram 93,68% da variação (Fig. 1C). O mesmo ocorreu com as fêmeas ($n= 165$) (Wilks' Lambda= 0,14459; approx. $F(28,556)= 14,11$; $p<0,0000$), com os espécimes classificados corretamente em apenas 65,45% (Tabela 4). As variáveis selecionadas para o modelo foram DO2, DO3, V, SC e MDCo. Os dois primeiros eixos explicaram 89,44% (Fig. 1D). No primeiro eixo da função discriminante o *L. bakeri* está totalmente separados de todos os grupo ocorrendo uma pequena sobreposição nos macho com o *L. a. ashmeadi*. Todos os demais grupos apresentam uma grande sobreposição, sendo maior entre *L. s. ornata* 1 e *L. s. ornata* 2.

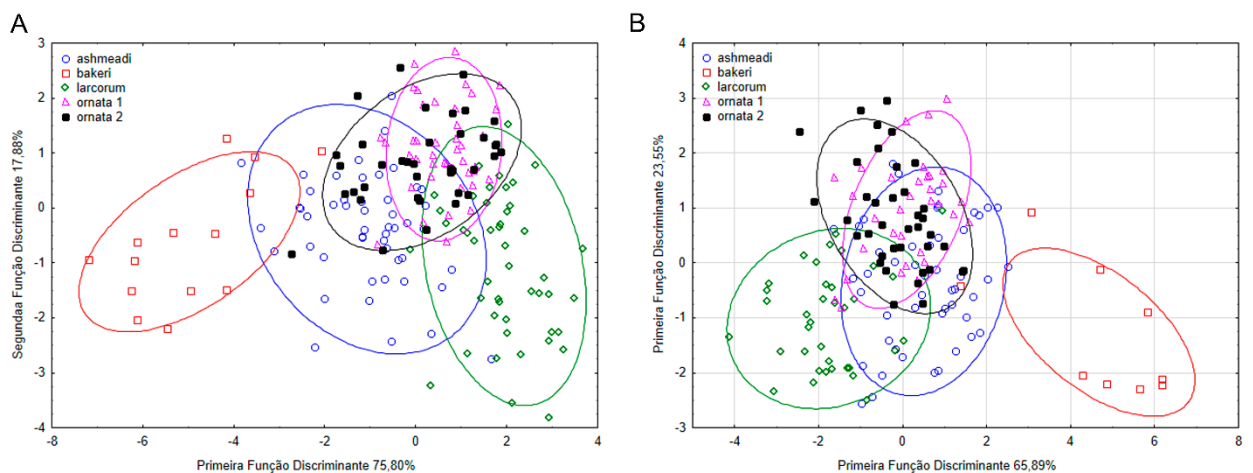


Figura 2. Gráfico da primeira e segunda função discriminante da análise do conjunto 2 (formado por *L. annulata ashmeadi* (*ashmeadi*), *L. bakeri* (*bakeri*), *L. septentrionalis larcorum* (*larcorum*), *L. septentrionalis ornata* do Equador e região do Chocó (*ornata* 1) e *L. s. ornata* da região central da Colômbia (*ornata* 2) para caracteres merísticos do clado do sul do Complexo *L. annulata/septentrionalis*. A – Machos; B – Fêmeas.

Tabela 3. Matriz de classificação da análise de discriminante dos machos do conjunto 2, formado por *L. annulata ashmeadi* (*ashmeadi*), *L. bakeri* (*bakeri*), *L. septentrionalis larcorum* (*larcorum*), *L. septentrionalis ornata* do Equador e região do Chocó (*ornata 1*) e *L. s. ornata* da região central da Colômbia (*ornata 2*).

| | ashmeadi | bakeri | larcorum | ornata 1 | ornata 2 | % Correta |
|----------|----------|--------|----------|----------|----------|-----------|
| ashmeadi | 40 | 2 | 2 | 1 | 5 | 80,0 |
| bakeri | 1 | 13 | 0 | 0 | 0 | 92,9 |
| larcorum | 1 | 0 | 36 | 6 | 4 | 76,6 |
| ornata 1 | 1 | 0 | 2 | 31 | 9 | 72,1 |
| ornata 2 | 8 | 0 | 0 | 16 | 14 | 36,8 |
| Total | 51 | 15 | 40 | 54 | 32 | 69,8 |

Tabela 4. Matrix de classificação da análise de discriminante das fêmeas do conjunto 2 formado por *L. annulata ashmeadi* (*ashmeadi*), *L. bakeri* (*bakeri*), *L. septentrionalis larcorum* (*larcorum*), *L. septentrionalis ornata* do Equador e região do Chocó (*ornata 1*) e *L. s. ornata* da região central da Colômbia (*ornata 2*).

| | ashmeadi | bakeri | larcorum | ornata 1 | ornata 2 | % Correta |
|----------|----------|--------|----------|----------|----------|-----------|
| ashmeadi | 33 | 0 | 4 | 5 | 7 | 67,3 |
| bakeri | 1 | 8 | 0 | 0 | 0 | 88,9 |
| larcorum | 6 | 0 | 29 | 0 | 1 | 80,6 |
| ornata 1 | 2 | 0 | 3 | 19 | 9 | 57,6 |
| ornata 2 | 9 | 0 | 1 | 9 | 19 | 50,0 |
| Total | 51 | 8 | 37 | 33 | 36 | 65,4 |

Baseado nas análises moleculares obtidas no Capítulo 1, que recuperaram a monofiletismo dos clados analisados e nos caracteres morfológicos (hemipênis, merísticos e padrão de coloração) reconhecemos para o complexo *Leptodeira annulata/septentrionalis* nove espécies plenas, sendo seis redescritas, uma revalidada e duas descritas. As nove espécies serão apresentadas a seguir, em ordem alfabética, estando as duas novas espécies no final da lista.

Taxonomia

Leptodeira annulata (Linnaeus 1758) Novo status

Figs. 3–8

Coluber annulatus Linnaeus 1758; Systema Naturae 10: 224

Coluber albofuscus Lacépède 1789; Histoire naturelle des quadrupèdes ovipares et des serpents 2: 94.

Dipsas annulata– Duméril & Bibron 1854; Erpetologie generale 7: 1141.

Leptodeira annulata– Fitzinger 1843; Systema reptilium 1: 27.

Eteirodipsas annulata var. *rhomboidalis* Jan 1863, Elenco systematico degli ofidi: 105 (*nomen nudum*).

Sibon annulatum– Cope 1891; Proc. U. S. Natl. Mus. 14: 677.

Leptodira annulata– Boulenger 1896; Catalogue of the snakes in the British Museum 3: 95 (*part*).

Leptodira albofusca– Boulenger 1896; Catalogue of the snakes in the British Museum 3: 95 (*part*).

Leptodeira annulata annulata– Amaral 1929; Mem. Inst. Butantan 4: 78 (*part*).

Leptodeira annulata annulata– Duellman 1958; Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 114: 51 (*part*).

Síntipos: Nº 09 e 35, localidade-tipo América (Fig. 3).

Diagnose: *Leptodeira annulata* pode ser distinta das demais espécies do complexo *L. annulata/septentrionalis* pela seguinte combinação de caracteres: 19/19/15 ou 19/21/15 escamas dorsais; pré-subocular ausente; 8/8 supralabial, 3–5 em contato a órbita; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato as mentonianas anteriores e 5–6 em contato com as posteriores; 16–18 dentes maxilares; 176–204 ventrais (178–204 nos machos e 176–203 nas fêmeas); 73–108 subcaudais (83–108 nos machos e 73–104 nas fêmeas); região dorsal da cabeça marrom claro, geralmente sem manchas escuras; primeira mancha do corpo em forma de meia lua, geralmente fusionada às demais manchas, no primeiro terço, formando um padrão zig-zag; 23–49 manchas dorsais marrom escuras; manchas laterais e intercalares ausentes; 12–29

manchas na cauda; 179–655mm de CRC nos machos e 189–782mm nas fêmeas; cauda longa, 36,8% do CRC nos machos e 32,4% nas fêmeas; presença de sulco espermático terminando numa área expandida em forma de triângulo invertido e um espinho medial grande, na base do corpo, na face não sulcada.

Comparação com as espécies de *Leptodeira* da América da Sul: *Leptodeira annulata* difere de *L. ashmeadi*, *L. pulchriceps*, *L. larcorum*, *L. bakeri*, *Leptodeira* sp. n. 1 e *Leptodeira* sp. n. 2 pela ausência de manchas escuras na região occipital, quando presente apenas uma estreita linha pouco definida (vs. manchas occipitais presentes e bem definidas, nunca em forma de linha). Difere de *Leptodeira* sp. n. 1 e *Leptodeira* sp. n. 2 pela presença de um espinho medial, na base do hemipênis, na face não sulcada (vs. ausência de espinho medial em *Leptodeira* sp. n. 1 e pela presença de dois espinhos basais em *Leptodeira* sp. n. 1). Difere de *Leptodeira* sp. n. 2 ainda pela presença de uma pré-ocular (vs. duas pré-oculares). Difere de *L. ornata* por apresentar 10 infralabiais, sendo 1–5 em contato as mentonianas anteriores e 5–6 em contato com as posteriores (vs. 11 infralabiais, sendo 1–6 em contato as mentonianas anteriores e 6–7 em contato com as posteriores). Difere de *L. approximans* por apresentar 19 fileiras de escamas dorsais no primeiro terço do corpo (vs. 17 fileiras de escamas dorsais no primeiro terço do corpo).

Descrição dos sítipos baseadas na literatura: Descrição baseada nas fotos dos sítipos e nas descrições originais. Espécime número 9 (Amoenitates Academic I, Amphibia Gyllenborgiana, tese número V, Barth Rudolpho Hast, página 120, ilustrado em Sebas T. II. P. 38 tab 38. Fig 2) 186 ventrais e 64 subcaudais (cauda quebrada), 19 fileiras de escamas lisas no meio do corpo. Espécime número 34 (Amoenitates Academicae I, Museum Adolpho-

Fridericianum ou Museum Principis, tese número XI, Laurent Balk, página 305) 190 ventrais e 98 subcaudais.



Figura 3: Síntipo de *Coluber annulatus* Linnaeus, 1758 (Nº 9, atualmente NRM 69). Fotos: Anders Silfvergrip. Swedish Museum of Natural History. Foto sem escala.

Descrição geral ($n= 364$): Cabeça mais que uma vez e meia mais longa que larga; focinho redondo em vista dorsal; com uma acentuada constrição cervical; rostral duas vezes mais larga que alta, subtriangular e pouco visível em vista dorsal; internasal tão larga quanto longa; pré-frontal tão longa quanto larga; supraocular trapezóide, mais longa que larga; frontal pentagonal, mais longa que larga, sendo mais larga anteriormente; parietal uma vez e meia mais longa que larga; nasal dividida; loreal tão longa quanto alta, em contato com a segunda e terceira supralabiais; pupila elíptica; 1/1 pré-ocular, mais alta que longa; pré-subocular ausente; 2/2 pós-oculares; 1+2+3 temporais; 8/8 supralabiais, terceira à quinta em contato com a órbita; sinfisal triangular, tão longa quanto larga; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com as mentonianas anteriores e 5–6 em contato com as posteriores; primeiro par de infralabiais em contato a sinfisal, impedindo o contato entre sinfisal e mentonianas;

mentonianas anteriores de mesmo comprimento que posteriores; 19/19/15 ou 19/21/15 fileiras de escamas dorsais lisas, com pares de fossetas apiculares.

Variação: Maior macho 655mm CRC e maior fêmea 782mm CRC; comprimento da cauda 32,6–40,7% CRC nos machos ($\bar{X} = 36,8$; DP= 1,7; $n= 126$) e 28,0–38,2% CRC nas fêmeas ($\bar{X} = 32,4$; DP= 1,8; $n= 110$); comprimento da cabeça 3,4–5,1% do CCor nos machos ($\bar{X} = 4,0$; DP= 0,3; $n= 125$) e 3,6–5,0% do CCor nas fêmeas ($\bar{X} = 4,2$; DP= 0,3; $n= 125$); 178–204 ventrais nos machos ($\bar{X} = 193,8$; DP= 5,0; $n= 172$) e 176–203 nas fêmeas ($\bar{X} = 191,5$; DP= 4,7; $n= 172$); 83–108 subcaudais nos machos ($\bar{X} = 96,6$; DP= 4,7; $n= 147$) e 73–104 nas fêmeas ($\bar{X} = 86,5$; DP= 4,8; $n= 130$); 8 supralabiais ($n= 664$ lados), podendo ocorrer raramente 9 ($n= 21$ lados), 7 ($n= 3$ lados) ou 6 ($n= 2$ lados), sendo 3–5 supralabiais em contato com o olho ($n= 354$ lados), podendo ocorrer 4–5 ($n= 303$ lados), 4–6 ($n= 17$ lados), 5+6 ($n= 3$ lados), 3–4 ($n= 3$ lados) ou 3–6 ($n= 2$ lados); 10 infralabiais ($n= 400$ lados), podendo ocorrer 11 ($n= 248$ lados), 12 ($n= 20$ lados) ou 9 ($n= 10$ lados); 5 primeiras infralabiais em contato com as mentonianas anteriores ($n= 424$ lados), podendo variar em 6 ($n= 248$ lados), 7 ($n= 4$ lados) ou 4 ($n= 3$ lados); pré-subocular ausente ($n= 495$ lados), estando presente em alguns espécimes ($n= 193$ lados); 1 pré-ocular ($n= 617$ lados), podendo ocorrer 2 ($n= 69$ lados) ou 3 ($n= 2$ lados); 2 pós-oculares ($n= 656$ lados), podendo ocorrer 3 ($n= 22$ lados) ou 1 ($n= 9$ lados); 19 fileiras de dorsais no primeiro terço do corpo nos machos ($n= 148$), raramente 17 ($n= 12$), 21 ($n= 11$) ou 23 ($n= 1$) e 19 nas fêmeas ($n= 120$), podendo ocorrer 21 ($n= 40$), raramente 17 ($n= 5$) ou 23 ($n= 2$); 19 fileiras de dorsais no meio do corpo dos machos ($n= 112$), podendo ocorrer 21 ($n= 62$) e 21 nas fêmeas ($n= 93$), podendo ocorrer 19 ($n= 68$), raramente 23 ($n= 8$); 15 fileiras de dorsais no terço final do corpo nos machos ($n=$

148), podendo ocorrer 13 ($n= 42$), raramente 17 ($n= 2$) e 15 nas fêmeas ($n= 131$), podendo ocorrer 17 ($n= 34$), raramente 13 ($n= 5$).

Padrão de coloração e desenho (Figs. 4–6): Região dorsal da cabeça marrom-clara, semelhante a coloração de fundo do corpo, exceto as supralabiais cremes, com bordas marrom-escuras. Alguns espécimes apresentam parietais com bordas posteriores marrom-escuras e uma mancha occipital marrom-escura, que inicia na região posterior das parietais e estende-se medialmente (2–6 escamas occipitais), não contatando a primeira mancha dorsal. Mancha pós-ocular marrom-escura, inicia-se nas pós-oculares e estende-se até a região da última supralabial, não contatando a primeira mancha dorsal. Região ventral da cabeça creme, sem manchas escuras, exceto as bordas das infralabiais. Dorso do corpo marrom-claro, com manchas marrom-escuras em forma em de sela ou em forma oval, com 3–5 escamas de comprimento, dispostas ao longo da região vertebral. Espaço entre as manchas escuras menor ou igual ao comprimento da uma mancha. Manchas dorsais do corpo variam 25–49 nos machos ($\bar{X} = 36,0$; DP= 5,2; $n= 131$) e 23–47 nas fêmeas ($\bar{X} = 34,9$; DP= 5,0; $n= 142$). Borda anterior da primeira mancha dorsal em forma de meia lua, com as extremidades estendendo até a articulação quadrado-articular. Primeira mancha geralmente funde-se com as manchas do primeiro terço do corpo formando um padrão zig-zag. Ao longo do corpo podem ocorrer fusão entre algumas manchas, resultando o padrão zig-zag ou entre várias manchas, resultando em uma única linha vertebral escura (Fig. 5). Região lateral do corpo, geralmente sem manchas, quando presentes ocorrem as manchas laterais e intercalares, arredondadas e pouco evidentes. Região ventral do corpo creme, sem manchas. Cauda com o mesmo padrão do corpo, manchas variando 13–38 nos machos ($\bar{X} = 19,1$; DP= 3,6; $n= 132$) e 10–23 nas fêmeas ($\bar{X} = 15,9$; DP= 2,5; $n= 123$). Ocorre mudança ontogenética no padrão de coloração, filhotes e juvenis apresentam um colar occipital branco ou creme, que escurece nos adultos, tornando-se

marrom-claro (Fig. 6C e D). Alguns adultos podem ainda apresentar essa região branca ou esbranquiçada, mas sempre mais escura que a coloração presente nos filhotes e juvenis.



Figura 4: Variação do padrão de desenho dorsal da cabeça de *Leptodeira annulata*. A– Espécime procedente de São João do Caru, Maranhão, Brasil (MPEG 24999); B– Espécime procedente de Marabá, Pará, Brasil (MPEG 24486); C– Espécime procedente de Chaves, Pará, Brasil (MPEG 18865). Escala 10 mm.



Figura 5: Variação do padrão de desenho dorsal do corpo de *Leptodeira annulata*. A–Padrão dorsal de manchas formando zig-zag (CEPEB 997; CRC= 522 mm); B–Padrão dorsal de manchas formando uma linha vertebral escura (CEPEB 999; CRC= 505mm).

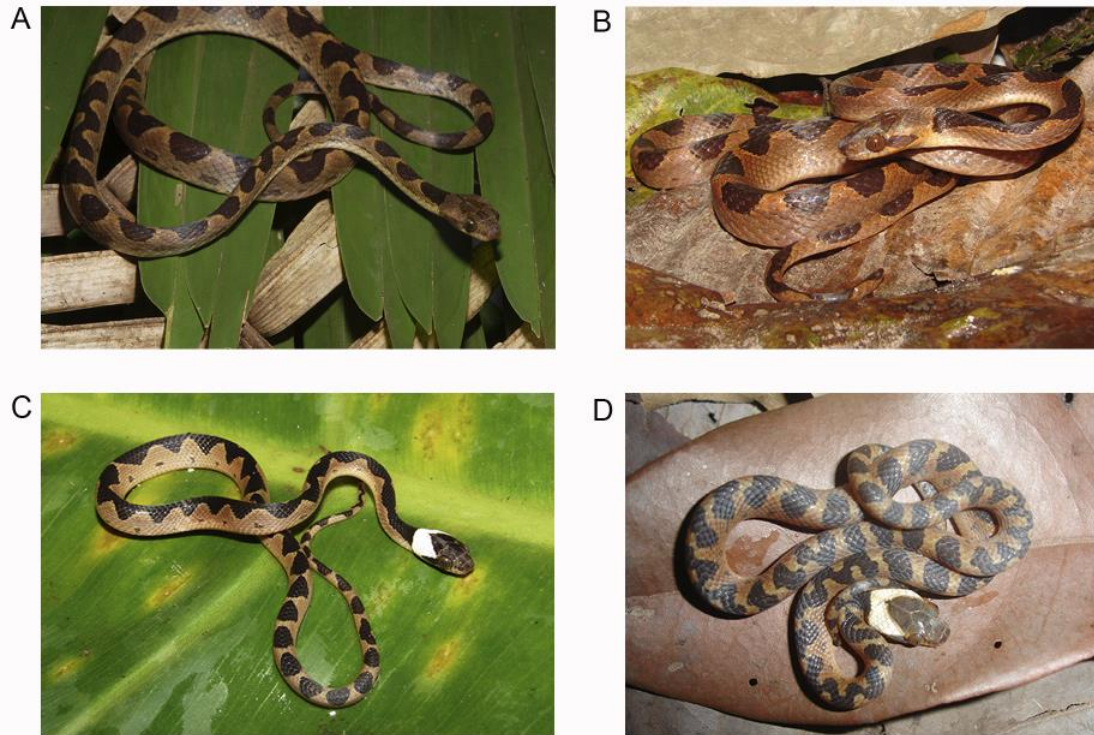


Figura 6: Padrão geral de coloração de *Leptodeira annulata*, em vida. A– Espécime adulto procedente de Marabá, Pará, Brasil; B– Espécime adulto procedente do Município de Apicás, no estado do Mato Grosso, Brasil; C– Espécime jovem procedentes do Município de Paranaitá, estado do Mato Grosso, Brasil; D– Espécime jovem procedente do Município de Marabá, Pará, Brasil. Fotos: A e D de Pedro Peloso, C e D de Dráusio Morais.

Hemipênis ($n= 11$): Invertido estende-se até a sétima subcaudal. Completamente evertido e maximamente expandido unilobado, capitado, caliculado e levemente curvado. Capítulo ornamentado por cálices espinhosos, corresponde cerca de 50% do tamanho total do órgão, na face sulcada (Fig. 7A). Cálices capitulares aumentam de tamanho em direção ao sulco capitular e os espinhos caliculares decrescem de tamanho em direção a região apical do lobo. Sulco capitular profundo, interrompido, na face não sulcada, por duas pregas perpendiculares, que seguem até as fileiras de espinhos corporais (Fig. 7B). A conformação dessas pregas e a profundidade do sulco formam uma única cavidade profunda e desnuda, aqui definida como cálice corporal (Fig. 7A). Sulco espermático simple, terminando numa área expandida

desnuda, em forma de triângulo invertido. Na face sulcada, espinhos corporais maiores em forma de ganchos estão dispostos em duas ou três fileiras transversais paralelas, variando de 3–8 espinhos por fileria, que seguem em direção a região lateral (Figs. 7C e D). Esses espinhos decrescem de tamanho em direção ao capítulo. Região basal do corpo recoberta por pequenos espinhos, de diferentes tamanhos, dispostos irregularmente, em ambas as faces. Na face sulcada, a partir da base seguem pequenos espinhos dispostos em uma estreita fileira, de cada lado do sulco espermático, até a região capitular. Na face não sulcada, duas fileiras longitudinais e paralelas de grandes espinhos em forma de gancho, separadas por uma ampla região central desnuda (largura de dois espinhos grandes). O número de espinhos varia de três a quatro, por fileira, sendo os dois basais maiores que os demais (cerca de 2x). Espinho medial grande, em forma de gancho, presente entre as duas fileiras de espinhos, na base do corpo. Este espinho está cercado por diminutos espinhos, irregularmente distribuídos.

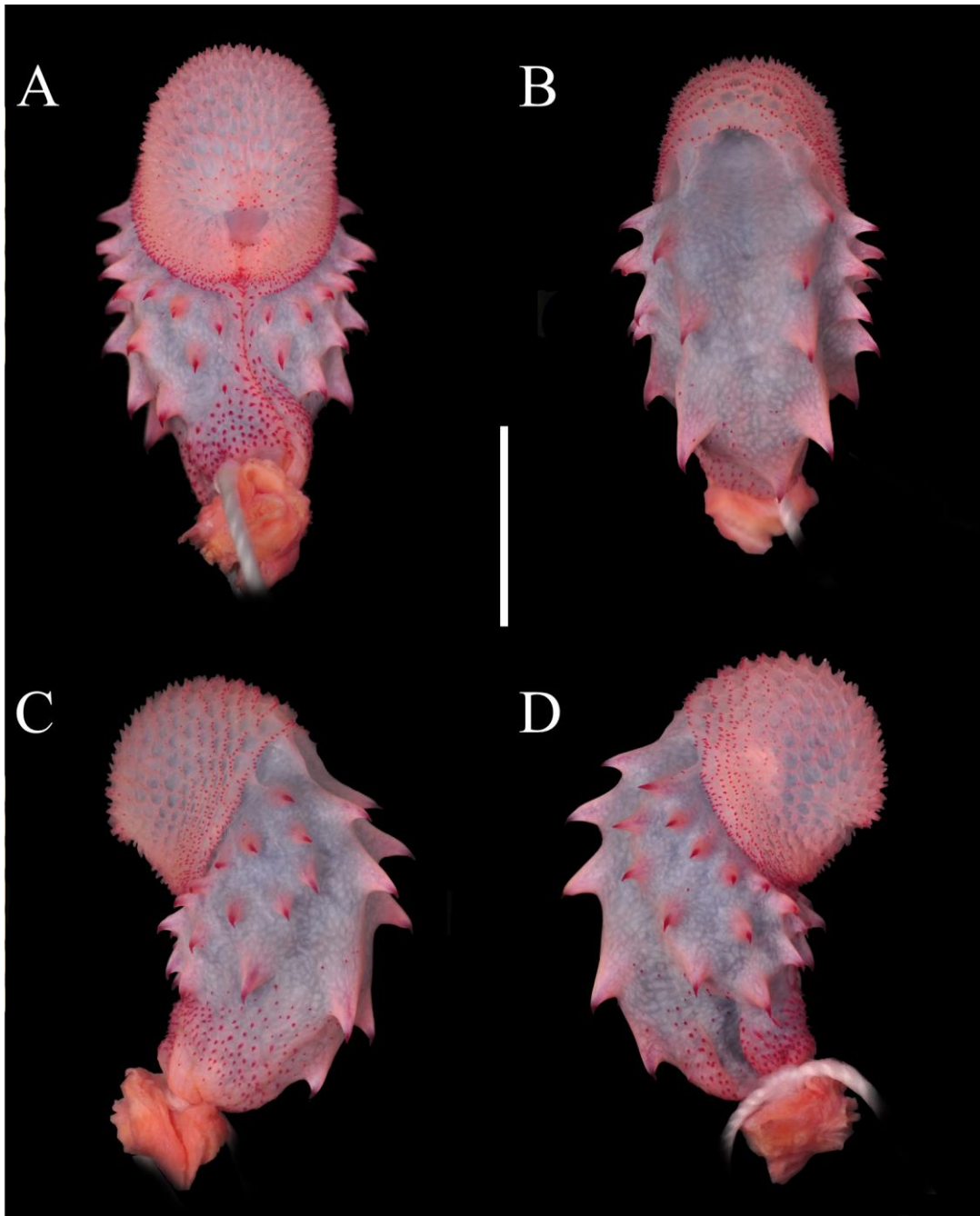


Figura 7: Hemipênis esquerdo de *Leptodeira annulata*, procedente da Floresta Nacional de Caixuanã, Município de Melgaço, Pará, Brasil (MPEG 20016). A–Face sulcada; B–Face não sulcada; C e D–Vistas laterais. Escala 5 mm.

Distribuição (Fig. 8): *Leptodeira annulata* está presente na floresta Amazônica, com registro para as Guianas, sul da Venezuela, Brasil, leste do Peru e Colômbia (Duellman 1958; Chippaux 1986; Cunha & Nascimento 1993). No Brasil, esta espécie apresenta distribuição disjunta, ocorrendo na Amazônia e na Mata Atlântica e Brejos de Altitude, sendo também registrada para as áreas de transição entre a Amazônia e o Cerrado, no nordeste dos estados do Maranhão e Tocantins.

A ocorrência de *L. annulata* para a região ocidental do Equador, na localidade de Esmeralda e Santo Domingo de los Tsáchilas, provavelmente, seja um equívoco, considerando que examinado o espécime citado por Pazmiño-Otamendi & Rodríguez-Guerra (2013) concluímos que corresponde à *L. ornata*, espécie muito semelhante a *L. annulata*.

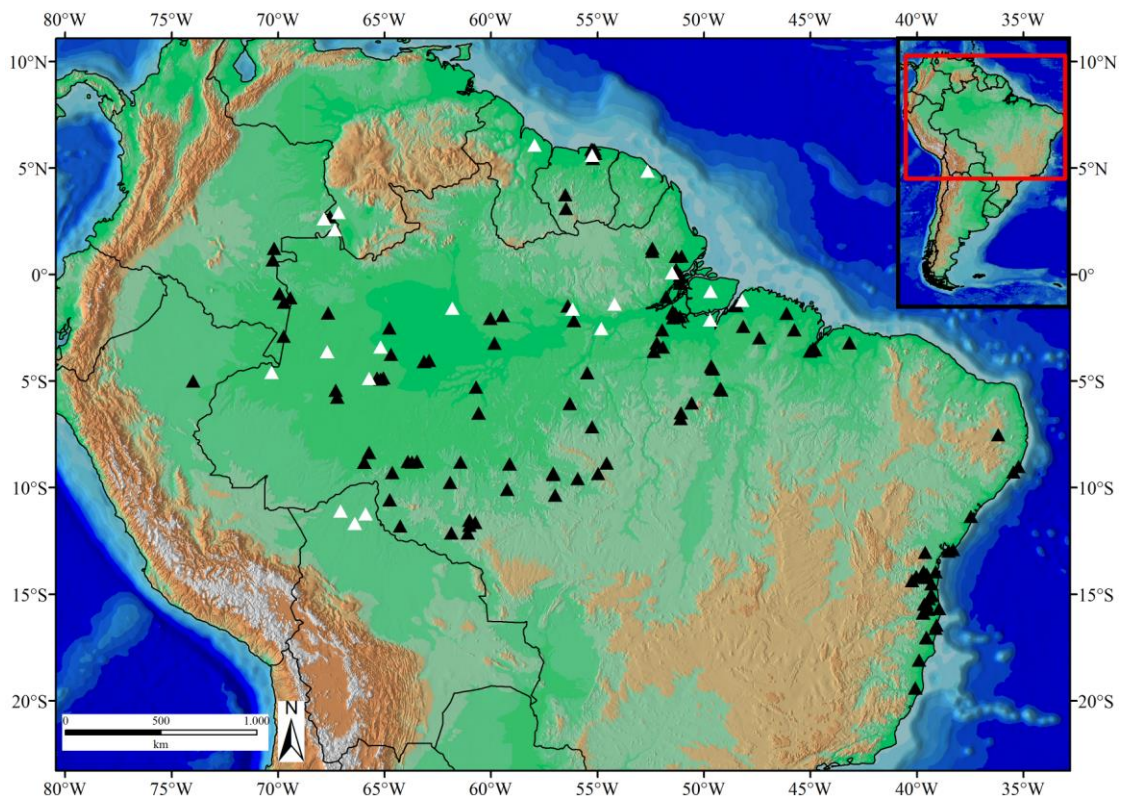


Figura 8: Distribuição geográfica de *Leptodeira annulata*. Triângulos pretos= material analisado; Triângulos brancos= dados de literatura.

Comentários: Duellman (1958) referiu-se como holótipo de *Leptodeira annulata* o espécime número 9 do Museu Swedish Museum of Natural History, descrito no primeiro volume das *Amoenitates* (página 120), por Rudolpho Hast Barth (com 186 ventrais e 64 subcaudais segundo Linnaeus 1745). Ao revisar as descrições originais de Linnaeus (1758), observamos que se tratavam de dois espécimes diferentes, sendo os dados de escutelação de um espécime (número 9 com 186 ventrais e 64 subcaudais) e a referência no *Amoenitates* de outro (número 35 com 190 ventrais e 96 subcaudais segundo Linnaeus 1745). Os valores das contagens observados na descrição de Linnaeus (1745, 1754) são muito próximos ao descrito por em Linnaeus (1758). A referência a dois espécimes diferentes nos permite afirmar que correspondem à dois sítipos e não ao holótipo como citado por Duellman (1958).

Não há registro sobre a localidade-tipo de *L. annulata*, embora Duellman (1958) tenha restringido para a região do Baixo Rio Amazonas, no estado do Pará, Brasil, pela semelhança entre o padrão de coloração do holótipo e os espécimes desta região. Contudo, a maioria das espécies descritas por Linnaeus procedentes da América, foram coletados no Suriname (Hoogmoed 1973). Observamos que os espécimes do Suriname também apresentam coloração semelhante ao holótipo, assim como os procedentes do Pará, Brasil, fato que impede a definir com exatidão a localidade-tipo desta espécie.

Coluber albofuscus descrita por Lacépède (1789) foi reconhecida como espécie válida por muito tempo até sua sinonimização com *L. annulata* por Griffin (1917).

Boulenger (1896), reconhecendo *Leptodira albofusca* como espécie válida, alocou espécimes com distribuição do México até o Paraguai e do oeste do Equador até Nordeste do Brasil (estado de Pernambuco). Por esse motivo, *Leptodira albofusca* foi alocada na lista sinonímica de várias espécies de *Leptodeira*.

Duellman (1958) alocou *Eteirodipsas annulata* var. *rhomboidalis* (Jan 1863) na sinonímia de *L. annulata*, sendo reconhecido por Scott e MacDiarmid (1984) como *nomen nudum*. A localidade-tipo citada foi Brasil e não há nenhuma descrição formal deste espécime.

Dipsas approximans Günther 1872 foi descrita para a Amazônia e alocada na sinonímia de *L. annulata* por Boulenger (1893). Reconhecemos a validade de *Leptodeira approximans* para a região oeste da Amazônia e restringimos a distribuição de *L. annulata*, à leste da Amazônia. Com a revalidação de *L. approximans*, *Eteirodipsas wieneri* Sauvage 1884, descrita para o Equador, é transferida para sua sinonímia.

Recentemente, o holótipo de *Leptodeira nycthemera* Werner 1901 foi reencontrado no museu Museum für Naturkunde, Berlim, Alemanha, e após nossa análise constatamos tratar-se de indivíduo juvenil de *Oxyrhopus petolarius* (Costa *et al. in prep.*, ver Apêndice 1). Desta forma, retiramos *Leptodeira nycthemera* Werner 1901 da sinonímia de *L. annulata*, colocada por Amaral (1929) e mantida por Duellman (1958).

Leptodeira approximans (Günther 1872) Novo status e revalidação

Fig. 9–14

Dipsas approximans Günther 1872; Ann. Mag. Nat. Hist. 9:32.

Eteirodipsas wieneri Sauvage 1884; Bull. Soc. Philom. 8: 146.

Leptodira annulata– Boulenger 1896; Catalogue of the snakes in the British Museum 3: 95
(*part*).

Leptodeira annulata annulata– Amaral 1929; Mem. Inst. Butantan 4: 78 (*part*).

Leptodeira annulata annulata– Duellman 1958; Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 114: 51 (*part*).

Síntipos: Depositados no BMNH, sem dados do Voucher, coletados por Mr. E. Bartlett, em Chayahuitas, Ato Amazonas, Loreto, Peru (“Chyavetas, Upper Amazons”). Não examinado

Diagnose: *Leptodeira approximans* pode ser diferenciada das demais espécies do complexo *L. annulata/septentrionalis* pela seguinte combinação de caracteres: 17/19/15 ou 17/19/13 escamas dorsais; pré-subocular ausente; oito supralabial, 3–5 em contato a órbita; 10 infralabiais, 1–5 em contato as mentonianas anteriores e 5–6 em contato com as posteriores; 178–196 ventrais (178–196 nos machos e 179–193 nas fêmeas); 79–104 subcaudais (81–104 nos machos e 79–96 nas fêmeas); região dorsal da cabeça marrom claro, geralmente sem manchas escuras; primeira mancha do corpo em forma de meia lua, geralmente fusionada às demais manchas, no primeiro terço, formando um padrão zig-zag; 26–45 manchas dorsais; manchas laterais e intercalares ausentes; 14–26 manchas caudais; corpo delgado e longo, 178–617mm de CRC nos machos e 149–656mm nas fêmeas; cauda longa, 37,7% do CRC nos machos e 32,7% nas fêmeas; e presença de pequenos espinhos limitadas à região basal do corpo, não extendendo ao longo do sulco espermático, na face sulcada.

Comparação com as espécies de *Leptodeira* da América do Sul: *Leptodeira approximans* difere de *L. ashimeadi*, *L. pulchriceps*, *L. larcorum*, *L. bakeri*, *Leptodeira* sp. n. 1 e *Leptodeira* sp. n. 2 pela ausência de manchas escuras na região occipital, quando presente apenas uma estreita linha pouco definida (vs. manchas bem definidas na região occipital, nunca em forma de linha). Difere de *L. ornata* por apresentar 10 infralabiais, sendo 1–5 em contato as mentonianas anteriores e 5–6 em contato com as posteriores (vs. 11 infralabiais, sendo 1–6 em contato as mentonianas anteriores e 6–7 em contato com as posteriores). Difere de *L. annulata* por apresentar 17 fileiras de escamas dorsais no primeiro terço do corpo e base do corpo recoberta por pequenos espinhos que não estendem até a região do capítulo (vs. 19

fileiras de escamas dorsais no primeiro terço do corpo e base do corpo recoberta por pequenos espinhos que se estendem em uma linha, ao longo do sulco espermático, até o capítulo).

Descrição geral ($n= 180$): Cabeça mais que uma vez e meia mais longa que larga; focinho redondo em vista dorsal; com uma acentuada constrição cervical; rostral duas vezes mais larga que alta, subtriangular e pouco visível em vista dorsal; internasal tão larga quanto longa; pré-frontal tão longa quanto larga; supraocular trapezóide, mais longa que larga; frontal pentagonal, mais longa que larga, sendo mais larga anteriormente; parietal uma vez e meia mais longa que larga; nasal dividida; loreal tão longa quanto alta, em contato com a segunda e terceira supralabiais; pupila elíptica; 1/1 pré-ocular, mais alta que longa; pré-subocular ausente; 2/2 pós-oculares; 1+2+3/1+2+3 temporais; 8/8 supralabiais, 3–5 em contato com a órbita; sinfusal triangular, tão longa quanto larga; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com as mentonianas anteriores, 5–6 em contato com as posteriores; primeiro par de infralabiais em contato a sinfusal, impedindo o contato entre sinfusal e mentonianas; mentonianas anteriores de mesmo comprimento que posteriores; 17/19/13 ou 17/19/15 fileiras de escamas dorsais lisas, com duas fossetas apiculares.

Variação: Maior macho 617mm CRC e maior fêmea 656mm CRC; comprimento da cauda 33,6–42,6 % CRC nos machos ($\bar{X} = 37,7$; DP= 1,8; $n= 77$) e 26,8–36,5% CRC nas fêmeas ($\bar{X} = 32,7$; DP= 1,9; $n= 61$); comprimento da cabeça 3,4–4,6% do CCor nos machos ($\bar{X} = 3,9$; DP= 0,2; $n= 76$) e 3,7–5,3% do CCor nas fêmeas ($\bar{X} = 4,2$; DP= 0,3; $n= 71$); 178–196 ventrais nos machos ($\bar{X} = 188,2$; DP= 3,3; $n= 91$) e 179–193 nas fêmeas ($\bar{X} = 186,6$; DP= 3,1; $n= 89$); 81–104 subcaudais nos machos ($\bar{X} = 95,1$; DP= 4,2; $n= 79$) e 79–96 nas fêmeas ($\bar{X} = 85,9$; DP= 3,8; $n= 62$); 8 supralabiais ($n= 337$ lados), podendo ocorrer raramente 7 ($n= 16$ lados) ou 9 ($n= 7$ lados); 3–5 supralabiais em contato com o olho ($n= 251$ lados), podendo ocorrer

4–5 ($n= 85$ lados), 3–4 ($n= 16$ lados), 4–6 ($n= 6$ lados) ou 5 + 6 ($n= 1$ lados); 10 infralabiais ($n= 248$ lados), podendo ocorrer 11 ($n= 100$ lados), 9 ($n= 7$ lados) ou 12 ($n= 3$ lados), sendo 1–5 em contatando com as mentonianas anteriores ($n= 166$ lados) ou 1–6 ($n= 89$ lados), raramente 1–4 ($n= 3$ lados); pré-subocular ausente ($n= 344$ lados), podendo estar presente ($n= 15$ lados); 1 pré-ocular ($n= 354$ lados), raramente 2 ($n= 5$ lados); 2 pós-oculares ($n= 355$ lados), raramente 1 ($n= 3$ lados) ou 3 ($n= 1$ lados); 17 fileiras de dorsais no primeiro terço do corpo nos machos ($n= 87$), raramente 19 ($n= 4$) e 17 nas fêmeas ($n= 65$), podendo ocorrer 19 ($n= 24$); 19 fileiras de dorsais no meio do corpo nos machos ($n= 83$), raramente 17 ($n= 8$) e 19 nas fêmeas ($n= 87$), raramente 21 ($n= 2$); 13 fileiras de dorsais no região posterior do corpo em machos ($n= 66$), podendo ocorrer 15 ($n= 21$), raramente 11 ($n= 3$) ou 17 ($n= 1$) e 15 nas fêmeas ($n= 72$), raramente 13 ($n= 17$).

Padrão de coloração e desenho (Figs. 9–12): Região dorsal da cabeça marrom-clara, semelhante a coloração de fundo do corpo, exceto as supralabiais cremes, com manchas marrom-escuras. Alguns espécimes apresentam manchas marrom-escuras nas placas cefálicas, principalmente na frontal e parietais. Mancha pós-ocular marrom-escura, iniciando nas pós-oculares e estendendo até a região da última supralabial. Região ventral da cabeça creme, com manchas escuras nas bordas das infralabiais. Dorso do corpo marrom-claro, com manchas marrom-escuras em forma em de sela ou forma oval, com 3–5 escamas de comprimento, dispostas ao longo da região vertebral. Espaço entre as manchas escuras menor que o comprimento da uma mancha. Manchas dorsais no corpo em número de 27–39 nos machos ($\bar{X} = 33,2$; DP= 3,0; $n= 79$) e 26–45 nas fêmeas ($\bar{X} = 32,3$; DP= 3,3; $n= 84$). Borda anterior da primeira mancha dorsal em forma de meia lua, com as extremidades estendendo até a articulação quadrado-articular, as extremidades podem estar ausentes, apresentando a borda arredondada (Fig. 9D), ou separadas da mancha, formando duas pequenas manchas nas

laterais, próximo a cabeça. Primeira mancha geralmente funde-se com as demais manchas do primeiro terço do corpo, formando um padrão zig-zag. Ao longo do corpo podem ocorrer fusão entre algumas manchas, resultando um padrão zig-zag. Região lateral do corpo, geralmente sem manchas, quando presentes as manchas laterais e intercalares, pouco evidentes formada por pigmentação esparça na borda das escamas. Região ventral do corpo creme, sem manchas. Cauda com o mesmo padrão do corpo, manchas variando 13–23 nos machos ($\bar{X} = 17,1$; DP= 2,1; $n= 74$) e 11–20 nas fêmeas ($\bar{X} = 14,8$; DP= 2,1; $n= 63$). Em alguns espécimes ocorrem uma acentuada pigmentação (melanismo) tornando difícil a visualização de todas as manchas (Figs. 11C, 12A e B). Filhote e juvenis apresentam apresenta um colar occipital branco que desaparece nos adultos (Figs. 10D e 12C e D).

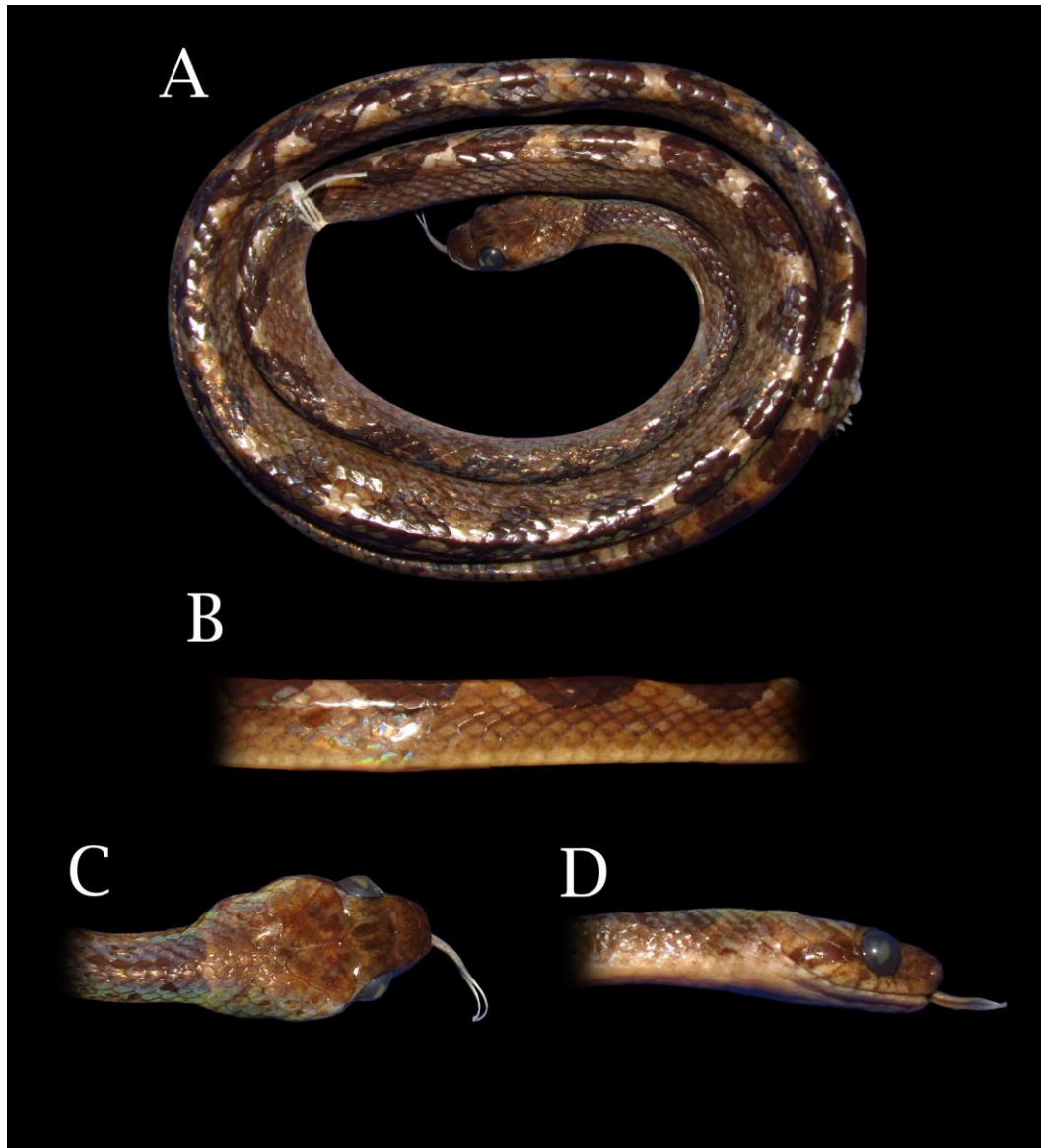


Figura 9: Padrão geral de desenho e coloração *Leptodeira approximans*, procedente de Lago Agrio, Sucumbíos, Equador (DHMECN 7829). A – Vista dorsal do corpo; B – Vista lateral do corpo; C – Vista dorsal da cabeça; D – Vista lateral da cabeça. CRC= 499mm; CCab= 18,7mm.



Figura 10: Variação do padrão de desenho dorsal da cabeça de *Leptodeira approximans*. A – Procedente de La Convención, Cusco, Peru (MUSA 1047; CCab= 18,7mm); B – Procedente de Arajuno, Pastaza, Equador (DHMECN 169; CCab= 18,8mm); C – Carabaya, Puno, Peru (CORBIDI 13187; CCab= 25,4mm); D – Rioja, San Martín, Peru (CORBIDI 3058; CCab= 16,0mm).

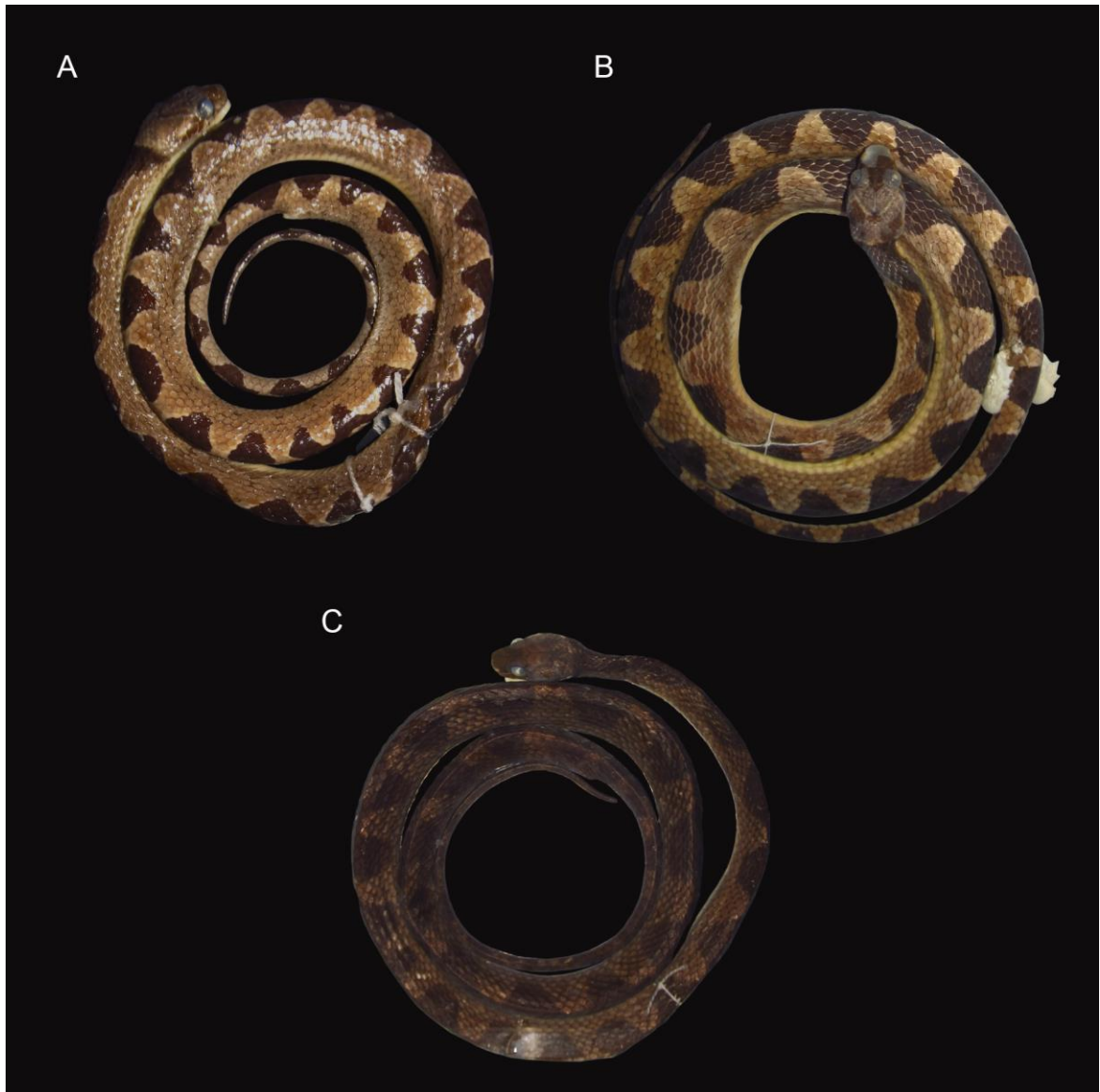


Figura 11: Variação do padrão de desenho dorsal do corpo de *Leptodeira approximans*. A – Procedente de Andoas, Loreto, Peru (CORBIDI 1524; CRC= 304mm); B – Procedente de Tambopata, Madre de Deus, Peru (MUSA ILA 286; CRC= 546mm); C –Procedente de La Convención, Cusco, Peru (CORBIDI 8349, CRC= 656mm).



Figura 12: Padrão geral de coloração de *Leptodeira approximans*, em vida. A-D– Espécimes provenientes de La Convencion, Cusco, Peru, adultos com melanismo (A-B) e padrão em zig-zag (C) e espécime juvenil indicando a faixa occipital branca (D). Fotos: A–C, Juan Cusi; D– Alphonso Guzman.

Hemipênis ($n= 6$): Invertido o hemipênis estende-se até o nível da sétima subcaudal. Completamente evertido e maximamente expandido unilobado, capitado, caliculado e levemente curvado. Capítulo ornamentado por cálices espinhosos, na face sulcada corresponde a aproximadamente 50% do tamanho total do órgão (Fig. 13A). Cálices e espinhos caliculares aumentam de tamanho em direção a região do sulco capítular. Sulco capítular profundo, sendo interrompido, na face não sulcada, por duas pregas perpendiculares, que seguem até a base das fileiras de espinhos corporais. A disposição das pregas forma uma cavidade desnuda, definida com cálice corporal. A borda do capítulo é recoberta por pequenos espinhos (Fig. 13B). Sulco espermático simple, terminando numa área expandida desnuda, na

metade do capítulo, com forma de triângulo invertido (Fig. 13A). Na face sulcada, espinhos corporais em forma de ganchos dispostos em duas ou três fileiras perpendiculares ao sulco espermático e seguem em direção a região lateral. O número de espinhos varia de 5–8 espinhos por fileira e decrescem de tamanho em direção ao capítulo e ao sulco espermático (Fig. 13C e D). Região basal do corpo recoberta por pequenos espinhos, de diferentes tamanhos, dispostos irregularmente. De cada lado do sulco espermático estão presentes vários espinhos pequenos, que seguem formando uma fina faixa até a metade do corpo, sem alcançar o capítulo. Na face não sulcada, duas fileiras longitudinais de espinhos grandes em forma de gancho, separadas por uma região medial ampla e desnuda (cerca do tamanho de dois espinhos). O número de espinhos nestas duas fileiras varia de três a quatro, sendo os dois espinhos basais do mesmo tamanho que os demais. Espinho grande medial, em forma de gancho, na base do copor, entre as duas fileiras de espinhos. Na face não sulcada, base do corpo recoberta por poucos espinhos, quando comparada com a face sulcada.

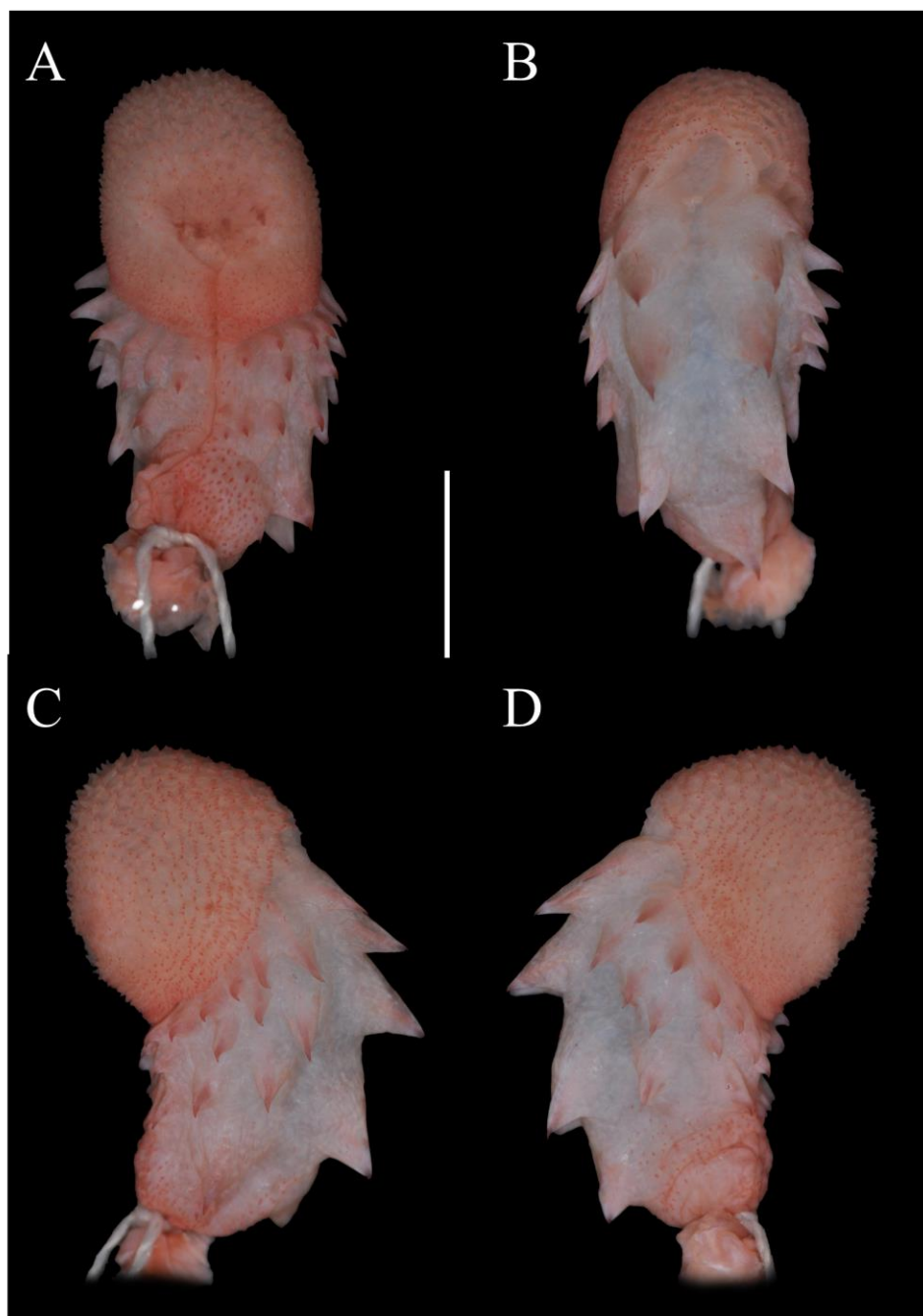


Figura 13: Hemipênis direito de *Leptodeira approximans*, procedente da Dureno, Santa Elena, Município de Lago Agrio, Sucumbios, Equador (QCAZ 7829). A - Face sulcada; B - Face não sulcada; C e D - Vistas laterais. Escala 5 mm.

Distribuição (Fig. 14): *Leptodeira approximans* ocorre nas regiões florestadas da Amazônia colombiana, equatoriana e peruana, assim como nas encostas a leste dos Andes. Registrada até 1.840 metros de altitude, nas provincias biogeográfica de Ucayali, Napo, Imeri e Punas e

Yungas (Morrone 2014). Possivelmente, as populações ao norte da Bolívia (Duellman 1958) correspondam a esta espécie.

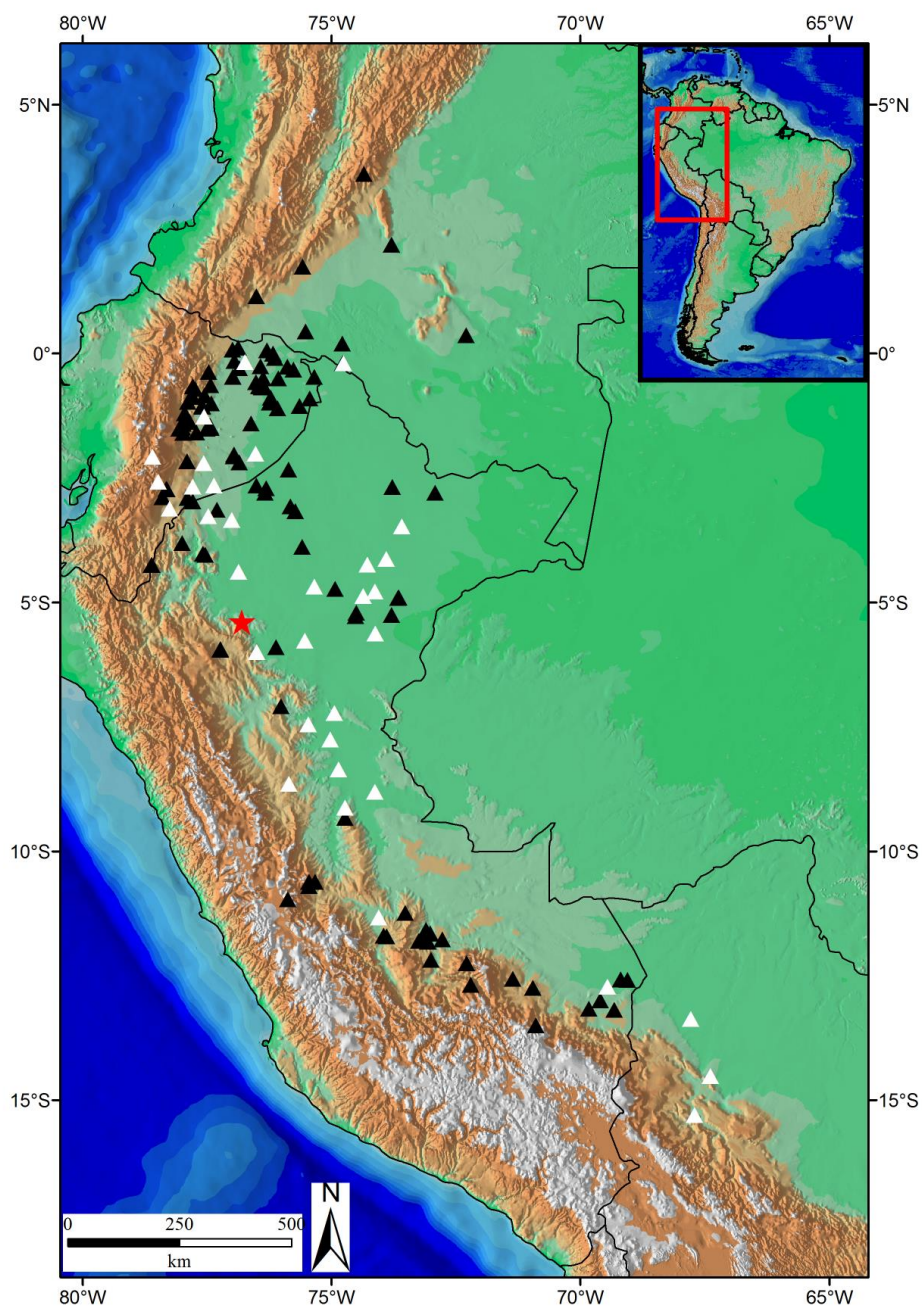


Figura 14: Distribuição geográfica de *Leptodeira approximans*. Triângulos pretos= material analisado; Triângulos brancos= dados de literatura; Estrela= localidade-tipo.

Comentários: A descrição de *Leptodeira approximans* no gênero *Dipsas* apresentada por Günther (1872), baseou-se na presença de corpo delgado como em *Dipsas*, embora apresentasse um padrão de coloração semelhante à *Leptodeira*. Günther (1872) descreveu que a coloração de fundo do corpo de fundo era tão escura que dificultava a visualização das manchas dorsais. Esse padrão de coloração melânico foi observado em vários indivíduos presentes ao longo de sua distribuição, ocorrendo juntamente com indivíduos sem melanismo.

A análise das fotos do holótipo de *Eteiodipsas wieneri* Sauvage 1884 (MNHN 6142), descrita para o Equador, deixa claro tratar-se de um indivíduo de *L. approximans*, incluída aqui na sua sinonímia.

Leptodeira ashmeadi (Hallowell 1845) *Novo status*

Figs. 15–21

Coluber ashmeadii Hallowell 1845; Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 2: 244.

Leptodeira albofusca– Boulenger 1896; Catalogue of the snakes in the British Museum 3: 95.

(*part*).

Leptodeira annulata– Barbour 1916; Proc. Biol. Soc. Washington 29: 224.

Tarbophis dipsadomorphoides Ahl 1925, Senckenbergiana biol. 51: 175.

Leptodeira annulata annulata– Amaral 1929; Mem. Inst. Butantan 4: 78 (*part*).

Leptodeira rhombifera– Dunn 1944; Caldasia, 3: 207.

Leptodeira rhombifera kugleri Shreve 1947; Bull. Mus. Comp. Zool., 99: 531.

Leptodeira annulata ashmeadi– Duellman 1958; Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 114: 51.

Lectótipo: Macho adulto, ANSP 10093 [designado por Duellman (1958)], procedente entre 200 milhas de Caracas, República da Colômbia [restrita por Duellman (1958) para região vizinhas de Caracas, Distrito Federal, Venezuela], coletado por Samuel Ashmead.

Paralectótipos: ANSP 10090–10092 e 10094, mesmos dados do lectótipo.

Diagnose: *Leptodeira ashmeadi* pode ser distinta das demais espécies do complexo *L. annulata/sptentrionalis* pela seguinte combinação de caracteres: 19/21/15 escamas dorsais; pré-subocular geralmente ausente em machos e presente em fêmeas; oito supralabial, 4–5 em contato a órbita; dez infralabiais, 1–5 em contato as mentonianas anteriores e 5–6 em contato com as posteriore; 14–15 dentes maxilares; 167–191 ventrais (172–191 nos machos e 167–191 nas fêmeas); 77–108 subcaudais (71–97 nos machos e 68–92 nas fêmeas); duas linhas na região occipital marrom-escuras iniciando na região posterior da sutura entre as parietais que se estendem até o corpo, podem estar fusionadas na região anterior e/ou posterior, unindo-se a primeira mancha dorsal do corpo; 19–59 manchas dorsais (19–58 nos machos e 27–59 nas fêmeas); manchas laterais e intercalares presentes; 13–33 manchas caudais (13–32 nos machos e 13–33 nas fêmeas); corpo robusto e longo, 155–544 mm de CRC nos machos e 168–801 mm nas fêmeas; cauda longa, 35,8% do CRC nos machos e 31,0% nas fêmeas; e cálices capitulares maiores na face não sulcada que no restante do capítulo e presença dois espinhos mediais grandes, em forma de gancho, na base do corpo sendo um superior maior e outro mais basal menor.

Comparação com as espécies de *Leptodeira* da América do Sul: *Leptodeira ashmeadi* difere das demais espécies por apresentar dois espinhos mediais grandes, em forma de gancho, na base do corpo sendo um superior maior e outro mais basal menor. Difere de *L.*

annulata, *L. approximans* e *L. ornata* pela presença de manchas escuras na região occipital (*vs.* ausência de manchas escuras, se presente apenas uma estreita linha pouco definida). Difere de *L. bakeri*, *L. larcorum* e *Leptodeira* sp. n. 1 por apresentar a mancha da mancha escura na região occipital em forma de ferradura (*vs.* mancha escura na região occipital em forma de barra em *L. bakeri*; forma de borboleta em *L. larcorum*; e em forma de uma linha larga em *Leptodeira* sp. n. 1). Difere de *L. pulchriceps* e *Leptodeira* sp. n. 2 por apresentar em média menor número de ventrais, 181,7 nos machos (172–191) e 181 nas fêmeas (167–191) (*vs.* média 195,6, variando 191–198 nos machos e média 192,9, variando 188–200 nas fêmeas em *L. pulchriceps*; média 197,1, variando 184–208 ventrais nos machos e média 194,6, variando 179–212 nas fêmeas em *Leptodeira* sp. n. 2).

Redescrição do lectótipo: ANSP 10093 (Fig. 15), macho adulto, espécime em razoável estado de conservação com as seguintes características: loreal mais longa que alta; pré-frontais duas vezes o comprimento das internasais; frontal mais longa que larga, largura anterior maior que a posterior; parietais mais longa que larga; 1/1 pré-oculares, em contato com a frontal; pré-infraocular presente; 2/2 pós-oculares; 8/8 supralabiais, 4–5 em contato com a órbita; 1+2+3/1+2+3 temporais; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com as mentonias anteriores, 4–5 em contato com as mentonias posteriores; mentonias em dois pares com aproximadamente o mesmo tamanho; escamas dorsais lisas, com duas fossetas apiculares, com 19/17/15 fileiras de escamas dorsais; 189 ventrais; anal dividida; 96 subcaudais; CRC= 383mm; CCau= 136mm; CTot= 519mm; Ccab= 15,6mm; CCau/CRC= 35,5%; CCab/CCor= 4,24%. Região dorsal da cabeça desbotada de cor bege, com duas linhas marrom-claras na região occipital, que se iniciam na região posterior das parietais e se estendem paralelas até o início do corpo e se unem à primeira mancha dorsal. Mancha pós-ocular marrom-clara, pouco evidente, inicia-se nas pós-oculares e estende-se até a região da última supralabial. Região

ventral da cabeça creme, sem manchas escuras. Região dorsal do corpo desbotada de cor bege, com manchas marrom-claras em forma ovóide e separadas por espaço claro menores que as manchas. Manchas dorsais do corpo 40. Primeira mancha dorsal do corpo dividida, fusionada as duas linhas occipitais. Região lateral do corpo, com manchas laterais e intercalares marrom-claras evidentes. Região ventral do corpo creme, sem manchas. Cauda com o mesmo padrão do corpo, manchas na cauda 28.

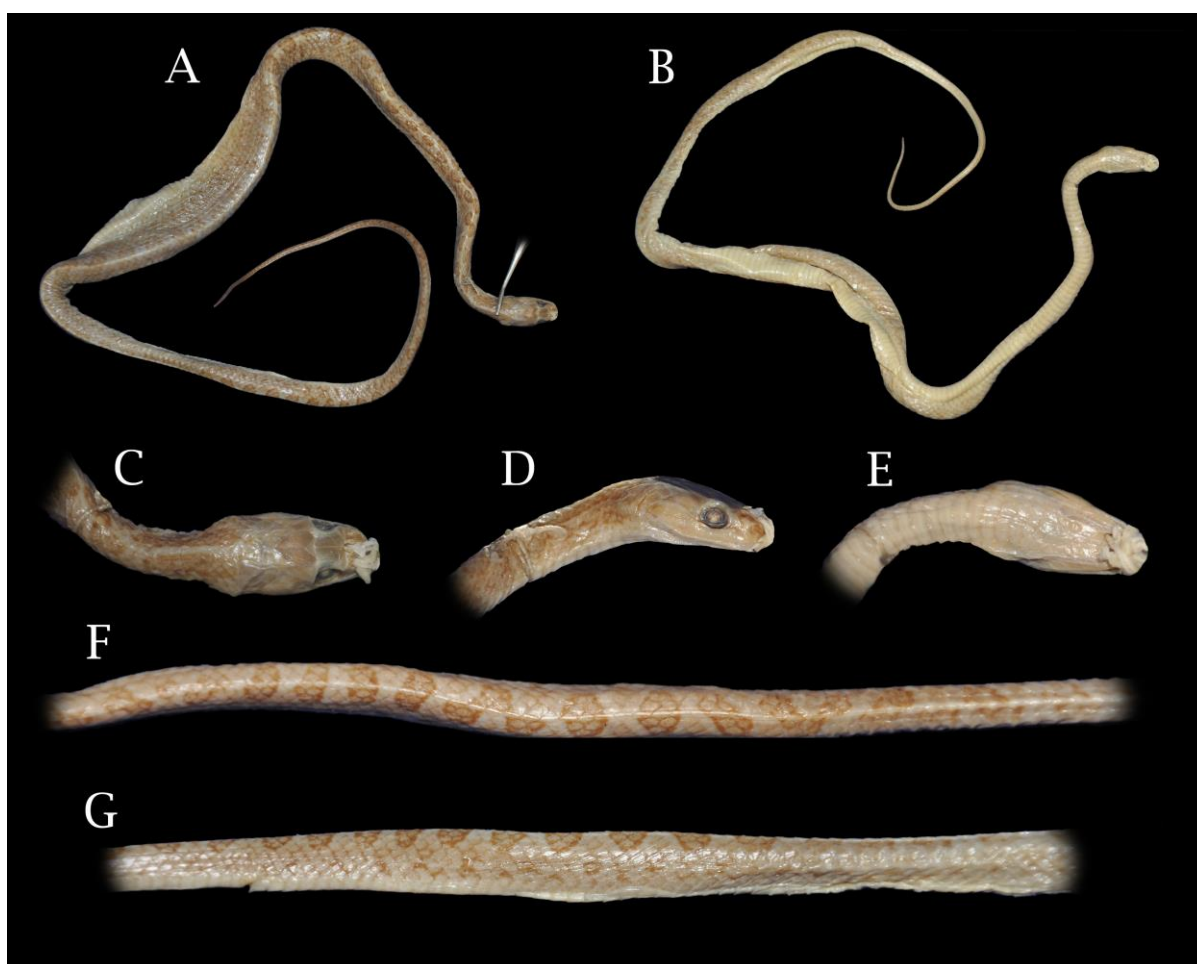


Figura 15: Lectótipo de *Coluber ashmeadi* Hallowell, 1845 (ANSP 10093). A – Vista dorsal do corpo; B – Vista ventral do corpo; C – Vista dorsal da cabeça; D – Vista lateral da cabeça; E – Vista ventral da cabeça; F – Padrão de desenho dorsal do corpo; G – Padrão de desenho lateral do corpo. Fotos: Darlan Tavares Feitosa. CRC= 383mm, CCab= 15,6 mm.

Descrição geral ($n= 186$): Cabeça mais que uma vez e meia mais longa que larga; focinho redondo em vista dorsal; acentuada constrição cervical; rostral duas vezes mais larga que alta, subtriangular e pouco visível em vista dorsal; internasal tão larga quanto longa; pré-frontal tão longa quanto larga; supraocular trapezoidal, mais longa que larga; frontal pentagonal, mais longa que larga, sendo mais larga anteriormente; parietal uma vez e meia mais longa que larga; nasal dividida; loreal mais longa que alta, em contato com segunda e terceira supralabiais; pupila elíptica; 1/1 pré-ocular, mais alta que longa; pré-subocular presente ou ausente; 2/2 pós-oculares; 1+2+3 temporais; 8/8 supralabiais, 4–5 em contato com a órbita; sinfusal triangular, tão longa quanto larga; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com as mentonianas anteriores, 5–6 em contato com as posteriores, primeiro par de infralabiais em contato a sinfusal, impedindo o contato entre sinfusal e mentonianas; mentonianas anteriores de mesmo comprimento que posteriores; 19/21/15 fileiras de escamas dorsais lisas, com duas fossetas apicais.

Varição: Maior macho 544mm CRC e maior fêmea 801mm CRC; comprimento da cauda 31,3–41,3 % CRC nos machos ($\bar{X} = 35,8$; DP= 2,5; $n= 60$) e 26,0–36,1% CRC nas fêmeas ($\bar{X} = 31,0$; DP= 2,4; $n= 57$); comprimento da cabeça 3,6–5,0% CCor nos machos ($\bar{X} = 4,4$; DP= 0,3; $n= 69$) e 4,1–5,6% CCor nas fêmeas ($\bar{X} = 4,6$; DP= 0,3; $n= 77$); 172–191 ventrais nos machos ($\bar{X} = 181,67$; DP= 4,5; $n= 87$) e 167–191 nas fêmeas ($\bar{X} = 181,0$; DP= 4,8; $n= 96$); 71–97 subcaudais nos machos ($\bar{X} = 86,3$; DP= 6,1; $n= 63$) e 68–92 nas fêmeas (média= 78,4; DP= 5,8; $n= 59$); 8 supralabiais ($n= 320$ lados), podendo ocorrer 7 ($n= 16$ lados) ou 9 ($n= 11$ lados); sendo 4–5 supralabiais em contato com o olho ($n= 251$ lados), podendo ocorrer 3–5 ($n= 59$ lados), 3–4 ($n= 15$ lados), 5–6 ($n= 5$ lados); 10 infralabiais ($n= 308$ lados), podendo ocorrer 9 ($n= 19$ lados) ou 11 ($n= 17$ lados); 5 primeiras infralabiais em contato com mentonianas anteriores ($n= 316$ lados), podendo variar em 6 ($n= 14$ lados) ou 4 ($n= 8$ lados);

pré-subocular ausente ($n= 87$ lados) ou presente ($n= 73$ lados) em machos e presente ($n= 104$ lados) ou ausente ($n= 70$ lados) em fêmeas; 1 pré-ocular ($n =309$ lados), raramente 2 ($n= 31$ lados) ou 3 ($n= 1$ lados); 2 pós-oculares ($n= 332$ lados), raramente 3 ($n= 9$ lados) ou 1 ($n= 2$ lados); 19 fileiras de dorsais no primeiro terço do corpo nos machos ($n= 77$), raramente 17 ($n= 4$) ou 21($n= 4$) nos machos e 19 nas fêmeas ($n= 68$), podendo ocorrer 21($n= 20$), raramente 17 ($n= 4$); 21 fileiras de dorsais no meio do corpo nos machos ($n= 54$) ou 19 ($n= 31$), raramente 17 ($n= 1$) e 21 nas fêmeas ($n= 65$), podendo ocorrer 19 ($n= 25$), raramente 23 ($n= 5$); 15 fileiras de dorsais no terço distal do corpo nos machos ($n= 82$), raramente 17 ($n= 4$) ou 13 ($n= 1$) e 15 nas fêmeas ($n= 54$), podendo ocorrer 17 ($n= 39$), raramente 13 ($n= 1$).

Padrão de coloração e desenho (Figs. 16–18): Região dorsal da cabeça marrom-clara, mais escura que a coloração de fundo do corpo. Supralabiais cremes, com bordas posteriores manchadas de marrom-escuro. Manchas marrom-escuras, no dorso da cabeça, variam de forma e tamanho, e em alguns espécimes podem estar ausentes. Região occipital com duas linhas, que se iniciam na região posterior das parietais e se estendem até o início do corpo, em forma de ferradura, unindo-se a primeira mancha dorsal. Apresenta forma variada, podendo estar parcialmente fusionada ou não fusionada. Mancha pós-ocular marrom-escura, inicia-se nas pós-oculares e estende-se até a região da última supralabial, podendo eventualmente fusionar-se à primeira mancha lateral do corpo, formando uma linha, que se estende na lateral do corpo. Região ventral da cabeça creme, sem manchas escuras, exceto as bordas posteriores das infralabiais. Dorso do corpo marrom-claro, com manchas marrom-escuras em forma ovóide, com 2–5 escamas de comprimento, dispostas ao longo da região vertebral. Espaço entre as manchas escuras menor ou igual ao comprimento de uma mancha. Manchas dorsais do corpo variam 19–58 nos machos ($\bar{X} = 40.4$; DP= 7,22; $n= 81$) e 27–59 nas fêmeas ($\bar{X} = 42,4$; DP= 7,1; $n= 93$). Primeira mancha dorsal do corpo, inteira ou dividida, fusionada as

duas linhas occipitais. Ao longo do corpo podem ocorrer fusão entre algumas manchas, resultando no padrão zig-zag ou as manchas podem estar deslocadas, resultando um padrão onde as manchas ocupam apenas um lado do corpo e terminam sobre a região vertebral. Região lateral do corpo, com manchas laterais e intercalares bem evidentes. Região ventral do corpo creme, geralmente sem manchas, quando presente ocorrem pequenas pigmentações nas bordas das ventrais. Cauda com o mesmo padrão do corpo, manchas variando 13–32 nos machos ($\bar{X} = 23,4$; DP= 4,8; $n= 53$) e 13–33 nas fêmeas ($\bar{X} = 21,6$; DP= 4,7; $n= 55$).

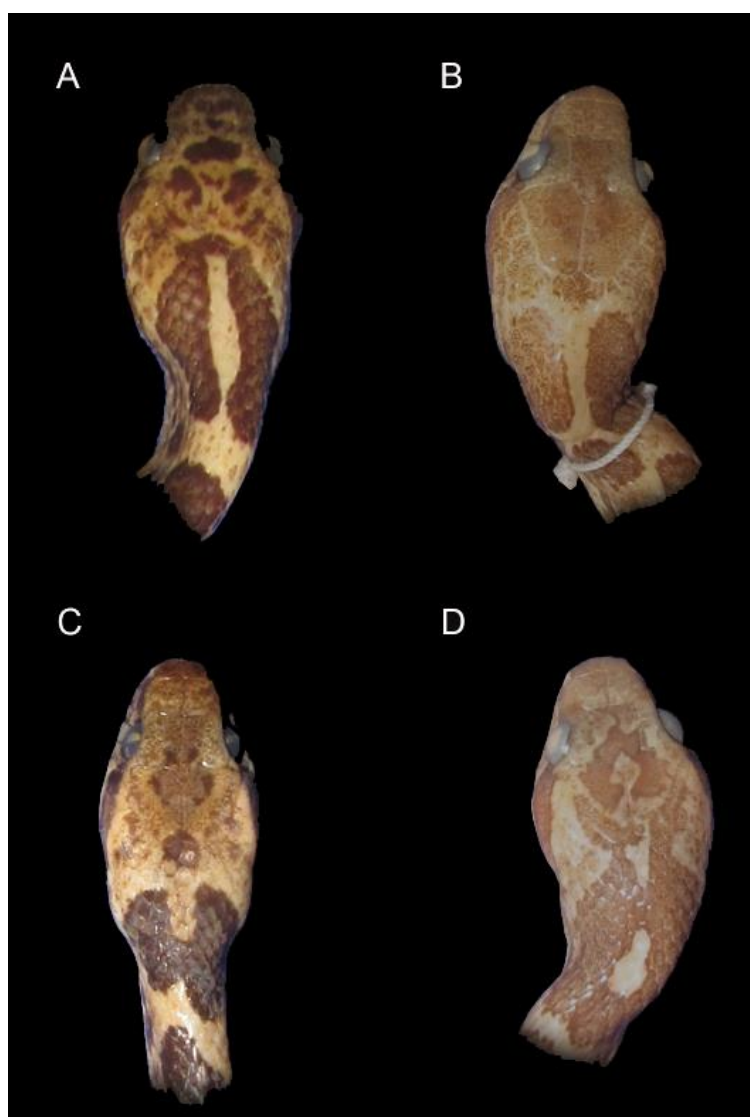


Figura 16: Padrão desenho dorsal da cabeça de *Leptodeira ashmeadi*. A– Espécime procedente de Guarico, Venezuela (MBUCV 91; CCab= 17,6mm); B– Espécime procedente de Aragua, Venezuela (MBUCV 8228; CCab= 16,3mm); C– Espécime procedente de Bolivar,

Venezuela (MBUCV 7207; CCab= 19,4mm); D– Espécime procedente de Monagas, Venezuela (MHNLS 1830; CCab= 16,0mm).

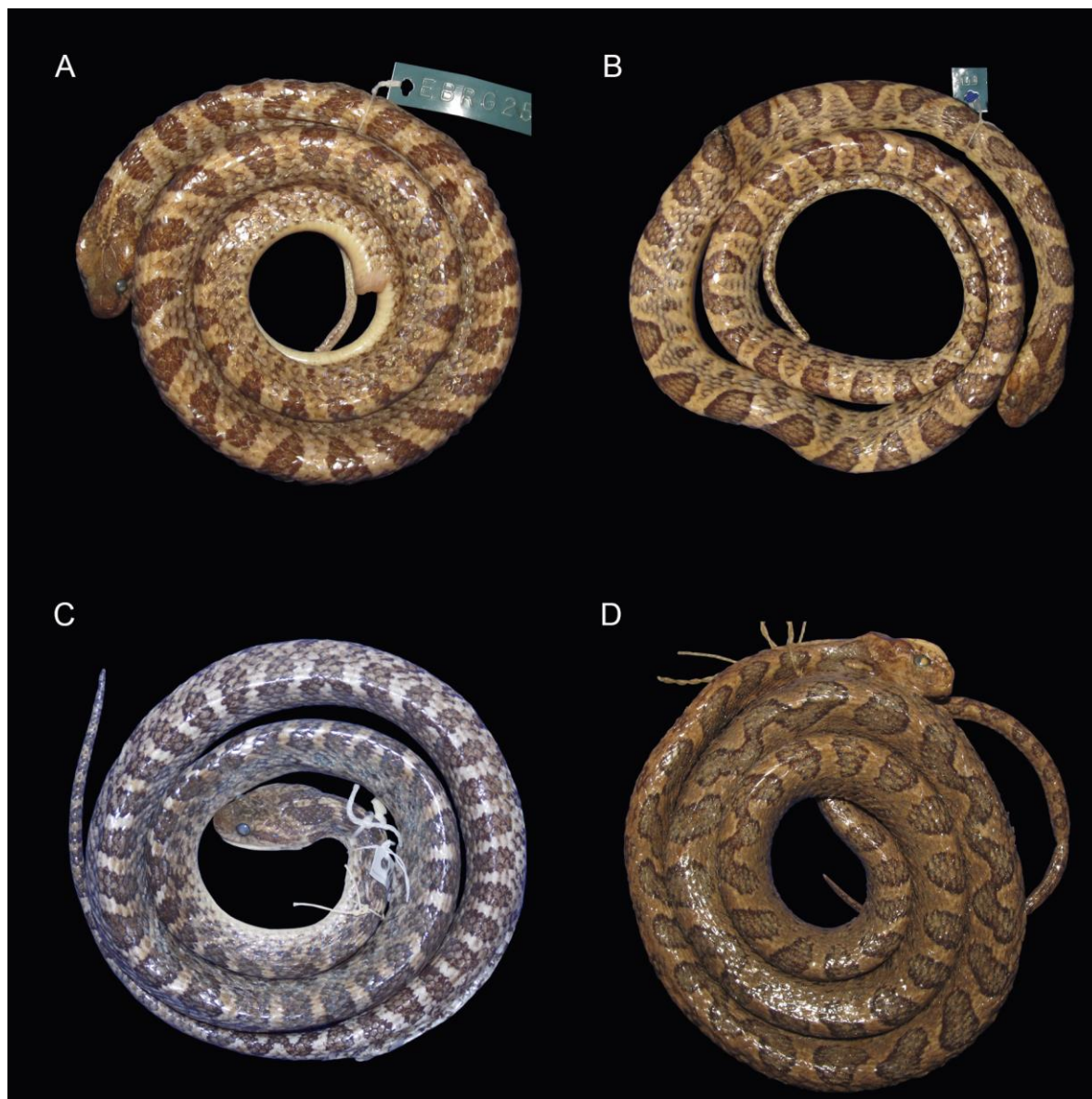


Figura 17: Padrão desenho dorsal do corpo de *Leptodeira ashmeadi*. A – Espécime procedente de Aragua, Venezuela (EBRG 252; CRC= 512mm); B – Espécime procedente de Aragua, Venezuela (EBRG 495; CRC= 522mm); C–Espécime procedente de Meta, Colombia (ICN 11216; CRC= 536mm); D–Espécime procedente de Miranda, Venezuela (MBUCV 8200; CRC= 801mm).

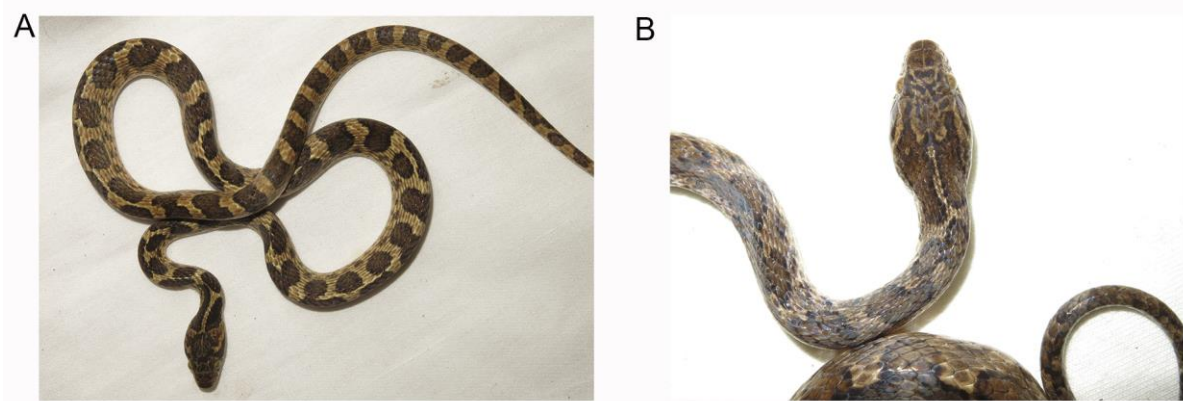


Figura 18: Padrão geral de coloração de *Leptodeira ashmeadi*, em vida. A – Espécime procedente de Puerto Carreño, Vichada, Colômbia; B – Espécime procedente de Puerto Carreño, Vichada, Colômbia; Fotos: A e B, Juan Pablo Hurtado.

Hemipênis ($n= 1$): Invertido estende-se até a sexta ou sétima subcaudal. Completamente evertido e expandido unilobado, capitado, caliculado e levemente curvado. Capítulo ornamentado por cálices espinhosos, corresponde cerca de 50% do tamanho total do órgão, na face sulcada (Fig. 19A). Cálices capitulares maiores na face não sulcada (Figs. 19C e D), aumentando de tamanho em direção à região do sulco capitular. Na face não sulcada, sulco capitular é mais profundo e interrompido por duas pregas perpendiculares, que saem do sulco e seguem em direção a fileira de espinhos corporais. Essas pregas formam com a borda do sulco uma grande cavidade profunda e desnuda, aqui definida como cálice corporal. Esse cálice corresponde a cerca de 30% largura do corpo (Fig. 19B). De cada lado deste cálice corporal, estão presentes outros dois cálices corporais menores. Sulco espermático simple, terminando em uma pequena área expandida em forma de gota invertida (Fig. 19A). Na face sulcada, espinhos corporais maiores em forma de ganchos, dispostos em duas ou três fileiras transversais ao sulco espermático. Cada fileira pode apresentar de 2–4 espinhos, que seguem em direção a região lateral (Figs. 19C e D) e decrescem de tamanho em direção à região do sulco capitular. Região basal do corpo recoberta por pequenos espinhos de diferentes

tamanhos e dispostos irregularmente, sendo a área recoberta por esses espinhos maior na face sulcada. Uma estreita faixa formada por pequenos espinhos está presente de cada lado do sulco espermático, iniciando na base do corpo e seguindo até o meio do corpo, não alcançando o capítulo. Na face não sulcada, duas fileiras longitudinais e paralelas, estão separadas por uma ampla região central desnuda (distância correspondente a largura de quatro espinhos). Cada fileira apresenta três espinhos grandes em forma de gancho, sendo os dois espinhos basais maiores que os demais. Na base do corpo, dois espinhos mediais grandes, em forma de gancho, um superior maior (cerca de 3x o tamanho dos espinhos das fileiras) e outro mais basal menor (mesmo tamanho que os espinhos das fileiras).

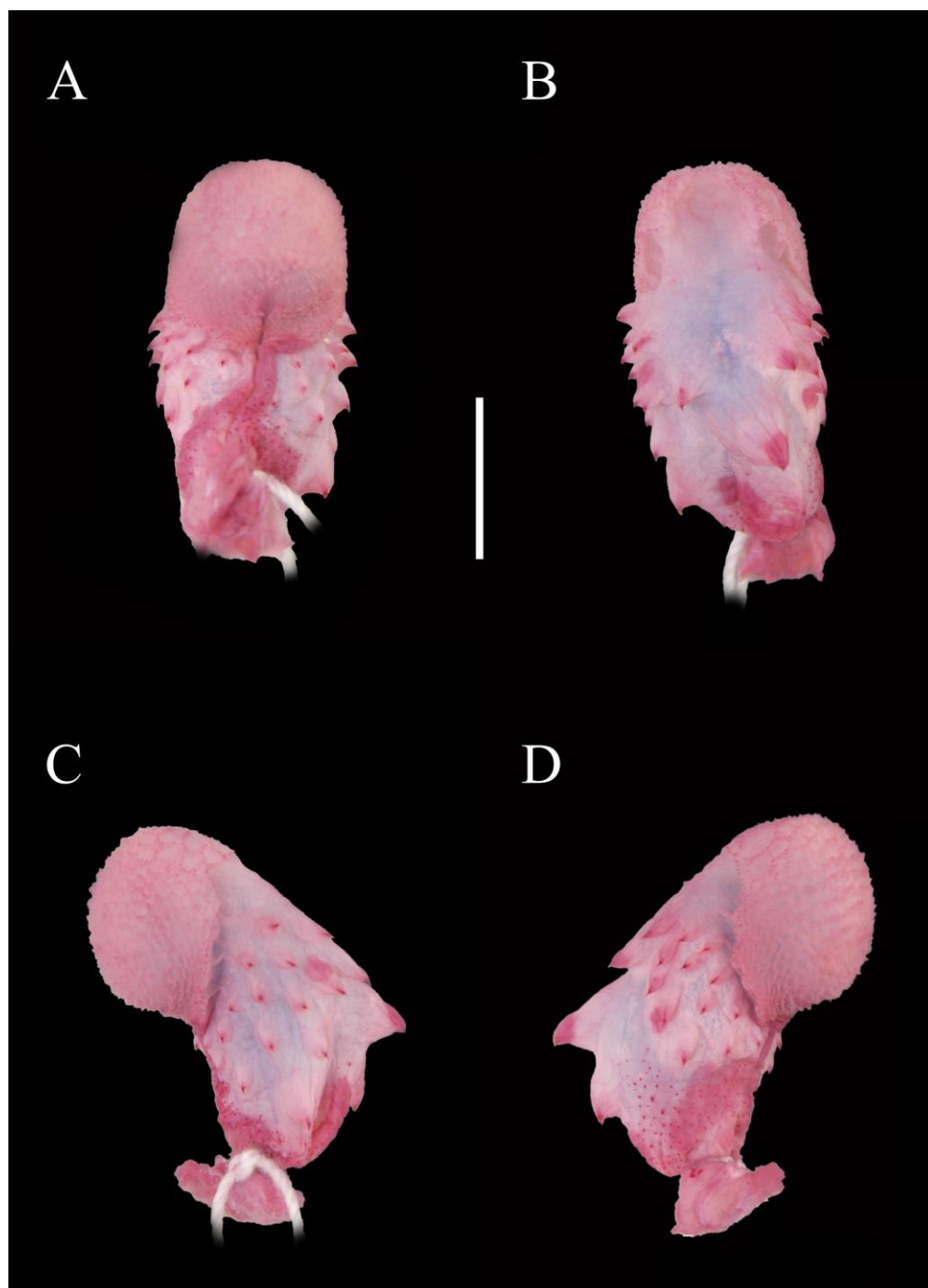


Figura 19: Hemipênis direito de *Leptodeira ashmeadi*, procedente da Finca El Ceibal, Município de Luruaco, Atlático, Colômbia (ICN 11224). A–Face sulcada; B–Face não sulcada; C e D–Vistas laterais. Escala 5 mm.

Distribuição geográfica (Fig. 20): *Leptodeira ashmeadi* ocorre em áreas de vegetação aberta do norte da América do Sul, sendo registrada desde Caracas na Venezuela até o norte do

estado do Amazonas no Brasil e litoral do Caribe de Barranquilhas, Barquillas. Foi registrada para as ilhas do litoral da Venezuela, Trinidad e Tobago (Kornacker 1999). Está presente nas províncias biogeográficas de Guajira, oeste da Planície da Guiana, Venezuela, Savana e na região dos Pantepui (Morrone 2014).

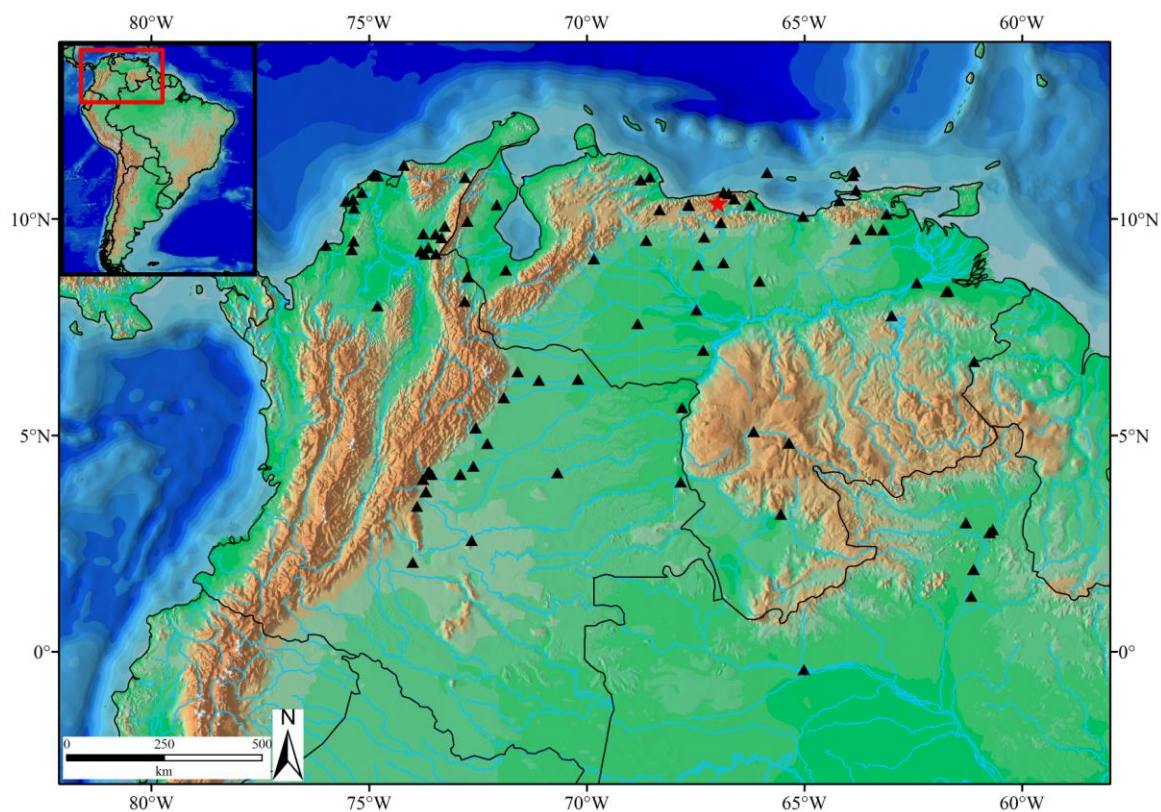


Figura 20: Distribuição geográfica de *Leptodeira ashmeadi*. Triângulos pretos= material analisado; e estrela= localidade-tipo.

Comentários: *Tarbophis dipsadomorphoides* foi descrita por Ahl (1925) para a África, no entanto, Mertens (1970), examinando o holótipo (Fig. 21) e revisando as localidades coletadas, observou que se trata de um sinônimo de *Leptodeira ashmeadi*. Atualmente, essa espécie tem sido considerada como sinônimo de *Telescopus variegatus* (Reinhardt 1843), no entanto, não existe nenhuma indicação que justificasse tal alteração (no website Reptilia-

Database 2014). Acreditamos que este equívoco, provavelmente, tenha origem na identificação errada apresentada no site do Museum für Naturkunde. A análise do holótipo (ZMB 28776) deixa claro que corresponde à *Leptodeira ashmeadi* e não à nenhuma espécie de *Telescopus*, como já havia observado Mertens (1970).

Leptodeira rhombifera kugleri foi descrita por Shreve (1947) com base em seis espécimes do Distrito de Acosta, Departamento de Falcón, Venezuela. A análise do holótipo confirmou que corresponde à um sinônimo de *L. ashmeadi*, como proposto por Duellman (1958).

Leptodeira ashmeadi foi registrada por Dunn (1944) como *Leptodeira rhombifera* na lista das serpentes da Colômbia, considerando que *Coluber ashmeadi* ainda não havia sido reconhecida como *Leptodeira*. Provavelmente, Dunn (1944) tenha tomado essa decisão por considerar que a espécie com ocorrência e padrão de desenho mais próxima ao material da Colômbia seria *L. rhombifera*.

As recentes análise moleculares (Daza *et al.* 2009; Capítulo 1) indicaram que os espécimes do norte da Amazônia (Amazonas e Roraima), embora não apresentem o padrão de desenho típico de *L. ashmeadi*, possuem caracteres merístico e moleculares que nos permite reconhecê-los nesta espécie.



Figura 21: Holótipo de *Tarbophis dipsadomorphoides* Ahl, 1925 (ZMB 28776). A– Vista dorsal do corpo; B– Vista ventral do corpo. Fotos: Christoph Kucharzewski. Escala equivale a 50 mm.

Leptodeira bakeri Ruthven 1936

Figs. 22-25

Dipsas annulata– Lidth de Jeude 1887; Notes Leyden Mus. 9: 133.

Leptodeira annulata– Ruthven 1923; Occas. Papers Mus. Zool. Univ. Michigan 143: 9.

Leptodeira bakeri Ruthven 1936; Occas. Papers Mus. Zool. Univ. Michigan 330: 1

Leptodeira bakeri– Duellman 1958; Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 114: 51.

Holótipo: Fêmea adulta, UMMZ 57130, em bom estado de conservação, procedente de Bubali, Aruba, número de campo 155, coletado em seis de agosto 1922 por Dr. H. Burrington Baker.

Parátipos: UMMZ 57131, 57133 e 57134, procedente da mesma localidade do holótipo, número de campo 156, 152 e 164, respectivamente; FMNH 109864, anteriormente UMMZ 57129, procedente de Mon Plaisir, Aruba, número de campo 157; e MCZ 46511, anteriormente UMMZ 57132, procedente da mesma localidade do holótipo, número de campo 151; todos coletados em seis de agosto 1922 por Dr. H. Burrington Baker.

Diagnose: *Leptodeira bakeri* pode ser distinta das demais espécies do complexo *L. annulata/septentrionalis* pela seguinte combinação de caracteres: 19/19/15 escamas dorsais; pré-subocular geralmente presente; 8/8 supralabial, 4–5 em contato a órbita; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato as mentonianas anteriores e 5–6 em contato com as posteriores; 15 dentes maxilares; 160–180 ventrais (162–180 nos machos e 160–178 nas fêmeas); 63–108 subcaudais (70–91 nos machos e 63–83 nas fêmeas); região dorsal da cabeça marrom-claro, com uma mancha marrom-escura que em forma de barra que inicia na região posterior das parietais estendendo-se sobre as occipitais, lateralmente alcançando as temporais; machas

dorsais formando bandas alcançando a borda das pré-ventrais; 12–27 manchas dorsais marrom-escuras (12–27 nos machos e 13–27 nas fêmeas); presença de manchas intercalares marrom-escuras; 7–20 manchas caudais marrom-escuras (7–20 nos machos e 7–11 nas fêmeas); 314–615 mm de CRC nos machos e 259–585 mm nas fêmeas; e cauda longa, cerca de 36% do CRC nos machos e 30% nas fêmeas.

Comparação com outras espécies de *Leptodeira* da América do Sul: *Leptodeira bakeri* difere de *L. annulata*, *L. approximans* e *L. ornata* pela presença de manchas marrom-escuras na região occipital (*vs.* ausência de manchas escuras na região dorsal da cabeça, quando presente limitada à uma estreita linha pouco definida). Difere de *L. ashmeadi*, *L. larcorum*, *L. pulchriceps*, *Leptodeira* sp. n. 1 e *Leptodeira* sp. n. 2 pela presença de mancha occipital escura em forma de barra (*vs.* mancha occipital escura em forma de ferradura em *L. ashmeadi*, *L. pulchriceps* e *Leptodeira* sp. n. 2; em forma de borboleta em *L. larcorum*; e em forma de linha larga em *Leptodeira* sp. n. 1).

Descrição do holótipo: Holótipo UMMZ 57130 (Fig. 22), fêmea adulta, espécime em bom estado de conservação com as seguintes características: loreal um pouco mais longa que alta; pré-frontais duas vezes o comprimento das internasais; frontal mais longa que larga, largura anterior maior que a posterior; parietais mais longa que larga; 1/1 pré-oculares; pré-infraocular presente; 2/2 pós-oculares; 8/8 supralabiais, 4–5 em contato com a órbita; 1+2+3 temporais; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com as mentonias anteriores e 4–5 em contato com as mentonias posteriores; dois pares de mentonias com igual tamanho; 19/17/15 fileiras de escamas dorsais lisas, com duas fossetas apiculares; 170 ventrais; anal dividida; 71 subcaudais; CRC= 314mm; CCau= 119mm; CTot= 433 mm; CCau/CRC= 37,90%. Região dorsal da cabeça marrom-clara, com uma mancha marrom-escura ocupando a região posterior

das parietais e uma fileira das escamas occipitais, que se estende lateralmente entre as temporais. Mancha pré-ocular marrom-clara, iniciando na nasal e estendendo até a pré-ocular. Mancha pós-ocular marrom-clara, iniciando nas pós-oculares e estendendo até a região da última supralabial. Região ventral da cabeça creme, sem manchas escuras. Região dorsal do corpo marrom-clara, com 16 manchas marrom-claras em forma de bandas com 6–9 escamas de comprimento na fileira vertebral, que estendem até a borda superior das pré-ventrais. Manchas separadas por espaços menores que seu tamanho. Região lateral do corpo com manchas intercalares marrom-escuras formada pela pigmentação das bordas das escamas e chegam a formar uma estreita banda mal definida. Região ventral do corpo creme, sem manchas. Cauda com o mesmo padrão do corpo, com 8 manchas marrom-escuras.



Figura 22: Holótipo de *Leptodeira bakeri* Ruthven, 1936 (UMMZ 57130). A– Vista ventral do corpo; B– Vista dorsal do corpo; C– Vista dorsal da cabeça; D– Vista lateral da cabeça.

Fotos: University of Michigan Museum of Zoology, Amphibian and Reptile Type Specimens. Escala em A e B 30 mm, C e D sem escala.

Descrição geral ($n= 36$): Cabeça uma vez e meia mais longa que larga; focinho redondo em vista dorsal; com uma acentuada constrição cervical; rostral duas vezes mais larga que alta, subtriangular e pouco visível em vista dorsal; internasal tão larga quanto longa; pré-frontal tão longa quanto larga; supraocular trapezoidal, mais longa que larga; frontal pentagonal, mais longa que larga, sendo mais larga anteriormente; parietal uma vez e meia mais longa que larga; nasal dividida; loreal mais longa que alta, contatando segunda e terceira supralabiais; pupila elíptica; 1/1 pré-ocular, mais alta que longa; uma pré-subocular presente (mas pode estar ausente); 2/2 pós-ocular; 1+2+3 temporais; 8/8 supralabiais, 4–5 em contato com a órbita; sinfiscal triangular, tão longa quanto larga; geralmente 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com as mentonianas anterior e 5–6 em contato com as posteriores; primeiro par de infralabiais em contato a sinfiscal, impedindo o contato entre sinfiscal e mentonianas; mentonianas anteriores com o mesmo comprimento que posteriores; 19/19/15 fileiras de escamas dorsais lisas, com duas fossetas apiculares.

Varição: Maior macho 615mm CRC e maior fêmea 585mm CRC; comprimento da cauda 32,3–41,7% CRC nos machos ($\bar{X} = 36,1$; DP= 2,8; $n= 10$) e 27,2–34,1% CRC nas fêmeas ($\bar{X} = 30,0$; DP= 2,5; $n= 7$); comprimento da cabeça 4,4–5,1% CCor nos machos ($\bar{X} = 4,8$; DP= 0,1; $n= 12$) e 4,4–5,2% CCor nas fêmeas ($\bar{X} = 4,8$; DP= 0,3; $n= 8$); 162–180 nos machos ($\bar{X} = 170,9$; DP= 4,9; $n= 16$) e 160–178 nas fêmeas ($\bar{X} = 171,6$; DP= 4,3; $n= 16$); 70–91 subcaudais nos machos ($\bar{X} = 77,4$; DP= 6,9; $n= 13$) e 63–83 nas fêmeas ($\bar{X} = 71,2$; DP= 8,0; $n= 8$); 8 supralabiais ($n= 69$ lados), sendo 4–5 supralabiais em contato com o olho ($n= 62$ lados), podendo ocorrer 3–5 ($n= 4$ lados); 10 infralabiais ($n= 62$ lados), podendo ocorrer 9 (=

4 lados) ou 11 ($n= 1$ lados); 5 primeiras infralabiais contatando as mentonianas anteriores ($n= 45$ lados), podendo variar em 6 ($n= 1$) ou 4 ($n= 1$); pré-subocular ausente ($n= 17$ lados) ou presente ($n= 11$ lados) nos machos e sempre presente ($n= 29$ lados) nas fêmeas; 1 pré-ocular ($n= 64$ lados), podendo ocorrer raramente 2 ($n= 1$); 2 pós-oculares; 19 fileiras de dorsais no terço proximal do corpo nos machos ($n= 15$), podendo ocorrer raramente 17 ($n= 1$) e sempre 19 nas fêmeas ($n= 16$); 19 fileiras de dorsais no meio do corpo nos machos ($n= 14$), podendo ocorrer raramente 17 ($n= 2$) nos machos e 19 nas fêmeas ($n= 13$), podendo ocorrer raramente 21 ($n= 3$); 15 fileiras de dorsais no terço distal do corpo nos machos ($n= 15$), podendo ocorrer raramente 13 ($n= 1$) e 15 nas fêmeas ($n= 13$), podendo ocorrer raramente 17 ($n= 3$).

Padrão de coloração e desenho (Figs. 23 e 24): Região dorsal da cabeça bege a marrom-claro, semelhante a coloração do corpo. Supralabiais creme a bege, com as bordas mais escuras. Manchas marrom-escuras sobre as escamas cefálicas, variando de forma e tamanho. Região occipital com uma mancha marrom-escura em forma de barra, que inicia na borda posterior das parietais e estende posteriormente por uma a três escamas e lateralmente em direção a região das escamas temporais. Esta mancha, em alguns espécimes, podem ser mais longa que larga. Mancha pré-ocular marrom-escura, iniciando na nasal e estendendo até as pré-oculares. Mancha pós-ocular marrom-escura, iniciando nas pós-oculares e estendendo até a região da última supralabial. Região ventral da cabeça creme, com manchas escuras apenas na sinfusal e nas bordas posteriores das infralabiais. Dorso do corpo marrom-claro, com manchas marrom-escuras em forma de bandas (com 5–10 escamas dorsais de comprimento), que estendem até as primeiras dorsais, próximo a região ventral. Manchas dorsais com o centro mais claro que as bordas. Espaço entre as manchas dorsais marrom-escuras menor que seu próprio comprimento. Manchas dorsais do corpo variam 12–27 nos machos ($\bar{X} = 19,7$; DP= 4,8; $n= 16$) e 13–27 nas fêmeas ($\bar{X} = 21,2$; DP= 4,6; $n= 15$), que podem se fusionar, ao

longo do corpo, formando um padrão zig-zag. Região lateral do corpo, com pequenas manchas intercalares marrom-escuras evidentes. Essas manchas intercalares podem ocupar todo o espaço entre as manchas dorsais, resultando em estreitas bandas intercalares. Região ventral do corpo creme, sem manchas. Cauda com o mesmo padrão do corpo, variando 7–20 nos machos ($\bar{X} = 11,9$; DP= 4,1; $n= 13$) e 7–11 nas fêmeas ($\bar{X} = 9,0$; DP= 1,3; $n= 7$).

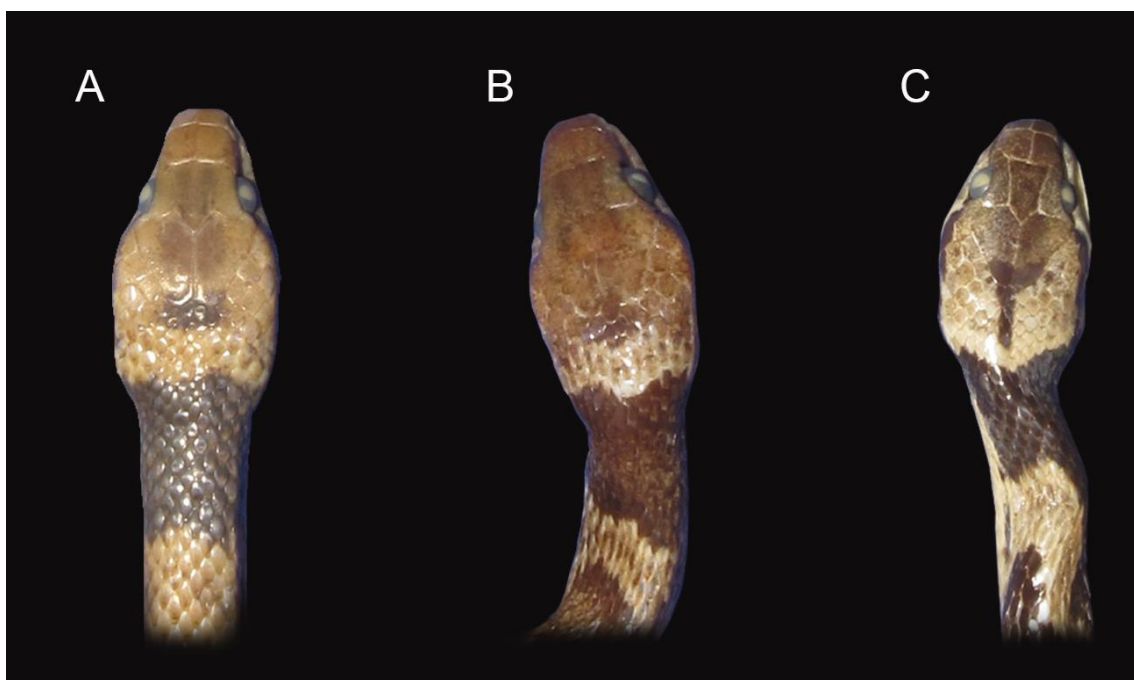


Figura 23: Variação do padrão de desenho dorsal da cabeça de *Leptodeira bakeri*. A – Procedente da Península de Paraguaná, Falcón, Venezuela (EBRG 2299; CCab= 18,1 mm); B – Procedente da Península de Paraguaná, Falcón, Venezuela (EBRG 1731; CCab= 16,1mm); C – Procedente de Zulia, Venezuela (EBRG 3382; CCab= 17,8mm).



Figura 24: Variação do padrão de desenho dorsal do corpo de *Leptodeira bakeri*. A – Procedente da Península de Paraguaná, Falcón, Venezuela (EBRG 1731; CRC= 337mm); B – Procedente de Zulia, Venezuela (EBRG 3382; CRC= 370mm); C – Procedente da Península de Paraguaná, Falcón, Venezuela (EBRG 2299; CRC= 397mm).

Distribuição geográfica (Fig. 25): *Leptodeira bakeri* ocorre na Ilha de Aruba e nas regiões continentais da Venezuela e Colômbia, nos departamentos de Falcon e Zulia e de La Guajira, respectivamente (Mijares-Urrutia *et al.* 1995; van Buurt 2005; Larreal *et al.* 2012). Pode ser considerada restrita às zonas de vegetação xérica, ocorrendo nas províncias biogeográficas da Venezuela e Guajira (Morrone 2014).

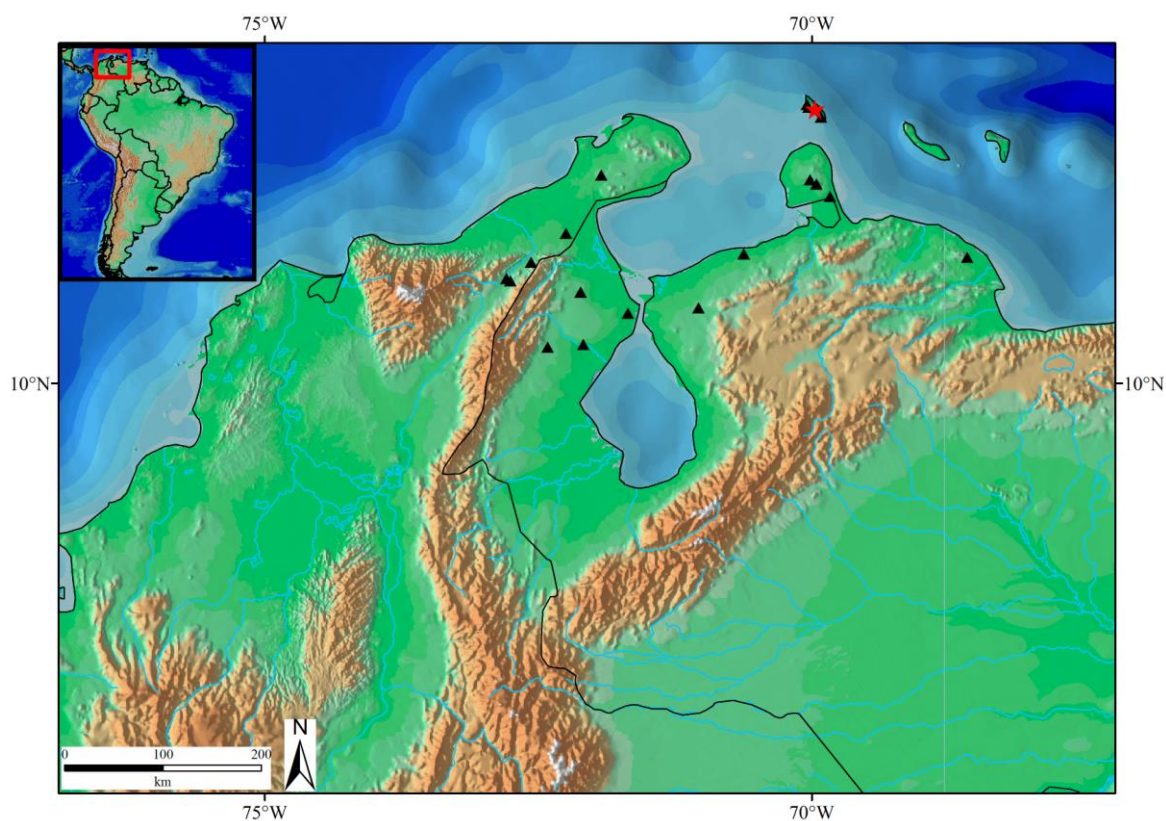


Figura 25: Distribuição geográfica de *Leptodeira bakeri*. Triângulos pretos= material analisado; e estrela= localidade-tipo.

Comentários: Mijares-Urrutia *et al.* (1995) e mais recentemente Rivas *et al.* (2011) registraram a ocorrência de *L. bakeri* para os departamentos de Falcón e Zulia, Venezuela.

De fato, a semelhança morfológica entre *L. bakeri* da Ilha da Aruba e alguns espécimes continentais da Colômbia e Venezuela já havia sido relatada por Ruthven (1936) em sua descrição original.

Leptodeira larcorum Schmidt & Walker 1943 *Novo status*

Figs. 26-30

Sibon annulatum– Cope 1877; Proc. Amer. Phil. Soc. 17: 33.*Leptodeira annulata*– Dunn 1923; Proc. Biol. Soc. Washington 33: 186.*Leptodeira larcorum* Schmidt & Walker 1943; Publ. Field Mus. Nat. Hist. 27: 311.*Leptodeira rhombifera larcorum*– Shreve 1947, Bull. Mus. Comp. Zool. 99: 531.*Leptodeira septentrionalis larcorum*– Duellman 1958; Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 114: 51.

Holótipo: Macho adulto, FMNH 34302, procedente de Chiclin, La Libertad, Peru, doado para a Magellanic Expedition of Field Museum em 1939, pelo Sr. Constante Larco Hoyle.

Parátipos: FMNH 34306–34311 mesmos dados do holótipo; MCZ17412–17414, 17416 e UMMZ 111308, anteriormente MCZ 17415, de Perico, e MCZ 17454–17465 de Bellavista, coletados em 1916 por G. K. Noble.

Diagnose: *Leptodeira larcorum* pode ser distinta das demais espécies do complexo *L. annulata/septentrionalis* pela seguinte combinação de caracteres: 19/21/17 ou 21/21/17 escamas dorsais; pré-subocular geralmente presente; oito supralabial, 4+5 em contato com a órbita; 10 infralabiais, 1–5 em contato as mentonianas anteriores e 5–6 em contato com as posteriores; 178–200 ventrais (178–200 nos machos e 170–200 nas fêmeas); 63–108 subcaudais (82–99 nos machos e 70–89 nas fêmeas); manchas marrom-escuras nas escamas parietais e na região das temporais e occipitais, que se unem e formam um desenho semelhante a borboleta, linha occipital podendo estender-se até o corpo, funcionando a primeira mancha dorsal; 12–27 manchas dorsais marrom-escuras (37–58 nos machos e 34–61 nas fêmeas); pequenas manchas intercalares arredondadas; 16–34 manchas caudais marrom-

escuras (17–34 nos machos e 16–27 nas fêmeas); 173–604 mm de CRC nos machos e 160–800mm nas fêmeas; cauda longa, 35% do CRC nos machos e 29,6% nas fêmeas; hemipênis com capítulo pequeno (35% do comprimento total) e presença de dois cálices corporais evidentes, entre as duas fileiras de espinhos longitudinais, na face não sulcada.

Comparação com outras espécies de *Leptodeira* da América do Sul: *Leptodeira larcorum* difere de *L. annulata*, *L. approximans* e *L. ornata* pela presença de manchas marrom-escuras na região occipital (*vs.* ausência de manchas escuras na região occipital, quando presente restrita à uma estreita linha pouco definida). Difere de *L. annulata* e *L. approximans* pela presença de dois cálices corporais, entre as duas fileiras de espinhos longitudinais, na face não sulcada (*vs.* presença de um cálices corporal, entre as duas fileiras de espinhos longitudinais, na face não sulcada). Difere de *L. ashmeadi*, *L. bakeri*, *L. pulchriceps*, *Leptodeira* sp. n. 1 e *Leptodeira* sp. n. 2 pela presença de mancha occipital marrom-escuro em forma de borboleta (*vs.* mancha marrom-escuro na região occipital em forma de ferradura em *L. ashmeadi*, *L. pulchriceps* e *Leptodeira* sp. n. 2; e em forma de uma larga faixa em *Leptodeira* sp. n. 1).

Descrição do holótipo: FMNH 34302 (Fig. 26), macho adulto, espécime em bom estado de conservação com as seguintes características: loreal um pouco mais longa que alta; Pré-frontais duas vezes o comprimento das internasais; frontal mais longa que larga, largura anterior maior que a posterior; parietais mais longa que larga; 1/1 pré-oculares; ázigo pré-infraocular presente; 2/2 pós-oculares; 8/8 supralabiais, 4–5 em contato com a órbita; 1+2+3 temporais; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com as mentonias anteriores, 4–5 em contato com as mentonias posteriores; mentonias em dois pares, sendo as posteriores mais longas que as anteriores; 19/21/15 fileiras de escamas dorsais lisas, com duas fossetas apicais; 184 ventrais; anal dividida; 91 subcaudais; CRC= 458mm; CCau= 172mm; CTot= 630mm;

CCau/CRC= 37,55%. Região dorsal da cabeça creme; internasais e pré-frontais salpicadas de marrom-claro; manchas marrom-escuras nas parietais e temporais; mancha occipital marrom-escura, em forma de borboleta. Supralabiais creme, com manchas marrom-claras nas bordas posteriores. Mancha pré-ocular marrom-escura, iniciando na nasal e estendendo até a pré-ocular. Mancha pós-ocular marrom-escura, iniciando nas pós-oculares e estendendo até a região da última supralabial. Região ventral da cabeça creme, sem manchas escuras. Região dorsal do corpo creme, com 43 manchas ovóides marrom-claras (comprimento de 3–4 dorsais), limitadas à região vertebral. Manchas dorsais separadas por espaços iguais ou menores que as manchas. Região lateral do corpo com manchas intercalares marrom-escuras grandes e ovóides. Região ventral do corpo creme, sem manchas. Cauda com o mesmo padrão do corpo, com 15 manchas marrom-escuras.



Figura 26: Holótipo de *Leptodeira larcorum* Schmidt & Walker 1943 (FMNH 34302). A– Vista dorsal do corpo; B– Vista lateral do corpo; C– Vista dorsal da cabeça; D– Vista lateral da cabeça; E– Vista ventral da cabeça. Fotos: Joe Martinez. A e B escala igual a 40 mm; C, D e E escala igual a 10 mm.

Descrição geral ($n= 109$): Cabeça uma vez e meia mais longa que larga; focinho redondo, em vista dorsal; acentuada constrição cervical; rostral duas vezes mais larga que alta, subtriangular e pouco visível em vista dorsal; internasal tão larga quanto longa; pré-frontal tão longa quanto larga; supraocular trapezóide, mais longa que larga; frontal pentagonal, mais longa que larga, sendo mais larga anteriormente; parietal uma vez e meia mais longa que larga; nasal dividida; loreal mais longa que alta, em contato com segunda e terceira supralabiais; pupila elíptica; 1/1 pré-ocular, mais alta que longa; pré-subocular presente; 2/2 pós-ocular; 1+2+3 temporais; 8/8 supralabiais, com 4–5 em contato com a órbita; sinfisal triangular, tão longa quanto larga; geralmente 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com as mentonianas anteriores e 5–6 em contato com as posteriores; primeiro par de infralabiais em contato a sinfisal, impedindo o contato entre sinfisal e mentonianas; mentonianas anteriores com mesmo comprimento que as posteriores; 19/21/17 ou 21/21/17 fileiras de dorsais, com duas fossetas apiculares.

Variação: Maior macho 604mm CRC e maior fêmea 800mm CRC; comprimento da cauda 29,5–39,1% CRC nos machos ($\bar{X} = 35,0$; DP= 2,3; $n= 47$) e 25,7–34,7% CRC nas fêmeas ($\bar{X} = 29,6$; DP= 1,8; $n= 37$); comprimento da cabeça 3,8–4,9% CCor nos machos ($\bar{X} = 4,3$; DP= 0,2; $n= 39$) e 3,9–5,4% CCor nas fêmeas ($\bar{X} = 4,5$; DP= 0,3; $n= 40$); 178–200 ventrais nos machos ($\bar{X} = 189,9$; DP= 4,6; $n= 60$) e 170–200 nas fêmeas ($\bar{X} = 189,6$; DP= 6,1; $n= 49$); 82–99 subcaudais nos machos ($\bar{X} = 92,3$; DP= 4,4; $n= 47$) e 70–89 nas fêmeas ($\bar{X} = 80$; DP= 4,5; $n= 37$); 8 supralabiais ($n= 208$ lados), podendo ocorrer 7 ($n= 7$ lados) ou 9 ($n= 1$ lados), sendo 4–5 supralabiais em contato com o olho ($n= 197$ lados), podendo ocorrer 3–5 ($n= 14$ lados), 3–4 ($n= 4$ lados) ou 5–6 ($n= 1$ lados); 10 infralabiais ($n= 171$ lados), podendo ocorrer 11 ($n= 30$ lados), 9 ($n= 13$ lados), 12 ($n= 2$ lados) ou 8 ($n= 1$ lados); 5 primeiras infralabiais contatando com as mentonianas anteriores ($n= 177$ lados), podendo variar em 6 ($n= 28$ lados),

7 ($n= 11$ lados) ou 3 ($n= 1$ lados); pré-subocular presente ($n= 197$ lados), raramente ausente ($n= 20$ lados); 1 pré-ocular ($n= 201$ lados), podendo ocorrer 2 ($n= 14$ lados) ou 3 ($n= 2$ lados); 2 pós-oculares ($n= 205$ lados), podendo ocorrer 3 ($n= 11$ lados) ou 1 ($n= 1$ lados); 19 fileiras de dorsais no terço inicial nos machos ($n= 37$) ou 21 ($n= 23$) e 21 nas fêmeas ($n= 31$), podendo ocorrer 19 ($n= 15$), raramente 23 ($n= 3$); 21 fileiras de dorsais no meio do corpo nos machos ($n= 46$), raramente 23 ($n= 8$) ou 19 ($n= 6$) e 21 nas fêmeas ($n= 25$) ou 23 ($n= 24$); 17 fileiras de dorsais no terço final do corpo nos machos ($n= 30$) ou 15 ($n= 28$), raramente 13 ($n= 2$) em machos e 17 nas fêmeas ($n= 45$), raramente 15 ($n= 4$).

Padrão de desenho e coloração (Figs. 27–29): Região dorsal da cabeça marrom, mais escura que a coloração do corpo, com algumas manchas marrom-escuras. Supralabiais creme, podendo apresentar algumas manchas marrom-escuras. Grandes manchas marrom-escuras nas parietais, temporais e occipitais, que se unem formando um desenho semelhante a borboleta. Mancha occipital marrom-escura inicia-se na região posterior da sutura entre as parietais e estende-se posteriormente, podendo fusionar-se a primeira mancha dorsal do corpo (Figs. 27A, C e D). Mancha pré-ocular marrom-escura, iniciando na nasal e seguindo até a pré-ocular. Mancha pós-ocular marrom-escura, iniciando nas pós-oculares e seguindo até a região da última supralabial. Região ventral da cabeça creme, sem manchas escuras, exceto pela presença de pequenas manchas marrom-escuras nas sinfisal e infralabiais. Região dorsal do corpo variando de creme à marrom-claro, com manchas ovóides marrom-escuras (comprimento de 3–4 escamas dorsais), com bordas mais escuras que o centro, sendo limitadas mais externamente por uma fina faixa creme. Manchas dorsais localizadas ao longo da fileira vertebral, estendendo-se lateralmente até a sexta ou sétima fileira dorsal. Espaço entre as manchas dorsais menor que seu comprimento (2–3 dorsais). Manchas dorsais do corpo variando de 37–58 nos machos ($\bar{X} = 46,4$; DP= 4,9; $n= 60$) e 34–61 nas fêmeas ($\bar{X} =$

45,4; DP= 5,3; $n= 49$). Pode ocorrer fusão das manchas dorsais resultando um padrão zig-zag ou as manchas podem estar deslocadas, ocupando apenas um dos lados do corpo. Região lateral do corpo com manchas pequenas intercalares ovóides marrom-escuras, sendo as bordas mais claras que o centro. Região ventral do corpo creme, geralmente sem manchas, quando presentes limitadas à pequenas manchas nas bordas das ventrais. Cauda com o mesmo padrão do corpo, manchas marrom-escuras variando de 17–34 nos machos ($\bar{X} = 24,7$; DP= 3,6; $n= 48$) e 16–27 nas fêmeas ($\bar{X} = 20,7$; DP= 2, 8; $n= 38$). Filhotes e juvenis, diferente dos adultos, apresentam a coloração de fundo da região occipital branca, tornando a mancha marrom-escura da região occipital mais evidentes (Figs. 27D e 28C).

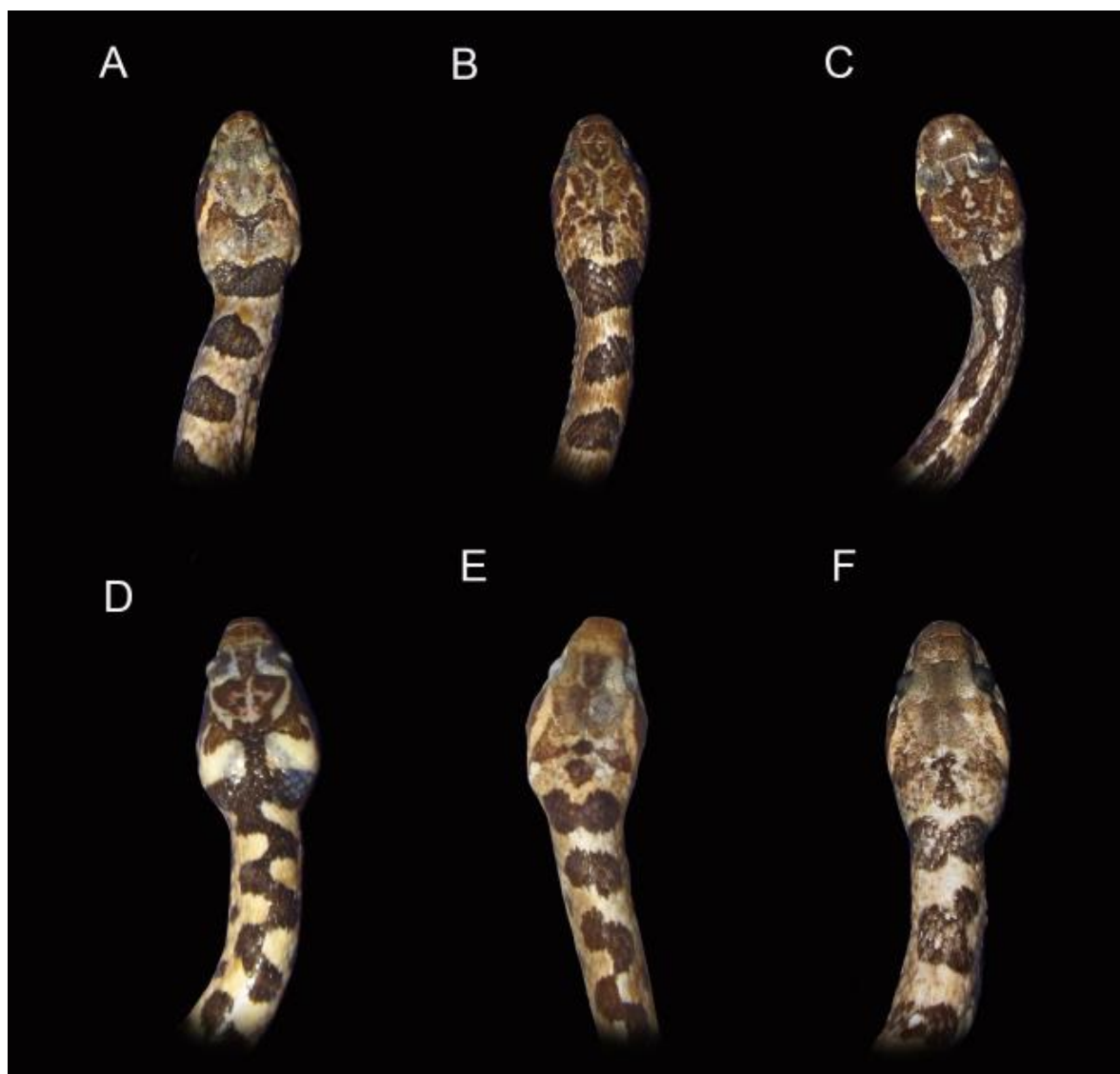


Figura 27: Variação do padrão desenho da região dorsal da cabeça de *Leptodeira larcorum*. A – Espécime procedente do Peru (CORBIDI 4281; CCab= 20,7mm); B – Espécime procedente de Tumbes, Peru (CORBIDI 7986; CCab= 24,5mm); C - Espécime procedente de Tumbes, Peru (CORBIDI 7982; CCab= 20,6mm); D – Espécime procedente de Morropon, Piúra, Peru (CORBIDI 4252; CCab= 12,0mm); E - Espécime procedente do Peru (MUSA 2983; CCab= 18,1mm); F – Espécime procedente de Celendin, Cajamarca, Peru (CORBIDI 9818; CCab= 2,5mm).



Figura 28: Variação do padrão desenho da região dorsal do corpo de *Leptodeira larcorum*. A– Espécime procedente de Tumbes, Peru (CORBIDI 7982; CRC= 513mm); B - Espécime procedente de Morropon, Piúra, Peru (CORBIDI 4253; CRC= 533mm); C - Espécime procedente de Pataz, La Libertad, Peru (CORBIDI 7665; CRC= 262mm).

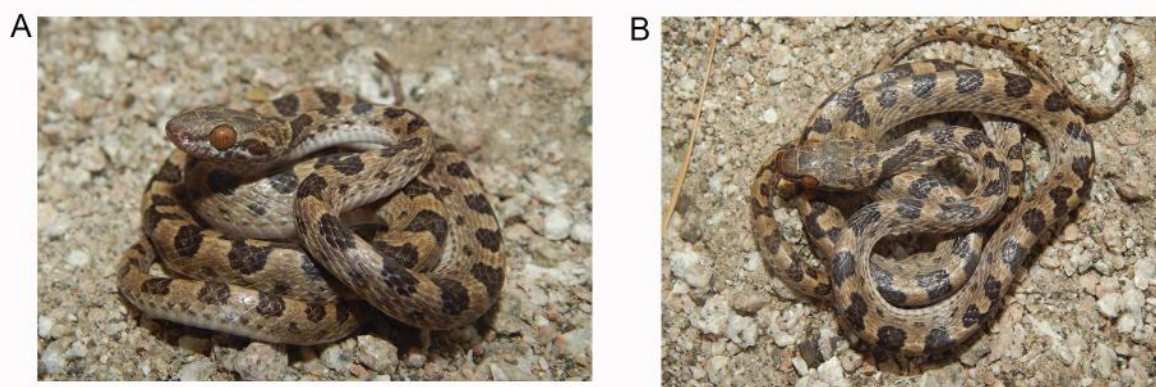


Figura 29: Padrão geral de desenho de *Leptodeira larcorum*, em vida. A e B - Espécime procedente de Valle del Marañón, Peru. Fotos: Juan Cusi

Hemipênis ($n= 2$): Invertido o hemipênis estende-se até o nível da sétima subcaudal. Completamente evertido e maximamente expandido unilobado, capitado, caliculado e levemente curvado. Capítulo ornamentado por cálices espinhosos, sendo menor na face sulcada (cerca de 30% do tamanho total do hemipênis) (Fig. 30A). Cálices e espinhos caliculares aumentam de tamanho em direção ao sulco capitular. Sulco capitular profundo, na face não sulcada, interrompido por três pregas perpendiculares formando duas cavidade profunda e desnuda, definidas como cálices corporais (Fig. 30B). Sulco espermático simples, terminando numa área expandida desnuda, em forma oval, na região mediana do capítulo (Fig. 30A). Na face sulcada, espinhos corporais em forma de ganchos, dispostos em duas ou três fileiras perpendiculares ao sulco espermático, que seguem em direção a região lateral. Cada fileira apresenta 3–9 espinhos, que diminuem de tamanho em direção à região dos sulcos capitular e espermático (Figs. 30C e D). Na face não sulcada, duas fileiras longitudinais de espinhos grandes em forma de gancho, separadas por uma região mediana desnuda estreita (igual ao tamanho de dois espinhos). Cada fileira apresenta de 3-5 espinhos, sendo os dois basais maiores (1,5x) que os demais. Espinho medial, na base do corpo, entre as duas fileiras longitudinais, menor que os dois espinhos basais. Região basal do corpo

recoberta por pequenos espinhos, dispostos irregularmente, sendo que na face sulcada, esses espinhos seguem ao longo do sulco espermático até ao meio do corpo, não alcançando o capítulo.

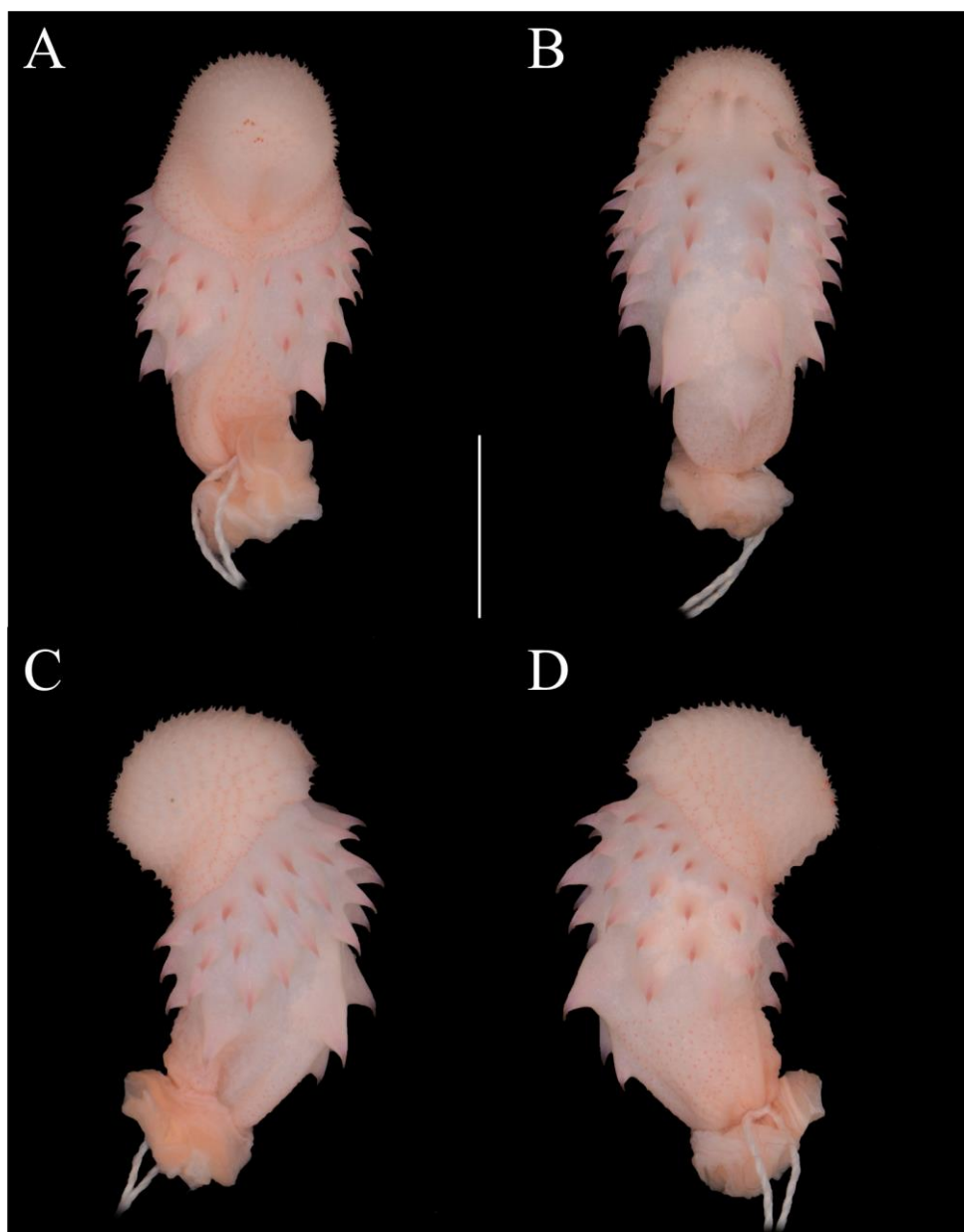


Figura 30: Hemipênis direito de *Leptodeira larcorum*, espécime procedente de El Mango, Cerromasvalle, Departamento de Guayas, Equador (QCAZ 8779). A–Face sulcada; B–Face não sulcada; C e D–Vistas laterais. Escala 5 mm.

Distribuição (Fig. 31): *Leptodeira larcorum* ocorre em ambos os lados dos Andes, altitude máxima registrada 2789 m, nas regiões de floresta secas e xéricas da costa do Pacífico (Cadle 1998), desde o sul do Equador até o sul do Departamento de Lima, e no litoral do Peru (depressão Huacabamba e no Vale do Rio Maraño). Está presente ao sul das província biogeográfica denominada de Oeste do Equador e Cauca e nas províncias Equatoriana, Deserto e Puna (Morrone 2014).

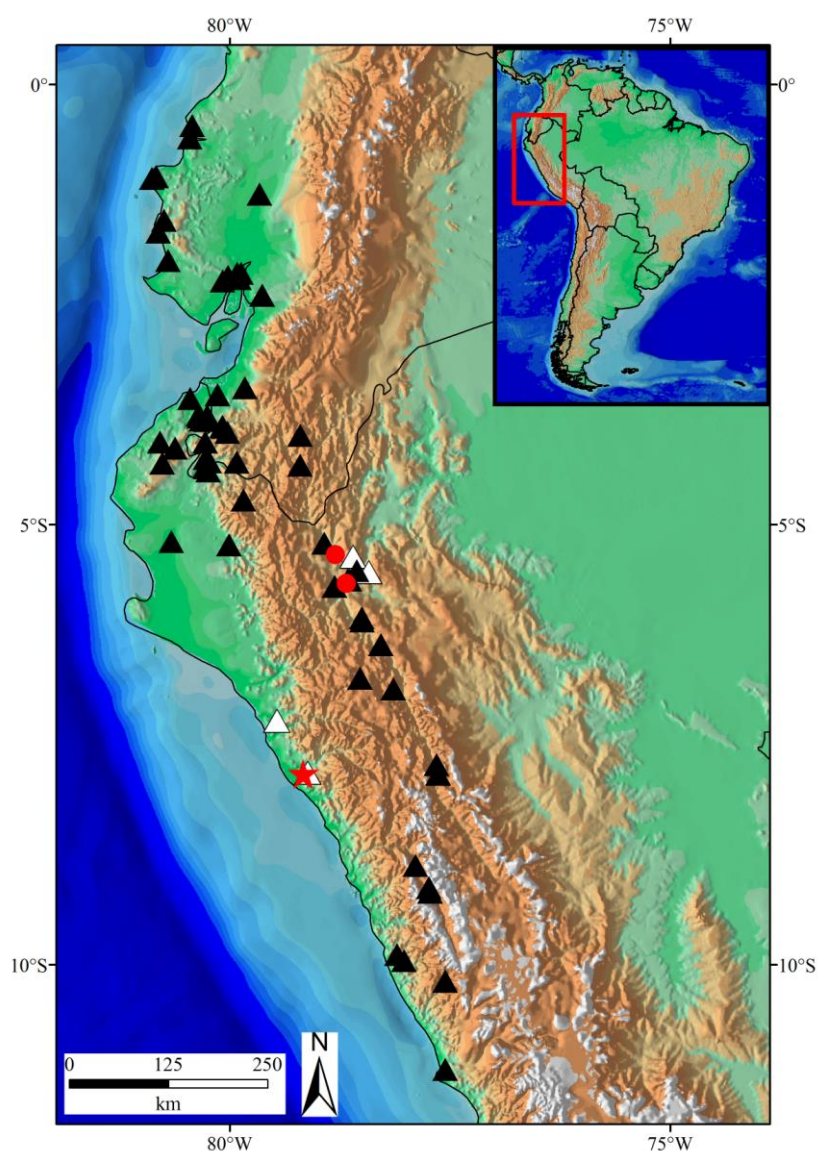


Figura 31: Distribuição geográfica de *Leptodeira larcorum*. Triângulos pretos= material analisado; Triângulos brancos= dados de literatura; Estrela vermelha= localidade do holótipo; Círculo vermelho= localidades dos parátipos.

Comentários: *Leptodeira larcorum* é a única espécie com distribuição em ambos os lados dos Andes. Considerando sua proximidade com *L. ornata* (Capítulo 1), podemos supor que sua dispersão à leste dos Andes tenha ocorrido através da Depressão de Huacabamba, localizada entre 4°S e 7°S (Cadle 1998). Esta região apresenta altitude relativa baixa, sendo considerada uma importante barreira biogeográfica para as espécies andinas e representando uma área para o intercâmbio das biotas trans e cisandina.

Leptodeira ornata (Bocourt 1884) *Novo status*

Figs. 32–37

Sibon annulatum var. Cope 1875, Jour. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1874: 131.

Comastes ornatus Bocourt 1884, Bull. Soc. Philom. Paris 8: 141.

Hypsiglena ornata - Günther 1895, Biologia Centrali-Americana, *Reptilia*: 139.

Leptodeira albofusca - Boulenger 1896, Catalogue of the snakes in the British Museum 3: 95.

Leptodeira annulata annulata - Amaral 1929, Mem. Inst. Butantan 4: 78 (*part*).

Pseudoleptodeira ornata - Tanner 1944, Great Basin Nat. 5: 31.

Leptodeira septentrionalis ornata - Duellman 1958; Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 114: 51 (*part*).

Síntipos: MNHN 6201 e MNHN 1994.1356 (anteriormente MNHN 6201A), coletados pelo Dr. Viguier, sem informações de data, localidade Istmo de Darién, Panamá.

Diagnose: *Leptodeira ornata* pode ser distinta das demais espécies do complexo *L. annulata/septentrionalis* pela seguinte combinação de caracteres: 19/21/15 escamas dorsais; pré-subocular presente; 8/8 supralabial, 4–5 em contato a órbita; 11/11 infralabiais, 1–6 em contato as mentonianas anteriores e 6–7 em contato com as posteriores; 16–17 dentes

maxilares; 176–192 ventrais (180–192 nos machos e 176–192 nas fêmeas); 79–109 subcaudais (89–109 nos machos e 79–95 nas fêmeas); dorso da cabeça uniforme marrom-escuro, geralmente sem manchas; primeira mancha do corpo marrom-escuro em forma de U ou V; 30–47 manchas dorsais marrom-escuras (32–47 nos machos e 30–45 nas fêmeas); 14–26 manchas caudais marrom-escuras (18–30 nos machos e 15–26 nas fêmeas); 185–567mm de CRC nos machos e 165–647mm nas fêmeas; cauda longa, 39% do CRC nos machos e 32,9% nas fêmeas; capítulo distintamente mais largo que o corpo do hemipênis e presença de quatro cálices corporais evidentes, na face não sulcada.

Comparação com outras espécies de *Leptodeira* da América do Sul: *Leptodeira ornata* difere das demais espécies do complexo *L. annulata/septentrionalis* por apresentar 11 infralabiais, sendo 1–6 em contato as mentonianas anteriores e 6–7 em contato com as posteriores (vs. 10 infralabiais, sendo 1–5 em contato as mentonianas anteriores e 5–6 em contato com as posteriores). Difere de *L. annulata* e *L. approximans* pela presença de quatro cálices corporais evidentes, na face não sulcada do hemipênis (vs. presença de apenas um grande cálice corporal, na face não sulcada do hemipênis). Difere de *L. ashmeadi*, *L. bakeri*, *L. pulchriceps*, *L. larcorum*, *Leptodeira* sp. n. 1 e *Leptodeira* sp. n. 2 pela ausência de manchas escuras na região occipital (vs. mancha occipital escura em forma de ferradura em *L. ashmeadi*, *L. pulchriceps* e *Leptodeira* sp. n. 2; mancha escura na região occipital em forma de barra em *L. bakeri*; forma de borboleta em *L. larcorum*; e em forma de uma linha larga em *Leptodeira* sp. n. 1).

Descrição dos sítipos: MNHN 6201 (Fig. 32), juvenil, espécime em bom estado de conservação, com as seguintes características: loreal tão longa quanto alta; pré-frontais duas vezes o comprimento das internasais; frontal mais longa que larga, largura anterior maior que

a posterior; parietais mais longa que larga; 1/1 pré-oculares; pré-infraocular presente; 2/2 pós-oculares; 8/8 supralabiais, 4–5 em contato com a órbita; 1+2+3/1+2+3 temporais; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com as mentonias anteriores e 4–5 em contato com as mentonianas posteriores; mentonianas em dois pares, sendo as posteriores mais longas que as anteriores; 21 fileiras de dorsais lisas no meio do corpo, com duas fossetas apiculares; 186 ventrais; anal dividida; 94 subcaudais; CRC= 232mm; CCau= 73mm; CTot= 305mm; CCau/CRC= 31,5%. Região dorsal da cabeça marrom-clara. Supralabiais creme, com manchas marrom-claras nas bordas. Mancha pré-ocular marrom-escura pouco definida, iniciando na loreal e estendendo até a pré-ocular. Mancha pós-ocular marrom-escura, iniciando nas pós-oculares e estendendo até a região da última supralabial. Região occipital marrom esbranquiçado. Região ventral da cabeça creme. Região dorsal do corpo marrom-claro, com 39 manchas ovóides marrom-escuras (comprimento de 2–4 dorsais) distribuídas ao longo da região vertebral e separadas entre si por um espaço igual ao seu comprimento. Essas manchas estendem-se lateralmente até a sexta ou sétima fileira dorsal. Região lateral do corpo com pequenas manchas intercalares marrom-escuras arredondadas, pouco perceptíveis. Região ventral do corpo creme, sem manchas. Cauda com o mesmo padrão do corpo, com 31 manchas ovóides marrom-escuras.

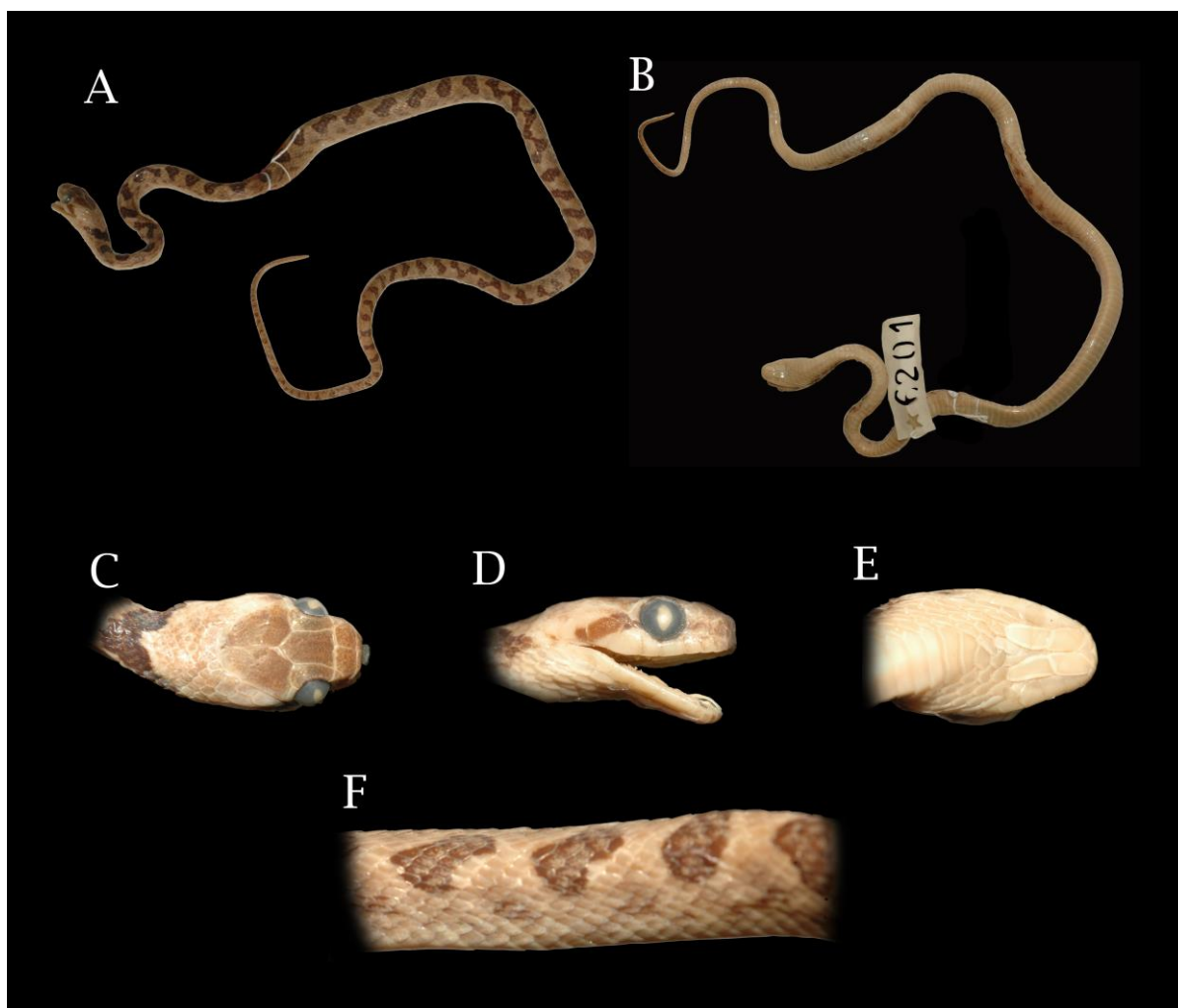


Figura 32: Síntipo de *Leptodeira ornata* (MNHN 6201). A – Vista dorsal do corpo; B – Vista ventral do corpo; C – Vista dorsal da cabeça; D – Vista lateral da cabeça; E – Vista ventral da cabeça; F- Padrão de desenho lateral do corpo. Fotos: Ivan INech. CRC= 232mm.

MNHN 1994.1356 (Fig. 33), juvenil, espécime em bom estado de conservação com as seguintes características: loreal tão longa quanto alta; pré-frontais duas vezes o comprimento das internasais; frontal mais longa que larga, largura anterior maior que a posterior; parietais mais longa que larga; 1/1 pré-oculares; pré-infraocular presente; 2/2 pós-oculares; 8/8 supralabiais, 4–5 em contato com a órbita; 1+2+3/1+2+3 temporais; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com as mentonias anteriores, 4–5 em contato com as mentonianas posteriores;

mentonianas em dois pares, sendo as posteriores um pouco mais longas que as anteriores; escamas dorsais lisas, com duas fossetas apiculares, com 21 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo; 186 ventrais; anal dividida; 84 subcaudais; CRC= 153 mm; CCau= 47 mm; CTot= 200 mm; CCau/CRC= 30,7%. Região dorsal da cabeça marrom-clara. Supralabiais creme com manchas marrom-claro nas bordas. Mancha pré-ocular marrom-escura bem definida, inicia-se na nasal e estende-se até a pré-ocular. Mancha pós-ocular marrom-escura, inicia-se nas pós-oculares e estende-se até a região da última supralabial. Região occipital branca. Região ventral da cabeça creme, com manchas escuras nas bordas das escamas. Região dorsal do corpo marrom-clara, com 37 manchas marrom-escuras com forma ovóide, com 2–4 escamas de comprimento na fileira vertebral e estendem-se lateralmente até a sexta ou sétima fileira dorsal. Grande parte das manchas fusionadas, quando não, separadas por espaços menores que o comprimento das manchas. Região lateral do corpo com manchas laterais e intercalares marrom-escuras bem definidas. Região ventral do corpo creme, sem manchas. Cauda com o mesmo padrão do corpo, com 12 manchas marrom-escuras.

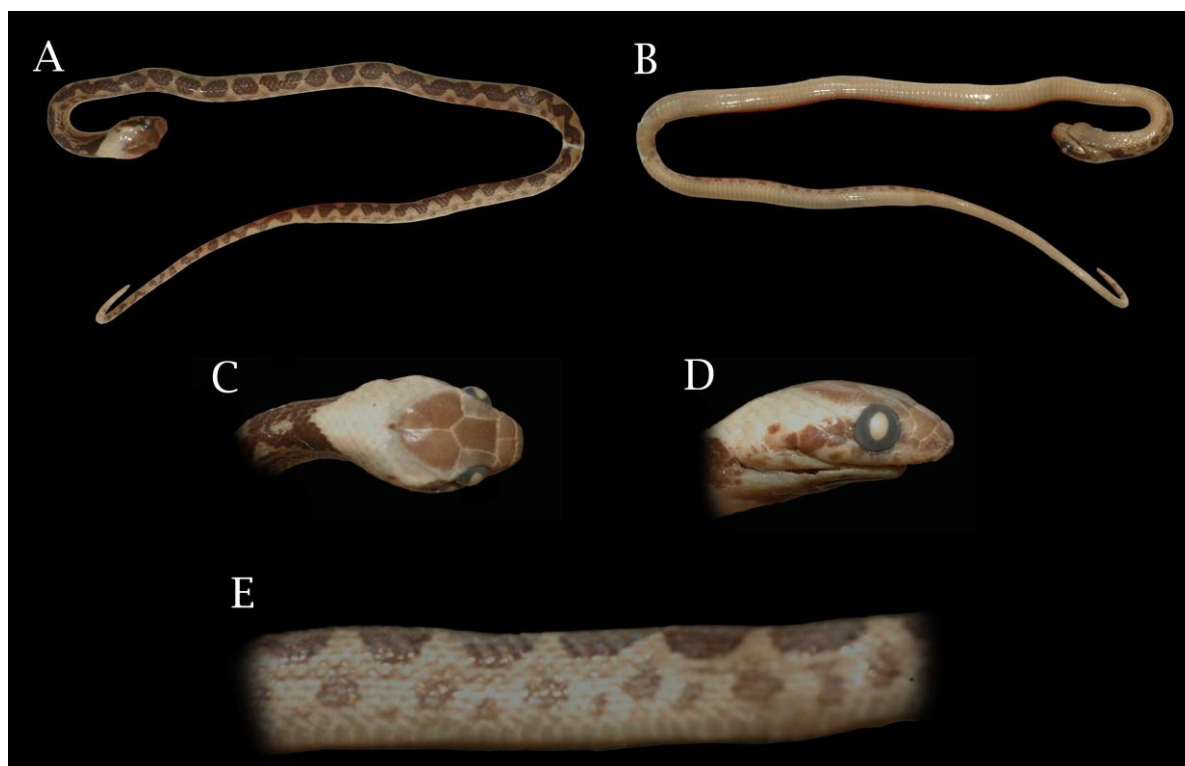


Figura 33: Síntipo de *Leptodeira ornata* (MNHN 1994.1356). A – Vista dorsal do corpo; B – Vista ventral do corpo; C – Vista dorsal da cabeça; D – Vista da cabeça; E – Padrão de desenho lateral do corpo. Fotos: Ivan INech. CRC= 153 mm

Descrição geral ($n= 104$): Cabeça mais que uma vez e meia mais longa que larga; focinho redondo em vista dorsal; acentuada constrição cervical; rostral duas vezes mais larga que alta, subtriangular e pouco visível em vista dorsal; internasal tão larga quanto longa; pré-frontal tão longa quanto larga; supraocular trapezoidal, mais longa que larga; frontal pentagonal, mais longa que larga, sendo mais larga anteriormente; parietal uma vez e meia mais longa que larga; nasal dividida; loreal mais longa que alta, em contato com a segunda e terceira supralabiais; pupila elíptica; 1/1 pré-ocular, mais alta que longa; pré-subocular presente; 2/2 pós-oculares; 1+2+3 temporais; 8/8 supralabiais, 3–5 em contato com a órbita; sinfusal triangular, tão longa quanto larga; 11/11 infralabiais, 1–6 em contato com mentonianas anteriores e 6–7 em contato com as posteriores; primeiro par de infralabiais em contato a

sinfiscal, impedindo o contato entre sinfiscal e mentonianas; mentonianas anteriores e posteriores de mesmo tamanho; 19/21/15 fileiras de escamas dorsais lisas, com pares de fossetas apiculares.

Variação: Maior macho 567mm CRC e maior fêmea 647mm CRC; comprimento da cauda 32,1–44,8% CRC nos machos ($\bar{X} = 39$; DP= 2,8; $n = 32$) e 29,5–36,4 % CRC nas fêmeas ($\bar{X} = 32,9$; DP= 1,6; $n = 30$); comprimento da cabeça 3,5–4,6% do corpo nos machos ($\bar{X} = 4,1$; DP= 0,2; $n = 26$) e 4,0–5,1% do corpo nas fêmeas ($\bar{X} = 4,4$; DP= 0,2; $n = 25$); 180–192 ventrais nos machos ($\bar{X} = 186,2$; DP= 3,2; $n = 38$) e 176–192 nas fêmeas ($\bar{X} = 183,8$; DP= 3,9; $n = 39$); 89–109 subcaudais nos machos ($\bar{X} = 99,2$; DP= 4,8; $n = 33$) e 79–95 nas fêmeas ($\bar{X} = 86,2$; DP= 4,1; $n = 29$); 8 supralabiais ($n = 139$ lados), podendo ocorrer 9 ($n = 10$ lados), 4-5 em contato com o olho ($n = 126$ lados), podendo ocorrer 3–5 ($n = 12$ lados), 5-6 ($n = 7$ lados) ou 4–6 ($n = 4$ lados); 11 infralabiais ($n = 96$ lados), podendo ocorrer 10 ($n = 45$ lados) ou 12 ($n = 9$ lados), sendo 1–6 em contato com as mentonianas anteriores ($n = 97$ lados), podendo ocorrer 1–5 ($n = 49$ lados) ou 1–7 ($n = 4$ lados); pré-subocular presente ($n = 131$ lados), raramente ausente ($n = 17$ lados); 1 pré-ocular ($n = 142$ lados), pode ocorrer 2 ($n = 6$ lados); 2 pós-oculares ($n = 143$ lados), raramente 3 ($n = 5$ lados); 19 fileiras de dorsais no primerio terço do corpo nos machos ($n = 37$), raramente 17 ($n = 2$) e 19 nas fêmeas ($n = 25$) ou 21 ($n = 12$), raramente 17 ($n = 1$); 21 fileiras de dorsais no meio do corpo nos machos ($n = 26$) ou 19 ($n = 12$) e 21 nas fêmeas ($n = 34$), raramente 23 ($n = 4$) ou 19 ($n = 1$); 15 fileiras de dorsais no terço distal do corpo nos machos ($n = 35$), raramente 13 ($n = 2$) ou 17 ($n = 2$) e 15 nas fêmeas ($n = 27$) ou 17 ($n = 12$).

Padrão de coloração e desenho (Figs. 34–35): Região dorsal da cabeça marrom-clara, podendo apresentar manchas escuras nas margens das parietais, que se fusionam na região posterior. Supralabiais variam de creme com manchas marrom-escuras até uniformemente

marrom-escuras. Região a região dorsal da cabeça é escura, destaca-se uma fina linha creme abaixo da mancha pós-ocular. Mancha pré-ocular marrom-escura, iniciando nas nasais e estendendo até as pré-oculares. Mancha pós-ocular marrom-escura, iniciando nas pós-oculares e estendendo até a região da última supralabial. Região ventral da cabeça creme, sem manchas escuras, exceto na sinfinsal e nas infralabiaais, que apresentam manchas marrom-escuras concentrada em suas bordas. Dorso do corpo marrom-claro, com manchas marrom-escuras em forma de sela (comprimento 2–4 dorsais), que se estendem lateralmente até a sexta ou sétima fileira dorsal. Espaço entre as manchas dorsais escuras menor que o seu comprimento. Manchas do corpo variam de 32–47 nos machos ($\bar{X} = 39,4$; DP= 3,5; $n = 37$) e 30–45 nas fêmeas ($\bar{X} = 37,7$; DP= 3,8; $n = 39$). Borda anterior da primeira mancha dorsal escura em forma de U ou V, com as extremidades terminando próximas a articulação quadrado-mandibular. Primeira mancha do corpo geralmente separada das demais, enquanto que, no restante do corpo, algumas manchas podem se fundir formando um padrão zig-zag. Região lateral do corpo, geralmente com manchas laterais e intercalares marrom-escuras pequenas e ovóides, pouco perceptíveis, apresentando coloração mais escura nas bordas das escamas. Região ventral do corpo creme, sem manchas. Cauda com o mesmo padrão do corpo, com manchas marrom-escuras variando 18–30 nos machos ($\bar{X} = 24,0$; DP= 3,4; $n = 32$) e 15–26 nas fêmeas ($\bar{X} = 21,1$; DP= 2,6; $n = 32$). Filhotes e juvenis com colar branco na região occipital que é perdido nos indivíduos adultos.



Figura 34: Padrão desenho de dorsal da cabeça de de *Leptodeira ornata*. A – Espécime procedente de Bete, Chccoco, Colômbia (MUD-H 4136; CCab= 16,9mm); B – Espécime procedente de Frontino, Antióquia (ICN 10052; CCab= 18,9mm); C – Espécime procedente de Los Ríos, Equador (QCAZ 8431; CCab= 18,7mm); D – Espécime procedente de Bahia Solano, Chocó, Colômbia (MHUA-R 14097; CCab= 22,3mm).

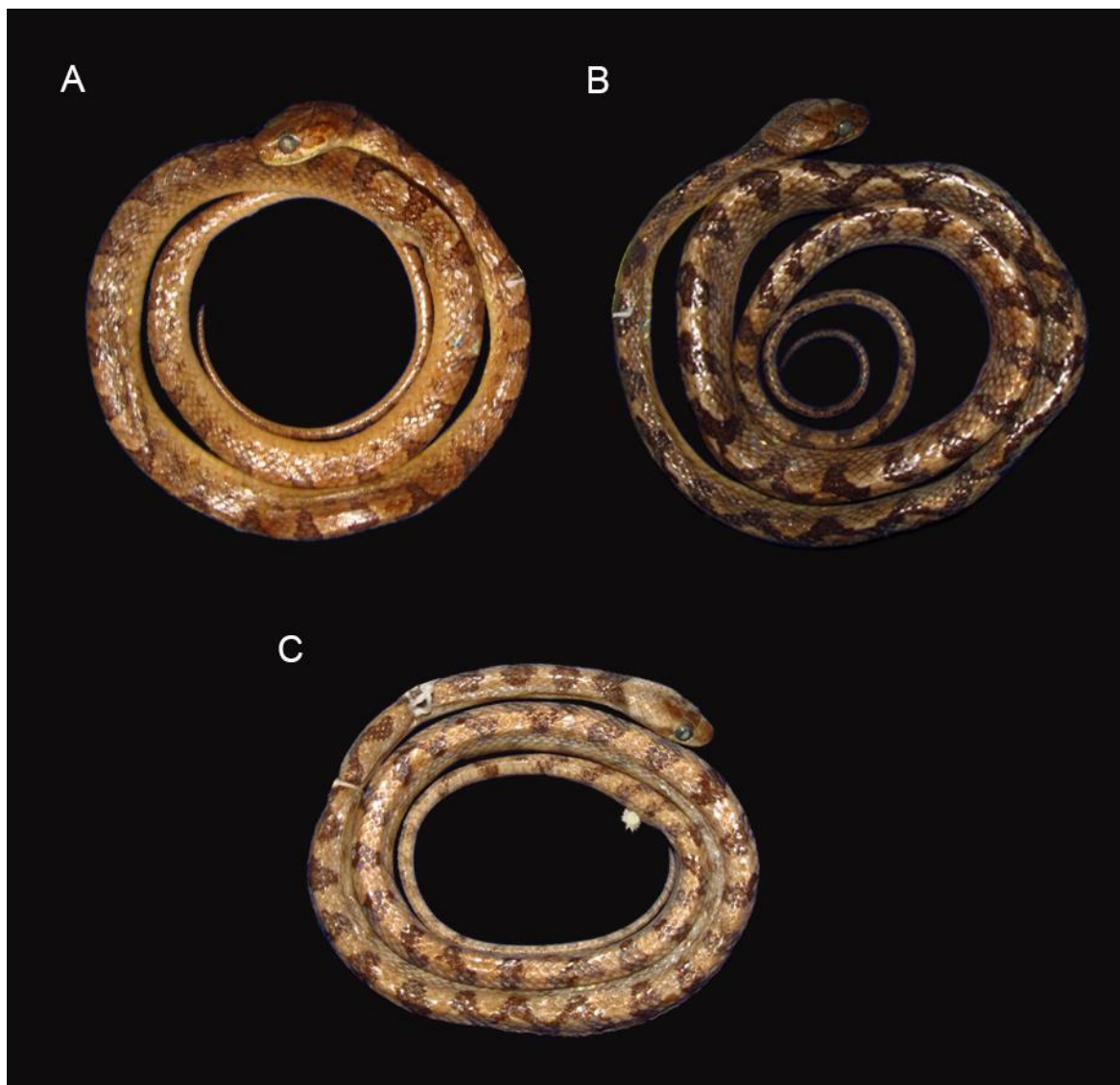


Figura 35: Padrão desenho de dorsal do corpo de *Leptodeira ornata*. A – Espécime procedente de Manabí, Equador (QCAZ 1638; CRC= 413mm); B – Espécime procedente de Los Ríos, Equador (QCAZ 8431; CRC= 445mm); C – Espécime procedente de Manabí, Equador (QCAZ 10763; CRC= 336mm);

Hemipênis ($n= 4$): Invertido estende-se até a sexta a sétima subcaudal. Completamente evertido e maximamente expandido unilobado, capitado, caliculado e levemente curvado. Capítulo dilatado, mais largo que o corpo, ornamentado por cálices espinhosos, ocupando cerca de 50% do tamanho total do órgão, na face sulcada (Fig. 36A). Cálices aumentam de

tamanho em direção as bordas de sulco capitular. Sulco capitular profundo, interrompido, na face não sulcada, por pregas perpendiculares, que partem do sulco e seguem em direção ao corpo do hemipênis, formando quatro cavidades profundas e desnudas, aqui definidos como cálices corporais (Fig. 36B). Sulco espermático simples, terminando numa área expandida desnuda em forma de gota invertida, na metade do capítulo. Na face sulcada, espinhos grandes fortemente curvados, dispostos em duas ou três fileiras transversais, que seguem paralelas em direção a região lateral do corpo (Figs. 36C e D). Cada fileria apresenta cinco a oito espinhos, que decrescem de tamanho em direção a região do capítulo. Na face não sulcada, duas fileiras paralelas e longitudinais de espinhos grandes em forma de gancho, separadas por uma região medial sem ornamentação (tamanho de dois espinhos^[JCLC1]^[JCLC2]^[JCLC3]). Cada fileira apresenta de dois a três espinhos, sendo os dois espinhos basais maiores (cerca de 1,5x) e mais separados entre si que os demais. Na face não sulcada, região basal do corpo recoberta por pequenos espinhos, dispostos irregularmente e por um espinho medial maior, em forma de gancho. Esse espinho é menor que os espinhos basais da fileira longitudinal. Na face sulcada, base com pequenos espinhos, que seguem, ao longo do sulco espermático, até a metade do corpo, não alcançando o capítulo.

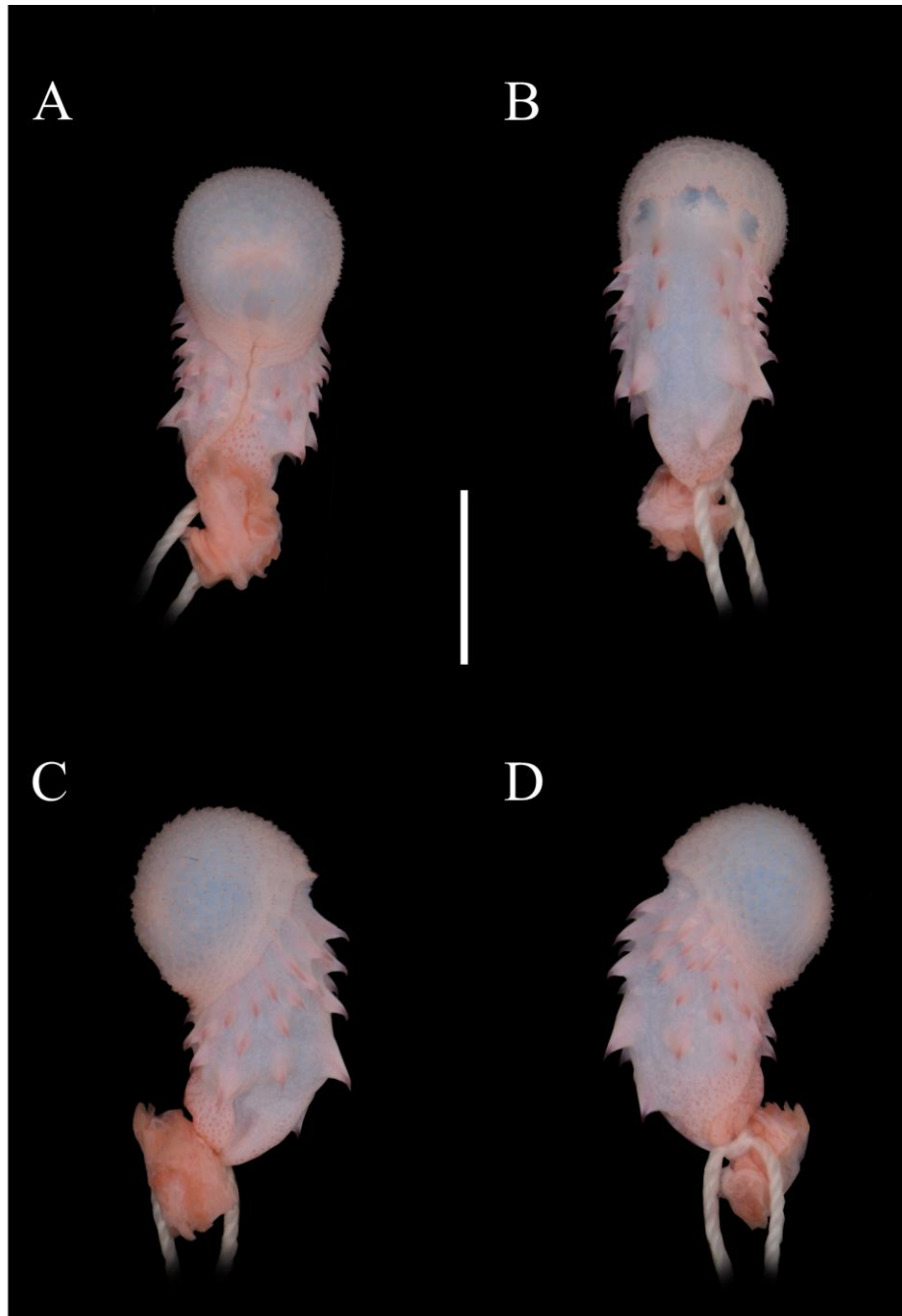


Figura 36: Hemipênis direito de *Leptodeira ornata*, procedente de Colon. Eloy Agua Sucia, município Eloy Alfaro, Departamento de Esmeralda, Equador (DHMECN 7561). A – Face sulcada; B – Face não sulcada; C e D – Vistas laterais. Escala 5mm.

Distribuição (Fig. 37): *Leptodeira ornata* é a única espécie que ocorre exclusivamente na região transandina, sendo registrada até 1600 m de altitude, desde Darién, no sul do Panamá, até o noroeste do Equador. Ocorre nas formações de florestas úmidas, das regiões biogeográficas de Darién-Chocó, Cauca e Oeste do Equador (Morrone 2014).

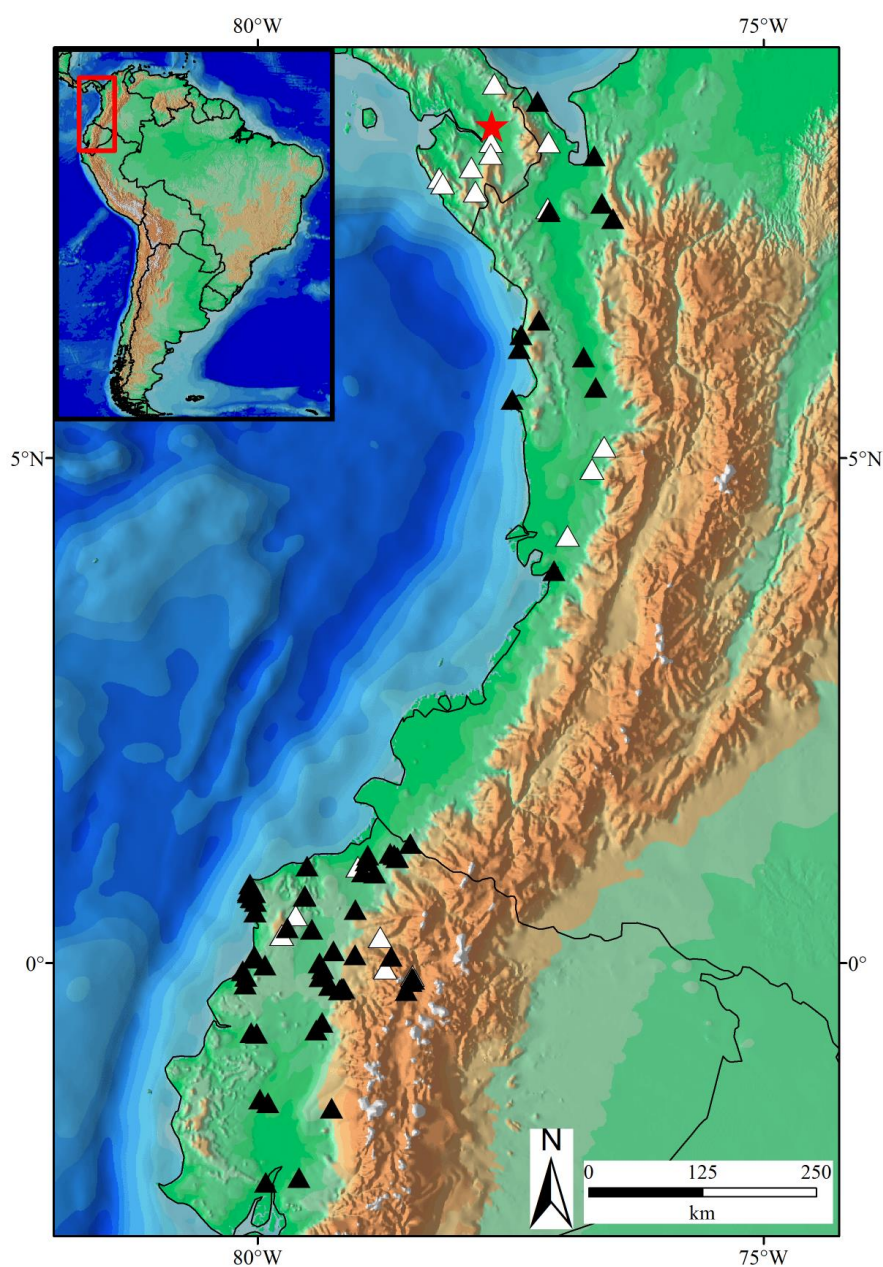


Figura 37: Distribuição geográfica de *Leptodeira ornata*. Triângulos pretos= material analisado; Triângulos brancos= dados de literatura; Estrela= localidade-tipo.

Comentários: Dunn (1936) alocou *Leptodeira dunckeri* Werner (1913) na sinonímia de *Leptodeira septentrionalis maculata*, atualmente *Leptodeira maculata* (Hallowell 1861). Posteriormente, Taylor (1938), revisando as espécies de *Leptodeira* do México, reconheceu *L. dunckeri* como válida, embora Duellman (1958) tenha alocado duvidosamente, na sinonímia de *L. ornata*. Segundo Duellman (1958), o fato do holótipo não ter sido encontrado e a descrição original não ser boa, não foi possível fazer a correta identificação da espécie.

Retiramos *Leptodeira dunckeri* da sinonímia de *L. ornata*, deixando-a como *nomen dubium*, pelas seguintes razões: 1) ao descrever *Leptodeira dunckeri* Werner (1913) comparou com *L. nycthemera*, sinônimo de *Oxyrhopus petolarius* (ver Apêndice 1 - Costa *et al.*, *in press*), diferindo apenas pela presença de anal dividida, não utilizando número de temporais que em *L. nycthemera* é 2+3 (*Leptodeira* possui 1+2); 2) presença de 21 fileiras de escamas dorsais e 183 ventrais estão dentro da variação observada para as espécies de *Leptodeira* (Duellman 1958), contudo, a presença de uma pós-ocular é raramente observada, sendo considerada uma anomalia; 3) localidade imprecisa, podendo ser Venezuela ou México; e 4) holótipo está perdido (Hallermann 1998).

Segundo os resultados obtidos no Capítulo 1, em *L. ornata* foram reconhecidos três táxons distintos, sendo dois novos (um com espécimes do Panamá e Costa Rica e outro com espécimes da Colômbia) e o terceiro corresponde à *L. ornata* da região do Chocó. Duellman (1958) já havia mencionado as três populações de *L. ornata*, com base no padrão de desenho, sugerindo a existência de mais de um táxon com a denominação de *ornata*. Provavelmente, *L. affinis* descrita por Günther (1895) para a América Central, seja um nome disponível para o clado da Costa Rica e Panamá, considerando que na figura do holótipo o padrão de desenho e o número de ventrais apresentados por Boulenger (1896) não correspondem à *L. ornata*. Desta forma, retiramos *Leptodeira affinis* da sinonímia de *L. ornata* e deixamos como *nomen dubium*.

Os registros de *L. ornata* para o leste da Cordilheira Ocidental da Colômbia (Duellman 1958), e provavelmente na Venezuela (Kornacker 1999), não pertecem a este táxon, referem-se a *Leptodeira* sp. n. 1.

Leptodeira pulchriceps Duellman 1958 Novo status

Figs. 38–43

Leptodeira albofusca– Boulenger 1896; Catalogue of the snakes in the British Museum 2: 95
(part).

Leptodeira annulata pulchriceps Duellman 1958; Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 114: 51.

Holótipo: Fêmea adulta, MZUSP 2578, coletada por J. D. Frisch em abril de 1951, no município de Bodoquena, estado do Mato Grosso do Sul.

Parátipo: macho adulto, MZUSP 2577, mesmos dados de coleta do holótipo; UMMZ 108813 (Salobra, Mato Grosso do Sul, Brasil); UMMZ 113757–113758 (Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil), USNM 76335–76336 (Porto Esperanza, Mato Grosso do Sul, Brasil).

Diagnose: *Leptodeira pulchriceps* pode ser distinta das demais espécies do complexo *L. annulata/septentrionalis* pela seguinte combinação de caracteres: 19/21/15 ou 21/21/15 escamas dorsais; pré-subocular geralmente presente; oito supralabial, 4–5 em contato a órbita; dez infralabiais, 1–5 em contato as mentonianas anteriores e 5–6 em contato com as posteriores; 15–16 dentes maxilares; 188–200 ventrais (191–198 nos machos e 188–200 nas fêmeas); 72–90 subcaudais (73–90 nos machos e 72–78 nas fêmeas); duas linhas marrom-escuras na região occipital escuras iniciando na região posterior da sutura entre as parietais que

se estendem até o corpo, podem estar fusionadas na região anterior e/ou posterior, unindo-se a primeira mancha dorsal do corpo; 12–27 manchas dorsais (39–47 nos machos e 38–45 nas fêmeas); 14–26 manchas caudais (16–26 nos machos e 14–19 nas fêmeas); 245–655 mm de CRC nos machos e 185–734 mm nas fêmeas; cauda longa, 31% do CRC nos machos e 28,3% nas fêmeas; hemipênis com capítulo grande (60% do tamanho total); um grande cálice corporal (aproximadamente 30% do tamanho total), uma estreita região sem ornamentação separando as duas fileiras longitudinais de espinhos e presença de um espinho medial pequeno.

Comparação com outras espécies de *Leptodeira* da América do Sul: *Leptodeira pulchriceps* difere de *L. annulata*, *L. approximans* e *L. ornata* pela presença de manchas escuras na região occipital (*vs.* ausência de manchas escuras na região dorsal da cabeça, se presente apenas uma estreita linha pouco definida). Difere de *L. bakeri*, *L. larcorum* e *Leptodeira* sp. n. 1 pela forma da mancha escura em forma de ferradura na região occipital (*vs.* mancha occipital escura em forma de barra em *L. bakeri*; em forma de borboleta em *L. larcorum*; e como uma linha larga em *Leptodeira* sp. n. 1). Difere de *L. ashmeadi* por apresentar em média maior número de ventrais, 195,6 nos machos (191–198) e 192,9 nas fêmeas (188–200) (*vs.* média 181,7, variando 172–191 nos machos e média 181,0, variando 167–191 nas fêmeas) e por apresentar um espinhos medial (*vs.* dois espinhos). Difere de *Leptodeira* sp. n. 2 por apresentar em média menor número de subcaudais, 83,6 nos machos (73–90) e 74,8 nas fêmeas (72–78) (*vs.* média 92,4, variando 83–107 nos machos e média 82,9, variando 75–100 nas fêmeas).

Descrição do holótipo: MZUSP 2578 (Fig. 38), fêmea adulta, espécime em bom estado de conservação com as seguintes características: loreal mais longa que alta; pré-frontais duas

vezes o comprimento das internasais; frontal mais longa que larga, largura anterior maior que a posterior; parietais mais longa que larga; 1/1 pré-oculares, em contato com a frontal do lado direito; pré-infraocular presente; 2/2 pós-oculares; supralabiais 8/8, quarta e quinta em contato com a orbita; temporais 1+2+3/1+2+3; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com as mentonias anteriores, 4–5 em contato com as mentonias posteriores; mentonias em dois pares com aproximadamente o mesmo tamanho; 21/21/15 fileiras de escamas dorsais lisas, com duas fossetas apiculares; 195 ventrais; anal dividida; 72 subcaudais. CRC= 513 mm; CCau= 136 mm; CTot= 649 mm; Ccab= 22,2 mm; LCab= 13,1 mm; DiaO= 3,5 mm; CFr= 5,6 mm; LaFr= 3,9 mm; LpFr= 3,0 mm; CPa= 7,3 mm; LPa= 5,0 mm; CMa= 4,9 mm; CMp= 5,07 mm; CCau/CRC= 25,5%; CCab/CCor= 4,5%; Coloração de todo o espécime bastante preservada. Região dorsal da cabeça marrom-clara, com manchas marrom-escuras sobre as escamas pré-frontais, frontal e parietal. Supralabiais creme com manchas escuras nas bordas. Manchas marrom-escura nas bordas anterolateral das escamas parietais, estendem-se posteriormente ao longo das bordas laterais das parietais seguindo por parte das temporais secundárias e terciárias superiores, as duas faixas fusionam-se na parte posterior das parietais e primeira fileira de escamas occipitais. Mancha pré-ocular marrom escura recobrimdo a loreal e pré-ocular. Mancha pós-ocular marrom-escura, inicia-se na borda posterior das pós-oculares e estende-se até a região da última infralabial. Região occipital com duas linhas marrom-escuras, que iniciam na região das occipitais e estende-se, paralelamente, até o corpo unindo-se a primeira mancha dorsal. Região ventral da cabeça creme, as infralabiais e sinfusal com bordas manchadas de marrom-escuro. Região dorsal do corpo marrom-claro, com 38 manchas marrom-escuras de formato ovóide, bordas mais escuras que o centro (comprimento 3–4 escamas dorsais), estendem-se lateralmente até a quinta ou sexta fileira dorsal, espaço entre as manchas escuras é menor que o comprimento da mancha. Primeira mancha dorsal fusionada as duas linhas occipitais. Região lateral do corpo com manchas laterais, como

pequenas pigmentações esparças nas bordas das escamas, e intercalares grandes e bem definidas. Região ventral do corpo creme. Cauda com mesmo padrão do corpo, com 13 manchas marrom-escuras.



Figura 38: Holótipo de *Leptodeira annulata pulchriceps* Duellman, 1958 (MZUSP 2578). Fotos: Juan Pablo Hurtado. Escala A e B 20 mm; C, D e E 10 mm.

Descrição geral ($n=21$): Cabeça uma vez e meia mais longa que larga; focinho redondo em vista dorsal; com uma acentuada constrição cervical; rostral duas vezes mais larga que alta; subtriangular e pouco visível em vista dorsal; internasal tão larga quanto longa; pré-frontal tão longa quanto larga; supraocular trapezoide, mais longa que larga; frontal pentagonal, mais longa que larga, mais larga anteriormente; parietal uma vez e meia mais longa que larga; nasal

dividida; loreal mais longa que alta, contatando segunda e terceira supralabiais; pupila elíptica; 1/1 pré-ocular, mais alta que longa; uma pré-subocular presente; 1+2+3/1+2+3 temporais; 8/8 supralabiais, 4–5 em contato com a órbita; sinfusal triangular, tão longa quanto larga; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com as mentonianas anterior, 5–6 em contato com as posteriores, primeiro par de infralabiais em contato a sinfusal, impedindo o contato entre sinfusal e mentonianas; mentonianas anteriores, aproximadamente de mesmo comprimento que as posteriores; 19/21/15 ou 21/21/15 fileiras de escamas dorsais, com duas fossetas apiculares.

Varição: Maior macho 655mm CRC e maior fêmea 734mm CRC; comprimento da cauda 28,9–33,3 % CRC nos machos ($\bar{X} = 31$; DP= 1,6; $n= 7$) e 24,8–30,8 % CRC nas fêmeas ($\bar{X} = 28,3$; DP= 1,9; $n= 9$); comprimento da cabeça 3,7–4,6% do CCor nos machos ($\bar{X} = 4,1$; DP= 0,3; $n= 5$) e 4,2–5,4% do CCor nas fêmeas ($\bar{X} = 4,7$; DP= 0,4; $n= 9$); 191–198 ventrais nos machos ($\bar{X} = 195,6$; DP= 2,6; $n= 7$) e 188–200 nas fêmeas ($\bar{X} = 192,9$; DP= 3,5; $n= 13$); 73–90 subcaudais nos machos ($\bar{X} = 83,6$; DP= 6,9; $n= 7$) e 72–78 nas fêmeas ($\bar{X} = 74,8$; DP= 2,4; $n= 9$); 8 supralabiais ($n= 40$ lados), sendo 4–5 supralabiais em contato com o olho ($n= 38$ lados), raramente 3–5 ($n= 2$ lados); 10 infralabiais ($n= 32$ lados), raramente 9 ($n= 5$ lados) ou 11 ($n= 3$ lados); 5 primeiras infralabiais contatando as mentonianas anteriores ($n= 31$ lados), raramente 4 ($n= 5$ lados) ou 6 ($n= 4$ lados); pré-subocular ausente nos machos ($n= 10$ lados), podendo estar presente ($n= 4$ lados), e presente nas fêmeas ($n= 24$ lados) raramente ausente ($n= 2$ lados); 1 pré-ocular ($n= 35$ lados), raramente 2 ($n= 5$ lados); 2 pós-oculares ($n= 35$ lados), raramente 3 ($n= 5$ lados); 19 fileiras de dorsais no início do corpo nos machos ($n= 7$) e 21 nas fêmeas ($n= 8$) ou 19 ($n= 5$); 21 fileiras de dorsais no meio do corpo nos machos ($n= 6$), podendo raramente 19 ($n= 1$) e 21 nas fêmeas ($n= 13$); 15 fileiras de dorsais no fim do corpo

nos machos ($n= 6$), raramente 13 ($n= 1$) e 17 nas fêmeas ($n= 6$) ou 15 ($n= 6$), raramente 13 ($n= 1$).

Informações sobre a variação de *L. pulchriceps* na Argentina registrada por Giraudo (2002) podem ser encontradas na Tabela 5: 8 supralabiais ($n= 24$ lados), sendo 4–5 supralabiais em contato com o olho ($n= 24$ lados); 10 infralabiais ($n= 23$ lados), raramente 9 ($n= 1$ lados), 1–5 em contato com as mentonianas anteriores ($n= 12$ lados); 19 fileiras de dorsais no início do corpo ($n= 12$); 19 fileiras de dorsais no meio do corpo ($n= 1$) raramente 21 ($n= 1$); 15 fileiras de dorsais no fim do corpo ($n= 9$), podendo ocorrer 13 ($n= 3$).

Tabela 5: Variação morfológica de caracteres com dimorfismo sexual registrada na Argentina por Giraudo (2002). Valores apresentados são: Média \pm Desvio-Padrão (Valor mínimo–Valor máximo).

| | Machos ($n= 4$) | Fêmeas ($n= 8$) |
|-------------|-------------------------------|-------------------------------|
| Ventrais | $187 \pm 11,5$ (171–198) | $189 \pm 2,7$ (186–193) |
| Subcaudais | $81,3 \pm 2,9$ (78–85) | $68,6 \pm 9,8$ (53–79) |
| CRC | (183–485) | (510–585) |
| Cauda | (54–170) | (125–155) |
| Total | (237–655) | (640–720) |
| Cauda / CRC | $25,1 \pm 1,8$ (22,8–26,8) | $20,2 \pm 1,3$ (17,6–21,5) |

Padrão de coloração e desenho (Figs. 39–41): Região dorsal da cabeça marrom-claro, exceto as supralabiais que são creme com manchas marrom-escuras nas bordas. Manchas marrom-escuras no dorso de diferentes formas, nas escamas parietais e temporais as manchas podem estar unidas formando duas linhas que iniciam nas parietais próximo as supra-oculares e seguem paralelamente cobrindo as escamas temporais, elas podem funcionar na região

posterior das parietais (Fig. 38). Região occipital com duas linhas, que iniciam na região posterior das parietais e estende-se até o início do corpo unindo-se a primeira mancha dorsal. Essas linhas geralmente estão fusionadas na região anterior, possuindo a forma de uma ferradura. Mancha pós-ocular marrom-escura, inicia-se nas pós-oculares e estende-se até a região da última supralabial, geralmente fusionada a primeira mancha lateral do corpo, formando uma linha que se estende no terço anterior do corpo. Região ventral da cabeça creme, sem manchas escuras, exceto infralabiais que são manchas de marrom-escuro, principalmente nas bordas posteriores. Dorso do corpo bege à marrom-claro, com manchas marrom-escuras ovoides, com bordas mais escuras que o centro (comprimento de 3–4 escamas dorsais) dispostas ao longo da região vertebral. Espaço entre as manchas escuras menor que o comprimento da uma mancha. Manchas dorsais do corpo variam 39–47 nos machos ($\bar{X} = 43,1$; DP= 3,1; $n= 7$) e 38–45 nas fêmeas ($\bar{X} = 41$; DP= 2,3; $n= 13$). Primeira mancha dorsal do corpo, inteira ou dividida, e fusionada as duas linhas occipitais. Ao longo do corpo podem ocorrer fusões entre algumas manchas, resultando em um padrão zig-zag, também ocorre a divisão e o deslocamento das manchas. Região lateral do corpo, com manchas intercalares grandes. Região ventral do corpo creme, podem ocorrer pequenas manchas marrom-escuras na borda laterais das escama. Cauda com o mesmo padrão do corpo, manchas variando de 16–26 nos machos ($\bar{X} = 20$; DP= 3,4; $n= 7$) e 14–19 nas fêmeas ($\bar{X} = 16,4$; DP= 1,7; $n= 9$). Filhotes e juvenis com a coloração de fundo das regiões occipital e temporal brancas, ressaltando as manchas marrom-escuras dessas regiões, nos adultos a coloração torna-se igual a coloração de fundo do corpo.

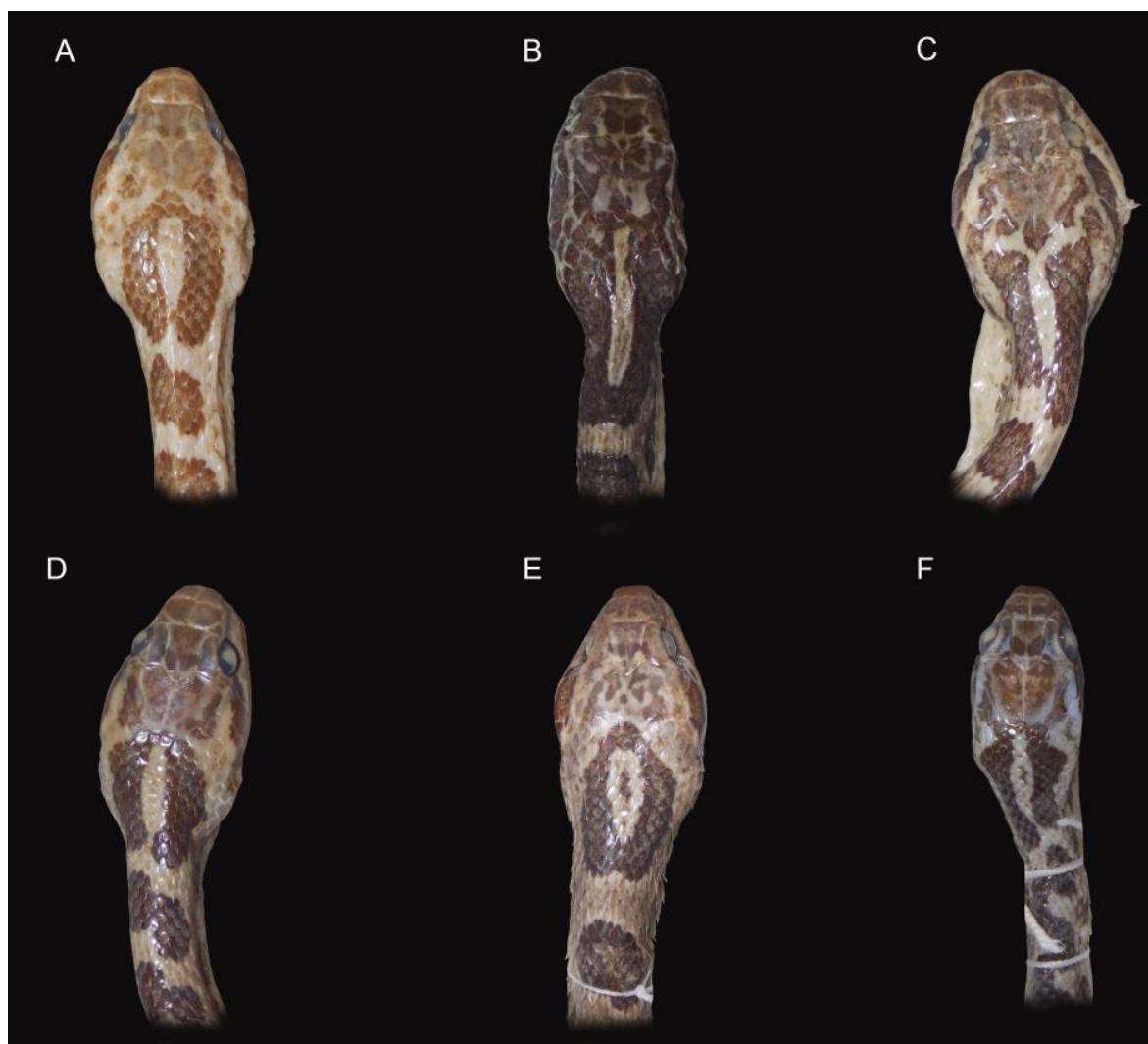


Figura 39: Variação do padrão de desenho da região dorsal da cabeça de *Leptodeira pulchriceps*. A–Espécime procedente de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 103; CCab= 21,4mm); B– Espécime procedente de Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1636; Sem escala); C–Espécime procedente de Aquidauana, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1394; CCab= 23,5mm); D–Espécime procedente de Anastácio, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1563; CCab= 14,3mm); E–Espécime procedente de Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1912; CCab= 28,3mm); F–Espécime procedente de Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1037; CCab= 11,6mm).

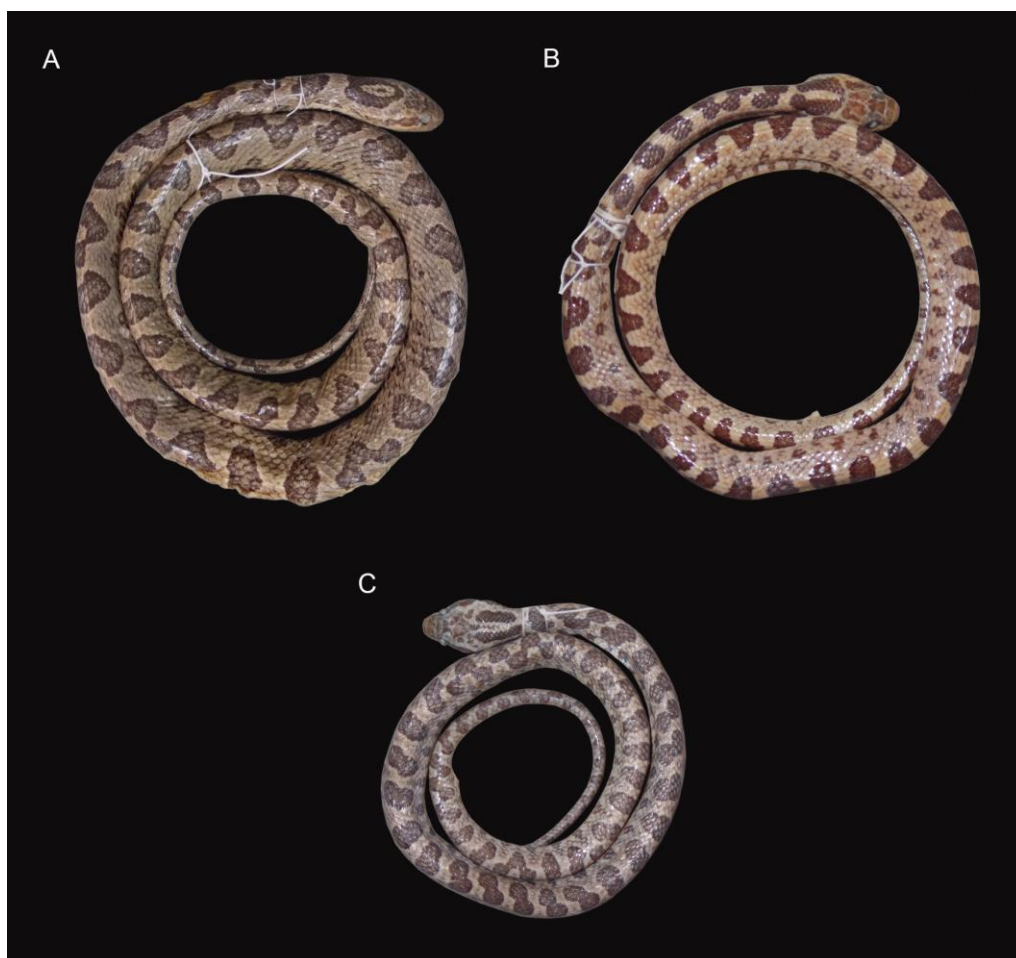


Figura 40: Variação do padrão de desenho da região dorsal do corpo de *Leptodeira pulchriceps*. A–Espécime procedente de Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1912; CRC= 689mm); B–Espécime procedente de Anastácio, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1563; CRC= 299mm); C–Espécime procedente de Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil (UFMS 1037; CRC= 185mm).

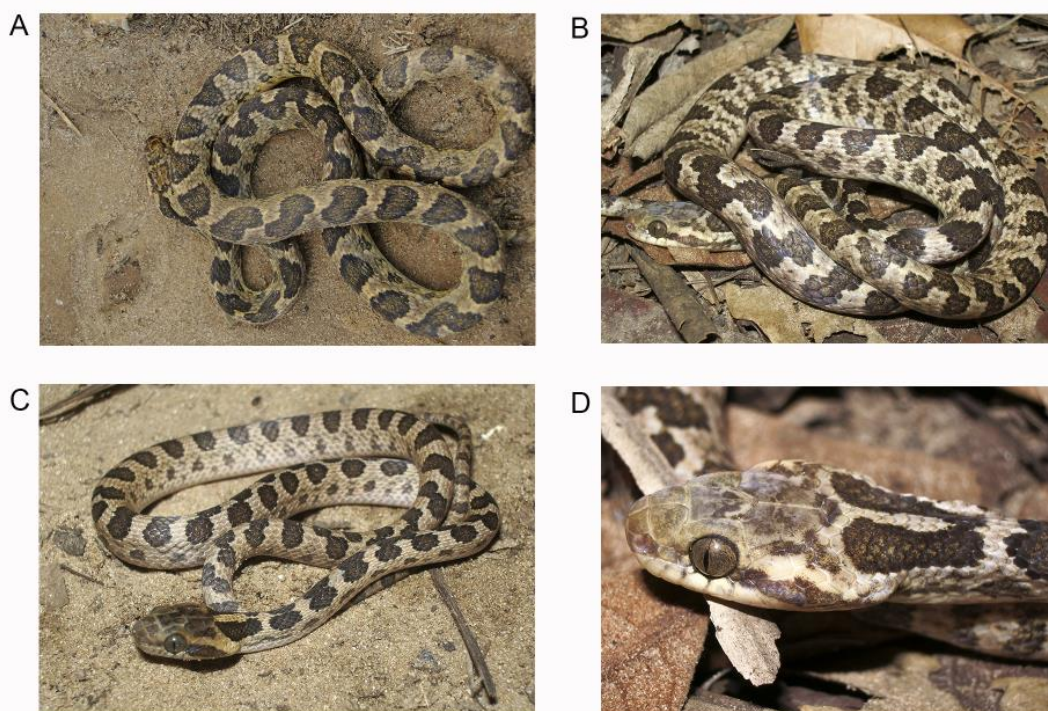


Figura 41: Padrão geral de desenho de *Leptodeira pulchriceps*, em vida. A –Espécime procedente de Nhecolândia, Corumbá, Mato Grosso do Sul; B – Espécime procedente de Nhumirim, Corumbá, Mato Grosso do Sul; C - Espécime procedente de Nhumirim, Corumbá, Mato Grosso do Sul; D - Nhumirim, Corumbá, Mato Grosso do Sul. Fotos: A, Francisco Severo Neto; B e D, Robson Ávila; C Drausio Honorio Morais.

Hemipênis ($n= 1$): Invertido o hemipênis estende-se até a sexta subcaudal. Completamente evertido e expandido unilobado, capitado, caliculado e curvado. Capítulo ornamentado por cálices espinhosos (cerca de 60% do tamanho total do órgão, na face sulcada) (Fig. 42A). Cálices aumentam de tamanho em direção ao sulco capitular. Espinhos caliculares diminuem em direção ao fim do sulco espermático. Sulco capitular profundo, interrompido, na face não sulcada, por duas pregas, que seguem em direção ao corpo do órgão, formando uma cavidade grande e desnuda, aqui definido como um cálice corporal, que corresponde a pouco menos de 30% do tamanho total do órgão na face não sulcada (Fig. 42B). Sulco espermático simples,

terminando em uma ampla área expandida desnuda, em forma triangular, que termina abaixo da metade do capítulo. Na face sulcada, espinhos grandes e levemente curvados, dispostos em três fileiras transversais, com cinco a oito espinhos por fileira, que seguem em direção a região lateral (Figs. 42C e D). Esses espinhos diminuem de tamanho em direção ao sulco capitular e ao sulco espermático. Na face não sulcada, duas fileiras de espinhos, longitudinais ao corpo, separadas por uma estreita região medial sem ornamentação (tamanho de um espinho). Cada fileira com quatro espinhos grandes e levemente curvados. Os dois espinhos basais maiores que os demais (cerca de 2x) e em forma de gancho, separados entre si por uma área desnuda, maior que a área entre os espinhos mais distais. Um espinho medial pequeno, também em forma de gancho, na base das duas fileiras de espinhos. Na face sulcada, região basal do corpo recoberta por pequenos espinhos, dispostos irregularmente, que seguem, ao longo da bordas do sulco espermático, até a região capitular.

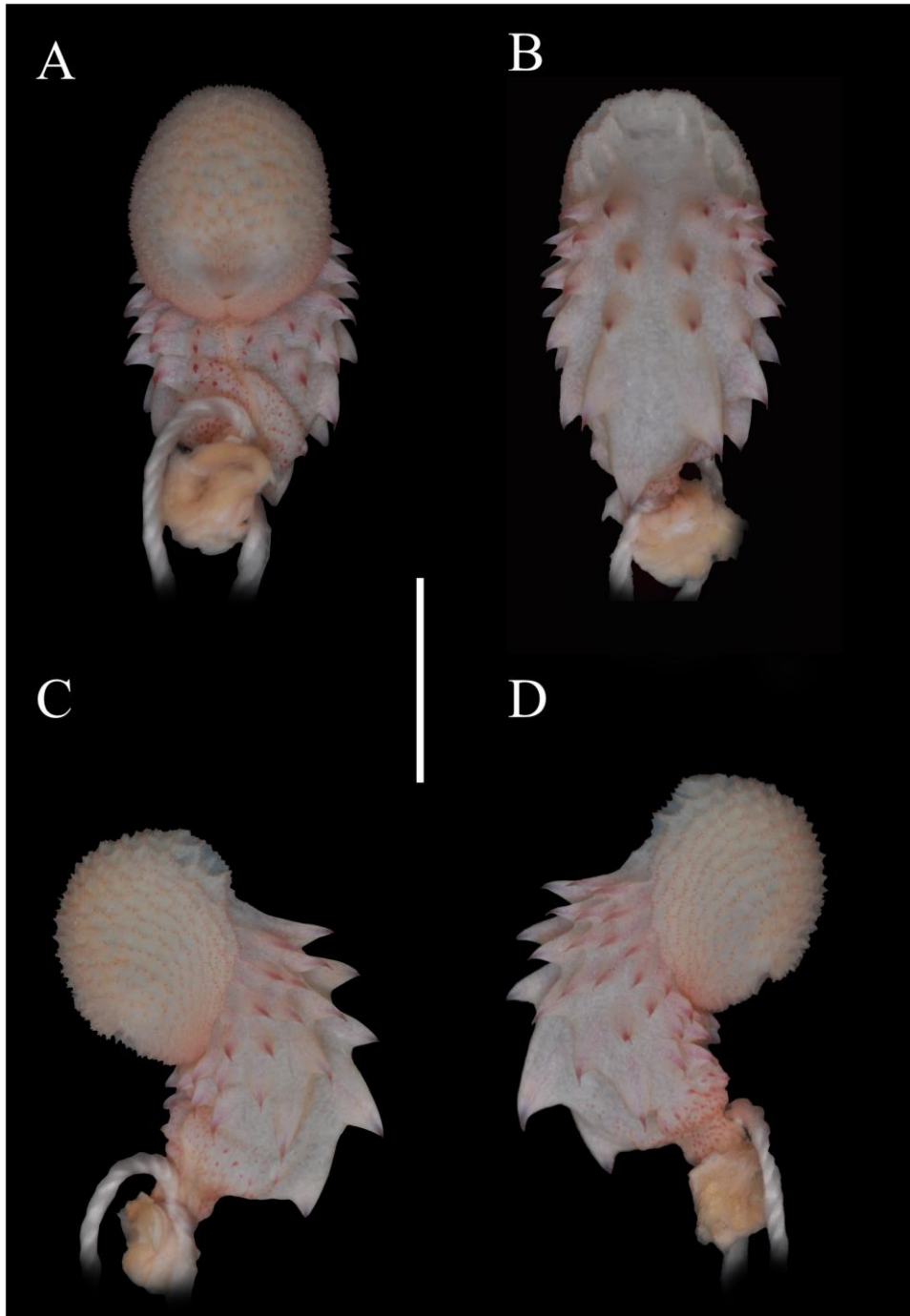


Figura 42: Hemipênis esquerdo de *Leptodeira pulchriceps*, procedente da Estância Caiman, município de Miranda, Mato Grosso do Sul, Brasil (MZUSP 9558). A–Face sulcada; B–Face não sulcada; C e D–Vistas laterais. Escala 5 mm.

Distribuição (Fig. 43): *Leptodeira pulchriceps* apresenta a distribuição mais meridional entre as demais espécies, sendo registrada na região do Pantanal e Chacos, ao sul do Mato Grosso até a região central da Argentina (Duellman 1958; Giraudo 2001; Nenda & Schrocchi 2004; Kacoliris *et al.* 2006; Ciccali 2011; Giraudo *et al.* 2012). Ocorre nas províncias biogeográficas do Chaco e ao sul das províncias de Rondônia e Cerrado (Morrone 2014).

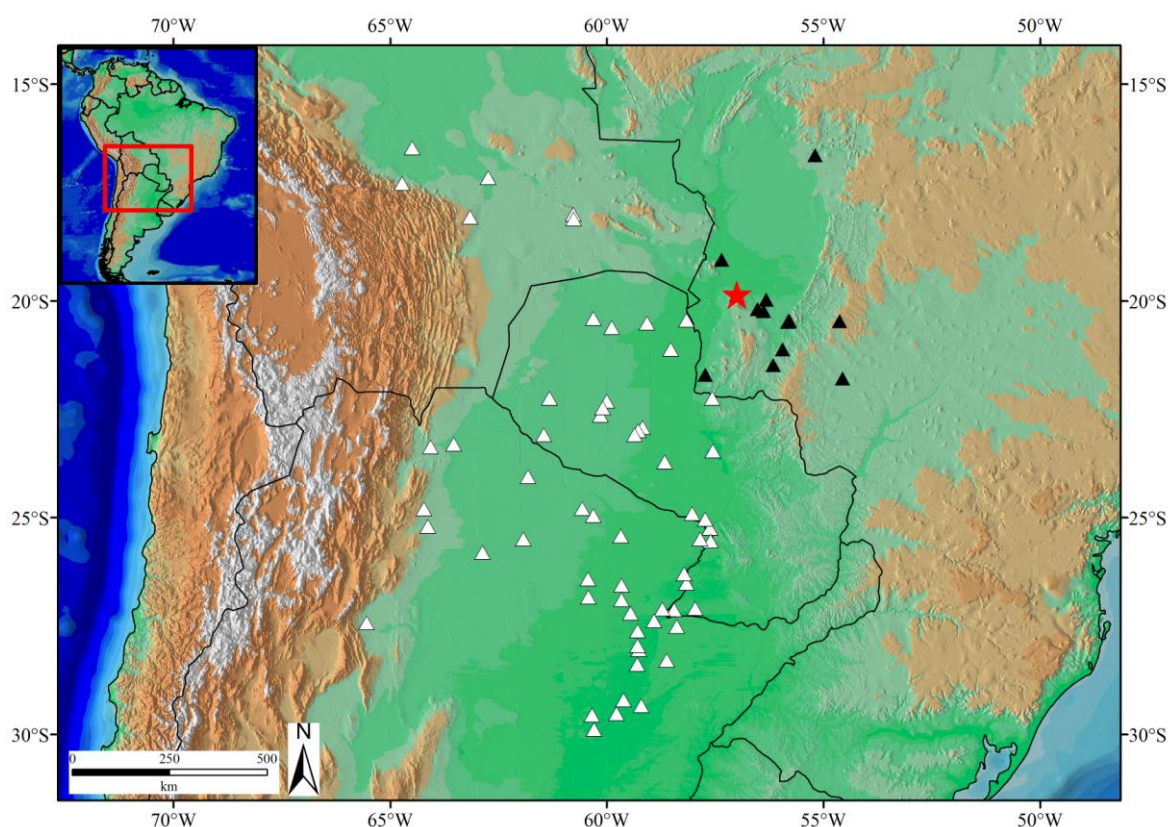


Figura 43: Distribuição geográfica de *Leptodeira pulchriceps*. Triângulos pretos= material analisado; Triângulos brancos= dados de literatura; Estrela vermelha= localidade do holótipo.

Comentários: Duellman (1958) descreveu *L. a. pulchriceps*, com base em 23 espécimes da Argentina, Bolívia, Brasil e Paraguai. O autor considerou-a semelhante à *L. a. ashmeadi*, tratando-a como uma população relictual de um antigo estoque populacional semelhante a *L. a. ashmeadi*, que se estenderia anteriormente do norte da América do Sul até o Paraguai e

Norte da Argentina. Contudo, as recentes análises moleculares (Capítulo 1) mostram que *L. pulchriceps* é mais relacionada a *L. annulata* do que a *L. ashmeadi*.

Leptodeira sp. n. 1

Figs. 44–49

Leptodeira albofusca– Boulenger 1896, Catalogue of the snakes in the British Museum 3: 95
(part).

Leptodeira annulata annulata– Amaral 1929, Mem. Inst. Butantan 4: 78 (part).

Leptodeira septentrionalis ornata– Duellman 1958; Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 114: 51 (part).

Holótipo: Macho adulto, ICN 10879, coletada por R. Estupiñaz, localidade de La Miel II, município de Samaná, departamento de Caldas.

Parátipos: ver Apêndice 3.

Diagnose: *Leptodeira* sp. n. 1 pode ser distinta das demais espécies do complexo *L. annulata/septentrionalis* pela seguinte combinação de caracteres: 19/21/15 escamas dorsais; pré-subocular presente; 8/8 supralabial, 4–5 em contato a órbita; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato as mentonianas anteriores e 5–6 em contato com as posteriores; 169–194 ventrais (170–193 nos machos e 169–194 nas fêmeas); 77–105 subcaudais (81–105 nos machos e 77–99 nas fêmeas); dorso da cabeça uma linha marrom-escura na região occipital, iniciando na região posterior da sutura entre as parietais e estendem-se em direção ao corpo; 29–56 manchas dorsais marrom-escuras (33–55 nos machos e 29–56 nas fêmeas); manchas laterais e intercalares marrom-escuras presente, em forma de pequenas manchas ou pequenas

pontuações; 14–36 manchas caudais marrom-escuras (18–36 nos machos e 14–28 nas fêmeas); 146–543 mm de CRC nos machos e 146–646 mm nas fêmeas; cauda longa, 37,7% do CRC nos machos e 32,0% nas fêmeas; hemipênis com sulco capitular interrompido por três pregas formando dois cálices corporais profundos, região larga entre as duas fileiras de espinhos longitudinais e ausência de espinho medial basal, na face não sulcada.

Comparação com outras espécies de *Leptodeira* da América do Sul: *Leptodeira* sp. n. 1 difere das demais espécies do complexo *L. annulata/septentrionalis* pela ausência de espinho medial basal, na face não sulcada do hemipênis. Difere de *L. annulata*, *L. approximans* e *L. ornata* pela presença de mancha marrom-escura na região occipital (vs. ausência de manchas escuras na região dorsal da cabeça, se presente apenas uma estreita linha pouco definida). Difere de *L. ashmeadi*, *L. bakeri*, *L. larcorum*, *L. pulchriceps* e *Leptodeira* sp. n. 2 pela forma da mancha marrom-escura em forma linha larga na região occipital (vs. mancha occipital escura em forma de ferradura em *L. ashmeadi*, *L. pulchriceps* e *Leptodeira* sp n. 2; em forma de barra em *L. bakeri*; e em forma de borboleta em *L. larcorum*).

Descrição do holótipo: ICN 10879 (Fig. 44), macho adulto, espécime em bom estado de conservação com as seguintes características: loreal mais longa que alta; pré-frontais duas vezes o comprimento das internasais; frontal mais longa que larga, largura anterior maior que a posterior; parietais mais longa que larga; 1/1 pré-oculares; pré-infraocular presente; 2/2 pós-oculares; 8/8 supralabiais, 4–5 em contato com a órbita; 1+2+3/1+2+3 temporais; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com as mentonias anteriores, 4–5 em contato com as mentonias posteriores; mentonias em dois pares, com aproximadamente o mesmo tamanho; 19/21/15 escamas dorsais lisas, com duas fossetas apiculares; 184 ventrais; anal dividida; 99 subcaudais; CRC= 500 mm; CCau= 206mm; CTot= 706mm; CCab= 18,4mm; LCab=

10,9mm; DiaO= 3,7mm; COR= 4,6 mm; CFr= 5,0 mm; LaFr= 3,6 mm; LpFr= 3,0 mm; CPa= 6,4 mm; LPa= 4,6 mm; CMa= 4,2 mm; CMP= 4,4 mm; CCau/CRC= 41,2%; CCab/CCor= 3,8%. Coloração do espécime bastante preservada. Região dorsal da cabeça marrom-clara; supralabiais creme com manchas marrom-claras nas bordas posteriores. Mancha pré-ocular marrom-escura, inicia-se na nasal e estende-se até a pré-ocular. Mancha pós-ocular marrom-escura, inicia-se nas pós-oculares e estende-se até a região da última supralabial. Região occipital com uma linha medial larga que inicia logo após as parietais, estendendo-se por cinco escamas de comprimento e separada da primeira mancha do corpo. Região ventral da cabeça creme, com manchas escuras nas bordas das escamas sinfisal e infralabiais. Região dorsal do corpo marrom-claro, com 49 manchas ovóides marrom-escuras (comprimento de 2–3 dorsais) separadas por espaços iguais ou maiores que o comprimento da mancha. Região lateral do corpo com manchas laterais e intercalares marrom-escura pouco definidas, em forma de pigmentações nas bordas das escamas. Região ventral do corpo creme, sem manchas. Cauda com o mesmo padrão do corpo, com 27 manchas marrom-escuras.

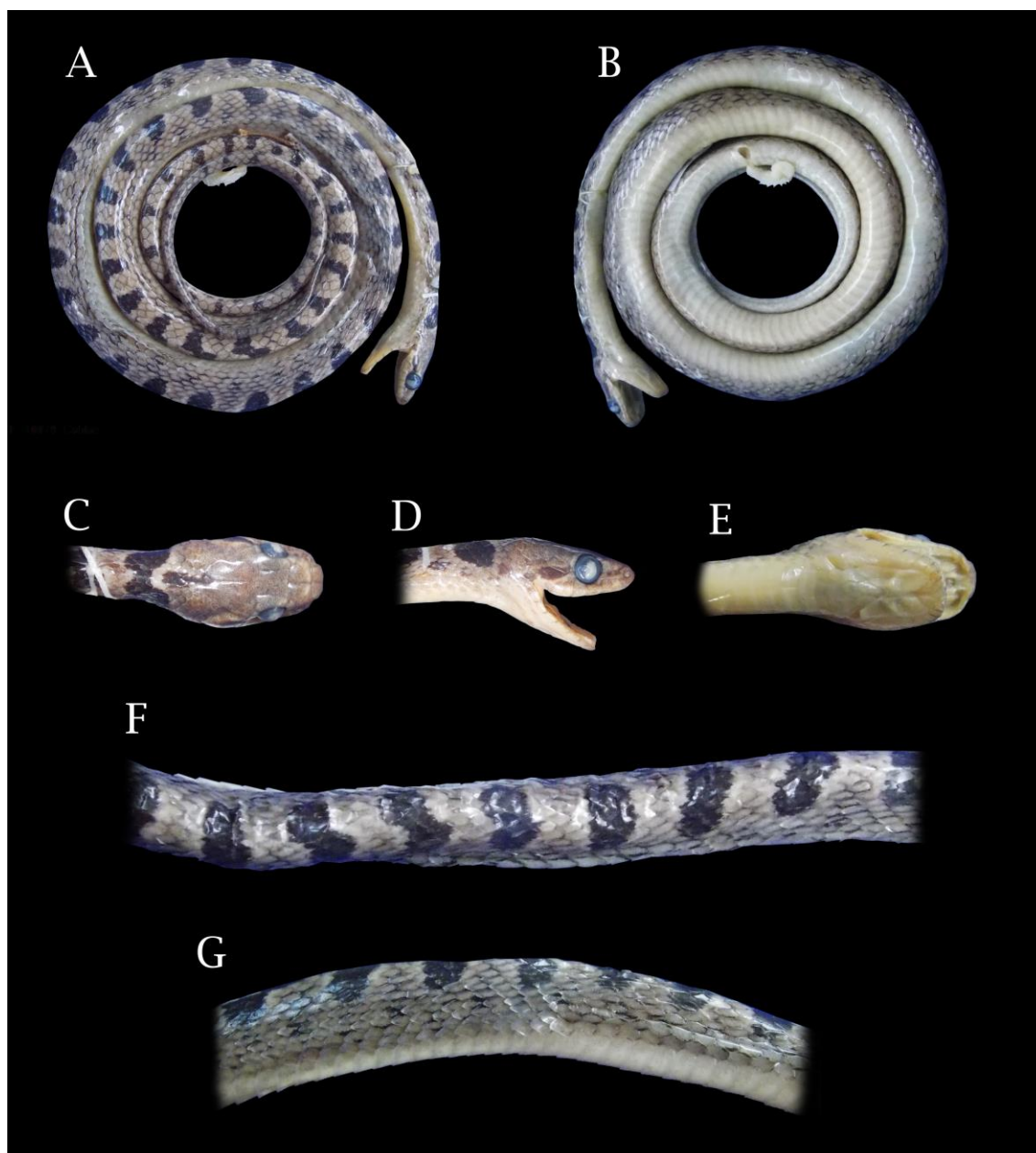


Figura 44: Holótipo de *Leptodeira* sp. n. 1 (ICN 10879). A – Vista dorsal do corpo; B – Vista ventral do corpo; C – Vista dorsal da cabeça; D – Vista lateral da cabeça; E – Vista ventral do corpo; F – Padrão de desenho dorsal do corpo; G – Padrão de desenho lateral do corpo. CRC= 500mm, CCab= 18,4mm.

Descrição geral ($n= 100$): Cabeça uma vez e meia mais longa que larga; focinho redondo em vista dorsal; constrição cervical distinta; rostral duas vezes mais larga que alta; subtriangular e pouco visível em vista dorsal; internasal tão larga quanto longa; pré-frontal tão longa quanto

larga; supraocular trapezoide, mais longa que larga; frontal pentagonal, mais longa que larga, mais larga anteriormente; parietal uma vez e meia mais longa que larga; nasal dividida; loreal mais longa que alta, contatando segunda e terceira supralabiais; pupila elíptica; 1/1 pré-ocular, mais alta que longa; pré-subocular presente; 2/2 pós-ocular; 1+2+3/1+2+3 temporais; 8/8 supralabiais, 4–5 contatando a órbita; sinfiscal triangular, tão longa quanto larga; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com o par de mentonianas anterior, 5–6 em contato com o par de mentonianas posterior, primeiro par de infralabiais em contato a sinfiscal, impedindo o contato entre sinfiscal e mentonianas; mentonianas anteriores, aproximadamente, de mesmo comprimento que posteriores; 19/21/15 fileiras de escamas dorsais, com duas fossetas apiculares.

Padrão de desenho e coloração (Figs. 45–47): Região dorsal da cabeça marrom-claro, exceto as supralabiais um pouco mais clara que a região dorsal da cabeça, com manchas. Alguns espécimes com pequena mancha marrom-escuras sobre as escamas parietais. Região occipital com uma linha medial larga que inicia logo após as parietais, estendendo-se em direção ao corpo podendo estar fusionada a primeira mancha do corpo Região occipital com uma linha medial larga que inicia logo após as parietais, estendendo-se por cinco escamas de comprimento e separada da primeira mancha do corpo Mancha pré-ocular inicia na nasal terminado nas pré-coulares. Mancha pós-ocular marrom-escura que inicia nas pós-oculares e estende até a região da última supralabial. Região ventral da cabeça creme, com manchas marrom-claro nas escamas sinfiscal e nas infralabiais, principalmente as três primeiras infralabiais. Região dorsal do corpo marrom-claro com manchas dorsais marrom-escuras com forma ovóide (comprimento de 2–4 escamas), estendendo-se lateralmente até a sexta ou sétima fileira dorsal. Espaço entre as manchas escuras maior ou igual ao comprimento das manchas. Manchas dorsais do corpo variando de 33–55 nos machos ($\bar{X} = 41,9$; DP= 5,3; n=

65) e 29–56 nas fêmeas ($\bar{X} = 41,2$; DP= 5,0; n= 61). Algumas manchas dorsais podem fundir formando curtos zig-zag. A primeira mancha com formato variável, desde uma banda até a forma de H, com os braços anteriores seguindo em direção a cabeça. Região lateral do corpo, geralmente, com manchas laterais formada pela pigmentação das bordas das escamas e intercalares grandes e bem definidas. Região ventral do corpo creme, sem manchas. Cauda com o mesmo padrão do corpo, com manchas variando 18–36 nos machos ($\bar{X} = 25,0$; DP= 3,8; n= 50) e 14–28 nas fêmeas ($\bar{X} = 21,6$; DP= 3,8; n= 47).



Figura 45: Variação do padrão de desenho dorsal da cabeça de *Leptodeira* sp 1. A-Espécime procedente de Cocorna, Antioquia, Colômbia (MHUA-R 14495; CCab= 13,5mm); B-Espécime procedente de Sonson, Antioquia, Colômbia (MHUA-R 14403; CCab= 18,3mm); C- Espécime procedente de Sonson, Antioquia, Colômbia (MHUA-R 14419; CCab= 23,3mm); D- Espécime procedente de Maceo, Antioquia, Colômbia (MHUA-R 14423; CCab= 22,4mm); E-Espécime procedente de Antioquia, Colômbia (MHUA-R 14493).

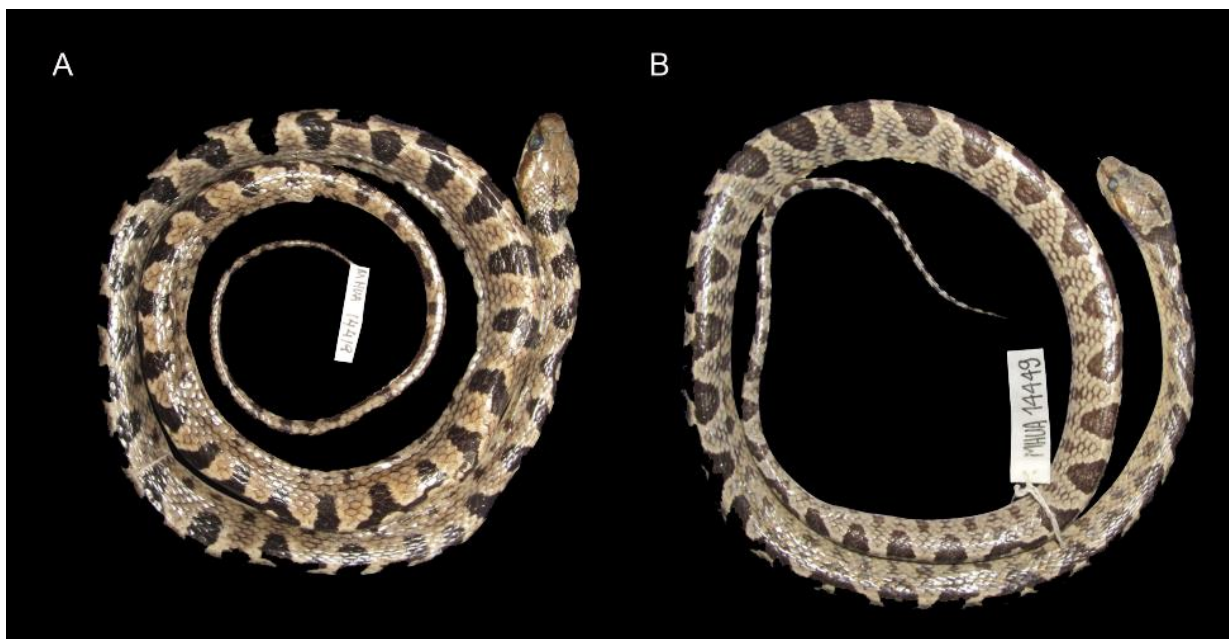


Figura 46: Variação do padrão de desenho dorsal do corpo de *Leptodeira* sp. n. 1. A- Espécime procedente de Sonson, Antioquia, Colômbia (MHUA-R 14419; CRC= 591mm); B- Espécime procedente de Caucasia, Antioquia, Colômbia (MHUA-R 14449; CRC= 522mm).

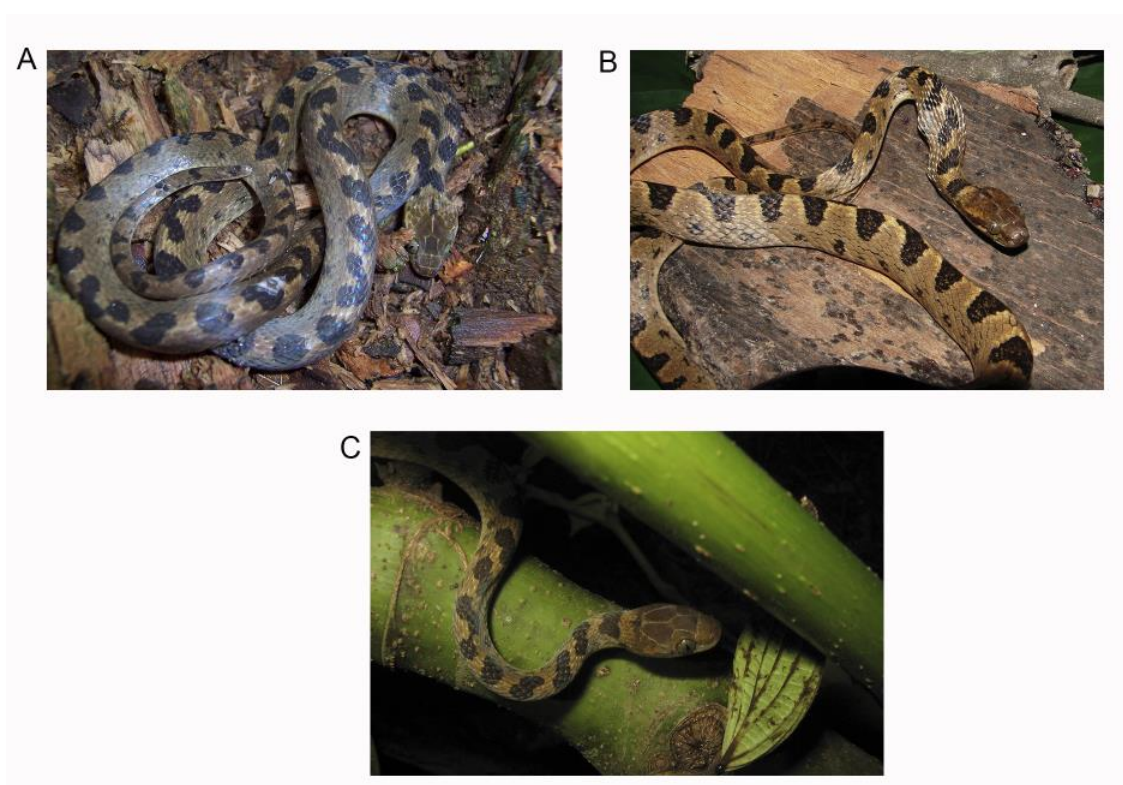


Figura 47: Padrão geral de coloração *Leptodeira* sp. n. 1, em viada. A – Espécime procedente de Sonson, Antioquia, Colômbia; B - Espécime procedente de Sonson, Antioquia, Colômbia;

C – Espécime procedente de San Luis, Antioquia, Colômbia. Fotos: A e B, Juan Camilo Arredondo; C, Juan Pablo Hurtado.

Hemipênis ($n= 1$): Invertido o hemipênis estende-se até o nível da quinta a sétima subcaudal. Completamente evertido e maximamente expandido unilobado, capitado, caliculado e levemente curvado. Capítulo ornamentado por cálices espinhosos, na fase sulcada corresponde a aproximadamente 40% do tamanho total do órgão (Fig. 48A). Cálices maiores próximos ao sulca capitular, principalmente na face não sulcada onde possuem um maior número de espinhos. Espinhos caliculares menores no ápice do lobo. Sulco capitular profundo, na face não sulcada, interrompido por três pregas perpendiculares, formando duas cavidades profundas e desnudas, definidas como cálices corporais, com bordas dos cálices recoberta por pequenos espinhos (Fig. 48B). Sulco espermático simple, terminando em uma ampla área expandida e desnuda, com forma triangular (Fig. 48A). Na face sulcada, espinhos corporais curvados, dispostos em três fileiras paralelas ao sulco capitular, variando de 3–6 espinhos por fileria, que seguem em direção a região lateral, os espinhos mais basais em forma de ganchos. Esses espinhos decrescem de tamanho em direção ao sulco capitular e ao sulco espermático (Figs. 48C e D). Na face não sulcada, duas fileiras longitudinais com quatro espinhos grandes curvados, separadas por uma larga região medial sem ornamentação, que em sua maior distância equivalente a cinco espinhos, tornando-se mais estreita em direção aos espinhos basais. Os dois espinhos mais basais menores que os demais e em forma de gancho. Região basal do corpo recoberta por pequenos espinhos, de diferentes tamanhos, dispostos irregularmente.

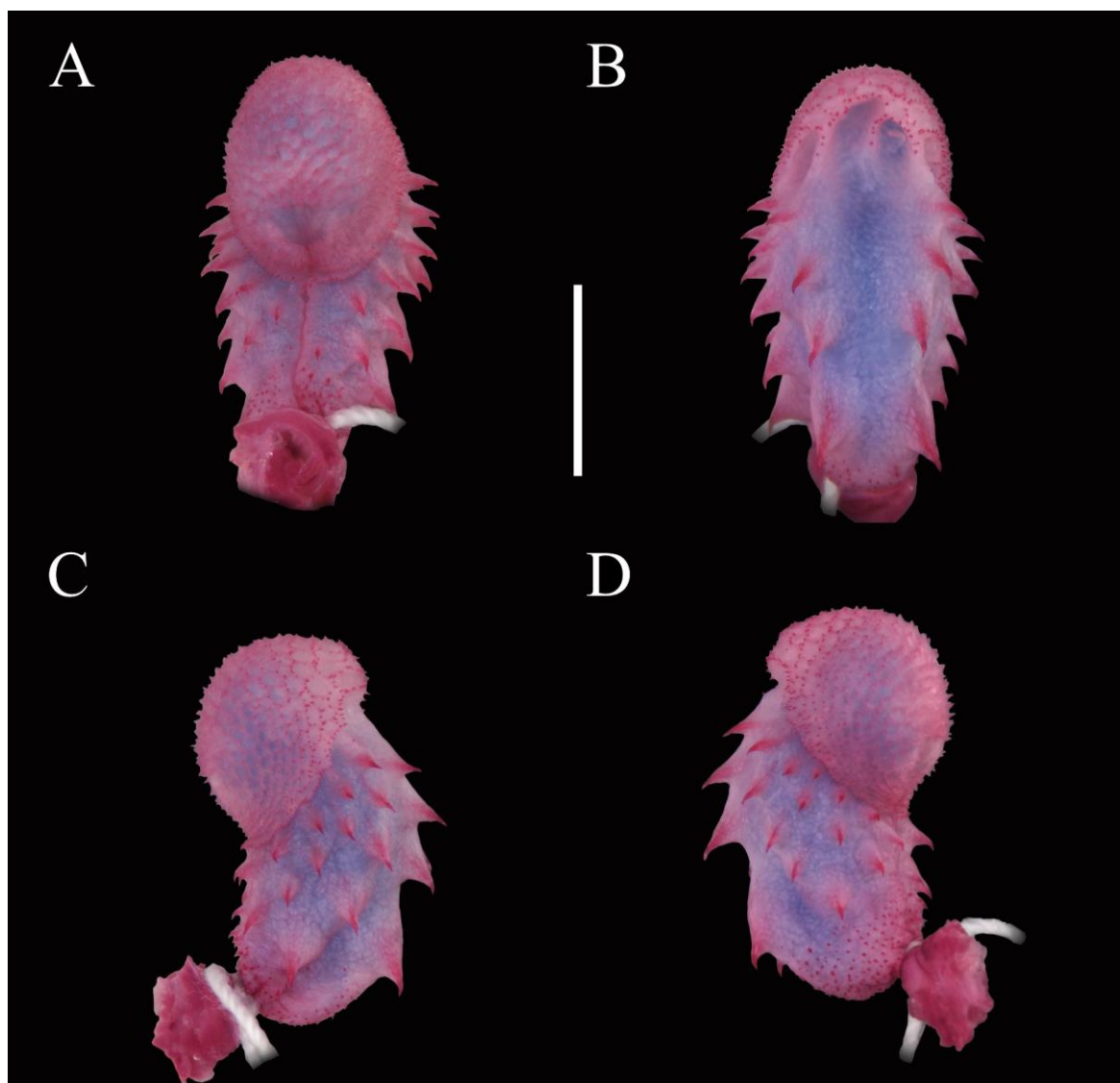


Figura 48: Hemipênis esquerdo de *Leptodeira* sp. n. 1, localidade de La Miel II, município de Samaná, departamento de Caldas, Colômbia1 (ICN 10879). A–Face sulcada; B–Face não sulcada; C e D–Vistas laterais. Escala 5 mm.

Varição dos parátipos: Maior macho 543 mm CRC e maior fêmea 646 mm CRC; comprimento da cauda 31,5–43,7 % CRC nos machos ($\bar{X} = 37,7$; DP= 2,5; $n = 49$) e 27,3–38,5% CRC nas fêmeas ($\bar{X} = 32$; DP= 2,3; $n = 44$); comprimento da cabeça 3,7–4,8% CCor nos machos ($\bar{X} = 4,2$; DP= 0,3; $n = 52$) e 3,6–5,3% CCor nas fêmeas ($\bar{X} = 4,5$; DP= 0,3; $n = 55$); 170–193 ventrais nos machos ($\bar{X} = 183,8$; DP= 5,3; $n = 65$) e 169–194 nas fêmeas ($\bar{X} =$

183,7; DP= 4,9; $n= 61$); 81–105 subcaudais nos machos ($\bar{X} = 94,5$; DP= 5,1; $n= 50$) e 77–99 nas fêmeas ($\bar{X} = 85,5$; DP= 4,9; $n= 45$); 8 supralabiais ($n= 143$ lados) podendo ocorrer 9 ($n= 9$ lados); sendo 4–5 supralabiais em contato com o olho ($n= 237$ lados), podendo ocorrer 5–6 ($n= 8$ lados) ou 3–5 ($n= 7$ lados); 10 infralabiais ($n= 159$ lados), podendo ocorrer 11 ($n= 85$ lados) ou 9 ($n= 5$ lados); 5 primeiras infralabiais contatando as mentonianas anteriores ($n= 166$ lados), podendo ocorrer para as 6 ($n= 84$ lados) ou 4 ($n= 1$ lados); pré-subocular presente ($n= 222$ lados) ou ausente ($n= 30$ lados); 1 pré-ocular ($n= 251$ lados); 2 pós-oculares ($n= 242$ lados), podendo ocorrer 3 ($n= 9$ lados); 19 fileiras de dorsais no terço inicial do corpo ($n= 61$), raramente 21 ($n= 2$) ou 17 ($n= 2$) em machos e 19 ($n= 37$) ou 21 ($n= 23$), raramente 17 ($n= 1$) em fêmeas; 21 fileiras de dorsais no meio do corpo ($n= 49$) ou 19 ($n= 16$) nos machos e 21 ($n= 50$), podendo ocorrer 23 ($n= 7$) ou 19 ($n= 4$) em fêmeas; 15 fileiras de dorsais no terço final do corpo ($n= 57$), podendo ocorrer 13 ($n= 6$) ou 17 ($n= 2$) em machos e 15 ($n= 39$) ou 17 ($n= 22$) em fêmeas.

Distribuição (Fig. 49): *Leptodeira* sp. n. 1 ocorre nas áreas dos vales interandinos do Rio Cauca e Magdalena, em algumas regiões altas dos Andes, e na Planície Caribenha da Colômbia, de 0–1830 m de altitude. Ocorre nas províncias biogeográficas de Cauca, Magdalena e Paramos (Morrone 2014).

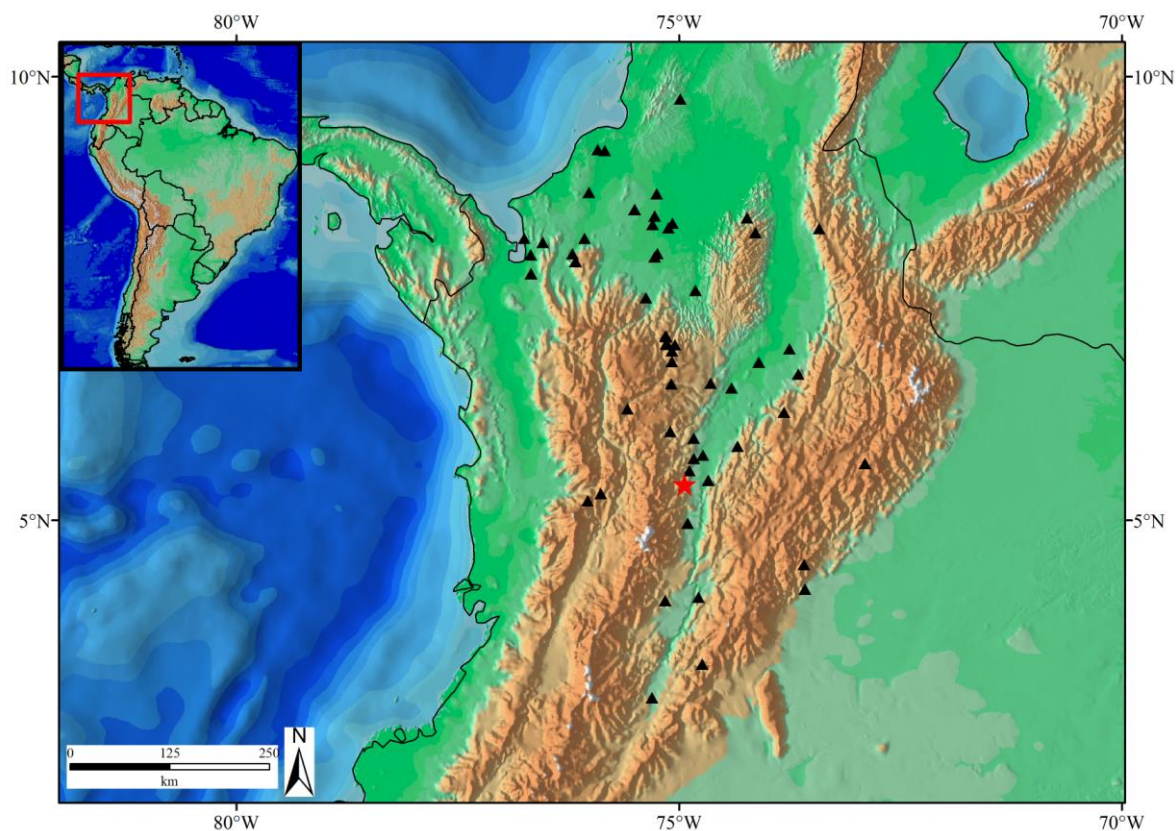


Figura 49: Distribuição geográfica de *Leptodeira* sp. n. 1. Triângulos pretos= material analisado; Estrela= localidade-tipo.

Comentários: O registro de *Leptodeira* sp. n. 1 para a Venezuela como apontado por Kornaker (1999), com o nome de *L. septentrionalis ornata*, ainda permanece dúvida, sendo necessário a análise de mais espécimes.

Leptodeira sp. n. 2

Figs. 50–55

Leptodeira annulata annulata– Duellman 1958; Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 114: 51 (*part*)

Holótipo: Fêmea adulta, CHUFPB 447, sem dados de coletores, da localidade Fazenda Bravo, município de Cabaceiras, estado do Ceará, Brasil.

Parátipos: ver Apêndice 3.

Diagnose: *Leptodeira* sp. n. 2 pode ser distinta das demais espécies do complexo *L. annulata/septentrionalis* pela seguinte combinação de caracteres: 19/21/15 escamas dorsais; pré-subocular presente; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato as mentonianas anteriores e 5+6 em contato com as posteriores; 179–212 ventrais (184–208 nos machos e 179–212 nas fêmeas); 75–107 subcaudais (83–107 nos machos e 75–100 nas fêmeas); duas linhas paralelas marrom-escuras que iniciam na parte anterior das escamas parietais e seguem em direção as occipitais, duas linhas occipitais iniciam na região posterior da sutura entre as parietais estendendo-se até o corpo e fundem-se a primeira mancha do corpo; 25–55 manchas dorsais (31–55 nos machos e 25–53 nas fêmeas); manchas laterais e intercalares presente; 12–32 manchas caudais (16–32 nos machos e 12–24 nas fêmeas); 181–608 mm de CRC nos machos e 198–776 mm nas fêmeas; cauda longa, 34,9% do CRC nos machos e 30,6% nas fêmeas; hemipênis com sulco espermático terminando em uma área expandida com forma de coração e espinho medial basal grande.

Comparação com outras espécies de *Leptodeira* da Amércia do Sul: *Leptodeira* sp. n. 2 difere de *L. annulata*, *L. approximans* e *L. ornata* pela presença de manchas escuras na região occipital (*vs.* ausência de manchas escuras na região dorsal da cabeça, se presente apenas uma estreita linha pouco definida). Difere de *L. bakeri*, *L. larcorum* e *L. sp. nova 1* pela forma da mancha escura em forma de ferradura na região occipital (*vs.* mancha escura na região occipital em forma de barra, em *L. bakeri*, borboleta, em *L. larcorum*, e uma linha larga, em *Leptodeira* sp. n. 1). Difere de *L. ashmeadi* por apresentar em média maior número de ventrais, 197,1 nos machos (184–208) e 194,6 nas fêmeas (179–212), e hemipênis com um

espinho medial basal (vs. média de 181,7, variando 172–191 ventrais nos machos e média de 181,0, variando 167–191 nas fêmeas, e dois espinhos mediais grandes). Difere de *L. pulchriceps* por apresentar em média maior número de subcaudais, 92,4 nos machos (83–107) e 82,9 nas fêmeas (75–100) (vs. média de 83,6, variando 73–90, nos machos e média de 74,8, variando 72–78 nas fêmeas).

Descrição do holótipo: CHUFPB 447 (Fig. 50), fêmea adulta, espécime em bom estado de conservação com as seguintes características: loreal tão longa quanto alta; pré-frontais duas vezes o comprimento das internasais; frontal mais longa que larga, largura anterior maior que a posterior; parietais mais longa que larga; 1/1 pré-oculares; pré-infraocular presente; 3/3 pós-oculares; 8/8 supralabiais, 4–5 em contato com a órbita; temporais 1+2+3/1+2+3; 10/11 infralabiais, 1–5/1–6 em contato com as mentonias anteriores, 5–6/6–7 em contato com as mentonianas posteriores; mentonianas em dois pares o mesmo tamanho; 19/21/15 escamas dorsais lisas, com duas fossetas apiculares; 197 ventrais; anal dividida; 79 subcaudais (cauda quebrada); CRC= 571mm; CCau= 160mm (cauda quebrada); CTot= 731mm; Ccab= 22,5mm; LCab= 14,3mm; DiaO= 3,6mm; COR= 5,5 mm; CFr= 5,5 mm; LaFr= 4,1 mm; LpFr= 3,0 mm; CPa= 7,6 mm; LPa= 5,2 mm; CMa= 5,4 mm; CMp= 5,5mm; Ccab/CCor= 4,1%. Coloração do espécime bem preservada; região dorsal da cabeça bege, com manchas marrom-escuras sobre as escamas internasais, pré-frontais, frontal e parietal; supralabiais creme com manchas marrom-escuras; manchas marrom-escuras nas escamas parietais e temporais que formam duas linhas iniciando próximas as supra-oculares seguindo para a parte posterior, fusionando-se na região posterior das parietais. Mancha pré-ocular marrom-escura recobrimdo a loreal e pré-ocular. Mancha pós-ocular marrom-escura, inicia-se nas pós-oculares e estende-se até a região da última infralabial. Região occipital com duas linhas marrom-escuras, que iniciam na região das occipitais e estende-se paralelamente até o início do corpo unindo-se a

primeira mancha dorsal. Região ventral da cabeça creme, as infralabiais e sinfisal com bordas manchadas de marrom-escuro. Região dorsal do corpo bege salpicado de marrom-claro, com 43 manchas marrom-escuras com forma ovóide (comprimento 2–3 escama), bordas mais escuras que o centro, estendem-se lateralmente até a quarta ou quinta fileira dorsal, espaço entre as manchas escuras é menor que o comprimento da mancha. Primeira mancha fusionada com as duas linhas occipitais. Região lateral do corpo com manchas laterais, como pequenas pigmentações esparças nas bordas das escamas, e intercalares grandes e bem definidas. Região ventral do corpo creme, com manchas marrom-claras nas bordas laterais das escamas. Cauda com mesmo padrão do corpo, com 17 manchas.

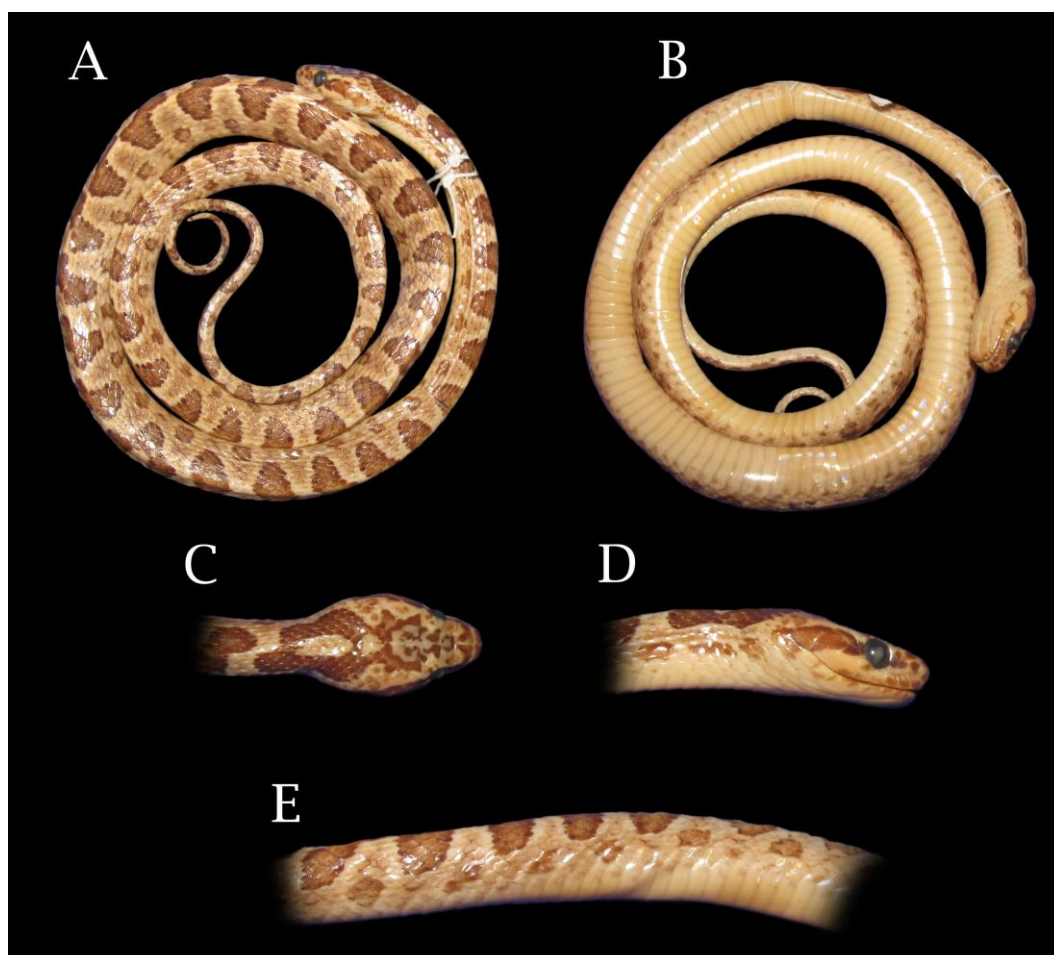


Figura 50: Holótipo de *Leptodeira* sp. n. 2 (CHUFPB 447). A – Vista dorsal do corpo; B – Vista ventral do corpo; C – Vista dorsal da cabeça; D – Vista lateral da cabeça; E – Padrão de desenho lateral do corpo. CRC= 571mm; CCab= 22,5mm.

Descrição geral ($n= 157$): Cabeça mais que uma vez e meia mais longa que larga; focinho redondo em vista dorsal; acentuada constrição cervical; rostral duas vezes mais larga que alta, subtriangular e pouco visível em vista dorsal; internasal tão larga quanto longa; pré-frontal tão longa quanto larga; supraocular trapezóide, mais longa que larga; frontal pentagonal, mais longa que larga, sendo mais larga anteriormente; parietal uma vez e meia mais longa que larga; nasal dividida; loreal mais longa que alta, em contato com segunda e terceira supralabiais; pupila elíptica; 1/1 pré-ocular, mais alta que longa; pré-subocular presente ou ausente; 2/2 pós-oculares; 1+2+3 temporais; 8/8 supralabiais, 4–5 em contato com a órbita; sinfusal triangular, tão longa quanto larga; 10/10 infralabiais, 1–5 em contato com as mentonianas anteriores, 5–6 em contato com as posteriores, primeiro par de infralabiais em contato a sinfusal, impedindo o contato entre sinfusal e mentonianas; mentonianas anteriores de mesmo comprimento que posteriores; 19/21/15 ou 21/21/15 fileiras de escamas dorsais lisas, com duas fossetas apiculares.

Padrão de coloração e desenho (Figs. 51–53): Região dorsal da cabeça marrom-claro, exceto as supralabiais que são creme com manchas marrom-escura. Manchas marrom-escuras podem ocorrer nas escamas cefálicas de diferentes formas, sobre as parietais e temporais, as manchas podem unir formando duas linhas que iniciam na parte anterior das parietais e seguem em direção a região posterior das parietais, onde podem funcionar. Região occipital geralmente com duas linhas que iniciam na região posterior das parietais e estende-se até o início do corpo unindo-se a primeira mancha dorsal, as duas linhas podem estar incompletas, fusionando como uma única mancha ou estar ausente. Mancha pré-ocular inicia nas nasais e termina na pré-ocular. Mancha pós-ocular marrom-escura, inicia-se nas pós-oculares e estende-se até a região da última supralabial. Região ventral da cabeça creme, exceto infralabiais que possuem manchas marrom-escuras. Dorso do corpo marrom-claro à marrom-

escuro, com manchas marrom-escuras ovóides (comprimento de 3–4 escamas dorsais), as bordas são mais escuras que o centro, dispostas ao longo da região vertebral. Espaço entre as manchas escuras menor que o comprimento da uma mancha. Manchas dorsais do corpo variando de 31–55 nos machos ($\bar{X} = 42,1$; DP= 5; $n= 86$) e 25–53 nas fêmeas ($\bar{X} = 39,7$; DP= 4; $n= 118$). Primeira mancha dorsal do corpo pode estar fusionada as duas linhas occipitais. Ao longo do corpo podem ocorrer fusão entre algumas manchas, resultanto o padrão zig-zag. Região lateral do corpo, com manchas laterais e intercalares bem evidentes. Região ventral do corpo creme, podem ocorrer pequenas manchas marrom-escuras na borda das escama. Cauda com o mesmo padrão do corpo, manchas variando 16–32 ($\bar{X} = 22,0$; DP= 3,3; $n= 71$) nos machos e 12–24 ($\bar{X} = 17,7$; DP= 2,7; $n= 88$) nas fêmeas.



Figura 51: Variação do padrão de desenho dorsal da cabeça de *Leptodeira* sp 2. A-Espécime Sem procedência (UFRN 2931); B-Espécime procedente de Cabaceiras, Paraíba, Brasil (CHUFPB 447; CCab= 22,5mm); C-Espécime procedente de Ubajara, Ceará, Brasil (CHUFC 2723; CCab= 14,7mm); D- Espécime procedente de Cabaceiras, Paraíba, Brasil (CHUFPB 446; CCab= 18,6mm); E-Espécime procedente de Cabaceiras, Paraíba, Brasil (CHUFPB 584; CCab= 24,8mm); F-Espécime procedente de Pacatuba, Ceará, Brasil (CHUFC 2227; CCab= 19,2mm).



Figura 52: Variação do padrão de desenho dorsal do corpo de *Leptodeira* sp 2. A– Espécime procedente de Canindé do São Francisco, Sergipe, Brasil (UFAL 11772; CRC= 463mm); B– Espécime procedente de Piaçabuçu, Alagoas, Brasil (UFAL 308; CRC= 371mm); C– Espécime procedente de UHE Xingó, entre os estados de Alagoas e Sergipe, Brasil (UFAL 1333; CRC= 458mm). Escala 10 mm.

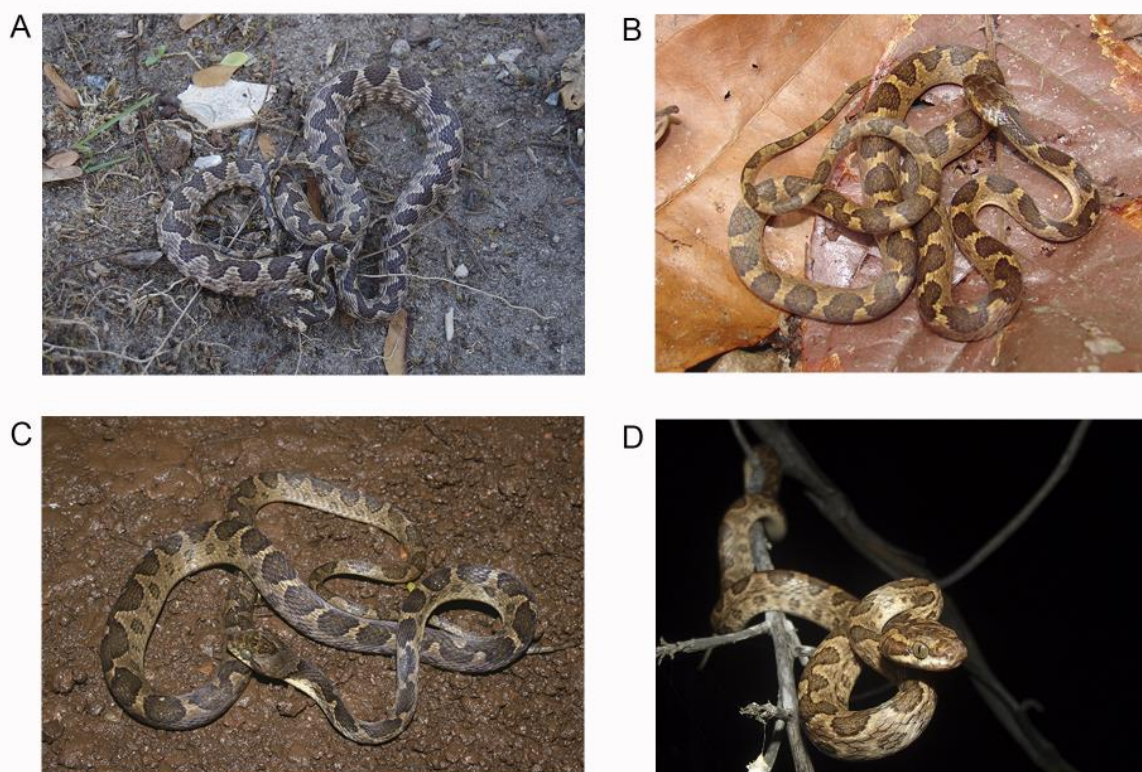


Figura 53: Padrão geral de coloração de *Leptodeira* sp. n. 2, em vida. A – Espécime procedente de Fazenda Almas, Paraíba, Brasil; B – Espécime procedente de Rio Claro, São Paulo, Brasil; C – Espécime procedente de Primavera do Leste, Mato Grosso, Brasil; D – Espécime procedente de Jeremoabo, Bahia, Brasil. Fotos: A, Giovanna Montingelli; B e C, Drausio Honorio Morais; D, Igor Andrade.

Varição dos parátipos: Maior macho 608mm CRC e maior fêmea 776mm CRC; comprimento da cauda 30,6–41,1 % CRC nos machos ($\bar{X} = 34,9$; DP= 2,4; $n= 71$) e 26,6–35,9 % CRC nas fêmeas ($\bar{X} = 30,6$; DP= 1,9; $n= 86$); comprimento da cabeça 3,5–5% do CCor nos machos ($\bar{X} = 4,2$; DP= 0,3; $n= 68$) e 3,8–5,1% do CCor nas fêmeas ($\bar{X} = 4,4$; DP= 0,3; $n= 102$); 184–208 ventrais nos machos ($\bar{X} = 197,1$; DP= 5,8; $n= 89$) e 179–212 nas fêmeas ($\bar{X} = 194,6$; DP= 6,2; $n= 121$); 83–107 subcaudais nos machos ($\bar{X} = 92,4$; DP= 4,7; $n= 73$) e 75–100 nas fêmeas ($\bar{X} = 82,9$; DP= 5,1; $n= 86$); 8 supralabiais ($n= 384$ lados), podendo ocorrer 7

($n= 13$ lados) ou 9 ($n= 10$ lados); 4–5 supralabiais em contato com o olho ($n= 336$ lados), podendo ocorrer 3–5 ($n= 47$ lados), 3–4 ($n= 8$ lados), 5+6 ($n= 7$ lados), 4–6 ($n= 1$ lados), 2–4 ($n= 1$ lado), 4 ($n= 1$ lado) ou 6–7 ($n= 1$ lado); 10 infralabiais ($n= 283$ lados), podendo ocorrer 11 ($n= 98$ lados), 12 ($n= 13$ lados), 9 ($n= 10$ lados) ou 8 ($n= 1$ lado); 5 primeiras infralabiais contatando as mentonianas anteriores ($n= 210$ lados), podendo ocorrer para as 6 ($n= 91$ lados), 4 ($n= 6$ lados) ou 7 ($n= 1$ lados); pré-subocular presente ($n= 114$ lados) ou ausente ($n= 60$ lados) em machos e presente ($n= 193$ lados), pode estar ausente ($n= 40$ lados) em fêmeas, 1 pré-ocular ($n= 370$ lados), podendo ocorrer 2 ($n= 37$ lados), 3 ($n= 1$ lados), ou 4 ($n= 1$ lados); 2 pós-oculares ($n= 367$ lados), podendo ocorrer 3 ($n= 41$ lados) ou 1 ($n= 1$ lados); 19 fileiras de dorsais no início do corpo nos machos ($n= 78$), raramente 21 ($n= 9$) e 19 nas fêmeas ($n= 59$) ou 21 ($n= 57$), raramente 23 ($n= 3$); 21 fileiras de dorsais no meio do corpo nos machos ($n= 65$), podendo ocorrer 19 ($n= 23$), raramente 23 ($n= 1$) e 21 nas fêmeas ($n= 105$), raramente 23 ($n= 8$) ou 19 ($n= 7$); 15 fileiras de dorsais no fim do corpo nos machos ($n= 83$), raramente 13 ($n= 4$) ou 17 ($n= 2$) e nas fêmeas ($n= 80$) ou 17 ($n= 40$).

Hemipênis ($n= 4$): Invertido estende-se até a sexta a sétima subcaudal. Completamente evertido e maximamente expandido unilobado, capitado, caliculado e curvado. Capítulo ornamentado por cálices espinhosos, corresponde cerca de 50% do tamanho total do órgão, na face sulcada (Fig. 54A). Cálices e espinhos caliculares aumentam de tamanho em direção ao sulco capitular, principalmente na face não sulcada. Sulco capitular profundo, interrompido, na face não sulcad, por duas pregas, que seguem em direção a base dos espinhos corporais mais distais, formando uma cavidade desnuda e profunda, definida com cálice corporal, colapsado na foto (Fig. 54B). Sulco espermático simple, terminando em uma área expandida desnuda no meio do capítulo, com forma de coração. Na face sulcada, espinhos grandes em

forma de gancho, dispostos em duas ou três fileiras transversais, com 5–8 espinhos por fileira, que seguem em direção a região lateral (Figs. 54C e D). Esses espinhos decrescem de tamanho em direção ao sulco capitular e ao sulco espermático. Na face não sulcada, duas fileiras com três ou quatro espinhos grandes e em forma de gancho, longitudinais ao corpo e separadas por uma larga região sem ornamentação, que corresponde a quatro espinhos. Os dois espinhos mais basais das fileiras mais separados entre si que os demais. Espinho medial grande basal, em forma de gancho. Região basal do corpo recoberta por diminutos espinhos irregularmente distribuídos, na face sulcada, segue uma fileira de pequenos espinhos que se estende até a região capitular.

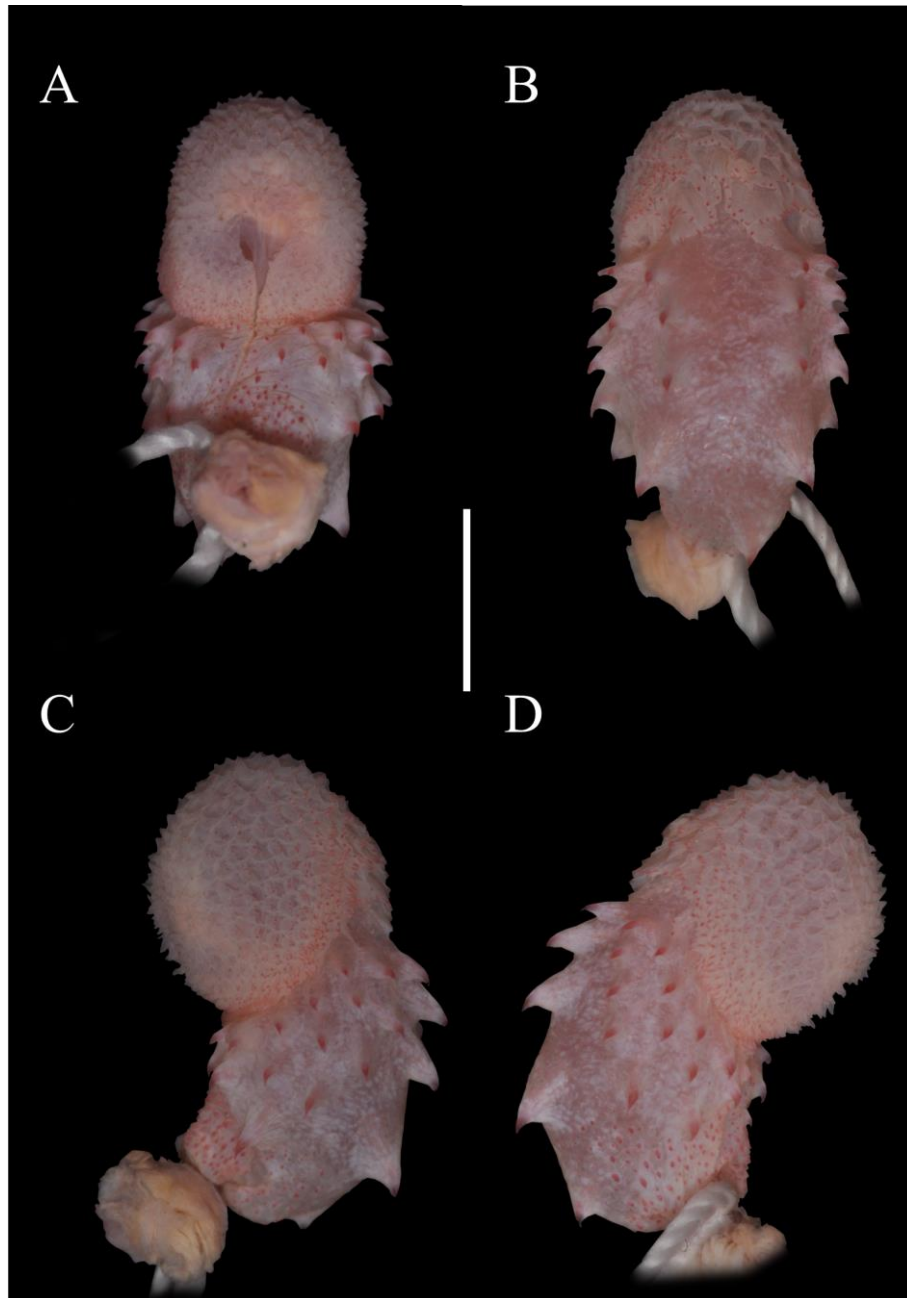


Figura 54: Hemipênis esquerdo de *Leptodeira* sp. n. 2, localidade Castelo, município de Campo Maior, Piauí, Brasil (MPEG 22781). A–Face sulcada; B–Face não sulcada; C e D–Vistas laterais. Escala 5 mm.

Distribuição (Fig. 55): *Leptodeira* sp. n. 2 ocorre nas áreas de vegetação secas ou ecotonais da região Nordeste, Centro-Oeste e Sudeste do Brasil. Ocorre nas províncias biogeográficas de Cerrado, Caatinga e nas regiões limítrofes com as províncias Atlântica, Madeira, Pará, Floresta do Paraná e Rondônia (Morrone 2014).

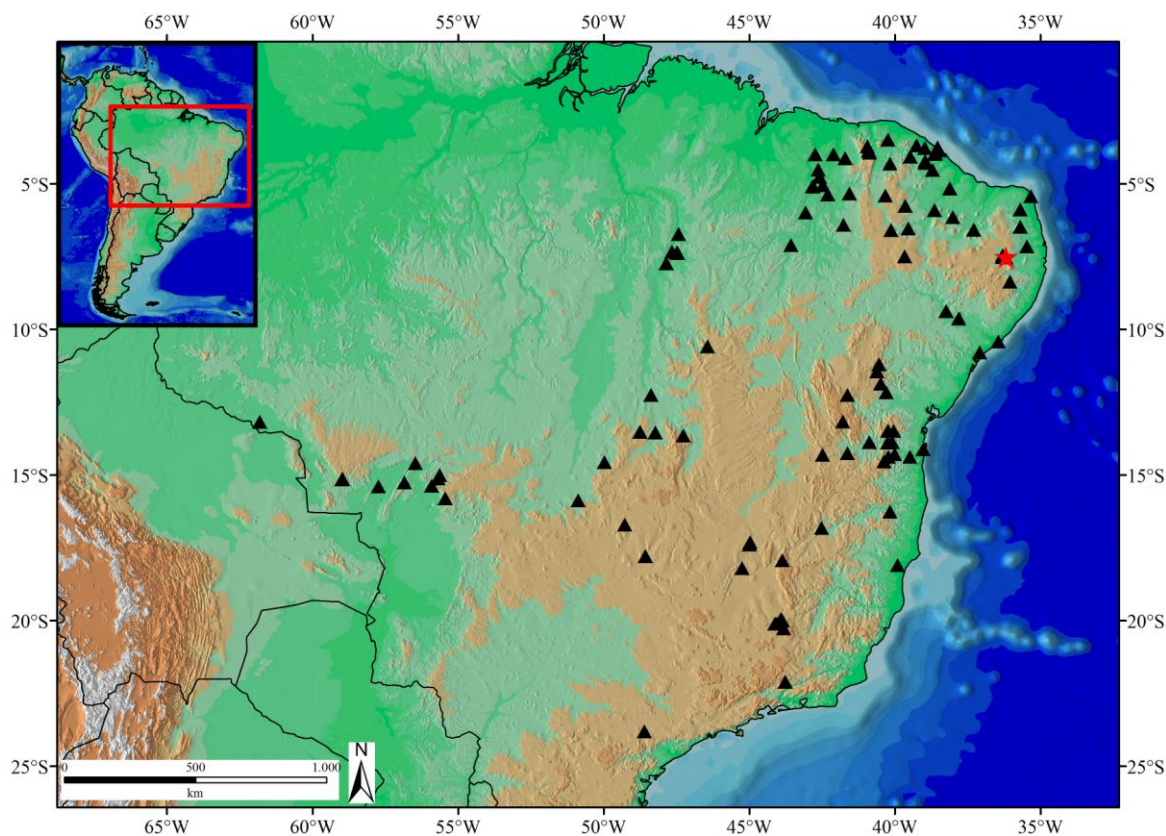


Figura 55: Distribuição geográfica de *Leptodeira* sp. n. 2. Triângulos pretos= material analisado; Estrela= localidade-tipo.

Discussão

Duellman (1958) definiu quatro grupos de espécies para *Leptodeira* baseado principalmente em caracteres merísticos e padrão de coloração. Desses apenas o grupo *nigrofasciata* e *punctata* podem ser considerados naturais (Mulcahy 2007; Daza *et al.* 2009; Capítulo 1), dado que, cada um deles é formado, atualmente, por uma única espécie. Os dois outros grupos, *annulata* e *septentrionalis*, compostos por várias espécies e subespécies, não

foram recuperados em nenhuma das recentes análises filogenéticas (Mulcahy 2007; Daza *et al.* 2009; Capítulo 1), mas formam um complexo juntamente com *L. bakeri*, *L. maculata*, *L. frenata* e *L. splendida*. Embora, não tenhamos analisado espécimes do clado “*L. septentrionalis ornata*” da América Central, as análises moleculares (Capítulo 1) demonstraram que este táxon corresponde, provavelmente, à uma nova espécie mais relacionada a *L. annulata* do que a qualquer outro táxon reconhecido anteriormente.

As espécies de *Leptodeira* estudadas apresentam pelo menos dois padrões morfológicos, que não foram recuperados nas análises moleculares (Capítulo 1). As espécies *L. annulata*, *L. approximans* e *L. ornata*, que ocorrem em ambientes florestados e utilizam principalmente a vegetação para forragear (Duellman 1958; Cunha & Nascimento 1993; Pérez-Santos & Moreno 1995), apresentam o corpo delgado, padrão de desenho da cabeça uniforme e do corpo com manchas uniformes que se fundem, formando um padrão de longos zig-zags. Enquanto que, *L. ashmeadi*, *L. bakeri*, *L. larcorum*, *L. pulchriceps* e *Leptodeira* sp. n. 2, que ocorrem em ambiente aberto e secos e utilizam principalmente o chão para forragear (Giraud 2002; Daza *et al.* 2009; Pablo Venegas com. pess.), apresentam o corpo mais robusto, padrão de desenho da cabeça manchado e do corpo com manchas de centro mais claro que a borda, com mais manchas individualizadas. Nas análises filogenéticas moleculares (Daza *et al.* 2009; Capítulo 1), *L. annulata*, *L. approximans*, *L. pulchriceps* e *Leptodeira* sp. n. 2 formaram um clado, enquanto que, *L. ashmeadi*, *L. bakeri*, *L. larcorum* e *L. ornata*, formaram outro clado distinto. Os padrões morfológicos podem ser compreendidos como convergências às pressões seletivas similares, como já havia sido observado por Duellman (1958) para *L. annulata* e *L. ornata*, e não como uma história evolutiva compartilhada pelas espécies.

A similaridade morfológica observada entre *L. annulata* e *L. approximans* levou muitos autores à alocar ambas sob o nome de *L. annulata* (Duellman 1958, 2005; Pérez-

Santos & Moreno 1995). A partir da análise da morfologia de uma grande quantidade de espécimes da região à oeste da Amazônia, assim como os resultados moleculares recentes (Capítulo 1), foi possível observar diferenças no número de escamas dorsais, no terço anterior do corpo assim como no hemipênis.

Nas regiões de La Guajira, Falcon e Zulia, (Colômbia e Venezuela), embora tenha sido registrados espécimes com características de *L. bakeri* (Mijares-Urrutia *et al.* 1995; Larreal *et al.* 2012), foram também observados espécimes com características intermediárias (como manchas dorsais do corpo em bandas e alto número de ventrais e subcaudais, região occipital com duas linhas e bandas dorsais no corpo, e região occipital com barra e manchas dorsais em forma ovóide), que dificultou a determinação da espécie. Acreditamos que análises moleculares e uma maior amostragem de *L. bakeri* poderão esclarecer se realmente os espécimes que ocorrem na região continental da Colômbia e Venezuela correspondem à *L. bakeri* ou se representa uma variação fenotípica de *L. ashmeadi*.

Duellman (1958) referiu-se a presença de mancha branca em indivíduos filhotes ou juvenis de *L. annulata* e *L. ornata* e propôs que esta caráter seria uma convergências nos táxons devido a pressões seletivas similares por ocorrerem em ambiente florestado. Nossas observações não corroboram a hipótese de Duellman, pois esse padrão de coloração ocorre em todos os táxons em que foram analisados indivíduos desta classe etária.

Myers (2011) considerou que o hemipênis de *L. annulata* (= *L. annulata annulata*) pode apresentar sulco espermático levemente bifurcado. Segundo o autor, dos dois hemipênis invertidos e dissecados, um apresentaria uma delgada parede dividindo os ramos e no outro essa características seriam menos evidentes. Myers (2011) sugeriu que o hemipênis evertido apresentava uma clara bifurcação antes do preenchimento e que após os procedimentos de preparação a bifurcação expandiu-se a assumiu a forma de um coração. Em nenhum hemipênis preparado foi observado a presença de uma parede que pudesse separar os ramos

do sulco espermático. Para que este caráter seja confirmado para a tribo Imantodini, conforme citou o autor, sugerimos realizar mais disseções e preparações histológica do hemipênis, afim de observar se ocorre a bifurcação do sulco espermático na extremidade distal ou se o tecido presente nesta região corresponde apenas à uma prega resultante da acomodação das paredes do órgão, quando invertido.

O estudo das espécies do clado do sul do complexo *L. annulata/septentrionalis* revelou a importância do uso integrado de dados morfológicos e moleculares na taxonomia de espécie crípticas. Esse trabalho demonstrou que a diversidade do grupo estava subestimada, tendo um aumento de três para nove espécies reconhecidas. O avanço na taxonomia desse complexo, com uma detalhada delimitação específica e geográfica dos táxons, poderá servir como base para futuros estudos em biologia da conservação e biogeografia de serpentes neotropicais.

Referências bibliográficas

- Amaral, A. (1929) Estudos sobre ophidios neotropicos, XVIII. Lista remissiva dos ophidios da região neotropica. *Memórias do Instituto Butantan*, 4, 129–271.
- Amaral, A. (1929). *Contribuição ao Conhecimento dos Ophidios do Brasil*. Memórias do Instituto Butatan. Tomo IV. 1-57.
- Ahl, E. (1925) Über zwei neue Schlangen des zoolog. *Museums Berlin - Zoologischer Anzeiger*, 63, 271-272
- Barbour, T. (1916) Amphibians and reptiles of the West Indies. *In*: Kükenthal, W., and R. Hartmeyer (Eds.), *Ergebnisse einer Zoologischen Forschungsreise nach Westindien*. Zoologische Jahrbücher, Supplement 11. 4, 437–442. Jena, Gustav Fischer.

- Boulenger, G.A. (1893) *Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Volume I, containing the families Typhlopidae, Glauconiidae, Boidae, Ilysiidae, Uropeltidae, Xenopeltidae and Colubridae aglyphae, part.* British Museum (Natural History), London.
- Boulenger, G.A. (1896) *Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Volume II.* London, 382 pp., 20 plates.
- Bocourt, M.F. (1884) Note sur quelques ophidiens nouveaux, provenant de l'Amerique intertropicale. *Bulletin de la Société Philomatique de Paris*, 8, 133–142.
- Chippaux, J. P. (1986). Les Serpents de la Guyane Francaise. Cayenne. ORSTOM Faune Tropical. 27. 165p.
- Ciccali, P. (2011). Nueva Localidad Para *Leptodeira annulata* (Serpentes: Dipsadidae) En La Región Oriental De Paraguay, Y Datos Sobre Su Distribución. *Cacciali*, 2(1), 73-76.
- Cope, E.D. (1875) On the Batrachia and Reptilia of Costa Rica. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 8, 93–157.
- Cope, E.D. (1887) Synopsis of the Batrachia and Reptilia obtained by H. H. Smith in the Province of Mato Grosso, Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 24, 44–60.
- Cope, E.D. (1891) A critical review of the characters and variations of the snakes of North America. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 16, 589–694.
- Cunha, O.R. & Nascimento, F.P. (1993) Ofídios da Amazônia. As cobras da região leste do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Série Zoologia)*, 9(1), 1–191.
- Daza J.M., Smith, E.N., Paez, V.P. & Parkinson, C.L. (2009) Complex evolution in the Neotropics: the origin and diversification of the widespread genus *Leptodeira* (Serpentes: Colubridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53, 653–667.

- Dowling, H.G. (1951) A proposed standard system of counting ventrals in snakes. *Journal of Herpetology*, 1, 97–99.
- Dowling, H.G. & Savage, J.M. (1960) A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. *Zoologica*, 45, 17–28.
- Duellman, W.E. (1958) A monographic study of the colubrid snake genus *Leptodeira*. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 114, 1–152.
- Dunn, E.M. (1936) Notes on North American *Leptodeira*. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 22, 689–698.
- Duméril, A.M.C., Bibron, G. & Duméril, A.H.A. (1854) *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles*. Paris, *Librairie Encyclopédique de Roret*, 7, 781-1536.
- Dunn, E.R. (1923) Some snakes from North Western Peru. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 36, 185-188.
- Dunn, E.R. (1944) Los géneros de Anfibios y Reptiles de Colombia, III. Tercera Parte: Reptiles; Orden de las Serpientes. *Caldasia*, 3, 169-238.
- Fitzinger, L.J. (1843) *Systema Reptilium*. Fasciculus primus. Amblyglossae. Vienna.
- Giraudó, A. (2002) *Serpientes de la Selva Paranaense y del Chaco Húmedo*. – Literature of Latin America, Buenos Aires, 285 pp.
- Griffin, L.E. (1917) *Leptodeira albofusca* (Lacépède) a synonym of *Leptodeira annulata* (Linnaeus). *Annals of the Carnegie Museum*, 11, 321–326.
- Günther, A. (1872) Seventh account of new species of snakes in the collection of the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History*, 9, 13–37.
- Günther, A. (1895) *Reptilia and Batrachia: Biologia Centrali-Americana*. Taylor and Francis, London, UK.
- Hallowell, E. (1845) Description of reptiles from South America, supposed to be new. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 2, 241–250.

- Hallermann, J. (1998) Annotated catalogue of the type specimens of the herpetological collection in the Zoological Museum of the University of Hamburg. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, 95, 197–223.
- Hoogmoed, M.S. (1973) *Notes on the herpetofauna of Surinam IV. The lizards and amphisbaenians of Surinam*. Junk, The Hague, 419 pp.
- Jan, G. (1863) *Prodromo della Iconografia Generale degli ofidi*. Direttore del cívico Musco di Storia Naturale a Mitano. II Parte. VI Grupo, Coronellidae. Modena.
- Kornacker, P.M. (1999) *Checklist and key to the snakes of Venezuela/Lista sistemática y clave para las serpientes de Venezuela*. Pako-Verlag, Rheinbach, Germany. 270 pp.
- Kacoliris, P.F., Berkunsky, I & Williams, J. (2006) Herpetofauna of the Argentinean Impenetrable Great Chaco. *Phyllomedusa*, 5 (2), 149-157
- Lacépède, B.G.E.L. (1789) *Histoire naturelle des quadrupedes ovipares et des serpens*. Volume 2, 527 pp., 22 plates.
- Larreal, J.T., Rivas, G.A., Portillo-Quintero, C. & Barros, T.R. (2012) Protección y Manejo de Zonas Áridas y Semiáridas (LPMZAS), Maracaibo, estado Zulia, Venezuela. *Check List*, 8(6), 1220–1224.
- Leviton, A.E., Gibbs Jr., R.H., Heal, E. & Dawson, C.E. (1985) Standards in Herpetology and Ichthyology: Part 1. Standard codes for institutional resource collection in herpetology and ichthyology. *Copeia*, 1985, 802–832.
- Lidth de Jeude, T.W. van. (1887) On a collection of reptiles and fishes from the West-Indies. *Notes from the Leyden Museum*, 9, 129—139.
- Linnaeus, C. (1745) Öländska and Gothländska trip on sternly högloflige Ständers command förrättad Åhr 1741. With remarks UTI oeconomien, natural-history, antiquiteter & c. with åtskillige. Figures. 1-13, 344 pp., [index 1-27], [errata 1-2]. Stockholm, Upsala. (G. Kiesewetter).

- Linnaeus, C. (1754) Hans Maj:ts Adolf Frideriks vår allernådigste konungs naturalie samling innehållande sällsynte och främmande djur, som bevaras på kongl. lust-slottet Ulriksdahl beskrefne och afritade samt på nådig befallning utgifne af Carl Linnaeus. Stockholm, I-XXX, 96 pp., 7 plates.
- Linnaeus, C. (1758) *Systema naturae*. Editio decima, reformata. Stockholm, Volume I, 824 pp.
- Manzani, P.R. & Abe, A.S. (1988) Sobre dois novos métodos de preparação de hemipênis de serpentes. *Memórias do Instituto Butantan*, 50, 15–20.
- Mertens, R. (1970) Die Deutung der Natter *Tarbdophis dipsadomorphoides* Ahl 1925 - *Senckenbergiana biol*, 51(3/4), 175-167
- Mijares-Urritia, A., Markezich, A.L. & Arends A. (1995) Hallazgo de *Leptodeira bakeri* Tuthven (Serpentes: Colubridae) en La Península de Paraguaná, Noroeste de Venezuela; con comentarios diagnósticos y biológicos. *Caribbean Journal of Sciences*, 31, 77–82.
- Morrone, J.J. (2014) Neotropical region: a shapefile of Morrone's (2014) biogeographical regionalisation. *Zootaxa*, 3802, 300.
- Mulcahy, D.G. (2007) Molecular systematics of Neotropical cat-eyed snakes: a test of the monophyly of Leptodeirini (Colubridae: Dipsadinae) with implications for character evolution and biogeography. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92, 483–500.
- Mulcahy, D.G. (2008) Phylogeography and species boundaries of the western North American Night snake (*Hypsiglena torquata*): Revisiting the subspecies concept. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46, 1095–1115.
- Myers, C.W. (2011) A new genus and new tribe for *Enicognatus melanauchen* Jan, 1863, a neglected South American snake (Colubridae: Xenodontinae), with taxonomic notes on some Dipsadinae. *American Museum Novitates*, 3715, 1–33.

- Nenda, S.J. & Scrocchi, G.J. (2004) *Leptodeira annulata pulchriceps* en Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 18, 77.
- Pazmiño-Otamendi, G. & Rodríguez-Guerra, A. (2013) *Dipsas catesbyi* In: Torres-Carvajal, O., Salazar-Valenzuela, D. & Merino-Viteri, A. (Eds.) ReptiliaWebEcuador. Version 2013.0. Museo de Zoología QCAZ, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.<<http://zoologia.puce.edu.ec/vertebrados/reptiles/FichaEspecie.aspx?Id=471>>, acceso octubre 30, 2014.
- Pesantes, O.S. (1994) A method for preparing the hemipênis of preservedsnakes. *Journal of Herpetology*, 28, 93–95.
- Pessôa, L.M. & Strauss, R.E. (1999) Cranial size and shape variation, pelage and bacular morphology, and subspecific differentiation in spiny rats, *Proechimys albispinus* (Is. Geoffroy 1838), from northeastern Brazil. *Bonner Zoologische Beiträge*, 48, 231–243.
- Reyes-Velasco, J. & Mulcahy, D.G. (2010) Additional taxonomic remarks on the genus *Pseudoleptodeira* (Serpentes: Colubridae) and the phylogenetic placement of “*P. uribei*”. *Herpetologica*, 66, 99–110.
- Rivas. G.A., Molina, C.R., Ugueto, C.N., Barros, T.R. & Barrio-Amoros, C.L. (2012) Reptiles of Venezuela: an updated and commented checklist. *Zootaxa*, 3211,10-64.
- Ruthven, A.G. (1923). The Reptiles of the Dutch leeward Islands. *Occasional Papers of the Museum of Zoology*, 143, 1-10.
- Ruthven, A.G. (1936) *Leptodeira bakeri*, new species. *Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan*, 330, 1–2.
- Savage, J.M. (2002) *The amphibians and reptiles of Costa Rica*. Chicago, IL: The University Chicago Press.
- Sauvage, H.E. (1884) Sur quelques Reptiles de la collection du Muséum d’Histoire Naturelle. *Bull. Soc. Philom. Paris*, 8(7), 142-146.

- Schmidt, K.P. & Walker, W.F. (1943) Snakes of the Peruvian coastal region. *Fieldiana, Zoology*, 24, 297–324.
- Scott, N.J., Jr. & McDiarmid, R.W. (1984) *Trimorphodon biscutatus*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 353, 1-4.
- Shreve, B. (1947) On Venezuelan reptiles and amphibians collected by H. G. Kluger. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 39, 521–537.
- Tanner, W.W. (1944) A taxonomic study of the genus *Hypsiglena*. *Great Basin Naturalist*, 5, 25–92.
- Taylor, E.H. (1938) Notes on the Mexican snakes of the genus *Leptodeira*, with a proposal of a new snake genus, *Pseudoleptodeira*. *University of Kansas Science Bulletin*, 25, 315–355.
- Van Buurt, G. (2005): Field Guide to the Amphibians and Reptiles of Aruba, Curaçao and Bonaire. Frankfurt a/Main, Edit. Chimaira
- Werner, F. (1913) Neue oder seltene Reptilien und Frösche des Naturhistorischen Museums in Hamburg. Reptilien der Ostafrika-Expedition der Hamburger Geographischen Gesellschaft 1911/12. Leiter: Dr. E. Obst. Reptilien und Amphibien von Formosa. *Jb. Hamb. wiss. Anst.*, 30, 1-51.
- Zaher, H. (1999) Hemipenal 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, F.G., Cadle, J.E., Murphy, R.W., Moura-Leite, J.C. & Bonatto, S.L. (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, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo*, 49, 1–153.

Zaher, H. Oliveira, L. de, Grazziotin, F.G., Campagner, M., Jared, C., Antoniazzi, M.M. & Prudente, A.L. (2014) Consuming viscous prey: a novel protein-secreting delivery system in neotropical snail-eating snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 58.

Zaher, H. & Prudente, A.L.C. (2003) Hemipenis of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: A response to Dowling. *Herpetological Review*, 34, 302–307.

Zar, J.H. (1999) *Bioestatistical Analysis*. 4th edition. Prentice-Hall Press, New Jersey, U.S.A. 633 pp.

APÊNDICES

Apêndice 1. Artigo submetido a ZOOTAXA.

The real identity of *Leptodira nycthemera* Werner, 1901, of Ecuador, a synonym of *Oxyrhopus petolarius* (Linnaeus, 1758) (Serpentes, Dipsadidae).

JOÃO CARLOS LOPES COSTA¹, CHRISTOPH KUCHARZEWSKI² & ANA LÚCIA DA COSTA PRUDENTE³

¹ *Museu Paraense Emílio Goeldi, Coordenação de Zoologia, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, CEP. 66077-530 Belém, Pará, Brazil.*

² *Museum für Naturkunde, Leibniz Institute for Research on Evolution and Biodiversity, Invalidenstr. 43, 10115 Berlin, Germany*

³ *Museu Paraense Emílio Goeldi, Coordenação de Zoologia, CEP. 66077-530 Belém, Pará, Brazil.*

email

¹joaoclcosta@gmail.com

²c.kucharzewski@mfn-berlin.de

³prudente@museu-goeldi.br

Abstract

Leptodira nycthemera Werner, 1901, was described from a specimen collected in Ecuador. No information of the holotype was published after its description. In the last revision of *Leptodeira*, *L. nycthemera* was allocated in synonym of *L. a. annulata*, although the author highlighted that the holotype was lost and he did not include the scalation data from the original description in the *L. a. annulata* account. After the revision, several subsequent authors accepted this synonymy. Recently, we rediscovered the holotype of *Leptodira nycthemera* during analyzing the *Leptodeira* material of the Museum für Naturkunde, Berlin, Germany, which is re-described and has its actual identity determined. Based on analysis of meristic characters and color of the holotype, we recognize *Leptodira nycthemera* as a synonym of *Oxyrhopus petolarius*.

Key words: *Leptodeira annulata annulata*; new synonym; *Oxyrhopus petolarius*;

Introduction

Leptodira nycthemera was described by Werner (1901), based on a specimen collected in Ecuador by the German entomologist Richard Haensch, in a brief description that doesn't contain enough information to define the identity of the species. In 1899/1900 Haensch and his companion Edmund Schmidt travelled through large parts of cis- and trans Andean Central Ecuador (Haensch, 1903; Racheli & Racheli, 2001, 2003). The exact type locality remains unknown.

Later, Werner (1913) described *Leptodira dunckeri* without a precise location, which might be Mexico or Venezuela, presenting a key to species of the genus, including *L. nycthemera*. Müller (1923) described *Leptodira weiseri* for Argentina, which differed from *L. nycthemera* by having a subocular, lower number of ventral and subcaudal scales, as well as a very

distinctive color pattern. This species was considered a synonym of *Oxyrhopus rhombifer bachmanni* (Weyenberg, 1876) by Bailey (1970). Werner (1924) presented the second part of a survey about snakes of the family Colubridae including determination keys. As a valid species *Leptodira nycthemera* is keyed out from all other Neotropical *Leptodira* taxa by the presence of an undivided anal scute.

Amaral (1930a) mentioned the species of *Leptodeira* allocating *L. dunckeri*, *L. nycthemera*, and *L. weiseri* as synonyms of *L. annulata*. However, Amaral (1930b) didn't mention *L. nycthemera* in any of the synonym lists of subspecies he recognized but allocated the other two species as synonyms of *Leptodeira annulata annulata* (Linnaeus, 1758).

Dunn (1936), in his revision of the species of *Leptodeira* in North America, showed a list of synonyms of *L. a. annulata* and did not mention *L. nycthemera*, referring only to *L. dunckeri* as a synonym of *Leptodeira septentrionalis maculata* (Hallowell, 1861). Taylor (1938), revising the *Leptodeira* from Mexico, did not mention *L. nycthemera*, either, and among the species of *Leptodeira*, he recognized *L. dunckeri* as a valid species.

No information about the holotype was published after its description. The name *L. nycthemera* reappeared in the last revision of *Leptodeira* proposed by Duellman (1958), as a synonym of *L. a. annulata*, although the author highlighted that the holotype had been lost and he didn't included the scalation data from the original description into the *L. a. annulata* account. After the revision by Duellman (1958), several subsequent authors accepted this synonymy (Peters, 1960; Peters & Orejas-Miranda, 1970; Kornacker, 1999; Wallach *et al.*, 2014).

Recently, we rediscovered the holotype of *Leptodira nycthemera* during analyzing the *Leptodeira* material of the Museum für Naturkunde, Berlin, Germany, which is here re-described and has its actual identity determined.

Material and Methods

Measurements in the specimens are presented in millimeters, and were taken with a digital caliper for measurements of the head and the cephalic scales with accuracy of 0.1 mm, and a flexible ruler measure to the SVL and tail with accuracy of 1 mm. Head length means the distance between rostral and the angle of the jaws. Head width means the widest point of the head situated at the level of the temporal scales.

The cephalic scales were counted on both sides of head and body (right / left).

Measurements of scales are based on the largest dimensions of the visible part.

Ventral scales were counted according to Dowling (1951a) and the dorsal scale row reduction formula follows Dowling (1951b).

Sex was determined by the presence or absence of hemipenes through a ventral incision at the base of the tail.

Results

The type-specimen-type of *Leptodira nycthemera* Werner, 1901, is currently housed in Museum für Naturkunde, Berlin, German, and catalogued under ZMB 16596.

Redescription: The holotype is a juvenile female (Figure 1) as indicated by the presence of a distinctly recognizable umbilicar scar at ventrals 174–175. The specimen is in a good state of preservation, with the following characters: **Folidose:** loreal approximately twice as long as it is wide; internasals approximately half length of prefrontals; frontal as long as wide; parietals longer than wide; preoculars 1 / 1, in contact with frontal; postoculars 2 / 2; supralabials 8 / 8, fourth and fifth in contact with the orbit, sixth and seventh with approximately the same size; temporal 2 + 3 / 2 + 3; infralabials 10 / 10, first to fifth in contact with the anterior genials, fifth and sixth in contact with the posterior genials; two pairs of genials of nearly the same

size; dorsal scales smooth, apical pits absent, 19 / 19 / 17 dorsal rows, reduction by fusion of dorsal scale rows 3 + 4, according to the formula:

$$19 \frac{3+4(140)}{3+4(140)} 17 (205);$$

vertebral row not enlarged; 2 preventrals + 205 ventrals; anal scute undivided; 101 / 101 subcaudals + terminal spine. **Morphometric data:** Snout-vent length (SVL) = 200 mm; tail length = 64 mm; head length = 10.7 mm; head width = 6.6 mm; head height = 3.7 mm; horizontal eye diameter = 1.75 mm; distance from anterior margin of eye to nostril = 2.5 mm; frontal length = 3.4 mm; frontal width = 3.1 mm; parietal length = 4.2 mm; parietal width = 3.2 mm; anterior genials = 2.6 mm; posterior genials = 2.3 mm. **Proportions:** Ratio tail length/total length = 32.5 %; ratio head length/SVL = 5.35 %. **Color pattern:** The head is quite discolored but it is still possible to observe a dark area, as mentioned in the original description, which forms a dark hood covering the rostral, internasal, pre-frontal, frontal, and parietal scales; snofisal and infralabials gray; occipital area white, starting at the supralabials, through the posterior parietal margins, and all occipitals; well preserved body and tail color, with very visible pigmentation, body with dark (black) bands, which extend to the edge of ventral scales and are separated by light (white) bands; pattern comprised of black bands 12 + ½ on the body and 6 + ½ on the tail, the bands merge starting on the fourth dorsal blotch forming a zigzag pattern, longer dark bands on the anterior portion of the body, and the three first are 19, 17, and 16 scales long on the vertebral line, respectively; light ventral and subcaudals.

Discussion

The holotype shows the typical characters of the species of the genus *Oxyrhopus*, such as: absence of apical pits (*vs* two in *Leptodeira*); temporal scales 2 + 3 (*vs* 1 + 2 in *Leptodeira*); anal scute undivided (*vs* divided in *Leptodeira*); lateral reduction of dorsal scale

rows (*vs* vertebral or paravertebral in *Leptodeira*); color pattern comprised by black bands that reach the ventral scales (*vs* small saddle-shaped or ovoid blotches, reaching only the sixth or seventh dorsal row in the *Leptodeira* from Ecuador). Thus, we have discarded *L. nycthemera* as belonging to the genus *Leptodeira*.

The only species of *Oxyrhopus* from Ecuador that has the same color pattern and folioid features as *L. nycthemera* is *Oxyrhopus petolarius* (Linnaeus 1758). The holotype has the following characters within the variation of females of *O. petolarius* (data according to Duellman 1978 and Lynch 2009): high number of ventrals (191–225) and subcaudals (77–112), number of bands on the body (11 ½–13 ½), preocular contacting frontal, juvenile individuals (< 300 mm body length) have a black head, white occipital region, black bands on the body wider than the light bands, and dislocated black bands in the dorsal midline, next to the middle of the body, forming a zigzag pattern.

Based on the analysis of meristic characters and color of the holotype redescribed, we recognize *Leptodira nycthemera* as a synonym of *Oxyrhopus petolarius*. *O. petolarius* is the species of the genus with the widest geographical distribution, occurring from Veracruz, in the Atlantic slope of Mexico, and Costa Rica, in the Pacific slope, going through Central America, to west of the Equator, and along the entire South America, occurring in Bolivia, Brazil, Ecuador, and Peru (Savage 2002). With wide distribution and morphological variations in *O. petolarius*, three subspecies are recognized, *O. p. digitalis*, *O. p. petolarius*, and *O. p. sebae*, which are differentiated by the number of dorsal blotches on the body, length of light interarea on the posterior region of the body, and by the contact between postocular and frontal (Bailey 1970). However, Lynch (2009), having identified inconsistencies in these characters, recognized the need for geographical variation studies to elucidate the identity of these taxa. For this reason, we have chosen to allocate *L. nycthemera* only to the synonymy of species level.

Beyond the systematics of *Oxyrhopus petolarius* there are also different opinions concerning the nomenclature. We here follow Savage (2011) in using *Oxyrhopus petolarius* as the valid name rather than *O. petola*.

Acknowledgments:

We thank DT Feitosa and MG Pires, for some information on the holotype; JF Sarmento for helping with the herpetology collection of MPEG; F Tillack, Herpetology Collection Manager of Museum of Natural History Leibniz, Institute for Research on Evolution and Biodiversity at the Humboldt University of Berlin for the photographs. JCLC is supported by fellowships from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, process number PROTAX 140142/2011-8). JCLC's research is also supported by CNPq (process number PROTAX 562171/2010-0). Financial support for A. Prudente was provided by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; processes Pq. 308950/2011-9; PROTAX 562171/2010-0).

References

- Amaral, A. (1930a) Estudos sobre ophidios neotropicos. XVII. Valor systematico de varias formas de ophidios neotropicos. *Memórias do Instituto Butantan*, 4 (1929), 32–68.
- Amaral, A. (1930b) Estudos sobre ophidios neotropicos. XVIII. Lista remissiva dos ophidios da região neotropica. *Memórias do Instituto Butantan*, 4 (1929), 129–271.
- Bailey, J.R. (1970) *Oxyrhopus*. In: Peters, J.A. & Orejas-Miranda B. (Eds.), *Catalogue of the Neotropical Squamata. Part I. Snakes*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 229–235.
- Dowling, H.G. (1951a) A proposed standard system of counting ventrals in snakes. *British Journal of Herpetology*, 1 (5), 97–99.

- Dowling, H.G. (1951b) A proposed method of expressing scale reductions in snakes. *Copeia*, 1951(2), 131–134.
- Duellman, W.E. (1958) A monographic study of the colubrid snake genus *Leptodeira*. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 114, 1–152.
- Duellman, W.E. (1978) The biology of an Equatorial Herpetofauna of Amazonian Ecuador. *Miscellaneous publication - University of Kansas, Museum of Natural History*, 65, 1–352.
- Dunn, E.M. (1936) Notes on North American *Leptodeira*. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 22, 689–698.
- Hallowell, E. (1861) Report upon the Reptilia of the North Pacific Exploring Expedition, under command of Capt. John Rogers, U. S. N. *Proceedings of The Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 12 (1860), 480–510.
- Haensch, R. (1903) Kurzer Bericht über die entomol. Ergebnisse meiner Ecuador-Reise. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 48(3), 149–156.
- Kornacker, P.M. (1999) *Checklist and key to the snakes of Venezuela*, Pako-Verlag, Rheinbach, Germany, 270 pp.
- Linnaeus, C. (1758) *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata*. Laurentii Salvii, Holmiae, 824 pp.
- Lynch, J.D. (2009) Snakes of the genus *Oxyrhopus* (Colubridae: Squamata) in Colombia: taxonomy and geographic variation. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49, 319–337.
- Müller, L. (1923) Neue oder seltene Reptilien und Batrachier der zoologischen Sammlung des bayerischen Staates. *Zoologischer Anzeiger*, 57, 38–42.
- Peters, J.A. (1960) The snakes of Ecuador; check list and key. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 122, 489–541.

- Peters, J.A. & Orejas-Miranda, B. (1970) *Catalogue Neotropical Squamata Snakes*.
Smithsonian Institution Press, Washington 347 pp.
- Racheli, T. & Racheli, L. (2001) An annotated list of Ecuadorian butterflies (Lepidoptera: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae). *Fragmenta entomologica*, 33(2), 213–380.
- Racheli, T. & Racheli, L. (2003) An annotated check list of Ecuadorian Nymphalidae. Part II. Libytheinae, Danainae, Ithomiinae (Lepidoptera). *Fragmenta entomologica*, 35(2), 139–274.
- Savage, J.M. (2002) *The amphibians and reptiles of Costa Rica. A herpetofauna between two continents, between two seas*. University of Chicago Press, Chicago, xx + 934 pp.
- Savage, J.M. (2011) The correct species-group name for an *Oxyrhopus* (Squamata: Dipsadidae) variously called *Coluber petalarius*, *C. pethola*, *C. petola*, or *C. petolarius* by early authors. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 124(3), 223–225.
- Taylor, E.H. (1938) Notes on the Mexican snakes of the genus *Leptodeira*, with a proposal of a new snake genus, *Pseudoleptodeira*. *University of Kansas Science Bulletin*, 25, 315–355.
- Wallach, V., Williams, K.L. & Boundy, J. (2014) *Snakes of the world. A catalogue of living and extinct species*. CRC Press, Boca Raton, Florida, xxviii+1209 pp.
- Werner F (1901) Ueber Reptilien und Batrachier aus Ecuador und Neu-Guinea. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, (51), 593-614.
- Werner, F. (1913) Neue oder seltene Reptilien und Frösche des Naturhistorischen Museums in Hamburg. *Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten*, 30 [1912], 1–51.
- Werner, F. (1924) Übersicht der Gattungen und Arten der Schlangen der Familie Colubridae. II. Teil. Dipsadomorphinae und Hydrophiinae. *Archiv für Naturgeschichte*, 90A(12): 108–166.

Weyenbergh, H. (1876 "1875") *Coronella bachmanni* n. sp. Periódico Zoológico, (2), 193–195.

FIGURE CAPTIONS

Figure 1. Holotype of *Leptodira nycthemera* Werner, 1901 (ZMB 16596). A) dorsal view of body, B) ventral view of body, C) dorsal view of head, D) ventral view of head, E) right lateral view of head, and F) left lateral view of head. Bar in A and B equal 100 mm, and in C, D, E, and F equal to 2.5 mm.



Apêndice 2.

Localidades, informações sobre o voucher e número de acesso do GenBank para as sequências e espécimes de *Leptodeira* usados nesse estudo. Sequências adicionadas especificamente nesse estudo estão indicados com o X. Número entre parênteses correspondem a sequências utilizadas em estudos prévios: (1) Mulcahy (2007); (2) Daza *et al.* (2009); (3) Hedges, Couloux & Vidal (2009); (4) Reyes-Velasco & Mulcahy (2010), (5) Torres-Carvajal *et al.* 2012. Abreviações: ASL = Alejandro Solórzano (coleção privada, Serpentario Nacional, Costa Rica); Avid = Pieter Barendsen (coleção privada); BPN = Brice P. Noonan; CTMZ = Coleção de Tecido do Museu da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil; EBUAP = Escuela de Biología de la Universidad Autónoma de Puebla, México; ENEPI = Escuela Nacional de Estudios Profesionales Ixtacala, Distrito Federal, México; ENS = Eric N. Smith; ICP = Instituto Clodomiro Picado, Costa Rica; ITAH = Instituto Tecnológico Agropecuario de Hidalgo, México; JAC = Jonathan A. Campbell; JHT = Joshua H. Townsend; JMD = Juan M. Daza; KU = University of Kansas, Museum of Natural History, Division of Herpetology, EUA; LJV = Laurie J. Vitt; LSU H = Louisiana State University Tissue Collection, EUA; LSUMZ = Louisiana State University, Museum of Zoology, EUA; MHNLS = Museo de Historia Natural La Salle, Caracas, Venezuela; MHUA = Museo de Herpetología, Universidad de Antioquia, Colômbia; MPEG = Museu Paraense Emilio Goeldi, Pará, Brasil; MSM = Mahmood Sasa Marin (coleção privada); MUHNES = Museo de Historia Natural de El Salvador, São Salvador; MVZ = Museum of Vertebrate Zoology, University of California, EUA; MZFC = Museo de Zoología Facultad de Ciencias, UNAM, México; UNAH = Universidad Nacional Autónoma de Honduras, Tegucigalpa; USNM = Smithsonian Institution National Museum of Natural History, EUA; UTA = University of Texas at Arlington, Amphibian and Reptile Diversity Research Center, EUA. *a*: taxonomia de *Leptodeira* baseada em Duellman (1958).

| Táxon a | Voucher | Localidade | Cox1 | Cyt-b | NAD4 | DNAH3 | NT 3 |
|--------------------|----------------|--|-------------|--------------|-------------|--------------|-------------|
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11778 | BRASIL: Bahia: Camacan: Fazenda Serra Bonita | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11790 | BRASIL: Bahia: Camacan: Fazenda Serra Bonita | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11854 | BRASIL: Bahia: Miguel Calmon: Sete Passagens | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11783 | BRASIL: Bahia: Mucugê | X | X | | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11843 | BRASIL: Bahia: Piatã: Chapada Diamantina | X | - | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11789 | BRASIL: Bahia: Trancoso: Fazenda Nova Alegria | X | X | - | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11853 | BRASIL: Bahia: Wenceslau Guimarães: Estação Ecológica Estadual Wenceslau Guimarães | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11784 | BRASIL: Espírito Santo: Linhares: Reserva Cia. Vale do Rio Doce | X | X | - | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11786 | BRASIL: Espírito Santo: Linhares: Floresta Nacional do Goytacazes | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11802 | BRASIL: Maranhão: Estreito | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11792 | BRASIL: Mato Grosso: Aproveitamento Múltiplo do Manso (APM-Manso) | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11794 | BRASIL: Mato Grosso: Aproveitamento Múltiplo do Manso (APM-Manso) | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11795 | BRASIL: Mato Grosso: Aproveitamento Múltiplo do Manso (APM-Manso) | X | X | - | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 00456 | BRASIL: Mato Grosso: Juruena | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 04219 | BRASIL: Mato Grosso: Juruena | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11803 | BRASIL: Mato Grosso: Juruena | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11849 | BRASIL: Minas Gerais: Serra dos Alves | X | - | - | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11850 | BRASIL: Minas Gerais: Serra dos Alves | X | X | - | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11851 | BRASIL: Minas Gerais: Serra dos Alves | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11852 | BRASIL: Minas Gerais: Serra dos Alves | X | X | - | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 13959 | BRASIL: Minas Gerais: Buritizeiro | X | X | - | X | - |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 13960 | BRASIL: Minas Gerais: Buritizeiro | X | X | - | X | - |

| | | | | | | | |
|--------------------|------------|--|---|---|---|---|---|
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11844 | BRASIL: Minas Gerais: Santana do Riacho: Serra do Cipó | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11755 | BRASIL: Piauí: Floriano | X | X | X | X | - |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11845 | BRASIL: Roraima: Amajari: Estação Ecológica de Maracá | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11846 | BRASIL: Roraima: Amajari: Estação Ecológica de Maracá | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11847 | BRASIL: Roraima: Amajari: Estação Ecológica de Maracá | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11848 | BRASIL: Roraima: Amajari: Estância Ecológica Sesc Tepequém | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11805 | BRASIL: São Paulo: Buri | X | X | - | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11806 | BRASIL: São Paulo: Buri | X | - | - | - | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11807 | BRASIL: São Paulo: Buri | X | X | - | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11796 | BRASIL: Tocantins: UHE Lajeado | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11799 | BRASIL: Tocantins: UHE Lajeado | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11800 | BRASIL: Tocantins: UHE Lajeado | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 13962 | BRASIL: Tocantins: Caseara | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 13963 | BRASIL: Tocantins: Caseara | X | X | - | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11801 | BRASIL: Tocantins: Filadélfia | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11797 | BRASIL: Tocantins: Guaraí | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 14012 | BRASIL: Tocantins: Mateiros | - | X | - | X | - |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11777 | BRASIL: Tocantins: Palmas | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11775 | BRASIL: Tocantins: Paranã: UHE Peixe-Angical | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 00786 | BRASIL: Tocantins: Peixe: UHE Peixe-Angical | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 00787 | BRASIL: Tocantins: Peixe: UHE Peixe-Angical | X | - | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 00807 | BRASIL: Tocantins: Peixe: UHE Peixe-Angical | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 00960 | BRASIL: Tocantins: Peixe: UHE Peixe-Angical | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 00961 | BRASIL: Tocantins: Peixe: UHE Peixe-Angical | X | X | X | X | X |

| | | | | | | | |
|-----------------------|---|---|---|--------------|--------------|---|---|
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 00968 | BRASIL: Tocantins: Peixe: UHE Peixe-Angical | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 00969 | BRASIL: Tocantins: Peixe: UHE Peixe-Angical | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 13967 | BRASIL: Tocantins: Peixe | X | - | X | - | - |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11791 | BRASIL: Tocantins: Ponte Alta do Tocantins: Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11798 | BRASIL: Tocantins: São Salvador: Fazenda Tracadal | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 13732 | HONDURAS: Ocotepeque: Rio Lempa | X | X | X | X | X |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11812 | PANAMÁ: Chiriqui: Guarumal | X | X | X | - | - |
| <i>L. annulata</i> | CTMZ 11703 | PERU: Ucayali: Sipan: Rio Tambo | - | - | - | - | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11764 | BRASIL: Acre: Manoel Urbano | - | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11771 | BRASIL: Amapá: Ferreira Gomes | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11842 | BRASIL: Amazonas: Beruri: margem direita do Rio Purus | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11785 | BRASIL: Amazonas: Borba: Rio Abacaxis | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11787 | BRASIL: Amazonas: Borba: Rio Abacaxis | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11735 | BRASIL: Amazonas: Coari: Porto Urucu | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11749 | BRASIL: Amazonas: Coari: Porto Urucu | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11751 | BRASIL: Amazonas: Itacoatiara: próximo Rio Urubu | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | LJV 7004 (LSU-H 14016) | BRASIL: Amazonas: Lábrea: Rio Ituxi: Madeireira Scheffer | - | GQ334494 (2) | GQ334595 (2) | - | - |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11766 | BRASIL: Amazonas: Nova Olinda do Norte: Comunidade São Sebastião dos Bargas | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11788 | BRASIL: Amazonas: Nova Olinda do Norte: Rio Abacaxis | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11753 | BRASIL: Amazonas: Urucará | X | X | - | - | X |
| <i>L. a. annulata</i> | Daza <i>et al.</i> (2009) (no voucher) | BRASIL: Goiás | - | - | GQ334599 (2) | - | - |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 13964 | BRASIL: Mato Grosso: Alta Floresta | - | X | - | - | - |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11804 | BRASIL: Mato Grosso: Apiacás | X | X | - | - | X |

| | | | | | | | |
|-----------------------|------------|---|---|---|---|---|---|
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 06202 | BRASIL: Mato Grosso: Colíder: Ana Lima | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 06412 | BRASIL: Mato Grosso: Paranaíta: Balsa | X | X | X | X | - |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 06422 | BRASIL: Mato Grosso: Paranaíta: Balsa | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 06756 | BRASIL: Mato Grosso: Paranaíta: Balsa | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11747 | BRASIL: Pará: Melgaço: FLONA Caixuanã | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11748 | BRASIL: Pará: Melgaço: FLONA Caixuanã | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11752 | BRASIL: Pará: Almeirim: REBIO Maicuru | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11816 | BRASIL: Pará: Altamira | X | X | X | X | - |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11817 | BRASIL: Pará: Altamira | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11820 | BRASIL: Pará: Altamira | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11821 | BRASIL: Pará: Altamira | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11823 | BRASIL: Pará: Altamira | - | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11818 | BRASIL: Pará: Anapu | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11819 | BRASIL: Pará: Anapu | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11822 | BRASIL: Pará: Anapu | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11759 | BRASIL: Pará: Barcarena: Vila dos Cabanos | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11760 | BRASIL: Pará: Barcarena: Vila dos Cabanos | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11773 | BRASIL: Pará: Canaã dos Carajás: Serra Sul | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11746 | BRASIL: Pará: Garrafão do Norte | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11761 | BRASIL: Pará: Itaituba: APA Tapajós Mina do Tocantinzinho | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11768 | BRASIL: Pará: Itaituba: FLONA Tapajós | X | X | X | - | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11769 | BRASIL: Pará: Itaituba: FLONA Tapajós | X | X | X | - | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 06291 | BRASIL: Pará: Jacareacanga | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11730 | BRASIL: Pará: Juruti: Estrada Juruti – Beneficiamento | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11731 | BRASIL: Pará: Juruti: Pacoval | X | X | X | X | X |

| | | | | | | | |
|-----------------------|------------|---|---|---|---|---|---|
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11732 | BRASIL: Pará: Juruti | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11733 | BRASIL: Pará: Juruti: Galiléia | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11734 | BRASIL: Pará: Juruti: Mutum | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11739 | BRASIL: Pará: Juruti: Galiléia | - | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11744 | BRASIL: Pará: Juruti: Capiroanga | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11754 | BRASIL: Pará: Juruti: Barroso | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11762 | BRASIL: Pará: Marabá: ALPA | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11763 | BRASIL: Pará: Marabá: ALPA | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11772 | BRASIL: Pará: Marabá | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11779 | BRASIL: Pará: Marabá: REBIO Tapirapé | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11780 | BRASIL: Pará: Marabá: REBIO Tapirapé | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11781 | BRASIL: Pará: Marabá: REBIO Tapirapé | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11782 | BRASIL: Pará: Marabá: REBIO Tapirapé | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11720 | BRASIL: Pará: Melgaço: FLONA de Caixuanã: Estação Científica Ferreira Penna | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11721 | BRASIL: Pará: Melgaço: FLONA de Caixuanã: Estação Científica Ferreira Penna | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11722 | BRASIL: Pará: Melgaço: FLONA de Caixuanã: Estação Científica Ferreira Penna: IBAMA | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11723 | BRASIL: Pará: Melgaço: FLONA de Caixuanã: Estação Científica Ferreira Penna: Caquajo | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11724 | BRASIL: Pará: Melgaço: FLONA de Caixuanã: Estação Científica Ferreira Penna: Caquajo | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11725 | BRASIL: Pará: Melgaço: FLONA de Caixuanã: Estação Científica Ferreira Penna: Mojua | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11726 | BRASIL: Pará: Melgaço: FLONA de Caixuanã: Estação Científica Ferreira Penna: IBAMA | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11727 | BRASIL: Pará: Melgaço: FLONA de Caixuanã: Estação Científica Ferreira Penna: IBAMA | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11728 | BRASIL: Pará: Melgaço: FLONA de Caixuanã: Estação Científica Ferreira Penna: IBAMA | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11729 | BRASIL: Pará: Melgaço: FLONA de Caixuanã: Estação Científica Ferreira Penna: IBAMA | X | X | X | X | X |

| | | | | | | | |
|-----------------------|--|--|---|--------------|--------------|---|---|
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 13957 | BRASIL: Pará: Novo Progresso | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 13958 | BRASIL: Pará: Novo Progresso | X | X | X | X | - |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11719 | BRASIL: Pará: Óbidos: ESEC Grão Pará | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 00410 | BRASIL: Pará: Oriximiná: Porto Trombetas | | X | - | - | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11736 | BRASIL: Pará: Oriximiná: Porto Trombetas | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11737 | BRASIL: Pará: Oriximiná: Porto Trombetas | X | - | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11738 | BRASIL: Pará: Oriximiná: Porto Trombetas | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11740 | BRASIL: Pará: Oriximiná: Porto Trombetas | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11741 | BRASIL: Pará: Oriximiná: Porto Trombetas | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11770 | BRASIL: Pará: Parauapebas: Serra da Bocaina | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11774 | BRASIL: Pará: Parauapebas: Serra Norte | X | - | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11767 | BRASIL: Pará: Rurópolis FLONA do Trairão | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | LSU H 14438 (MPEG 19014) MPEG LJV6034 em Mulcahy, 2007 | BRASIL: Pará: Santarém: Agropecuária Treviso | - | EF078516 (1) | EF078564 (1) | - | - |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11750 | BRASIL: Pará: São Félix do Xingú: Fazenda Recanto da Saudade | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11765 | BRASIL: Pará: São Félix do Xingú: PARNA Serra do Pardo | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11742 | BRASIL: Pará: São Geraldo do Araguaia: Serra das Andorinhas | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11743 | BRASIL: Pará: São Geraldo do Araguaia: Serra das Andorinhas | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11745 | BRASIL: Pará: São Geraldo do Araguaia: Serra das Andorinhas | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11756 | BRASIL: Pará: Senador José Porfírio: Volta Grande | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11757 | BRASIL: Pará: Senador José Porfírio: Volta Grande | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11758 | BRASIL: Pará: Tucuruí: Reserva do Lago: Base 3 | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11813 | BRASIL: Pará: Vitória do Xingú; UHE Belo Monte | X | X | X | X | X |

| | | | | | | | |
|-----------------------|--------------------------|---|---|--------------|--------------|---|---|
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11814 | BRASIL: Pará: Vitória do Xingú | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11815 | BRASIL: Pará: Vitória do Xingú | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | UFPB 4384 | BRASIL: Paraíba | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 13968 | BRASIL: Rondônia: Pimenteiras do Oeste: Parque Estadual do Corumbiara | - | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 13969 | BRASIL: Rondônia: Pimenteiras do Oeste: Parque Estadual do Corumbiara | - | X | - | - | - |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11824 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: Caiçara | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11825 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: Abuna | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11826 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: Abuna | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11827 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: Mutum | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11828 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: Mutum | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11829 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: Caiçara | X | X | X | X | - |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11830 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: Mutum | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11831 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: Mutum | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11832 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: Caiçara | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11833 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: Caiçara | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11834 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: Abuna | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11835 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: UHE Jirau | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11836 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: UHE Jirau | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11837 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: UHE Jirau | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11838 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: UHE Jirau | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11839 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: Mutum | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11840 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: Abuna | X | X | - | X | X |
| <i>L. a. annulata</i> | CTMZ 11841 | BRASIL: Rondônia: Porto Velho: Abuna | X | X | X | X | - |
| <i>L. a. annulata</i> | LSU H-12442 (MPEG 19016) | BRASIL: Roraima: Caracará: Fazenda Nova Esperança | - | GQ334495 (2) | GQ334596 (2) | - | - |
| <i>L. a. annulata</i> | UTA T 55 G5 | COLÔMBIA: Meta | - | GQ334490 (2) | GQ334591 (2) | - | - |

| | | | | | | | |
|--------------------------|--|--|---|--------------|--------------|--------------|--------------|
| <i>L. a. annulata</i> | UTA T 55 G6 | COLÔMBIA: Meta | - | GQ334491 (2) | GQ334592 (2) | - | - |
| <i>L. a. annulata</i> | UTA T 55 G7 | COLÔMBIA: Meta | - | GQ334492 (2) | GQ334593 (2) | - | - |
| <i>L. a. annulata</i> | LSU H - 12755 | EQUADOR: Sucumbíos | - | GQ334496 (2) | GQ334597 (2) | - | - |
| <i>L. a. annulata</i> | DHMECN 7829 | EQUADOR: Sucumbíos: Nueva Loja | X | X | X | - | X |
| <i>L. a. annulata</i> | Hedges <i>et al.</i> (2009) (no voucher) | GUIANA FRANCESA: Kaw | - | FJ416713 (3) | FJ416787 (3) | - | FJ434099 (3) |
| <i>L. a. annulata</i> | Vidal <i>et al.</i> 2000 (no voucher) | GUIANA FRANCESA: Kaw | - | GQ334497 (2) | GQ334598 | - | - |
| <i>L. a. annulata</i> | KU 214878 | PERU: Madre de Dios | - | EF078515 (1) | EF078563 (1) | - | - |
| <i>L. a. annulata</i> | BPN 963 | SURINAME: Para | - | GQ334493 (2) | GQ334594 (2) | GQ334563 (2) | GQ334670 (2) |
| <i>L. a. ashmeadi</i> | USNM 314700 | TRINIDAD: St Patrick | - | EF078517(1) | EF078565 (1) | - | - |
| <i>L. a. ashmeadi</i> | MHNLS-X516 | VENEZUELA: Barinas | - | GQ334498 (2) | GQ334600 (2) | - | - |
| <i>L. a. cussiliris</i> | UTA R-42220 (| GUATEMALA: Huehuetenango | - | GQ334499 (2) | GQ334601 (2) | - | - |
| <i>L. a. cussiliris</i> | UTA R 53305 | GUATEMALA: San Marcos | - | GQ334501 (2) | GQ334603 (2) | GQ334564 (2) | GQ334671 (2) |
| <i>L. a. cussiliris</i> | JAC 21939 | MÉXICO: Guerrero | - | EF078520 (1) | EF078568 (1) | - | - |
| <i>L. a. cussiliris</i> | ITAH 912 | MÉXICO: Hidalgo | - | EF078518 (1) | EF078566 (1) | - | - |
| <i>L. a. cussiliris</i> | ITAH 913 | MÉXICO: Hidalgo | - | EF078519 (1) | EF078567 (1) | - | - |
| <i>L. a. cussiliris</i> | ENEPI 6546 | MÉXICO: Oaxaca | - | GQ334500 (2) | GQ334602 (2) | - | - |
| <i>L. a. cussiliris</i> | UTA R-52630 | MÉXICO: Oaxaca | - | GQ334502 (2) | GQ334604 (2) | - | - |
| <i>L. a. ornata</i> | USNM 347357 | PANAMÁ: Bocas del Toro: Isla Popa | - | EF078527 (1) | EF078575 (1) | - | - |
| <i>L. a. pulchriceps</i> | CTMZ 00246 | ARGENTINA: Formosa | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. pulchriceps</i> | CTMZ 14566 | BRASIL: Mato Grosso do Sul: Porto Murtinho: Fazenda Patolá | X | X | X | X | X |
| <i>L. a. rhombifera</i> | ICP 1280 | COSTA RICA | - | GQ334505 (2) | GQ334607 (2) | - | - |
| <i>L. a. rhombifera</i> | MSM 130 | COSTA RICA: San Jose | - | GQ334514 (2) | GQ334616 (2) | - | - |
| <i>L. a. rhombifera</i> | MUHNES C 30-1351 | EL SALVADOR: San Salvador | - | GQ334506 (2) | GQ334608 (2) | - | - |
| <i>L. a. rhombifera</i> | KU 289913 | EL SALVADOR: Usulután | - | GQ334507 (2) | GQ334609 (2) | - | - |
| <i>L. a. rhombifera</i> | MSM 705 | GUATEMALA: Baja Verapaz | - | - | GQ334617 (2) | - | - |

| | | | | | | | |
|-------------------------|----------------|-----------------------------|---|--------------|--------------|--------------|--------------|
| <i>L. a. rhombifera</i> | UTA R-42456 | GUATEMALA: Baja Verapaz | - | GQ334508 (2) | GQ334610 (2) | - | - |
| <i>L. a. rhombifera</i> | UTA R 44713 | GUATEMALA: Escuintla | - | GQ334513 (2) | GQ334615 (2) | - | - |
| <i>L. a. rhombifera</i> | UTA R-42393 | GUATEMALA: Zacapa | - | GQ334512 (2) | GQ334614 (2) | - | - |
| <i>L. a. rhombifera</i> | UNAH-MSM 456 | HONDURAS: Comayagua | - | GQ334511 (2) | GQ334613 (2) | - | - |
| <i>L. a. rhombifera</i> | UTA R-41255 | HONDURAS: El Paraiso | - | GQ334509 (2) | GQ334611 (2) | GQ334565 (2) | GQ334672 (2) |
| <i>L. a. rhombifera</i> | JHT 2004 | HONDURAS: Francisco Morazan | - | GQ334504 (2) | GQ334606 (2) | - | - |
| <i>L. a. rhombifera</i> | UNAH-ENS 8766 | HONDURAS: Olancho | - | GQ334510 (2) | GQ334612 (2) | - | - |
| <i>L. bakeri</i> | Avid 23783888 | ARUBA | - | GQ334516 (2) | GQ334619 (2) | - | - |
| <i>L. bakeri</i> | Avid 23851115 | ARUBA | - | GQ334517 (2) | GQ334620 (2) | - | - |
| <i>L. bakeri</i> | Avid 23858355 | ARUBA | - | GQ334515 (2) | GQ334618 (2) | GQ334566 (2) | GQ334673 (2) |
| <i>L. bakeri</i> | Avid D | ARUBA | - | GQ334518 (2) | GQ334621 (2) | - | - |
| <i>L. bakeri</i> | Avid E | ARUBA | - | GQ334519 (2) | GQ334622 (2) | - | - |
| <i>L. cussiliris</i> | EBUAP UOGV 188 | MÉXICO: Veracruz | - | GQ334503 (2) | GQ334605 (2) | - | - |
| <i>L. frenata</i> | LSUMZ 38200 | MÉXICO: Campeche | - | EF078532 (1) | EF078580 (1) | FJ810228 (4) | - |
| <i>L. frenata</i> | LSUMZ 39524 | MÉXICO: Guerrero | - | EF078579 (1) | EF078531 (1) | FJ810228 (4) | - |
| <i>L. frenata</i> | UTADC 3713 | MÉXICO: Yucatan | - | FJ810234 (4) | FJ810244 (4) | - | - |
| <i>L. maculata</i> | CTMZ 07528 | MÉXICO: Colima | - | X | - | - | - |
| <i>L. maculata</i> | MZFC 19477 | MÉXICO: Guerrero | - | GQ334520 (2) | GQ334623 (2) | - | - |
| <i>L. maculata</i> | MZFC 17434 | MÉXICO: Jalisco | - | GQ334523 (2) | GQ334626 (2) | - | - |
| <i>L. maculata</i> | UTA R-53322 | MÉXICO: Jalisco | - | GQ334524 (2) | GQ334627 (2) | - | - |
| <i>L. maculata</i> | UTA R 53323 | MÉXICO: Jalisco | - | GQ334521 (2) | GQ334624 (2) | GQ334567 (2) | GQ334674 (2) |
| <i>L. maculata</i> | UTA R 53324 | MÉXICO: Jalisco | - | GQ334522 (2) | GQ334625 (2) | - | - |
| <i>L. nigrofasciata</i> | ASL 190 | COSTA RICA | - | GQ334525 (2) | GQ334628 (2) | GQ334569 (2) | - |
| <i>L. nigrofasciata</i> | MSM 706 | COSTA RICA | - | GQ334526 (2) | GQ334629 (2) | - | - |
| <i>L. nigrofasciata</i> | MVZ 241573 | MÉXICO: Guerrero | - | EF078533 (1) | EF078581 (1) | FJ810227 (4) | - |
| <i>L. nigrofasciata</i> | UTA R-52634 | MÉXICO: Oaxaca | - | - | GQ334630 (2) | GQ334568 (2) | GQ334681 (2) |

| | | | | | | | |
|---------------------------|--------------|-----------------------------------|---|--------------|--------------|--------------|--------------|
| <i>L. punctata</i> | UTA R-51974 | MÉXICO: Sinaloa | - | EF078529 (1) | EF078577 (1) | - | - |
| <i>L. punctata</i> | UTA R-51976 | MÉXICO: Sinaloa | - | EF078530 (1) | EF078578 (1) | - | - |
| <i>L. rubricata</i> | ASL 304 | COSTA RICA | - | GQ334527 (2) | GQ334631 (2) | - | - |
| <i>L. septentrionalis</i> | CTMZ 07536 | MÉXICO | - | X | X | - | X |
| <i>L. septentrionalis</i> | MVZ 164943 | MÉXICO: Guerrero | - | EU728590 (4) | EU728590 (4) | FJ455220 (4) | FJ455188 (4) |
| <i>L. septentrionalis</i> | CTMZ 04161 | PANAMÁ | X | X | X | X | X |
| <i>L. s. larcorum</i> | DHMECN 10059 | EQUADOR: Manabi: Puerto Lopez | X | X | X | X | X |
| <i>L. s. larcorum</i> | CTMZ 11683 | PERU: Tumbes: Tumbes | X | X | - | X | X |
| <i>L. s. ornata</i> | MHUA 14404 | COLÔMBIA: Antioquia | - | GQ334529 (2) | GQ334633 (2) | - | - |
| <i>L. s. ornata</i> | MHUA 14653 | COLÔMBIA: Antioquia | - | GQ334536 (2) | GQ334641 (2) | - | - |
| <i>L. s. ornata</i> | MHUA 14476 | COLÔMBIA: Antioquia: Amalfi | - | GQ334534 (2) | GQ334638 (2) | - | - |
| <i>L. s. ornata</i> | MHUA 14291 | COLÔMBIA: Antioquia: Carepa | - | GQ334530 (2) | GQ334634 (2) | - | - |
| <i>L. s. ornata</i> | MHUA 14292 | COLÔMBIA: Antioquia: Carepa | - | GQ334531 (2) | GQ334635 (2) | - | - |
| <i>L. s. ornata</i> | MHUA 14449 | COLÔMBIA: Antioquia: Caucasia | - | GQ334537 (2) | GQ334642 (2) | - | - |
| <i>L. s. ornata</i> | MHUA 14495 | COLÔMBIA: Antioquia: Cocorna | - | - | GQ334640 (2) | - | - |
| <i>L. s. ornata</i> | MHUA 14423 | COLÔMBIA: Antioquia: Maceo | - | GQ334532 (2) | GQ334636 (2) | GQ334572 (2) | GQ334676 (2) |
| <i>L. s. ornata</i> | MHUA 14541 | COLÔMBIA: Antioquia: San Roque | - | GQ334533 (2) | GQ334637 (2) | - | - |
| <i>L. s. ornata</i> | MHUA 14403 | COLÔMBIA: Antioquia: Sonson | - | GQ334528 (2) | GQ334632 (2) | - | - |
| <i>L. s. ornata</i> | MHUA 14419 | COLÔMBIA: Antioquia: Sonson | - | GQ334535 (2) | GQ334639 (2) | - | - |
| <i>L. s. ornata</i> | JMD-T 44 | COLÔMBIA: Caldas | - | GQ334538 (2) | - | - | - |
| <i>L. s. ornata</i> | MRC 913 | COLÔMBIA: Valle del Cauca: Calima | X | X | X | X | X |
| <i>L. s. ornata</i> | ASL 308 | COSTA RICA | - | GQ334541 (2) | GQ334646 (2) | GQ334574 (2) | GQ334678 (2) |
| <i>L. s. ornata</i> | ICP 1089 | COSTA RICA: Limon | - | GQ334540 (2) | GQ334645 (2) | - | - |
| <i>L. s. ornata</i> | ICP 1108 | COSTA RICA: Punta Arenas | - | - | GQ334643 (2) | - | - |
| <i>L. s. ornata</i> | MSM PH 90 | COSTA RICA: Punta Arenas | - | GQ334539 (2) | GQ334644 (2) | GQ334573 (2) | GQ334677 (2) |
| <i>L. s. ornata</i> | QCAZ 10550 | EQUADOR: Esmeralda | - | KC176243 (5) | KC176255 (5) | - | - |

| | | | | | | |
|-------------------------|------------------|--------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| <i>L. s. ornata</i> | KU 218419 | EQUADOR: Manabi | EF078528 (1) | EF078576 (1) | - | - |
| <i>L. s. polysticta</i> | MUHNES C-30-1352 | EL SALVADOR: Ahuachapan | GQ334544 (2) | GQ334649 (2) | - | - |
| <i>L. s. polysticta</i> | UTA R-46878 | GUATEMALA: Escuintla | GQ334545 (2) | GQ334650 (2) | GQ334570 (2) | GQ334675 (2) |
| <i>L. s. polysticta</i> | UTA R-45878 | GUATEMALA: Guatemala | GQ334546 (2) | GQ334651 (2) | - | - |
| <i>L. s. polysticta</i> | UTA R-39558 | GUATEMALA: Izabal | GQ334542 (2) | GQ334647 (2) | - | - |
| <i>L. s. polysticta</i> | UTA R-46125 | GUATEMALA: Peten | GQ334547 (2) | GQ334652 (2) | GQ334575 (2) | GQ334679 (2) |
| <i>L. s. polysticta</i> | UTA R-50312 | GUATEMALA: Peten | EF078524 (1) | EF078572 (1) | - | - |
| <i>L. s. polysticta</i> | UTA R-52284 | GUATEMALA: Suchitepequez | EF078523 (1) | EF078571 (1) | - | - |
| <i>L. s. polysticta</i> | MVZ 164942 | MÉXICO: Guerrero | EF078522 (1) | EF078570 (1) | - | - |
| <i>L. s. polysticta</i> | ENEPI 6819 | MÉXICO: Oaxaca | GQ334543 (2) | GQ334648 (2) | - | - |
| <i>L. s. polysticta</i> | MZFC 16548 | MÉXICO: Oaxaca | - | GQ334653 (2) | - | - |
| <i>L. s. polysticta</i> | MZFC 16915 | MÉXICO: Oaxaca | EF078526 (1) | EF078574 (1) | - | - |
| <i>L. s. polysticta</i> | UTA R-51978 | MÉXICO: Sinaloa | EF078525 (1) | EF078573 (1) | - | - |
| <i>L. splendida</i> | EBUAP 2060 | MÉXICO: Puebla | EF078521 (1) | EF078569 (1) | - | - |
| <i>L. s. bressoni</i> | MZFC 17240 | MÉXICO: Jalisco | GQ334548 (2) | GQ334654 (2) | GQ334576 (2) | GQ334680 (2) |
| <i>L. s. bressoni</i> | UTA R-53409 | MÉXICO: Jalisco | GQ334550 (2) | GQ334656 (2) | - | - |
| <i>L. s. bressoni</i> | UTA R-53410 | MÉXICO: Jalisco | GQ334551 (2) | GQ334657 (2) | - | - |
| <i>L. s. bressoni</i> | UTA R-53595 | MÉXICO: Nayarite | GQ334549 (2) | GQ334655 (2) | - | - |
| <i>L. s. splendida</i> | UTA R-51738 | MÉXICO: Morelos | GQ334552 (2) | GQ334658 (2) | - | - |
| <i>L. uribei</i> | CTMZ 07422 | MÉXICO: Colima | X | X | - | - |
| <i>L. uribei</i> | MZFC 22093 | MÉXICO: Colima | - | FJ810245 (4) | - | - |
| <i>L. uribei</i> | MZFC 22096 | MÉXICO: Jalisco | FJ810236 (4) | FJ810247 (4) | - | - |
| <i>L. uribei</i> | TCWC A2055 | MÉXICO: Michoacan | FJ810235 (4) | FJ810246 (4) | - | - |

Apêndice 3.

Material examinado (número total em parênteses); (*) espécimes que foram analisados hemipênis.

Leptodeira annulata (365): **BRASIL**: (INPA-H 1153, INPA-H 1519, MZUFBA 600, UFMT 5974, UFMT 7325, UFMT 7441, UFMT 7701, UFMT 7702, UFMT 7703, UFMT 7717, UFMT 7754, UFMT 7808, UFMT 7984, UFMT 7993, UFMT 8002, UFMT 8181, UFMT 8198, UFMT 8235, UFMT 8236, UFMT 8363, UFMT 8539, UFMT 8541); ALAGOAS: Maragogi (MZUSP 9007, MZUSP 9008); Passos de Camaragibe: (MZUSP 19576). AMAPÁ: Ferreira Gomes: UHE Caldeirão, Rio Araguari (IEPA CA 291, IEPA CA 515); Laranjal do Jari: Reserva Extrativista do Rio Cajari (IEPA CA 188); Macapá: IEPA, Campus da Fazendinha (IEPA 1, IEPA 9, IEPA 16, IEPA 27, IEPA 28, IEPA 29, IEPA 30, IEPA 34, IEPA 35, IEPA 37, IEPA 38, IEPA 39, IEPA 40, IEPA 41, IEPA 42, IEPA 43); Oiapoque: Parque Nacional do Tumucumaque (IEPA TQ 529); Porto Grande: Campus experimental do IEPA (IEPA 13); Serra do Navio: Parque Nacional do Tumucumaque (IEPA TQ 924). AMAZONAS: Beruri: Moioyamba, margem direita do Rio Purus (MTR 19096); Borba: Igarapé-açu, Rio Abacaxis (MTR 12974, MTR 13240); Careiro da Várzea, Km 12 da estrada para Autazes (MPEG 19539); Coari: Porto Urucu (MPEG 20685, MPEG 23609, MPEG 23610, MPEG 23611, MPEG 23869, MPEG 23870), JAZ-10 (MPEG 22229, MPEG 22230); Juruá: Comunidade Botafogo (INPA-H 16202); Manicoré: Arredores da fazenda Passo Formoso, margem do Rio Jaturana (MPEG 20840); Marã: Lago Amanã, Rio Japurá (MPEG 16778); Nova Olinda do Norte: Rio Abacaxis (MTR 13246); Novo Aripuanã: Resex do Guariba (INPA-H 21604, INPA-H 21605*, INPA-H 21606, INPA-H 21603); Presidente Figueiredo: Área de inundação UHE Balbina, margem do rio Uatumã (MPEG 17415, MPEG 17420, MPEG 17425, MPEG 17491, MPEG 17514, MPEG 17542, MPEG 17543); Tefé: Rio Solimões, Catuá - Coari (INPA-H 18065); Uacari: Bauana (INPA-H 20494), Itanga (INPA-H 20492, INPA-H 20493); Lago Xada, margem esquerda do Rio Madeira (INPA-H 12935*); Madeireira Scheffer, Rio Ituxi (MPEG 20316, MPEG 20317, MPEG 20318, MPEG 20319, MPEG 20320, ICN 2634); Río Apaporis (ICN 180); Rio Ituxi (INPA-H 9607); Rio Juami (INPA-H 14684). BAHIA: (MZUESC 8353, MZUFBA 1787); Amargosa (MZUESC 5586); Arataca (MZUESC 4494); Barra do Rocha (CZGBR 8581); Boa Nova (MZUESC 1266, MZUESC 6009); Buerarema: (CZGBR 473); Camacan: (MZUESC 4782, MZUESC 6753), Fazenda Serra Bonita (MZUSP 18789); Camamu (MZUESC 5934); Canavieiras (CZGBR 1011); Ibirataia (CZGBR 5281, CZGBR 5404); Itagi (MZUESC 1815); Itamaraju (CZGBR 4575, CZGBR 8141, MZUESC 1709); Itapebi (CZGBR 5913, MZUESC 1718); Lauro de Freitas, Praia de Ipitanga (MZUFBA 493); Mascote (CZGBR 5249); Mucuri (CZGBR 4498, CZGBR 7554); Pau Brasil: (MZUESC 2303, CZGBR 3919); Porto Seguro (CZGBR 3939, MZUESC 7851); Salvador (MZUFBA 1608, MZUFBA 381, MZUFBA 724); São José: Fazenda Unacau (MZUSP 9084); Trancoso: Fazenda Nova Alegria (MZUSP 18783); Ubatã (MZUESC 5279, MZUESC 6555); Urucuca: (CZGBR 1078, CZGBR 1085). ESPIRITO SANTO: Linhares (CZGBR 3144, CZGBR 3145, CZGBR 3146, CZGBR 4198, CZGBR 4200, CZGBR 4202, CZGBR 5577, CZGBR 5578); Sooretama (MZUSP 2461). MARANHÃO: (UFMA 2, UFMA 4, UFMA 5, UFMA 35, UFMA 58, UFMA 60, UFMA 100, UFMA 101, UFMA 105, UFMA 137, UFMA 144, UFMA 148, UFMA 151, UFMA 205, UFMA 276, UFMA B 13, UFMA B 41, UFMA B 51, UFMA F 35, UFMA F 36, UFMA F 38, UFMA STA 001); Arari: Gancho do Arari, BR-222 entre Miranda e Arari (MPEG 16153, MPEG 14300, MPEG 15028, MPEG 15030, MPEG 16064, MPEG 14543); Puraqueú, BR-222 (MPEG 14702, MPEG 15248, MPEG 15701, MPEG 15706, MPEG 16179); Santa Luzia do Paruá: BR-316 (MPEG 10243, MPEG 10250, MPEG 12837); Urbano Santos (MPEG 20545, MPEG 20546, MPEG 20547, MPEG 20548, MPEG 20549); Vitória do Mearim: Posto

Nossa Senhora de Nazaré, BR-222 (MPEG 15245). MATO GROSSO: Alta Floresta: Baixo Rio Cristalino (CHUNB 47121), Ponto 3, PCH Cabeça de Boi, estrada para Juara (UFMT 5496), Ponto 4, estrada para Juara, PCH Cabeça de Boi (UFMT 5487); Aripuanã: margem esquerda do rio Aripuanã, jusante do Salto de Dardanelos (UFMT 965); Colniza: Estrada Acampamento 1 (UFMT 7207), Parque Estadual Igarapés do Juruena, Trilha P6 (UFMT 7171); Paranaíta: Cachoeira do Papagaio (UFMT 7329, UFMT 7327, UFMT 7330), Mata da encosta 1, trilha Joãozinho (UFMT 7056). PARÁ: Altamira: Tapuama, UHE-Belo Monte (MPEG 22394, MPEG 23099); Alto Alegre dos Parecis: Reserva do Lago da UHE. Base 3 (MPEG 22153); Belém: Av. Conselheiro Furtado, Nº 2825 (MPEG 18918), Bairro Terra Firme (MPEG 22826); Itaituba: APA Tapajós, Mina do Tocantinzinho (MPEG 24553, MPEG 24554), Flona Trairão (INPA-H 26050); Juruti: (MPEG 20421, MPEG 22417, MPEG 22418, MPEG 22678, MPEG 23253, MPEG 23272, MPEG 23273, MPEG 23369, MPEG 23378*); Marabá: Projeto ALPA (MPEG 23795, MPEG 23796, MPEG 23797); Melgaço: FLONA de Caxiuanã, Estação Científica Ferreira Penna/MPEG (MPEG 18652, MPEG 18962, MPEG 19745, MPEG 20016*, MPEG 20017, MPEG 20026, MPEG 20079, MPEG 20086, MPEG 20098, MPEG 20131, MPEG 20141, MPEG 20236, MPEG 20303, MPEG 20444, MPEG 21925, MPEG 21926, MPEG 21927, MPEG 21928, MPEG 21929, MPEG 21930, MPEG 21931, MPEG 21932, MPEG 21933, MPEG 21934, MPEG 21935, MPEG 21936, MPEG 21937, MPEG 21938*, MPEG 21939, MPEG 21940, MPEG 21941, MPEG 21942); Novo Progresso: BR-163, 9 km S de Novo Progresso, 3Km W da BR-163 (MPEG 24317), CPBV (CHUNB 40085), Fazenda São Silvestre, trilha Igarapé (CHUNB 44843); Oriximiná: Porto Trombetas (MPEG 19557, MPEG 1966, MPEG 19667, MPEG 19767, MPEG 19795, MPEG 19796, MPEG 19799, MPEG 21172, MPEG 21509, MPEG 21510, MPEG 21553, MPEG 22322, MPEG 22323, MPEG 22324, MPEG 22325, MPEG 24362); Ourilândia do Norte: Acampamento Onça (MPEG 20789), Serra da Onça (MPEG 20791); Paragominas: Comunidade Nova Vida, BR-316, 25 km distante do Rio Gurupi (MPEG 10859, MPEG 13729), Fazenda Vitória (MPEG 18848); Parauapebas: Carajás, Projeto Igarapé Bahia (MPEG 20757, MPEG 20758*); Senador José Porfírio: UHE-Belo Monte, margem direita do Rio Xingú (MPEG 19902); Tomé-açu: (MPEG 21130); Tucuruí: Reserva do Lago da UHE. Ilha da Roça (MPEG 22154), Reserva do Lago da UHE, Ilha do chifre (MPEG 22155); Viseu: Bela Vista (MPEG 9188*); Vitória do Xingú: UHE-Belo Monte, arroz crú, margem esquerda do Rio Xingú (MPEG 19875). PARAÍBA: Cabaceiras: Fazenda Bravo (CHUFPB 445). RONDÔNIA: (MPEG 20727); Alto Alegre dos Parecis: Fazenda Santa Rita, linha P-30 Km 13 (UFMT 7025, UFMT 7100); Candeias de Jamari: UHE-Samuel (MZUFBA 291, MZUFBA 299); Costa Marques: Serra da Cutia, Igarapé do Sistema Tiradentes e Solério (MPEG 20679); Espigão D'Oeste: Fazenda Jaburi (INPA-H 12088*, MPEG 21065, MPEG 21067), Fazenda Linhares (MPEG 21068), Fazenda Sete Ranchos (MPEG 21066); Guajará-Mirim: Parque Estadual de Guajará-Mirim (MPEG 19483, MPEG 19484, MPEG 19485, MPEG 19486*, MPEG 19487, MPEG 19488, MPEG 19489); Pimenta Bueno: Rio Comemoração/Rondon II, trilha 4 (MPEG 19390); Porto Velho (CEPB 996, CEPB 999, CEPB 1000, CEPB 1003, CEPB 1006, CEPB 1008, CEPB 995, CEPB 997, INPA-H 14748, INPA-H 14754), Área de inundação da UHE- Samuel, margem do Rio Jamarí (MPEG 17944, MPEG 17945, MPEG 17946, MPEG 17947, MPEG 17948, MPEG 17949, MPEG 17950, MPEG 17954, MPEG 17955, MPEG 17840, MPEG 17852, MPEG 17853, MPEG 17854, MPEG 17855, MPEG 17856, MPEG 17857*, MPEG 17858*, MPEG 17859, MPEG 17860, MPEG 17951, MPEG 17952, MPEG 17953), UHE-Samuel, BR-364 - Cuiabá (MPEG 17756); Comunidade Marcação, margem esquerda do Rio Machado (INPA-H 18457). SERGIPE: Santa Luzia do Itanhy: (CZGBR 200, CZGBR 2636). COLÔMBIA: AMAZONAS: La Pedrera (MZUSP 6117); Leticia: Finca Aguas Claras, Km 18, 5 Leticia-Tarapacá e 1, 5 km SW Carretera-Nazareth (ICN 10067); Tarapacá: 200 metros do Río

Putumayo (ICN 11034). VAUPÉS: Mitú: (ICN 254, ICN 258, ICN 263, ICN 265); Acaricuara (ICN 2571); Caparú, alrededores Lago Taraira (ICN 8149). **PERU**: LORETO: Requena: Río Ucayali (MUSM 2767). UCAYALI: Sipan (MUSM 25122, MUSM 25120). **SURINAME**: (FMNH 134735, RMNH 13784, RMNH 13785, RMNH 13786); RMNH 13801); Airstrip of Kaysersberg (FMNH 128779); **PARAMARIBO**: (RMNH 13790, RMNH 13791, RMNH 13794, RMNH 13795, RMNH 13798); Arredores de Paramaribo (RMNH 13787a, RMNH 13787b, RMNH 13787c, RMNH 13787d, RMNH 13788a, RMNH 13788b); **Geijers- vlijt**, (RMNH 13793); Jardim Botânico de Paramaribo (RMNH 13800); Zanderij (RMNH 13796, RMNH 13797). **PARA**: Região de Mapane (RMNH 13789). **SIPALIWINI**: Montanhas Wilhelmina, linha I (RMNH 13783). **WANICA**: Lelydorp (RMNH 13799); Kwatta (RMNH 13792). **VENEZUELA**: **AMAZONAS**: Maroa (MCNC 572).

Leptodeira approximans (180): **COLÔMBIA**: **CAQUETÁ**: Florencia (MLS 1085, MLS 1087, MUJ 61); San Vicente del Caguan: (MUJ 694); Río Mesay (ICN 10058). **CAUCA**: Piamonte: Serranía de los Churumbelos (ICN 8245). **META**: La Macarena: Campamento primatología Puerto Chamuza, margen derecha Río Duda (IAvH 4010, IAvH 4011, IAvH 4531). **PUTUMAYO**: Puerto Asís: (MLS 1099); Puerto Leguizamo: (MUJ 62), Cauca, Río Putumayo (ICN 152). **EQUADOR**: (DHMECN 11199, DHMECN 11200, QCAZ 289); **MORONA SANTIAGO**: 1 km a leste de Santiago (QCAZ 6255); 13 km N de Limón (QCAZ 7471, QCAZ 7473); Cerro Shaime (QCAZ 5168*); Méndez (QCAZ 829); Nuevo Israel (QCAZ 10079); Pankints (QCAZ 10076). **NAPO**: (QCAZ 164); 65km ESE de Misahualli (QCAZ 3578); 65km ESE de Puerto Misahualli, La Cruz Blanca, Chontapuntas Comunidad Sumak Sacha, Pozo Yuralpa Centro 1 (QCAZ 7370); Jatun Sacha Biological Reserve (QCAZ 1208, QCAZ 3579, QCAZ 3580); 9 km oeste de Tena, vía Muyuna (QCAZ 1221); Jumandi (QCAZ 197); Km 13 (carretera Loreto - Coca) (QCAZ 7529); Napo-Galeras, Río Pusuno (QCAZ 5269); Reserva Ecológica Antisana, sector Cocodrilos, en la vía Cocodrilos - Tena (QCAZ 11073); Wild Sumaco Wild Sanctuary (WWS) (QCAZ 11989); **ORELLANA**: Aguarico: Parque Nacional Yasuní: (QCAZ 4145, QCAZ 7319), Estación Científica Yasuní, Sendero Botánico (QCAZ 3211*, QCAZ 3305), Estación Científica Yasuní (PUCE), Sendero Napo (QCAZ 9981), Sendero Tinamu (QCAZ 7937), Bloque 31, Plataforma Apaika (DHMECN 10041), Bloque 16 YPF (QCAZ 3999, QCAZ 4180), alrededores de la Estación Científica Yasuní PUCE (QCAZ 3651, QCAZ 4002), km 7 1/2 vía Tivacuno, Poza 2 (QCAZ 5573, QCAZ 6491), km 9 Chunchu 7 (QCAZ 6992), km 22 seguido desde Pompeya hacia Iro (QCAZ 8004), km 37 carretera de la Maxus (QCAZ 2703), km 38, Estación Onkone Gare (QCAZ 10988), Carretera 1000 m transecto SPF, km 107 carretera de la Maxus (QCAZ 2704), Carretera Maxus 933 km (QCAZ 7493); Joya de los Sachas: (QCAZ 7226); Ávila Viejo (QCAZ 6577); Florencia (QCAZ 8922); Ishpingo (QCAZ 6490); Pozo de Perforación (QCAZ 1299); Puerto Orellana (El Coca) (QCAZ 174, QCAZ 281, QCAZ 282, QCAZ 648); Río Napo, Eden, Banco Sur (QCAZ 9543); sector 25 de Diciembre (QCAZ 8469). **PASTAZA**: Arajuno: Tigüino (DHMECN 169*); 10 km norte del Puyo (QCAZ 1140, QCAZ 1205, QCAZ 1206, QCAZ 1207); Agua Santa, Nueva Vida (QCAZ 703); Alrededores de Villano, Campamento Petrolero de AGIP, Villano B (QCAZ 8132, QCAZ 8140, QCAZ 8143, QCAZ 8219); Alrededores de Villano, Comunidad Kurintza (QCAZ 8245, QCAZ 8260); Alrededores de Villano, Comunidad Paparawua (QCAZ 8220); Canelos (QCAZ 10601); Comunidad Killu Allpa (QCAZ 4833); Comunidad Puka Yaku (QCAZ 4910); Fátima, 10 km norte del Puyo (QCAZ 3080); Finca km 6 vía San Ramón-El Triunfo, pueblo más cercano Colonia Mariscal Sucre, Centro Ecológico Sancha Arajuno, Río Pucayacu (QCAZ 8834, QCAZ 8785); Locación Petrolera Garza 1, Noreste de Montalvo (QCAZ 1229); Puyo, Alrededores del Puyo (QCAZ 3168); San Juan de Piatua (QCAZ 10527); Shell (QCAZ 283); Pastaza: Bellavista (DHMECN 5651). **SUCUMBÍOS**: Gonzalo Pizarro: Proyecto Coca Codo

Sinclair. Camino a casa de maquinas (DHMECN 10639, DHMECN 10641); Lago Agrio: San Pablo de Kantesiya (DHMECN 171, DHMECN 172), Santa Elena (DHMECN 7829*); 2, 5 km norte Lago Agrio (QCAZ 1209); Cuyabeno (QCAZ 7196); Destacamento Militar Patria (QCAZ 6999); Hostería La Selva (QCAZ 3941); Reserva de Producción Faunística Cuyabeno: (QCAZ 2046, QCAZ 2060, QCAZ 2579, QCAZ 2580, QCAZ 2581, QCAZ 2582, QCAZ 5632), Laguna Grande (QCAZ 1045), Puerto Bolívar (QCAZ 7043, QCAZ 7044*), Río Sábalo (QCAZ 3730); Río Aguarico, San Pablo de Kantesiya (QCAZ 2867); Santa Cecilia (QCAZ 290); Zábalo, familia Criollo (QCAZ 7045); Putumayo: Sansahuari, Río Singue (DHMECN 7877); Shushufindi: (DHMECN 165, DHMECN 166), Limoncocha (DHMECN 170). ZAMORA CHINCHIPE: Cordillera del Cóndor: (QCAZ 7398*), Miazi Alto (QCAZ 9069, QCAZ 9071). **PERU:** AMAZONAS: Bagua: Cordillera del Condór, posto de vigilancia 22 (MUSM 3350); Condorcanqui: Distrito Río Santiago, Quebrada Kampankis (CORBIDI 9595, CORBIDI 11326). CUSCO: La Convención: Campamento Pagoreni (CORBIDI 7189), CC NN Kochiri (CORBIDI 301), Echarate (MUSM 24643), Echarate. Comunidad Nativa de Monte Carmelo, Camisea (MUSA 1042), Echarate. Río Ticumpinía, Santuario Nacional Megantoni, Cerca a CN Sababantiari (MUSA 1123), Echarate. Saringabeni, Bajo Urubamba (MUSA 1047), KP 22, Chokoriari (Río Kibishiari) (CORBIDI 10672), KP 50, CC NN Poyentimari (CORBIDI 8349), Pagoreni B (Malvinas) (CORBIDI 11232), Pagoreni Oeste (Malvinas) (CORBIDI 12490), Río Urubamba (CORBIDI 415), Saniri (Malvinas) (CORBIDI 10042); Quispicanchis: Marcapata (MUSM 2042). HUÁNUCO: Pachitea: Sira ó Panguana (MUSM 6974). JUNIN: Junin: Ulcumayo Yaupi (MUSM 18544). Satipo: Tambo Sabetari (MUSM 24046). LORETO: Alto Amazonas: Yurimaquas (MUSM 2206); Andoas: (CORBIDI 5096), Río Corrientes (CORBIDI 4786); Datem del Marañón: Andoas (CORBIDI 1084), Cordillera Escalera (CORBIDI 13785), Sector 3 (CORBIDI 7487), Tigre San José (MUSM 27549); Loreto: Andoas (CORBIDI 1524), Martha (CORBIDI 5073, CORBIDI 5078), Río Samiria (MUSM 3059), San Jacinto (CORBIDI 1118); Maynas: Iquitos (MUSM 2362, MUSM 2368), Manay Río Mishana (MUSM 2618), Río Pacaya (MUSM 2284); Requena: 2Km al NE de Comunidad Nativa Nueva Reforma (CORBIDI 12304), Sapuena, Genaro Herrera (CORBIDI 6073, CORBIDI 6076, MUSM 3148); Piedritas, Río Algodón-Cuenca Putumayo (CORBIDI 5948). MADRE DE DIOS: Cuzco Amazonico: Tambopata (MUSM 11786, MUSM 11795); Manu: Reserva Comunal Amarakaeri (MUSA 1049, MUSA 2998), Pantiacolla (MUSM 17607); Tambopata: Cuzco Amazónico Río Madre de Dios, 15 km E de Porto Maldonado (MUSM 7382), Reserva Tambopata (MUSM 3298, MUSM 3479), Tambopata (MUSM 2998, MUSM 3242), Estacion Biologica La nube, P.N. Bahuaja Sonene (ILA 268), Wasai Lodge, Baltimore, (MUSA 610). PASCO: Oxapampa: Chontabamba km 15 - Oxapampa-Yaupí. Machicura (MUSM 23497, MUSM 23498), Chontabamba Maria Teresa (MUSM 23473, MUSM 23491), Puerto Bermudez Puerto Bermudez (MUSM 25313); Provincia de Carabaya: Parque Nacional Bahuaja Sonene-Campamento Base (CORBIDI 13187); San Gabán: (MUSM 25599). SAN MARTÍN: Picota: Chambirillo, Puesto de control 16, Parque Nacional Cordillera azul (CORBIDI 8824); Rioja: Localidad de Yuracyacu (CORBIDI 3058, CORBIDI 1286).

Leptodeira ashmeadi (186): **COLÔMBIA:** ARAUCA: Cravo Norte: (ICN 2133); La Estación Ele (IAvH 1991); Río Cravo Norte (MZUSP 8090, MZUSP 8091); Puerto Rondón: Estación biológica El Guafal (IAvH 2873). ATLÂNTICO: Barranquilla: MZUSP 2117, MZUSP 2118, MZUSP 2119, MZUSP 2136); Altos del Prado (ICN 2029, ICN 2030, ICN 2031, ICN 2032, ICN 2033); Barranquilla: Km. 6,0 carretera Barranquilla-Pto. Colombia (ICN 1895, ICN 1896); Luruaco: Finca El Ceibal (ICN 11222, ICN 11224*). BOLÍVAR: Arjona: Timbaco (ICN 1869); Cartagena: (MUJ 1373); Sincelejo (ICN 441); Santa Rosa: 1 1/2 hora ao sul de Cartagena (ICN 1868); Santa Rosa: Região de Santa Rosa (MZUSP 6155, MZUSP 6156,

MZUSP 6157, MZUSP 6158, MZUSP 6159, MZUSP 6160, MZUSP 6161, MZUSP 6162, MZUSP 6163, MZUSP 6164, MZUSP 6165, MZUSP 6167, MZUSP 6168, MZUSP 6169, MZUSP 6170, MZUSP 6172, MZUSP 6173, MZUSP 6175, MZUSP 6176, MZUSP 6177, MZUSP 6178, MZUSP 6179, MZUSP 6180, MZUSP 6181). CASANARE: Aguazul: Vereda El Salitre (MUJ 677, MUJ 772, MUJ 773, MUJ 774); Mani (ICN 2836); Paz De Ariporo: Finca San Jorgin (ICN 11520, ICN 11521). CESAR: (MHUA 14770); Agustín Codazzi: Casacora, Finca Nuevo Mundo (ICN 9803, ICN 9804, ICN 9805); Chimichagua: Caño Platanal (ICN 11582), Finca Villa Hermosa (ICN 11580, ICN 11591), Saloa Finca Cuernavaca (ICN 11581); Curumaní: Cerro Champan (ICN 10885); Jagua de ibirico: (MHUA 14773); El Paso, El Potrillo: Boca e Potrero (ICN 11585, ICN 11589), Finca El Palomar (ICN 11583, ICN 11584), Finca Primavera (ICN 11587), Mata e Palma (ICN 11586). GUAINÍA: Inírida: Caño Pajarito (ICN 7998). GUAVIARE: San José Del Guaviare: Rudal II (ICN 11065); LA GUAJIRA: Barrancas (MHUA 14091); MAGDALENA: (IAvH 2116); Llanuras Río Cesare, Los Venados (ICN 1911); Santa Marta: PNN Tayrona (IAvH 2155, IAvH 2159, IAvH 2161, IAvH 2194, IAvH 2195). META: (ICN 8255); Acacías: (ICN 11216); Alto de Menegua: (MZUSP 6095); La Macarena, Cabaña Las Dantas (ICN 2595); Puerto López, Alto de menegua (ICN 6506); Puerto López: Remolino, ca. CAFAM Llanos (ICN 11066); San Juan De Arama: Vereda. La Cuna (ICN 6499); San Martin: (MUJ 761, MUJ 893, MUJ 894); Villavicencio: (MZUSP 8073), Alrededores de Unillanos (IAvH 3000), Barrio Guadalajara (ICN 7038), Hacienda Furatena (ICN 11082), Vereda Apiay, Finca Santa Ana (ICN 11053). NORTE DE SANTANDER: 15 km. N de Tibú, Catatumbo (ICN 325); Finca "Miramonte", 15 km. norte de Tibú (ICN 440); Sardinata: 24 Km. Norte de Sardinata (ICN 10056). SUCRE: Coloso: Perímetro urbano (IAvH 1561); VICHADA: Río Vichada (ICN 2584); Territorio Faunístico El Tuparro (IAvH 1000, IAvH 1001, IAvH 998, IAvH 999). VENEZUELA: (lectótipo ANSP 10093, paralectótipos: ANSP 10090, ANSP 10092, ANSP 10094); AMAZONAS: Cacuri, Alto Ventuari (MCNC 1512, MCNC 1515, MCNC 2931, MHNLS 6720); Caño Iguana, Alto Ventuari (MCNC 871, MCNC 888); La Esmeralda (MCNC 758). ANZOATEGUI: Entre Boca de Uchire y Píritu (MCNC 2117, MCNC 2266). APURE: Caño la Pina, Río Capanaro (MHNLS 9628, MHNLS 9629); Marinito, Hato el Frio (MHNLS 11589); San Fernando de Apure: San Fernando de Apure (MHNLS 754). ARAGUA: Carretera Maracay-Ocumare: Km. 38, 8 (EBRG 249), Km. 45, 7 (EBRG 250), Km. 49, 2 (EBRG 507), Km. 52, 4 (EBRG 252); UCV Maracay (EBRG 495); Valle De Morin (MBUCV 8228). BOLÍVAR: Campamento Base, Hato La Vergareña (MBUCV 7207); Represa Del Guri (MBUCV 1839, MBUCV 827, MBUCV 828, MBUCV 829, MBUCV 830, MBUCV 831); San Martin de Turumbán (anacoco), rio Cuyuní (MHNLS 8086). CARABOBO: Montalban (MHNLS 12894, MHNLS 12895). COJEDES: Hato Itamaba (MHNLS 6450); Hato Itamaba, 38 km al sur de Las Vegas (MHNLS 6451). DELTA AMACURO: Antonio Diaz: Sierra de Imataca, 23.6 km N do Campamento de Reserva Florestal Rio Grande (CODEFORSA) (MHNLS 20213); Antonio Diaz: Sierra de Imataca, 25 km N do Campamento de la Reserva Florestal Rio Grande (CODEFORSA) (MHNLS 20212); Los Castillos De Guayana (MBUCV 410, MBUCV 444). DISTRITO FEDERAL: Camuri Chico (MBUCV 683, MBUCV 684); Canales De Naiguata (MBUCV 2035). FALCÓN: Riecinto: Riecinto (MBUCV 3742); Riecinto: Riecito, Acosta Dist, Falcón, Ven (MCZ 49044, MCZ 49045, MCZ 49046); Yaracal: Yaracal (MBUCV 1995). GUARICO: (MBUCV 4); Calabozo: Calabozo (MBUCV 731, MBUCV 733, MBUCV 734); Espino: Espino (MBUCV 1704, MBUCV 1705, MBUCV 1706, MBUCV 91); Hato La Palmita (MBUCV 29); Veladero (MBUCV 991). MIRANDA: Guarenas (MBUCV 8200); Rio Negro (MBUCV 2078). MONAGAS: Aguasay: Tonoro (MBUCV 1621); Caripito: La Manga, Caripito (MHNLS 5697); Maturin: Jusepin (MBUCV 30, MBUCV 31, MBUCV 32, MBUCV 875), Cerca de 30 km de Maturin, Hato la Candelaria (MHNLS 1829, MHNLS 1830, MHNLS 1831). NUEVA

ESPARTA: El Cardón: Sabanas de la Veja del Cardón (MHNLS 14226); Isla Margarita, Cerro El Copei, (MHNLS 16714); Isla Margarita, Salamanca (MHNLS 1160). PORTUGUESA: 7, 4 Km N Mesa de Cavana (EBRG 2896). SUCRE: Guiria: Peninsula of Paria (MCZ 43889); Cerro Colorado, Cumana (MHNLS 13176, MHNLS 13179); Chacopata (MHNLS 9145). ZULIA: (MBUCV 8); Colón: Setor la Marona, al lado de la Hacienda las Delicias (MHNLS 18447); Hacienda Auxiliadora (MHNLS 16958); Hacienda El Guamal, canal de regadio, area desborde del rio El Palmar (MHNLS 16914, MHNLS 16915); Perija: (MBUCV 1668, MBUCV 7997).

Leptodeira bakeri (36): **ARUBA**: Aruba (AMNH 57959, AMNH 73256); Bubali (holótipo: UMMZ 57130, parátipos: UMMZ 57129, UMMZ 57131, UMMZ 57133, UMMZ 57134); Oranjestad (AMNH 73253, AMNH 73388); San Nicolaas (AMNH 73255). **COLÔMBIA**: (MUJ 1158, MUJ 1159); LA GUAJIRA: (MUJ 1160); Barrancas (MHUA 14073, MHUA 14090, MHUA 14595); Maicao: Cerrejón, INTERCOR, Arroyo Bruno (ICN 1655); Inspección de Policía de Tabaco (MLS 2410). **VENEZUELA**: FALCÓN: Adaure (MCNC 7902); Caño Sta. Cruz, Ref. Caño, Paraguaná (EBRG 3005); Capatarida (MCNC 3801, MCNC 3802, MCNC 3805); Cerro Santa Ana, Paraguaná (EBRG 1731, EBRG 2299); Mene de Mauroa (MCNC 7593); Tacuato, Peninsula de Paraguaná, Estanquecito de los tanques (MHNLS 8660). ZULIA: Maracaibo: Maracaibo (MBUCV 21); El Laberinto (MCNC 230, MCNC 769); El Laberinto, Rio Palmar (MCNC 1128, MCNC 4366); Emb. Sta. Rosa, afluente Rio Guasar (EBRG 3382); Emb. Tres Rios, Rio Palmar (EBRG 4762); Hacienda El Guamal, canal de regadio, area desborde del rio El Palmar (MHNLS 16916); Península de La Guajira (MCNC 2165).

Leptodeira larcorum (109): **EQUADOR**: EL ORO: (FHGO 6515); Bosque Protector de Puyango, carretera de acceso (QCAZ 7386); Reserva Ecológica Militar Arenillas (FHGO 5599, FHGO 5734, FHGO 6237). GUAYAS: Chongón: (FHGO 2713); Guayaquil: (FHGO 6404); Guayaquil: Av. 1 de mayo y Machala (FHGO 1574); Guayaquil: cantón Guayaquil, parroquia Guayaquil, en la embotelladora Coca Cola (FHGO 8142); 27 km desde las Mercedes al Naranjal (QCAZ 6026); Bosque Protector Cerro Blanco (QCAZ 6388, QCAZ 8730, QCAZ 9108, QCAZ 9119, QCAZ 9127); El Mango, Cerro Masvale (QCAZ 8776, QCAZ 8777, QCAZ 8778, QCAZ 8779*, QCAZ 7265, QCAZ 8780); Parque Histórico Guayaquil (QCAZ 4014). LOJA: Loja: Entre Vilcabamba y Yangana (DHMECN 2244); Macará: Reserva Biológica Jorupe- Fundación Jocotoco (DHMECN 3914, DHMECN 3968); 14 km N de Alamor (QCAZ 6392*); Cantón Alamor, Hacienda Banderones (FHGO 1660); Quebrada de El Faique, cantón Zapotillo (FHGO 3403, FHGO 3404); Quebrada El Faique (QCAZ 10344, QCAZ 10349, QCAZ 10350, QCAZ 10357); Quebrada El Faique, en la vía a la comunidad Las Cochis del Almendro (QCAZ 10371); Zapotillo, Cabeza de Toro, Romeros (FHGO 2671); Zapotillo, Quebrada de Las Lajas (QCAZ 3070); Puyango: Bosque Petrificado Puyango (QCAZ 4485); Zapotillo: Reserva Natural Cazaderos (QCAZ 12571). LOS RÍOS: Recinto Jauneche, Reserva Ecológica Pedro Franco Dávila (QCAZ 4469). MANABÍ: Aproximadamente 3km desde Canoas a San Vicente (QCAZ 6387); El Aroma (QCAZ 10597); Machalilla, Aguas Blancas (QCAZ 6418, QCAZ 6419); Pacoche, Bosque de Pacoche, Lodge Pacoche (QCAZ 11516); Río Ayampe 25 km norte, 3, 7 km este de Montañita (QCAZ 7505); San Vicente (FHGO 2994); Puerto López: Parque Nacional Machalilla, San Sebastián (DHMECN 5974); Puerto López: Reserva Biológica Ayampe (DHMECN 10059). SANTA ELENA: Manglaralto: El Rincón del Tigre, a 1 km de Dos Mangas; 9798219 538337 (QCAZ 12459). **PERU**: AMAZONAS: Luya: Huaranguillo (CORBIDI 11973, CORBIDI 11974); Utcubamba: Quebrada Panguico, Zapatalgo (CORBIDI 5643, CORBIDI 5644). ANCASH: Huarmey: Colcap Valle de Culebras, cerca de

Huarmey (MUSM 2264, MUSM 2384); Huaylas: Huaylas (MUSM 2735); Recuay: Llacllin (MUSM 25384, MUSM 25393); Yungay: Aira (MUSM 2988); Yungay: Ranrahirca (MUSM 3197, MUSM 3267). CAJAMARCA: Celendin: Celendin (CORBIDI 9818, CORBIDI 9828); Hualgayra: El Monte Seco Río Zania (MUSM 3359); Jaén: Bellavista (CORBIDI 1865, CORBIDI 7664); San Ignacio (MUSM 2311); San Ignacio: Chirinos Las Juntas, unión dos rios Chinchipe e Huacabamba (MUSM 16570); Santa Rosa de La Yunga (CORBIDI 2085). LA LIBERDAD: Otuzco: Coina (MUSM 28548); Patatz: Distrito de Chagual (CORBIDI 7665, SSR0016); Patatz: Vijus (CORBIDI 7666). LIMA: Lima: Las Palmas (MUSM 2182). PIURA: (MUSM 17587, MUSM 2850, MUSM 2851); Ayabaca: Río Quiloz (MUSM 2251); Morropón: La Tumbera - Mangamangilla (CORBIDI 4252, CORBIDI 4253, CORBIDI 4254, CORBIDI 4255), Morropón (MUSM 2830, MUSM 2916), Quebrada El Zorro - El Salitral (CORBIDI 4261, CORBIDI 4262, CORBIDI 4263, CORBIDI 4266); Palmas (MUSM 17612); Sullana: El Angola (MUSM 3433). SAN MARTÍN: San Martín: Río Huallqa (MUSM 2414). TUMBES: (AGC 141, AGC 515, AGC 516, AGC 559); Tumbes: (FHGO 6755), El Platano (CORBIDI 4421), Quebrada Angostura - Campamento El Caucho (CORBIDI 7990, CORBIDI 7992), Quebrada Faical - El Caucho (CORBIDI 7891, CORBIDI 7989, CORBIDI 7991), Quebrada Huarapal - Angostura (CORBIDI 7980, CORBIDI 7981, CORBIDI 7982, CORBIDI 7983, CORBIDI 7985, CORBIDI 7986), Quebrada La Union - El Caucho (CORBIDI 7984).

Leptodeira ornata (104): **COLÔMBIA**: ANTIOQUIA: Chigorodó: Finca La Mejia (MHUA 14911, MHUA 14914); Frontino: Vereda Venados, PNN Las Orquídeas, entre Qdas. Arenales e Miquera (ICN 10052, ICN 10054); Villa Arteaga (ICN 205, ICN 206, ICN 207, ICN 208); Turbo: Urabá, Río Currulao (ICN 1948). CHOCÓ: Acandí: (MHUA 14064, MHUA 14296, MHUA 14549); Bahía Solano (MHUA 14097); Bahía Solano: 3 km NE cabecera municipal (ICN 1375); Bete (MUD 4136); Camino de Yupe entre los Ríos Opogadó y Domingodó, Serranía del Baudó (IAvH 79); San José de Bojayá, margen occidental Río Atrato (ICN 11192); Nuqui (MHUA 14016); Riosucio, Vereda Peyé (IAvH 2020, IAvH 2051, IAvH 2102). VALLE DEL CAUCA: Buenaventura: Litoral Pacifico (MUJ 898, MUJ 899); Campamento "Cartón de Colombia", a 7 km do Río Calima (ICN 419); Río Calima, Qda. Las Ollas (ICN 9785, ICN 9786). **EQUADOR**: (FHGO 7013, FHGO 7891); **BOLÍVAR**: Echandía (FHGO 5932); Echandía, em zona de cultivo de Banana (FHGO 6107). **CARCHI**: Tulcán: Destacamento Militar (DHMECN 8075). **ESMERALDAS**: Eloy Alfaro: Agua Sucia (DHMECN 7560, DHMECN 7561*), Maldonado (DHMECN 5090), Reserva Biológica Canandé- Fundación Jocotoco (DHMECN 3327); Muisne: Aguacate (DHMECN 2892), Monte Saíno (DHMECN 2889), Río San Francisco (DHMECN 2886); 3 km de Durango, en el cruce de la Vía San Lorenzo y otra carretera X (QCAZ 5421); Al oeste de Durango (QCAZ 2889); Alrededores de Caimito (QCAZ 7335); Caimito (QCAZ 5255); Caimito, Finca de Omar Torres (QCAZ 10550); Cantón Muisne, Estero del Plátano, Propiedad La Tortuga (FHGO 2968); Cerca a Playón de San Francisco 2 km hacia el Este (vía a Durango) (QCAZ 7552); Chispero (FHGO 1926); Comunidad Angostura, Río Santiago, Estero las Tinajas (QCAZ 3502); Durango (QCAZ 7257); Durango, 2 km vía al Río San Francisco (QCAZ 8020); Estero El Aguacate, cantón Muisne, Zona Punta Galeras (FHGO 2948); Km 2 vía Quinindé-Esmeraldas - Finca Paraíso de Papagayos (FHGO 662, FHGO 720); Muisne, Mompiche, Estero de Leche (QCAZ 6422*, QCAZ 6277); Sur de Quingue (QCAZ 6196); Viche (FHGO 1047, FHGO 1072, FHGO 1143, FHGO 1144, FHGO 1145, FHGO 1157, FHGO 1158, FHGO 800; QCAZ 1665, QCAZ 1668, QCAZ 1719); Quinindé: Estación Biológica Bilsa (DHMECN 3624). **GUAYAS**: Balzar: (FHGO 1159); Milagro (FHGO 500). **LOS RÍOS**: Centro Científico Río Palenque (CCRP) (QCAZ 10198). **LOS RÍOS**: El Descanzo, Dique 2, Embalse Río Baba (QCAZ 8429); El Descanzo, Dique 4, Embalse Río

Baba, Finca Zoila Emiliana, Grupo Dale (QCAZ 8431); MANABÍ: 40 km vía Guabal (QCAZ 1638); Comunidad Cholote (QCAZ 11774); Comunidad Río Javier (QCAZ 11773); Comunidad Santa Rosa (QCAZ 11775); Km 3 vía San Jacinto del Bua - Chila (FHGO 533); Km 7 vía El Carmen - Pita, Rancho RH (QCAZ 7206); Reserva Lalo Loor, en el sendero Aullador (QCAZ 10761, QCAZ 10763); Río Cauque, vía Pedernales - El Carmen (QCAZ 7502); Río Coaque (QCAZ 11453, QCAZ 11454); Pedernales: Comunidad La Mina (QCAZ 11776). PICHINCHA: Nanegalito (FHGO 1264); 1 km este de Pedro Vicente Maldonado (QCAZ 7506, QCAZ 7507*); cantón Quito, encontrada en cabeza de plátanos en el sector de la Forestal (FHGO 6450); cantón Quito, Mercado Mayorista en cabeza de guineos, proveniente de Echandía, Bolívar (FHGO 6208); Guajaló, tras la escuela Javier Sánchez en una pequeña charca formada en el patio luego de lluvia (FHGO 3649); Puerto Quito (QCAZ 1204); Puerto Quito, Recinto El Silanchi (FHGO 4745); Quito, Academia Cotopaxi (FHGO 2893); Sector La Equinoccial (FHGO 2864). SANTO DOMINGO DE LOS TSÁCHILAS: La Concordia: (FHGO 88); La Concordia: Bosque Protector La Perla (QCAZ 2041*, QCAZ 7498); Santo Domingo de los Colorados: (DHMECN 167, FHGO 2399, FHGO 452, FHGO 455, FHGO 7921, QCAZ 1612), Km 4 en la vía Santo Domingo - Chone (DHMECN 168).

Leptodeira pulchriceps (22): **BRASIL**: MATO GROSSO DO SUL: Anastácio: (UFMS 1563); Aquidauana: (MZUSP 10243, UFMS 1394); Bodoquena: (holótipo MZUSP 2578, parátipo MZUSP 2577); Bodoquena: localidade tipo (UFMS 1915); Campo Grande: (UFMS 1912); Corumbá: Fazenda São Luiz (UFMS 103); Corumbá: Fazenda Tereré (UFMS 1395); Jardim (UFMS 1619); Miranda: (MZUFBA 2004, UFMS 1911); Nioaque: Fazenda Pérola do Oeste (UFMS 1914); Estância Caiman (MZUSP 9558*); Salobra (MZUSP 3345); Porto Murinho (MZUSP 10145); Fazenda Patolá (UFMS 1037a, UFMS 1037b, UFMS 1037c, UFMS 1636); Rio Brilhante: Fazenda Campana (MZUSP 10128); Santo Antônio do Leverger: Fazenda Santa Edwiges (MZUSP 10970).

Leptodeira sp. n. 1 (100): **COLÔMBIA**: ANTIOQUIA: Amalfi (MHUA 14047, MHUA 14135, MHUA 14476, MHUA 14574); Anori: (MHUA 14001, MHUA 14313, MHUA 14314, MHUA 14315, MHUA 14316, MHUA 14317, MHUA 14324, MHUA 14742, MHUA 14748, MHUA 14781, MHUA 14782); Carepa: (MHUA 14255, MHUA 14291, MHUA 14292, MHUA 14384); Carepa: Tulenapa (MHUA 14909); Caucasia (MHUA 14203, MHUA 14449); Cisneros (MHUA 14708); Cocorna (MHUA 14229, MHUA 14495); El Bagre: Serranía de San Lucas, finca de Julio Villegas, vereda Rio Viejo (MUJ 541); Maceo (MHUA 14423); Medellín (MHUA 14925); Pto. Berrio (MHUA 14651); Sonson (MHUA 14403, MHUA 14419); Tarazá: Riberas del Rio Rayo (MHUA 14891); Turbo (MHUA 14832); Turbo: Urabá, Río Currulao (ICN 1942, ICN 1944, ICN 1947, ICN 2014). BOLÍVAR: Norosí (MHUA 14916, MHUA 14874); Zambrano: Hacienda Campo Alegre (ICN 147). BOYACÁ: Vereda el Paramo (MLS 2598, MLS 2599); Puerto Boyacá: Puerto Romero (Las Quinchas) (ICN 7922, ICN 7923). CALDAS: La Dorada: (MUJ 1271, MUJ 1273, MUJ 1291, MUJ 1292, MUJ 1293), Vereda San Roque, Reserva Natural Privada Rio Manso (MUJ 626, MUJ 627); Narcasia: Vereda San Roque (MUJ 557, MUJ 558); Samaná: La Miel II (holótipo ICN 10879*), Norcasia, Qda. El Tigre, Miel II (ICN 10875). CESAR: González: Vereda San Cayetano (ICN 11499). CÓRDOBA: Ayapel: Casco Urbano (ICN 10315), Estación CVS (ICN 10319); Buenavista (MUJ 1300); Montería: Martinica, Hacienda El Diluvio (ICN 10472, ICN 10473, ICN 10324, ICN 10325); Alto Río Sinú, Naín, Boca del Río Naín (ICN 185); Represa de Urrá (ICN 8400, ICN 8401); Pueblo Nuevo: (ICN 11151), Cintura, Hacienda Toronto (ICN 10318), Cintura, Vereda Pajonal (ICN 10317), El Arcial, Hacienda La Vaqueta (ICN 10320), El Porro, Hacienda La Embajada (ICN 10316), Hacienda Las Marías (ICN 11354). CÓRDOBA: Santa Cruz De Lorica: Nariño, Vereda Ceiba Pareja (ICN

10321, ICN 10322), Nariño, Vereda El Zapote (ICN 10323); Tierralta: Corr. San Clemente, Vereda La Oscurana, Finca Onomas (ICN 11579, ICN 11588, ICN 11590), Qda. La Mina (ICN 10867). CUNDINAMARCA: Tocancipá: Planta de "Cerveza Leona" (ICN 11142). HUILA: Colombia: Vereda El Valle (MUJ 449); Neiva: Reserva Hocal, Alto la Tribuna (MUJ 682, MUJ 683, MUJ 684, MUJ 685). META: Restrepo: Vereda. Alegre, Campo Chanco (ICN 6192). RISARALDA: Mistrató: Km. 11 carr. Mistrató-San Antonio del Chamí, Vereda Mampay, Quebrada. Sutú (ICN 10842); Pueblo Rico: Corr. Santa Cecilia, Centro PLOSAN (ICN 10836). SANTANDER: Landázuri: Vereda Morro Negro, Finca La Fortuna (ICN 8934); El Centro (ICN 200); Región Carare-Opón, campamento "Capote" (ICN 1535, ICN 1536); Piedecuesta: (MLS 1204); San Vicente de Chucuró: (MLS 1203); San Marcos: Vereda La Florida, Finca Crocodylia (ICN 10463). TOLIMA: (MUJ 294); Armero (ICN 150, ICN 188); Carmen De Apicalá: Finca Yaraguá (ICN 6677); Ortega: (MLS 1201).

Leptodeira sp. 2 (213): **BRASIL**: (CHUFC 3494*, CHUFC 3481, CHUFC 3582, UFMT 6594, UFMT 7616, UFMT 7699, UFMT 8253, UFMT 8324). ALAGOAS: Piaçabu: (Piaçabuçu) Portal do Peba (MZUSP 13165); Piranhas: UHE-Xingó (MZUFBA 1150, MZUFBA 1151, MZUFBA 1152, MZUFBA 1153, MZUFBA 1154, MZUFBA 1155, MZUFBA 1156, MZUFBA 1158, MZUFBA 845); Aurelino Leal: (CZGBR 2959). BAHIA: (MZUESC 6418, MZUESC 6420); Boa Nova (MZUESC 10143, MZUESC 2291, MZUESC 6631, MZUESC 8482, MZUESC 9208); Itacaré: (CZGBR 3454); Itaparica: UHE-Itaparica (MZUFBA 258); Itaquara (CZGBR 6144, CZGBR 8221); Jacobina: Fazenda Dindoca (MZUFBA 835); Jequié: (CZGBR 7473, MZUESC 5579, MZUESC 5642, MZUESC 5664, MZUESC 5743, MZUESC 5744); Lajedo do Tabocal: (MZUESC 1247, MZUESC 2308, MZUESC 2309, MZUESC 2749, MZUESC 5368, MZUESC 6769, MZUESC 6783, MZUESC 8925), Barragem do Rio de Contas (MZUSP 20091, MZUSP 20092); Marau (CZGBR 5658); Miguel Calmon (MZUFBA 1799); Mocajuba (MZUSP 7802); Mucuri (CZGBR 4088); Mundo Novo (MZUFBA 991); Estrada Caetitê-Ibiassucê (MZUFBA 2109); Paulo Afonso: UHE-Itaparica (MZUFBA 257, MZUFBA 259, MZUFBA 260, MZUFBA 261); Piatã: (MZUESC 7947), Chapada de Diamantina, estrada para Boca da Mata Piatã ponto 471 Cassimiro (MTR 20178); Poções: (MZUESC 7094); Wenceslau Guimarães: Estação Ecológica Estadual Wenceslau Guimarães (EEEWG) (MTR 22179). CEARÁ: (CHUFC 1073); Aracoiaba: Fazenda Sabiá (CHUFC 1603); Caucaia: Distrito Sítios Novos (CHUFC 1614*); Fortaleza: (CHUFC 1634); Guaramiranga: (CHUFC 565); Ibiapina: Chapada Ibiapaba (CHUFC 2144; CHUFC 2725); General Sampaio: RPPN Francly Nunes (CHUFC 2950); Independência: Fazenda Logradoura (MPEG 17219); Jaguaribe (MPEG 17695); Jucás: Sítio São Francisco (CHUFC 931); Limoeiro do Norte: (CHUFC 573, CHUFC 577, CHUFC 595, CHUFC 44, CHUFC 572, CHUFC 574, CHUFC 582); Messejana: (CHUFC 1584); Mombaça: Fazenda Canaan (CHUFC 36); Mulungu: Serra Baturité (CHUFC 2722, CHUFC 2726); Estação Ecológica de Aiuaba (MPEG 17204); Pacatuba: Pé da Serra (CHUFC 2227), Sítio Paraíso-Munguba (CHUFC 2234); Santa Quitéria: (CHUFC 10659); São Luis do Caru: (MPEG 17210); Tianguá: Planalto Ibiapaba (CHUFC 2727); Ubajara: Planalto Ibiapaba (CHUFC 1581, CHUFC 2723). GOIÁS: Caldas Novas: (CEPB 4309, CEPB 4324, CEPB 4325); Crixás: (CEPB 54); Goiânia: (CEPB 1286); Jussara: (CEPB 1268); Teresina de Goiás: (MCNR 3188); Trombas: (CEPB 1956, CEPB 1957). MARANHÃO: Carolina: (MZUFBA 2272), UHE Estreito (MPEG 24755, MPEG 24756, MPEG 24764, MPEG 24765, MPEG 24766); Estreito: UHE Estreito (MPEG 24759, MPEG 24760, MPEG 24761); Timom: Área de Coleta Fazenda Varjota, 05° 21' 14, 2" S e 42° 50' 17, 4" W, (Faz. Marcelia, FVMA050, FVMA051, novoucher). MATO GROSSO: Alto Paraguai: Fazenda Zorteia (UFMT 1806); Barra do Bugres: Estação ecológica Serra das Araras-IBAMA (UFMT 175); Cáceres: AquaRAP-2002, Rio Sepotuba (UFMT 927); Chapada dos

Guimarães: APM Manso: Fazenda Morro do Chapéu, margem direita do rio Casca, próximo à casa da balsa (UFMT 534), margem direita do rio Casca, junto a balsa “porto taperão” (UFMT 537); margem direita do rio Casca, praia arenosa (UFMT 536); rio Casca, Res do balseiro (UFMT 1821, UFMT 1823); viveiro de mudas (UFMT 535); Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Sítio II ponto Rio Claro Vereda (UFMT 6967); Santo Antônio de Leverger: Serra de São Vicente (UFMT 136); Vale de São Domingos: UHE Guaporé: (UFMT 910); Casa de força (UFMT 1812); margem direita do rio Guaporé (UFMT 1807). MINAS GERAIS: Belo Horizonte: (MCNR 40); Berilo: (MCNR 1550), UHE Irapé (MCNR 1934, MCNR 2493); Brumadinho: Casa Branca (MCNR 3492, MCNR 3606*); Buritizero: Fazenda do Jatobá; lagoa (CHUNB 44476, CHUNB 44544), Cachoeira da Manteiga (MCNR 1401); Itabirito: (MCNR 21); Lavras Novas: (MCNR 945); Nova Lima: RPPN - Mata do Jambreiro (MCNR 133); Parna Sempre Vivas (MCNR 3493); Serra do Cipó (MTR 20322); Serra dos Alves (MTR 21706, MTR 21717, MTR 21832, MTR 21856); Rio Preto: UHE Queimado (MCNR 948, MCNR 949); Santa Maria do Salto: Fazenda Duas Barras (MCNR 1332); Setúbal: (MCNR 3514); Três Marias: (MCNR 4537). PARAÍBA: Araruna: Parque Estadual Pedra da Boca (CHUFPB 5504, CHUFPB 9315); Cabaceiras: Fazenda Bravo (holótipo CHUFPB 447, CHUFPB 446, MZUSP 8269, MZUSP 8912, MZUSP 9014, MZUSP 9015), Fazenda Junco (CHUFPB 584, CHUFPB 3765, CHUFPB 10199); Gurinhém: Fazenda Salgado (MZUSP 9657). PERNAMBUCO: Serra dos Cavalos, 13 km ESE São Caetano (MZUSP 9016); Sítio Mangueiras, 8,6 km NE de Exú (CHUFPB 5898). PIAUÍ: (RCA080); Altos (LZUFPI 52); Batalha: Parque Ambiental Paquetá (LZUFPI 108, FVMA036); Castelo: Castelo-Campo Maior, Pedra do Índio (MPEG 22746, MPEG 22751, MPEG 22781*); Jerumenha: (LZUFPI 22); José de Freitas: Nazareth Eco Resort (LZUFPI 110, LZUFPI 117, LZUFPI 118, LZUFPI 120, LZUFPI 86, MPEG 20802, MZUSP 14106, MZUSP 14107); Lagoa Grande: (LZUFPI 119); Palmeirais (CHUFPB 8941); Piracuruca: Parque Nacional de Sete Cidades (MPEG 22889, MPEG 22890, MPEG 22891); Teresina: (LZUFPI 121, LZUFPI 37, LZUFPI 38), Sítio 2 (LZUFPI 39), Universidade Federal do Piauí (LZUFPI 24); Valença: (MZUSP 5815). RIO GRANDE DO NORTE: Maxaranguape: Distrito de Maracajau (CHBEZ 2652); Santa Maria: Fazenda Tanque (CHBEZ 2931); Serra Negra do Norte: Estação Ecológica do Seridó (CHBEZ 1179, CHBEZ 1180, CHBEZ 1218, CHBEZ 1251, CHBEZ 1252, CHBEZ 1332); Serrinha dos Pintos: Sítio Serrinha do Canto (CHBEZ 1163). RONDÔNIA: Pimenteiras do Oeste: Parque Estadual do Corumbiara. Fazenda Laranjeiras - Sede (CHUNB 52871, CHUNB 52872). SERGIPE: Santo Amaro das Brotas: Gravata (MZUSP 6986, MZUSP 6994). TOCANTINS: Filadélfia: UHE Estreito (MPEG 24762); Mateiros: Jalapão (CHUNB 33804); Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (MTR 14490); Palmeiras do Tocantins: UHE Estreito (MPEG 24753, MPEG 24754, MPEG 24757, MPEG 24758); Peixe: UHE Peixe Angical (CHUNB 52550, CHUNB 52552).

Apêndice 4.

Informações sobre o voucher e número de acesso do GenBank para as sequências e espécimes do grupo externo utilizado nesse estudo.

| Táxon <i>a</i> | Voucher | Cox1 | Cyt- <i>b</i> | NAD4 | DNAH3 | NT 3 |
|-------------------------------|---------------|------------|---------------|-------------|-------------|-------------|
| <i>Amastridium sapperi</i> | UTA R 46905 | – | GQ 334479.1 | GQ 334580.1 | GQ 334557.1 | GQ 334663.1 |
| <i>Arrhyton procerum</i> | MNHNCUB 3285 | – | FJ 416723.1 | FJ 416797.1 | – | – |
| <i>Arrhyton supernum</i> | MNHNCUB 2704 | – | FJ 416718.1 | FJ 416792.1 | – | – |
| <i>Atractus elaps</i> | KU 214837 | – | EF 170536.1 | EF 078584.1 | GU 353244.1 | – |
| <i>Atractus wagleri</i> | MHUA 14368 | – | GQ 334480.1 | GQ 334581.1 | GQ 34558.1 | GQ 334664.1 |
| <i>Coluber constrictor</i> | CAS 212760 | – | AY 486914.1 | AY 487041.1 | – | – |
| <i>Coluber constrictor</i> | SDSU 3929 | – | – | – | EU 402743.1 | EU 390914.1 |
| <i>Coniophanes fissidens</i> | KU 289798 | – | EF 078538.1 | EF 078586.1 | GU 353245.1 | – |
| <i>Contia longicaudae</i> | CAS 224216 | – | GU 112403.1 | GU 112428.1 | – | – |
| <i>Contia tenuis</i> | CAS 202582 | – | GU 112389.1 | GU 112422.1 | – | – |
| <i>Crotalus tigris</i> | CLP 169 | – | AY 223606.1 | AF 156574.1 | – | GQ 334665.1 |
| <i>Cryophis hallbergi</i> | UNAM JRM 4778 | – | EF 078496.1 | EF 078544.1 | GU 353247.1 | – |
| <i>Cryophis hallbergi</i> | UTA R 12272 | – | GQ 334481.1 | GQ 334582.1 | GQ 334559.1 | GQ 334666.1 |
| <i>Diadophis punctatus</i> | CAS 214305 | – | EU 293719.1 | EU 194006.1 | – | – |
| <i>Diadophis punctatus</i> | FMNH 259791 | – | – | – | GU353243.1 | GU 353272.1 |
| <i>Dipsas catesbyi</i> | KU 214851 | – | EF 078537.1 | EF 078585.1 | GU 353248.1 | – |
| <i>Dipsas pratti</i> | MHUA 14278 | – | GQ 334482.1 | GQ 334583.1 | GQ 334560.1 | GQ 334667.1 |
| <i>Erythrolamprus reginae</i> | KU 214884 | – | GQ 895876.1 | – | – | – |
| <i>Farancia abacura</i> | CAS 184359 | – | – | DQ 902307.1 | – | – |
| <i>Farancia abacura</i> | RM 05206 | GQ278934.1 | – | – | – | – |
| <i>Gloydus shedaoensis</i> | ROM 20468 | – | AY 223566.1 | AY 223623.1 | – | – |
| <i>Heterodon platirhinos</i> | MVZ 175928 | – | GU 112412.1 | AF 402659.1 | – | – |
| <i>Heterodon platirhinos</i> | YPM 13421 | – | – | – | – | EU 390921.1 |
| <i>Heterodon simus</i> | CAS 195598 | – | DQ 902242.1 | DQ 902310.1 | – | – |
| <i>Hypsiglena affinis</i> | LSU 39533 | – | – | – | GU 353249.1 | – |

| | | | | | | |
|---|-----------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| <i>Hypsiglena chlorophaea</i> | MVZ 237359 | – | – | – | FJ 455227.1 | – |
| <i>Hypsiglena chlorophaea</i> | ROM 14932 | – | – | – | FJ 455228.1 | – |
| <i>Hypsiglena chlorophaea</i> | ROM JRO 694 | – | – | – | EU 728577.1 | – |
| <i>Hypsiglena chlorophaea deserticola</i> | CAS 205337 | – | EF 078502.1 | EF 078550.1 | – | – |
| <i>Hypsiglena chlorophaea deserticola</i> | MVZ 241611 | EU728587.1 | – | EU 363132.1 | FJ 455230.1 | FJ 455198.1 |
| <i>Hypsiglena jani</i> | MVZ 226235 | – | EF 078504.1 | EF 078552.1 | – | – |
| <i>Hypsiglena jani texana</i> | CAS 228960 | EU 728592.1 | – | EU 363070.1 | FJ 455225.1 | FJ455193.1 |
| <i>Hypsiglena ochrorhyncha</i> | CAS 229918 | – | – | – | FJ 455231.1 | – |
| <i>Hypsiglena ochrorhyncha</i> | MVZ 236389 | – | – | – | FJ 455233.1 | – |
| <i>Hypsiglena ochrorhyncha</i> | MVZ 236396 | – | – | – | FJ 455234.1 | – |
| <i>Hypsiglena ochrorhyncha nuchalata</i> | MVZ 180363 | EU 728581.1 | – | EU 363191.1 | FJ 455232.1 | FJ 455200.1 |
| <i>Hypsiglena ochrorhyncha nuchalata</i> | MVZ 229213 | – | EF 078501.1 | EF 078549.1 | – | – |
| <i>Hypsiglena slevini</i> | MVZ 234613 | EU 728584.1 | EF 078499.1 | EF 078547.1 | FJ 455223.1 | FJ 455191.1 |
| <i>Hypsiglena sp</i> | CAS 228951 | – | – | – | FJ 455226.1 | – |
| <i>Hypsiglena torquata</i> | CAS HERP 205337 | – | AF 471038.1 | – | – | – |
| <i>Hypsiglena torquata</i> | MZFC 16926 | EU 728591.1 | – | – | FJ 455224.1 | FJ 455192.1 |
| <i>Imantodes cenchoa</i> | BYU 48661 | – | – | – | – | EU 390923.1 |
| <i>Imantodes cenchoa</i> | CORBIDI 3794 | – | KC 176445.1 | KC 176257.1 | – | – |
| <i>Imantodes cenchoa</i> | CORBIDI 8823 | – | KC176246.1 | KC 176258.1 | – | – |
| <i>Imantodes cenchoa</i> | CRE 10097 | – | – | – | EU 402750.1 | – |
| <i>Imantodes cenchoa</i> | JMD 1616 | – | GQ 334486.1 | GQ 334587.1 | – | – |
| <i>Imantodes cenchoa</i> | MHUA 14290 | – | GQ 334484.1 | GQ 334585.1 | GQ 334561.1 | GQ 334668.1 |
| <i>Imantodes cenchoa</i> | MHUA 14500 | – | GQ 334485.1 | GQ 334586.1 | – | – |
| <i>Imantodes cenchoa</i> | MHUA 14540 | – | GQ334488.1 | GQ 334589.1 | GQ 334562.1 | GQ 334669.1 |
| <i>Imantodes cenchoa</i> | MPEG LJV 5763 | – | EF 078508.1 | EF 078556.1 | – | – |
| <i>Imantodes cenchoa</i> | MVZ 149878 | EU 728586.1 | EF 078505.1 | EF 078553.1 | FJ 455219.1 | FJ 455187.1 |
| <i>Imantodes cenchoa</i> | QCAZ 11115 | – | KC 176244.1 | KC 176256.1 | – | – |
| <i>Imantodes cenchoa</i> | QCAZ 4207 | – | KC 176247.1 | KC 176259.1 | – | – |
| <i>Imantodes cenchoa</i> | QCAZ 6300 | – | KC 176248.1 | KC 176260.1 | – | – |
| <i>Imantodes cenchoa</i> | SIUC R 03724 | – | EF 078507.1 | EF 078555.1 | – | – |

| | | | | | | |
|--------------------------------------|-----------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| <i>Imantodes cenchoa</i> | UTA R 42360 | – | EF 078506.1 | EF 078554.1 | – | – |
| <i>Imantodes chocoensis</i> | QCAZ 7978 | – | KC 176249.1 | KC 176261.1 | – | – |
| <i>Imantodes chocoensis</i> | QCAZ 7984 | – | KC 176250.1 | KC 176262.1 | – | – |
| <i>Imantodes chocoensis</i> | UTA R 60205 | – | KC 170254.1 | KC 176266.1 | – | – |
| <i>Imantodes gemmistratus</i> | LSUMZ 39541 | – | EF 078510.1 | EF 078558.1 | – | – |
| <i>Imantodes gemmistratus</i> | UTA R 45922 | – | GQ 334487.1 | GQ 334588.1 | – | – |
| <i>Imantodes gemmistratus</i> | UTA R 51979 | – | EF 078509.1 | EF 078557.1 | – | – |
| <i>Imantodes inornatus</i> | ASL 307 | – | GQ 334489.1 | GQ 334590.1 | – | – |
| <i>Imantodes inornatus</i> | MVZ 204109 | – | EF 078511.1 | EF 078559.1 | – | – |
| <i>Imantodes inornatus</i> | MVZ 204110 | – | EF 078512.1 | EF 078560.1 | GU 353250.1 | GU 353279.1 |
| <i>Imantodes lentiferus</i> | MPEG LJV 5581 | – | EF 078514.1 | EF 078562.1 | – | – |
| <i>Imantodes lentiferus</i> | MPEG LJV 6880 | – | EF 078513.1 | EF 078561.1 | – | – |
| <i>Imantodes lentiferus</i> | QCAZ 8377 | – | KC 176251.1 | KC 176163.1 | – | – |
| <i>Imantodes lentiferus</i> | QCAZ 8488 | – | KC 176252.1 | KC 176264.1 | – | – |
| <i>Imantodes lentiferus</i> | QCAZ 9187 | – | KC 176253.1 | KC 176265.1 | – | – |
| <i>Micrurus fulvius</i> | CAS 21347 | – | EF 137413.1 | EF 137405.1 | – | – |
| <i>Micrurus fulvius</i> | YPM 14096 | – | – | – | EU 402760.1 | EU 390929.1 |
| <i>Natrix natrix</i> | MVZ 200534 | – | AY 866536.1 | AY 873713.1 | EU 402762.1 | KF 234022.1 |
| <i>Ninia atrata</i> | MHUA 14452 | – | GQ 334553.1 | GQ 334659.1 | GQ 334577.1 | GQ 334683.1 |
| <i>Oxyrhopus petolarius</i> | UTA R 46698 | – | GQ 334554.1 | GQ 334660.1 | GQ 334578.1 | GQ 334684.1 |
| <i>Pseudoleptodeira latifasciata</i> | EBUAP ENS 10549 | – | GQ 334555.1 | GQ 334661.1 | – | – |
| <i>Pseudoleptodeira latifasciata</i> | LCM 1 | – | FJ 810237.1 | FJ 810248.1 | – | – |
| <i>Pseudoleptodeira latifasciata</i> | LSUMZ 39534 | – | EF 078535.1 | EF 078583.1 | – | – |
| <i>Pseudoleptodeira latifasciata</i> | LSUMZ 39571 | EU 728579.1 | EF 078534.1 | EF 078582.1 | FJ 455222.1 | FJ 455190.1 |
| <i>Pseudoleptodeira latifasciata</i> | UTACD 1085 | – | FJ 810238.1 | FJ 810249.1 | – | – |
| <i>Pseudoleptodeira latifasciata</i> | UTACD 3717 | – | FJ 810239.1 | FJ 810250.1 | – | – |
| <i>Rhadinaea fulvivittis</i> | MVZ 231852 | – | EF 078539.1 | EF 078587.1 | GU 353246.1 | – |
| <i>Sibon nebulatus</i> | MHUA 14511 | – | GQ 334556.1 | GQ 334662.1 | GQ 334579.1 | GQ 334685.1 |
| <i>Sibon nebulatus</i> | MVZ 233298 | EU 728583.1 | – | – | – | – |
| <i>Sistrurus catenatus</i> | Moody 502 | – | AY 223610.1 | AY 223648.1 | – | GQ 334686.1 |

| | | | | | | |
|-------------------------------|------------|---|-------------|-------------|-------------|---|
| <i>Tantalophis discolor</i> | EBUAP 1853 | – | EF 078541.1 | EF 078589.1 | FJ 810226.1 | – |
| <i>Thermophis baileyi</i> | YBJ 1 | – | EU 864147.1 | EU 864149.1 | – | – |
| <i>Thermophis zhaoermii</i> | CS 1 | – | EU 864145.1 | EU 864150.1 | – | – |
| <i>Tropidodipsas sartorii</i> | KU 289806 | – | EF 078540.1 | EF 078588.1 | – | – |
