



Pós-Graduação
ZOOLOGIA
MPEG/UFPA



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

**ESTRUTURAÇÃO MORFOLÓGICA E GÊNICA DAS POPULAÇÕES DE
Corallus hortulanus (Linnaeus, 1758) (SERPENTES, BOIDAE) AO SUL DA
BACIA AMAZÔNICA, BRASIL**

MEL DE OLIVEIRA DUARTE

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-graduação em Zoologia, do Convênio Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará, como requisito para a obtenção do grau de Mestre em Zoologia.

Orientadora: Dr^a Ana Lúcia da Costa Prudente (MPEG)

Co-orientador: Dr. Felipe Gobbi Grazziotin (MZUSP)

Belém – Pará

2014

**ESTRUTURAÇÃO MORFOLÓGICA E GÊNICA DAS POPULAÇÕES DE
Corallus hortulanus (Linnaeus, 1758) (SERPENTES, BOIDAE) AO SUL DA
BACIA AMAZÔNICA, BRASIL**

MEL DE OLIVEIRA DUARTE

Orientadora: Dr^a Ana Lúcia da Costa Prudente (MPEG)

Co-orientador: Dr. Felipe Gobbi Grazziotin (MZUSP)

Belém – Pará

2014

MEL DE OLIVEIRA DUARTE

**ESTRUTURAÇÃO MORFOLÓGICA E GÊNICA DAS POPULAÇÕES DE
Corallus hortulanus (Linnaeus, 1758) (SERPENTES, BOIDAE) AO SUL DA
BACIA AMAZÔNICA, BRASIL**

Dr^a Ana Lúcia da Costa Prudente (MPEG)

Dr. Felipe Gobbi Grazziotin (MZUSP)

Epígrafe

“E aprendi que se depende sempre
De tanta, muita, diferente gente
Toda pessoa sempre é as marcas
Das lições diárias de outras tantas pessoas.”

(Gonzaguinha)

Dedicatória

Aos meus pais, meus orientadores nesta jornada.

Agradecimentos

Agradeço à minha orientadora, Dr.^a Ana Prudente, que desempenhou seu papel de orientadora com exímio cuidado, além de ter sido grande amiga e incentivadora. Obrigada pelo exemplo profissional. Por todas as sugestões, correções, debates e por todo o “você” que permeia este trabalho e a mim mesma. Obrigada pela confiança e por cada oportunidade que me deu, abrindo passagem para meu crescimento profissional e pessoal.

Ao meu co-orientador, Dr. Felipe G. Grazziotin pelas orientações, pelos incentivos e pelas oportunidades que me apresentou. Obrigada pela paciência, disponibilidade, ensinamentos, otimismo inabalável e confiança. Obrigada também pelos momentos que partilhamos chocolate, guloseimas e muitos outros momentos de gastronomia de qualidade.

À Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi pela oportunidade de cursar o Programa de Pós-graduação em Zoologia.

À Capes pela concessão da Bolsa e ao Projeto Rede de Museus pelo financiamento das viagens a outras instituições.

À turma PPGZOO 2012 pelos muitos momentos de alegria e desespero compartilhados.

Ao meu amigo e colaborador Tibis (Tibério Burlamaqui), pela imensurável cooperação! Obrigada também pela paciência, disponibilidade, bom humor, bom gosto musical, pelos sorrisinhos de olhinhos fechados e pelo jeito “simples, fácil e indolor”. Ah, e obrigada por todos os momentos de gordices. Devo a você uma confeitaria inteira de cupcakes.

Ao meu melhor amigo, companheiro e namorado, Tiago Freitas. Obrigada pelas conversas, conselhos profissionais e pessoais, madrugadas acordados e os repetitivos “falta só mais um pouco”. Obrigada por cada vez que você foi namorado, amigo, moto boy, motorista, agente de viagens, cozinheiro, dono de casa... São tantas as funções que você desempenhou neste tempo, que ousou esquecer várias delas. Muitíssimo obrigada pela ajuda e atenção com as parte técnicas e com os detalhes e obrigada pelo cuidado que você teve em dizer e sugerir. Obrigada, acima de tudo, pelo exemplo profissional

que você é! É inspirador sua dedicação à sua carreira e à carreira de tantas outras pessoas, Professor. Que esta parceria continue transformando nossas vidas e nossas carreiras.

Ao Meu Anjo da Guarda do Avesso, meu irmão Jedai Oliveira Duarte. Obrigada, irmão! Cada pedacinho do que me ensinou a ser, fez com que eu me tornasse hoje uma irmã-mais-velha-que-faz-mestrado-em-outra-cidade! Obrigada pelo bálsamo que é saber que tenho você aí, mesmo de longe; e que sempre poderei voltar ao seu quarto para morrer de rir e te ouvir cantar e tocar.

Aos meus pais, que sempre souberam e entenderam o que faço, pois em algum momento estiveram onde estou; que sempre respeitaram meu trabalho e que me incentivaram e respeitaram todas as minhas decisões. À minha mãe agradeço especialmente o amor incondicional e a parceria. Ao meu pai, agradeço o exemplo profissional, a severidade com que sempre tratou os momentos de “tarefinha” e o orgulho que sempre demonstrou. Esta vitória é para vocês, por vocês!

À Nala por ter sido amor. Por ter sido ansiolítico. Por ter sido companhia incondicional.

Aos colegas e técnicos do MZUSP e USP, pela harmoniosa e engraçada convivência e pelas colaborações. Em especial à Vivian Trevine que foi ótima anfitriã, juntamente com Thalitinha. À Roberta e Juan pelos momentos de orientações, conversas e pela paciência com os momentos mais estabados no laboratório.

Aos colegas e pesquisadores da UFRGS por me receberam tão bem e pelas sensacionais trocas de experiências profissionais e pessoais. Especialmente ao Rodrigo pela extrema simpatia e presteza, ajudando com dicas sobre as análises e sobre um bom risoto. Minha dissertação e cozinha não são mais os mesmos. E à Valentina, por ter me levado aonde eu deveria ir, e à sua família super charmosa! Obrigada por me receberem, pela gentileza, pelo carinho pelas comidas, pela lareira! Ah... a lareira!!

Aos colegas do Laboratório Multidisciplinar pela boa convivência, companheirismo, sugestões e pelos almoços. Especialmente à Joici, pelo ótimo humor e pela ajuda milagrosa com dados e interpretações.

À Antonita Santana, pela amizade, pelos momentos de bom e mau humor, pela amizade, pelos risos, pelas receitas e por ter sido esteio nos momentos mais difíceis.

Ao Bruno Almeida, um exemplo de amizade, fidelidade e companheirismo. Obrigada por todas as conversas, por todas as baladas e por gostar de todas as minhas experiências culinárias. Obrigada por sempre estar lá.

A todos os amigos e familiares que participaram direta e indiretamente da minha construção profissional e pessoal nestes últimos anos.

E agradeço à Força Superior, que está em todo lugar, mas especialmente em mim. Obrigada por me erguer e reerguer. Obrigada por ter me ajudado a chegar até esta última linha. Outras virão.

Obrigada!

ÍNDICE

Resumo	x
Abstract	xi
Lista de Figuras.....	xii
Lista de Tabelas	xv
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
1.1. Polimorfismo cromático.....	1
1.2. Rios como barreiras	3
1.3. <i>Corallus hortulanus</i> (Linnaeus, 1758).....	6
REFERÊNCIAS.....	11

Polimorfismo cromático nas populações de *Corallus hortulanus* ao sul da bacia amazônica, Brasil

Resumo	20
Abstract	21
Introdução.....	22
Material e métodos.....	23
Resultados	25
Discussão	52
Literatura citada	56

Estruturação genética das populações de *Corallus hortulanus*

Resumo	60
Abstract	61
Introdução.....	62
Material e métodos.....	64
Resultados	68
Discussão	84
Referências	89
ANEXOS	97

Resumo

Corallus hortulanus é uma espécie conhecida por apresentar grande variação no padrão de coloração e desenho, além de apresentar a maior distribuição geográfica e ecológica dentre as serpentes Neotropicais. O objetivo deste trabalho foi determinar a variação morfológica nos padrões de cor e desenho, verificar se estes padrões estão relacionados à presença dos rios amazônicos, verificar o grau de estruturação genética entre as populações de *C. hortulanus* ao longo de sua distribuição e verificar se os principais interflúvios ao sul da bacia amazônica representam populações geneticamente estruturadas. Foram analisados as cores e desenhos de 125 espécimes e geradas 103 sequências de Citb e 38 de COI. Um total de seis morfotipos foram descritos para as populações ao sul do Rio Amazonas. Verificou-se que os rios ao sul do Rio Amazonas apresentaram um padrão misto, onde Tocantins, Xingu e Madeira não influenciaram na estruturação genética, enquanto que os rios Purus e Tapajós se apresentaram como barreira geográfica para as populações de *C. hortulanus*, sendo que apenas em um caso a estruturação é encontrada em todas as análises (Purus).

Palavras-chave: morfotipo; cromatismo; estruturação geográfica; rios como barreiras;

Corallus hortulanus

Abstract

Corallus hortulanus is a species known to exhibit great variation in color pattern, as well as presenting the greatest geographical and ecological distribution among Neotropical snakes. The aim of this study was to determine the patterns of morphological variation in color and design, verify that these patterns are related to the presence of Amazonian rivers, verify the degree of genetic structure among populations of *C. hortulanus* throughout its distribution and verify that the major south interfluves of the Amazon basin represent genetically structured populations. For morphologic data were analyzed the color pattern of 125 specimens and for molecular data were generated 103 sequences of COI and 38 of C1TB. Six morphotypes were described for populations from south of the Amazon River. It was observed that the rivers of south of the Amazon River showed a mixed pattern, which Tocantins, Xingu and Madeira rivers did not influence the genetic structure, while Purus and Tapajós rivers acted as a geographical barrier for populations of *C. hortulanus*, and only in one case the genetic structure was found in all analyzes (Purus).

Keywords: morphotype; chromaticism; geographic structure; riverine barriers; *Corallus hortulanus*.

Lista de Figuras

INTRODUÇÃO GERAL

- Figura 1** - Mapa de distribuição de *Corallus hortulanus* na América do Sul (Retirado de Henderson, 1997) 7
- Figura 2** - Hipótese filogenética para *Corallus* proposta por Colston *et al.* (2013) 9
- Figura 3** - Variação do padrão de desenho e coloração e dimorfismo ontogenético de *Corallus hortulanus*, evidenciando indivíduos jovens (A e G) e indivíduos adultos (B, C, D, E, F e H). (Fotos: A-D: Sérgio M. Souza; E: Marcelo Sturaro; F: Ângelo Dourado; G-H: Thyago Freire) 10

Polimorfismo cromático nas populações de *Corallus hortulanus* ao sul da bacia amazônica, Brasil

- Figura 1** - Mapa de distribuição dos indivíduos de *Corallus hortulanus* analisados na Calha Sul e Norte do Rio Amazonas, Brasil 26
- Figura 2** - Vista dorsal geral do morfotipo 1 de *Corallus hortulanus*, evidenciado as variações no padrão de manchas dorsais em forma de losangos bem definidos (A) e losangos incompletos, com a formação de manchas triangulares (B). Escala= 10mm. 28
- Figura 3** - Padrão de desenho da cabeça do morfotipo 1 de *Corallus hortulanus*, evidenciando as manchas bem definidas em vistas dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) e as manchas não definidas em vistas dorsal (D), lateral (E) e ventral (F). Escala= 10mm 29
- Figura 4** - Padrões de desenhos do corpo do morfotipo 1 de *Corallus hortulanus* evidenciando as manchas bem definidas em vistas dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) e as manchas não definidas em vista dorsal (D), lateral (E) e ventral (F). Escala= 10mm 30
- Figura 5** - Padrões de desenho da cauda do morfotipo 1 de *Corallus hortulanus* evidenciando as manchas bem definidas em vistas dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) e as manchas não definidas em vista dorsal (D), lateral (E) e ventral (F). Escala= 10mm 31
- Figura 6** - Distribuição do morfotipo 1 de *Corallus hortulanus* ao longo da Calha Sul (em relação aos interflúvios) e Calha Norte do Rio Amazonas, Brasil 32

- Figura 7** - Morfotipo 2 de *Corallus hortulanus* representando vista geral do corpo (A); região cefálica em vista dorsal (B), lateral (C) e ventral (C); região mediana do corpo em vista dorsal (E), lateral (F) e ventral (G); região caudal em vista dorsal (H), lateral (I) e ventral (J). Escala= 10mm 34
- Figura 8** - Distribuição do morfotipo 2 de *Corallus hortulanus* ao longo da Calha Sul (em relação aos interflúvios) do Rio Amazonas, Brasil 35
- Figura 9** - Morfotipo 3 de *Corallus hortulanus* representando vista geral do corpo (A); evidenciando o padrão com ausência de manchas cefálicas em vista dorsal (B), lateral (C) e ventral (C); região mediana do corpo em vista dorsal (E), lateral (F) e ventral (G); região caudal em vista dorsal (H), lateral (I) e ventral (J). Escala= 10mm 37
- Figura 10** - Padrão de desenho da cabeça do morfotipo 3 de *Corallus hortulanus* evidenciando o padrão com as manchas bem definidas em vistas dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) e as manchas não definidas em vistas dorsal (D), lateral (E) e ventral (F). Escala= 10mm 38
- Figura 11** - Distribuição do morfotipo 3 de *Corallus hortulanus* ao longo da Calha Sul (em relação aos interflúvios) e Calha Norte do Rio Amazonas, Brasil 39
- Figura 12** - Morfotipo 4 de *Corallus hortulanus* representando vista geral do corpo (A); região cefálica em vista dorsal (B), lateral (C) e ventral (C); região mediana do corpo em vista dorsal (E), lateral (F) e ventral (G); região caudal em vista dorsal (H), lateral (I) e ventral (J). Escala= 10mm. Fotos: Marina Meireles 41
- Figura 13** - Distribuição do morfotipo 4 de *Corallus hortulanus* ao longo da Calha Sul (em relação aos interflúvios) e Calha Norte do Rio Amazonas, Brasil 42
- Figura 14** - Vista dorsal geral do morfotipo 5 de *Corallus hortulanus*, evidenciado as variações ocorrentes neste morfotipo: indivíduo apresentando o fundo com cor semelhante à cor das manchas, onde as mesmas se destacam pouco do fundo (A) e indivíduo com fundo visivelmente claro comparado às manchas escuras (B). Escala= 10mm 45
- Figura 15** - Padrão de desenho da cabeça do morfotipo 5 de *Corallus hortulanus* evidenciando a variação dentro do morfotipo: indivíduos com manchas claras e em menor quantidade em vistas dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) e indivíduos com manchas escuras e em maior quantidade em vistas dorsal (D), lateral (E) e ventral (F). Escala= 10mm 46
- Figura 16** - Padrão de desenho do corpo do morfotipo 5 de *Corallus hortulanus* evidenciando a variação dentro do morfotipo: indivíduos com manchas claras em vistas dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) e indivíduos com manchas escuras em vistas dorsal (D), lateral (E) e ventral (F). Escala= 10mm 47

Figura 17 - Padrão de desenho da cauda do morfotipo 5 de *Corallus hortulanus* evidenciando a variação dentro do morfotipo: indivíduos com manchas claras em vistas dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) e indivíduos com manchas escuras em vistas dorsal (D), lateral (E) e ventral (F). Escala= 10mm 48

Figura 18 - Distribuição do morfotipo 5 de *Corallus hortulanus* ao longo da Calha Sul (em relação aos interflúvios) e Calha Norte do Rio Amazonas, Brasil 49

Figura 19 - Morfotipo 6 de *Corallus hortulanus* representando vista geral do corpo (A); região cefálica em vista dorsal (B), lateral (C) e ventral (C); região mediana do corpo em vista dorsal (E), lateral (F) e ventral (G); região caudal em vista dorsal (H), lateral (I) e ventral (J). Escala= 10mm 50

Figura 20 - Distribuição do morfotipo 6 de *Corallus hortulanus* ao longo da Calha Sul (em relação aos interflúvios) e Calha Norte do Rio Amazonas, Brasil 51

Figura 21 - Mapa representando as proporções dos morfotipos por interflúvios da Calha Sul e na Calha Norte. Legenda: Azul – morfotipo 1; Vermelho – morfotipo 2; Verde – morfotipo 3; Roxo – morfotipo 4; Laranja – morfotipo 5; Amarelo – morfotipo 6 52

Estruturação genética das populações de *Corallus hortulanus*

Figura 1 - Mapa de distribuição dos indivíduos de *Corallus hortulanus* analisados na Calha Sul e Norte do Rio Amazonas, Brasil 68

Figura 2 - Filogenia construída à partir do gene *Citb* para as populações de *Corallus hortulanus* com base em Inferência Bayesiana (1º apoio – Beast; 2º apoio - Mr. Bayes) e Máxima Verossimilhança (3º apoio). Apenas os apoios moderadamente ou bem apoiados estatisticamente foram mostrados. No detalhe o mapa com cores correspondentes aos clados mostrando a distribuição dos mesmos 72

Figura 3 - Cronograma estimado pelo programa Beast com as sequencias de *Citb* de *Corallus hortulanus* 74

Figura 4 - Rede de haplótipos construída com todas as sequencias de *Citb* geradas para as populações de *Corallus hortulanus* definidas com base nas grandes divisões físicas/ecológicas da distribuição da espécie (CDT). Rosa = Calha Norte; Azul = Calha Sul; Verde = Central; Laranja = Sudeste; Preto= Nordeste 76

Figura 5 - Rede de haplótipos construída apenas com as sequencias de *Citb* geradas para as populações de *Corallus hortulanus* definidas com base nos interflúvios da calha sul do Rio Amazonas (CCS). Verde-claro = Leste do Tocantins; Verde-escuro = Tocantins/Xingu; Azul = Xingu/Tapajós; Roxo = Tapajós/Madeira; Rosa = Madeira/Purus; e Amarelo = Purus/Juruá 78

Lista de Tabelas

Polimorfismo cromático nas populações de *Corallus hortulanus* ao sul da bacia amazônica, Brasil

Tabela 1 - Proporção sexual de *Corallus hortulanus* para os morfotipos descritos 25

Tabela 2 - Distribuição dos morfotipos de *Corallus hortulanus* presentes nos interflúvios da Calha Sul do Rio Amazonas, Brasil 31

Estruturação genética das populações de *Corallus hortulanus*

Tabela 1 - Sequências e referências dos iniciadores utilizados 64

Tabela 2 - Valores de F_{SC} , F_{ST} e F_{CT} encontrado pelo SAMOVA para cada k 75

Tabela 3 – Estatísticas sumárias e testes de neutralidade para as populações de *Corallus hortulanus* definidas com base nas grandes divisões físicas/ecológicas da distribuição da espécie (CDT) 78

Tabela 4 - Índices de diversidade genética (%) para o gene do Citocromo b para as populações de *C. hortulanus* definidas com base nas grandes divisões físicas/ecológicas da distribuição da espécie (CDT) 79

Tabela 5 - Valores de F_{ST} par a par utilizando o marcador Citb, onde as populações de *Corallus hortulanus* definidas com base nos interflúvios da calha sul do Rio Amazonas (CCS) 80

Tabela 6 – Estatísticas sumárias para as populações de *Corallus hortulanus* definidas com base nos interflúvios da calha sul do Rio Amazonas (CCS) 81

Tabela 7 - Índices de diversidade genética (%) para o gene do Citocromo b para as populações de *C. hortulanus* definidas com base nos interflúvios da calha sul do Rio Amazonas (CCS) 82

Tabela 8 - Valores de F_{ST} par a par utilizando o marcador Citb, onde as populações de *Corallus hortulanus* foram definidas com base na ausência de estruturação ao Leste do Rio Tapajós 83

Tabela 9 – Estatísticas sumárias para as populações de *C. hortulanus* definidas com base na ausência de estruturação ao Leste do Rio Madeira 83

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1. Polimorfismo cromático

Polimorfismo foi definido por Ford (1940) como ocorrência de duas ou mais formas de uma espécie no mesmo *habitat*, em uma proporção que a forma mais rara não pode ser explicada por mutação recorrente. Posteriormente, Huxley (1955) definiu polimorfismo como a coexistência de duas ou mais formas nitidamente distintas e geneticamente determinadas em uma população híbrida, onde a forma menos abundante está presente em número tão grande que não pode ser explicado unicamente pela mutação recorrente. Wiens (1999) afirmou que polimorfismo é a variação independente de ontogenia e sexo, ao menos parcialmente, dentro da espécie e presumiu que esta variação tem base genética e hereditária, perceptível em caracteres discretos ou qualitativos.

Thorpe (1987) descreveu várias formas pelas quais a ocorrência de cores alternativas pode influenciar no sucesso ecológico e na dinâmica evolutiva de populações e espécies polimórficas. Além disso, diversos trabalhos corroboram a ideia de que o polimorfismo está relacionado a diferentes variáveis, tais como comportamento, termorregulação, metabolismo, interações com meio ambiente, interações predador-presa através de mimetismo, aposematismo e camuflagem, maior ocupação do *habitat*, além de indicar resiliência/idade da espécie (Forsman e Berg, 2008; Terribile *et al.*, 2009; Farallo e Forstner, 2012; Pizzatto e Dubey, 2012)

O estudo do polimorfismo no padrão de cor dos animais é utilizado há anos para testar e elaborar hipóteses sobre a biologia evolutiva das espécies (Poulton, 1890; Cott, 1940; Ford, 1945; Smith e Skúlason, 1996; Galeotti *et al.*, 2003; Roulin e Wink, 2004; Forsman *et al.*, 2008; Thorpe 1987; Farallo e Forstner, 2012).

Ao longo dos anos, a condição polimórfica tem sido relatada em todos os grupos de vertebrados (Ehlinger e Wilson, 1988; Meyer, 1989; Kark *et al.*, 1997; Wiens, 1999; Hoffman e Blouin 2000; Galeotti *et al.*, 2003; Hoekstra *et al.* 2004, Hulseley *et al.*, 2005; Martin e Pfennig, 2010; Farallo e Forstner, 2012). Para serpentes diversos estudos constataram a variação morfológica e descreveram polimorfismo no padrão de cor e/ou desenho (King, 1987; Kark *et al.*, 1997; Kakazu *et al.*, 2010; Farallo e Forstner, 2012; Pizzatto e Dubey, 2012).

Entre os Boidae, *Corallus hortulanus* é uma espécie conhecida por apresentar grande variação no padrão de coloração e desenho, além de dimorfismo ontogenético (Cunha e Nascimento, 1993; Henderson, 1997). Esta grande variação na coloração levou alguns autores a descrever espécies com base apenas no padrão de cor (Henderson, 1997).

Henderson (1997), revisando o complexo *C. hortulanus*, organizou a variação cromática em duas classes: na primeira a cor foi dividida em três categorias: 1) *taupe* (incluindo tons de cinza e muitos de marrom), 2) marrom-amarelado (incluindo o amarelo, bege, cáqui, e ainda outros tons de marrom) e 3) laranja; e na segunda classe o padrão dorsal de desenho ou elemento principal foi dividido em oito categorias segundo sua forma: 1) elipse (orientada dorsoventralmente e geralmente com a porção dorsal mais larga do que a porção ventral), 2) losango, 3) ampulheta (geralmente com ângulos agudos, em vez de curvas suaves) 4), pá (com a forma de pá orientada dorsalmente, com ângulos suaves ou agudos), 5) borda dorsal livre afiada com preto ou marrom escuro, 6) manchas (pequenas manchas 1-2 escamas de largura e ocorrendo apenas em exemplares com uma cor de fundo dorsal amarelo), 7) sem padrão e 8) “outra”, correspondendo a qualquer padrão que não se encaixava nos padrões anteriores ou era extremamente raro na amostra.

Especificamente para *C. hortulanus*, Henderson (1997) descreveu para adultos de *C. hortulanus* o padrão de desenho dorsal com cor do fundo variável (amarelo, cinza, bege, marrom, rosa ou avermelhada) sendo a cor taupe predominante (71,5% da amostra) e os tons de amarelo-amarronzado menos comum (19,1% da amostra); e o elemento principal do padrão dorsal em forma de elipse orientada no sentido dorsoventral, com a extremidade dorsal mais larga que a extremidade ventral. Segundo Henderson (1997), essa variação fenotípica pode ser explicada por um conjunto de fatores ambientais, tais como comportamento e/ou taxa de fluxo gênico entre as populações. Em relação ao dimorfismo ontogenético, o autor afirmou que a maior diferença entre juvenis e adultos de *C. hortulanus* está na substituição das cores rosa, rosa claro, laranja claro, ou salmão dos jovens pela coloração esbranquiçada no adulto. Esta espécie também é conhecida por sua ampla distribuição, apresentando a maior distribuição geográfica e ecológica entre as serpentes Neotropicais (Henderson, 1997).

1.2. Rios como barreiras

Na busca por uma resposta para a alta biodiversidade característica da Amazônia, diversos autores elaboraram hipóteses evolutivas que explicam a grande riqueza de espécies neste bioma (Wallace, 1852; Haffer, 1969; Vanzolini, 1970; Quijadas-Mascareñas *et al.*, 2007).

Na hipótese evolutiva proposta por Wallace (1852), com base na distribuição de primatas, os rios atuariam como barreiras para dispersão dos grupos. Baseando-se nestas barreiras, o autor dividiu a Amazônia em quatro “distritos”: Guiana, Equador, Peru e Brasil. Desde então, vários pesquisadores que trabalharam com grupos de vertebrados tem sustentado esta hipótese, por vezes elaborando novas interpretações dos dados obtidos enfatizando o papel dos rios amazônicos como barreiras e na formação de áreas

de endemismo (Haffer, 1969; Bates, 2001; Lovejoy *et al.*, 1998; Nores, 2004; Aleixo, 2004; Vallinoto *et al.*, 2006; Ávila-Pires *et al.*, 2009; Díaz-Muñoz, 2012; McCartney-Melstad *et al.*, 2012).

Segundo Aleixo (2004), os grandes rios amazônicos impedem ou reduzem significativamente o fluxo gênico entre populações de aves que ocupam margens opostas dos rios, levando a uma possível especiação dos grupos. A formação destes grandes rios, devido à elevação do Andes, teria fragmentado as populações, ocasionando diferenciações por alopatria (Aleixo, 2004).

Diferenças regionais em relação à composição e/ou à riqueza de espécies têm sido frequentemente relatadas para a herpetofauna amazônica. Silva e Sites (1995), estudando a diversidade de squamatas das Américas Central e Sul, afirmaram existir uma diferença significativa na composição faunística de lagartos e serpentes das porções oriental e ocidental da Amazônia. Ademais, na porção oriental observa-se diferença entre as localidades situadas ao norte e ao sul do rio Amazonas. Em conformidade ao que já havia sido relatado, Ávila-Pires *et al.* (2009), analisando a fauna de squamatas da Amazônia meridional, observaram que as localidades situadas entre os rios Xingu e Madeira apresentaram menores riquezas de espécies, enquanto que as maiores riquezas foram registradas nas localidades entre os rios Madeira e Purus. Além disso, foi observada uma diferenciação entre a fauna de lagartos da Amazônia Ocidental e Oriental, conforme já havia sido relatado para primatas (Silva e Oren, 1996) e anfíbios (Ron, 2000).

Entre as serpentes, Henderson *et al.* (2009) observaram que o padrão de distribuição de duas espécies de *Corallus* estaria associado à presença dos rios Amazonas e Negro, estando *C. caninus* (Linnaeus, 1758) presente na Calha Norte do Rio Amazonas e oeste do Rio Negro e *C. batesii* (Gray, 1860) restrita a Calha Sul do

Rio Amazonas e leste do Rio Negro. A disjunção de pares de espécies associada ao Rio Amazonas atuando como barreira foi verificada por Prudente e Passos (2010) para duas espécies de *Atractus* (*A. zidoki* e *A. hoogmoedi*), e por Silva (2010) para duas novas espécies relacionadas a *Typhlops reticulatus*.

Em contrapartida, alguns estudos com mamíferos e anfíbios demonstraram que os rios não representariam barreiras ou apresentariam pouca influência no padrão de distribuição dos grupos (Lugon-Moulin *et al.*, 1999; Gascon *et al.*, 2000; Symula *et al.*, 2003). Ademais, existem evidências que grandes rios possam não representar barreiras efetivas para a dispersão de répteis, mesmo para espécies fossoriais. Maschio (2008) registrou indivíduos de *Amphisbaena alba* Linnaeus, 1758 e *A. amazonica* Vanzolini, 1951 nadando distantes das margens na Baía de Caxiuanã, na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil e sugeriram que os rios não representariam uma barreira efetiva para a dispersão destas espécies fossoriais.

Os termos *dispersão* e *migração* podem causar confusão, uma vez que têm sido utilizados com sentidos diferentes segundo diferentes áreas da biologia comparada: a genética clássica usa migração para definir o movimento de indivíduos de uma população genética para outra; na ecologia, esta troca é geralmente referida como dispersão e a migração é o movimento de indivíduos durante a sua vida de uma região geográfica para outra (Allendorf e Luikart, 2007). Segundo Hartl e Clark (1997), migração “refere-se ao movimento de organismos entre subpopulações, ou seja, equivale a uma “cola” genética que mantém as subpopulações geneticamente juntas e define um limite para o quanto a divergência genética pode ter um lugar”. De acordo com Felsenstein (2011), os cálculos de migração demonstraram que as frequências compreendem a base da herança gênica de uma população, e não os genótipos individuais. O autor ressaltou ainda que muitas vezes o termo migração tem sido usado

como sinônimo de fluxo gênico e o que se movimenta não são indivíduos ou genótipos, e sim os genes. Mais recentemente, Middleton *et al.* (2013) definiram migração como um mecanismo utilizado pelos animais para exploração de diferentes gradientes geográficos e fuga de predadores, além de ser um mecanismo de busca de recursos alimentares e reprodução (Winne *et al.*, 2006).

1.3. *Corallus hortulanus* (Linnaeus, 1758)

Os Boidae são caracterizados por apresentar dentição áglifa e compartilham características osteológicas cranianas específicas como duas artérias carótidas, pré-maxilares com processos ascendentes, maxilares orientados longitudinalmente com dentes sólidos e crista supraoccipital fortemente desenvolvida, além da presença de um processo coronoide na mandíbula (Kluge 1991; Zug *et al.*, 2001). Vestígios de membros posteriores aparecem externamente como esporões cloacais e vestígios pélvicos ocorrem na musculatura do tronco. A maioria dos boídeos apresenta receptores térmicos nas escamas labiais, que captam a radiação infravermelha (Zug *et al.*, 2001).

A família Boidae é composta pelo agrupamento das subfamílias Erycinae, Pythoninae e Boinae. Esta última composta pelos gêneros *Boa*, *Candoia*, *Epicrates*, *Eunectes* e *Corallus* (Kluge, 1991; Lee e Scanlon, 2002).

Segundo Henderson (1997), em *Corallus* são reconhecidas nove espécies nominais: *C. batesii* (Gray, 1860), *C. blombergi* (Rendahl e Vestergren, 1941), *C. cookii* Gray 1842, *C. grenadensis* (Barbour, 1914), *C. ruschenbergerii* (Cope, 1876), *C. annulatus* (Cope, 1876), *C. caninus* (Linnaeus, 1758), *C. cropanii* (Hoge, 1954) e *C. hortulanus*. Com exceção de *C. cropanii*, as espécies de *Corallus* são facilmente distinguíveis das demais Boinae pela presença de corpo lateralmente comprimido, cabeça robusta, pescoço fino e proeminentes fossetas labiais (Henderson, 1997). Essas

espécies apresentam porte médio, olhos ressaltados, pupilas verticais e não são peçonhentas (Freitas, 2003).

As espécies de *Corallus* ocorrem desde o norte da América Central até a região sudeste do Brasil, ao sul do Trópico de Capricórnio, ilhas oceânicas – São Vicente e Banco de Granada – e ilhas continentais do Panamá, Brasil e Venezuela (Henderson, 1997). De acordo com Henderson (1997), *C. hortulanus*, *C. caninus* e *C. batesii* apresentam-se amplamente distribuídas na região Amazônica, enquanto que as demais espécies apresentam distribuições consideradas restritas e periféricas.

Corallus hortulanus é a espécie mais amplamente distribuída entre os seus congêneres e apresenta a maior gama geográfica e ecológica dentre todas as serpentes neotropicais. Está presente nas florestas Amazônicas das Guianas, sudeste da Colômbia, sudeste da Venezuela, Equador, Peru, Bolívia e Brasil (Henderson, 1997). No Brasil também pode ser encontrada no Cerrado, Caatinga (Henderson *et al.*, 1995; Rodrigues, 1996) e Mata Atlântica (Cunha e Nascimento, 1993; Henderson *et al.*, 1995) (Figura 1).

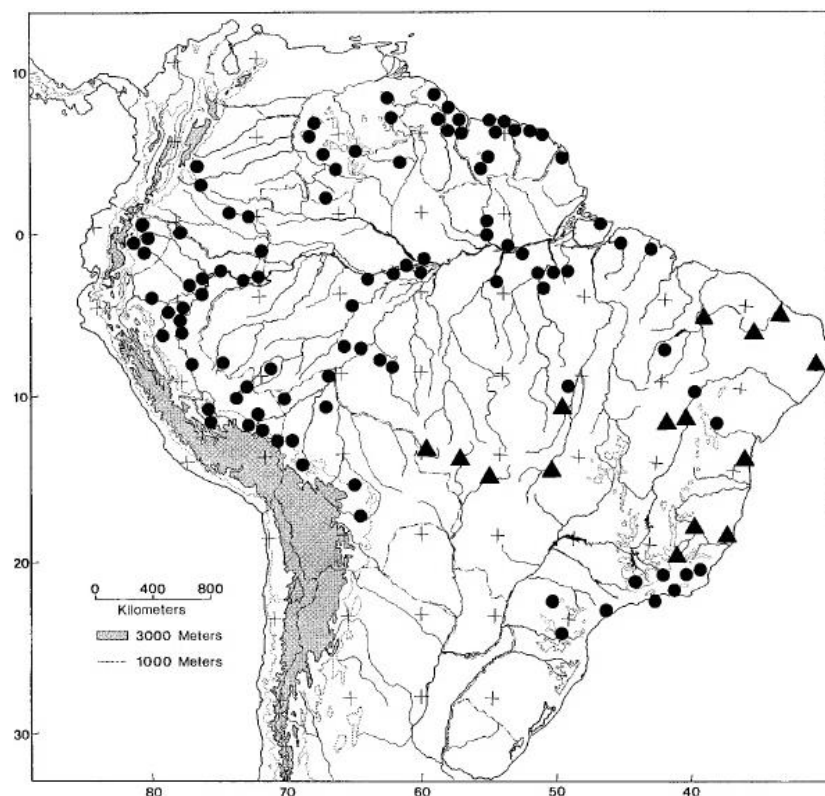


Figura 1 - Mapa de distribuição de *Corallus hortulanus* na América do Sul (Retirado de Henderson, 1997).

Henderson e Hedges (1995) utilizando o gene mitocondrial Citocromo b, propuseram uma hipótese filogenética para *C. hortulanus*, considerando válidas as subespécies *C. h. hortulanus*, presente nas Guianas, Grenada, São Vicente, Peru e Brasil e *C. h. cooki*, presente no Panamá e Trinidad.

Posteriormente, Henderson (1997) reconheceu quatro espécies plenas no complexo *C. hortulanus*. Segundo o autor *C. hortulanus* ocorre nas Guianas ao longo da Amazônia até o Brasil; *C. ruschenbergerii* ao sul da Costa Rica, Panamá e ilhas associadas, norte da Colômbia, norte da Venezuela, incluindo Ilha Margarita e Trinidad e Tobago; *C. cooki* em São Vicente; e *C. grenadensis* em Grenada. *Corallus hortulanus* distingue-se das demais espécies do complexo por apresentar elevadas contagens dos caracteres merísticos, como: maior número de fileiras de escamas dorsais, 105-137 escamas subcaudais, 5-14 escamas entre as supraoculares, 0-9 escamas infraloreais, 8-17 escamas cirum-orbitais e o principal elemento no padrão dorsal é o elíptico (Henderson, 1997).

Colston *et al.* (2013), trabalhando com a sistemática molecular e a biogeografia histórica de *Corallus*, concluíram que *C. granadensis* e *C. cookii* são linhagens irmãs com pequena divergência mitocondrial, situadas dentro de *C. hortulanus*. Este resultado sugere que o reconhecimento das duas espécies é questionável ou ainda que *C. hortulanus* é composta por um complexo de espécies crípticas (Figura 2).

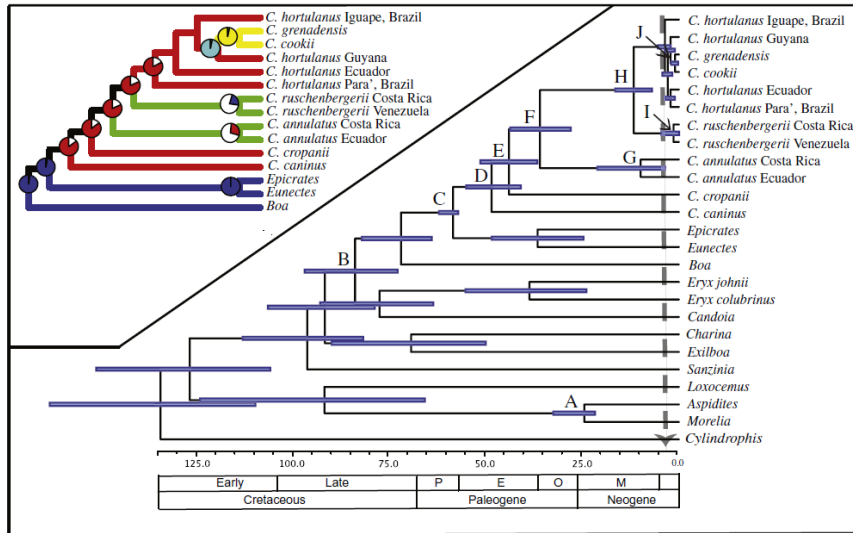


Figura 2 - Hipótese filogenética para *Corallus* proposta por Colston *et al.* (2013).

Corallus hortulanus apresenta uma grande variação no padrão de coloração e desenho (Figura 3) (Cunha e Nascimento, 1993; Henderson, 1997). Além do seu grande dimorfismo ontogenético, indivíduos de uma mesma ninhada podem apresentar cores e desenhos diferentes (Freitas, 2003).



Figura 3 - Variação do padrão de desenho e coloração e dimorfismo ontogenético de *Corallus hortulanus*, evidenciando indivíduos jovens (A e G) e indivíduos adultos (B, C, D, E, F e H). (Fotos: A-D: Sérgio M. Souza; E: Marcelo Sturaro; F: Ângelo Dourado; G-H: Thyago Freire).

Considerando que não existem trabalhos investigando o relacionamento dos rios amazônicos com a estruturação morfológica e gênica das populações de *Corallus hortulanus*, este trabalho almejou investigar a variação morfológica e genética de *C. hortulanus* ao longo de sua distribuição. Desta maneira, o trabalho foi organizado em dois capítulos, sendo cada um deles formatado de acordo com as normas de publicação das revistas científicas escolhidas para a sua submissão na forma de artigos. O primeiro capítulo intitulado “**Polimorfismo cromático nas populações de *Corallus hortulanus* ao sul da bacia amazônica**” será submetido à revista Zootaxa e teve o objetivo de descrever a variação cromática das populações de *C. hortulanus* ao sul do Rio Amazonas e verificar a distribuição desta variação, considerando os principais interflúvios desta região. O segundo capítulo intitulado “**Estruturação gênica das populações de *Corallus hortulanus***” será submetido à revista Molecular Phylogenetics and Evolution e teve como objetivo analisar a variação molecular entre as populações de *C. hortulanus* presentes nos principais interflúvios ao sul da bacia Amazônica e compará-la com outras populações.

REFERÊNCIAS

- Aleixo, A., 2004. Historical diversification of a “terra-firme” forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. **Evolution**, 58(6): 1303–1317. <http://dx.doi.org/10.1554/03-158>
- Allendorf, F.W. & Luikart G. 2007. **Conservation and the genetics of populations**. Malden: Blackwell Publishing. 642p.
- Ávila-Pires, T.C.S., Vitt, L.J., Sartorius, S.S. & Zani, P.A. 2009. Squamata (Reptilia) from four sites in southern Amazonia, with a biogeographic analysis of Amazonian

- lizards. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, Ciências Naturais, 4(2): 99–118.
- Bates, J.M. 2001. Avian diversification in Amazonia: evidence for historical complexity and a vicariance model for a basic pattern of diversification. In: Viera, I., Díncão, M.A., Silva, J.M.C. & Oren, E.D. (Orgs.). **Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia**, 119-138p. Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi. 421p.
- Colston T.J., Graziotin, F.G., Shepard, D.B., Vitt, L.J., Colli, G.R., Henderson, R.W., Hedges, S.B., Bonatto, S., Zaher, H., Noonan, B.P. & Burbrink, F.T. 2013. Molecular systematics and historical biogeography of tree boas (*Corallus* spp.). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 66(3): 953–959. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2012.11.027>
- Cott, H. B. 1940. **Adaptive coloration in animals**. London: Methuen and Company. 508p.
- 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.
- Díaz-Muñoz, S.L. 2012. Role of recent and old riverine barriers in fine-scale population genetic structure of Geoffroy's tamarin (*Saguinus geoffroyi*) in the Panama Canal watershed. **Ecology and Evolution**, 2(2): 298–309. <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.79>
- Ehlinger, T.J. & Wilson, J.S. 1988. Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. 85: 1878–1882. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.85.6.1878>
- Farallo, V.R. & Forstner, M.R.J. 2012. Predation and the Maintenance of Color Polymorphism in a Habitat Specialist Squamate. **PLoS ONE**, 7(1). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0030316>
- Felsenstein, J. 2011. **Theoretical Evolutionary Genetics**. Washington: Department of Genome Sciences and Department of Biology, University of Washington. 472p.
- Ford, E. B. 1945. Polymorphism. **Biological Review**, 20: 73–88.

- Ford, E.B. 1940. Polymorphism and taxonomy. In: Huxley, J. (Ed.). **The New Systematics**, pp. 493–528. London: Oxford University Press. 583p.
- Forsman, A. & Berg, V.A. 2008. Associations of variable coloration with niche breadth and conservation status among australian reptiles. **Ecology**, 89(5): 1201–1207. <http://dx.doi.org/10.1890/07-1670.1>
- Forsman, A., Ahnesjö, J., Caesar, S. & Karlsson, M. 2008. A model of ecological and evolutionary consequences of color polymorphism. **Ecology**, 89(1): 34–40. <http://dx.doi.org/10.1890/07-0572.1>
- Freitas, M.A. 2003. **Serpentes Brasileiras**. Salvador: Malha-de-sapo Publicações e Consultoria Ambiental/Proquigel/CIA. 160p.
- Galeotti, P., Paleotti, P., Rubolini, D., Dunn, P.O. & Fasola, M. 2003. Colour polymorphism in birds: causes and functions. **Journal of Evolutionary Biology**, 16: 635–646. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00569.x>
- Gascon, C., Malcolm, J.R., Patton, J.L., da Silva, M.N.F., Bogart, J.P., Loughheed, S.C., Peres, C.A., Neckel, S. & Boag, P.T., 2000. Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 97(25): 13672–13677. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.230136397>
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. **Science**, 165(3889): 131–137.
- Hartl, D.L. & Clark, A.G. 1997. **Principles of Population Genetics**. 3rd edition. Sunderland: Sinauer Associates. 542p.
- Henderson, R.H., Hedges, S.B. 1995. Origin of west Idian populations of the geographically widespread Boa *Corallus enydris* inferred from mitochondrial DNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 4(1): 88–92.
- Henderson, R.W. 1997. A Taxonomic Review of the *Corallus hortulanus* Complex of Neotropical Tree Boas. **Caribbean Journal of Science**, 3-4(33): 198–221.
- Henderson, R.W., Passos, P. & Feitosa, D. 2009. Geographic variation in the Emerald Treeboa, *Corallus caninus* (Squamata: Boidae). **Copeia**, 2009(3): 572–582. <http://dx.doi.org/10.1643/CH-08-190>

- Henderson, T., Waller, P., Micucci, G., Puerto, & Bourgeois, R.W. 1995. Ecological correlates and patterns in the distribution of Neotropical boines (Serpentes: Boidae): a preliminary assessment. **Herpetology Natural History**, 3(1): 15–27.
- Hoekstra, H.E., Drumm, K.E. & Nachman, M.W. 2004. Ecological genetics of adaptive color polymorphism in pocket mice: geographic variation in selected and neutral genes. **Evolution**, 58(6): 1329–1341.
- Hoffman, E.A. & Blouin, M.S. 2000. A review of colour and pattern polymorphisms in anurans. **Biological Journal of the Linnean Society**, 70: 633–665. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb00221.x>
- Hulseay, C.D., Hendrickson, D.A. & León, F.J.G. 2005. Trophic morphology, feeding performance and prey use in the polymorphic fish *Herichthys minckleyi*. **Evolutionary Ecology Research**, 7(2): 303–324.
- Huxley, J. 1955. Morphism in birds. **Acta Congressus Internationalis Ornithologici**, 11: 309–328.
- Kakazu, S., Toledo, L.F. & Haddad, C.F.B. 2010. Color polymorphism in *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae): a defensive strategy against predators? **Herpetology Notes**, 3: 69–72.
- Kark, S., Warburg, I. & Werner, Y.L. 1997. Polymorphism in the snake *Psammophis schokari* on both sides of the desert edge in Israel and Sinai. **Journal of Arid Environments**, 37: 513–527.
- King, R.B. 1987. Collor Pattern Polymorphism in the lake Erie Water Snake, *Nerodia sipedon insularum*. **Evolution**, 41(2): 241–251.
- Kluge, A.G. 1991. Boine snake phylogeny and research cycles. **Miscellaneous Publications Museum of Zoology**, University of Michigan, 178: 1–58.
- Lee, M.S.Y. & Scanlon, J.D. 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. **Biological Reviews**, 77: 333–401. <http://dx.doi.org/10.1017/S1464793102005924>

- Lovejoy, N.R., Bermingham, E. & Martin, A.P. 1998. Marine incursions into South America. **Nature**, 396: 421–422. <http://dx.doi.org/10.1038/24757>
- Lugon-Moulin, N., Brunner, H., Balloux, F. Hausser, J. & Goudet, J. 1999. Do riverine barriers, history or introgression shape the genetic structuring of a common shrew (*Sorex araneus*) population? **Heredity**, 83: 155–161. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2540.1999.00567.x>
- Martin, R.A. & Pfennig, D.W. 2010. Maternal Investment Influences Expression of Resource Polymorphism in Amphibians: Implications for the Evolution of Novel Resource-Use Phenotypes. **PLoS ONE**, 5(2): e9117. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0009117>
- Maschio, G.F. 2008. **História Natural e Ecologia das Serpentes da Floresta Nacional de Caxiuanã**, Melgaço/Portel, Pará, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi, 213p.
- McCartney-Melstad E., Waller, T., Micucci, P.A., Barros, M. & Draque, J. 2012. Population Structure and Gene Flow of the Yellow Anaconda (*Eunectes notaeus*) in Northern Argentina. **PLoS ONE**, 7(5). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0037473>
- Meyer, A. 1989. Cost of morphological specialization: feeding performance of the two morphs in the trophically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*. **Oecologia**, 80(3): 431–436. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00379047>
- Middleton, A.D., Kauffman, M.J., McWhirter, D.E., Cook, J.G., Cook, R.C., Nelson, A.A., Jimenez, M.D. & Klaver, R.W. 2013. Animal migration amid shifting patterns of phenology and predation: lessons from a Yellowstone elk herd. **Ecology**, 94(6): 1245–1256.
- 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. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-882X.2004.00076.x>

- Pizzatto, L. & Dubey, S. 2012. Colour-polymorphic snake species are older. **Biological Journal of the Linnean Society**, 107(1): 210–218. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01936.x>
- Poulton, E.B. 1890. The colours of animals. Kegan, Paul, Trench, Trübner, London.
- Prudente, A.L.C. & Passos, P. 2010. New Cryptic Species of *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae) from Brazilian Amazonia. **Copeia**, 2010(3): 397–404. <http://dx.doi.org/10.1643/CH-08-193>
- Quijada-Mascareñas, J.A., Ferguson, J.E., Pook, C.P., Salomão, M.D.G., Thorpe R.S. & Wüster, W. 2007. Phylogeographic patterns of trans-Amazonian vicariants and Amazonian biogeography: the Neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus* complex) as an example. **Journal of Biogeography**, 34(8): 1296–1312. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01707.x>
- Rodrigues, M.T. 1996. Lizards, snakes and amphisbaenians from the Quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. **Journal of Herpetology**, 30: 513–523.
- Ron, S.R. 2000. Biogeographic area relationship of lowland neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. **Biological Journal of the Linnean Society**, 71(3): 379–402. <http://dx.doi.org/10.1006/bijl.2000.0446>
- Roulin, A. & Wink, M. 2004. Predator–prey relationships and the evolution of colour polymorphism: a comparative analysis in diurnal raptors. **Biological Journal of the Linnean Society**, 81: 565–578. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00308.x>
- Silva, A.A.A. 2010. **Variação morfológica e molecular de *Typhlops reticulatus***. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi, 122p.
- Silva, J.M.C. & Oren, D.C. 1996. Application of parsimony analysis of endemism (PAE) in Amazon biogeography: an example with primates. **Biological Journal of the Linnean Society**, 59: 427–437.

- Silva, N.J. & Sites, J.W. 1995. Patterns of diversity of neotropical squamate reptile species with emphasis on the Brazilian Amazon and the conservation potential of indigenous reserves. **Conservation Biology**, 9(4): 873–901.
- Smith, T.B. & Skúlason, S. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 27: 111–133. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.111>
- Symula, R., Schulte, R. & Summers, K. 2003. Molecular systematics and phylogeography of Amazonian poison frogs of the genus *Dendrobates*. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 26(3): 452–475. [http://dx.doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00367-6](http://dx.doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00367-6)
- Terribile, L.C., Olalla-Tárraga, M.A., Diniz-Filho, J.A.F. & Rodríguez, M.A. 2009. Ecological and evolutionary components of body size: geographic variation of venomous snakes at the global scale. **Biological Journal of the Linnean Society**, 98: 94–109.
- Thorpe, J.E. 1987. Smolting versus residency: developmental conflict in salmonids. **American Fisheries Society Symposium**, 1: 244–52.
- Vallinoto, M., Araripe, J., Rego, P.S., Tagliaro, C.H., Sampaio, I. & Schneider, H. 2006. Tocantins river as an effective barrier to gene flow in *Saguinus niger* populations. **Genetics and Molecular Biology**, 29(2): 215–219. <http://dx.doi.org/10.1590/S1415-47572006000200005>
- Vanzolini, P.E. 1970. **Zoologia sistemática, geografia e origem das espécies**. Instituto de Geografia da USP. São Paulo. 56p.
- Wallace, A.R. 1852. On the monkeys of the Amazon. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 20: 107–110.
- Wiens, J.J. 1999. Polymorphism in systematics and comparative biology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**. 30: 327–362. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.30.1.327>

Winne, C.T., Willson, J.D. & Gibbons, J.W. 2006. Income breeding allows an aquatic snake *Seminatrix pygaea* to reproduce normally following prolonged drought-induced aestivation. **Journal of Animal Ecology**, 75: 1352–1360.

Zug, G.R., Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. 2001. **Herpetology**: an introductory biology of amphibians and reptiles. San Diego: Academic Press. 630p.

[Artigo a ser submetido para revista Zootaxa*]

Polimorfismo cromático nas populações de *Corallus hortulanus* ao sul da bacia amazônica, Brasil (Serpentes: Boidae)

MEL DE OLIVEIRA DUARTE¹, ANA LÚCIA DA COSTA PRUDENTE² e FELIPE GOBBI GRAZZIOTIN

¹ Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Universidade Federal do Pará / Museu Paraense Emílio Goeldi-MPEG/UFPa. Avenida Perimetral, 1901. Caixa Postal 399, Terra Firme, Belém, Pará, CEP 66017-970, Brasil.

² Museu Paraense Emílio Goeldi, Departamento de Zoologia, Laboratório de Herpetologia. Avenida Perimetral, 1901. Caixa Postal 399, Terra Firme, Belém, Pará, CEP 66017-970, Brasil.

³ Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – Laboratório de Herpetologia – Avenida Nazaré 481 – Ipiranga CEP: 04263-000 São Paulo – SP.

* para facilitar a leitura, as figuras foram incluídas no texto.

Resumo

Corallus hortulanus apresenta grande polimorfismo cromático, além da maior distribuição geográfica dentre as serpentes Neotropicais. O objetivo deste trabalho foi descrever a variação cromática das populações de *C. hortulanus* na Calha Sul do Rio Amazonas e verificar se existe correlação entre a distribuição geográfica e os morfotipos descritos. Foram analisados 125 espécimes da Calha Sul, além de 13 espécimes da Calha Norte e 13 espécimes de outros estados do Brasil. Os dados foram organizados em dois conjuntos de caracteres: a cor e o padrão de desenho. Foram descritos seis morfotipos para a espécie, sendo marrom-acinzentada a cor mais comum e o losango alongado o desenho mais frequente. Dois morfotipos apresentaram uma tendência de estruturação na Calha Sul, estando relacionados aos rios Madeira e Juruá, embora deva ser considerado o pequeno número amostral destes morfotipos. A comparação com populações da Calha Norte do Rio Amazonas e de outros estados brasileiros, mostrou que os morfotipos não estão restritos à Calha Sul, indicando duas hipóteses: 1) existe fluxo gênico entre as populações, independentemente da distância geográfica e das barreiras naturais; 2) o padrão de cor e desenho, provavelmente, seja uma resposta fenotípica às pressões nos diferentes ambientes ocupados pela espécie.

Palavras-chave: morfotipo; cromatismo; estruturação geográfica; rios como barreiras.

Abstract

Corallus hortulanus presents great chromatic polymorphism, and the largest geographical distribution among Neotropical snakes. The aim of this study was to describe the chromatic variation of populations of *C. hortulanus* from south of the Amazon River and verify the correlation between the geographical distribution and the morphotypes described. Were analyzed 125 specimens from south of the Amazon River, 13 from north of the Amazon River and 13 from other Brazilian states. Data were organized into two sets of characters: the color and design patterns. Six morphotypes were described, and the most common was the gray-brown color and the elongated lozenge design. Two morphotypes showed a structuring tendency in south of the Amazon River, which were related to Madeira and Jurua, despite their reduced sample size. The comparison of populations from south of the Amazon River with populations from north of the Amazon River and other Brazilian states showed that the morphotypes are not restricted to south of the Amazon River, indicating two hypotheses: 1) there is gene flow between populations, regardless of geographical distance and barriers natural; 2) the color pattern and design will probably be a phenotypic response to pressures in different environments occupied by the species.

Keywords: morphotype; chromaticism; geographic structure; riverine barriers.

Introdução

As espécies de *Corallus* são facilmente distinguíveis dos demais Boinae pela presença de corpo lateralmente comprimido, cabeça robusta, pescoço fino e proeminentes fossetas labiais, com exceção de *C. cropanii* (Henderson, 1997). Atualmente, são reconhecidas nove espécies: *C. batesii*, *C. blombergi* (Rendahl e Vestergren, 1941), *C. cookii* Gray 1842, *C. grenadensis* (Barbour, 1914), *C. ruschenbergerii* (Cope, 1876), *C. annulatus* (Cope, 1876), *C. caninus*, *C. cropanii* (Hoge, 1954) e *C. hortulanus* (Linnaeus, 1758). Estas espécies estão presentes desde o norte da América Central até a região sudeste do Brasil, ao sul do Trópico de Capricórnio, ilhas oceânicas – São Vicente e Granada – e ilhas continentais do Panamá, Brasil e Venezuela (Henderson, 1997).

Segundo a hipótese de Colston *et al.* (2013) para *Corallus*, *C. caninus* aparece como grupo irmão do clado *C. cropanii* ((*C. annulatus*) (*C. ruschenbergerii* (*C. hortulanus*, *C. granadensis* e *C. cookii*))). Nesta proposta, o monofiletismo de *C. hortulanus* não foi confirmado, pois *C. granadensis* e *C. cookii* estariam dentro de *C. hortulanus*. Este resultado indica ou que estas duas espécies não são válidas ou que *C. hortulanus* corresponderia a um complexo de espécies crípticas (Colston *et al.*, 2013).

Com a mais ampla distribuição entre as espécies de *Corallus*, *C. hortulanus* pode ser encontrada em ambientes de florestas tropicais do Brasil, Guianas, sudeste da Colômbia, sudeste da Venezuela, Equador, Peru, Bolívia, assim como em áreas abertas brasileiras, como o Cerrado e Caatinga (Cunha e Nascimento, 1993; Henderson *et al.*, 1995; Rodrigues, 1996; Henderson, 1997). A espécie apresenta uma grande variação cromática e um acentuado dimorfismo ontogenético (Cunha e Nascimento, 1993; Henderson, 1997). Essa variação fenotípica, segundo Henderson (1997), pode ser

explicada por um conjunto de fatores ambientais, que podem influenciar no seu comportamento e na taxa de fluxo gênico entre as populações.

Neste trabalho, descrevemos a variação cromática das populações de *Corallus hortulanus* presentes ao sul do Rio Amazonas e verificamos como esta variação distribuiu-se pelos principais interflúvios desta região.

Material e métodos

Para as análises morfológicas foram consultadas as coleções herpetológicas do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG, Belém); a coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP, São Paulo); e a coleção do Instituto de Biologia da Universidade de São Paulo (IB-USP, São Paulo).

Os espécimes da Calha Sul do Rio Amazonas, Brasil, foram pré-definidos em grupos segundo a procedência, considerando os rios seguintes rios como barreira para os interflúvios: Tocantins, Xingu, Tapajós, Madeira, Purus e Juruá. Desta forma, foram considerados sete populações ao sul do Rio Amazonas: Leste do Tocantins, Tocantins/Xingu, Xingu/Tapajós, Tapajós/Madeira, Madeira/Purus, Purus/Juruá e Oeste do Juruá. Para comparação dos padrões cromáticos encontrados na Calha Sul do Rio Amazonas com os padrões de outras regiões do Brasil, foram considerados indivíduos da Calha Norte do Amazonas (n= 13) e de outros estados brasileiros, como Tocantins (n= 7), Rio de Janeiro (n= 1), Espírito Santo (n= 1), Bahia (n= 1), Alagoas (n= 1) e Piauí (n= 2). Os espécimes provenientes desses estados foram utilizados na discussão dos resultados.

Os morfotipos foram definidos segundo os caracteres de padrão de coloração e desenho, sendo consideradas as regiões dorsal, lateral e ventral da cabeça, corpo e cauda. A determinação dos morfotipos foi realizada com base na proposta de Henderson

(1997) com as devidas modificações. O padrão de desenho corporal, na região dorsal dorsal do corpo, foi definido em três grupos: sem mancha, com manchas pequenas e rombóides e com manchas losangulares alongadas. As cores das manchas e do fundo foram classificadas nos seguintes grupos: marrom, que inclui diversos tons de marrom-escuro; bege, incluindo diversos tons de marrom-claro; marrom-acinzentado, incluindo cáqui e taupe; cinza; creme, que inclui tons de amarelo-claro; amarelo; laranja; e branco.

Considerando que as cores podem desaparecer rapidamente quando os indivíduos são preservados em álcool (Henderson, 1997), os espécimes com o corpo totalmente sem manchas ou com coloração muito clara (branco e/ou creme) e com a data de coleta antiga foram desconsiderados da análise.

A avaliação quanto à proporção sexual foi realizada por meio do Qui-Quadrado (X^2), testando como hipótese nula de que a proporção sexual é independente do morfotipo. A análise foi realizada no software “Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis” (PAST versão 1.82b; Hammer *et al.*, 2001), utilizando 5% de nível de significância.

Indivíduos imaturos sexualmente não foram utilizados nas análises morfológicas, uma vez que *C. hortulanus* apresenta dimorfismo ontogenético. Para definição de indivíduos maduros sexualmente seguiu-se a proposta de Pizzato e Marques (2007), que sugeriram que a maturidade sexual ocorrem em indivíduos com CRC igual ou superior a 802 mm.

Todas as amostras foram georeferenciadas e os espécimes sem registros de coordenadas foram georeferenciados utilizando-se as coordenadas do centro geográfico do município onde foram coletados

Resultados

Dos 165 espécimes analisados de *Corallus hortulanus*, 33 foram desconsiderados por serem imaturos (CRC inferior a 802mm) e sete pela ausência de informações de procedência. Assim, 125 indivíduos foram utilizados nas análises (Anexo 1), sendo organizados em espécimes da Calha Norte (n= 13) e espécimes da Calha Sul do Rio Amazonas (n= 112). Os espécimes da Calha Sul estão assim distribuídos: Leste do Tocantins (n= 30), Tocantins/Xingu (n= 32), Xingu/Tapajós (n= 6), Tapajós/Madeira (n= 25), Madeira/Purus (n= 8), Purus/Juruá (n= 8) e Oeste do Juruá (n= 3) (Figura 1).

Com base no padrão de desenhos e coloração foi possível definir seis morfotipos nas populações da Calha Sul. O teste Qui-Quadrado (X^2) mostrou que os morfotipos 2 e 3 obtiveram uma proporção sexual diferente de 1:1. O morfotipo 2 apresentou 16,7% de fêmeas e 83,3% de machos ($X^2 = 25,016$; $p < 0,001$) e o morfotipo 3 apresentou 34,8% de fêmeas e 65,2% de machos ($X^2 = 4,739$; $p = 0,029$) (Tabela1). A análise não foi realizada para o morfotipo 6 devido à baixa representatividade amostral. Além disso, dois espécimes foram retirados da análise, pois não tiveram o sexo identificado. Assim, 122 indivíduos foram considerados na análise de proporção sexual.

Tabela 1 - Proporção sexual de *Corallus hortulanus* para os morfotipos descritos.

Sexo	Morfotipo 1		Morfotipo 2		Morfotipo 3		Morfotipo 4		Morfotipo 5		Morfotipo 6	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Fêmea	5	55,6	1	16,7	8	34,8	13	40,6	27	54,0	2	-
Macho	4	44,4	5	83,3	15	65,2	19	59,4	23	46,0	-	-
X^2	0,629		25,016		4,739		1,784		0,321		-	
p-valor	0,428		< 0,001		0,029		0,182		0,571		-	

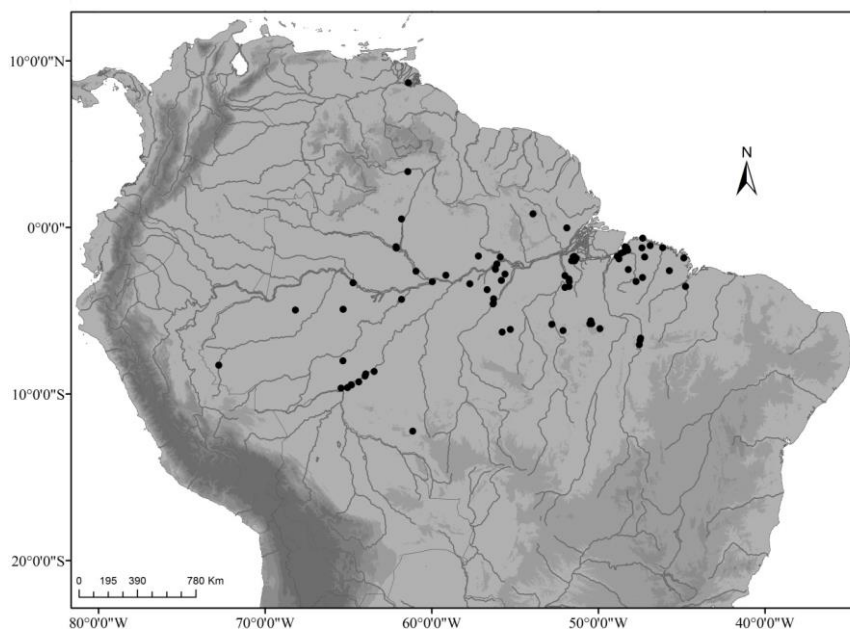


Figura 1 - Mapa de distribuição dos indivíduos de *Corallus hortulanus* analisados na Calha Sul e Norte do Rio Amazonas, Brasil.

Os morfotipos estão descritos e ilustrados, com sua distribuição mapeada, a seguir:

Morfotipo 1 - espécimes com corpo claro (creme, amarelo e/ou bege), com pequenas manchas marrom-escuras, que formam padrões geométricos mais ou menos definidos como losangos alongados (Figura 2).

Descrição: *Cabeça* – cor de fundo clara (creme, amarelo e/ou bege), com manchas que podem apresentar dois arranjos (Figura 3): Padrão com manchas escuras bem delimitadas e marcadas: região posterior da cabeça com três faixas escuras de bordas irregulares, longitudinais e quase paralelas, sendo duas laterais e uma central, interrompidas na extremidade posterior. A região occipital origina duas pequenas manchas escuras, que podem ser circulares ou lineares; entre os olhos estão presentes pequenas manchas escuras, dispostas irregularmente, que podem ou não se unirem;

faixa pós-orbital escura. Ventre mais claro que dorso, com manchas pequenas, escuras (marrom) e irregulares, próximas à base do pescoço e das infralabiais (Figura 3). 2) Padrão com manchas escuras discretas e pouco delimitadas: cabeça com manchas grandes e escuras que predominam sobre o fundo, sendo mais concentradas na região do focinho; infralabiais mais claras e poucas manchas escuras; faixa pós-orbital mais clara e pouco evidente; ventre mais claro, sem manchas (Figura 3). *Corpo*: cor de fundo clara (creme, amarelo e/ou bege), com manchas losangulares escuras (marrom) mais evidentes na região dorsal, podendo se estender até o ventre. Estas manchas são resultado da união de muitas manchas pequenas que tendem a formar padrões geométricos de losangos alongados, embora esses desenhos variem, entre indivíduos, no sentido dorso-ventre, podendo apresentar-se incompletos, em forma de triângulos. Pode haver a formação de manchas lineares, dispostas entre as manchas losangulares. Ventre mais claro que o dorso (tons de amarelo e/ou creme) e sem manchas (Figura 4). *Cauda*: cor de fundo igual ao do corpo (creme, amarelo e/ou bege), com manchas dorsais escuras (marrom e/ou bege), com os seguintes arranjos: 1) pequenas manchas, que se agrupam formando pequenos losangos vazados ou não, podendo haver pequenas manchas menores intercalando as maiores; essas manchas estendem-se até o ventre que é claro (amarelo e/ou bege); 2) grandes e numerosas manchas escuras, com pouca tendência de formar desenho e em algumas regiões a quantidade de manchas predomine sobre o fundo. Ventre claro (amarelo e/ou bege), com poucas manchas pequenas e circulares, distribuídas de forma irregular (Figura 5).

Comentários: os indivíduos que apresentam o corpo com manchas losangulares bem definidas, tendem a apresentar o mesmo padrão definido de manchas na cabeça e na cauda, embora em alguns espécimes essa relação não seja observada.



Figura 2 - Vista dorsal geral do morfotipo 1 de *Corallus hortulanus*, evidenciado as variações no padrão de manchas dorsais em forma de losangos bem definidos (A) e losangos incompletos, com a formação de manchas triangulares (B). Escala= 10mm.

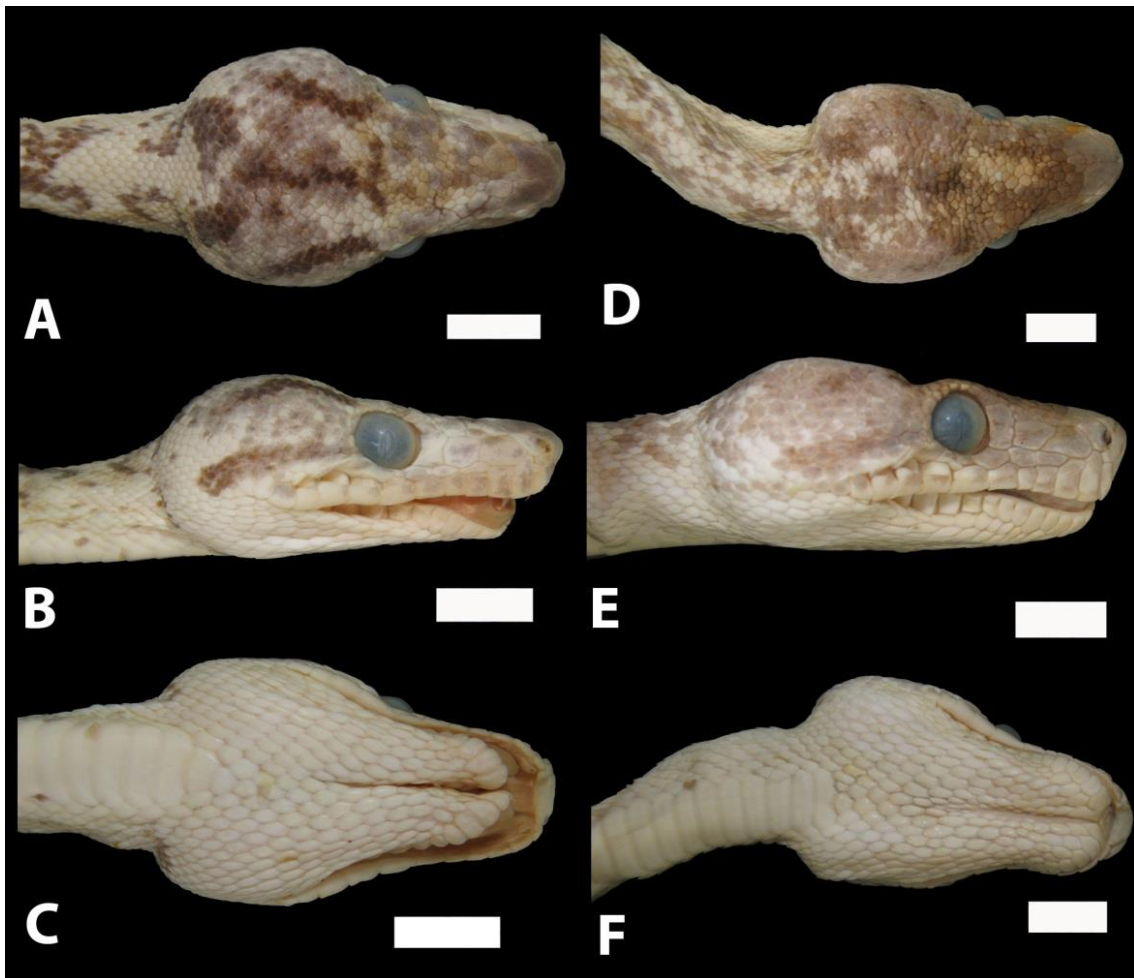


Figura 3 - Padrão de desenho da cabeça do morfotipo 1 de *Corallus hotulanus*, evidenciando as manchas bem definidas em vistas dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) e as manchas não definidas em vistas dorsal (D), lateral (E) e ventral (F). Escala= 10mm.



Figura 4 - Padrões de desenhos do corpo do morfotipo 1 de *Corallus hortulanus* evidenciando as manchas bem definidas em vistas dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) e as manchas não definidas em vista dorsal (D), lateral (E) e ventral (F). Escala= 10mm.



Figura 5 - Padrões de desenho da cauda do morfotipo 1 de *Corallus hortulanus* evidenciando as manchas bem definidas em vistas dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) e as manchas não definidas em vista dorsal (D), lateral (E) e ventral (F). Escala= 10mm.

Distribuição: Presente em três populações da Calha Sul do Rio Amazonas: Leste Tocantins, n= 4; Tocantins/Xingu, n= 1; e Tapajós/Madeira, n= 3; e também na Calha Norte (n= 1). Este padrão corresponde 7,2% do total de indivíduos analisados (Figura 6) (Tabela 2).

Tabela 2 - Distribuição dos morfotipos de *Corallus hortulanus* presentes nos interflúvios da Calha Sul do Rio Amazonas, Brasil.

Interflúvios	Padrões												TOTAL
	Morfotipo 1		Morfotipo 2		Morfotipo 3		Morfotipo 4		Morfotipo 5		Morfotipo 6		
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	
Leste Tocantins	4	44.4	1	14.3	3	13.0	16	48.5	6	11.8	-	-	30
Tocantins/Xingu	1	11.1	2	28.6	10	43.5	-	-	18	35.3	1	50.0	32
Xingu/Tapajós	-	-	1	14.3	1	4.3	-	-	4	7.8	-	-	6
Tapajós/Madeira	3	33.3	3	42.9	3	13.0	5	15.2	11	21.6	-	-	25
Madeira/Purus	-	-	-	-	1	4.3	-	-	6	11.8	1	50.0	8
Purus/Juruá	-	-	-	-	1	4.3	4	12.1	3	5.9	-	-	8
Oeste Juruá	-	-	-	-	-	-	1	3.0	2	3.9	-	-	3
Calha Norte	1	11.1	-	-	4	17.4	7	21.2	1	2.0	-	-	13
TOTAL	9	7.2	7	5.6	23	18.4	33	26.4	51	40.8	2	1.6	125

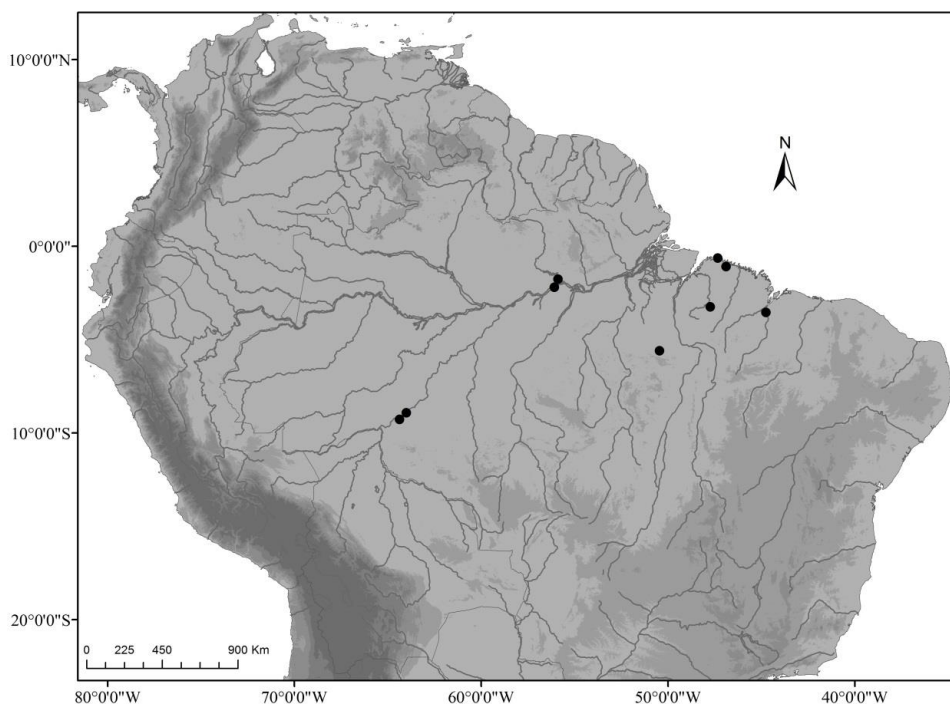


Figura 6 - Distribuição do morfotipo 1 de *Corallus hortulanus* ao longo da Calha Sul (em relação aos interflúvios) e Calha Norte do Rio Amazonas, Brasil.

Morfotipo 2 - Espécimes com corpo claro (tons róseos-alaranjados), com muitas manchas pequenas, circulares e escuras, distribuídas de forma aleatória por todo o corpo.

Descrição: *Cabeça* – dorso da cabeça com fundo escuro (bege e laranja), com manchas escuras (marrom), pequenas e circulares, que predominam na região posterior da cabeça e podem se unir formando manchas romboides maiores. Região do focinho com manchas menores e menos frequentes. Lateralmente, embora apresente tom acinzentado entre o olho e o focinho, o fundo é mais claro que o dorso da cabeça, acompanhando a cor do ventre e apresenta manchas escuras na região posterior aos olhos. Faixa pós-orbital pouco evidente. *Ventre* claro (branco e/ou creme), sem manchas. *Corpo* – dorso com predomínio dos tons róseo-alaranjados, podendo apresentar tons de bege, sendo as escamas mais próximas à região ventral amareladas, acompanhando a cor do ventre. Presença de muitas manchas escuras (marrom), circulares e pequenas, que podem se

unir, formando manchas maiores, principalmente na região dorsal. Região ventral mais clara que o dorso (creme e/ou amarelo), predominantemente sem manchas, apresentando apenas poucas manchas escuras (marrom) e circulares, que podem ser vistas nas laterais do ventre. *Cauda* – dorso com as mesmas cores do corpo (róseo-alaranjado, bege e/ou amarelo), com manchas escuras (marrom), em maior quantidade que no corpo, que podem se agrupar e alcançar as escamas ventrais. Ventre claro (creme e/ou amarelo), com poucas manchas pequenas e escuras (marrom) na região de contato entre o ventre e o dorso (Figura 7).

Distribuição: restrito à Calha Sul, nas populações que se encontram a leste do rio Madeira: Leste do Tocantins (n= 1), Tocantins/Xingu (n= 2), Xingu/Tapajós (n= 1) e Tapajós/Madeira (n= 3). Este morfotipo corresponde a 5,6% dos padrões analisados (Figura 8) (Tabela 2).



Figura 7 - Morfotipo 2 de *Corallus hortulanus* representando vista geral do corpo (A); região cefálica em vista dorsal (B), lateral (C) e ventral (D); região mediana do corpo em vista dorsal (E), lateral (F) e ventral (G); região caudal em vista dorsal (H), lateral (I) e ventral (J). Escala= 10mm.

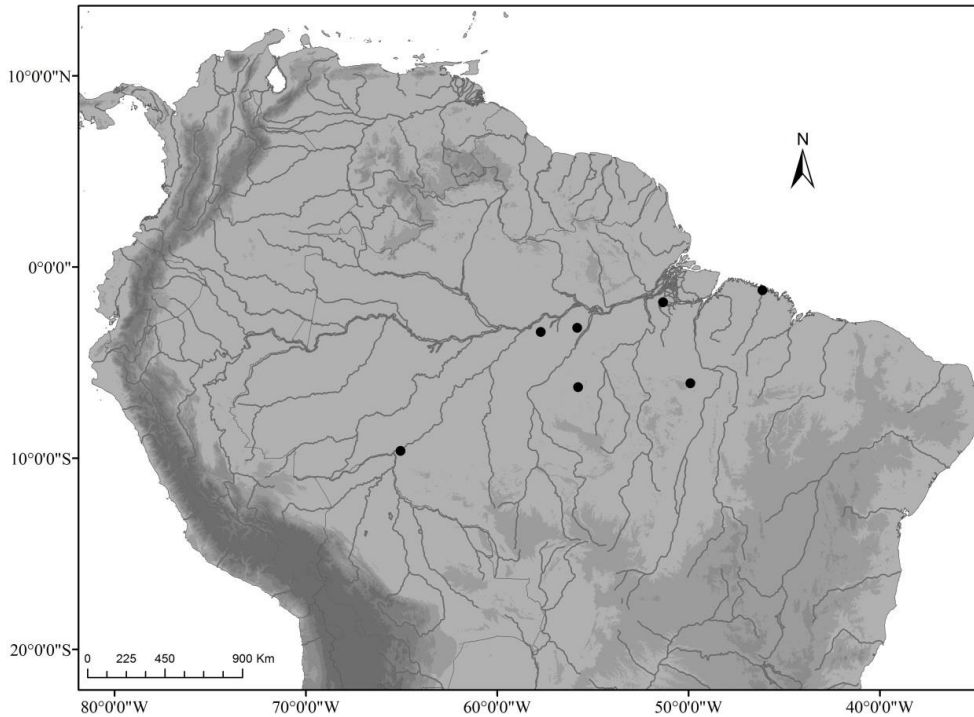


Figura 8 - Distribuição do morfotipo 2 de *Corallus hortulanus* ao longo da Calha Sul (em relação aos interflúvios) do Rio Amazonas, Brasil.

Morfotipo 3: Espécimes de cor bege, marrom e/ou marrom-acinzentado, com manchas losangulares grandes, alongadas e claras.

Descrição: *Cabeça* – região dorsal bege, marrom e/ou marrom-acinzentado, com manchas que podem apresentar os dois arranjos: 1) sem manchas (Figura 9) ou 2) região posterior da cabeça com três manchas escuras longitudinais e paralelas, sendo duas laterais e uma central, e na extremidade posterior, dispostas perpendicularmente, duas pequenas manchas escuras, que podem ser circulares ou lineares; são claras (mesma cor do fundo), confundindo-se com o fundo, como marca d’água (Figura 10). Lateralmente, acima das escamas supralabiais, a cabeça é mais escura, acompanhando a cor do dorso. Cor mais clara (creme) acompanhando o ventre nas escamas supralabiais e, em alguns casos, nas infraoculares. Faixa pós-orbital clara, (mesma cor do fundo) não distinta do fundo. Ventre claro (creme e/ou amarelo) e sem manchas. *Corpo* – fundo da região

dorsal do corpo acompanha as cores da cabeça (bege, marrom e/ou marrom-acinzentado). As manchas são grandes, vazadas, de contorno fino, possuem forma de losangos alongados, são claras (mesma cor do fundo) e suas extremidades inferiores podem se estender até o ventre. Algumas manchas se limitam à metade superior do corpo ou são descontínuas. Ventre claro (creme e/ou amarelo) e sem manchas (Figura 9). *Cauda* - fundo da região caudal acompanha as cores do restante do corpo (bege, marrom e/ou marrom-acinzentado), entretanto apresenta tons mais escuros. As manchas são claras (mesma cor do fundo) e possuem forma de pequenos losangos, que podem ou não serem vazados. A cor do dorso da cauda se difunde para o ventre e se une aos tons claros de creme (Figura 9).

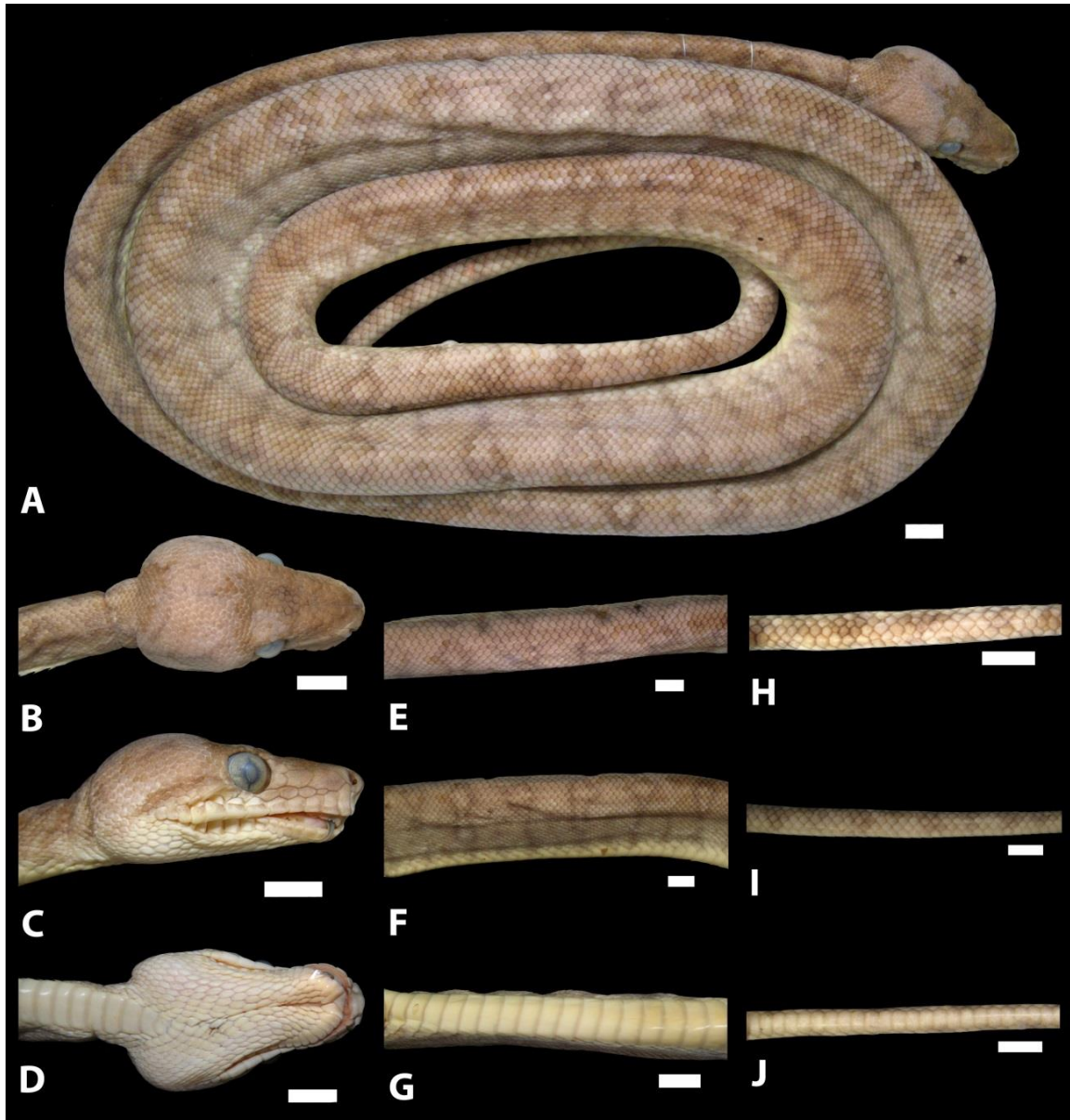


Figura 9 - Morfotipo 3 de *Corallus hortulanus* representando vista geral do corpo (A); evidenciando o padrão com ausência de manchas cefálicas em vista dorsal (B), lateral (C) e ventral (D); região mediana do corpo em vista dorsal (E), lateral (F) e ventral (G); região caudal em vista dorsal (H), lateral (I) e ventral (J). Escala= 10mm.

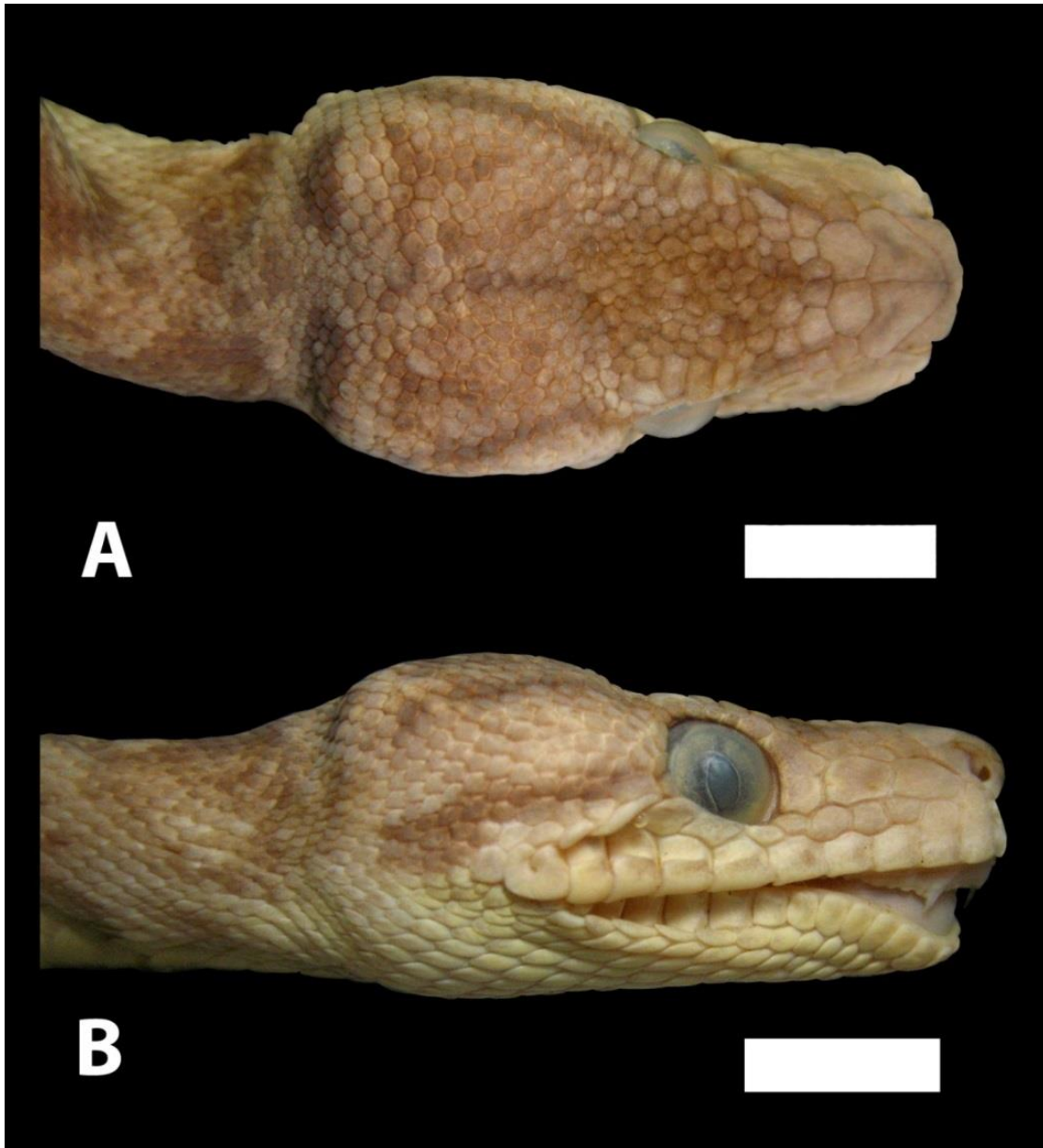


Figura 10 - Padrão de desenho da cabeça do morfotipo 3 de *Corallus hotulanus* evidenciando o padrão com as manchas bem definidas em vistas dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) e as manchas não definidas em vistas dorsal (D), lateral (E) e ventral (F). Escala= 10mm.

Distribuição: presente em todas as populações da Calha Sul, com exceção do Oeste do Juruá, distribuídos da seguinte forma: Leste Tocantins (n= 3), Tocantins/Xingu (n= 10), Xingu/Tapajós (n= 1), Tapajós/Madeira (n= 3), Madeira/Purus (n= 1), Purus/Juruá (n=

1). Presente também na Calha Norte (n= 4). Representa 18,4% do total de indivíduos analisados (Figura 11) (Tabela 2).

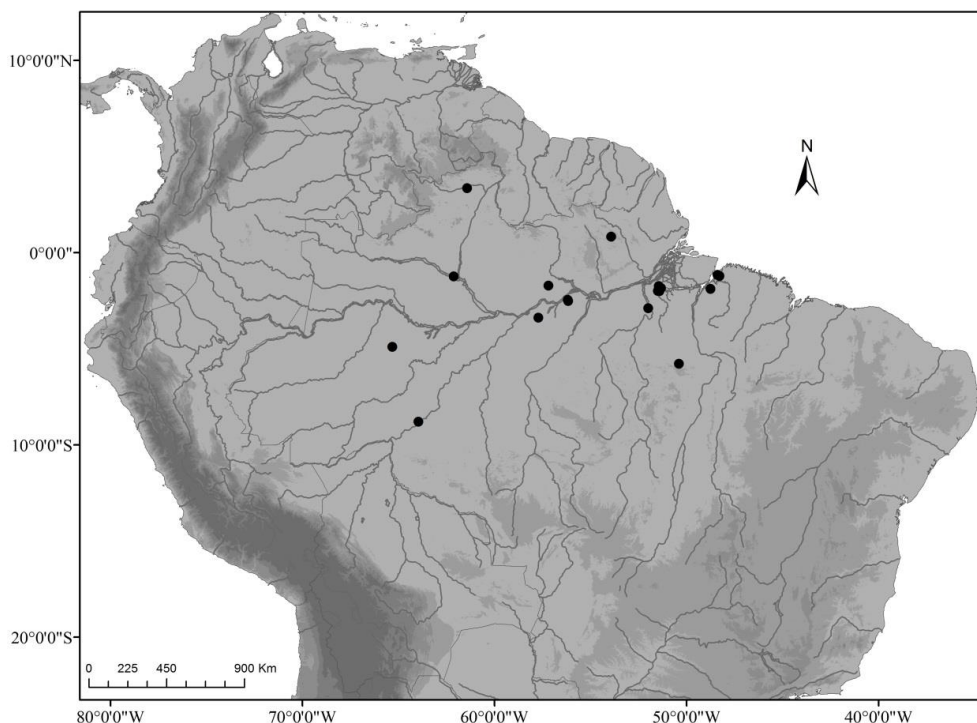


Figura 11 - Distribuição do morfortipo 3 de *Corallus hortulanus* ao longo da Calha Sul (em relação aos interflúvios) e Calha Norte do Rio Amazonas, Brasil.

Morfortipo 4 - Indivíduos com de cores marrom, bege e/ou creme. Manchas grandes, com forma de losangos alongados. Tem como característica marcante as extremidades superiores das manchas que são mais evidentes. Estas extremidades vindas de lados opostos se encontram no dorso e esta região de contato é contornada por manchas brancas.

Descrição: *Cabeça* – fundo de cor bege. As manchas encontram-se predominantemente atrás dos olhos e são escuras (marrom). Na região posterior da cabeça apresenta três faixas escuras, irregulares longitudinais e quase paralelas, sendo duas laterais e uma central, e na extremidade posterior, dispostas perpendicularmente, duas pequenas

manchas escuras, que podem ser circulares ou lineares. Apresentam duas pequenas manchas laterais na região do focinho, de forma linear ou romboide. Em alguns indivíduos, estas duas faixas laterais não se restringem à região posterior da cabeça, tendo início na região das narinas e se estendendo até a região posterior, passando pelas escamas supraoculares. Lateralmente, a partir da linha do olho até a região dorsal, a cabeça é mais escura, acompanhando a cor do dorso. Ligeiramente abaixo do olho, incluindo todas ou algumas supralabiais, a cabeça tem cores mais claras acompanhando a cor do ventre. Faixa pós-orbital escura e, às vezes, descontínua. Pode apresentar pequenas manchas circulares escuras (marrom) nas supra e/ou infralabiais. Ventre da cabeça possui fundo claro (branco, creme e/ou amarelo). Manchas de formas indefinidas e escuras (marrom), próximas à base do pescoço e próximas às escamas infralabiais. Alguns indivíduos podem apresentar ventre sem manchas. *Corpo* – dorso apresenta gradiente de cores no sentido vertical (dorso-ventre). A região dorsal é mais escura (marrom-acinzentado) e, à medida que se aproxima do ventre, apresenta cores claras (passando pelo bege e podendo ter tons amarelados nas escamas em contato com as escamas ventrais). As manchas são escuras (marrom e/ou bege), vazadas, de contorno espesso, com extremidades inferiores que se estendem até o ventre e possuem forma similar a um losango alongado. São mais evidentes nas extremidades, especialmente na extremidade dorsal, com tons mais escuros da cor. As extremidades superiores das manchas de lados opostos se encontram no dorso, podendo ou não se tocar. Nesta região de encontro, as extremidades são delimitadas por pequenas manchas brancas. Ventre claro (creme e/ou amarelo), podendo ter ou não pequenas manchas escuras (bege e/ou marrom), circulares e/ou romboides, difundidas ao longo do ventre. Alguns indivíduos apresentam tons acinzentados no ventre. *Cauda* – dorso de cor marrom. Manchas pequenas, em formato de triângulo ou losango, podem ser vazadas, são escuras

(marrom. As manchas de lados opostos se encontram no dorso, tocando-se na maioria das vezes. Nesta região de encontro, as extremidades são delimitadas por pequenas manchas brancas. No ventre, as extremidades inferiores das manchas de lados opostos não ocupam apenas as laterais e podem se encontrar na região central. Apresentam ainda pequenas manchas escuras (marrons) e circulares e/ou rombóides difundidas por todo o ventre (Figura 12).

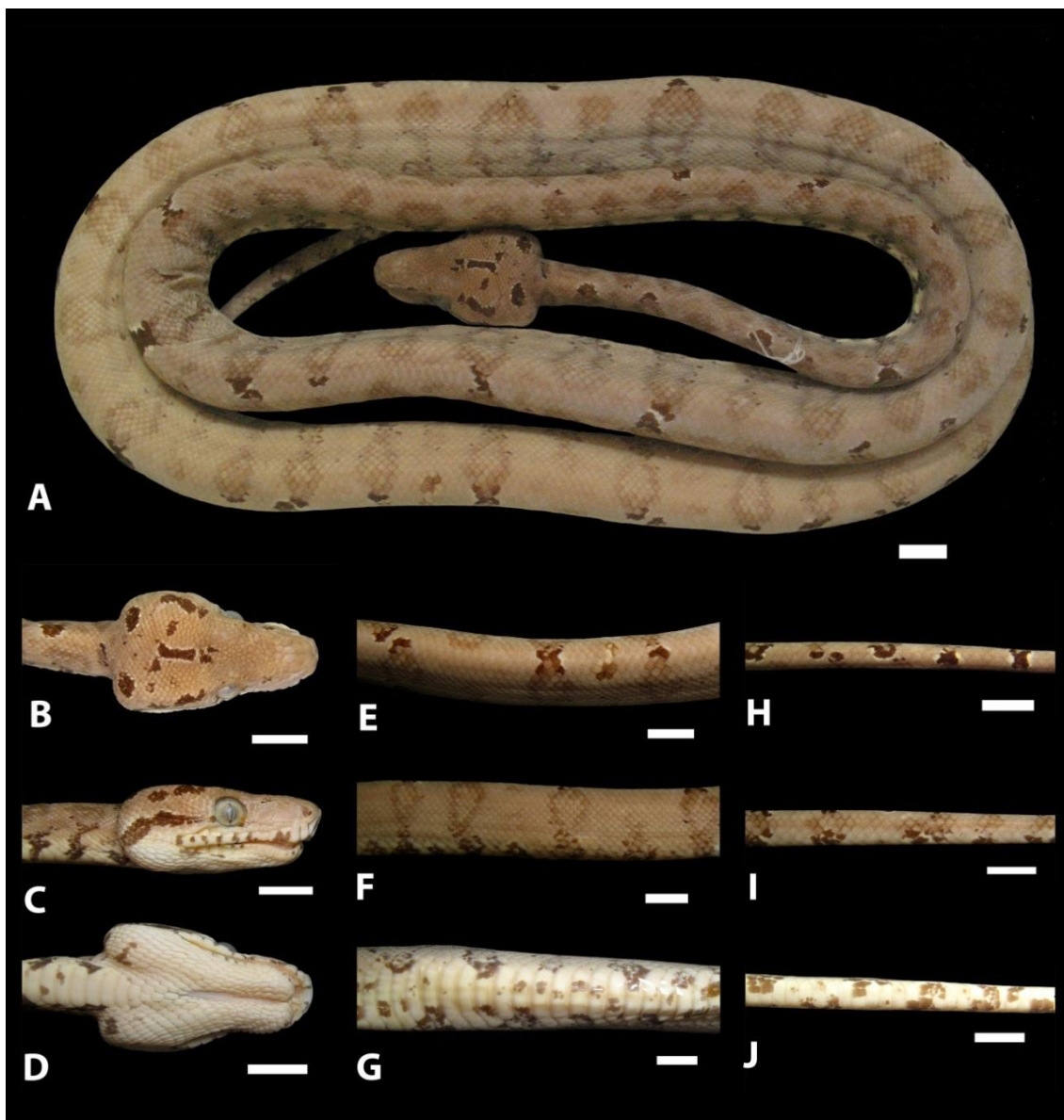


Figura 12 - Morfotipo 4 de *Corallus hortulanus* representando vista geral do corpo (A); região cefálica em vista dorsal (B), lateral (C) e ventral (D); região mediana do corpo

em vista dorsal (E), lateral (F) e ventral (G); região caudal em vista dorsal (H), lateral (I) e ventral (J). Escala= 10mm. Fotos: Marina Meireles.

Distribuição: Presente nas populações Leste do Tocantins (n= 16), Tapajós/Madeira (n= 5), Purus/Juruá (n= 4) e Oeste do Juruá (n= 1). Também está presente na Calha Norte (n= 7). Totaliza 26,4% dos indivíduos analisados (Figura 13) (Tabela 2).

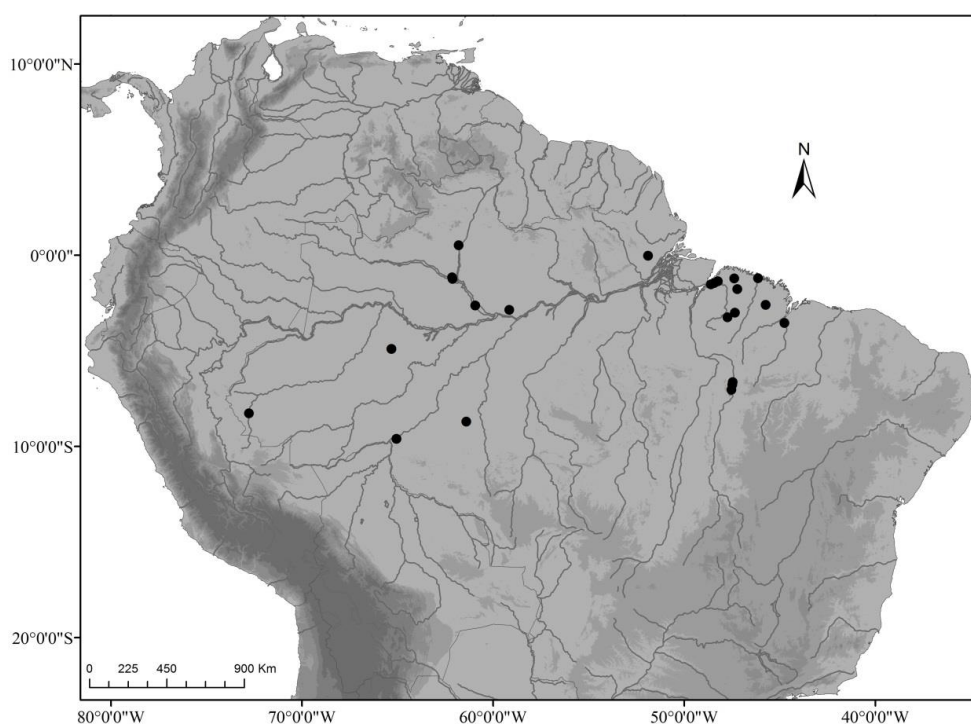


Figura 13 - Distribuição do morfotipo 4 de *Corallus hortulanus* ao longo da Calha Sul (em relação aos interflúvios) e Calha Norte do Rio Amazonas, Brasil.

Morfotipo 5 - Indivíduos de cores escuras (marrom e/ou marrom-acinzentado). Fundo pode apresentar padrão reticulado. Manchas grandes e em forma de losangos. (Figura 14).

Descrição: *Cabeça* – dorso com fundo escuro (marrom). Fundo e manchas sem grande diferença, apresentando a mesma cor (marrom) e sendo delimitados por finos contornos de cor clara (branca e/ou creme). Apresenta duas manchas paralelas em forma linear,

uma de cada lado da cabeça, que tem início na região das narinas e seguem até a região posterior da cabeça, passando pelas escamas supra-oculares. Entre estas duas faixas existem inúmeras manchas pequenas e circulares ou rombóides. A quantidade de manchas varia entre os indivíduos. Lateralmente, a partir da linha do olho até a região dorsal, a cabeça é mais escura, acompanhando a cor do dorso. Ligeiramente abaixo do olho, incluindo todas ou algumas supralabiais, a cabeça tem cores mais claras, acompanhando a cor do ventre. A faixa orbital tem início na região anterior ao olho, próximo ao dorso, e continua na região pós-órbital. Pode apresentar pequenas manchas circulares na região do focinho e nas escamas supra e infralabiais. Ventre claro (branco, creme e/ou amarelo). Apresenta pequenas manchas escuras (marrom), circulares e/ou romboides, próximas à base do pescoço e às infralabiais. Algumas apresentam ainda manchas menores e circulares ao longo do sulco que divide as escamas mentonianas. Alguns indivíduos apresentam pequenas manchas romboides em todo o ventre da cabeça (Figura 15). *Corpo* – fundo pode ser: 1) de cor semelhante à cor das manchas (bege e/ou marrom), onde as mesmas se destacam pouco do fundo ou 2) visivelmente claro (marrom-acinzentado) quando comparado às manchas escuras (marrons). Pode apresentar padrão reticulado: escamas de cores escuras (marrom-acinzentado ou marrom) intercalado por escamas de cores mais claras (amarelo, creme e/ou branco). As manchas são grandes, vazadas, com contorno espesso, podem ser descontínuas, e com forma de losangos alongados. As extremidades superiores possuem contorno ainda mais espesso. Estas extremidades superiores das manchas de lados opostos se encontram no dorso, podendo se tocar ou não, e esta região de encontro pode ser contornada por manchas brancas. As extremidades inferiores se estendem até o ventre. Intercalando estas manchas maiores, a presença de manchas menores com formas de faixas verticais que podem ou não se estender até o dorso, sendo que a

maioria é descontínua. Ventre claro (creme e/ou amarelo). Apresentam grande quantidade de manchas pequenas, circulares e/ou romboides, escuras (marroms) e claras (bege) difundidas por todo o ventre. Alguns espécimes apresentaram ventre com poucas manchas (Figura 16). *Cauda* – fundo com as mesmas cores do corpo (bege, marrom e/ou marrom-acinzentado), com tons mais escuros. Indivíduos que possuem padrão reticulado no corpo podem não apresentá-lo na cauda. Manchas escuras (marrom), romboides ou losangular. As extremidades superiores se encontram no dorso e, na maioria dos casos, se tocam, tendo esta região de encontro contornada por manchas brancas. Pode apresentar manchas menores intercalando as maiores. Ventre claro (creme e/ou amarelo) com presença de grande quantidade de manchas escuras (marrom) que predominam sobre o ventre (Figura 17).

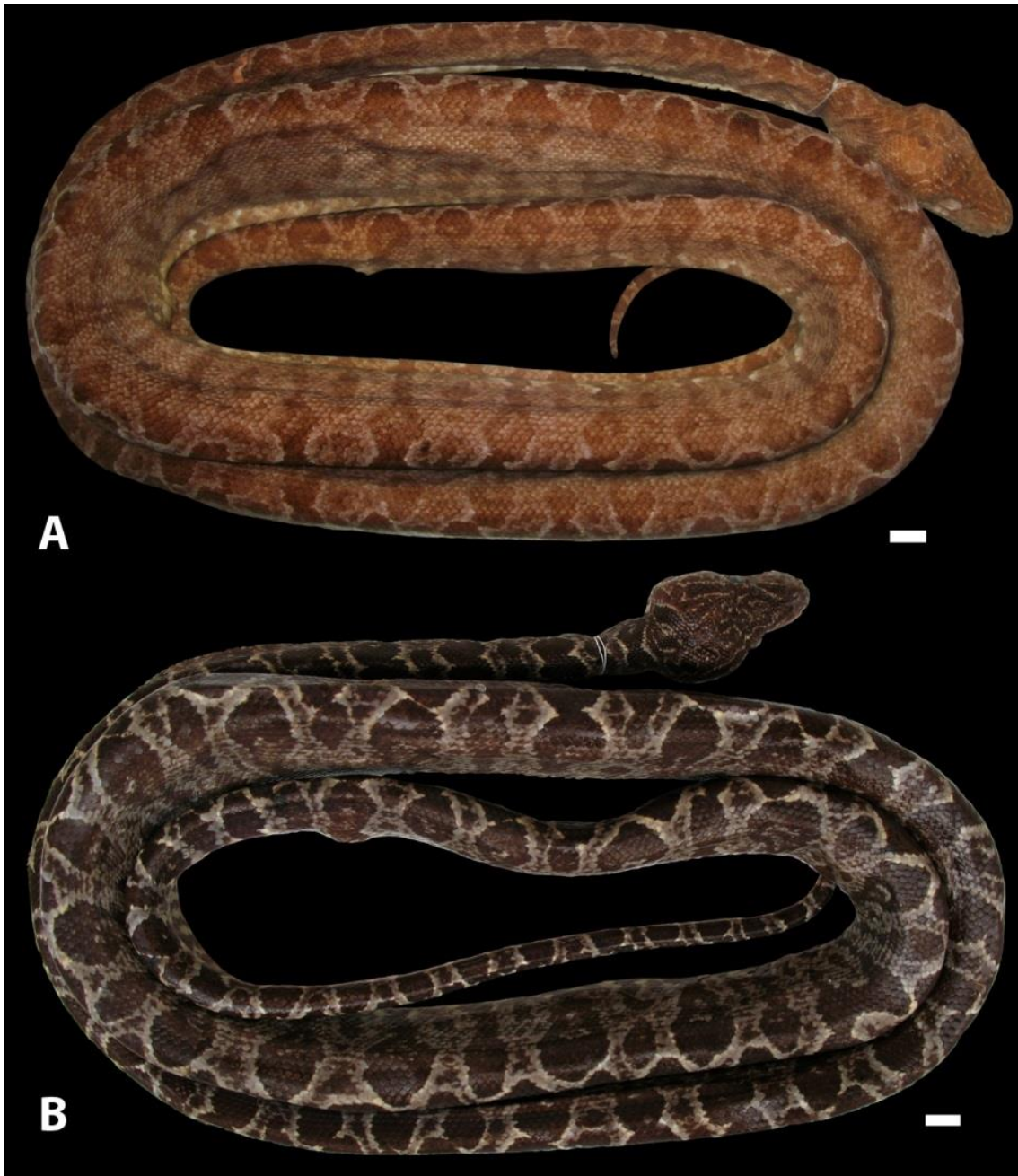


Figura 14 - Vista dorsal geral do morfotipo 5 de *Corallus hortulanus*, evidenciado as variações ocorrentes neste morfotipo: indivíduo apresentando o fundo com cor semelhante à cor das manchas, onde as mesmas se destacam pouco do fundo (A) e indivíduo com fundo visivelmente claro comparado às manchas escuras (B). Escala= 10mm.

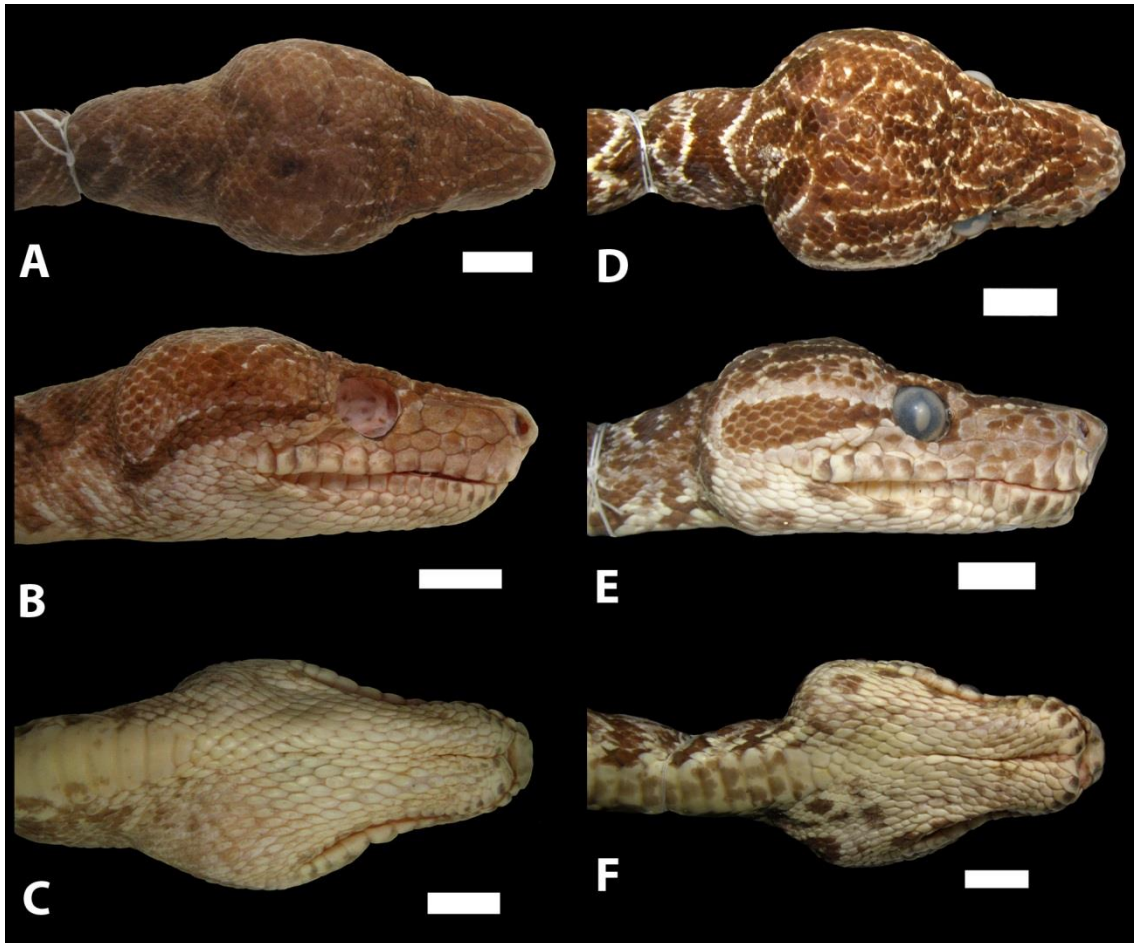


Figura 15 - Padrão de desenho da cabeça do morfotipo 5 de *Corallus hotulanus* evidenciando a variação dentro do morfotipo: indivíduos com manchas claras e em menor quantidade em vistas dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) e indivíduos com manchas escuras e em maior quantidade em vistas dorsal (D), lateral (E) e ventral (F). Escala= 10mm.



Figura 16 - Padrão de desenho do corpo do morfotipo 5 de *Corallus hotulanus* evidenciando a variação dentro do morfotipo: indivíduos com manchas claras em vistas dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) e indivíduos com manchas escuras em vistas dorsal (D), lateral (E) e ventral (F). Escala= 10mm.



Figura 17 - Padrão de desenho da cauda do morfotipo 5 de *Corallus hotulanus* evidenciando a variação dentro do morfotipo: indivíduos com manchas claras em vistas dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) e indivíduos com manchas escuras em vistas dorsal (D), lateral (E) e ventral (F). Escala= 10mm.

Comentários: inicialmente este padrão foi classificado como dois padrões distintos (representados pelas Figuras 11 e 12). No entanto, a grande maioria dos indivíduos apresentou grande dificuldade de se encaixar ou em um ou em outro. Desta forma, em uma avaliação mais detalhada, notou-se que diferença entre os dois padrões iniciais eram as cores – fator inconsistente, como dito anteriormente – e a espessura e quantidade das manchas.

Distribuição: presente nas populações Leste do Tocantins (n= 6), Tocantins/Xingu (n= 18), Xingu/Tapajós (n= 4), Tapajós/Madeira (n= 11), Madeira/Purus (n= 6), Purus/Juruá (n= 3) e Oeste do Juruá (n= 2). Também foi encontrado na Calha Norte (n= 1). O morfotipo 5 apresenta maior frequência entre a amostra analisada (40,8%) (Figura 18) (Tabela 2).

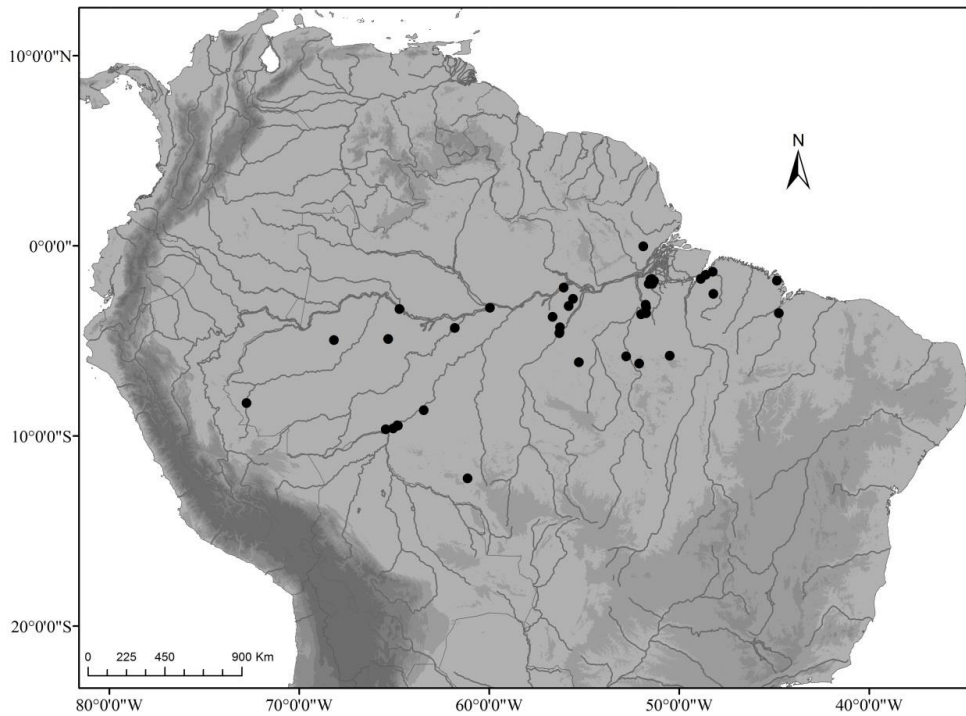


Figura 18 - Distribuição do morfotipo 5 de *Corallus hortulanus* ao longo da Calha Sul (em relação aos interflúvios) e Calha Norte do Rio Amazonas, Brasil.

Morfotipo 6 - padrão que inclui os indivíduos mais claros e sem manchas ou desenhos.

Descrição: Cabeça, corpo e cauda possuem o mesmo padrão de cor no dorso e ventre. Dorsalmente são claros (branco, creme e/ou amarelo) com ventre ainda mais claro (branco e/ou creme). Não apresenta manchas dorsais ou ventrais, com exceção da cauda, que apresenta poucas manchas escuras (bege e/ou marrom), circulares, esparsas e pequenas no dorso e ventre. (Figura 19).

Comentários: Após a retirada dos indivíduos claros, sem manchas e com data de coleta antiga apenas dois indivíduos se encaixaram neste padrão.

Distribuição: Um dos indivíduos é proveniente da população Tocantins/Xingu e outro da população Madeira/Purus. Este morfotipo representa apenas 1,6% dos indivíduos analisados (Figura 20) (Tabela 2).

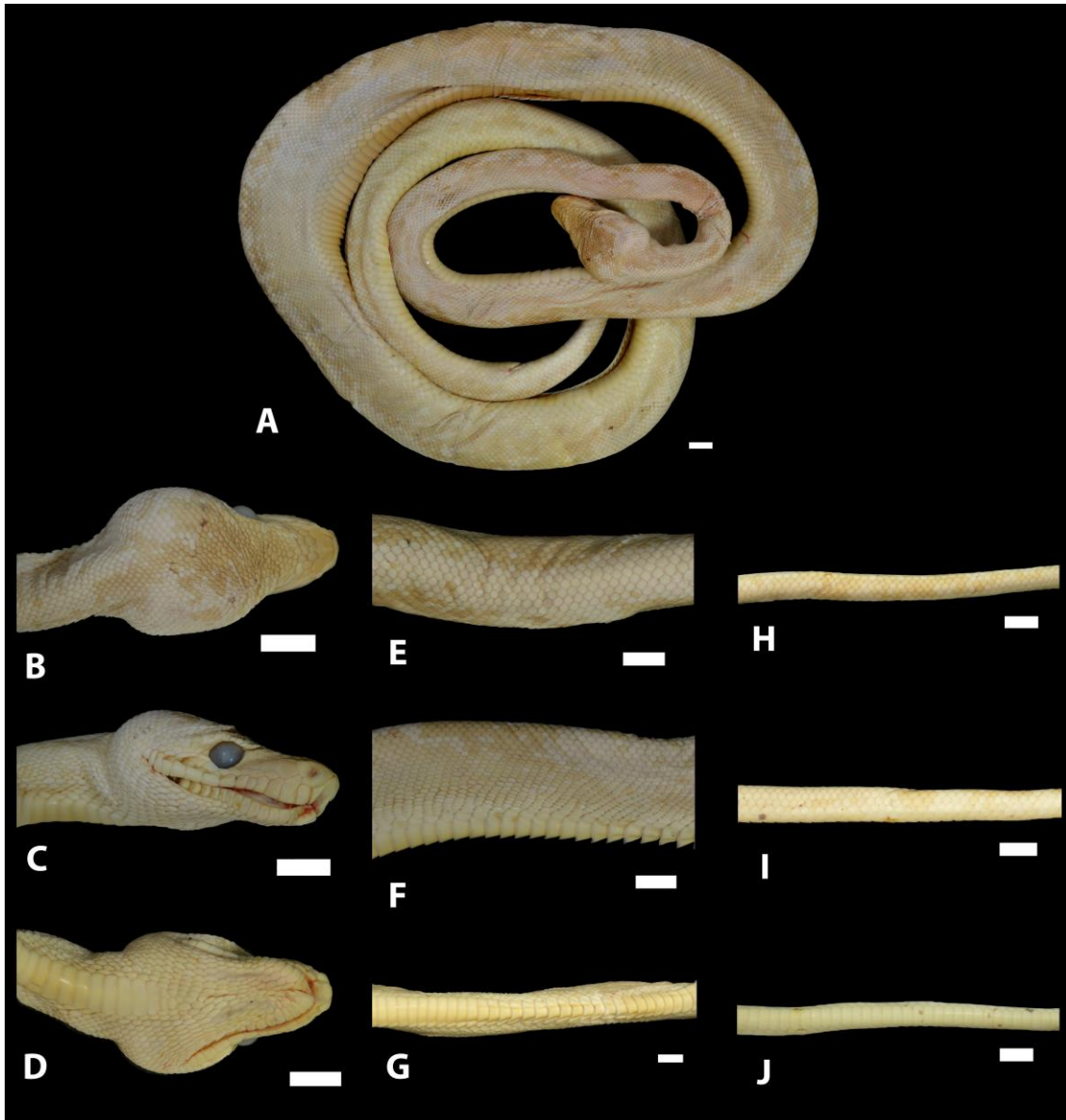


Figura 19 - Morfotipo 6 de *Corallus hortulanus* representando vista geral do corpo (A); região cefálica em vista dorsal (B), lateral (C) e ventral (D); região mediana do corpo em vista dorsal (E), lateral (F) e ventral (G); região caudal em vista dorsal (H), lateral (I) e ventral (J). Escala= 10mm.

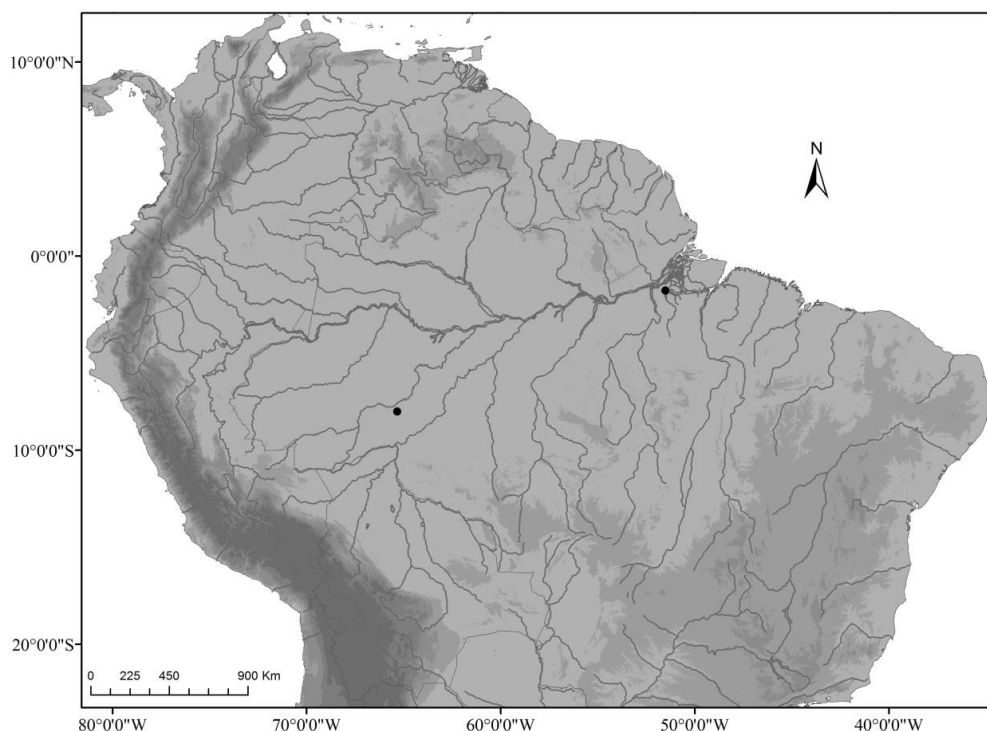


Figura 20 - Distribuição do morfotipo 6 de *Corallus hortulanus* ao longo da Calha Sul (em relação aos interflúvios) e Calha Norte do Rio Amazonas, Brasil.

Foi possível observar uma tendência de estruturação na Calha Sul do morfotipo 2, presente a leste do Rio Madeira, e do morfotipo 6, presente a leste do Rio Purus. Os morfotipos 5 e 3 apresentaram ampla distribuição, mas ao contrário no morfotipo 5, o 3 não foi o mais frequente em nenhuma das populações analisadas. Na Calha Norte, os morfotipos 1 (7,69% do total) e 5 (15,38% do total) foram os menos frequentes e o morfotipo 4, o mais frequente (53,85%) (Figura 21).

As populações que apresentaram o maior número de morfotipos foram: Leste do Tocantins, Tocantins/Xingu e Tapajós/Madeira, todos com a presença de 5 morfotipos diferentes; enquanto que, a população Oeste do Juruá apresentou o menor número de morfotipos.

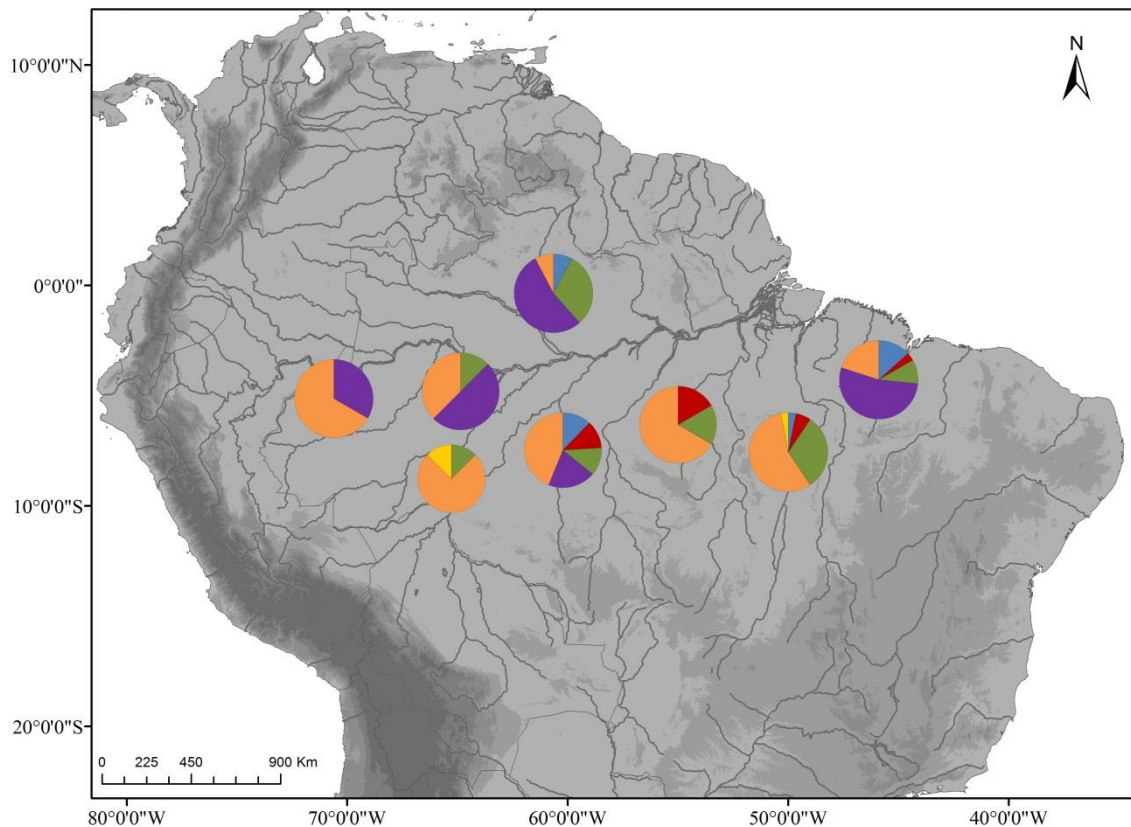


Figura 21 - Mapa representando as proporções dos morfotipos por interflúvios da Calha Sul e na Calha Norte. Legenda: Azul – morfotipo 1; Vermelho – morfotipo 2; Verde – morfotipo 3; Roxo – morfotipo 4; Laranja – morfotipo 5; Amarelo – morfotipo 6.

Discussão

A análise da variação cromática das populações de *Corallus hortulanus* presentes na Calha Sul e Norte do Rio Amazonas permitiu a descrição de seis morfotipos, corroborando a condição polimórfica da espécie.

Entre a amostra analisada, a cor marrom-acinzentado presente nos morfotipos 3 e 5, foi a mais comum (59,2%) corroborando os dados de Henderson (1997), que teve a cor taupe, aqui definida por marrom-acinzentada, como a mais frequente na espécie. Da mesma forma, o desenho dorsal mais frequente relatado por Henderson (1997), também foi observado nas populações amazônicas analisadas, sendo aqui definido como

manchas losangulares alongadas. Esse padrão de manchas alongadas foi observado em todos os morfotipos, exceto no morfotipo 2.

Recentemente, o polimorfismo em serpentes foi correlacionado à resiliência das espécies, sendo as polimórficas significativamente mais antigas que as monomórficas, embora tenham sido registradas espécies antigas monomórficas e espécies recentes polimórficas (Pizzato e Dubey, 2012). Em *Corallus hortulanus* esta condição parece não se aplicar, pois, segundo Colston *et al.* (2013), a espécie teria surgido na América do Sul durante o Mioceno Médio, há apenas ~11,9 milhões de anos. Desta forma, *C. hortulanus* é mais recente que as espécies consideradas “jovens” no trabalho de Pizzato e Dubey (2012).

Na busca de evidências eficientes em relação à exploração dos recursos em populações polimórficas, Cain e Sheppard (1954) concluíram que o polimorfismo influenciaria na ampla distribuição tanto quanto a ampla distribuição favoreceria a condição polimórfica. Entre as serpentes Neotropiais, *C. hortulanus* é conhecida por ser uma das espécies mais amplamente distribuídas (Henderson, 1997).

Henderson (1997) associou a variação cromática da espécie a outros dois outros fatores, além de sua ampla distribuição, que apontam para uma resposta fenotípica às condições ambientais locais: estratégia de forrageamento “senta e espera” utilizada pelos adultos, que dependem da coloração críptica para evitar a detecção por presas e predadores; e baixa vagilidade da espécie.

Independentemente da relação entre o polimorfismo e distribuição geográfica, a maioria dos trabalhos concorda que a condição polimórfica influencia diretamente no sucesso ecológico de uma espécie. A coexistência de pelo menos dois padrões de cores pode, segundo Forsman *et al.* (2008), promover maior sucesso ecológico tanto das populações quanto das espécies. Estudos com lagartos, serpentes e sapos da Austrália

indicaram que espécies polimórficas, com ampla distribuição, utilizam grande diversidade de *habitats* e são menos frequentes entre as espécies listadas como ameaçadas (Forsman e Berg, 2008; Forsman e Hagman, 2009). Provavelmente, a grande variação cromática de *C. hortulanus* tenha relação direta com seu sucesso ecológico nos diferentes *habitats*, assim como na sua presença em diferentes biomas brasileiros (Cunha e Nascimento, 1993; Henderson *et al.*, 1995; Henderson, 1997).

Shine e Harlow (1998), analisando o policromatismo de *Python brongersmai*, concluíram que existe uma forte divergência morfológica e ecológica entre os padrões de cores da espécie, indicando que os padrões estariam associados a outras características, como tamanho e forma da espécie. Desta forma, a cor dorsal ou poderia influenciar diretamente em outras características; ou existiriam associações entre genes para cor e genes das características relacionadas; ou estaria presente um terceiro fator que influenciaria tanto na cor quanto nas características correlacionadas.

O policromatismo de *C. hortulanus* poderia estar associado à estratégia de caça conhecida como predador sedentário de emboscada ou “senta e espera”, assim como acontece em *P. brongersmai* (Shine e Harlow, 1998). Provavelmente, manter a condição polimórfica seria vantajoso para *C. hortulanus*, considerando a forte pressão seletiva necessária para manter uma camuflagem eficaz, tanto em relação aos predadores quanto em relação às presas. Essa estratégia pode ser amplamente observada em outras serpentes com polimorfismo cromático, como elapídeos, colubrídeos, entre outros grupos (Shine e Harlow, 1998).

Henderson (1997) sugeriu que o polimorfismo de *C. hortulanus* poderia estar associado a uma maior taxa de fluxo gênico entre as populações, fator esse que poderia ser interrompido de forma natural (como, por exemplo pela ação dos rios como barreiras geográficas) ou por influências antrópicas (tais como o desflorestamento e a prática

agrícola). Nossos resultados indicam que o policromatismo de *C. hortulanus* não apresenta estruturação geográfica, o que sugere uma provável existência de fluxo gênico entre as populações presentes nos interflúvios analisados.

Apesar da falta de correlação entre os padrões cromáticos de *C. hortulanus* e os interflúvios, foi possível observar uma tendência de estruturação de dois morfotipos na Calha Sul: o morfotipo 2, com distribuição restrita à leste do Rio Madeira e o morfotipo 6, restrito na região leste do Rio Juruá. No entanto, esses resultados devem ser ponderados, considerando a pequena amostra destes padrões, especialmente o morfotipo 6.

O Rio Madeira corresponde ao maior afluente do Amazonas (Everson, 2012; Goulding *et al.*, 2003), apresentando uma grande variação de largura segundo as estações do ano (não é inferior a 1 km de distância entre as margens), assim como acontece com todos os rios da Amazônia (Sterling, 1996). Recentes trabalhos indicaram o Madeira como um rio que atua como barreira para aves e mamíferos, podendo resultar em estruturação gênica e/ou diferença na riqueza e composição de espécies entre suas margens opostas (Fernandes *et al.*, 2012; Everson, 2012). Ávila-Pires *et al.* (2009) e Silva e Sites (1995) obtiveram resultados semelhantes ao observar diferenças na composição de squamatas entre as regiões leste e oeste ao sul do Rio Amazonas, tendo o Madeira como principal barreira. Em relação ao Rio Juruá, trabalhos com sapos e pequenos mamíferos concluíram que o rio apresenta pouca ou nenhuma congruência com a hipótese ribeirinha (Gascon *et al.*, 1996; 1998; Loughheed *et al.*, 1999; Gascon *et al.*, 2000).

A presença de quatro morfotipos (1, 3, 4 e 5) em ambas as margens do Rio Amazonas indicam, provavelmente, que este rio, assim como os seus afluentes, não atua como barreira para *C. hortulanus*. Estes morfotipos presentes na Calha Norte estão

presentes também em outras regiões brasileiras (Rio de Janeiro, Espírito Santo, Bahia e Piauí), não sendo exclusivos das populações amazônicas. Desta forma, nossos resultados apontam duas hipóteses para do polimorfismo de *C. hortulanus*: 1) existe fluxo gênico entre as populações, independentemente da distância geográfica e das barreiras naturais; 2) o padrão de cor e desenho, provavelmente, é uma resposta fenotípica às pressões nos diferentes ambientes ocupados pela espécie.

Literatura citada

- Ávila-Pires T.C.S., Vitt, L.J., Sartorius, S.S. & Zani, P.A. (2009) Squamata (Reptilia) from four sites in southern Amazonia, with a biogeographic analysis of Amazonian lizards. *Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Ciências Naturais*, 4 (2), 99–118.
- Cain, A.J. & Sheppard, P.M. (1954) The theory of adaptive polymorphism. *The American Naturalist*, 88 (842), 321–326.
- Colston T.J., Grazziotin, F.G., Shepard, D.B., Vitt, L.J., Colli, G.R., Henderson, R.W., Hedges, S.B., Bonatto, S., Zaher, H., Noonan, B.P. & Burbrink, F.T. (2013) Molecular systematics and historical biogeography of tree boas (*Corallus* spp.). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66 (3), 953–959. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2012.11.027>
- 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.
- Everson, K. (2012) *On the Origin of Species: The Madeira River as a Barrier for Small Mammals in the Amazon Basin*. Unpublished thesis, Ohio University. 38p.
- Fernandes, A.M., Wink, M. & Aleixo, A. (2012) Phylogeography of the chestnut-tailed antbird (*Myrmeciza hemimelaena*) clarifies the role of rivers in Amazonian biogeography. *Journal of Biogeography*, 39 (8), 1524–1535. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02712.x>

- Forsman, A. & Berg, V. A. (2008) Associations of variable coloration with niche breadth and conservation status among Australian reptiles. *Ecology*, 89 (5), 1201–1207. <http://dx.doi.org/10.1890/07-1670.1>
- Forsman, A. & Hagman, M. (2009) Association of Coloration Mode with Population Declines and Endangerment in Australian Frogs. *Conservation Biology*, 23 (6), 1535–1543. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01244.x>.
- Forsman, A., Ahnesjö, J., Caesar, S. & Karlsson, M. 2008. A model of ecological and evolutionary consequences of color polymorphism. *Ecology*, 89 (1): 34–40. <http://dx.doi.org/10.1890/07-0572.1>
- Gascon, C., Loughheed, S.C. & Bogart, J.P. (1996) Genetic and morphological variation in *Vanzolinius discodactylus*: a test of the river hypothesis of speciation. *Biotropica*, 28, 376–387.
- Gascon, C., Loughheed, S.C. & Bogart, J.P. (1998) Patterns of Genetic Population Differentiation in Four Species of Amazonian Frogs: A Test of the Riverine Barrier Hypothesis. *Biotropica*, 30 (1), 104–119. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00373.x>
- Gascon, C., Malcolm, J.R., Patton, J.L., da Silva, M.N.F., Bogart, J.P., Loughheed, S.C., Peres, C.A., Neckel, S. & Boag, P.T. (2000) Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 13672–13677. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.230136397>
- Goulding, M., Barthem, R. & Ferreira, E. (2003). *The Smithsonian atlas of the Amazon*. Princeton Editorial Associates, London, UK, 256 pp.
- Hammer, O., Harper, D.A T. & Rian, P.D. (2001) *Past*: Palaeontological statistics software package for education and data analysis. Version. 1.37. Available from http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (accessed 19 November 2013).
- Henderson, R.W. (1997) A Taxonomic Review of the *Corallus hortulanus* Complex of Neotropical Tree Boas. *Caribbean Journal of Science*, 3-4(33), 198–221.
- Henderson, T., Waller, P., Micucci, G., Puerto, & Bourgeois, R.W. (1995) Ecological correlates and patterns in the distribution of Neotropical boines (Serpentes: Boidae): a preliminary assessment. *Herpetology Natural History*, 3(1), 15–27.

- Lougheed, S.C., Gascon, C., Jones, D.A., Bogart, J.P. & Boag, P.T. (1999) Ridges and rivers: a test of competing hypotheses of Amazonian diversification using a dart-poison frog (*Epipedobates femoralis*), 266 (1431), 1829-1835. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.1999.0853>
- Pizzatto, L. & Marques, O.A.V. (2007) Reproductive ecology of boine snakes with emphasis on brazilian species and a comparison to pythons. *South American Journal of Herpetology*, 2(2), 107–122. [http://dx.doi.org/10.2994/1808-9798\(2007\)2\[107:REOBSW\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.2994/1808-9798(2007)2[107:REOBSW]2.0.CO;2)
- Pizzatto, L. & Dubey, S. (2012) Colour-polymorphic snake species are older. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107, 210–218. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01936.x>
- Rodrigues, M.T. 1996. Lizards, snakes and amphisbaenians from the Quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 30, 513–523.
- Shine, R. & Harlow, P.S. (1998) Ecological traits of commercially harvested water monitors, *Varanus salvator*, in northern Sumatra. *Wildlife Research*, 25, 437–447.
- Silva, N.J. & Sites, J.W. 1995. Patterns of diversity of neotropical squamate reptile species with emphasis on the brazilian Amazon and the conservation potential of indigenous reserves. *Conservation Biology*, 9 (4), 873–901.
- Sterling, T. (1996) *Naturaleza y Vida Animal: Amazonas*. Barcelona: Folio.

[Artigo a ser submetido para revista *Molecular Phylogenetic Evolution**]

Estruturação genética das populações de *Corallus hortulanus*

MEL DE OLIVEIRA DUARTE¹, ANA LÚCIA DA COSTA PRUDENTE², TIBÉRIO
CESAR TORTOLA BURLAMAQUI¹ E FELIPE GOBBI GRAZZIOTIN³

¹ Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Universidade Federal do Pará / Museu Paraense Emílio Goeldi-MPEG/UFPa. Avenida Perimetral, 1901. Caixa Postal 399, Terra Firme, Belém, Pará, CEP 66017-970, Brasil.

² Museu Paraense Emílio Goeldi, Departamento de Zoologia, Laboratório de Herpetologia. Avenida Perimetral, 1901. Caixa Postal 399, Terra Firme, Belém, Pará, CEP 66017-970, Brasil.

³Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – Laboratório de Herpetologia – Avenida Nazaré 481 – Ipiranga CEP: 04263-000 São Paulo – SP.

* pra facilitar a leitura, as figuras foram mantidas no texto.

Resumo

Corallus hortulanus apresenta a maior distribuição geográfica dentre as serpentes Neotropicais e atualmente está inserida em um complexo que inclui quatro espécies. O objetivo deste trabalho foi identificar grau de estruturação genética entre as populações de *C. hortulanus* ao longo de sua distribuição e verificar se os principais interflúvios ao sul da bacia amazônica representam populações estruturadas geneticamente em *C. hortulanus*. Foram utilizadas amostras provenientes da Calha Sul, Calha Norte e outros estados do Brasil. Para organizar as populações foram utilizado dois métodos: SAMOVA e critérios físicos e ecológicos. Nas análises filogenéticas foram utilizados os marcadores Citb e COI, para comparação, e nas análises populacionais foi utilizado apenas Citb. Foram geradas 103 sequências de Citb e 38 sequências de COI. Dois conjuntos de populações foram estabelecidos: Conjunto Distribuição Total de *C. hortulanus* (CDT) e Conjunto Calha Sul do Rio Amazonas (CCS). Em relação ao CDT, as cinco populações determinadas apresentaram um nível intermediário de estruturação genética ao longo de sua distribuição. Na comparação dos interflúvios utilizando CCS, foi observado que os rios da Calha Sul do Rio Amazonas apresentaram um padrão misto, onde Tocantins, Xingu e Madeira não influíram na estruturação genética, enquanto Purus e Tapajós se apresentaram como barreira geográfica para as populações de *C. hortulanus*, sendo que apenas em um caso a estruturação é encontrada em todas as análises (Purus). Um cenário evolutivo que pudesse explicar a diversidade genética de *C. hortulanus* não pôde ser descrito por apenas um evento biogeográfico ou época geológica, pois tal cenário é complexo e necessita englobar alterações geológicas/climáticas no Plioceno seguido de flutuações climáticas no Pleistoceno, bem como os efeitos de alguns rios da região amazônica. Além disso, a utilização de apenas um locus de herança matrilineal (DNA mitocondrial) pode ter mascarado os padrões filogeográficos e de coalescência para *C. hortulanus*.

Palavras-chave: estruturação geográfica; rios como barreiras; variação gênica; *Corallus hortulanus*.

Abstract

Corallus hortulanus has the largest geographical distribution among Neotropical snakes and is currently part of a complex that includes four species. The aim of this study was to identify the degree of genetic structure among populations of *C. hortulanus* throughout its distribution and verify that the major interfluves of south of the Amazon basin represent genetically structured populations *C. hortulanus*. Were utilized samples from south and north of the Amazon River and from other Brazilian states. To organize the populations were used SAMOVA and physical and ecological criteria. In phylogenetic analyzes the CITB and COI markers were used for comparison, and in the population analysis was used only CITB. Were generated 103 CITB and 38 COI sequences. Two data sets of populations were established: Total Distribution populations of *C. hortulanus* (CDT) and South of the Amazon River populations of *C. hortulanus* (CCS). Comparing the interfluves using CCS, it was observed that the rivers of south of the Amazon River showed a mixed pattern, which Tocantins, Xingu and Madeira rivers did not influence the genetic structure, while Purus and Tapajós rivers acted as a geographical barrier for populations of *C. hortulanus*, and only in one case the genetic structure was found in all analyzes (Purus). An evolutionary scenario that could explain the genetic diversity of *C. hortulanus* could not be described by just a biogeographic or geological epoch event, because its complexity and needs to encompass geological/climate change in the Pliocene followed by climatic fluctuations in the Pleistocene, as well as the effects of some rivers of the Amazon region. Furthermore, the use of only one locus inheritance matrilineal (mitochondrial DNA) may have masked the phylogenetic and coalescence patterns for *C. hortulanus*.

Keywords: geographic structure; riverine barriers; gene variation; *Corallus hortulanus*.

Introdução

Entre as nove espécies reconhecida de *Corallus*, *C. hortulanus* é a que apresenta a maior distribuição geográfica, podendo ser encontrada em ambientes de florestas tropicais do Brasil, Guianas, sudeste da Colômbia, sudeste da Venezuela, Equador, Peru, Bolívia, assim como em áreas abertas, como o Cerrado e Caatinga brasileiras (Cunha e Nascimento, 1993; Puerto e Henderson, 1995; Rodrigues, 1996; Henderson, 1997).

Historicamente, *C. hortulanus*, *C. ruschenbergerii*, *C. grenadensis* e *C. cookii* tem sido consideradas espécies válidas formando o complexo *C. hortulanus* (Henderson, 1997). Recentemente, na hipótese filogenética proposta por Colston *et al.* (2013), o monofiletismo de *C. hortulanus* não foi confirmado, considerando a proximidade entre *C. granadensis* e *C. cookii* e as populações de *C. hortulanus* do Brasil e Guiana.

Um dos principais objetivos das pesquisas evolutivas atuais é entender as relações históricas entre os táxons, e estudos moleculares tem sido amplamente utilizados para compreender estas relações e, às vezes, compreender também seus respectivos processos evolutivos (Aleixo, 2004; Ribas *et al.*, 2005; Ribas e Miyaki, 2007; Siqueira *et al.*, 2010; Barth *et al.*, 2010; Ribas *et al.*, 2012; Colston *et al.*, 2013; Reynolds *et al.*, 2013).

Um grande número de estudos filogeográficos revelou que muitas espécies politípicas amplamente distribuídas pela bacia Amazônica são na verdade compostas por um complexo de espécies (Aleixo, 2002, 2004; Armenta *et al.*, 2005; Carneiro *et al.*, 2012; Fernandes *et al.*, 2012). Além de sua ampla distribuição, *C. hortulanus* também apresenta uma grande variação no padrão cromático e grande dimorfismo ontogenético (Cunha e Nascimento, 1993; Henderson, 1997; ver Capítulo I). Segundo

Henderson (1997), esta grande variedade levou a confusões taxonômicas, com espécies sendo descritas baseadas apenas no padrão de coloração.

Diversos estudos na Amazônia tentam entender a alta biodiversidade encontrada neste bioma (Wallace, 1852; Bates, 1863; Haffer, 1969; Vanzolini, 1970; Loughheed *et al.*, 1999; Patton *et al.*, 2000; Glor *et al.*, 2001; Cheviron *et al.*, 2005; Quijadas-Mascareñas *et al.*, 2007). A presença de rios como barreiras para dispersão de grupos foi uma hipótese proposta Wallace (1852), na tentativa de justificar esta grande diversidade de espécies. A partir desta proposição, vários trabalhos com vertebrados têm sustentado esta hipótese e/ou elaborado novas hipóteses considerando a influência dos rios na alta diversidade da biota amazônica, na identificação das áreas de endemismo e na distribuição de espécies ao longo das margens opostas (Haffer, 1969; Lovejoy *et al.*, 1998; Gascon *et al.*, 2000; Bates, 2001; Symula *et al.*, 2003; Aleixo, 2004; Vallinoto *et al.*, 2006; Díaz-Muñoz, 2012; McCartney-Melstad *et al.*, 2012). Para algumas serpentes amazônicas, o padrão de distribuição de pares de espécies foi associado ao Rio Amazonas (Prudente e Passos, 2010; Silva, 2010). Para *Corallus*, o padrão de distribuição de duas espécies estaria associado à presença dos rios Amazonas e Negro: sendo que *C. caninus* (Linnaeus, 1758) estaria restrita à Calha Norte do Rio Amazonas e oeste do Rio Negro, enquanto que *C. batesii* (Gray, 1860) estaria restrito à Calha Sul e leste do Rio Negro (Henderson *et al.*, 2009).

O presente trabalho teve como objetivo responder as seguintes perguntas: 1) qual o grau de estruturação genética entre as populações de *C. hortulanus* ao longo de sua distribuição?; e 2) os principais interflúvios ao sul da bacia amazônica representam populações estruturadas geneticamente em *C. hortulanus*?

Material e métodos

Foram amostrados 109 indivíduos provenientes da Guiana (província de Potaro-Siparuni) e de 11 estados brasileiros (Alagoas, Amazonas, Amapá, Bahia, Minas Gerais, Mato Grosso, Pará, Piauí, Rio de Janeiro, Rondônia, Roraima e Tocantins). A distribuição das amostras pode ser visualizada no mapa da Figura 1. As amostras de tecido foram cedidas pelas coleções herpetológicas do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e da Universidade de Brasília (UnB), bem como pela coleção de tecidos do Instituto de Biologia da Universidade de São Paulo (IB-USP).

Todas as amostras foram georeferenciadas e os espécimes sem registros de coordenadas foram georeferenciados utilizando as coordenadas do centro geográfico do município onde foram coletados.

A extração do DNA foi realizada utilizando kits de extração comerciais Invitrogen (Carlsbad, CA, USA) seguindo o protocolo do fabricante.

Dois fragmentos do genoma mitocondrial foram amplificados por meio da técnica de Reação em Cadeia de Polimerase (PCR) utilizando-se iniciadores para os genes mitocondriais citocromo *b* (Cytb) e citocromo oxidase I (COI, Tabela 01).

Tabela 1 - Sequências e referências dos iniciadores utilizados

Gene	Nome	Sequência (5'-3')	Tm(°C)	Fonte
Cytb	7574	5'- TCAAAYATCTCAACCTGATGAAAYTTYGG-3'	63°C – 54°C	Pook <i>et al.</i> (2000)
	7575	5'-GGCAAATAGGAAGTATCAYTCTGGYTT-3'		
COI	7580	5'-GCATTYCCACGAATAAATAAYATRAG-3'	63°C – 54°C	Pook <i>et al.</i> (2000)
	7582	5'-CCTGTTGGAAYTGCRATRATTAT-3'		

A reação de amplificação do fragmento mitocondrial seguiu o protocolo padrão: tampão de reação (50 mM Tris-HCl; pH 9,0; 50 mM KCl; 2,5 % Triton X 100), dNTPs (200 µM de cada), 0,2 µM MgCl₂, 0,25 µM de cada primer, 0,8ng/µl de DNA das

amostras e 0,02 U de Taq DNA polimerase. As PCRs para as regiões selecionadas foram efetuadas em um termociclador automático com um perfil de ciclo com os seguintes ‘: 94°C por 30 segundos, 63°C – temperatura de anelamento – por 30 segundos em 72°C por 30 segundos. Durante nove ciclos a temperatura de anelamento foi reduzida em 1°C até alcançar 54°C. Essa última temperatura foi mantida por 34 ciclos. Seguiu-se em 72°C por 2 min e depois estabilizou-se em 4°C até retirar do termociclador. Os produtos de PCR foram enviados à empresa Macrogen (Seul, República da Coreia), para a realização do sequenciamento das duas fitas dos fragmentos amplificados.

As sequências para os genes mitocondriais foram montadas e editadas utilizando o programa Geneious v. 6.05 (Drummond *et al.*, 2010). O alinhamento das sequências foi realizado utilizando algoritmo FFT-NS-i x2 do plug-in do programa MAFFT v7.017 (Kato *et al.*, 2002), como implementado no programa Geneious.

Foram realizadas duas análises filogenéticas, a Inferência Bayesiana (IB) e a Máxima Verossimilhança (MV). A IB foi realizada no programa Mr.Bayes 3.2.1 (Ronquist *et al.*, 2012), utilizando 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 (Drummond & Rambaut, 2008). A MV foi realizada no programa RAxML (Stamatakis, 2006), utilizando o algoritmo *rapid bootstrap*, sendo o suporte para os nós estimado por 1.000 réplicas de *bootstrap*.

Para ambas as metodologias o modelo de evolução molecular usado foi definido através do critério de informação de Akaike (AIC) baseado em uma análise prévia dos dados utilizando o aplicativo JModeltest v 2.1.4 (Posada, 2008).

O grupo externo foi definido com base no estudo de Colston *et al.* (2013), sendo utilizadas sequências de *Corallus ruschembergii* procedentes do GenBank para Cytb, enquanto as sequências para o COI foram geradas por nós para a mesma espécie.

A estimativa dos tempos de divergência entre os clados mitocondriais (somente cytb) foi calculada utilizando o método de relógio molecular estrito no programa Beast v1.8.0 (Drummond *et al.*, 2013). Foi usada a taxa de substituição de 0,0058 mutações/sítio/Mya como obtida por Colston *et al.* (2013) para o clado de *C. hortulanus*. Essa datação foi realizada a partir de 50×10^6 gerações, com uma amostragem a cada 1000 gerações, sendo que as primeiras 5000 árvores foram descartadas como *burn-in*, após verificação prévia das corridas com o auxílio do programa Tracer 1.5 (Drummond & Rambaut, 2008)

Para agrupar as amostras em populações e estimar a estruturação geográfica das mesmas foi utilizado o programa SAMOVA v1.1 (Análise Espacial de Variância Molecular, Dupanloup *et al.*, 2002). Este programa é capaz de estimar o grau de estruturação entre as localidades de coletas e, com isso, definir em quantas populações as amostras podem ser agrupadas. Foram avaliados 18 hipóteses de agrupamento, variando o número de populações permitidas (k) entre 2 a 20.

Adicionalmente a análise utilizando SAMOVA, a estruturação geográfica foi inferida através da Análise de Variância Molecular (AMOVA, Excoffier *et al.*, 1992), utilizando o programa Arlequin v3.5 (Excoffier e Lischer, 2010).

Critérios físicos e ecológicos são frequentemente testados em análises de estruturação populacional (Dupanloup *et al.*, 2002). *Corallus hortulanus* encontra-se distribuída por diversos biomas neotropicais (Floresta Amazônica, Mata Atlântica, Cerrado, etc), bem como encontra-se distribuída por diversas províncias geológicas (Planalto das Guianas, Planície Amazônica, Planalto Central do Brasil, Planície Costeira

do Brasil, etc) e domínios morfoclimáticos (Amazônico, Cerrados, Mares de Morros, etc) da América do Sul, além de sua distribuição abarcar diversos interflúvios Amazônicos.

Para avaliar hipóteses de estruturação geográfica pré-definidas dois conjuntos de dados foram avaliados: 1) Conjunto Distribuição Total de *C. hortulanus* (CDT) e 2) Conjunto Calha Sul do Rio Amazonas (CCS). No CDT as amostras foram agrupadas seguindo as grandes divisões físicas/ecológicas da distribuição da espécie em: Calha norte do Amazonas (n= 17), Calha sul do Amazonas (n= 60), Região central do Brasil (n= 13), Região sudeste do Brasil (n= 7) e Região nordeste do Brasil (n= 6). Estas grandes divisões físicas tentam sumarizar a diversidade de regiões habitadas pela espécie. Já para o CCS as amostras foram agrupadas seguindo a divisão dos interflúvios da calha sul do rio Amazonas em Leste do Tocantins (n= 2), Tocantins/Xingu (n= 20), Xingu/Tapajós (n= 3), Tapajós/Madeira (n= 26), Madeira/Purus (n= 4) e Purus/Juruá (n= 5). Também, buscando testar a influência dos rios na estruturação da variação genética entre as populações da Calha Sul do Amazonas, foram estimados índices de fixação (F_{ST}) par-a-par entre os interflúvios utilizando o programa Arlequin.

As relações evolutivas entre os haplótipos foram avaliadas através da construção de redes de haplótipos, no programa *Network* 4.1 (Bandelt *et al.*, 1999). Para ambos conjuntos de dados (CDT e CCS) foram construídas redes de haplótipos utilizando-se apenas as sequencias geradas para Citb.

Também utilizando o programa Arlequin, foram estimadas estatísticas sumárias como diversidade nucleotídica (π) e haplotípica (H_d), e testes de neutralidade de Tajima (Tajima, 1983) e de Fu (Fu, 1997).

Para avaliar a divergência genética entre as populações foram geradas matrizes de distância não corrigida (p) no programa MEGA 5.0 (Tamura *et al.*, 2011), utilizando-se as sequencias de *Citb* para os dois conjuntos de dados.

Resultados

Dos 109 indivíduos sequenciados, foram geradas 103 sequências de *Citb* e 38 sequências de COI de *C. hortulanus*. Devido ao pequeno número de sequencias geradas para o COI, as análises populacionais foram realizadas apenas com as sequencias de *Citb*.

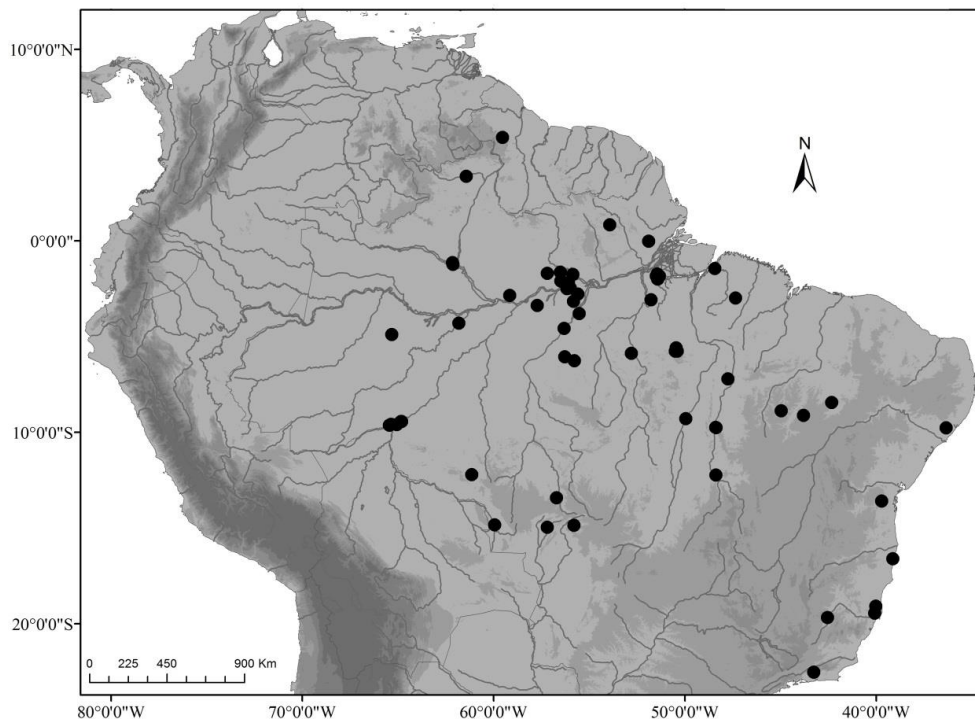


Figura 1 - Mapa de distribuição dos indivíduos de *Corallus hortulanus* amostrados no Brasil e Guiana.

As análises filogenéticas das sequencias de *Citb* apresentaram topologias semelhantes e, portanto, foram representadas na mesma figura (Figura 2). Os clados

com altos valores de suporte (>70% para bootstrap ou >90% para probabilidade posterior) foram recuperados em todas as análises e possuem uma clara estruturação geográfica que pode ser visualizada no mapa da Figura 2. No entanto, a relação entre estes clados não foi constante entre as diferentes árvores filogenéticas. A principal diferença entre as análises reside no ponto de enraizamento da diversidade de *C. hortulanus* (Figura 2, Anexos 3 e 4).

As topologias das análises filogenéticas para as sequências de COI também foram similares (Anexos 5 e 6) e, novamente, a relação entre os clados formados não foi constante. Apesar do pequeno número amostral, as topologias de COI corroboraram a maioria dos agrupamentos formados nas topologias de Citb e serão descritos a seguir de forma comparativa.

Treze clados com altos valores de suporte foram recuperados pelas análises filogenéticas das sequências de Citb (Figura 2). Estes clados foram nomeados de A a M e encontram-se descritos abaixo.

O clado A é formado por espécimes provenientes da região Central do Brasil (n= 6), estado do Tocantins, na topologia de Citb, não sendo corroborado por COI (IB e MV), devido à ausência destes espécimes nesta segunda topologia.

O clado B é composto por indivíduos da região Sudeste, incluindo os estados do Espírito Santo (n= 4), Minas Gerais (n= 2) e Rio de Janeiro (n= 1) e um indivíduo da região Nordeste, estado da Bahia (Município de Trancoso). Este clado foi corroborado na topologia de COI, com algumas diferenças: o espécime proveniente do estado da Bahia nas árvores de COI e Citb, são de municípios distintos. Além disso, na topologia de COI, o clado B apresenta como grupo irmão um indivíduo proveniente do Piauí, indivíduo não incluso na topologia de Citb.

O clado C é composto apenas por indivíduos da Calha Norte (n= 3), sendo todos provenientes do estado do Pará. Este clado não pôde ser corroborado pelas topologias de COI, devido à ausência dos espécimes. O clado C tem como grupo irmão o clado D, mas os apoios estatísticos para essa relação foram baixos em todas as topologias. O clado D é composto por espécimes provenientes da região Nordeste, Piauí, e um indivíduo da população Central, Tocantins. Este grupo foi corroborado nas topologias de COI com apenas dois espécimes, um do Tocantins e um do Piauí.

O clado E é composto por dois subclados: o subclado F, que abrange cinco espécimes provenientes da Calha Sul do Rio Amazonas, incluindo os interflúvios Madeira/Purus (n= 1) e Purus/Juruá (n= 5), no estado do Amazonas; e o subclado G, que abrange apenas indivíduos da Calha Norte, no estado de Roraima. O asterisco no táxon “ch 040” indica que sua posição nas topologias gerada pelo BEAST e nas outras duas topologias (IB e MV) foram significativamente diferente. Na árvore gerada pelo Beast o táxon “ch 040” aparece como grupo irmão do clado E, enquanto que, nas outras duas topologias, este táxon aparece no subclado F, embora seja geneticamente diferente dos demais espécimes do grupo (ver comprimento dos ramos nos Anexos 3 e 4). Na topologia encontrada para COI o clado E foi corroborado, mas com um menor número de espécimes, tanto no subclado F quanto no subclado G.

O clado H é composto por um espécime da Calha Sul, no interflúvio Xingu/Tapajós, e por três espécimes da Calha Norte, nos estados Pará (n= 1) e Amapá (n= 2). Nas topologias para COI, apenas um indivíduo, proveniente do Amapá, foi sequenciado.

O clado I é composto por espécimes da Calha Sul provenientes do leste do Rio Madeira, incluindo as populações do Leste do Tocantins (n= 2), Tocantins/Xingu (n= 17), Xingu/Tapajós (n= 2) e Tapajós/Madeira (n= 6); e um espécime da Calha Norte, do

Amapá. Nas topologias para COI este clado também foi corroborado, no entanto com um número menor de espécimes e com a presença de espécimes que não se encontram nas topologias de Citb, mas que são provenientes dos mesmos interflúvios.

O clado J é composto por espécimes da Calha Sul, incluindo as populações do Tocantins/Xingu (n=3), Tapajós/Madeira (n= 19) e Madeira/Purus (n= 3); espécimes provenientes da Região Central (n= 6), estados do Mato Grosso e Tocantins; e um espécime da Calha Norte, estado do Pará. Dentro deste grande clado são encontrados três subclados relativamente bem suportados: o subclado K, composto por espécimes da Calha Sul, interflúvios Tapajós/Madeira (n= 5) e Madeira/Purus (n= 1) e um espécime da Região Central, Mato Grosso; o subclado L, composto por espécimes da Calha Sul, interflúvios Tocantins/Xingu (n= 1) e Tapajós/Madeira (n= 5) e um espécime da Calha Norte, estado do Pará; e o subclado M, composto por espécimes da Calha Sul, interflúvios Tocantins/Xingu (n= 2) e Madeira/Purus (n= 1); e espécimes da Região Central, dos estados Mato Grosso (n= 5) e Tocantins (n= 1). Os demais indivíduos dentro do clado J não formaram agrupamentos com alto valor de apoio para os nós. Nas topologias encontradas para COI, o clado J é formado por apenas dois indivíduos. Os subclados K, L e M não foram corroborados pela topologia do COI.

Poucas relações entre os cladogramas encontrados foram bem apoiadas estatisticamente. Desta forma, não foi possível determinar com segurança as relações entre os mesmos.

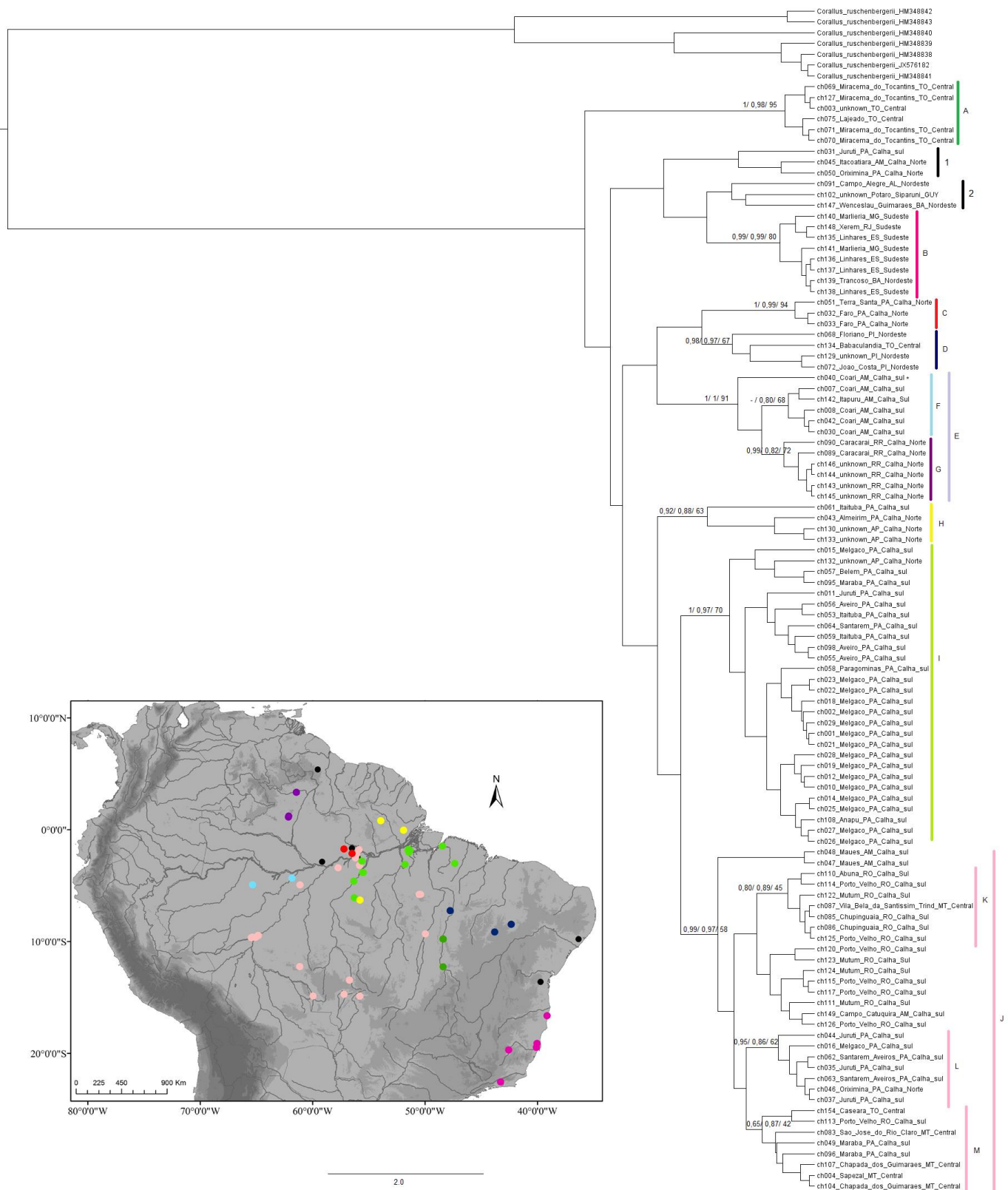


Figura 2 - Filogenia construída a partir do gene *Citb* para as populações de *Corallus hortulanus* com base em Inferência Bayesiana (1º apoio – Beast; 2º apoio - Mr. Bayes) e Máxima Verossimilhança (3º apoio). Apenas os apoios moderadamente ou bem apoiados estatisticamente foram mostrados. No detalhe o mapa com cores correspondentes aos clados mostrando a distribuição dos mesmos.

A análise de tempo de divergência apresentou uma estimativa de cladogênese entre *C. hortulanus* e *C. ruschenbergerii* de aproximadamente 10,39 Ma, na metade final do Mioceno.

O primeiro evento cladogênico ocorreu entre o clado A (População Central, estado Tocantins) e as demais populações, há aproximadamente 2,95 Ma. Posteriormente, há $\pm 2,63$ Ma, houve a separação do clado B (População Sudeste) + espécimes das populações Nordeste e alguns espécimes das populações Amazônia + Central. A Calha Norte separou-se da Calha Sul duas vezes ($\pm 2,02$): uma separação ocorreu entre os cladogramas G (Norte) e F (Sul); e a outra aconteceu entre H (Norte) e I+J (Sul). Dentro da Calha Sul, a separação entre I e J ocorreu há $\pm 1,71$ Ma e houve o surgimento de um clado da população Central (M), fortemente ligado à Calha Sul ($\pm 0,67$). A separação entre Nordeste (D) e Calha Norte (C) foi há $\pm 1,45$ Ma. A separação entre Nordeste e Sudeste (B) ocorreu há $\pm 1,36$.

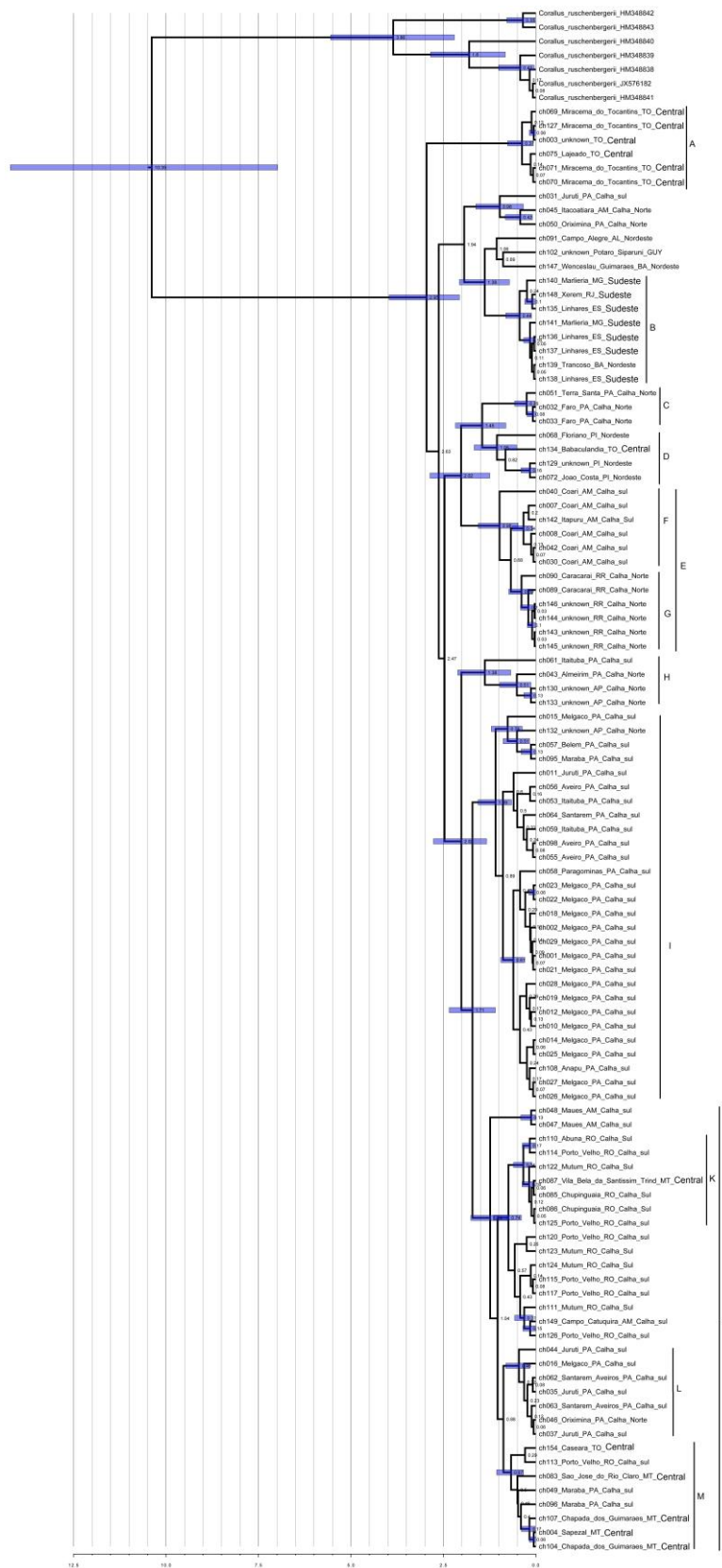


Figura 3 - Cronograma estimado pelo programa Beast com as sequencias de Citb de *Corallus hortulanus*.

Não foi possível delimitar o número de populações (k) para o conjunto total de sequencias utilizando o programa SAMOVA, uma vez que a variação entre grupos (F_{CT}) aumentou indefinidamente (Tabela 2), chegando ao valor máximo com k igual a 20.

Tabela 2 - Valores de F_{SC} , F_{ST} e F_{CT} encontrado pelo SAMOVA para cada k.

Populações	FSC	FST	FCT
2	0,68145	0,81684	0,42503
3	0,5975	0,78344	0,46197
4	0,66441	0,80085	0,40656
5	0,53533	0,79072	0,54961
6	0,50609	0,79226	0,5794
7	0,48261	0,79433	0,60248
8	0,36446	0,75907	0,6209
9	0,29435	0,74672	0,64107
10	0,25554	0,74411	0,65628
11	0,20026	0,74497	0,6811
12	0,14619	0,74081	0,69643
13	0,10956	0,74085	0,70896
14	0,05624	0,74158	0,72618
15	0,01398	0,74065	0,73697
16	-0,02142	0,73923	0,7447
17	-0,06805	0,73647	0,75326
18	-0,1239	0,73399	0,76331
19	-0,17105	0,73427	0,77308
20	-0,20976	0,73418	0,78027

A rede de haplótipos construída utilizando todas as sequencias de Citb (CDT, Figura 4), mostrou uma discreta tendência de estruturação entre as populações. Apesar disso, todas as populações compartilharam haplótipos com pelo menos mais uma população. Em um total de 66 haplótipos, 49 são haplótipos únicos e a maioria apresenta baixa frequência.

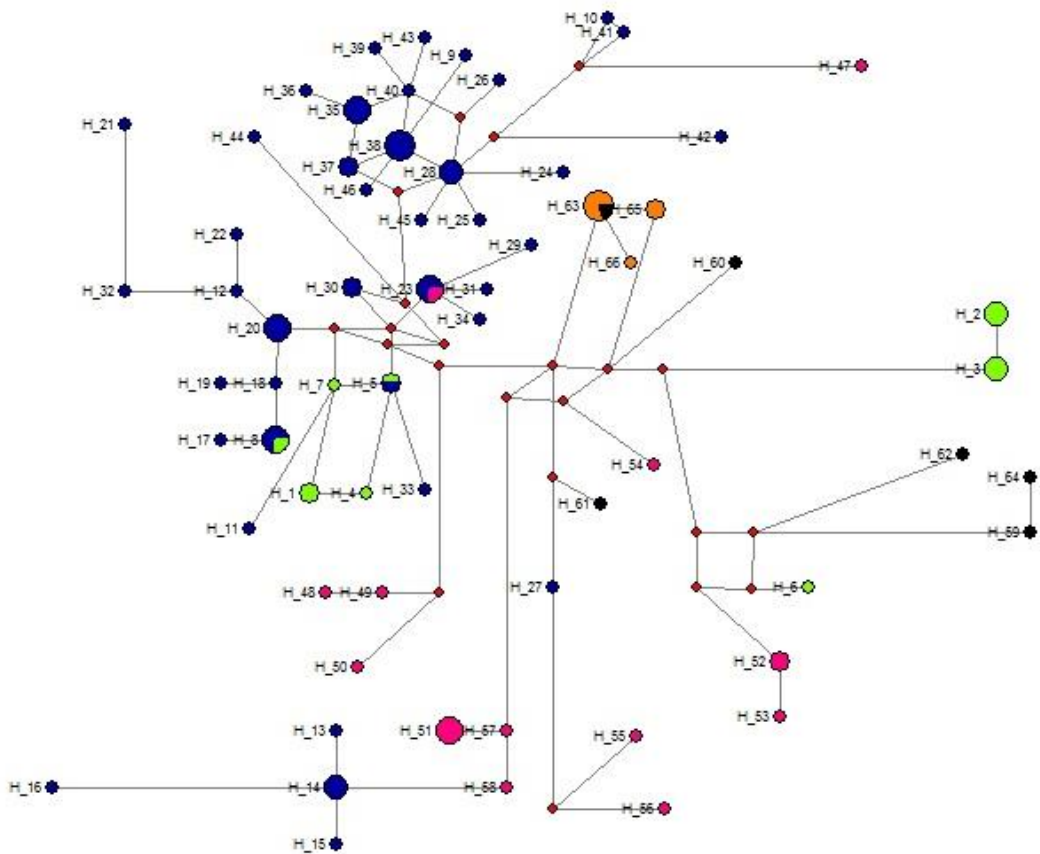


Figura 4 - Rede de haplótipos construída com todas as sequencias de Citb geradas para as populações de *Corallus hortulanus* definidas com base nas grandes divisões físicas/ecológicas da distribuição da espécie (CDT). Rosa = Calha Norte; Azul = Calha Sul; Verde = Central; Laranja = Sudeste; Preto= Nordeste.

A população Calha Sul compartilhou dois haplótipos com a população Central (H5 e H8), um haplótipo com a população Calha Norte (H23) e possui 37 haplótipos exclusivos. A população Calha Norte, além do haplótipo compartilhados com a Calha Sul, apresentou 12 haplótipos exclusivos. A população Central apresentou seis haplótipos exclusivos.

A população Nordeste apresentou cinco haplótipos exclusivos e um haplótipo compartilhado com a população Sudeste (H63), que apresentou dois haplótipos exclusivos.

A rede de haplótipos gerada apenas para as sequências de Citb dos indivíduos distribuídos entre os interflúvios da calha sul do Rio Amazonas (CCS, Figura 5) não apresentou estruturação entre as populações delimitadas pelos rios. Em um total de 40 haplótipos, 31 foram haplótipos únicos e a maioria apresentou baixa frequência. Com exceção das populações Tapajós/Madeira e Madeira/Purus, que compartilharam um haplótipo (H4), as demais populações não compartilharam haplótipos entre si. De forma geral, foi observado nesta rede de haplótipos três agrupamentos: o primeiro grupo composto em sua maioria por haplótipos da população Tapajós/Madeira e alguns haplótipos de Madeira/Purus e Tocantins/Xingu; o segundo grupo apresentou haplótipos de Purus/Juruá e um haplótipo de Madeira/Purus; e o terceiro grupo composto em sua maioria por haplótipos de Tocantins/Xingu e alguns de Leste do Tocantins, Xingu/Tapajós e Tapajós/Madeira. Fora destes grupos ainda é possível observar um haplótipo do Tapajós/Madeira e um do Xingu/Tapajós.

A população Leste do Tocantins apresentou dois haplótipos exclusivos, Tocantins/Xingu 12, Xingu/Tapajós 03, Tapajós/Madeira 16, Madeira/Purus 03 e Purus/Juruá também 03 haplótipos exclusivos.

A AMOVA realizada com o CDT indicou que o percentual de variação foi levemente maior entre as populações (50,49%) do que dentro das mesmas (49,51%).

A diversidade nucleotídica total encontrada foi de 0,016569 (+/- 0,008739), sendo que a Região Calha Norte foi a população que apresentou maior diversidade nucleotídica (0,019016 +/- 0,010470) e a Região Sudeste, a menor diversidade (0,001544 +/- 0,002111). O número total de haplótipos foi 66, sendo que a Calha Sul apresentou o maior número de haplótipos (n= 40) e a região Sudeste o menor número (n= 3) (Tabela 3).

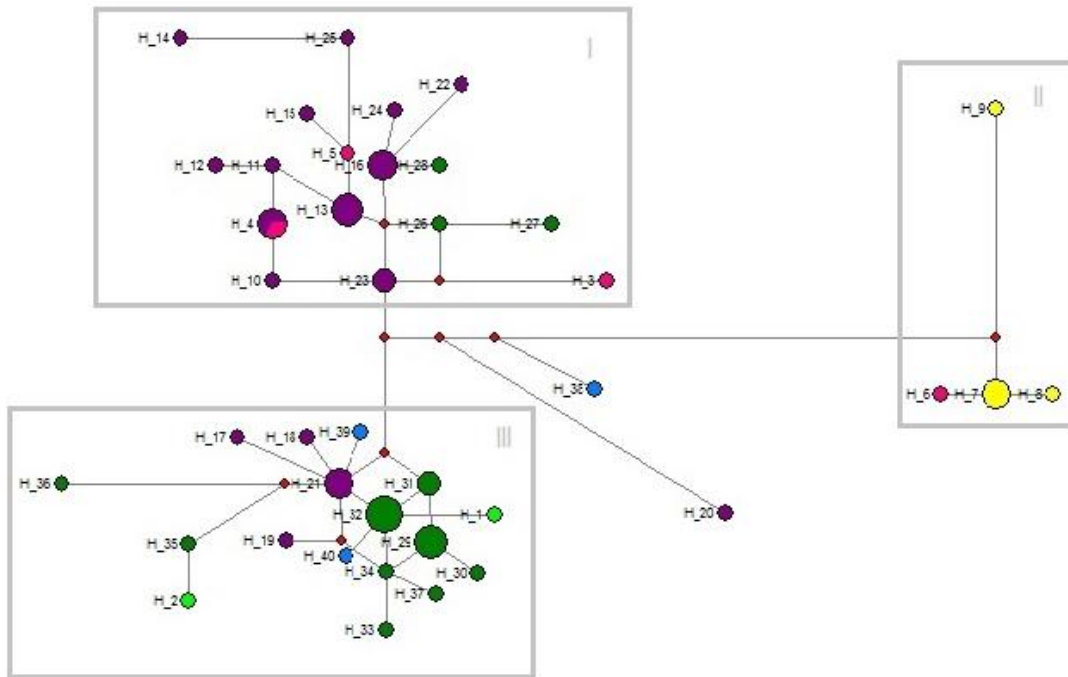


Figura 5 - Rede de haplótipos construída apenas com as sequências de Citb geradas para as populações de *Corallus hortulanus* definidas com base nos interflúvios da calha sul do Rio Amazonas (CCS). Verde-claro = Leste do Tocantins; Verde-escuro = Tocantins/Xingu; Azul = Xingu/Tapajós; Roxo = Tapajós/Madeira; Rosa = Madeira/Purus; e Amarelo = Purus/Juruá.

Tabela 3 – Estatísticas sumárias e testes de neutralidade para as populações de *Corallus hortulanus* definidas com base nas grandes divisões físicas/ecológicas da distribuição da espécie (CDT).

	N	h	S	Hd	Π	D	FS'
CE	13	8	14	0,9103 +/- 0,0559	0,012999 +/- 0,007503	0,99174	-0,41234
CN	17	13	26	0,9485 +/- 0,0435	0,019016 +/- 0,010470	-0,15410	-3,23483
CS	60	40	37	0,9797 +/- 0,0075	0,013082 +/- 0,007034	-0,87922	-25,30893 *
NO	6	6	15	1,0000 +/- 0,0962	0,015958 +/- 0,010077	0,52918	-1,50529
SD	7	3	1	0,6667 +/- 0,1598	0,001544 +/- 0,002111	-1,00623	-2,09312 *
Total	103	66	55	0,9871 +/- 0,0035	0,016569 +/- 0,008739	-1,19752	-25,01740 *

N= número de sequências; S= número de sítios variáveis; h= número de haplótipos; Hd= diversidade haplotípica; π = diversidade nucleotídica; D= D de Tajima; FS= FS de Fu. *Valores significativos. CN= Calha Norte, CS= Calha Sul, CE= Central, NO= Nordeste, SD= Sudeste.

Os resultados obtidos nos testes de neutralidade revelaram desvios em três casos: quando as populações foram todas agrupadas e para as populações Calha Sul e Sudeste em relação ao F de Fu, que apresentou valores negativos significativos. No entanto, o D de Tajima, apesar de ter apresentado valores negativos em algumas populações, não apresentou nenhum valor significativo. Desta forma, existe uma clara tendência de expansão populacional para a Calha Sul, Sudeste e para a espécie como um todo.

Os valores de divergência genética (distância p não corrigida) intrapopulacionais não ultrapassaram 2,5%, sendo que a população com menor divergência foi Sudeste (0,1%) e com a maior divergência foi Nordeste (2,5%). Quanto às divergências interpopulacionais, a maior divergência ocorreu entre Calha Sul e Nordeste (2,9%) e entre Calha Norte e Nordeste (2,9%); e a menor divergência entre Calha Sul e Central (1,9%). A divergência entre as populações de *C. hortulanus* e o grupo externo variou de 6,3% a 7,4% (Tabela 4).

Tabela 4 - Índices de diversidade genética (%) para o gene do Citocromo b para as populações de *C. hortulanus* definidas com base nas grandes divisões físicas/ecológicas da distribuição da espécie (CDT).

	CE	CS	CN	NO	SD
CE	(1,7)				
CS	1,9	(1,3)			
CN	2,5	2,2	(2,2)		
NO	2,7	2,9	2,9	(2,5)	
SD	2,7	2,6	2,7	2,3	(0,1)
Out	6,3	7,0	7,4	7,2	7,1

CN= Calha Norte, CS= Calha Sul, CE= Central, NO= Nordeste, SD= Sudeste e GE= Grupo Externo.

Para o CCS os resultados de F_{ST} mostraram-se significativos apenas entre algumas populações (Tabela 5). A única população que apresentou estruturação em relação a todas as outras foi Purus/Juruá. Os rios Tocantins, Xingu e Madeira não representaram barreira geográficas. Além disso, as populações a leste do Rio Tapajós

(Leste Tocantins, Tocantins/Xingu, Xingu/Tapajós) podem ser consideradas uma única população, uma vez que os valores de F_{ST} não foram significativamente diferentes de zero, indicando que não existe nenhuma estruturação entre estas populações. O resultado da AMOVA indicou que a variação encontrada entre as populações analisadas foi levemente menor (48,09%) que a variação dentro das populações (51,91%).

Tabela 5 - Valores de F_{ST} par a par utilizando o marcador Citb, onde as populações de *Corallus hortulanus* definidas com base nos interflúvios da calha sul do Rio Amazonas (CCS).

	LToc	MadPur	PurJur	TapMad	TocXin
LToc					
MadPur	0,18943				
PurJur	0,86986 *	0,49628 *			
TapMad	0,27554 *	0,10631	0,72827 *		
TocXin	-0,08201	0,44835 *	0,82783 *	0,33802 *	
XinTap	-0,26506	0,07981	0,72828 *	0,20967 *	0,13897

LtOc= Leste do Tocantins; MadPur= Madeira/Purus; PurJur= Purus/Juruá, TapMad= Tapajós/Madeira,

TocXin= Tocantins/Xingu, XinTap= Xingu/Tapajós. *Valores significativos de F_{ST} .

Para os interflúvios da calha sul a diversidade nucleotídica total encontrada foi 0.013082 (+/- 0,007034), sendo que a maior diversidade foi da população Madeira/Purus (0,017544 +/- 0,012224) e a menor de Purus/Juruá (0,004293 +/- 0,003256). O número total de haplótipos foi 40, sendo que Tapajós/Madeira apresenta o maior número de haplótipos (n= 17) e Leste Tocantins (n= 2) o menor número de haplótipos (Tabela 6).

Tabela 6 – Estatísticas sumárias para as populações de *Corallus hortulanus* definidas com base nos interflúvios da calha sul do Rio Amazonas (CCS).

	N	h	S	Hd	π	D	FS'
LToc	2	2	5	1,0000 +/- 0,5000	0,009158 +/- 0,010032	0,00000	1,60944
MadPur	4	4	18	1,0000 +/- 0,1768	0,017544 +/- 0,012224	-0,50485	0,25294
PurJur	5	3	6	0,7000 +/- 0,2184	0,004293 +/- 0,003256	-1,14554	0,95181
TapMad	26	17	20	0,9569 +/- 0,0226	0,009439 +/- 0,005448	-0,91216	-8,80564 *
TocXin	20	12	12	0,9105 +/- 0,0452	0,005955 +/- 0,003696	-0,75218	-5,89470 *
XinTap	3	3	10	1,0000 +/- 0,2722	0,011841 +/- 0,009587	0,00000	0,70320
Total	60	40	37	0,9797 +/- 0,0075	0,013082 +/- 0,007034	-0,87922	-25,30893 *

N= número de sequências; S= número de sítios variáveis; h= número de haplótipos;

Hd= diversidade haplotípica; π = diversidade nucleotídica; D= D de Tajima; FS= FS de Fu. *Valores significativos. Ltoc= Leste do Tocantins; MadPur= Madeira/Purus; PurJur= Purus/Juruá, TapMad= Tapajós/Madeira, TocXin= Tocantins/Xingu, XinTap= Xingu/Tapajós.

Em relação às estatísticas de neutralidade, os resultados obtidos também revelaram desvios em três casos: quando as populações foram todas agrupadas e para as populações Tocantins/Xingu e Tapajós/Madeira em relação ao FS de Fu, que apresentou valores negativos significativos. No entanto, o D de Tajima, apesar de ter apresentado valores negativos não apresentou nenhum valor significativo.

Os valores de divergência genética intrapopulacionais não ultrapassaram 2%, sendo que a população com menor divergência foi a Leste do Tocantins (0,3%) e com a maior divergência foi do interflúvio Madeira/Purus. Quanto às divergências interpopulacionais, a maior divergência ocorreu entre Leste do Tocantins e Purus/Juruá (3,3%); e a menor divergência entre Leste do Tocantins e Tocantins/Xingu (0,5%). A divergência entre as populações de *C. hortulanus* e o grupo externo escolhido variou de 7,9% a 6,5% (Tabela 7).

Tabela 7 - Índices de diversidade genética (%) para o gene do Citocromo b para as populações de *C. hortulanus* definidas com base nos interflúvios da calha sul do Rio Amazonas (CCS).

	LToc	MadPur	PurJur	TapMad	TocXin	XinTap
LToc	(0,3)					
MadPur	2,0	(2,0)				
PurJur	3,3	2,3	(0,5)			
TapMad	1,3	1,6	3,1	(1,1)		
TocXin	0,5	1,9	3,2	1,4	(0,6)	
XinTap	0,8	2,0	2,9	1,5	1,0	(1,4)
GE	6,5	7,7	7,9	7,3	7,0	6,8

LToc= Leste do Tocantins; MadPur= interflúvio Madeira/Purus; PurJur= Purus/Juruá, TapMad= Tapajós/Madeira, TocXin= Tocantins/Xingu, XinTap= Xingu/Tapajós, GE= Grupo Externo.

De acordo com os valores de F_{ST} mostrados anteriormente, onde se concluiu que as populações a leste do Rio Tapajós correspondem à uma mesma população, outra análise foi realizada organizando as amostras da Calha Sul em apenas quatro populações: 1) Leste do Tapajós (população composta por todos os interflúvios que estão ao leste do Rio Tapajós); 2) Tapajós/Madeira; 3) Madeira/Purus; e 4) Purus/Juruá (Tabela 8). De acordo com os resultados desta última análise, observou-se que a única população que não apresentou estruturação foi Tapajós/Madeira em relação à população do Madeira/Purus. Neste caso, a análise de AMOVA indica que a variação encontrada entre populações foi maior (50,49%) que a variação encontrada dentro das populações (49,51%).

Tabela 8 - Valores de F_{ST} par a par utilizando o marcador Citb, onde as populações de *Corallus hortulanus* foram definidas com base na ausência de estruturação ao Leste do Rio Tapajós.

	MadPur	PurJur	TapMad
MadPur			
PurJur	0,49628 *		
TapMad	0,10631	0,72827 *	
LTap	0,42981 *	0,80493 *	0,32385 *

PurJur= Purus/Juruá; MadPur= Madeira/Purus; LTap= Leste do Tapajós. *Valores significativos de F_{ST} .

A diversidade nucleotídica total foi 0,013082 (+/- 0,007034), sendo que a maior diversidade foi encontrada na população Madeira/Purus (0,017544 +/- 0,012224) e a menor diversidade foi novamente Purus/Juruá (0,004293 +/- 0,003256). Do total de 40 haplótipos, as populações Leste do Tapajós e Tapajós/Madeira apresentaram o maior número de haplótipos (ambas com n= 17) e Purus/Juruá apresentou o menor número (n= 3) (Tabela 9).

Tabela 9 – Estatísticas sumárias para as populações de *C. hortulanus* definidas com base na ausência de estruturação ao Leste do Rio Madeira.

	N	h	S	Hd	π	D	F'
LTap	25	17	16	0.9433 +/- 0.0315	0.006510 +/- 0.003938	-1.10535	-12.05844 *
MadPur	4	4	18	1.0000 +/- 0.1768	0.017544 +/- 0.012224	-0.50485	0.25294
PurJur	5	3	6	0.7000 +/- 0.2184	0.004293 +/- 0.003256	-1.14554	0.95181
TapMad	26	17	20	0.9569 +/- 0.0226	0.009439 +/- 0.005448	-0.91216	-8.80564 *
Total	60	40	37	0.9797 +/- 0.0075	0.013082 +/- 0.007034	-0.87922	-25.30893 *

PurJur= Purus/Juruá; MadPur= Madeira/Purus; LTap= Leste do Tapajós; N= número de sequências; S=

número de sítios variáveis; h= número de haplótipos; Hd= diversidade haplotípica; π = diversidade

nucleotídica; D= D de Tajima; F= F de Fu. *Valores significativos.

Em relação às estatísticas de neutralidade, os resultados obtidos também revelaram desvios em três casos: quando as populações foram todas agrupadas e para as

populações Leste do Tapajós e Tapajós/Madeira em relação ao F de Fu, que apresentou valores negativos significativos. No entanto, o D de Tajima, apesar de ter apresentado valores negativos em algumas populações, não apresentou nenhum valor significativo. Portanto, existe uma tendência de que na Calha Sul, *C. hortulanus* está em expansão, especialmente as populações Leste do Tapajós e Tapajós/Madeira.

Discussão

O presente estudo corroborou o tempo de divergência de *Corallus hortulanus* encontrado por Colston *et al.* (2013), cujo surgimento teria ocorrido na América do Sul há aproximadamente 11,9 Ma (cronograma gerado pelo Beast 10,39 Ma).

Em relação aos diferentes enraizamentos encontrados para as três árvores de Citb e as duas árvores de COI geradas para *Corallus hortulanus*, é provável que a explicação seja a grande distância entre *C. hortulanus* e *C. ruschembergii*, espécie escolhida como grupo externo. Esta hipótese é corroborada pelas distâncias p não corrigidas entre as populações e o grupo externo ($6,3\% \leq \text{distância p} < 7,4\%$). Apesar da grande distância entre os dois táxons, *C. ruschembergii* ainda é a espécie mais próxima de *C. hortulanus* (Colston *et al.*, 2013).

Graham *et al.* (2002) afirmaram que um erro sistemático particularmente problemático está no enraizamento, especialmente quando o grupo externo utilizado para o enraizamento da árvore é altamente divergente do táxon em estudo. Os autores afirmaram que árvores enraizadas incorretamente podem resultar em inferências evolutivas e taxonômicas enganosas, e isso pode ser um fenômeno relativamente generalizado em estudos filogenéticos.

Segundo Dupanloup *et al.* (2002), a impossibilidade de estimar o número de populações usando SAMOVA é um resultado esperado como um artefato da relação (1

$- F_{ST}) = (1 - F_{SC})(1 - F_{CT})$, onde o aumento do número de grupos de populações (k) leva à redução do número de populações (localidades de coleta) em cada grupo de populações, e conseqüentemente uma redução do F_{SC} e um correspondente aumento do valor de F_{CT} . Este artefato analítico ocorre especialmente em estudos com amostragem populacional reduzida (N baixo nas localidades de coleta) tornando o valor de F_{CT} ineficiente para a escolha do melhor k .

Em relação à primeira pergunta que se propôs responder neste trabalho, os resultados para CDT mostraram que as cinco populações (Calha Sul, Calha Norte, Central, Nordeste, Sudeste) apresentaram um nível intermediário de estruturação genética ao longo da distribuição de *C. hortulanus*. Contudo, apesar dos altos valores de F_{ST} e distância p , as topologias e rede de haplótipos mostraram relativa proximidade genética entre as populações. Além disso, o AMOVA mostrou que, embora a maior variação ocorra entre as populações, esta variação não é grande (50,49%).

As análises filogenéticas não permitiram estabelecer com certeza a relação entre as populações organizadas a partir de CDT, devido ao enraizamento díspar entre as árvores e o baixo apoio estatístico dos mesmos. No entanto, a relação próxima entre os clados F e G, foi constante em todas as topologias, apresentando alto apoio estatístico. Este alto apoio entre os dois clados indica a relação de proximidade genética entre as regiões norte e sudoeste da Amazônia brasileira.

Gascon *et al.* (2000) afirmaram que uma previsão importante na hipótese dos rios como barreiras, é que o fluxo gênico na cabeceira dos rios é menor do que na foz, onde o aumento da distância entre as margens implicaria no aumento da barreira. Na região oeste da Amazônia estão localizadas as cabeceiras de grandes rios como Madeira, Purus, Juruá, Solimões e Negro. Este fator pode explicar a ocorrência de fluxo gênico entre estas duas populações agrupadas no clado E. Outra possível hipótese

relaciona a falta de efeito de rios como barreiras geográficas na região ocidental da Amazônia, em comparação com às regiões central e oriental, à possível idade mais jovem das terras baixas da Amazônia Ocidental (Aleixo, 2004). O conjunto de transformações que aconteceu no oeste da Amazônia, com o soerguimento dos Andes, reverteu o curso dos rios amazônicos, aumentou a pluviosidade e alterou a configuração da Amazônia ocidental (Hoorn *et al.*, 1995), e o estabelecimento do atual sistema de drenagem amazônico teria ocorrido recentemente, há 3,0-2,0 Ma., do Plioceno para o Pleistoceno (Ribas *et al.*, 2012). Aleixo (2004) obteve resultados semelhantes em relação ao Rio Amazonas ao observar que, apesar deste rio separar espécies de *Xiphorhynchus*, o fluxo gênico ocorre mais a oeste, através do curso superior do Rio Marañon (Peru). Segundo o autor, este fato indica que o efeito barreira do rio Amazonas é local e, portanto, insuficiente para promover o isolamento completo entre estas duas linhagens.

Em relação à segunda pergunta que este trabalho se propôs a responder, os resultados indicaram que dois rios podem influenciar na variação gênica de *Corallus hortulanus*: Purus e Tapajós. A população Purus/Juruá está completamente isolada das demais e relativamente estruturada em relação à população da sua margem oposta (interflúvio Madeira/Purus). Estes resultados podem ser observados nas topologias (clado F, composto em sua maioria por espécimes de Purus/Juruá, mas apresenta um espécime do Madeira/Purus), na rede de haplótipos (agrupamento II reúne haplótipos do Purus/Juruá e um do Madeira/Purus), nos valores de F_{ST} e na distância p não corrigida.

Segundo Wanderley-Filho *et al.* (2010), a evolução da paisagem da Amazônia durante o Neógeno foi influenciada principalmente pelo tectonismo andino e pelas mudanças climáticas, que controlavam a distribuição de ambientes sedimentares. Nesta configuração a barreira natural mais importante desta região tem sido o Arco Purus,

uma estrutura tectônica localizada a 300 km a oeste de Manaus (Ribas *et al.*, 2012), que separa as Bacias do Solimões e Amazonas (Ribas *et al.*, 2012; Latrubesse *et al.*, 2010). Latrubesse *et al.* (2010) concluíram que o Arco Purus teria representado uma barreira entre Amazônia oriental e ocidental até pelo menos no Plioceno (5-3 Ma.). Esta hipótese assume que esta estrutura teria alguma expressão geológica no passado, como faixas montanhosas ou diferentes zonas de vegetação, que supostamente separaram a gama de espécies permitindo sua diferenciação (Patton *et al.*, 2000). Apesar do pequeno número amostrado da população de *C. hortulanus* no interflúvio Purus/Juruá, é possível que o evento de diversificação deste clado (F) ($\pm 0,98$ Ma) e a relativa estruturação desta população estejam ligados a este evento.

Em relação ao Rio Tapajós, os valores de F_{ST} no primeiro teste indicaram a ausência de estruturação dos interflúvios a leste deste rio (formando uma população denominada Leste do Tapajós) e os valores de F_{ST} no segundo teste mostraram estruturação entre Leste do Tapajós e Tapajós/Madeira. Contudo, este resultado é contradito pelos resultados encontrados nas topologias (Clado I e J), na rede de haplótipos (Grupos II e III) e na distância p (baixo valor na comparação entre margens opostas em relação a demais comparações). Estudos mais específicos devem ser realizados com este rio em relação à *C. hortulanus* a fim de elucidar esta questão, especificamente para as populações Xingu/Tapajós e Tapajós/Madeira, que neste estudo apresentaram números amostrais demasiadamente díspares.

Os demais rios (Tocantins, Xingu e Madeira) não apresentaram sinal de estruturação entre as populações de margens opostas em nenhuma das análises realizadas. Portanto, de acordo com o conjunto de resultados encontrado neste trabalho, os rios da Calha Sul do Rio Amazonas apresentam um padrão misto, onde três rios não apresentaram sinais de influir na estruturação genética, enquanto que outros dois se

apresentaram como barreira geográfica para as populações de *C. hortulanus*, sendo que apenas em um caso a estruturação é encontrada em todas as análises (Purus). De forma geral, este trabalho obteve resultados similares a alguns trabalhos filogeográficos realizados na Amazônia (Symula *et al.*, 2003; Aleixo, 2004; Ribas *et al.*, 2005; Funk *et al.*, 2007; Souza *et al.*, 2013), indicando que alguns rios não atuam como barreira geográfica ou exercem pouca influência na diversidade dos táxons estudados. Provavelmente, segundo Lundberg *et al.* (1998), uma das razões para alguns rios não agirem como barreira geográfica para alguns grupos seria a constante mudança dos seus cursos.

O Plioceno parece ter sido um importante período para a diversificação da fauna Amazonica (Patané *et al.*, 2009; Ribas *et al.*, 2009), possivelmente associado aos vários eventos geológicos que afetaram o clima e a distribuição dos organismos na América do Sul (Simpson, 1979). A diversificação das principais linhagens de *C. hortulanus* corrobora a ideia de que a evolução geológica foi importante formadora da biodiversidade neotropical, uma vez que é consistente com as datas previstas para estes eventos. Contudo, torna difícil associar a diversificação dessas linhagens a eventos geológicos discretos, devido ao baixo suporte dos nós mais profundos das árvores filogenéticas obtidas (Figura 2). Apesar da associação temporal de eventos cladogênicos profundos com o Plioceno, a maioria da diversificação de linhagens para a espécie, principalmente os clados que apresentam estruturação geográfica, ocorreu no Pleistoceno, período associado à variação climática (Haffer, 1969; 1985). Estes ciclos de mudança no clima do planeta levaram a contrações e expansões das áreas florestadas (Haffer, 1969, 1997; Pennington *et al.*, 2000; Hewitt, 2000) e concomitantemente levaram a flutuações no tamanho populacional das espécies associadas e simultânea cladogênese intensa (Aleixo, 2004; Ribas *et al.*, 2012). *Corallus hortulanus* parece ter

sofrido tais flutuações populacionais, indicadas por um aumento no número de linhagens na última metade do Pleistoceno (Figura 3), assim como pelos valores negativos e significantes nos testes de neutralidade (Tabelas 5 e 8).

Um cenário evolutivo que possa explicar a diversidade genética de *C. hortulanus* não pode ser descrito por apenas um evento biogeográfico ou época geológica, tal cenário é complexo e necessita englobar alterações geológicas/climáticas no Plioceno seguido de flutuações climáticas no Pleistoceno, bem como os efeitos que alguns rios da região amazônica exercem na redução do fluxo gênico entre populações naturais (Fernandes *et al.*, 2012). Contudo, a utilização de apenas um locus de herança matrilineal (DNA mitocondrial) pode mascarar os padrões filogeográficos e de coalescência para a espécie como um todo (Edwards e Beerli, 2000), e desta forma, outros loci necessitam ser estudados para uma melhor compreensão da evolução de *C. hortulanus*.

Referências

- Aleixo, A., 2002. Molecular systematics and the role of the “várzea”-“terra-firme” ecotone in the diversification of *Xiphorhynchus* woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). *Auk* 119, 621–640.
- Aleixo, A., 2004. Historical diversification of a “terra-firme” forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. *Evolution* 58, 1303–1317.
- Armenta, J.K., Weckstein, J.D., Lane, D.F., 2005. Geographic variation in mitochondrial DNA sequences of an Amazonian nonpasserine: the black-spotted barbet complex. *Condor* 107, 527–536.

- Ávila-Pires, T.C.S., Vitt, L.J., Sartorius, S.S., Zani, P.A., 2009. Squamata (Reptilia) from four sites in southern Amazonia, with a biogeographic analysis of Amazonian lizards. *Bol. Mus. Para. Goeldi*. 4, 99–118.
- Bandelt, H., Forster, P., Rohlf, A., 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol. Biol. Evol.* 16, 37–48.
- Barth, A., Solé, M., Costa, M.A., 2010. Chromosome Polymorphism in *Phyllomedusa rohdei* Populations (Anura: Hylidae). *J. Herpetol.* 43, 676–679.
- Bates, H.W., 1863. *The Naturalist on the River Amazon*. Murray, London
- Bates, J.M., 2001. Avian diversification in Amazonia: evidence for historical complexity and a vicariance model for a basic pattern of diversification, in: Viera, I., Díncão, M.A., Silva, J.M.C., Oren, E.D (Eds.), *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia*. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém, Brasil, pp. 119-138.
- Carneiro, L., Gonzaga, L.A.P., Rego, P.S., Sampaio, I., Schneider, H., Aleixo, A., 2012. systematic revision of the Spotted Antpitta *Hylopezus macularius* (Grallariidae), with description of a cryptic new species from Brazilian Amazonia. *Auk* 129, 338–351.
- Chevron, Z.A., Hackett, S.J., Capparella, A.P., 2005. Complex evolutionary history of a Neotropical lowland forest bird (*Lepidothrix coronata*) and its implications for historical hypotheses of the origin of Neotropical avian diversity. *Mol. Phylogenet. Evol.* 36, 338–357.
- Colston T.J., Graziotin, F.G., Shepard, D.B., Vitt, L.J., Colli, G.R., Henderson, R.W., Hedges, S.B., Bonatto, S., Zaher, H., Noonan, B.P., Burbrink, F.T. (2013) Molecular systematics and historical biogeography of tree boas (*Corallus* spp.). *Mol. Phylogenet. Evol.* 66, 953–959.
- Cunha, O.R., Nascimento, F.P., 1993. Ofídios da Amazônia: As cobras da região leste do Pará. *Bol. Mus. Para. Goeldi*. 9, 1–191.

- Díaz-Muñoz, S.L., 2012. Role of recent and old riverine barriers in fine-scale population genetic structure of Geoffroy's tamarin (*Saguinus geoffroyi*) in the Panama Canal watershed. *Ecol. Evol.* 2, 298–309.
- Drummond, A.J., Ashton, B., Buxton, S., Cheung, M., Cooper, A., Heled, J., Kearse, M., Moir, R., Stones-Havas, S., Sturrock, S., Thierer, T., Wilson, A., 2010. Geneious v6.05. Available at <http://www.geneious.com> three million years. *Proc. Biol. Soc.* 279, 681–689.
- Drummond, A.J., Rambaut, A., Suchard, M., 2013. BEAST v1.8.0: Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees. Available at <http://beast-mcmc.googlecode.com/svn/trunk/release/common/README.txt>.
- Dupanloup, I., Schneider, S., Excoffier, L., 2002. A simulated approach to define the genetic structure of populations. *Mol. Ecol.* 11, 2571–2581.
- Edwards, S.V., Beerli, P., 2000. Perspective: gene divergence, population divergence, and the variance in coalescence time in phylogeographic studies. *Evolution* 54, 1839–1854.
- Excoffier, L., Lischer, H.E.L., 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.* 10, 564–567.
- Excoffier, L., Smouse, P.E., Quattro, J.M., 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131, 479–491.
- Fernandes, A.M., Wink, M., Aleixo, A., 2012. Phylogeography of the chestnut-tailed antbird (*Myrmeciza hemimelaena*) clarifies the role of rivers in Amazonian biogeography. *J. Biogeogr.* 39, 1524–1535.
- Fu, Y.X., 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147, 915–925.

- Funk, V., Hollowell, T., Berry, P., Kelloff, C., Alexander, S.N., 2007. Checklist of the plants of the Guiana Shield (Venezuela: Amazonas, Bolivar, Delta Amacuro; Guyana, Surinam, French Guiana). *Contr. U.S. Natl. Herb.* 55, 1–584.
- Gascon, C.S., Malcolm, J.R., Patton, J.L., da Silva, M.N.F., Bogart, J.P., Loughheed, S.C., Peres, C.A., Neckel, S., Boag, P.T., 2000. Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97, 13672–13677.
- Glor, R.E., Vitt, L.J., Larson, A., 2001. A molecular phylogenetic analysis of diversification in Amazonian *Anolis* lizards. *Mol. Ecol.* 10, 2661–2668.
- Graham, S.W., Olmstead, R.G., Barrett, S.C., 2002. Rooting phylogenetic trees with distant outgroups: a case study from the commelinoid monocots. *Mol. Biol. Evol.* 19, 1769–1781.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165, 131–137.
- Haffer, J., 1985. Avian zoogeography of the Neotropical lowland. *Ornithol. Monogr.* 36, 113–146.
- Haffer, J., 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodivers. Conserv.*, 6: 451–476.
- Henderson, R.W., 1997. A Taxonomic Review of the *Corallus hortulanus* Complex of Neotropical Tree Boas. *Caribb. J. Sci.* 3-4, 198–221.
- Henderson, R.W., Passos, P., Feitosa, D. 2009. Geographic variation in the Emerald Treeboa, *Corallus caninus* (Squamata: Boidae). *Copeia* 3, 572–582.
- Hewitt, G., 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405, 907–913.
- Hoorn, C., Guerrero, J., Sarmiento, G.A., Lorente, M.A., 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South-America. *Geology* 23, 237–240.

- 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.
- Latrubesse, E.M., Cozzuol, M., Silva-Caminha, S.A.F., Rigsby, C.A., Absy, M.L., Jaramillo, C.A., 2010. The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon river system. *Earth Sci. Rev.* 99, 99–124.
- Lougheed, S.C., Gascon, C., Jones, D.A., Bogart, J.P., Boag, P.T., 1999. Ridges and rivers: a test of competing hypotheses of Amazonian diversification using a dart-poison frog (*Epipedobates femoralis*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 266, 1829–1835.
- Lovejoy, N.R., Bermingham, E., Martin, A.P. 1998. Marine incursions into South America. *Natura* 396, 421–422.
- Lundberg, J.G., Marshall, L.G., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, M.C.S.L., Wesselingh, F., 1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers, in: Malabarba, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, Z.M., Lucena, C.A.S. (Eds.), *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, EDIPUCRS. pp. 13–48.
- McCartney-Melstad E., Waller, T., Micucci, P.A., Barros, M., Draque, J., 2012. Population Structure and Gene Flow of the Yellow Anaconda (*Eunectes notaeus*) in Northern Argentina. **PLoS ONE** 7, e37473.
- Patané, S.L., Weckstein, D.J., Aleixo, A., Bates, J.M., 2009. Evolutionary history of Ramphastos toucans: molecular phylogenetics, temporal diversification, and biogeography. *Mol. Phylogenet. Evol.* 53, 923–934.
- Patton, J.L., da Silva, M.N.F., Malcolm, J.R., 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 244, 1–306.
- Pennington, R.T., Lavin, M., Prado, D.E., Pendry, C.A., Pell, S.K., Butterworth, C.A., 2004. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 359, 515–538.

- Posada, D., 2008. jModelTest 0.1.1 [Documentation file]. Available at <http://darwin.uvigo.es/software/jmodeltest.html>.
- Prudente, A.L.C., Passos, P., 2010. New Cryptic Species of *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae) from Brazilian Amazonia. *Copeia* 3, 397–404.
- Puerto, G., Henderson R.W., 1995. Ecologically significant distribution records for the common tree boa (*Corallus enydris*) in Brasil. *Herpetol. Nat. Hist.* 2, 89–91.
- Quijada-Mascareñas, J.A., Ferguson, J.E., Pook, C.P., Salomão, M.D.G., Thorpe R.S., Wüster, W., 2007. Phylogeographic patterns of trans-Amazonian vicariants and Amazonian biogeography: the Neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus* complex) as an example. *J. Biogeogr.* 34: 1296–1312.
- Rambaut, A., Drummond, A.J., 2007. Tracer v1.4. Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Reynolds, R.G., Niemiller, M.L., Hedges, S.B., Dornburg, A., Puente-Rolón, A.R., Revell, L.J., 2013. Molecular phylogeny and historical biogeography of West Indian boid snakes (*Chilabothrus*). *Mol. Phylogenet. Evol.* 68, 461–470.
- Ribas, C.C., Aleixo, A., Nogueira, A.C.R., Miyaki, C.Y., Cracraft, J., 2012. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proc. Biol. Sci.* 279, 681–689.
- Ribas, C.C., Gaban-Lima, R., Miyaki, C.Y., Cracraft, J., 2005. Historical biogeography and diversification within the Neotropical parrot genus *Pionopsitta* (Aves:Psittacidae). *J. Biogeogr.* 32, 1409–1427.
- Ribas, C.C., Miyaki, C.Y., 2007. Análise comparativa de padrões de diversificação em quatro gêneros de psitacídeos neotropicais. *Rev. Bras. Ornitol.* 15, 245–252.
- Ribas, C.C., Miyaki, C.Y., Cracraft, J., 2009. Phylogenetic relationships, diversification and biogeography in Neotropical *Brotogeris* parakeets. *J. Biogeogr.* 36, 1712–1729.
- Rodrigues, M.T., 1996. Lizards, snakes and amphisbaenians from the Quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. *J. Herpetol.* 30, 513–523.

- 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. *Syst. Biol.* 61, 539–542.
- Silva, A.A.A., 2010. **Varição morfológica e molecular de *Typhlops reticulatus***. Unpublished Dissertation, Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi.
- Simpson, B.B. 1979. Quaternary biogeography of the high montane regions of South America, in: Duellman, W.E. (ed.), *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*. University of Kansas, Lawrence, pp.157–188.
- Siqueira, F.F., Sandes, S.H.C., Campos, S.H.C., Fonseca, C.G., Martins, R.P., Drumond, M.A., Carvalho, M.R.S., 2010. Análise filogenética do minhocoçu *Rhinodrilus alatus*, Righi 1971 (Glossoscolecidae: Annelida) baseada em sequências dos genes de RDNA 5.8s, do espaço interno transcrito (its1) e da subunidade I da Citocromo C Oxidase mitocondrial. *Acta Zool. Mex.* 2, 59–77.
- Souza, S.M., Rodrigues, M.T. e Cohn-Haft, M., 2013 Are Amazonia Rivers Biogeographic Barriers for Lizards? A Study on the Geographic Variation of the Spectacled Lizard *Leposoma osvaldoi* Ávila-Pires (Squamata, Gymnophthalmidae). *J. Herpetol.* 47, 511–519.
- Stamatakis, A., 2006. RAxML-VI-HPC: Maximum Likelihood-based Phylogenetic Analyses with Thousands of Taxa and Mixed Models. *Bioinformatics* 22, 2688–2690.
- Symula, R., Schulte, R., Summers, K., 2003. Molecular systematics and phylogeography of Amazonian poison frogs of the genus *Dendrobates*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 26, 452–475.
- Tajima, F., 1983. Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. *Genetics* 105, 437–460.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., Kumar, S. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood,

Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Mol. Biol. Evol.* 28, 2731–2739.

Vallinoto, M., Araripe, J., Rego, P.S., Tagliaro, C.H., Sampaio, I., Schneider, H., 2006. Tocantins river as an effective barrier to gene flow in *Saguinus niger* Populations. *Genet. Mol. Biol.* 29, 215–219.

Vanzolini, P.E., 1970. Zoologia sistemática, geografia e origem das espécies. Instituto de Geografia da USP, São Paulo.

Wallace, A.R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 20, 107–110.

Wanderley-Filho, J.R., Eiras, J.F., Cunha, P.R.C., van der Ven, P.H., 2010. The Paleozoic Solimões and Amazonas basins and the Acre foreland basin of Brazil, in: Hoorn, C., Wesselingh, F.P. (Eds.), *Amazonia: landscape and species evolution a look into the past*. Oxford, Blackwell Publishing Ltd, pp. 29–37.

ANEXOS

Anexo 1 – Lista de material analisado utilizados no Capítulo I. * Indivíduos que ainda não haviam sido tombados e estão com número de campo ou número da coleção de tecidos.

	País	Estado	Município	Localidade	Região	Interflúvio
MZUSP 11722	BRA	AP	_____	Rio Maracá - Igarapé Camaipi	Calha Norte	_____
MPEG 24371	BRA	AM	Novo Airão	Parque Nac. do Jau	Calha Norte	_____
MZUSP 10327	BRA	RR	Rorainópolis	Sta Maria do Boiaçu	Calha Norte	_____
MPEG 23768	BRA	AM	Itacoatiara	Rodovia AM-010	Calha Norte	_____
MZUSP 19658	BRA	RR	Caracaraí	Vila de Caicubi-Rio Jufari	Calha Norte	_____
MZUSP 19659	BRA	RR	Caracaraí	Vila de Caicubi-Rio Jufari	Calha Norte	_____
MZUSP 11721	BRA	AP	_____	Rio Maracá - Igarapé Camaipi	Calha Norte	_____
MZUSP 11721	BRA	AP	_____	Rio Maracá - Igarapé Camaipi	Calha Norte	_____
MPEG 23075	BRA	PA	Faro	FLOTA Faro	Calha Norte	_____
MPEG 23710	BRA	PA	Almeirim	REBIO Maicuru	Calha Norte	_____
MZUSP 19657	BRA	RR	Caracaraí	Vila de Caicubi-Rio Jufari	Calha Norte	_____
CTMZ-14112*	BRA	RR	_____	E E Maracá	Calha Norte	_____
MZUSP 4795	BRA	PA	Oriximiná		Calha norte	_____
MPEG 15024	BRA	MA	Arari	Gancho do Arari	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 17942	BRA	RO	Porto Velho	Rio Jamari-UHESamuel	Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 18660	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 18753	BRA	AM	Tefé	E. E. Mamirauá-Rio Solimões	Calha sul	Purus/Juruá
MPEG 18921	BRA	PA	Benevides		Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 20401	BRA	AC	Porto Walter	Rio Juruá	Calha sul	Oeste Juruá
MPEG 21311	BRA	PA	Tome Açu		Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 22201	BRA	AM	Coari	Porto Urucu	Calha sul	Purus/Juruá
MPEG 22391	BRA	PA	Altamira	UHE Belo Monte	Calha sul	Xingu/Tapajós
MPEG 23069	BRA	PA	Itaituba	Moraes de Almeida	Calha sul	Xingu/Tapajós
MPEG 23140	BRA	PA	Portel	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 24621	BRA	AM	Jutaí	Rio Mutum-RDS Cujubim	Calha sul	Oeste Juruá
MPEG 24995	BRA	PA	Senador José Porfírio		Calha sul	Tocantins/Xingu
MZUSP 7837	BRA	AM	_____	Ilha da Marchantaria - Rio Solimões	Calha sul	Madeira/Purus
MPEG 20920	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu

MPEG 21795	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 23441	BRA	PA	Barcarena	Vila dos Cabanos	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 25721	BRA	PA	Santarém	RESEX Tapajós-Arapiuns	Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 25718	BRA	PA	São Félix do Xingu	PARNA Serra do Pardo	Calha sul	Xingu/Tapajós
MZUSP 19845	BRA	RO	Chupinguaia	Linha de Transmissão Rio Madeira	Calha Sul	Tapajós/Madeira
MZUSP 19000	BRA	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Madeira/Purus
MZUSP 19714	BRA	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Madeira/Purus
MZUSP 18091	BRA	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 18259	BRA	PA	Abaetetuba		Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 19371	BRA	PA	Marabá	FLONA Tapirapé-Aquiri	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 19937	BRA	PA	Senador José Porfírio	UHE Belo Monte	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 21782	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 21794	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 24445	BRA	PA	Itaituba	Miritituba	Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 25030	BRA	MA	Cururupu	Sítio Ponta da Areia	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 25058	BRA	PA	Itaituba	PARNA da Amazônia	Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 21802	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 19561	BRA	PA	São Félix do Xingu	Fazenda Cascatinha	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 21777	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 21780	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 21781	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 21783	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 21787	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 21803	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 23567	BRA	AM	Coari	Porto Urucu	Calha sul	Purus/Juruá
MPEG 23753	BRA	PA	Juruti	M.D Mamuru	Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 25297	BRA	PA	Itaituba	PARNA da Amazônia	Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 25724	BRA	PA	Santarém/Aveiros	RESEX Tapajós-Arapiuns	Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 25296	BRA	PA	Itaituba	PARNA da Amazônia	Calha sul	Tapajós/Madeira
MZUSP 17448	BRA	PA	Marabá	Reserva Biológica Tapirapé	Calha sul	Tocantins/Xingu
CTMZ-14077*	BRA	PA	Anapú		Calha sul	Xingu/Tapajós
MZUSP 19506	BRA	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Madeira/Purus
MZUSP 20853	BRA	RO	Mutum	UHE Jirau	Calha Sul	Tapajós/Madeira
MZUSP 18085	BRA	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Madeira/Purus
CTMZ-14109*	BRA	AM	Itapuru	Lago Chaviana	Calha Sul	Madeira/Purus
MPEG 20692	BRA	AM	Coari	Porto Urucu	Calha sul	Purus/Juruá
MZUSP 18925	BRA	RO	Mutum	UHE Jirau	Calha Sul	Tapajós/Madeira

MPEG 10834	BRA	MA	Santa Luzia do Paruá	BR-316	Calha Sul	Leste Tocantins
MPEG 14638	BRA	MA	Arari	Gancho do Arari	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 15048	BRA	MA	Santa Luzia do Paruá	BR-316	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 15944	BRA	PA	Viséu	Bela Vista	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 19268	BRA	PA	Nova Timboteua		Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 20402	BRA	AC	Porto Walter	Rio Juruá	Calha sul	Oeste Juruá
MPEG 20668	BRA	PA	Paragominas	Área de Mineração Bauxita - Vale do Rio Doce	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 20825	BRA	AM	Manicoré	Região Rio Marmelos	Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 21077	BRA	PA	Belém	Campus MPEG	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 21345	BRA	PA	Paragominas		Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 21548	BRA	PA	Benevides	Igarapé do Bituba	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 24718	BRA	MA	Estreito	UHE Estreito	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 24719	BRA	MA	Carolina	UHE Estreito	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 24720	BRA	MA	Estreito	UHE Estreito	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 8801	BRA	PA	Capitão Poço	Santa Luzia	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 8810	BRA	PA	Capitão Poço	Santa Luzia	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 20691	BRA	AM	Coari	Porto Urucu	Calha sul	Purus/Juruá
MPEG 22203	BRA	AM	Coari	Porto Urucu	Calha sul	Purus/Juruá
MPEG 23440	BRA	PA	Barcarena	Vila dos Cabanos	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 23627	BRA	AM	Coari	Porto Urucu	Calha sul	Purus/Juruá
MPEG 25163	BRA	PA	Paragominas		Calha sul	Leste Tocantins
MZUSP 19507	BRA	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Tapajós/Madeira
MZUSP 19508	BRA	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Tapajós/Madeira
MZUSP 19970	BRA	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 1429	BRA	PA	Belém	Ilha de Mosqueiro	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 19026	BRA	PA	Santa Bárbara	Estrada Belém-Mosqueiro	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 19936	BRA	PA	Vitória do Xingu	UHE Belo Monte	Calha sul	Xingu/Tapajós
MPEG 21790	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 21804	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 24934	BRA	PA	Maju	Estação Embrapa	Calha sul	Leste Tocantins
MZUSP 19063	BRA	RO	_____	UHE Santo Antônio	Calha sul	Madeira/Purus
MPEG 20290	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 21775	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 21776	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 21784	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 21793	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 21785	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu

MPEG 21792	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 23244	BRA	PA	Juruti	Campininha	Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 23396	BRA	PA	Juruti	Beneficiamento Capiroanga	Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 23615	BRA	AM	Coari	Porto Urucu	Calha sul	Purus/Juruá
MPEG 23835	BRA	AM	Maués	Cacoal-São tomé-Rio Paraconi	Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 23914	BRA	PA	Marabá	FLONA Tapirapé-Aquiri. Barragem de Finos	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 23100	BRA	PA	Parauapebas	Barragem da Pêra	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 4490	BRA	PA	Viséu	Fazenda Real	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 21786	BRA	PA	Melgaço	Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 23837	BRA	AM	Maués	Cacoal-São tomé-Rio Paraconi	Calha sul	Tapajós/Madeira
JOG 781*	BRA	PA	Itaituba	Tocantinzinho	Calha sul	Xingu/Tapajós
MPEG 25723	BRA	PA	Santarém/Aveiros	RESEX Tapajós-Arapiuns	Calha sul	Tapajós/Madeira
MZUSP 20745	BRA	RO	Mutum	UHE Jirau	Calha Sul	Tapajós/Madeira
MPEG 1112	BRA	PA	Tracuateua da Ponta		Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 13547	BRA	MA	Arari	Gancho do Arari	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 19713	BRA	PA	Salinópolis		Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 21104	BRA	RO	Porto Velho	Teotônio	Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 21105	BRA	RO	Jaci		Calha sul	Tapajós/Madeira
MPEG 25164	BRA	PA	Paragominas	Área de Mineração Bauxita - Vale do Rio Doce	Calha sul	Leste Tocantins
MPEG 23245	BRA	PA	Juruti	Comunidade Sto Expedito	Calha sul	Tapajós/Madeira
MZUSP 17509	BRA	PA	Marabá	Reserva Biológica Tapirapé	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 19749	BRA	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu
MPEG 20404	BRA	AM	_____	Rio Ituxi-Madeirera Scheffer	Calha sul	Madeira/Purus
MZUSP 14649	BRA	TO	Miracema do Tocantins	UHE Luis Eduardo Magalhães/ Lajeado		
MZUSP 12667	BRA	TO	Babaçulandia			
MZUSP 15505	BRA	TO	_____	UHE Peixe-Angical		
MZUSP 15503	BRA	TO	Peixe	UHE-Peixe Angical		
MZUSP 15504	BRA	TO	Peixe	UHE-Peixe Angical		
MZUSP 12027	BRA	TO	Peixe			
MZUSP 14627	BRA	TO	Miracema do Tocantins	UHE Luis Eduardo Magalhães/ Lajeado		
CTMZ-14115*	BRA	RJ	Xerém			
CTMZ-14099*	BRA	ES	Linhares	Floresta Nacional de Goytacazes		
CTMZ-14114*	BRA	BA	Wenceslau Guimarães	Estação Ecológica Estadual Wenceslau Guimarães		
MZUSP 17291	BRA	AL	Campo Alegre			
MZUSP 12719	BRA	PI	_____	Pq. Nac. Serra das Confusões		
MZUSP 12541	BRA	PI	Baixa Grande do Ribeiro	Estação Ecológica Uruçuí-una		

Anexo 2 – Lista de material analisado utilizados no Capítulo II. * Indivíduos que ainda não haviam sido tombados e estão com número de campo ou número da coleção de tecidos.

Amostras	Registro	País	Estado	Município	Localidade	Região	Interflúvio	Gene
Ch001	MPEG 20207	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb
Ch002	MPEG 21802	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb
Ch003	MZUSP 15505	Brasil	TO	—	UHE Peixe-Angical	Central	—	Citb
Ch004	CTMZ-05640*	Brasil	MT	Sapezal	Papagaio	Central	—	Citb
Ch007	MPEG 20691	Brasil	AM	Coari	Porto Urucu	Calha sul	Purus/Juruá	Citb
Ch008	MPEG 20692	Brasil	AM	Coari	Porto Urucu	Calha sul	Purus/Juruá	Citb
Ch010	MPEG 20920	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb
Ch011	MPEG 21024	Brasil	PA	Juruti	Barroso-Adutora	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch012	MPEG 21775	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb
Ch013	MPEG 21776	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	COI
Ch014	MPEG 21777	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb e COI
Ch015	MPEG 21780	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb e COI
Ch016	MPEG 21781	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb e COI
Ch017	MPEG 21783	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	COI
Ch018	MPEG 21784	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb e COI
Ch019	MPEG 21793	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb e COI
Ch021	MPEG 21786	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb
Ch022	MPEG 21787	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb e COI
Ch023	MPEG 21788	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb
Ch025	MPEG 21795	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb
Ch026	MPEG 21799	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb
Ch027	MPEG 21801	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb
Ch028	MPEG 21803	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb e COI
Ch029	MPEG 21806	Brasil	PA	Melgaço	FLONA de Caxiuanã	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb
Ch030	MPEG 22203	Brasil	AM	Coari	Porto Urucu	Calha sul	Purus/Juruá	Citb e COI
Ch031	MPEG 22632	Brasil	PA	Juruti	Barroso-Adutora	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch032	MPEG 23075	Brasil	PA	Faro	FLOTA Faro	Calha Norte	—	Citb
Ch033	MPEG 23076	Brasil	PA	Faro	FLOTA Faro	Calha Norte	—	Citb
Ch035	MPEG 23245	Brasil	PA	Juruti	Comunidade Sto Expedito	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch037	MPEG 23396	Brasil	PA	Juruti	Beneficiamento Capiranga	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch040	MPEG 23567	Brasil	AM	Coari	Porto Urucu	Calha sul	Purus/Juruá	Citb

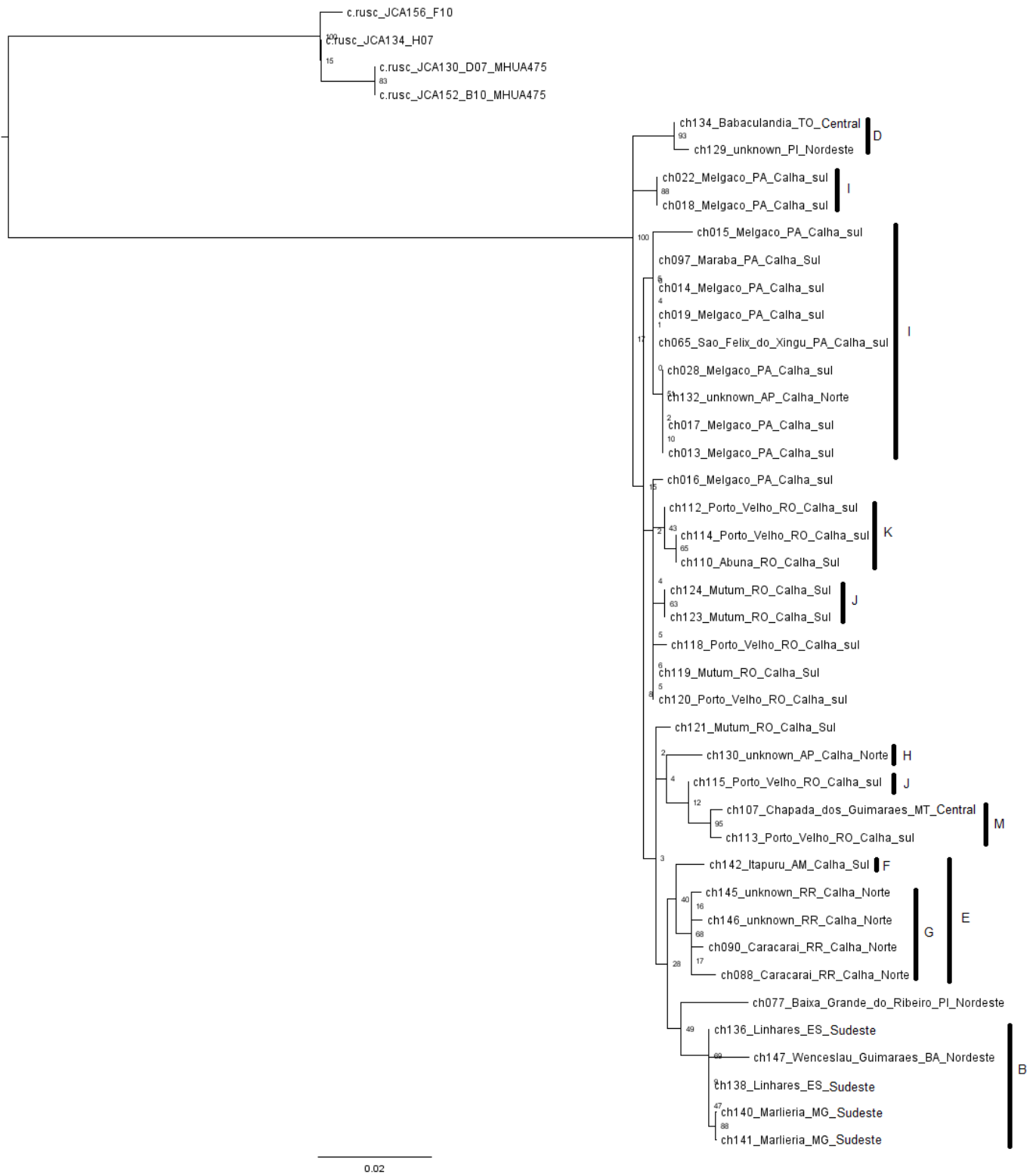
Ch042	MPEG 23627	Brasil	AM	Coari	Porto Urucu	Calha sul	Purus/Juruá	Citb
Ch043	MPEG 23710	Brasil	PA	Almeirim	REBIO Maicuru	Calha Norte	—	Citb
Ch044	MPEG 23753	Brasil	PA	Juruti	Mamuru	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch045	MPEG 23768	Brasil	AM	Itacoatiara	Rodovia AM-010	Calha Norte	—	Citb
Ch046	MPEG 23781	Brasil	PA	Oriximiná		Calha Norte	—	Citb
Ch047	MPEG 23835	Brasil	AM	Maués	Cacoal-São tomé-Rio Paraconi	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch048	MPEG 23837	Brasil	AM	Maués	Cacoal-São tomé-Rio Paraconi	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch049	MPEG 23914	Brasil	PA	Marabá	FLONA Tapirapé-Aquiri. Barragem de Finos	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb
Ch050	MNRJ 16813	Brasil	PA	Oriximiná	Platô Saracá, Flona Saracá-Taquera, Porto Trombeta	Calha Norte	—	Citb
Ch051	MNRJ 18951	Brasil	PA	Terra Santa	Igarapé, Xingu, Comunidade Maracanã	Calha Norte	—	Citb
Ch053	MPEG 24552	Brasil	PA	Itaituba	Mina do Tocantinzinho	Calha sul	Xingu/Tapajós	Citb
Ch055	MPEG 25021	Brasil	PA	Aveiro	Uricurituba	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch056	MPEG 25022	Brasil	PA	Aveiro	Uricurituba	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch057	MPEG 25034	Brasil	PA	Belém	Campus MPEG	Calha sul	Leste Tocantins	Citb
Ch058	MPEG 25163	Brasil	PA	Paragominas		Calha sul	Leste Tocantins	Citb
Ch059	MPEG 25297	Brasil	PA	Itaituba	PARNA da Amazônia	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch061	JOG 781*	Brasil	PA	Itaituba	Tocantinzinho	Calha sul	Xingu/Tapajós	Citb
Ch062	MPEG 25724	Brasil	PA	Santarém/Aveiros	RESEX Tapajós-Arapiuns	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch063	MPEG 25723	Brasil	PA	Santarém/Aveiros	RESEX Tapajós-Arapiuns	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch064	MPEG 25721	Brasil	PA	Santarém	RESEX Tapajós-Arapiuns	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch065	MPEG 25715	Brasil	PA	São Félix do Xingu	PARNA Serra do Pardo	Calha sul	Xingu/Tapajós	COI
Ch068	RCT 121*	Brasil	PI	Floriano	Projeto Parnaíba	Nordeste	—	Citb
Ch069	CTMZ 00106*	Brasil	TO	Miracema do Tocantins	UHE Luis Eduardo Magalhães/ Lajeado	Central	—	Citb
Ch070	MZUSP 14649	Brasil	TO	Miracema do Tocantins	UHE Luis Eduardo Magalhães/ Lajeado	Central	—	Citb
Ch071	MZUSP 14627	Brasil	TO	Miracema do Tocantins	UHE Luis Eduardo Magalhães/ Lajeado	Central	—	Citb
Ch072	MZUSP 13269	Brasil	PI	João Costa	PARNA Serra das Confusões	Nordeste	—	Citb
Ch075	CTMZ 00325*	Brasil	TO	Lajeado	UHE Luis Eduardo Magalhães/ Lajeado	Central	—	Citb
Ch077	CTMZ 00417*	Brasil	PI	Baixa Grande do Ribeiro	Estação Ecológica Uruçuí-una	Nordeste	—	COI
Ch083	CTMZ 05712*	Brasil	MT	São José do Rio Claro	L3	Central	—	Citb
Ch085	MZUSP 19844	Brasil	RO	Chupinguaia	Linha de Transmissão Rio Madeira	Calha Sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch086	MZUSP 19845	Brasil	RO	Chupinguaia	Linha de Transmissão Rio Madeira	Calha Sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch087	MZUSP 19816	Brasil	MT	Vila Bela da Santíssima Trind.	LT Madeira	Central	—	Citb
Ch088	MZUSP 19657	Brasil	RR	Caracará	Vila de Caicubi-Rio Jufari	Calha Norte	—	COI
Ch089	MZUSP 19658	Brasil	RR	Caracará	Vila de Caicubi-Rio Jufari	Calha Norte	—	Citb
Ch090	MZUSP 19659	Brasil	RR	Caracará	Vila de Caicubi-Rio Jufari	Calha Norte	—	Citb e COI
Ch091	MZUSP 17291	Brasil	AL	Campo Alegre		Nordeste	—	Citb

Ch095	MZUSP 17447	Brasil	PA	Marabá	Reserva Biológica Tapirapé	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb
Ch097	MZUSP 17509	Brasil	PA	Marabá	Reserva Biológica Tapirapé	Calha sul	Tocantins/Xingu	COI
Ch096	MZUSP 17448	Brasil	PA	Marabá	Reserva Biológica Tapirapé	Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb
Ch098	MPEG 25020	Brasil	PA	Aveiro	Uricurituba	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch102	CTMZ 12404*	Guiana	-	---		Calha Norte	---	Citb
Ch104	CTMZ-14073*	Brasil	MT	Chapada dos Guimarães	APM-Manso	Central	---	Citb
Ch107	CTMZ-14076*	Brasil	MT	Chapada dos Guimarães	APM-Manso	Central	---	Citb e COI
Ch108	CTMZ-14077*	Brasil	PA	Anapú		Calha sul	Tocantins/Xingu	Citb
Ch110	MZUSP 18924	Brasil	RO	Abunã	UHE Jirau	Calha Sul	Tapajós/Madeira	Citb e COI
Ch111	MZUSP 18925	Brasil	RO	Mutum	UHE Jirau	Calha Sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch112	MZUSP 19000	Brasil	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Madeira/Purus	COI
Ch113	MZUSP 19506	Brasil	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Madeira/Purus	Citb e COI
Ch114	MZUSP 19507	Brasil	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb e COI
Ch115	MZUSP 19508	Brasil	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb e COI
Ch117	MZUSP 19715	Brasil	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch118	MZUSP 19970	Brasil	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Tapajós/Madeira	COI
Ch119	MZUSP 20448	Brasil	RO	Mutum	UHE Jirau	Calha Sul	Madeira/Purus	COI
Ch120	MZUSP 19971	Brasil	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb e COI
Ch121	MZUSP 20744	Brasil	RO	Mutum	UHE Jirau	Calha Sul	Tapajós/Madeira	COI
Ch122	MZUSP 20745	Brasil	RO	Mutum	UHE Jirau	Calha Sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch123	MZUSP 20853	Brasil	RO	Mutum	UHE Jirau	Calha Sul	Tapajós/Madeira	Citb e COI
Ch124	MZUSP 20854	Brasil	RO	Mutum	UHE Jirau	Calha Sul	Tapajós/Madeira	Citb e COI
Ch125	MZUSP 18085	Brasil	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Madeira/Purus	Citb
Ch126	MZUSP 18091	Brasil	RO	Porto Velho	UHE Jirau	Calha sul	Tapajós/Madeira	Citb
Ch127	MZUSP 14178	Brasil	TO	Miracema do Tocantins	UHE Luis Eduardo Magalhães/ Lajeado	Central	---	Citb
Ch129	MZUSP 12719	Brasil	PI	---	Pq. Nac. Serra das Confusões	Nordeste	---	Citb e COI
Ch130	MZUSP 11721	Brasil	AP	---	Rio Maracá - Igarapé Camaipi	Calha Norte	---	Citb
Ch132	MZUSP 11722	Brasil	AP	---	Rio Maracá - Igarapé Camaipi	Calha Norte	---	Citb e COI
Ch133	MZUSP 11715	Brasil	AP	---	Rio Maracá - Igarapé Camaipi	Calha Norte	---	Citb
Ch134	MZUSP 12667	Brasil	TO	Babaçulândia		Central	---	Citb e COI
Ch135	CTMZ-14097*	Brasil	ES	Linhares	Floresta Nacional de Goytacazes	Mata Atlântica	---	Citb
Ch136	CTMZ-14098*	Brasil	ES	Linhares	Reserva da Companhia Vale do Rio Doce	Mata Atlântica	---	Citb e COI
Ch137	CTMZ-14099*	Brasil	ES	Linhares	Floresta Nacional de Goytacazes	Mata Atlântica	---	Citb
Ch138	CTMZ-14100*	Brasil	ES	Linhares	Reserva da Companhia Vale do Rio Doce	Mata Atlântica	---	Citb e COI
Ch139	CTMZ-14106*	Brasil	BA	Trancoso	APA Caraiva	Nordeste	---	Citb
Ch140	MZUSP 20062	Brasil	MG	Marliéria	Parque Estadual do Rio Doce	Mata Atlântica	---	Citb e COI
Ch141	MZUSP 20063	Brasil	MG	Marliéria	Parque Estadual do Rio Doce	Mata Atlântica	---	Citb e COI

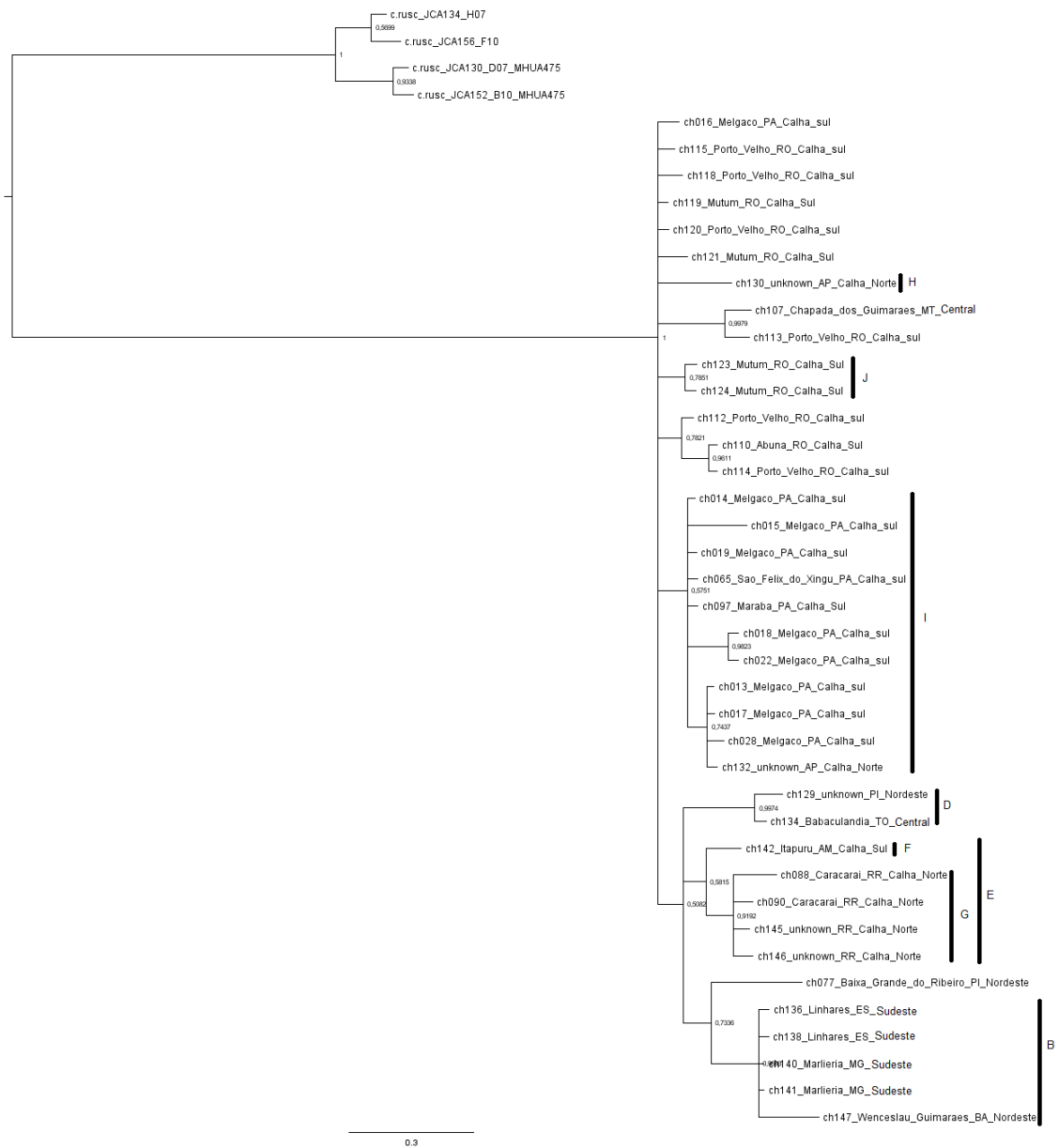
Ch142	CTMZ-14109*	Brasil	AM	Itapuru	Lago Chaviana	Calha Sul	Madeira/Purus	Citb e COI
Ch143	CTMZ-14111*	Brasil	RR	—	E E Maracá	Calha Norte	—	Citb
Ch144	CTMZ-14110*	Brasil	RR	—	E E Maracá	Calha Norte	—	Citb
Ch145	CTMZ-14112*	Brasil	RR	—	E E Maracá	Calha Norte	—	Citb e COI
Ch146	CTMZ-14113*	Brasil	RR	—	E E Maracá	Calha Norte	—	Citb e COI
Ch147	CTMZ-14114*	Brasil	Bahia	Wenceslau Guimarães	Estação Ecológica Estadual Wenceslau Guimarães	Nordeste	—	Citb e COI
Ch148	CTMZ-14115*	Brasil	RJ	Xerém		Mata Atlântica	—	Citb
Ch149	CTMZ-14117*	Brasil	AM	Campo Catuquira		Calha sul	Madeira/Purus	Citb
Ch154	CHUNB 45376	Brasil	TO	Caseara		Central	—	Citb



Anexo 3 - Filogenia construída para as populações de *Corallus hortulanus* com base no gene Citb utilizando Inferência Bayesiana (Mr. Bayes) com os valores de probabilidade posterior para cada nó.



Anexo 4 - Filogenia construída para as populações de *Corallus hortulanus* com base no gene *Citb* utilizando Máxima Verossimilhança (RAxMLGUI) com os valores de *bootstrap* para cada nó.



Anexo 5 - Filogenia construída para as populações de *Corallus hortulanus* com base no gene COI utilizando Inferência Bayesiana (Mr. Bayes) com os valores de probabilidade posterior para cada nó.



Anexo 6 - Filogenia construída para as populações de *Corallus hortulanus* com base no gene COI utilizando Máxima Verossimilhança (RAXMLGUI) com os valores de *bootstrap* para cada nó.