

HENRIQUE BARTOLOMEU PEREIRA BRAZ

Evolução da viviparidade nas serpentes da tribo Hydropsini

São Paulo

2013

HENRIQUE BARTOLOMEU PEREIRA BRAZ

Evolução da viviparidade nas serpentes da tribo Hydropsini

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Doutor em Ciências

Departamento:

Cirurgia

Área de concentração:

Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres

Orientador:

Profa. Dra. Selma Maria Almeida-Santos

São Paulo

2013

Autorizo a reprodução parcial ou total desta obra, para fins acadêmicos, desde que citada a fonte.

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO-NA-PUBLICAÇÃO

(Biblioteca Virginie Buff D'Ápice da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo)

T.2851 FMVZ	Braz, Henrique Bartolomeu Pereira Evolução da viviparidade nas serpentes da tribo Hydropsini / Henrique Bartolomeu Pereira Braz. -- 2013. 186 f. : il.
	Tese (Doutorado) - Universidade de São Paulo. Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia. Departamento de Cirurgia, São Paulo, 2013.
	Programa de Pós-Graduação: Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres.
	Área de concentração: Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres.
	Orientador: Profa. Dra. Selma Maria Almeida-Santos.
	1. Modos reprodutivos. 2. Glândulas da casca. 3. Casca do ovo. 4. Hipótese do clima frio. 5. Squamata. I. Título.



UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO



FACULDADE DE MEDICINA VETERINÁRIA E ZOOTECNIA

Comissão de Ética no uso de animais

CERTIFICADO

Certificamos que o Projeto intitulado "Evolução da viviparidade nas serpentes da tribo Hydropsini", protocolado sob o nº 2787/2012, sob a responsabilidade do(a) Selma Maria Almeida Santos (Instituto Butantan), está de acordo com os princípios éticos de experimentação animal da "Comissão de Ética no uso de animais" da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo e foi aprovado em reunião de 17/10/2012.

We certify that the Research "Evolution of viviparity in snakes of the tribe Hydropsini", protocol number 2787/2012, under the responsibility Selma Maria Almeida Santos (Instituto Butantan), agree with Ethical Principles in Animal Research adopted by "Ethic Committee in the use of animals" of the School of Veterinary Medicine and Animal Science of University of São Paulo and was approved in the meeting of day 10/17/2012.

São Paulo, 18 de outubro de 2012.

Denise Tabacchi Fantoni
Presidente

FOLHA DE AVALIAÇÃO

Autor: BRAZ, Henrique Bartolomeu Pereira

Título: Evolução da viviparidade nas serpentes da tribo Hydropsini

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Doutor em Ciências

Data: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Julgamento: _____

*À Karina, por todo o amor e
companheirismo!*

*Às coleções zoológicas, por sua
imensurável importância!*

AGRADECIMENTOS

Muitos antes de mim certamente já disseram que uma tese de doutorado não se faz sem a colaboração de inúmeras pessoas. Comigo obviamente não foi diferente. Muitos contribuíram diretamente, outros indiretamente, mas todos foram importantes nessa caminhada.

Em primeiro lugar, gostaria de expressar minha sincera e eterna gratidão a **Selma Maria Almeida-Santos**. Pela oportunidade no laboratório, por topar a orientação desse trabalho, pelo carinho, preocupação, conselhos, críticas e pelos incentivos na tentativa de fazer de mim um cientista. Mas acima de tudo, agradeço pela amizade conquistada ao longo desses anos. Obrigado Professora!

Pelo suporte financeiro essencial para a realização do trabalho agradeço ao **CNPq** e a **FAPESP** (Processo 2009/54478-3).

Aos seguintes colegas curadores das coleções do Brasil agradeço pela permitirem acessar o acervo sob seus cuidados: **Ana Lúcia C. Prudente** (Museu Paraense Emilio Goeldi, MPEG), **Bernadete Maria de Sousa** (Coleção Herpetológica da Universidade Federal de Juiz de Fora, CHUFJF), **Eliza Maria Xavier Freire** (Coleção Herpetológica do Departamento de Botânica, Ecologia e Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte), **Francisco Luís Franco** (Instituto Butantan, IBSP), **Franco Souza** (Coleção Zoológica de Referência da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, ZUFMS), **Giselle A. Cotta** (Fundação Nacional Ezequiel Dias, FUNED), **Glaucia Pontes** (Museu de Ciência e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul), **Guarino R. Colli** (Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília, CHUNB), **Hipócrates de Menezes Chalkidis** (Laboratório de Pesquisas Herpetológicas da Amazônia, Faculdades Integradas do Tapajós, LPHA), **Júlio Cesar de Moura-Leite** (Museu de História Natural Capão da Imbuia, MHNCI), **Luciana B. Nascimento** (Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, PUCMG), **Marcos André de Carvalho** (Coleção de Vertebrados da Universidade Federal do Mato Grosso, UFMT), **Moisés Barbosa de Souza** (Universidade Federal do Acre, UFAC), **Noeli Zanella** (Coleção de Répteis da Universidade de Passo Fundo, CRUPF), **Paulo R. Manzani** (Museu de História Natural da

Universidade Estadual de Campinas, ZUEC), **Rejâne Maria Lira da Silva** (Museu de Zoologia da Universidade Federal da Bahia, MZUFBA), **Rogério P. Bastos** (Coleção Zoológica da Universidade Federal de Goiás, ZUFG), **Ronaldo Fernandes** e **Paulo Passos** (Museu Nacional do Rio de Janeiro, MNRJ) e **Vinícius Xavier da Silva** (Universidade Federal de Alfenas).

Pela receptividade e auxílio nas visitas às coleções agradeço imensamente a **Valdir Germano** e **Francisco Franco** (IBSP), **Paulo Passos**, **Ronaldo Fernandes**, **Roberta R. Pinto** (MNRJ), **Júlio Moura-Leite** (MHNCI), **Paulo Manzani** (ZUEC), **Alessandro Menks** e **Alexandre Missassi** (MPEG), **Maria Cristina Santos-Costa** e **Lenise C. Rodrigues** (UFPA). Da mesma forma agradeço aos colegas encarregados de enviarem exemplares por correio: **Flávia C. Resende** (FUNED), **Priscila Gambale** (ZUFG) e **Daniela Coelho** (MZUBA).

Agradeço imensamente a **Rodrigo R. Scartozzoni** e **Pedro M. S. Nunes** por disponibilizarem suas bases de dados de seus trabalhos com os Hydropsini que foram fundamentais nesse estudo. Agradeço ainda pelas frutíferas discussões no decorrer do projeto.

A **José Patané** e **Hebert Ferrarezzi** sou imensamente grato pela colaboração (e principalmente pela paciência) com os métodos comparativos empregados aqui.

Pelas discussões sobre algumas ideias apresentadas aqui e pela troca de experiências com os Hydropsini sou grato aos colegas **Marcio Martins** e **Otavio Marques**.

Diversos colegas compartilharam fotografias, informações e observações pessoais não publicadas que contribuíram para o andamento do trabalho. Por essa gentileza e colaboração agradeço a **Andrew Whitworth**, **Cristiano Nogueira**, **Douglas A. Rossman**, **Edésio Félix Junior**, **Felipe F. Curcio**, **Jossehan G. da Frota**, **Marcio Martins**, **Maria Cristina Santos-Costa**, **Oscar D. Ruiz**, **Otavio Marques**, **Paula H. Valdujo**, **Paulo S. Bernarde**, **Ricardo A. Kawashita-Ribeiro “Anão”**, **Ricardo J. Sawaya**, **Sérgio Serrano-Filho**.

Ao amigo **Valdir Germano** agradeço humildemente pela enorme paciência, por compartilhar comigo parte do seu conhecimento sobre serpentes e pelas fundamentais aulas de taxonomia e identificação dos Hydropsini.

Aos colegas **Leonardo de Oliveira**, **Livia Cristina dos Santos** e **Claudio Rojas** sou grato pelas discussões e pelas “sessões tira-dúvidas” quanto às análises histológicas.

Agradeço a **Serena N. Migliore** pela ajuda com a coleta de dados na reta final do trabalho.

Pelo esforço em localizar e disponibilizar diversas referências bibliográficas (mesmo aquelas quase impossíveis) agradeço imensamente a **Marcelo R. Duarte** e **Vilma Cesar** (Instituto Butantan).

Aos colegas **Fausto E. Barbo** e **Thaís B. Guedes** sou grato pela ajuda com os programas DIVA-GIS e Arc-GIS.

À “**Willi Hennig Society**” agradeço pela disponibilização do programa TNT utilizado nas análises.

A **Marta M. Antoniazzi** e **Carlos Jared** (Lab. Biologia Celular, Instituto Butantan) agradeço pela permissão de uso do equipamento de microscopia e pela receptividade no laboratório.

A **Karina N. Kasperoviczus**, amor da minha vida, eu agradeço por estar sempre ao meu lado, pelo apoio, incentivo, carinho, preocupação e pela paciência em ouvir minhas intermináveis explicações sobre os Hydropsini.

Aos meus queridos tios **Cesar** e **Claribel** agradeço por cederem sua casa em Peruíbe que funcionou como retiro na reta final da redação da tese.

Aos meus pais **Joilza** e **Claudio** e às minhas irmãs **Ana Claudia** e **Paula** agradeço por todo incentivo, pelo alicerce e por todo o amor, mesmo nos momentos difíceis.

Por toda e qualquer discussão tida sobre reprodução de Squamata, agradeço aos colegas do “**Grupo de Estudo em Reprodução de Squamata**”, especialmente a **Karina N. Kasperoviczus**, **Letícia R. Sueiro** e **Livia C. Santos**, com quem as discussões foram mais frequentes.

Aos companheiros do Clube do Café **Cristian Gomes, Karina Kasperoviczus, Natália Torello-Viera, Selma Almeida-Santos, Thaís Guedes** que mesmo nos seus dias mais minguados ajudaram a dar aquela boa esparecida.

A **todos os colegas do LEEV** (os que passaram e os que ainda permanecem por lá) agradeço pela convivência diária.

Por fim, gostaria de deixar um agradecimento especial a **Maria de Fátima D. Furtado, Otavio A. V. Marques, Selma M. Almeida-Santos, Valdir J. Germano** (não em ordem de importância, mas alfabética) por terem sido verdadeiros professores e espelho desde os meus primeiros passos na Herpetologia em 2004 até hoje. Cada um a sua maneira foi imensamente importante na minha formação como cientista-biólogo-herpetólogo.

A quem eu tenha esquecido peço sinceras desculpas pelo lapso. Os Hydropsini queimaram a maioria dos meus neurônios!

Henrique B. Braz

São Paulo, julho de 2013.

RESUMO

BRAZ, H. B. P. **Evolução da viviparidade nas serpentes da tribo Hydropsini**. [Evolution of viviparity in snakes of the tribe Hydropsini]. 2013. 186 f. Tese (Doutorado em Ciências) – Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.

A oviparidade é o modo reprodutivo ancestral dos répteis e a viviparidade surgiu diversas vezes independentemente nos Squamata. O cenário evolutivo mais aceito para a evolução da viviparidade em répteis Squamata propõe que ela é uma adaptação a baixas temperaturas e que resulta de aumentos graduais e progressivos na quantidade de desenvolvimento embrionário ocorrendo dentro do útero antes da postura dos ovos. Essa transição é frequentemente tida como irreversível. No presente trabalho as cobras-d'água da tribo Hydropsini foram utilizadas como modelo para testar de forma comparativa diversas predições derivadas desse cenário. Especificamente, foi avaliado se a evolução da viviparidade na tribo (1) seria um fenômeno irreversível, (2) se ela seria associada a modificações na morfologia uterina e na espessura da casca do ovo e (3) se ela seria correlacionada a regiões de climas frios. Diferentes métodos de análise não corroboram a suposta irreversibilidade da viviparidade e sugerem que a oviparidade em algumas espécies possa ser resultado de reversões. A aquisição da viviparidade em Hydropsini foi acompanhada de modificações importantes na morfologia uterina que incluem a diminuição das dimensões das glândulas uterinas que secretam o material que compõe a casca de ovo. A hipótese de que os aumentos na retenção uterina são acompanhados por diminuição na espessura da casca do ovo não foi corroborada. Por fim, o teste das predições da hipótese do clima frio não obteve suporte para baixas temperaturas como pressão seletiva favorecendo a origem da viviparidade nos Hydropsini. Hipóteses alternativas para explicar a origem da viviparidade na tribo são exploradas.

Palavras-chave: Modos reprodutivos. Glândulas da casca. Casca do ovo. Hipótese do clima frio. Squamata.

ABSTRACT

BRAZ, H. B. P. **Evolution of viviparity in snakes of the tribe Hydropsini**. [Evolução da viviparidade nas serpentes da tribo Hydropsini]. 2013. 186 f. Tese (Doutorado em Ciências) – Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.

Oviparity is the ancestral reproductive mode of reptiles and viviparity evolved multiple times independently in Squamata. The most accepted evolutionary scenario for the evolution of viviparity in squamate reptiles suggests that it is an adaptation to low temperatures and that it arises from progressive and gradual increases in the amount of intrauterine embryonic development before egg-laying. In this study, the water snakes of the tribe Hydropsini were used as model system to test, within a comparative framework, several predictions derived from the gradualist scenario for the evolution of viviparity in Squamata. Specifically, it was evaluated if the evolution of viviparity in the tribe (1) is an irreversible phenomenon, (2) if it is associated with changes in uterine morphology and eggshell thickness and (3) if it is correlated to cold climates. The different analytical methods used did not corroborate the irreversibility of viviparity and suggest that oviparity may be evolved in some species. The evolutionary acquisition of viviparity in Hydropsini was accompanied by important uterine changes, including the reduction of the glands that secrete the shell components. The hypothesis that the increases in egg retention are accompanied by decreasing eggshell thickness was not corroborated. Finally, it was not found support for the test of the predictions derived from the cold climate hypothesis for the evolution of viviparity in Hydropsini. Alternative hypothesis explaining this reproductive mode in the group were explored.

Keywords: Reproductive modes. Shell glands. Eggshell. Cold-climate hypothesis. Squamata

SUMÁRIO

1 APRESENTAÇÃO.....	14
1.1 ESCOPO DO TRABALHO	17
1.2 BREVE HISTÓRIA NATURAL DOS HYDROPSINI	19
1.3 CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS.....	21
2 MÚLTIPLAS ORIGENS OU REVERSÕES? RECONSTRUINDO A EVOLUÇÃO DA VIVIPARIDADE NAS COBRAS D'ÁGUA DA TRIBO HYDROPSINI	23
2.1 MATERIAL E MÉTODOS.....	29
2.1.1 Espécies de estudo.....	29
2.1.2 Caracterização dos modos reprodutivos	29
2.1.3 Hipótese filogenética	30
2.1.4 Reconstrução dos estados ancestrais.....	33
2.2 RESULTADOS.....	37
2.2.1 Modos reprodutivos	37
2.2.2 Evolução dos modos reprodutivos.....	44
2.3 DISCUSSÃO.....	50
2.3.1 Modos reprodutivos	50
2.3.2 Evolução dos modos reprodutivos.....	53
3 MORFOLOGIA UTERINA E DA CASCA DO OVO DOS HYDROPSINI: IMPLICAÇÕES PARA A EVOLUÇÃO DA VIVIPARIDADE	59
3.1 MATERIAL E MÉTODOS.....	62
3.1.1 Espécies de estudo.....	62
3.1.2 Coleta de dados	62
3.1.2.1 Medidas corporais, disseções e caracterização da condição reprodutiva	62
3.1.2.2 Morfologia do útero e da casca do ovo.....	63
3.1.2.3 Estágio de desenvolvimento embrionário intrauterino	65
3.1.3 Análise dos dados	65
3.2 RESULTADOS.....	68

3.2.1 Estrutura geral do útero	68
3.2.2 Variações sazonais na morfologia uterina.....	68
3.2.3 Morfometria uterina × modos reprodutivos	86
3.2.4 Espessura da casca × duração da retenção intrauterina	88
3.3 DISCUSSÃO.....	94
3.3.1 Estrutura geral do útero e da casca do ovo	94
3.3.2 Ciclicidade, morfometria e correlações com modos reprodutivos	95
4 A HIPÓTESE DO CLIMA FRIO EXPLICA A EVOLUÇÃO DA VIVIPARIDADE NAS COBRAS- D'ÁGUA DA TRIBO HYDROPSINI?.....	101
4.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	108
4.2.1 Espécies de estudo.....	108
4.2.2 Coleta de dados	108
4.2.2.1 Distribuição geográfica e elaboração dos mapas.....	108
4.2.2.2 Levantamento das variáveis ambientais	111
4.2.3 Análise dos dados	111
4.3 RESULTADOS.....	113
4.3.1 Distribuição geográfica.....	113
4.3.2 Distribuição da viviparidade em relação à latitude e altitude	124
4.3.3 Correlações com variáveis ambientais	128
4.4 DISCUSSÃO.....	132
4.4.1 Hipóteses alternativas para os Hydropsini	133
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	140
REFERÊNCIAS.....	141
APÊNDICES	159

1 APRESENTAÇÃO

A história de vida de um organismo é o conjunto de atributos que descrevem seus ciclos anuais e de vida. Esses atributos incluem o tamanho do corpo no nascimento, padrões de crescimento, tamanho e idade da primeira reprodução, o número de filhotes produzidos, a frequência reprodutiva e a duração da vida (STEARNS, 1992; ROFF, 2002). Todas essas características evoluem de forma correlacionada e possuem importante papel no sucesso reprodutivo e nas taxas de crescimento de uma população (STEARNS, 1992). Contudo, os atributos de história de vida não se limitam a esses aspectos quantitativos. Características qualitativas, como os modos reprodutivos, também se enquadram como importantes atributos da história de vida e do sucesso reprodutivo de um organismo (POUGH et al., 2003; VITT; CALDWELL, 2009).

O termo 'modo reprodutivo' refere-se ao produto final da reprodução expelido pelas mães (BLACKBURN, 1994, 2000a). Nesse sentido, dois modos reprodutivos podem ser reconhecidos nos vertebrados: 1) a **oviparidade**, caracterizada pela deposição de ovos que se desenvolvem inteiramente ou que apenas completam a embriogênese no ambiente externo e 2) a **viviparidade**, que consiste na retenção dos ovos fertilizados dentro do útero materno durante todo o desenvolvimento e a consequente parturição de filhotes totalmente formados (BLACKBURN, 2000a). O termo 'ovoviviparidade' (incluindo sua forma adjetiva 'ovovíparo') é considerado uma denominação ambígua que faz menção a uma ampla variedade de padrões reprodutivos (alguns mutuamente exclusivos) e seu uso há tempos não é mais recomendado (BLACKBURN, 1994).

Com exceção das Aves (que são exclusivamente ovíparas), todas as demais classes de vertebrados (peixes, anfíbios, répteis e mamíferos) apresentam tanto espécies ovíparas como vivíparas (SHARMAN, 1976; SHINE, 1985; WAKE, 1993; DULVY; REYNOLDS, 1997). Dentre os répteis vivos, a oviparidade caracteriza inteiramente os Testudines, Crocodylia e Sphenodontidae (POUGH et al., 2003; VITT; CALDWELL, 2009). A viviparidade ocorre apenas na ordem Squamata (serpentes, lagartos e anfisbenas) onde é descontinuamente distribuída entre as famílias variando imensamente em sua proporção. Algumas famílias de Squamata são exclusivamente ovíparas (e.g., Dibamidae e Varanidae) ao passo que outras são inteiramente vivíparas (e.g., Acrochordidae, Aniliidae, Uropeltidae). No entanto, algumas

famílias, como Viperidae, Dipsadidae, Scincidae e Gekkonidae, contêm tanto espécies ovíparas como vivíparas (BLACKBURN, 1982; ANDREWS; MATHIES, 2000; BLACKBURN; STEWART, 2011).

A existência da viviparidade em diferentes linhagens de Squamata distantemente relacionadas levanta uma série de questões funcionais e evolutivas de amplo interesse. Quais as vantagens e desvantagens resultam da oviparidade e viviparidade (QUALLS; SHINE, 1998)? Quais pressões seletivas têm levado algumas linhagens a evoluir para a viviparidade e quais fatores têm restringido sua ocorrência em outras (ANDREWS; MATHIES, 2000)? Por qual sequência de passos evolutivos a viviparidade surgiu da oviparidade (BLACKBURN, 2006)? A aquisição evolutiva da viviparidade é um caminho irreversível (LYNCH; WAGNER, 2010)? Como os nutrientes e oxigênio para o desenvolvimento são fornecidos na viviparidade e oviparidade (BLACKBURN, STEWART, 2011)?

Os Squamata formam um grupo modelo bastante conveniente para se estudar essas questões (BLACKBURN, 2006). Isso porque a viviparidade evoluiu independentemente no grupo (\approx 100 origens) mais vezes do que ela surgiu em todos os demais vertebrados somados (SHINE, 1985; BLACKBURN, 1999a, b), fornecendo diversas réplicas para estudos em diferentes condições. Além disso, os Squamata exibem ainda uma diversidade reprodutiva que vai além da simples dicotomia oviparidade-viviparidade (SHINE, 1983a; ANDREWS; MATHIES, 2000). Nos répteis ovíparos, a desova marca a transição entre o desenvolvimento embrionário intrauterino e o desenvolvimento no ambiente externo. O momento dessa transição varia consideravelmente entre os répteis. Os ovos dos Testudines, Crocodylia e Sphenodontidae são depositados nas fases de gástrula e nêurula, ou seja, ainda nos estágios iniciais de desenvolvimento (EWERT, 1985; FERGUSON, 1985; MOFFAT, 1985). Na maioria dos Squamata ovíparos as fêmeas retêm os ovos no útero por um determinado período após a fertilização e os depositam com os embriões parcialmente desenvolvidos. No geral, os embriões encontram-se no final da organogênese e início da fase de crescimento primário, tendo decorrido aproximadamente um terço do desenvolvimento (SHINE, 1983a; BLACKBURN, 1995; ANDREWS; MATHIES, 2000; BRAZ, 2009). Essa observação é de extrema importância para a evolução dos modos reprodutivos dos Squamata porque a viviparidade evoluiu como uma extensão especializada da retenção intrauterina dos ovos (PACKARD et al., 1977; SHINE, 1985; QUALLS, 1996).

Diante disso, a evolução da viviparidade em Squamata tornou-se um tópico extensivamente abordado na literatura sendo alvo de estudos há mais de 120 anos (GIACOMINI, 1891; GADOW, 1910; WEEKES, 1929, 1935; PACKARD et al., 1977; BLACKBURN, 1982, 1985, 1995; GUILLETTE, 1993; QUALLS, 1996; ANDREWS; MATHIES, 2000; HEULIN et al., 2005; LAMBERT; WIENS, 2013; PINCHEIRA-DONOSO et al., 2013). Os estudos sobre a viviparidade em Squamata abrangem virtualmente todas as disciplinas da biologia e focam tópicos que incluem desde as especializações anatômicas e fisiológicas requeridas para a manutenção da gestação, as características endócrinas que controlam as funções ovarianas e uterinas, especializações moleculares associadas às relações materno-fetais até aspectos ecológicos, comportamentais e ecofisiológicos (WEEKES, 1935; NEILL, 1964; PACKARD et al., 1977; TINKLE; GIBBONS, 1977; SHINE; BULL, 1979; SHINE, 1985, 1995; GUILLETTE, 1993; BLACKBURN, 1995, 2000b; MATHIES; ANDREWS, 2000; HEULIN et al., 2002, 2005; WEBB et al., 2006).

Embora todos esses estudos tenham proporcionado um grande conhecimento sobre o tema, diversos detalhes dessa transição não são ainda bem compreendidos (BLACKBURN; STEWART, 2011; MURPHY; THOMPSON, 2011; SITES et al., 2011). Um dos principais desafios em se estudar eventos históricos (tal como a evolução da viviparidade) é que eles envolvem processos pretéritos que não podem ser observados diretamente (MAYR, 2004). No caso da evolução da viviparidade, tais dificuldades ocorrem por diversas razões. Primeiro, porque muitas das estruturas ou modificações observadas no presente podem ser na verdade refinamentos adquiridos após a evolução da viviparidade (GUILLETTE, 1993; BLACKBURN, 2000b). Segundo, é difícil de estudar a real transição da oviparidade para a viviparidade, devido ao longo período de tempo envolvido e, portanto, temos de contar com evidências comparativas. Terceiro, os organismos que diferem nos modos reprodutivos normalmente diferem também em muitos outros traços (fisiológicos, morfológicos, ecológicos), que acabam confundindo as comparações entre táxons ovíparos e vivíparos. Por fim, os ambientes habitados pelas espécies vivíparas atuais podem não refletir aqueles cenários nos quais esse caráter surgiu, especialmente se as origens são antigas.

Uma abordagem alternativa e relativamente robusta consiste em focar os estudos em táxons proximamente relacionados que apresentem ambos os modos reprodutivos e que sejam associados com mínimas divergências em outros atributos (TINKLE; GIBBONS, 1977; SHINE; BULL, 1979; GUILLETTE et al., 1980; SHINE, 1985; BLACKBURN, 2000b; QUALLS, 1996).

Nessas condições, é maior a probabilidade de que as diferenças observadas entre táxons ovíparos e vivíparos estejam relacionadas ao seu modo reprodutivo e que não sejam confundidas por divergências em outros caracteres (vieses morfológicos, ecológicos e filogenéticos). Muitos gêneros dentro de Squamata são reprodutivamente bimodais, fornecendo modelos ideais de táxons ovíparos e vivíparos proximamente aparentados (TINKLE; GIBBONS, 1977; SHINE, 1985). Comparações nesse nível taxonômico ajudam a esclarecer a sequência de eventos durante a transição evolutiva para a viviparidade, bem como as pressões seletivas que a favoreceram e as subsequentes adaptações ao novo modo reprodutivo (SHINE, 1985; BLACKBURN, 2000b).

1.1 ESCOPO DO TRABALHO

As cobras-d'água da tribo Hydropsini fornecem uma oportunidade única em serpentes neotropicais para se testar hipóteses acerca da evolução da viviparidade por diversas razões: (i) a tribo apresenta espécies ovíparas, vivíparas e com bimodalidade reprodutiva (ROSSMAN, 1973, 1984; CUNHA; NASCIMENTO, 1981; BRAZ et al, 2008; SCARTOZZONI, 2009), fornecendo material ideal para comparações de táxons ovíparos e vivíparos proximamente aparentados; (ii) o gênero é amplamente distribuído na América do Sul ocupando amplas latitudes, elevações e diferentes biomas, propiciando uma melhor discussão acerca das pressões seletivas atuantes nessa transição; (iii) a biologia reprodutiva dos Hydropsini é atualmente bem conhecida (AGUIAR; DI-BERNARDO, 2005; ÁVILA et al., 2006; SCARTOZZONI, 2009); (iv) os Hydropsini ovíparos e vivíparos apresentam dieta e hábitos muito similares (AGUIAR; DI-BERNARDO, 2004; ÁVILA et al., 2006; SCARTOZZONI, 2009), minimizando influências ecológicas nos traços reprodutivos; (v) as relações filogenéticas entre as espécies da tribo foram recentemente estabelecidas (NUNES, 2006), propiciando um cenário adequado para a reconstrução histórica e interpretação da evolução da viviparidade no grupo.

Estudos com Squamata proximamente relacionados que variam no modo reprodutivo têm revelado uma considerável diversidade de formas sobre como as espécies alcançam a viviparidade. Tal diversidade é esperada, tendo em vista as múltiplas origens da viviparidade

no grupo e reflete o fato de que qualquer problema fisiológico pode ser resolvido de múltiplas formas (BLACKBURN, 2000b, 2006). Portanto, investigações envolvendo uma ou poucas espécies não bastam para explicar a evolução desse modo reprodutivo. Até o momento os estudos têm focado somente lagartos, sendo na sua maioria espécies habitantes de clima temperado (e.g., QUALLS, 1996; QUALLS; SHINE, 1998; MATHIES; ANDREWS, 2000; HEULIN et al., 2002).

No presente trabalho, utilizei as cobras-d'água da tribo Hydropsini como um modelo para se testar dentro de uma estrutura filogenética diversas predições geradas do cenário hipotético para a transição evolutiva da oviparidade para a viviparidade (SHINE, 1985; BLACKBURN, 2000b). O estudo foca em três questões amplas relacionadas à evolução da viviparidade em Squamata: (1) a suposta irreversibilidade da viviparidade, (2) as modificações na morfologia uterina e da casca do ovo que acompanham a evolução da viviparidade e (3) as pressões seletivas que favorecem a origem da viviparidade.

No Capítulo 1, eu utilizo a estrutura filogenética disponível para a tribo para investigar cenários alternativos (múltiplas origens vs. reversões de viviparidade) empregando métodos recentemente sugeridos para se testar a irreversibilidade de qualquer caráter em particular. São discutidas as possibilidades de reconstrução da evolução dos modos reprodutivos na tribo bem como a potencial reversibilidade da viviparidade. No segundo capítulo, eu testo (com métodos filogenéticos comparativos) as hipóteses de que a viviparidade é inversamente correlacionada com o tamanho das glândulas uterinas que secretam a casca do ovo e que o aumento da retenção de ovos nas espécies ovíparas é acompanhado da redução da casca. Para isso, utilizei amostras uterinas e de ovos de animais preservados em coleções herpetológicas e determinei o estágio de desenvolvimento embrionário alcançado no útero nos Hydropsini ovíparos. Além disso, estimei a espessura da casca do ovo de cinco espécies ovíparas bem como as dimensões das glândulas em doze espécies de Hydropsini ovíparos e vivíparos. Por fim, no Capítulo 3, eu testo as predições e a aplicabilidade da comumente aceita 'hipótese do clima frio' usando métodos filogenéticos comparativos e dados ambientais reunidos por meio de extenso levantamento e caracterização da área geográfica ocupada pelas espécies ovíparas e vivíparas.

1.2 BREVE HISTÓRIA NATURAL DOS HYDROPSINI

A tribo Hydropsini compreende atualmente 21 espécies alocadas em três gêneros: *Hydrops*, *Pseudoeryx* e *Helicops* (UETZ; HOŠEK, 2013). Os Hydropsini são amplamente distribuídos na América do Sul sendo encontrados em diferentes biomas, como Amazônia, Cerrado, Caatinga, Mata Atlântica e Chaco (CUNHA; NASCIMENTO, 1978; CEI, 1993; MARTINS; OLIVEIRA, 1998; MARQUES et al., 2001; COLLI et al., 2002). Apresentam hábitos exclusivamente aquáticos estando associados a diversos tipos de corpos d'água, como por exemplo, rios, riachos, igarapés, igapós, lagoas, poças temporárias e outros locais alagados (BEEBE, 1946; HENDERSON et al., 1976; DIXON; SOINI, 1977; DUELLMAN, 1978; CUNHA; NASCIMENTO, 1978; MARTINS; OLIVEIRA, 1998; FORD; FORD, 2002; AGUIAR; DI-BERNARDO, 2004; MARQUES; SAZIMA, 2004). Raríssimos exemplares são encontrados em áreas secas distantes desses ambientes. Essas serpentes possuem diversas adaptações morfológicas associadas ao uso do ambiente aquático, como olhos e narinas posicionados na região dorso-anterior da cabeça, redução na largura da escama ventral e maior robustez relativa do que serpentes que utilizam outros ambientes (SCARTOZZONI, 2005).

No geral, os Hydropsini apresentam dieta especializada em peixes, porém algumas espécies de *Helicops* (exceto *Helicops hagmanni*) podem também predar anfíbios (incluindo girinos) e lagartos (MARTINS; OLIVEIRA, 1998; FORD; FORD, 2002; MARTINS; DUARTE, 2003; AGUIAR; DI-BERNARDO, 2004; MARQUES; SAZIMA, 2004; ÁVILA et al., 2006; STURARO; GOMES, 2008; SCARTOZZONI, 2009). Por outro lado, os Hydropsini também são potenciais presas para uma variedade de predadores, tais como aves (OLIVEIRA et al., 2004; FRANZ et al., 2007; SAZIMA, 2007), jacarés (SILVEIRA; MAGNUSSON, 1999), lagartos (COSTA et al., 2005), outras serpentes (CUNHA; NASCIMENTO, 1978) e até invertebrados (LEÃO; BRANDÃO, 2012).

As espécies de Hydropsini apresentam tamanho médio, variando entre 320 e 660 mm (FORD; FORD, 2002; AGUIAR; DI-BERNARDO, 2004; ÁVILA et al., 2006; SCARTOZZONI, 2009). Apenas *P. plicatilis* pode atingir ou ultrapassar 1 m de comprimento (SCARTOZZONI, 2009). Assim como ocorre na maioria das serpentes, as fêmeas são tipicamente maiores, mais robustas, possuem cabeças maiores e caudas mais curtas que os machos (ÁVILA et al., 2006; SCARTOZZONI, 2009; AGUIAR; DI-BERNARDO, 2005). Fêmeas atingem a maturidade com

tamanho bruto do corpo maior que os machos. Porém, relativo ao tamanho médio dos adultos, a maturidade sexual é atingida com tamanhos corpóreos similares (SCARTOZZONI, 2009).

Algumas espécies de Hydropsini são ovíparas enquanto outras são vivíparas. Oviparidade caracteriza as espécies de *Hydrops* (BOOS, 2001; SCARTOZZONI, 2009; ETCHEPARE et al., 2012). No gênero *Pseudoeryx*, o modo reprodutivo é desconhecido para *P. relictualis* da Venezuela (SCHARGEL et al., 2007). Embora um estudo recente tenha se empenhado em determinar o modo reprodutivo de *P. plicatilis* (SCARTOZZONI, 2009), ambos os modos já foram sugeridos para essa espécie (CUNHA; NASCIMENTO, 1981; ABUYS, 1986; FROTA; YUKI, 2005). O gênero *Helicops* é o único dentre os Hydropsini que de forma convincente apresenta espécies ovíparas e vivíparas (SCARTOZZONI, 2009). Além disso, ao menos uma espécie (*H. angulatus*) parece apresentar os dois modos reprodutivos (ROSSMAN, 1973, 1984; BRAZ et al., 2008; SCARTOZZONI, 2009).

Os ciclos reprodutivos das fêmeas são sazonais. Embora a extensão da vitelogênese possa variar entre as espécies da tribo, fêmeas grávidas, desovas ou parturição (eventos que de fato caracterizam a sazonalidade dos ciclos; conforme MATHIES, 2011) são encontradas em épocas restritas do ano, principalmente ao longo da estação chuvosa (AGUIAR; DI-BERNARDO, 2005; SCARTOZZONI, 2009). Dados de coleção sugerem que a frequência reprodutiva deva ser ao menos bienal, tendo em vista que menos de 50% das fêmeas amostradas estavam reprodutivas (SCARTOZZONI, 2009). Dados de campo coletados durante um período restrito da estação reprodutiva para ao menos uma espécie (*Helicops angulatus*) em Trinidad e Tobago parecem corroborar essa sugestão (FORD; FORD, 2002).

A fecundidade média varia entre nove e 30 filhotes e aumenta conforme o tamanho do corpo materno (AGUIAR; DI-BERNARDO, 2005; SCARTOZZONI, 2009). Nas espécies ovíparas os ovos são depositados nas encostas dos corpos d'água ou nas áreas próximas às margens (BOOS, 2001; ÁLVAREZ et al., 2003; FROTA; YUKI, 2005; ETCHEPARE et al., 2012; observação pessoal) enquanto que nas espécies vivíparas a parturição possivelmente ocorra na água (WILLIAMS; SCCROCHI, 1994).

1.3 CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS

A taxonomia de diversos representantes da tribo Hydropsini tem sido frequentemente revisitada por diferentes autores ao longo dos anos (ROZE, 1957a, b; ROSSMAN; ABE, 1979; DEIQUES; CECHIN, 1990; ALBUQUERQUE, 2000; ROSSMAN, 2002a, b; ALBUQUERQUE; LEMA, 2008), de maneira que diversas espécies ainda vêm sendo descritas. Somente na última década quatro espécies novas de Hydropsini foram descritas (FROTA, 2005; SCROCCHI et al., 2005; SCHARGEL et al., 2007; KAWASHITA-RIBEIRO et al., 2013). Apesar de todo esse esforço, alguns problemas taxonômicos ainda existem.

O gênero *Pseudoeryx* contém atualmente duas espécies: *Pseudoeryx plicatilis* e *P. relictualis* (SCHARGEL et al., 2007; UETZ; HOŠEK, 2013). Para *P. plicatilis* são reconhecidas ainda duas subespécies: *P. plicatilis plicatilis* e *P. plicatilis mimeticus* (SCHARGEL et al., 2007; UETZ; HOŠEK, 2013). Essa última foi inicialmente descrita para a Bolívia como espécie (COPE, 1886) e posteriormente designada ao status de subespécie por Hoge e Nina (1962). Embora nenhuma revisão detalhada tenha sido feita até o momento, algumas observações preliminares sugerem não haver diferenças morfológicas em nível geográfico entre as duas subespécies que sustentem a existência de duas linhagens evolutivas distintas (SCHARGEL et al., 2007). No presente estudo, a distinção entre essas duas subespécies não foi levada em consideração.

Ao menos uma espécie de *Helicops* apresenta dúvidas sobre sua validade. *Helicops hogei* foi descrita por Lancini (1964) com base em um único exemplar coletado na Venezuela. Apenas um registro adicional (Rio Cuyubini, Venezuela) foi mais tarde incorporado para a espécie (PÉREZ-BRAVO, 1976/77). Rossman (2002b) reviu a validade dessa espécie baseado nas descrições dos dois exemplares conhecidos, em observações não publicadas e em uma fotografia do dorso do holótipo. Após confrontar essas informações com as de *H. scalaris* o autor concluiu não haver diferenças morfológicas distinguíveis entre essas duas espécies e que *H. hogei* se trataria de um sinônimo júnior de *H. scalaris* (embora isso tenha provocado um hiato na distribuição de *Helicops scalaris*). Essa sinonímia proposta por Rossman (2002b) foi adotada e utilizada no presente estudo.

Múltiplas origens ou reversões?
Reconstruindo a evolução da viviparidade nas
cobras-d'água da tribo Hydropsini

2 MÚLTIPLAS ORIGENS OU REVERSÕES? RECONSTRUINDO A EVOLUÇÃO DA VIVIPARIDADE NAS COBRAS D'ÁGUA DA TRIBO HYDROPSINI

A oviparidade é considerada o modo reprodutivo ancestral dos vertebrados e a transição evolutiva para a viviparidade ocorreu por volta de 140 vezes na história do grupo (BLACKBURN, 1999b, 2005). No entanto, as origens da viviparidade não são uniformemente distribuídas entre as classes de vertebrados. Nos mamíferos, por exemplo, apesar de a viviparidade caracterizar a ampla maioria das espécies (mais de 99%), tal modo de reprodução parece ter surgido uma ou no máximo duas vezes na história evolutiva do grupo (SHARMAN, 1976; BLACKBURN, 1999b). Nos peixes, a viviparidade evoluiu independentemente cerca de treze vezes em Osteichthyes e aproximadamente dezesseis vezes em Condrichthyes (BLACKBURN, 2005). Dentre os anfíbios, estima-se que entre cinco e seis origens de viviparidade tenham ocorrido (WAKE, 1993; BLACKBURN, 1999b). A ampla maioria das origens de viviparidade nos vertebrados ocorreu nos répteis Squamata. Embora aproximadamente 20% das espécies de Squamata sejam vivíparas, a mudança evolutiva da oviparidade para a viviparidade nesse grupo ocorreu cerca de cem vezes de forma independente, ou seja, mais que o dobro das origens da viviparidade ocorridas nos demais grupos de vertebrados (SHINE, 1985; BLACKBURN, 1999a, b).

Essa alta frequência de origens de viviparidade em Squamata possivelmente esteja enviesada, pois elas foram estimadas levando em consideração somente transições unidirecionais da oviparidade para a viviparidade (BLACKBURN, 1982, 1985; SHINE, 1985). Isso porque a aquisição evolutiva da viviparidade em Squamata é tradicionalmente vista como uma via de mão única, ou seja, irreversível (NEILL, 1964; FITCH, 1970; GUILLETTE et al., 1980; BLACKBURN, 1982, 1985, 1992). A ideia de irreversibilidade da viviparidade basicamente resultou da suposição de que, uma vez perdidas, estruturas complexas como a casca do ovo e as glândulas que a secretam, dificilmente seriam readquiridas (LEE; DOUGHTY, 1997; LEE; SHINE, 1998). No entanto, essa suposição tem sido criticada porque sua argumentação foi raramente explicitada e pela falta de evidência empírica que corrobore tal irreversibilidade (LEE; DOUGHTY, 1997; LEE; SHINE, 1998).

Nesse sentido, alguns trabalhos vêm de forma crescente questionando a natureza dessa irreversibilidade, pois em alguns casos a reversão para a oviparidade tem se mostrado

um fenômeno teoricamente possível (LEE; SHINE, 1998; SURGET-GROBA et al., 2006). Reconstruções filogenéticas da evolução dos modos reprodutivos têm enumerado algumas possibilidades de reversão da viviparidade para a oviparidade em diferentes táxons de Squamata sugerindo inclusive que essas transições sejam mais comuns do que o pensado (DE FRAIPONT et al., 1996, 1999; BENABIB et al., 1997; SCHULTE et al., 2000; SMITH et al., 2001; SURGET-GROBA et al., 2006). Entretanto, nenhum desses estudos forneceu evidência filogenética conclusiva sobre possíveis reversões. Em alguns casos, cenários alternativos de irreversibilidade foram igualmente parcimoniosos (SCHULTE et al., 2000) ou envolveram pouca perda em parcimônia, requerendo apenas uma transformação evolutiva adicional (LEE; SHINE, 1998; SURGET-GROBA et al., 2006). Similarmente, outros estudos (DE FRAIPONT et al., 1996, 1999; MÉNDEZ-DE LA CRUZ et al., 1998) foram criticados em sua metodologia analítica, por serem baseados em filogenias com pouco suporte ou ainda por carecerem de interpretações corretas dos modos reprodutivos (BENABIB et al., 1997; BLACKBURN, 1999a; SHINE; LEE, 1999).

Apenas recentemente alguns trabalhos apresentaram forte suporte filogenético de que a reversão da viviparidade para a oviparidade é uma hipótese plausível (LYNCH; WAGNER, 2010; FENWICK et al., 2012). Ao investigar a evolução dos modos reprodutivos em viperídeos, Fenwick et al. (2012) encontraram na aparente reversão no ancestral de *Lachesis* um cenário mais parcimonioso. Contudo, o caso mais convincente ocorre nos bóideos do gênero *Eryx*. Lynch e Wagner (2010) encontraram forte evidência estatística e filogenética de reversão para a oviparidade em *Eryx jayakari*, ocorrida aproximadamente 60 milhões de anos após a transição inicial para a viviparidade na família. Além disso, assim como nos outros bóideos vivíparos, essa espécie ovípara não possui o dente do ovo fornecendo evidência morfológica independente de que a oviparidade é uma característica derivada nessa espécie (LYNCH; WAGNER, 2010). De forma contrária, outros trabalhos vêm simultaneamente demonstrando em diversos lagartos somente transições unidirecionais da oviparidade para a viviparidade tanto em nível familiar (e.g., Chamaeleonidae: ANDREWS; KARSTEN, 2010 e Cordilydae: MOUTON et al., 2012) quanto em nível genérico (e.g., *Sceloporus*: MÉNDEZ-DE LA CRUZ et al., 1998 e *Liolaemus*: PINCHEIRA-DONOSO et al., 2013).

Nesse capítulo, nós abordamos as possibilidades de múltiplas origens e da reversibilidade do modo reprodutivo nas serpentes da tribo Hydropsini. Ainda na década de 80, três estudos buscaram quantificar as origens da viviparidade nos répteis Squamata

(BLACKBURN, 1982, 1985; SHINE, 1985). Ainda que as informações a respeito da biologia reprodutiva e das relações filogenéticas dos Hydropsini fossem bastante limitadas à época, as origens da viviparidade na tribo também foram abordadas em dois desses estudos. Considerando sempre a aquisição da viviparidade como irreversível, os dois estudos estimaram ao menos duas origens de viviparidade dentro de *Helicops* (BLACKBURN, 1985; SHINE, 1985).

Informações posteriores sobre os modos reprodutivos (BARROS et al., 2001; MARQUES et al., 2001; AGUIAR; DI-BERNARDO, 2004) e o desenvolvimento de uma hipótese filogenética para os Hydropsini (NUNES, 2006) fizeram com que o interesse na evolução dos modos reprodutivos da tribo fosse retomado, de maneira que dois estudos recentes visaram reconstruir a evolução dos modos reprodutivos dos Hydropsini (NUNES, 2006; SCARTOZZONI, 2009).

Nunes (2006) abordou a questão baseando-se à época exclusivamente nas caracterizações dos modos reprodutivos disponíveis na literatura. No entanto, historicamente tem havido certa confusão na literatura em distinguir os modos reprodutivos de muitos Hydropsini. Essa dificuldade é notada tanto em nível genérico quanto em nível intraespecífico. Por exemplo, Abuys (1983) cita que as espécies do gênero *Helicops* depositam ovos enquanto que Pérez-Santos e Moreno (1988, 1991) referem-se ao gênero como “ovovivíparo”. Em sua descrição de *Helicops gomesi*, Amaral (1921) menciona que a espécie é ovípara, porém, anos depois o mesmo autor refere-se a todo o gênero como sendo “ovovivíparo” (AMARAL, 1977).

Os problemas em nível intraespecífico são ainda mais evidentes, de forma que a ocorrência de ambos os modos reprodutivos já foi sugerida em algumas espécies. Por exemplo, Frota e Yuki (2005) forneceram evidência de oviparidade em *Pseudoeryx plicatilis* ao relatarem o encontro e a eclosão de ovos. Além disso, registro adicional de oviparidade para a espécie pode ser inferido a partir do relato do que seria um possível cuidado parental dos ovos. Hoge (1980) cita que fêmeas da espécie “permanecem perto dos ovos, atacando os intrusos”. Porém, Cunha e Nascimento (1981) sugeriram que a espécie seria ao mesmo tempo ovípara e vivípara. Tal sugestão resultou da análise de uma única fêmea grávida que continha 33 ovos no útero, dos quais quatro apresentavam embriões pequenos em desenvolvimento (ca. 5 mm) envoltos por uma membrana delgada e os demais

apresentavam membrana coriácea espessa, mas sem embriões. Alguns anos depois, Abuys (1986) cita que *P. plicatilis* é “ovovivípara”, parindo filhotes totalmente formados.

Confusões desse tipo também são evidentes dentre os *Helicops*. Cunha e Nascimento (1981) após encontrarem ovos embrionados com casca espessa em *Helicops angulatus* e *H. hagmanni* afirmam, de forma até certo ponto confusa, que “nessa condição a viviparidade é relativa e seria apenas uma extensão especializada da oviparidade, posto que a fêmea grávida deposita os ovos com os fetos em estágio bastante adiantado, completando-se o ciclo já no ambiente natural”. Por último, diversos registros de oviparidade podem ser encontrados para *Helicops angulatus* (FOWLER, 1913; ROSSMAN, 1973; EMSLEY, 1977; CUNHA; NASCIMENTO, 1981; MARTINS; OLIVEIRA, 1998; FORD; FORD, 2002), porém existe também a sugestão de viviparidade para a espécie baseado no encontro de uma fêmea grávida preservada contendo no útero embrião sem casca e completamente formado (ROSSMAN, 1984).

Nesse cenário, as tentativas de Nunes (2006) de mapear a evolução dos modos reprodutivos na tribo, apesar do esforço, acabaram se baseando em dados equivocados da literatura (e.g., bimodalidade reprodutiva em *H. hagmanni*). Somado a isso, a falta de conhecimento na época dos modos reprodutivos de alguns *Helicops* (e.g., *Helicops pastazae*, *H. danieli*, *H. petersi*) tornaram os resultados de certa forma inconclusivos. Apenas recentemente a maior parte das dúvidas quanto aos modos reprodutivos foi sanada. Scartozzoni (2009) estudou a biologia reprodutiva examinando exemplares preservados dos Hydropsini e descartou as sugestões de bimodalidade reprodutiva em *P. plicatilis* e *H. hagmanni* ao encontrar somente evidências de oviparidade (i.e., ovos com casca espessa no útero). No entanto, a sugestão de bimodalidade reprodutiva em *H. angulatus* (ROSSMAN, 1984) foi confirmada com a adição de um novo registro (BRAZ et al., 2008; SCARTOZZONI, 2009). De posse dessas informações, Scartozzoni (2009) reavaliou a evolução dos modos reprodutivos em Hydropsini e encontrou que a oviparidade é plesiomórfica na tribo (resultado também encontrado previamente por NUNES, 2006) e que a viviparidade poderia ter surgido até três vezes independentemente em *Helicops*. Alternativamente, a possibilidade de a viviparidade ser característica plesiomórfica em *Helicops* e ter sofrido reversões foi igualmente parcimoniosa (SCARTOZZONI, 2009).

Contudo, a reconstrução da evolução dos modos reprodutivos nos Hydropsini merece outras interpretações à luz de novas evidências. Por exemplo, Scartozzoni (2009) não incluiu

em suas reconstruções duas espécies cujos modos reprodutivos eram conhecidos à época (*Hydrops caesurus*, ovípara: SCHARGEL et al., 2005 e *Helicops scalaris*, vivípara; BARROS et al., 2001). Novos dados (oviparidade em *Helicops pastazae*; WHITWORTH; BEIRNE, 2011) e interpretação de informações publicadas (viviparidade em *Helicops danieli*; feita no presente estudo a partir de descrição de fêmea grávida em YUKI, 1994) possibilitaram o conhecimento do modo reprodutivo de outros *Helicops*. Assim, das 21 espécies atualmente reconhecidas de Hydropsini, o modo reprodutivo é atualmente conhecido para pelo menos 15 delas (veja Resultados). Curiosamente, apesar de a viviparidade caracterizar a maioria das espécies de *Helicops*, a oviparidade ocorre em pelo menos três espécies. Além disso, pelo menos uma espécie (*Helicops angulatus*) apresenta os dois modos reprodutivos (ROSSMAN, 1973, 1984; BRAZ et al., 2008; SCARTOZZONI, 2009). O posicionamento de algumas dessas espécies ovíparas em clados contendo espécies vivíparas é bastante sugestivo de potenciais reversões de viviparidade para a oviparidade.

Adicionalmente, a evolução dos modos reprodutivos nos Hydropsini merece também ser abordada com diferentes métodos de análise. Os estudos anteriores que buscaram traçar a história evolutiva dos modos reprodutivos em Squamata foram baseados majoritariamente no método da parcimônia (SCHULTE et al., 2000; SMITH et al., 2001; SURGET-GROBA et al., 2006;), incluindo os estudos com Hydropsini (NUNES, 2006; SCARTOZZONI, 2009). A máxima verossimilhança testa as hipóteses sobre a evolução de caracteres pela soma das probabilidades de todos os estados em cada nó da árvore (PAGEL, 1999). A vantagem dessa abordagem é que ela leva em consideração a incerteza nas reconstruções ancestrais no cálculo de todas as probabilidades que são usadas para testar estatisticamente a hipótese sobre a evolução de caracteres. Paralelamente, a mudança do estado de caráter pode ter importantes efeitos nas taxas de diversificação de um táxon, o que por sua vez pode levar a rejeições equivocadas de modelos irreversíveis (MADDISON, 2006; MADDISON et al., 2007; GOLDBERG; IGIĆ, 2008). Nesse sentido, novas ferramentas de análise foram recentemente desenvolvidas para contornar esse problema em potencial (MADDISON et al., 2007; GOLDBERG; IGIĆ, 2008) e vem sendo crescentemente utilizadas para testar não só a irreversibilidade da viviparidade (LYNCH; WAGNER, 2010; FENWICK et al., 2012; PINCHEIRA-DONOSO et al., 2013) como também de diferentes caracteres complexos (WIENS, 2001; KOHLSDORF et al., 2010).

Assim, os objetivos desse capítulo foram: (1) caracterizar os modos reprodutivos das serpentes da tribo Hydropsini, combinando dados originais com dados da literatura e (2) utilizar essa informação para quantificar o número e a direção das transições evolutivas entre oviparidade e viviparidade empregando diferentes abordagens analíticas. A partir disso, nós exploramos as possibilidades de múltiplas origens e de reversibilidade do modo reprodutivo na tentativa de vislumbrar qual o cenário mais aplicável para o grupo.

2.1 MATERIAL E MÉTODOS

2.1.1 Espécies de estudo

Todas as espécies da tribo cujos modos reprodutivos puderam ser caracterizados (conforme item 2.1.2) e que foram incluídas na hipótese filogenética (veja item 2.1.3) foram utilizadas no estudo. Assim, o trabalho envolveu 16 espécies de *Hydropsini* (de um total de 21), sendo as três espécies conhecidas do gênero *Hydrops*, *Pseudoeryx plicatilis* e 12 (de um total de 16) espécies de *Helicops* (Apêndices A e B).

2.1.2 Caracterização dos modos reprodutivos

A forma mais confiável de se determinar o modo reprodutivo é a observação direta do produto reprodutivo expelido pelas mães (BLACKBURN, 1993, 2000a). No entanto, essa informação nem sempre é possível de ser obtida. Na ausência desse tipo de dado, o exame de fêmeas grávidas preservadas é uma alternativa relativamente simples e confiável (BLACKBURN, 2000a).

Para o presente estudo, a determinação do modo reprodutivo foi feita combinando-se as duas abordagens. Uma determinada espécie foi considerada ovípara quando observada postura/eclosão de ovos ou quando constatada a presença de ovos com casca coriácea no útero, sejam eles embrionados ou não. A viviparidade foi assumida quando observada parturição de filhotes formados ou quando verificada a presença de ovos sem casca envolvendo o vitelo, com ou sem embriões em desenvolvimento no útero. A obtenção dessas informações foi feita mediante aquisição de dados originais ao longo do estudo e de levantamento da literatura. Os dados originais de desovas e eclosões de ovos na natureza foram obtidos para duas espécies (*Pseudoeryx plicatilis* e *Helicops angulatus*). Além disso, foram feitas também observações de ovos e embriões no útero de exemplares de coleção. Para isso, fêmeas grávidas preservadas de 11 espécies (Tabela 1) foram dissecadas por meio

de uma incisão ventral ao longo de dois terços do corpo para exposição do ovos/embriões contidos no oviduto. Em seguida, os dados foram complementados com registros da literatura.

Tabela 1 - Total de fêmeas grávidas dissecadas por espécie de Hydropsini no presente estudo

Espécie	Total de fêmeas grávidas dissecadas
<i>Hydrops martii</i>	1
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	2
<i>Helicops hagmanni</i>	2
<i>Helicops trivittatus</i>	4
<i>Helicops carinicaudus</i>	3
<i>Helicops modestus</i>	5
<i>Helicops infrataeniatus</i>	2
<i>Helicops leopardinus</i>	7
<i>Helicops polylepis</i>	4
<i>Helicops angulatus</i>	25
<i>Helicops gomesi</i>	1

2.1.3 Hipótese filogenética

O monofiletismo da tribo Hydropsini é corroborado por diferentes hipóteses filogenéticas baseadas em dados moleculares (ZAHER et al., 2009; PYRON et al., 2011, 2013; GRAZZIOTIN et al., 2012). Todos esses estudos, porém, incluíram no máximo sete táxons da tribo. A filogenia de Nunes (2006) baseada em caracteres morfológicos corresponde à hipótese filogenética disponível para a tribo que compreende o maior número de táxons, sendo 16 ao todo. Diante disso, a árvore filogenética utilizada no presente estudo derivou da reanálise da matriz de caracteres de Nunes (2006), atualizada com dados posteriores ao estudo original que foram gentilmente cedidos pelo autor e com a inclusão de *Hydrops caesurus*. Os caracteres morfológicos dessa espécie foram obtidos a partir do trabalho

original da descrição da espécie (SCROCCHI et al., 2005). Foi incorporado à matriz um total de 15 caracteres morfológicos de hemipênis, escamas e denteção de *Hy. caesurus*.

No trabalho original de Nunes (2006), dois clados não haviam sido completamente resolvidos. O primeiro formado por (*Helicops infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus*) e o segundo por (*H. petersi*, *H. scalaris*, *H. pastazae*, *H. polylepis*). A aquisição de novos dados, bem como a inclusão de caracteres adicionais, resolveram as relações no segundo grupo, o que resultou na topologia (*H. polylepis* (*H. pastazae* (*H. scalaris*, *H. petersi*)))¹.

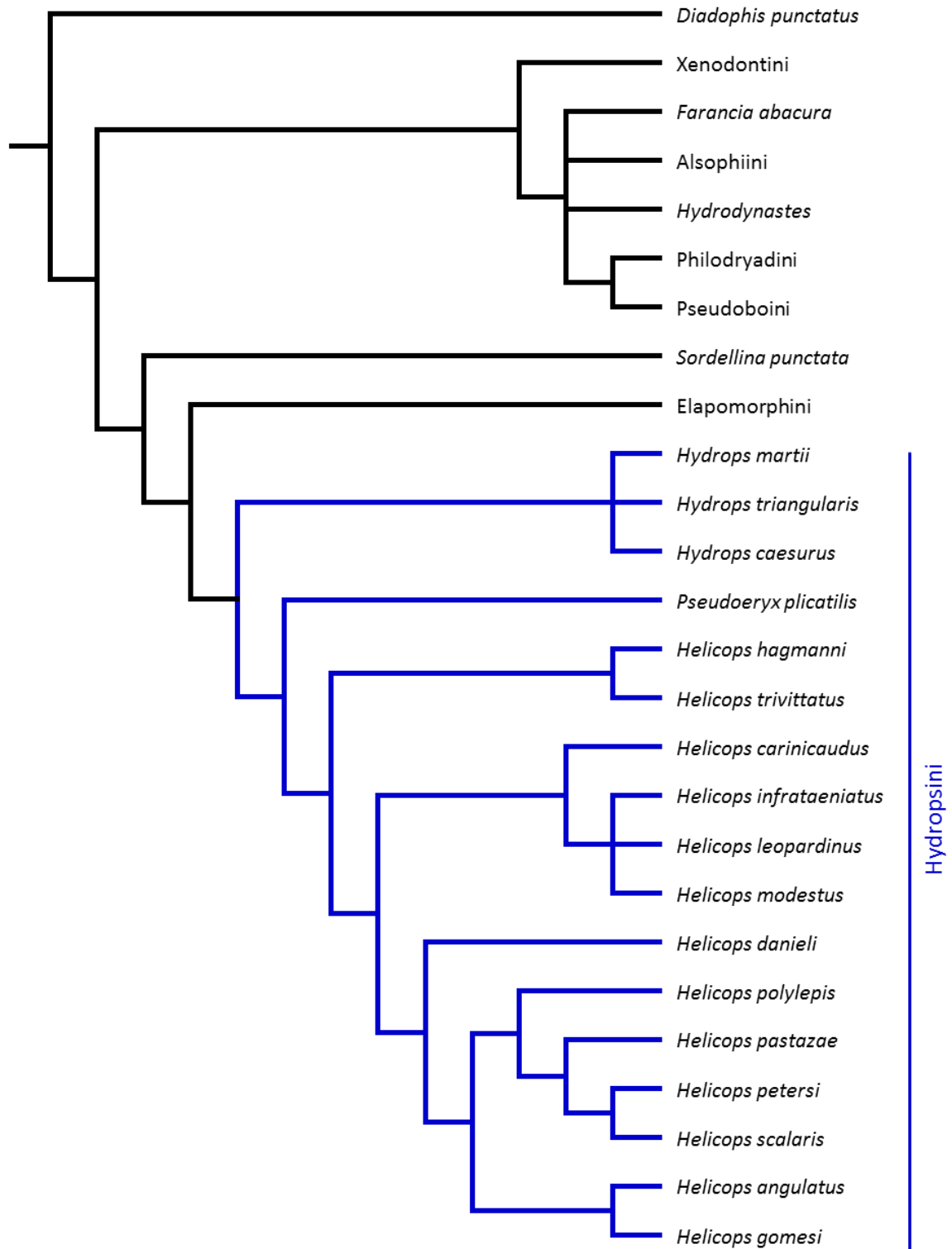
Os caracteres morfológicos foram codificados na matriz utilizando-se o programa Mesquite, versão 2.75 (MADDISON; MADDISON, 2011). A matriz final conteve 51 caracteres morfológicos para 17 táxons terminais do grupo interno (Hydropsini) mais nove terminais como grupo externo (conforme estabelecidos por NUNES, 2006). Os estados de caráter foram codificados com um ponto de interrogação nas situações de inaplicabilidade ou de ausência de informação para o caráter (MADDISON, 1993).

A filogenia foi estimada seguindo o método da máxima parcimônia (FARRIS, 1970). Os caracteres multiestado foram tratados como não aditivos e pesos iguais foram atribuídos a todos eles. As análises foram realizadas utilizando o programa TNT (*Tree Analysis Using New Technology*), versão 1.1 (GOLOBOFF et al., 2008), com configurações padrão, exceto para a memória usada que foi alterada para 10.000 árvores. Devido ao pequeno número de táxons ($n = 26$), as análises foram realizadas utilizando procedimento de busca exaustiva (*implicit enumeration*; cf. GOLOBOFF et al., 2008). Os ramos cujos comprimentos foram iguais a zero foram colapsados utilizando a função '*Min. Length = 0*' (CODDINGTON; SCHARFF, 1994; GOLOBOFF et al., 2008).

A análise da matriz de caracteres produziu quatro árvores igualmente parcimoniosas com 116 passos. A árvore de consenso estrito (Figura 1) apresentou índice de consistência (IC) = 0,479 e índice de retenção (IR) = 0,764. A topologia obtida (Figura 1) foi similar à de Nunes (2006). *Hydrops caesurus* foi recuperada juntamente com as outras duas espécies do gênero, porém em uma tricotomia (Figura 1). A tricotomia observada anteriormente (NUNES, 2006) no clado (*Helicops infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus*) permaneceu não resolvida.

¹ P. M. S. Nunes, comunicação pessoal. São Paulo, 2013.

Figura 1 - Consenso estrito das quatro árvores mais parcimoniosas (116 passos) obtidas após reanálise da matriz de caracteres de Nunes (2006) complementada com dados mais recentes e inclusão de *Hydrops caesurus*.



Fonte: Nunes (2006) com adaptações realizadas no presente estudo.

Índice de consistência (IC) = 0,479 e índice de retenção (IR) = 0,764. O grupo de interesse encontra-se destacado em azul. Veja texto para detalhes da reconstrução da filogenia.

2.1.4 Reconstrução dos estados ancestrais

A árvore obtida acima foi utilizada nas reconstruções dos estados ancestrais. Os modos reprodutivos foram definidos como caracteres discretos e binários. Os dois estados de caráter foram codificados como [0] oviparidade e [1] viviparidade. A reconstrução da evolução dos modos reprodutivos nos Hydropsini foi feita utilizando parcimônia linear e máxima verossimilhança nos programas Mesquite, versão 2.75 (MADDISON; MADDISON, 2011) e BayesTraits (PAGEL et al., 2004).

Reconstruções ancestrais preliminares com *Manolepis putnami* (ovíparo, cf. HARTWEG; OLIVER, 1940) como grupo irmão dos Hydropsini e diversos outros Xenodontinae como grupos externos adicionais (GRAZZIOTIN et al., 2012; PYRON et al., 2013) indicaram a oviparidade como estado ancestral dos Hydropsini. Assim, nas reconstruções *a posteriori* por parcimônia e por máxima verossimilhança somente *Manolepis putnami* foi utilizado como grupo externo.

As reconstruções dos estados ancestrais foram realizadas primeiramente com o método da parcimônia que prefere soluções que requerem a menor quantidade de mudanças do caráter na árvore. Devido ao caráter modo reprodutivo ser categórico, nós atribuímos um passo para cada mudança com pesos iguais (não ordenado). Duas possibilidades foram consideradas. Primeiramente, as reconstruções foram feitas usando um modelo irreversível que permitiu somente transições unidirecionais de oviparidade para viviparidade (i.e., $0 \rightarrow 1$). Em seguida, as reconstruções foram refeitas segundo um modelo reversível, que permite tanto transições de oviparidade para viviparidade como de viviparidade para oviparidade (i.e., $0 \leftrightarrow 1$). Na otimização, a topologia do cladograma foi mantida fixa, a partir da qual foram descritas a sequência e a direção das transformações dos caracteres e detectados os estados ancestrais nos ramos intermediários (BROOKS; MCLENNAN, 2002). Para *Helicops angulatus*, que apresenta populações ovíparas e vivíparas geograficamente separadas (veja Resultados e Capítulo 3), assumiu-se que as duas populações são filogeneticamente próximas.

A estimativa de máxima verossimilhança requer um modelo de evolução de caracteres. Três modelos foram testados (PAGEL, 1994; LEWIS, 2001). Primeiro usamos um modelo simétrico (Modelo Mk1) com taxas (q) iguais para qualquer mudança de estado de

caráter ($q_{O \rightarrow V} = q_{V \rightarrow O}$, onde O = oviparidade e V = viviparidade), ou seja, origens e reversões de viviparidade igualmente prováveis. O segundo modelo (rMk2) estimou taxas variáveis independentes para ganhos e perdas de viviparidade (i.e., $q_{O \rightarrow V} \neq q_{V \rightarrow O}$). Por fim, foi testado um modelo irreversível (iMk2) que estimou taxas de transição da oviparidade para a viviparidade, mas que restringiu a taxa de transição da viviparidade para oviparidade a zero (i.e., $q_{V \rightarrow O} = 0$). As politomias foram aleatoriamente resolvidas. Em todos os modelos, os grupos externos foram removidos (exceto *M. putnami*, gênero monoespecífico) para melhor se ajustar aos pressupostos de completa amostragem de táxons (FENWICK et al., 2012). Visando um teste apropriado de reversão de caráter, o nó da raiz representando o ancestral dos Hydropsini foi fixado em 0, ou seja, ovíparo (NOSIL; MOOERS, 2005; GOLDBERG; IGIĆ, 2008).

As reconstruções de estados ancestrais baseadas em parcimônia e modelos Mk1 ou Mk2 assumem que a taxa de diversificação independe do estado de caráter estudado (CUNNINGHAM, 1999; MADDISON, 2006; MADDISON et al., 2007; GOLDBERG; IGIĆ, 2008). No entanto, se esse pressuposto for violado, as reconstruções podem produzir resultados equivocados e levar a falsas rejeições da irreversibilidade de um caráter (GOLDBERG; IGIĆ, 2008). No contexto do nosso estudo, se organismos vivíparos se diversificam mais rapidamente do que os ovíparos, então a viviparidade poderia ser muito mais comum na filogenia e as espécies ovíparas poderiam ser inferidas como produto evolutivo de um ancestral vivíparo, mesmo que essa transição possa não ter ocorrido (GOLDBERG; IGIĆ, 2008).

Diante disso, para avaliar a possibilidade de irreversibilidade da viviparidade em Hydropsini nós utilizamos o módulo BiSSE (*Binary-State Speciation and Extinction*; MADDISON et al., 2007), do programa Mesquite, versão 2.75 (MADDISON; MADDISON, 2011) que estima simultaneamente as taxas de transição juntamente com as taxas de especiação e extinção em cada estado de caráter, testando assim o efeito dos estados de caráter nas taxas de diversificação. Adicionalmente, o método pode ser aplicado mesmo quando a filogenia do grupo focal é incompleta (FITZJOHN et al., 2009). O módulo BiSSE calcula o log-verossimilhança para uma árvore em que as taxas de diversificação (especiação, extinção) são potencialmente dependentes dos estados de caráter, no caso oviparidade e viviparidade. Até seis parâmetros podem ser estimados: taxas de especiação (λ_O e λ_V) e taxas de extinção em cada estado de caráter (μ_O e μ_V), além das taxas de transição entre um

caráter e outro ($q_{0 \rightarrow v}$ e $q_{v \rightarrow 0}$). Para investigar as transições entre os modos reprodutivos nós comparamos quatro combinações de diversificação dependente e independente do estado de caráter e transições unidirecionais ou bidirecionais utilizando o BISSE (GOLDBERG; IGIĆ, 2008).

Diversificação independente do estado de caráter consistiu em ajustar as duas taxas de especiação e de extinção como sendo iguais ($\lambda_0 = \lambda_v$ e $\mu_0 = \mu_v$) e as taxas de transição foram estimadas de duas formas: (1) estimadas pelo modelo e (2) $q_{v \rightarrow 0}$ foi mantida fixa em zero. Suporte para qualquer uma dessas duas opções indica que o estado de caráter não afeta a taxa de diversificação, mas para opção 1 a viviparidade é reversível e para a opção 2 que ela é irreversível. Já o modelo com diversificação dependente do estado de caráter consistiu em estimar as taxas de especiação e extinção a partir dos dados e as taxas de transição foram: (3) estimadas pelo modelo e (4) $q_{v \rightarrow 0}$ foi fixada em zero. Suporte para uma dessas opções indica que a taxa de diversificação para os dois estados de caráter diferem, mas que para a opção 3 a viviparidade é reversível ao passo que para a opção 4 a transição para a oviparidade não ocorreu.

Nós comparamos a adequação desses modelos usando o Critério de Informação de Akaike (AIC), por meio da fórmula $AIC = -2\ln L + 2k$, onde k é o número de parâmetros estimados no modelo e $\ln L$ o log-verossimilhança. O modelo com melhor adequação foi aquele que apresentou o menor escore AIC (BURNHAM; ANDERSON, 2002). Diferenças nos valores de AIC entre os modelos testados (i.e., ΔAIC) foram calculadas para verificar o suporte dos demais modelos. Assim, ΔAIC entre 0 e 2 indica substancial suporte, entre 4 e 7 indica consideravelmente menos suporte e acima de 10 indica essencialmente nenhum suporte (BURNHAM; ANDERSON, 2002).

Em seguida, nós reconstruímos a evolução dos modos reprodutivos na filogenia usando o melhor modelo para estimar o estado de caráter ancestral de cada nó. A melhor estimativa do estado de caráter para cada nó foi determinada utilizando o teste da razão da verossimilhança (*likelihood ratio test*). O estado de caráter de qualquer nó foi considerado inequívoco quando a probabilidade proporcional de um estado em um determinado nó foi $\geq 0,88$ ou se o log-verossimilhança de dois estados diferiu por duas ou mais unidades; limiares padrão para avaliar o suporte estatístico das reconstruções por verossimilhança (PAGEL, 1999; BURNHAM; ANDERSON, 2002). Assim, o estado com a menor probabilidade foi rejeitado e o estado alternativo foi considerado a melhor opção para esse ramo com forte

suporte estatístico (PAGEL, 1999). Se a diferença entre os log-verossimilhança foi menor que 0,88 a reconstrução foi considerada ambígua. As probabilidades foram calculadas com base na topologia obtida no item 2.1.3 e assumindo comprimentos iguais para todos os ramos (= 1), pois nenhuma filogenia molecular envolvendo todos os táxons abordados encontra-se disponível (ver ESPINOZA et al., 2004; FOTH, 2011 para abordagem similar).

2.2 RESULTADOS

2.2.1 Modos reprodutivos

Os modos reprodutivos dos Hydropsini e sua respectiva fonte e forma de obtenção encontram-se resumidos no quadro 1. Registros de postura de ovos ou parturição de filhotes foram observados para 11 das 16 espécies de Hydropsini avaliadas (Quadro 1).

As três espécies de *Hydrops* são ovíparas. Registros de desovas e eclosões de ovos foram observados para *Hy. caesurus* e *Hy. triangularis* (Quadro 1). A oviparidade em *Hy. martii* foi confirmada pela observação de uma fêmea preservada contendo ovos com casca coriácea espessa (Figura 2A e Quadro 1).

Para *Pseudoeryx plicatilis* foram observados somente registros de oviparidade. Tal modo reprodutivo foi diagnosticado tanto pelo encontro de ovos com casca no útero de exemplares preservados como por registros da literatura para desovas (Quadro 1). Além disso, mais uma observação original de eclosões de ovos encontrados na natureza durante resgate de fauna em Rondônia corrobora essa sugestão (Figura 2D)². Dentre as fêmeas preservadas examinadas apenas duas continham ovos no útero (IB 17640 e MPEG 297). Em ambos os casos foi constatada a presença de casca coriácea espessa envolvendo o vitelo, incluindo o espécime referido por Cunha e Nascimento (1981) como sendo ovíparo e vivíparo (MPEG 297). Embora esse exemplar estivesse bastante deteriorado, foi possível observar a presença de ovos, alguns dos quais estavam soltos no frasco. Contudo, somente ovos com casca coriácea espessa foram encontrados. Dois deles foram dissecados, porém nenhum embrião foi visualizado.

Para o gênero *Helicops*, foi confirmada a presença de espécies ovíparas e de espécies vivíparas. Além disso, pelo menos uma espécie (*H. angulatus*) apresenta os dois modos reprodutivos. Oito espécies são vivíparas: *Helicops trivittatus*, *H. carinicaudus*, *H. modestus*, *H. leopardinus*, *H. infrataeniatus*, *H. danieli*, *H. scalaris* e *H. polylepis*. Para todas essas espécies, com exceção de *H. danieli*, foram observados registros de parturições (Quadro 1).

² F. F. Curcio, comunicação pessoal. São Paulo, 2012.

Quadro 1 - Modos reprodutivos das espécies da tribo Hydropsini

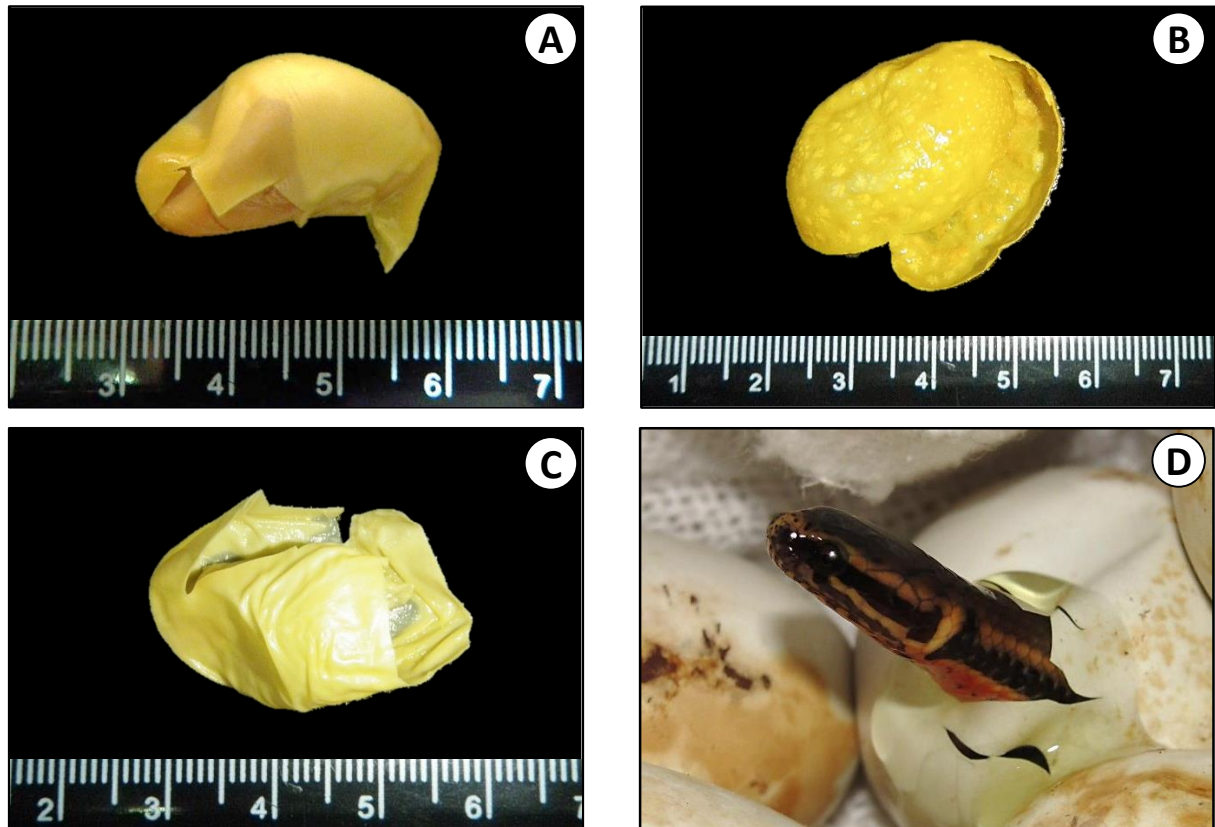
Espécie	Modo reprodutivo	Referência
<i>Hydrops martii</i>	O	1, Presente estudo
<i>Hydrops triangularis</i>	O	1, 2
<i>Hydrops caesurus</i>	O	3, 4
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	O	1, 5, 6, 7, 8, Presente estudo
<i>Pseudoeryx relictualis</i>	?	-
<i>Helicops hagmanni</i>	O	1, 6, Presente estudo
<i>Helicops trivittatus</i>	V	1, 6, 9, Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	V	1, 10, 11, Presente estudo
<i>Helicops modestus</i>	V	1, 12, Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i>	V	1, 13, 14, Presente estudo
<i>Helicops leopardinus</i>	V	1, 15, 16, 17, 18, 19, Presente estudo
<i>Helicops danieli</i>	V	20
<i>Helicops pastazae</i>	O	21
<i>Helicops polylepis</i>	V	1, 22, 23, Presente estudo
<i>Helicops scalaris</i>	V	24
<i>Helicops angulatus*</i>	O	1, 6, 10, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, Presente estudo
<i>Helicops angulatus*</i>	V	1, 32, 33, 34, Presente estudo
<i>Helicops gomesi</i>	O	1, 35, Presente estudo
<i>Helicops apiaka</i>	?	-
<i>Helicops petersi</i>	?	-
<i>Helicops tapajonicus</i>	?	-
<i>Helicops yacu</i>	?	-

1) SCARTOZZONI (2009); 2) BOOS (2001); 3) ÁLVAREZ et al. (2003); 4) ETCHEPARE et al. (2012); 5) HOGE (1980); 6) CUNHA; NASCIMENTO (1981); 7) FROTA; YUKI (2005); 8) F. F. CURCIO (com. pess., 2012); 9) GOMES (1918); 10) MOLE (1924); 11) MARQUES; SAZIMA (2004); 12) MARQUES et al. (2001); 13) CEI (1993); 14) AGUIAR; DI-BERNARDO (2005); 15) GASC; RODRIGUES (1980); 16) LIRA-DA-SILVA et al. (1994); 17) YANOSKY et al. (1996); 18) ÁVILA et al. (2006); 19) SCARTOZZONI; ALMEIDA-SANTOS (2006); 20) YUKI (1994); 21) WHITWORTH; BEIRNE (2011); 22) HAGMANN (1910); 23) SANTOS-JR.; RIBEIRO (2005); 24) BARROS et al. (2001); 25) FOWLER (1913); 26) ROSSMAN (1973); 27) EMSLEY (1977); 28) GORZULA; SEÑARIS (1998); 29) MARTINS; OLIVEIRA (1998); 30) FORD; FORD (2002); 31) E. FÉLIX-JR. (com. pess., 2011); 32) ROSSMAN (1984); 33) BRAZ (2009); 34) M. C. SANTOS-COSTA (com. pess., 2012); 35) AMARAL (1921).

* *Helicops angulatus* apresenta populações ovíparas e vivíparas.

O = Ovíparo. V = Vivíparo. Fontes em negrito indicam definições do modo reprodutivo a partir de observações diretas de postura/eclosão de ovos (oviparidade) ou parturição de filhotes (viviparidade).

Figura 2 - Registros de oviparidade em quatro espécies de *Hydropsini*



Fotos: (A-C) Henrique B. Braz (2013). (D) Felipe F. Curcio (2012).

Casca do ovo de (A) *Hydrops martii*, (B) *Helicops gomesi*, (C) *Helicops hagmanni* e eclosão em (D) *Pseudoeryx plicatilis*.

No caso de *H. danieli*, a viviparidade foi aqui assumida e sugerida pela primeira vez baseado no relato de Yuki (1994) no qual uma fêmea grávida preservada apresentava embrião em estágio avançado de desenvolvimento e com padrão ventral de coloração similar ao da mãe. Três espécies são ovíparas: *Helicops hagmanni*, *H. gomesi* e *H. pastazae* (Quadro 1). Nas duas primeiras, a oviparidade foi confirmada com base no encontro de ovos no útero com casca coriácea espessa (Figuras 2B e C) e em *H. pastazae* baseado em registro da literatura (Quadro 1).

Para *Helicops angulatus* ambos os modos reprodutivos foram observados. No presente estudo, um total de 25 fêmeas grávidas de *H. angulatus* foi dissecado. Dezenove exemplares (de 13 localidades diferentes; Quadro 2) apresentaram ovos com casca coriácea envolvendo o vitelo, sugerindo oviparidade (Figura 3A). Além disso, a oviparidade em *H.*

angulatus foi corroborada com uma observação original de eclosão de ovos encontrados na natureza. Em 01 de fevereiro de 2010, um ninho contendo sete ovos de *H. angulatus* foi descoberto parcialmente enterrado no solo próximo a um riacho em Salvador, Bahia (12,931° S, 38,386° W)³. Os ovos foram coletados e incubados e após as eclosões os filhotes foram identificados como *H. angulatus* (Figura 3B).

Quadro 2 - Localidades dos registros de oviparidade e viviparidade obtidos para *Helicops angulatus*

Registros de oviparidade	Registros de viviparidade
<p>BRASIL</p> <p>Amazonas (Manaus), Bahia (Salvador), Ceará (Juazeiro do Norte), Goiás (Aruanã), Maranhão (Imperatriz e Santo Amaro do Maranhão), Pará (Belém, Bragança, Castanhal, Maracanã, Santarém Novo e Viseu), Piauí (Piripiri) e Tocantins (Brejinho de Nazaré).</p> <p>COLÔMBIA</p> <p>Amazonas (Letícia)</p> <p>TRINIDAD E TOBAGO</p> <p>Nariva Swamp</p> <p>VENEZUELA</p> <p>Bolívar (El Manteco) e Monagas (Bolívar)</p>	<p>BRASIL</p> <p>Acre (Marechal Thaumaturgo, Porto Acre e Rio Branco), Rondônia (Guajará-Mirim)</p> <p>PERU</p> <p>Madre de Díos (Puerto Maldonado)</p>

Em contrapartida, as outras sete fêmeas grávidas dissecadas de *H. angulatus* (de seis localidades distintas; Quadro 2) apresentaram ovos sem casca no útero, apenas com uma fina membrana envolvendo o vitelo, sugerindo viviparidade. Em cinco ocasiões os embriões foram prontamente visualizados através do útero. Nestes casos, os embriões encontravam-se parcialmente desenvolvidos em três ocasiões (UFMT 5218: estágio 33; UFAC 041: estágio 30-31; UFAC 022: estágio 28; Figura 4) ao passo que em duas oportunidades os embriões estavam completamente formados no útero (estágio 40; Figura 5). Uma dessas fêmeas continha o embrião ainda com grande quantidade de vitelo residual (INPA 1010; Figura 5A)

³ E. Félix-Júnior, comunicação pessoal. São Paulo, 2011.

enquanto que a outra continha embrião quase sem vitelo (MPEG 21981; M. C. Santos-Costa, com. pess.; Figura 5B). Apenas em duas ocasiões não foi possível observar embriões em desenvolvimento nas fêmeas grávidas (UFAC 031 e ZUEC 1590). Não foram observadas parturições de filhotes em *H. angulatus*.

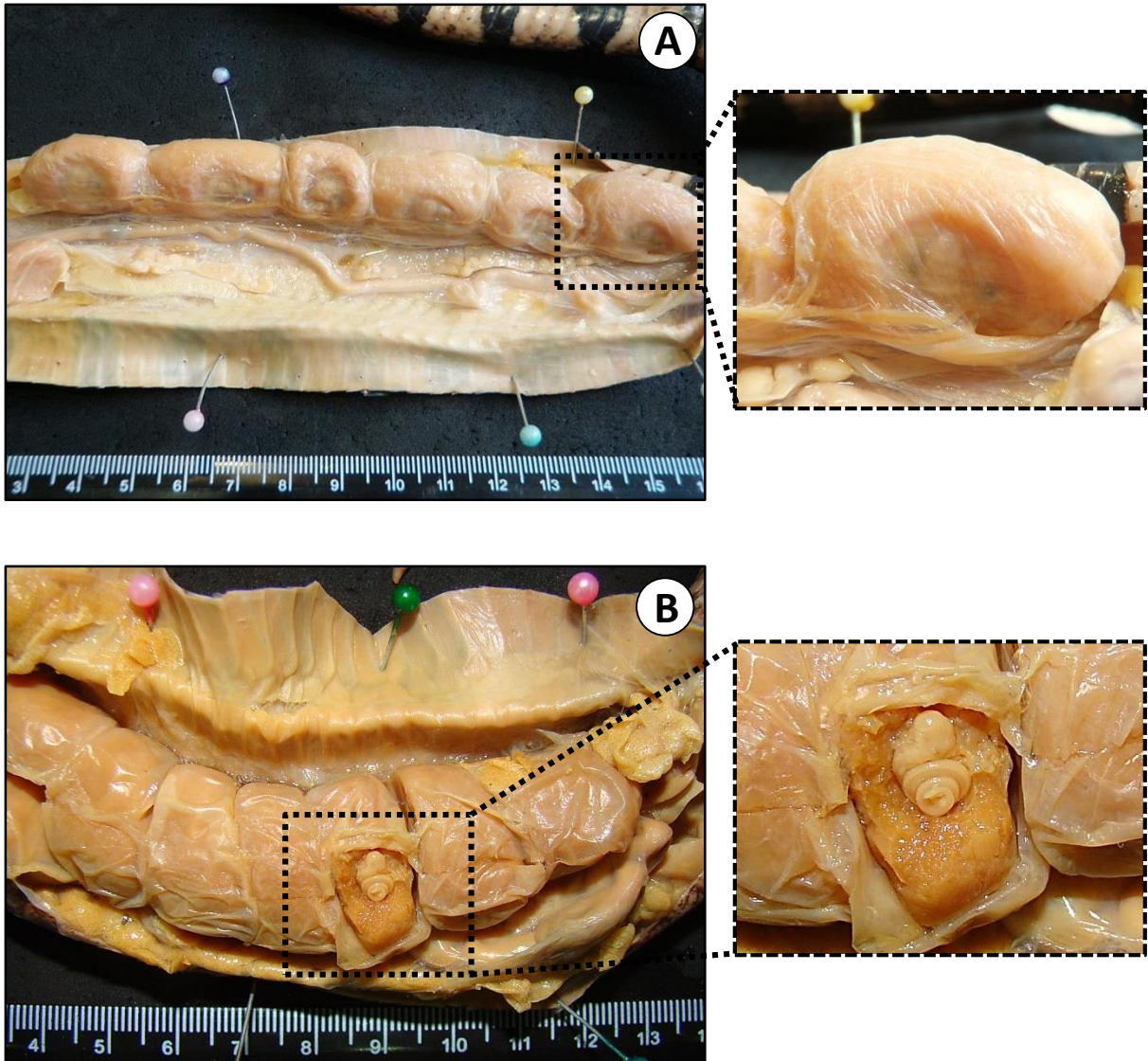
Os modos reprodutivos de *P. relictualis*, *H. petersi*, *H. tapajonicus*, *H. apiaka* permanecem desconhecidos. Destas, somente *H. petersi* foi incluída na filogenia utilizada.

Figura 3 - Oviparidade em *Helicops angulatus*



Fotos: (A) Henrique B. Braz (2013). (B) Edésio Félix-Junior (2011)

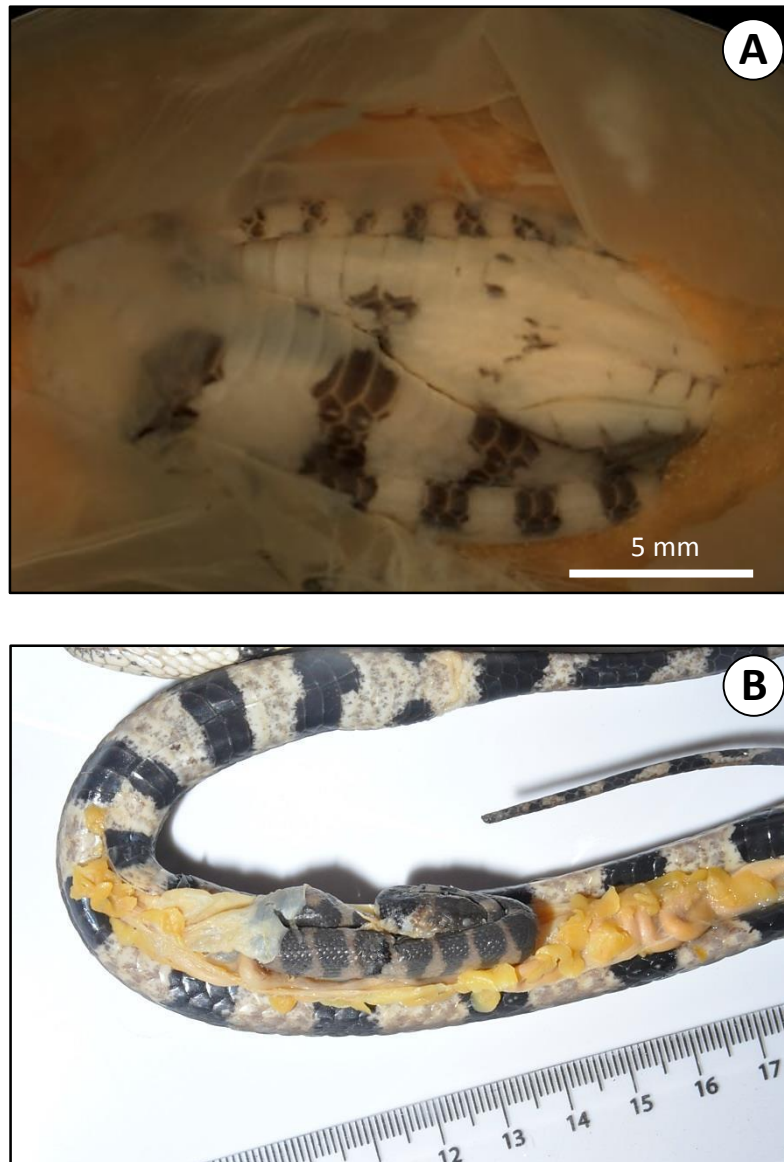
(A) Fêmea grávida dissecada mostrando ovos com casca espessa no oviduto. (B) Eclosão de ovos de *Helicops angulatus* coletados na natureza (Salvador, Bahia).

Figura 4 - Viviparidade em *Helicops angulatus*

Fotos: Henrique B. Braz (2013)

(A) Fêmea grávida dissecada mostrando ovos embrionados sem casca no oviduto. (B) Detalhe do embrião em desenvolvimento após dissecação do útero e anexos embrionários.

Figura 5 - Viviparidade em *Helicops angulatus*



Fotos: (A) Henrique B. Braz (2013). (B) Maria Cristina Santos-Costa (2012).

(A) Embrião completamente desenvolvido envolto pela membrana da casca e com grande quantidade de vitelo residual. (B) Embrião completamente desenvolvido removido do útero e com pouca quantidade de vitelo residual.

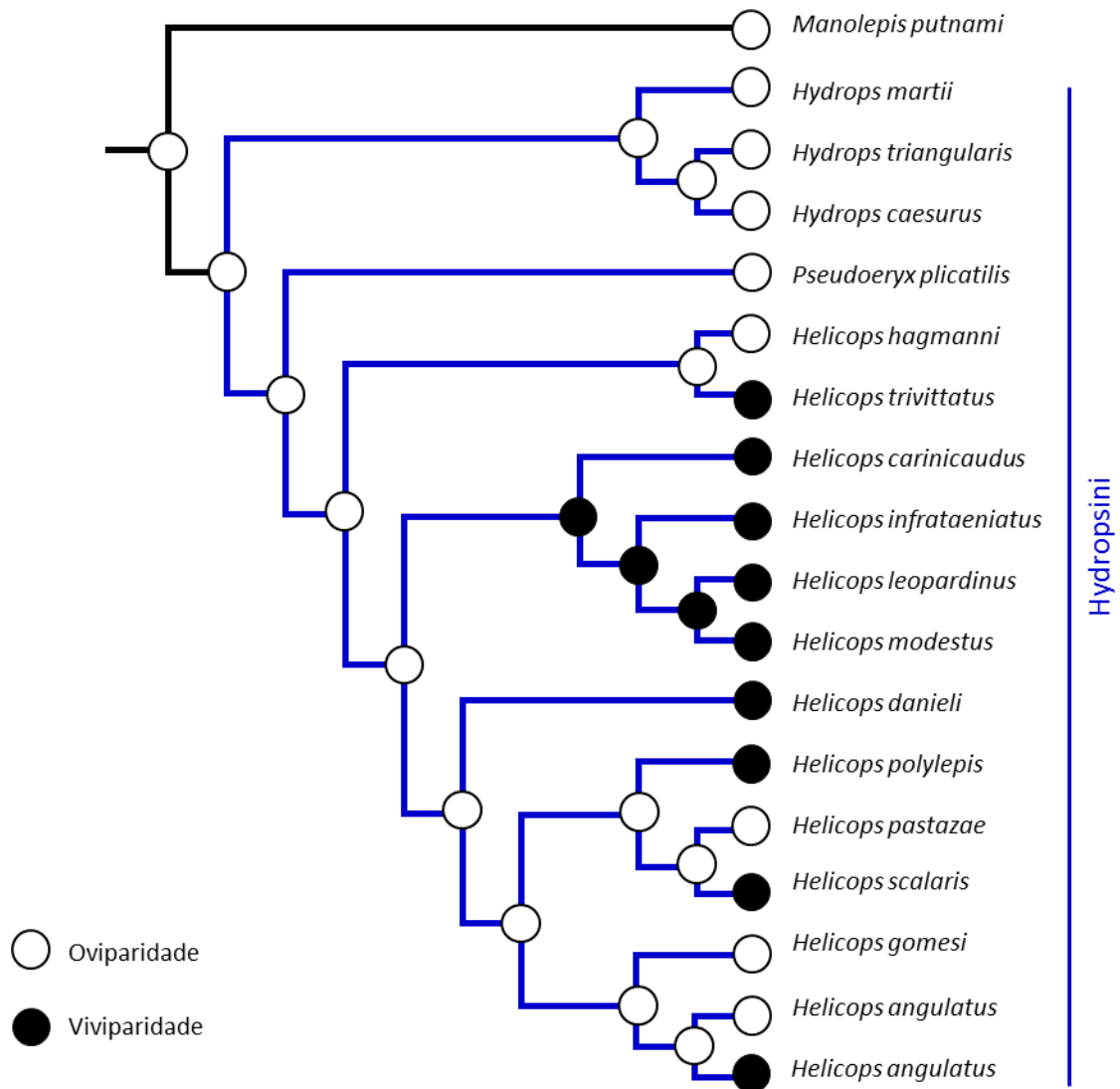
2.2.2 Evolução dos modos reprodutivos

Exceto pelo clado (*H. carinicaudus* (*H. modestus* (*H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*))), todos os principais clados dentro do gênero *Helicops* contém espécies ovíparas e vivíparas. A viviparidade é o modo reprodutivo mais frequente dentre os *Helicops* estudados ($\approx 69\%$ considerando *H. angulatus* ovíparos e vivíparos separadamente).

A reconstrução dos estados ancestrais por parcimônia segundo o modelo irreversível indicou múltiplas origens de viviparidade em *Helicops*. Mediante esse modelo seis origens independentes são requeridas. A primeira teria ocorrido em *H. trivittatus*, a segunda associada ao ancestral do clado (*H. carinicaudus* (*H. modestus* (*H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*))), a terceira em *H. danieli*, a quarta na população vivípara de *H. angulatus*, a quinta em *H. polylepis* e a sexta em *H. scalaris* (Figura 6).

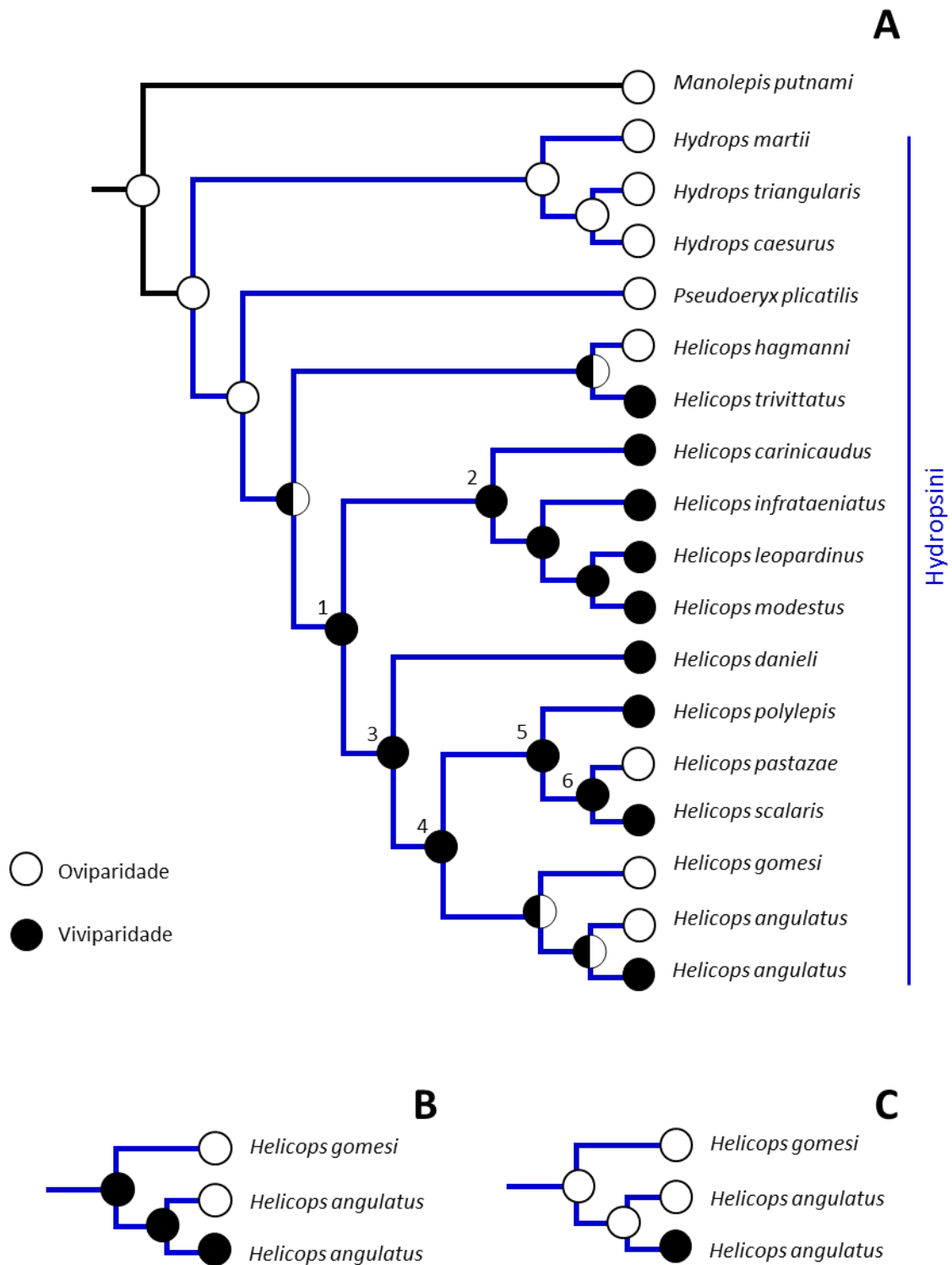
Já a reconstrução segundo o modelo reversível requereu cinco passos. Mediante esse modelo, as reconstruções indicaram que a oviparidade é característica plesiomórfica nos Hydropsini, incluindo para o ancestral do clado formado por *Pseudoeryx* + *Helicops* (Figura 7A). Contudo, para o ancestral do gênero *Helicops* a reconstrução das transformações evolutivas é equívoca, visto que as análises recuperaram duas soluções igualmente parcimoniosas (Figura 7A). O ancestral de *Helicops* poderia ser ovíparo e a viviparidade ter surgido em *H. trivittatus* e no ancestral do nó 1. Alternativamente, a viviparidade pode ter surgido no ancestral do gênero e a oviparidade em *H. hagmanni* poderia ser resultado de uma reversão (Figura 7A). O ancestral do nó 1 era de forma inequívoca vivíparo, o mesmo ocorrendo para os ancestrais dos nós 2 (e demais nós internos), 3, 4, 5 e 6 (Figura 7A). Duas reversões para a oviparidade ocorreram de forma inequívoca no gênero; uma em *H. pastazae* e outra no clado (*H. gomesi* (*H. angulatus* – ovíparo, *H. angulatus* – vivíparo)). Nesse último, duas possibilidades igualmente parcimoniosas existem. Na primeira, a o ancestral do clado poderia ser vivíparo e terem ocorrido duas reversões; uma em *H. gomesi* e outra em *H. angulatus* (Figura 7B). Na segunda, a viviparidade teria sofrido reversão no ancestral desse clado e surgido novamente na população vivípara de *H. angulatus* (Figura 7C). Diante disso, a interpretação mais parcimoniosa é de que a viviparidade seja reversível e que a oviparidade no gênero tenha evoluído novamente pelo menos duas vezes.

Figura 6 - Reconstrução da evolução dos modos reprodutivos nas serpentes da tribo Hydropsini por parcimônia usando um modelo irreversível que permite somente transições da oviparidade para a viviparidade



Fonte: Braz, H B. (2013)
 Filogenia de Nunes (2006) com adaptações realizadas no presente estudo.

Figura 7 - Reconstrução da evolução dos modos reprodutivos nas serpentes da tribo Hydropsini por parcimônia usando um modelo reversível que permite transições da oviparidade para a viviparidade e vice-versa



Fonte: Braz, H B. (2013)
 Filogenia de Nunes (2006) com adaptações realizadas no presente estudo.

As análises usando o BiSSE indicaram que houve consideravelmente menos suporte para os modelos que incluíram diversificação dependente do estado de caráter (Tabela 2). Assim, nossas reconstruções por máxima verossimilhança estão imunes desse potencial problema. O melhor modelo não encontrou efeitos significantes do estado de caráter nas taxas de especiação e extinção, restringindo ambas para valores equivalentes para táxons ovíparos e vivíparos. O melhor modelo aponta ainda para reversibilidade da viviparidade, porém o modelo irreversível da viviparidade obteve $\Delta AIC = 1,348$, dentro do limiar de suporte substancial (Tabela 2).

Tabela 2 – Comparações de modelos para a irreversibilidade da viviparidade em *Hydropsini* utilizando o modelo de especiação e extinção de estados binários (BiSSE)

Modelo	λ_o	λ_v	μ_o	μ_v	$q_{o \rightarrow v}$	$q_{v \rightarrow o}$	lnL	AIC	ΔAIC
Caráter-independente									
Reversível	0,477	0,477	7,73E-5	7,73E-5	0,271	0,291	-40,233	88,467	0,000
Irreversível	0,322	0,322	0,640	0,640	0,413	0,000	-41,907	89,815	1,348
Caráter-dependente									
Reversível	0,463	0,477	5,67E-5	4,98E-5	0,271	0,291	-40,233	92,466	4,000
Irreversível	0,669	0,319	6,20E-6	0,640	0,413	0,000	-41,908	93,815	5,348

λ : taxa de especiação, μ : taxa de extinção, q : taxa de transição, AIC: Critério de Informação Akaike. O: Oviparidade, V: Viviparidade.

Quatro modelos BiSSE são comparados, dois com diversificação independente do caráter ($\lambda_o = \lambda_v$, $\mu_o = \mu_v$) e dois com diversificação dependente do caráter (λ_o , λ_v , μ_o , μ_v). Para cada par foi assumida reversibilidade ($q_{o \rightarrow v}$, $q_{v \rightarrow o}$) e irreversibilidade ($q_{o \rightarrow v}$, $q_{v \rightarrow o} = 0$) da viviparidade. Em negrito é indicado o modelo com melhor suporte.

Tendo em vista a falta de influência dos estados de caráter na diversificação, verificamos o possível suporte para o modelo irreversível usando modelos Mk2 e Mk1 que podem apresentar maior poder por estimarem menos parâmetros (GOLDBERG; IGIĆ, 2008). Após isso, observamos que o modelo irreversível (iMk2) recebeu consideravelmente menos suporte do que os modelos com uma (Mk1) ou duas (rMk2) taxas de transição e que permitem reversões da viviparidade (Tabela 3).

Apesar de o modelo Mk1 ter se ajustado melhor, o modelo reversível rMk2 também se encontrou dentro do limiar de suporte (Tabela 3). O modelo Mk1 não foi significativamente melhor que o Mk2 (LRT = 0,010; $gI = 1$; $P = 0,918$). Assim, as reconstruções dos modos reprodutivos ancestrais por máxima verossimilhança foram realizadas usando as duas possibilidades. Ambas as reconstruções produziram o mesmo padrão geral com apenas pequenas diferenças nas probabilidades de cada nó. Diante disso, apresentamos aqui somente as reconstruções baseadas em Mk1 que foi o melhor e mais simples modelo.

Tabela 3 – Comparações de modelos para a irreversibilidade da viviparidade em *Hydropsini* utilizando modelos assimétricos (Mk2) e simétricos (Mk1)

Modelo	$q_{O \rightarrow V}$	$q_{V \rightarrow O}$	$\ln L$	AIC	ΔAIC
Mk2					
Reversível	0,297	0,269	-11,475	26,950	1,978
Irreversível	0,246	0,000	-14,363	30,727	5,754
Mk1	0,284	0,284	-11,486	24,972	0,000

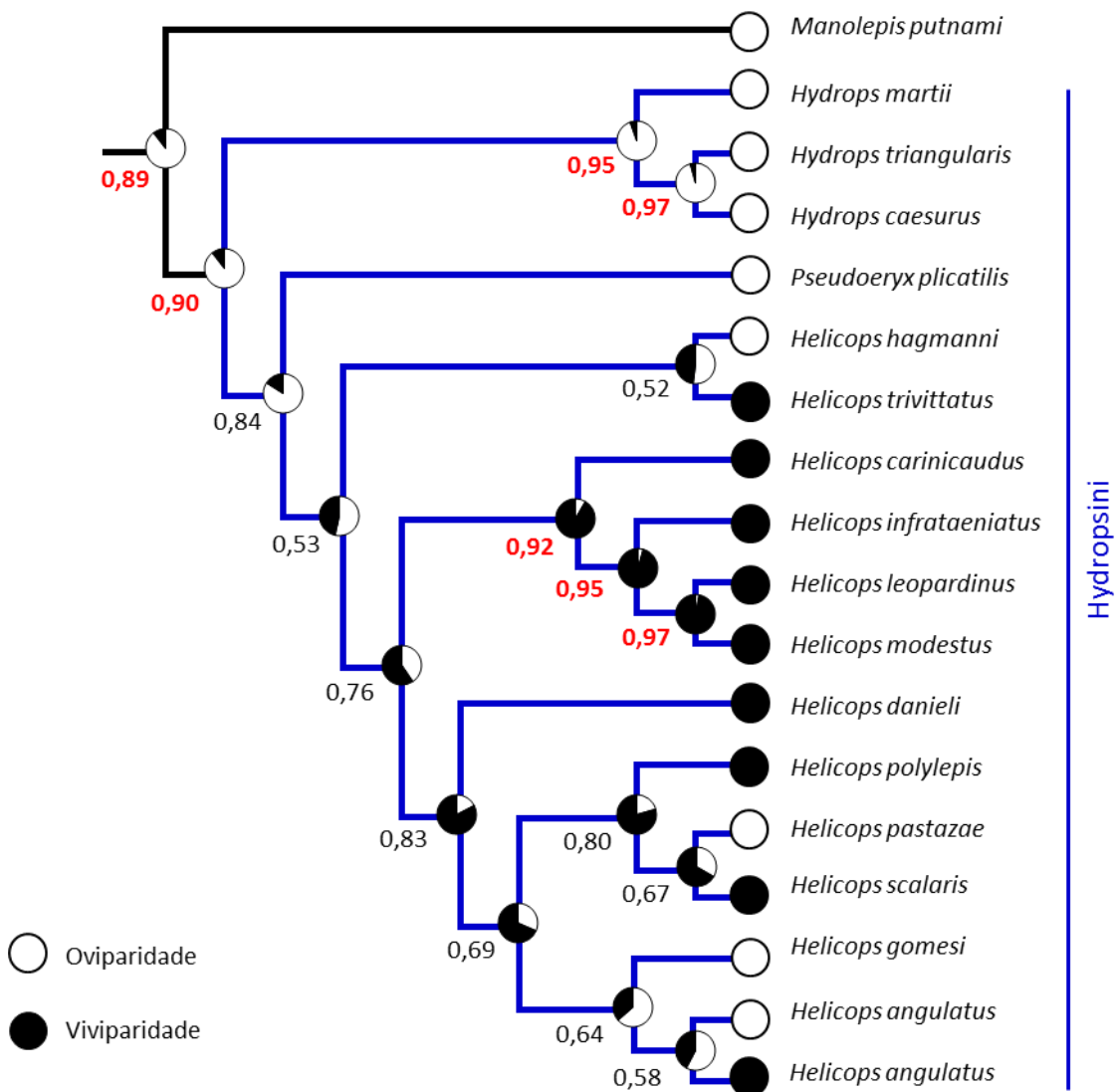
q : taxa de transição, AIC: Critério de Informação Akaike. O: Oviparidade, V: Viviparidade. Em negrito é indicado o modelo com melhor suporte.

O ancestral dos *Hydropsini* foi reconstruído com forte probabilidade para oviparidade (probabilidade proporcional = 90%; Figura 8). A oviparidade representa ainda o modo reprodutivo ancestral do gênero *Hydrops* (probabilidade proporcional = 95%; Figura 8). Porém, para o ancestral do clado formado por *Pseudoeryx* + *Helicops* a reconstrução foi ambígua, embora com alta probabilidade (84%; Figura 8).

A reconstrução é ambígua para o ancestral de *Helicops*, para o nó do ancestral do clado (*H. trivittatus*, *H. hagmanni*) assim como para o ancestral dos demais *Helicops* (Figura 8). É difícil estimar o número de origens de viviparidade em *Helicops*, pois a reconstrução é ambígua na maioria de seus demais nós basais (Figura 8). No entanto, a viviparidade foi reconstruída com forte probabilidade para o nó do ancestral do clado (*H. carinicaudus* (*H. infrataeniatus* (*H. leopardinus*, *H. modestus*))) e todos seus demais nós internos (probabilidade proporcional > 90% em todos os casos; Figura 8).

O nó clado formado por *H. danieli* e os demais *Helicops* também foi reconstruído de forma equívoca, embora com probabilidade razoavelmente alta (probabilidade proporcional = 83%; Figura 8). As reconstruções dos demais nós internos foram todas ambíguas (Figura 8).

Figura 8 - Reconstrução da evolução dos modos reprodutivos nas serpentes da tribo Hydropsini por máxima verossimilhança usando um modelo com taxa única (Mk1) que permite transições da oviparidade para a viviparidade como reversões da viviparidade para oviparidade



Fonte: Braz, H. B. (2013).

Filogenia de Nunes (2006) com adaptações realizadas no presente estudo.

Estados de caráter dos táxons terminais e ancestrais reconstruídos são mostrados com gráficos circulares proporcionais à probabilidade do estado do nó.

Números abaixo dos nós indicam a probabilidade do estado com maior proporção no gráfico circular. Valores em vermelho são considerados reconstruções inequívocas.

2.3 DISCUSSÃO

2.3.1 Modos reprodutivos

Embora a questão dos modos reprodutivos de alguns Hydropsini tenha sido previamente abordada por Scartozzoni (2009), algumas dúvidas ainda restaram como, por exemplo, a possibilidade de bimodalidade reprodutiva ou ainda a viviparidade facultativa em *Pseudoeryx plicatilis* e *Helicops angulatus* (ROSSMAN, 1973, 1984; CUNHA; NASCIMENTO, 1981). Nossos resultados confirmam a ocorrência de variação intraespecífica nos modos reprodutivos somente em *H. angulatus*.

Cunha e Nascimento (1981) sugeriram que *P. plicatilis* poderia ser ao mesmo tempo ovípara e vivípara após encontrarem ovos com casca espessa (sem embriões) e ovos sem casca com embriões em desenvolvimento no útero de um exemplar. Em seu estudo sobre a ecologia reprodutiva dos Hydropsini, Scartozzoni (2009) afirma não ser possível assegurar que uma determinada espécie é vivípara pela simples presença de ovos embrionados no útero e conclui baseado no encontro de ovos com casca e em dados da literatura que *Pseudoeryx plicatilis* é espécie ovípara. De fato, a presença de ovos embrionados no útero não é evidência conclusiva de viviparidade, pois em Squamata ovíparos, no geral, a embriogênese procede dentro do útero até pelo menos o final da organogênese, de maneira que os ovos são depositados com os embriões parcialmente desenvolvidos (SHINE, 1983; BLACKBURN, 1995; ANDREWS; MATHIES, 2000; BRAZ, 2009). Assim, a presença de embriões em desenvolvimento dentro útero materno é esperada mesmo nos Squamata ovíparos. Contudo, o que chama atenção no relato de Cunha e Nascimento (1981) é a presença de uma membrana delgada e transparente ao invés de uma casca coriácea envolvendo esses embriões em desenvolvimento. Os autores chegam, inclusive, a apontar similaridades com *Anilius scytale*, uma espécie reconhecidamente vivípara (CUNHA; NASCIMENTO, 1981).

Essa observação é de certa forma intrigante porque a julgar pelo nível do desenvolvimento que se encontrava os embriões relatados por Cunha e Nascimento (1981) (estimado aqui como por volta do estágio 30 baseado na descrição dos embriões feita pelos autores), a casca do ovo provavelmente já teria que estar presente. Dados para o lagarto

Sceloporus woodi sugerem que as fibras proteináceas da casca são depositadas nas primeiras 24 horas após a ovulação e que a deposição de cálcio procede até o momento da desova com os embriões já tendo alcançado o estágio 27 (DEMARCO, 1993; PALMER et al., 1993). Assim, em caso de oviparidade, é provável que nos ovos embrionados relatados por Cunha e Nascimento (1981) em *P. plicatilis* a casca já teria de estar presente. Na outra fêmea grávida de *P. plicatilis* examinada aqui, os embriões já haviam alcançado o estágio 32, porém, eles só puderam ser visualizados após a remoção da casca coriácea. O mesmo ocorreu para os demais Hydropsini ovíparos com embriões em estágios similares, mas que só puderam ser visualizados após a remoção da casca.

Infelizmente, os ovos embrionados sem casca de *P. plicatilis* mencionados por Cunha e Nascimento (1981) não foram localizados. Foram encontrados somente os ovos com casca (de fato sem embriões), o que sugere oviparidade. Porém, convém destacar que o total de ovos observados no exemplar não corresponde mais ao total de 33 ovos relatados pelos autores. Como evidência adicional de oviparidade na espécie temos ainda informações de postura e eclosões de ovos (FROTA; YUKI, 2005; Presente estudo). Por fim, apesar das muitas transições evolutivas da oviparidade para a viviparidade em Squamata, não existe nenhum registro de uma espécie que apresente indivíduos ao mesmo tempo ovíparos e vivíparos tampouco de mudanças facultativas no modo reprodutivo (SHINE, 1985; BLACKBURN, 1995). Mesmo quando uma espécie exibe ambos os modos de reprodução (veja abaixo), as formas ovíparas e vivíparas habitam áreas geográficas distintas (HEULIN et al., 1991; QUALLS et al., 1995; ARRAYAGO et al., 1996; SMITH; SHINE, 1997; SMITH et al., 2001). Essa recorrente alopatría nos modos reprodutivos dessas espécies é mais uma evidência contra a ideia de mudanças facultativas no modo reprodutivo (ROSSMAN, 1973, 1984; CUNHA, NASCIMENTO, 1981).

Essa situação de variação geográfica nos modos reprodutivos é a que ocorre em *Helicops angulatus*. Essa espécie apresenta de fato bimodalidade reprodutiva, ou seja, apresenta indivíduos ovíparos e indivíduos vivíparos. Registros de oviparidade são bem documentados na espécie em diversas localidades ao longo de sua distribuição (FOWLER, 1913; MOLE, 1924; ROSSMAN, 1973; EMSLEY, 1977; CUNHA; NASCIMENTO, 1981; GORZULA; SEÑARIS, 1998; MARTINS; OLIVEIRA, 1998; FORD; FORD, 2002; SCARTOZZONI, 2009; Presente estudo). Dois registros de viviparidade existiam para espécie (ROSSMAN, 1984; BRAZ et al., 2008; SCARTOZZONI, 2009). Os dados obtidos aqui ampliaram o número de

registros de viviparidade na espécie para um total de oito casos. A distribuição das localidades de ocorrência de cada modo reprodutivo indica uma separação geográfica (Tabela 3; mas ver também Capítulo 3).

A bimodalidade reprodutiva é descrita de forma inequívoca em apenas três espécies de lagartos: *Lacerta vivipara* (Lacertidae), *Lerista bougainvillii* e *Saiphos equalis* (Scincidae). Para essas três espécies não há registros de ocorrência de formas ovíparas e vivíparas dentro de uma mesma população, de forma que a distribuição desses dois modos reprodutivos é separada geograficamente. *Lacerta vivipara* é vivíparo ao longo de quase toda sua distribuição, porém é ovíparo no extremo sudoeste de sua área de ocorrência, incluindo o norte da Espanha, Pirineus e sul da França (HEULIN et al., 1991; ARRAYAGO et al., 1996). *Lerista bougainvillii* é ovíparo na maior parte de sua distribuição no sudeste da Austrália. Entretanto, duas populações insulares atualmente isoladas são vivíparas (QUALLS et al., 1995; QUALLS, 1996). Por fim, o lagarto *Saiphos equalis*, também endêmico da Austrália, apresenta populações vivíparas nas regiões de altitudes elevadas no nordeste de New South Wales, porém as populações que ocorrem em áreas de baixada ao norte e ao sul de New South Wales são ovíparas (SMITH; SHINE, 1997; SMITH et al., 2001).

Assim como nesses três lagartos, em *Helicops angulatus* as formas ovíparas e vivíparas não se sobrepõem ao longo na área de ocorrência da espécie. *Helicops angulatus* é ovípara em grande parte de sua ampla distribuição no norte e nordeste do continente sul-americano (Tabela 3; Capítulo 3). Entretanto, populações no Acre, norte do MT, oeste de Rondônia e ao sul do Peru são vivíparas (Tabela 3; Capítulo 3). A natureza alopátrica da ocorrência de ambos os modos reprodutivos em *Helicops angulatus* não sustenta a hipótese da existência de plasticidade individual nos modos reprodutivos, ou seja, que determinado indivíduo poderia ser facultativamente vivíparo na ausência de condições adequadas para a postura e o desenvolvimento dos ovos (ROSSMAN, 1973, 1984; CUNHA; NASCIMENTO, 1981; DUELLMAN, 1978, 2005).

Nos indivíduos ovíparos de *Helicops angulatus* os ovos continham embriões entre os estágios 30 e 31. Esses embriões só puderam ser visualizados após a remoção da casca coriácea que envolvia o vitelo. Contrariamente, nos indivíduos vivíparos com embriões em estágios similares, apenas uma membrana delgada envolvia os ovos, de maneira que estes foram prontamente visualizados dentro do útero.

Em resumo, a observação somente de ovos com casca no útero de exemplares examinados juntamente com as desovas, a não localização dos ovos embrionados sem casca coriácea no exemplar “ovíparo-vivíparo” de *Pseudoeryx plicatilis* relatado por Cunha e Nascimento (1981) e a aparente falta de suporte para essa plasticidade individual, apontam somente para a presença de oviparidade na espécie. Estudos mais detalhados e que envolvessem, por exemplo, a coleta de fêmeas grávidas e a observação do produto reprodutivo (e.g., BRAZ, 2009) são claramente necessários para verificar a possibilidade de viviparidade na espécie. *H. angulatus* representa o único Squamata neotropical e a única espécie de serpente conhecida até o momento que apresenta variação geográfica nos modos reprodutivos.

2.3.2 Evolução dos modos reprodutivos

No presente estudo, nós nos preocupamos em seguir algumas recomendações feitas recentemente quanto à metodologia de análise ao testar hipóteses sobre a potencial irreversibilidade de qualquer caráter em particular (GOLDBERG; IGIĆ, 2008). Estudos recentes têm utilizado a mesma abordagem analítica utilizada aqui para testar a irreversibilidade de diferentes caracteres (WIENS, 2001; KOHLSDORF et al., 2010) incluindo a viviparidade em Squamata (LYNCH; WAGNER, 2010; FENWICK et al., 2012; PINCHEIRA-DONOSO et al., 2013). Dois deles encontraram o melhor modelo evolutivo apontando para a irreversibilidade da viviparidade e para a ausência de influência do estado de caráter na diversificação (FENWICK et al., 2012; PINCHEIRA-DONOSO et al., 2013). Outro estudo, entretanto, encontrou no modelo reversível e caráter-dependente maior suporte (LYNCH; WAGNER, 2010). No nosso estudo, encontramos uma terceira combinação. As análises com o modelo BiSSE não indicaram efeitos da mudança nos modos reprodutivos na diversificação dos Hydropsini. Além disso, essas análises juntamente com a máxima verossimilhança indicaram ainda a irreversibilidade da viviparidade como a possibilidade com menor suporte estatístico e filogenético. Portanto, os resultados do BiSSE e da máxima verossimilhança obtidos para os Hydropsini não corroboram a ideia de que, uma vez alcançada, a

viviparidade é irreversível (NEILL, 1964; FITCH, 1970; GUILLETTE et al., 1980; BLACKBURN, 1992).

A falta de suporte para a irreversibilidade também foi encontrada nas reconstruções por parcimônia. Considerando o modelo irreversível, a análise de parcimônia requereu seis transformações evolutivas enquanto que o modelo reversível demandou cinco passos. Assim, a interpretação mais parcimoniosa é que a viviparidade em *Hydropsini* é reversível e que a oviparidade ressurgiu entre duas ou três vezes em *Helicops* (em *H. pastazae* e no clado *H. gomesi* + *H. angulatus*). Ainda que a ocorrência de transições reversas seja controversa, a evolução da viviparidade é muito mais frequente e, portanto, mais provável do que o contrário em diferentes grupos (LEE; SHINE, 1998; SHINE; LEE, 1999). Nesse sentido, alguns autores têm argumentado que a otimização de tais caracteres em uma filogenia pode não ser exata se as taxas de transições para um lado ou para o outro forem assumidas como igualmente prováveis (OMLAND, 1997). Nessas ocasiões, maiores pesos poderiam ser atribuídos àquelas transições menos prováveis de forma que elas se tornem mais custosas. Em *Hydropsini*, a atribuição de uma unidade a mais no custo da transição reversa da viviparidade para a oviparidade aumenta o custo do modelo reversível de cinco para seis passos, tornando o igual ao modelo irreversível (obs. pess.). No entanto, Lee e Shine (1998) advertem que essa atribuição de pesos desiguais assume que tais restrições sejam universais quando na verdade elas podem ocorrer em um clado, mas não em outro. De fato, estudos recentes têm demonstrado isso. Em serpentes da família *Viperidae*, por exemplo, os melhores modelos de verossimilhança utilizados para testar a irreversibilidade da viviparidade indicaram que as taxas de transição da oviparidade para a viviparidade foram dez vezes maiores do que o reverso (FENWICK et al., 2012). Em *Boidae*, diferentemente, as taxas de transição foram similares em ambas as direções (LYNCH; WAGNER, 2010). Nos *Hydropsini*, os modelos com maior suporte apresentaram taxas de transição equivalentes entre um modo reprodutivo e outro. Assim, não há nenhum motivo aparente que sugira que essas transições tenham pesos diferentes em *Hydropsini*, o que torna inadequada a alternativa de atribuir pesos diferentes nas reconstruções por parcimônia. Diante disso, consideramos a reconstrução por parcimônia utilizando o modelo reversível de fato o melhor cenário por ser o mais parcimonioso.

As análises de parcimônia e máxima verossimilhança foram congruentes na reconstrução de alguns nós, mas apresentaram resultados distintos em outros; apesar de em

nenhuma situação as análises terem produzido resultados opostos (e.g., oviparidade em uma análise e viviparidade em outra). Enquanto a reconstrução por parcimônia resolveu quase todos os nós da tribo, as análises de verossimilhança reconstruíram com forte suporte somente o ancestral da tribo, do gênero *Hydrops* e do clado (*H. carinicaudus* (*H. infrataeniatus* (*H. leopardinus*, *H. modestus*))). Todos os nós reconstruídos de forma equívoca na análise de parcimônia também o foram nas análises por verossimilhança. Incongruências entre essas duas formas de análise, como essas encontradas nos *Hydropsini*, são comumente citadas na literatura e por isso funcionam como justificativa para o emprego de ambas em estudos de evolução de caráter conforme realizados aqui (CUNNINGHAM et al., 1998).

Apesar dos modelos evolutivos testados terem apresentado maior suporte para a reversibilidade da viviparidade tal processo só foi evidenciado na reconstrução por parcimônia, onde teria ocorrido de forma segura entre duas e três vezes. Esse resultado já representa um avanço em relação a trabalhos anteriores que reconstruíram com ambiguidade todos os nós basais de *Helicops* (SCARTOZZONI, 2009) e certamente foi possibilitado pela interpretação de viviparidade feita aqui *H. danieli* (YUKI, 1994).

Nas reconstruções por máxima verossimilhança é difícil saber em qual nó ocorreu ou ocorreram as reversões visto que todos os nós basais apresentaram reconstruções ambíguas. No entanto, o nó do ancestral do clado (*H. danieli* ((*H. polylepis* (*H. pastazae*, *H. scalaris*)), (*H. gomesi* (*H. angulatus* Ovíparo, *H. angulatus* Vivíparo)))) apresentou probabilidade alta (83%) de viviparidade, com valor pouco abaixo do limiar de significância adotado ($\geq 88\%$), o que pode oferecer um indicativo. Alguns autores consideram uma probabilidade já acima de 0,80 como significativa (GOMEZ-MESTRE et al., 2012).

Embora nossos dados sugiram que nos *Hydropsini* a aquisição da viviparidade possa ser reversível, pelo menos em termos filogenéticos, a averiguação de processos biológicos que suportem esse cenário é necessária para corroborar potenciais reversões (LEE; DOUGHTY, 1997). Diversos tipos de evidências morfológicas e fisiológicas podem fornecer indícios de que a viviparidade é reversível, também em termos biológicos. Por exemplo, a maioria das espécies ovíparas de *Squamata* retêm seus ovos no útero após a ovulação por períodos equivalentes a um terço do desenvolvimento total (SHINE, 1983; BLACKBURN, 1995; ANDREWS; MATHIES, 2000). Algumas espécies, inclusive, são capazes de reter os ovos por períodos extremamente prolongados com o posterior tempo de incubação no ambiente

variando entre alguns dias a até poucas horas (QUALLS, 1996; SMITH; SHINE, 1997). Dados da duração da incubação em alguns Hydropsini ovíparos são exemplos nesse sentido e sugerem que algumas espécies podem se encontrar em um estágio intermediário entre um modo reprodutivo e outro. Por exemplo, Rossman (1973) relata um período de incubação de ovos de *Helicops angulatus* entre 16 e 17 dias. Frota e Yuki (2005) ao encontrarem ovos de *Pseudoeryx plicatilis* supostamente recém-depositados observaram que tais ovos eclodiram entre cinco e sete dias após a data do encontro. Assim, a aquisição da viviparidade em Hydropsini, ou qualquer Squamata, pode também ser interpretada como um contínuo entre dois extremos (SHINE, 1983) e não como uma “invenção” de um caráter novo com mudanças complexas.

Além disso, a vasta maioria dos Squamata vivíparos apresenta nutrição embrionária majoritariamente feita por vitelo (lecitotrofia), similar aos táxons vivíparos (YARON, 1985; BLACKBURN, 1993, 2000a). A “perda” da casca do ovo e seu mecanismo de secreção nas espécies vivíparas são corriqueiramente citados como uma estrutura complexa que dificilmente seria readquirida (NEILL, 1964; FITCH, 1970; BLACKBURN, 1992; SCARTOZZONI, 2009). Muitas espécies vivíparas apresentam durante a gestação uma estrutura envolvendo o vitelo e embrião (membrana da casca) de propriedade e composição similar à casca do ovo em táxons ovíparos, porém com espessura bastante reduzida (HEULIN et al., 2005; STEWART et al., 2010). Essa estrutura é depositada por glândulas uterinas que estão presentes nos indivíduos apresentando os dois modos reprodutivos, porém com tamanho reduzido nas formas vivíparas (GUILLETE, 1993; HEULIN et al., 2005; ver também Capítulo 2). Essas observações sugerem que possivelmente todo o arsenal essencial para a funcionalidade da oviparidade não foi irremediavelmente perdido pelos táxons vivíparos ao longo da evolução, mas sim que os processos envolvidos sofreram alterações no seu ritmo e em sua regulação. Portanto, os argumentos suportando a irreversibilidade são relativamente fracos, de forma que a reversão da viviparidade é plausível também em bases funcionais e de desenvolvimento. Apesar disso, é intrigante que o número de casos possíveis de reversão identificados até o momento seja muito menor do que o número de origens de viviparidade (LEE; SHINE, 1998; BLACKBURN, 1999; SHINE; LEE, 1999).

Em resumo, os resultados dos nossos estudos sugerem que a interpretação mais conservativa (e mais provável) é que a viviparidade sofreu reversões em *Helicops*. Apesar de os modelos evolutivos testados apontarem para essa reversão, elas foram evidenciadas

somente nas análises por parcimônia. Contudo, é necessário enfatizar que as inferências feitas aqui obviamente dependem da acurácia da filogenia disponível. Vale ainda salientar que pelo menos quatro espécies de Hydropsini (*P. relictualis*, *H. apiaka*, *H. tapajonicus* e *H. yacu*) não foram incluídas na filogenia utilizada aqui. Além disso, seus modos reprodutivos, juntamente com o de *H. petersi*, também são desconhecidos (Quadro 1). Assim, estudos futuros podem fortalecer ou refutar essas conclusões dependendo do posicionamento filogenético e dos modos reprodutivos dessas espécies. Por exemplo, recentes filogenias moleculares (embora com menos representantes da tribo do que a filogenia usada aqui) têm levantado diferentes hipóteses acerca das relações entre os gêneros da tribo (e.g., PYRON et al., 2013). Análises da evolução dos modos reprodutivos dos Hydropsini utilizando uma filogenia mais abrangente são recomendadas para testar as conclusões desse estudo.

**Morfologia uterina e da casca do ovo dos
Hydropsini: Implicações para a evolução da
viviparidade**

3 MORFOLOGIA UTERINA E DA CASCA DO OVO DOS HYDROPSINI: IMPLICAÇÕES PARA A EVOLUÇÃO DA VIVIPARIDADE

O modelo mais aceito para a evolução da viviparidade em Squamata propõe que ela resulta de aumentos graduais e progressivos na quantidade de desenvolvimento embrionário ocorrendo no útero antes da ovipostura, implicando na redução do subsequente período de incubação (PACKARD et al., 1977; SHINE; BULL, 1979; GUILLETTE, 1993; QUALLS, 1996). A seleção continuada para um aumento progressivo da retenção resultaria em um completo desenvolvimento intrauterino, ou seja, na viviparidade (PACKARD et al., 1977; SHINE; BULL, 1979; GUILLETTE, 1993). Simultaneamente a esse processo ocorre a evolução de uma placentação incipiente com nutrição lecitotrófica (embriões nutridos predominantemente por vitelo), podendo por fim, culminar na evolução de uma placentação mais complexa (matrotrófica), na qual os embriões recebem os nutrientes diretamente da mãe (BLACKBURN, 1995, 1998). Suporte para esse modelo pode ser encontrado, por exemplo, no lagarto *Lerista bougainvillii* que ocorre na Austrália. Essa espécie não só apresenta populações ovíparas típicas (ou seja, depositam ovos com embriões no final da organogênese e início da fase de crescimento) e populações vivíparas (parindo filhotes formados) como também apresenta populações intermediárias entre esses dois extremos, com os ovos sendo depositados com embriões quase que formados (QUALLS et al., 1995; QUALLS, 1996).

Entretanto, a transição evolutiva para a viviparidade impõe a necessidade de diversas especializações anatômicas e fisiológicas para a manutenção da gestação, características endócrinas que controlem as funções ovarianas e uterinas, bem como especializações moleculares associadas às relações materno-fetais (WEEKES, 1935; GUILLETTE, 1993; BLACKBURN, 1995, 2000b; MATHIES; ANDREWS, 2000; HEULIN et al., 2002, 2005; BLACKBURN; STEWART, 2011). Além disso, a viviparidade apresenta também importantes implicações ecológicas e comportamentais (SHINE, 1985, 1995; ANDREWS, 2000).

Um problema central na evolução da viviparidade é a perda da casca do ovo. O termo 'casca do ovo' compreende todas as camadas depositadas sobre o folículo após a ovulação e fertilização (PACKARD et al., 1982; PACKARD; DEMARCO, 1991). Nos Squamata ovíparos a casca apresenta três componentes principais: o 'limite interno' (camada mais interna da

casca), a membrana da casca (camada orgânica de fibras proteínicas que recobre o limite interno) e a 'camada mineral', que na maioria dos Squamata, se presente, consiste de carbonato de cálcio na forma de calcita (PACKARD et al., 1982; PACKARD; DEMARCO, 1991). Nos Squamata vivíparos a camada mineral não é encontrada e a membrana da casca é bastante reduzida (WEEKES, 1935; PACKARD et al., 1977; GUILLETTE, 1993; HEULIN et al., 2002; ALMEIDA-SANTOS et al., 2003). Em alguns casos, a membrana da casca nos táxons vivíparos pode existir inicialmente, mas se deteriorar durante a embriogênese (BLACKBURN, 1995, 1998).

Comparando esses dois extremos, a questão que surge é sobre o momento da redução ou perda da casca do ovo. Duas hipóteses são sugeridas. A primeira propõe que a redução da casca ocorra gradualmente, porém somente após a viviparidade ter evoluído (NEILL, 1964; TINKLE; GIBBONS, 1977; MATHIES; ANDREWS, 2000). O argumento fundamentando essa hipótese baseia-se na sugestão de que a redução da espessura da casca antes da aquisição da viviparidade implicaria na dessecação dos ovos no ambiente (WEEKES, 1935; PACKARD, 1966; BLACKBURN, 1998).

A segunda hipótese, e mais amplamente aceita, propõe que o processo de diminuição da espessura da casca comece antes da evolução da viviparidade e ocorra concomitantemente com os aumentos na retenção dos embriões no útero (PACKARD et al., 1977; GUILLETTE, 1993; QUALLS, 1996). Essa hipótese é fundamentada na sugestão de que o prolongamento da retenção de ovos com casca dentro dos ovidutos pode impor sérias restrições para as trocas gasosas materno-fetais. Primeiro, porque a casca certamente constitui uma barreira física para difusão de gases entre o embrião e seu meio externo (DEEMING; THOMPSON, 1991). Segundo, o ambiente aquoso do útero dificulta a tomada de oxigênio pelos embriões, uma vez que este se difunde mais lentamente nessas condições (PACKARD et al., 1977; DEEMING; THOMPSON, 1991). Terceiro, as exigências de oxigênio pelos embriões aumentam ao longo do desenvolvimento, especialmente durante a fase final de crescimento (VLECK; HOYT, 1991; ANDREWS, 2004). Assim, os aumentos no período de retenção intrauterina podem requerer uma diminuição correlacionada na espessura da casca do ovo para permitir uma íntima aposição entre os tecidos uterinos e embrionários, um arranjo denominado como placentação simples (BLACKBURN, 1995, 1998).

Devido à redução em espessura da casca do ovo ser um dos passos críticos na evolução da viviparidade, compreender o processo de secreção da casca é central para o

desenvolvimento de um modelo que descreva a sequência de eventos na transição da oviparidade para a viviparidade. Diversos trabalhos têm mostrado que o material que compõe a casca é secretado por glândulas presentes no útero e depositado ao redor do ovo após a ovulação (PACKARD; DEMARCO, 1991; PALMER et al., 1993; HEULIN et al., 2005; STEWART et al., 2010). Assim, o mecanismo pelo qual a casca do ovo é reduzida em espessura (ou perdida) ao longo da evolução da viviparidade possivelmente envolve a redução da atividade dessas glândulas presentes no útero (GUILLETTE, 1993).

Essa relação é evidenciada em uma série de estudos. As glândulas uterinas frequentemente são menos desenvolvidas nos táxons vivíparos do que nos ovíparos refletindo, portanto, atividade glandular (GUILLETTE; JONES, 1985; GUILLETTE, 1993; GIRLING et al., 1998; QUALLS, 1996; HEULIN et al., 2005). Em paralelo, tem sido sugerido que as células secretoras do epitélio luminal também podem ter algum papel na deposição da casca (GUILLETTE et al., 1989; PALMER et al., 1993; HERBERT et al., 2006). Portanto, modificações na espessura do epitélio luminal uterino também são esperadas. Alternativamente, alguns autores sugerem que a diminuição da espessura da casca pode não ser o único mecanismo adotado para superar o problema da troca de gases associado à prolongada retenção intrauterina dos ovos. Por exemplo, após não encontrarem correlações entre a espessura da casca e maiores estágios de desenvolvimento alcançado no útero, Mathies e Andrews (2000) sugeriram que aumentos da vascularização uterina e das membranas extraembrionárias poderiam, de forma alternativa, desempenhar o mesmo papel que a diminuição da espessura da casca na manutenção da prolongada retenção intrauterina por aumentar a área efetiva para trocas gasosas (MATHIES; ANDREWS, 2000).

Nesse segundo capítulo, nós buscamos responder duas questões: (1) A viviparidade é inversamente correlacionada com o tamanho das glândulas? Para responder essa questão, nós descrevemos o ciclo das glândulas ao longo da atividade reprodutiva e comparamos suas dimensões entre doze espécies de *Hydropsini* ovíparos e vivíparos; (2) o aumento da retenção de ovos nas espécies ovíparas é acompanhado da redução da casca? Para isso, nós determinamos o estágio de desenvolvimento embrionário alcançado no útero nos *Hydropsini* ovíparos e caracterizamos a espessura da casca do ovo para posteriormente buscar correlações entre esses dois atributos.

3.1 MATERIAL E MÉTODOS

3.1.1 Espécies de estudo

Doze espécies de Hydropsini foram estudadas; cinco ovíparas (*Hy. martii*, *Hy. triangularis*, *Pseudoeryx plicatilis*, *H. hagmanni* e *H. gomesi*) e seis vivíparas (*H. trivittatus*, *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus* e *H. polylepis*), além da espécie reprodutivamente bimodal *Helicops angulatus* (tanto exemplares ovíparos como vivíparos). Essas espécies foram escolhidas por apresentarem quantidade satisfatória nas coleções herpetológicas. As demais espécies com modos reprodutivos conhecidos apresentam distribuição restrita em outros países sul-americanos ou são pouco amostradas em coleções herpetológicas (Capítulo 3).

3.1.2 Coleta de dados

3.1.2.1 Medidas corporais, dissecções e caracterização da condição reprodutiva

Foram examinadas somente fêmeas sexualmente maduras conforme descrições prévias de Aguiar e Di-Bernardo (2005), Ávila et al. (2006) e Scartozzoni (2009). Para cada exemplar examinado foi registrado o comprimento rostro-cloacal (CRC) e o comprimento da cauda (ambos com precisão de 1 mm). Em seguida, as fêmeas foram dissecadas por meio de uma incisão ventral ao longo de dois terços do corpo e os seguintes dados foram registrados: (1) o número de folículos ovarianos ou de ovos/embriões no oviduto e (2) comprimento do maior folículo ovariano, ovo/embrião no oviduto (com paquímetro digital; 0,01 mm). Com base nesses dados, as fêmeas foram alocadas em uma das seguintes categorias: (1) **vitelogênese primária** (fêmeas com folículos abaixo de 6 mm; SCARTOZZONI, 2009), (2) **vitelogênese secundária** (fêmeas com folículos acima de 6 mm; SCARTOZZONI, 2009) e (3)

grávidas (fêmeas contendo ovos ou embriões no oviduto). Essa subdivisão serviu para delinear a subsequente coleta e análise de dados (GUILLETTE et al., 1989; GUILLETTE, 1992), na qual alguns aspectos envolvidos na evolução da viviparidade foram examinados.

3.1.2.2 Morfologia do útero e da casca do ovo

Foram coletados segmentos do útero médio direito de fêmeas nos diferentes estágios reprodutivos categorizados acima. Além disso, pelo menos um ovo das fêmeas grávidas de cada espécie ovípara examinada também foi coletado e um pedaço da casca foi removido. Essas amostras foram armazenadas em cassetes histológicos e mantidas em álcool 70 °GL até o processamento para análises histológicas. As amostras coletadas foram processadas para microscopia de luz (ML). O material foi inicialmente desidratado em uma série crescente de etanol de 70 a 100% e posteriormente tratado com xilol, impregnado em parafina “overnight” e então incluído em parafina sobre os cassetes histológicos. Os blocos obtidos foram trimados e em seguida submetidos a cortes longitudinais de 5 µm em micrótomo Microm HM 340-E utilizando navalhas de aço descartáveis. Tais cortes foram montados em lâminas histológicas e submetidos a colorações básicas de hematoxilina/eosina.

Cada amostra do útero médio foi analisada e descrita qualitativamente quanto à presença e ao tipo de glândulas bem como o tipo de epitélio e células epiteliais. Os fragmentos da casca foram examinados quanto à sua estrutura e presença de camada mineral. As dimensões das glândulas, do epitélio uterino e da casca do ovo foram estimadas diretamente nas fotografias tiradas com câmera digital (Olympus Q-Color 5) acoplada a um microscópio (Olympus BX51TF), utilizando o programa Image-Pro Express, versão 5.0.

A morfometria glandular foi realizada utilizando duas medidas (STEWART et al., 2010): (1) o comprimento (maior diâmetro) e (2) a largura (menor diâmetro). A morfometria do epitélio foi feita a partir da extremidade basal das células epiteliais até a extremidade apical. Para cada exemplar foi fotografada duas regiões distintas do útero separadas por cortes de 20 µm. Em seguida, foi estimada a espessura média do epitélio (calculada como a média de dez medidas de cada corte individual; HEULIN et al., 2005) e o maior e menor

diâmetro médio das glândulas (calculados medindo-se todas as glândulas visualizadas em cada fotografia). A espessura da casca foi estimada pela média de cinco a 10 medidas de cada corte transversal. A espessura da camada fibrosa e da camada mineral foi estimada separadamente.

A quantidade de exemplares analisados por espécie e por estágio reprodutivo encontra-se resumida na tabela 4. Para lista detalhada ver apêndice C.

Tabela 4 - Resumo das amostras uterinas e de ovos coletados nas serpentes da tribo Hydropsini

Espécie	Modo reprodutivo	Vitelogênese primária	Vitelogênese secundária	Grávidas	
				Útero	Ovos
<i>Hydrops martii</i>	O	6	6	-	1
<i>Hydrops triangularis</i>	O	7	6	-	-
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	O	4	1	0	2
<i>Helicops hagmanni</i>	O	6	7	1	2
<i>Helicops trivittatus</i>	V	1	2	1	-
<i>Helicops carinicaudus</i>	V	5	5	1	-
<i>Helicops infrataeniatus</i>	V	5	4	-	-
<i>Helicops leopardinus</i>	V	7	5	-	-
<i>Helicops modestus</i>	V	6	9	-	-
<i>Helicops polylepis</i>	V	5	2	-	-
<i>Helicops gomesi</i>	O	1	2	-	1
<i>Helicops angulatus</i>	O	4	7	6	13
<i>Helicops angulatus</i>	V	4	2	-	-

O: Ovíparo. V: Vivíparo.

3.1.2.3 Estágio de desenvolvimento embrionário intrauterino

O estágio de desenvolvimento embrionário foi utilizado como uma medida da duração da retenção intrauterina nas espécies ovíparas. Pelo menos um ovo de cada fêmea grávida examinada foi coletado e dissecado. Os embriões contidos nesses ovos tiveram seu estágio de desenvolvimento determinado conforme critérios estabelecidos na tabela de desenvolvimento normal do lagarto *Lacerta vivipara* (DUFAURE; HUBERT, 1961). Apesar das diferenças evidentes entre serpentes e lagartos, a tabela é perfeitamente aplicável para Squamata em geral, incluindo as formas ápodas, devido às similaridades entre os táxons no desenvolvimento embrionário como um todo (HUBERT, 1985; ANDREWS, 2004). Além de sua ampla utilização na determinação dos estágios de desenvolvimento em diversos estudos (e.g., SHINE, 1983; BLACKBURN, 1995; ANDREWS; MATHIES, 2000; BRAZ, 2009), a tabela de Dufaure e Hubert (1961) - DH daqui em diante - foi utilizada visando a comparação dos resultados com dados publicados para lagartos e, dessa forma, proporcionar uma visão mais geral da retenção dentro dos répteis Squamata. A tabela DH divide a embriogênese em 40 estágios. Para a definição do estágio de desenvolvimento, os caracteres morfológicos do embrião foram comparados com as descrições dos estágios da tabela. Foi definido como o estágio correspondente aquele que apresentou em sua descrição o maior número de características em comum com o embrião analisado (BRAZ, 2009).

A documentação dos embriões foi realizada por meio de fotografias tiradas com câmera digital (Olympus Q-Color 5) acoplada a um estereomicroscópio (Olympus SZX-LGR66), utilizando-se o programa Image-Pro Express, versão 5.0 para captura de imagens.

3.1.3 Análise dos dados

As pranchas histológicas foram elaboradas de forma a ilustrar a morfologia uterina nos diferentes estágios reprodutivos em cada uma das 12 espécies investigadas. Ao longo do texto, todos os valores médios são seguidos dos seus respectivos desvios padrão. Diferenças foram consideradas significativas quando $P \leq 0,05$. Os valores reportados nas tabelas por

espécie correspondem às médias das médias para cada indivíduo (i.e., o tamanho amostral é o número de indivíduos).

Para identificar variações sazonais, a espessura das células epiteliais e o aspecto e diâmetro das glândulas foram comparados ao longo da atividade reprodutiva. Quando o tamanho amostral permitiu, a variação sazonal intraespecífica nas dimensões das glândulas e epitélio luminal foi comparada com testes não paramétricos (teste de Mann-Whitney). Relações entre a espessura da casca e o estágio de desenvolvimento embrionário foram testadas com análises de correlação.

Para testar as associações entre modos reprodutivos e diâmetros das glândulas uterinas e espessura do epitélio foram empregadas duas formas de análise. Primeiramente, cada espécie foi tratada como uma unidade independente (i.e., assumindo uma filogenia em estrela) no qual buscamos os padrões gerais. Para isso, utilizamos análises de correlação convencionais entre os modos reprodutivos e as variáveis de interesse para cada táxon terminal. Em um segundo momento, os dados foram também analisados com métodos filogenéticos comparativos (HARVEY; PAGEL, 1991; REZENDE; DINIZ-FILHO, 2012), tendo em vista que devido à ancestralidade compartilhada espécies proximalmente relacionadas são provavelmente mais similares entre si do que espécies distantemente relacionadas, o que pode representar observações não independentes dos dados (HARVEY; PAGEL, 1991). Para tal, foram calculados os contrastes independentes (FELSENSTEIN, 1985) entre as variáveis de interesse e os modos reprodutivos. O uso dos contrastes controla a possível falta de independência dos dados como resultado de correlação filogenética, ou seja, elimina o efeito da filogenia sobre as variáveis (FELSENSTEIN, 1985; REZENDE; DINIZ-FILHO, 2012). Os contrastes para espécies irmãs e ramos intermediários na filogenia podem ser considerados pontos estatisticamente independentes e utilizados para analisar a correlação evolutiva intrínseca entre caracteres quantitativos (FELSENSTEIN, 1985; MARTINS; GARLAND, 1991).

Dados categóricos podem ser transformados em variáveis binárias (0 e 1; “*dummy variables*”) tanto nas análises convencionais quanto nas análises utilizando contrastes (HODGES, 2004; REZENDE et al., 2004; GOMES et al., 2009; REZENDE; DINIZ-FILHO, 2012). A variável categórica ‘modo reprodutivo’ foi transformada em variável dicotômica (codificada como [0] para oviparidade e [1] para viviparidade; cf. HODGES, 2004) e usada como variável independente nas análises (MARTINS, 1993; MARTINS; HANSEN, 1996; HODGES, 2004). Tanto para as análises convencionais quanto para as análises utilizando os contrastes

filogenéticos independentes, a regressão envolvendo uma variável categórica e outra contínua produz o mesmo coeficiente de correlação seja qual for o traço usado no modelo como variável independente (eixo X) ou variável dependente (eixo Y) e são diretamente comparáveis aos coeficientes de correlação descrevendo as relações entre duas variáveis contínuas (GARLAND et al., 1992, 1993; MARTINS, 1993; MARTINS; HANSEN, 1996).

Os contrastes filogenéticos independentes foram gerados através do módulo PDAP:PDTREE (MIDFORD et al., 2011) para o programa Mesquite, versão 2.75 (MADDISON; MADDISON, 2011). A topologia utilizada para o cálculo dos contrastes foi a mesma obtida no Capítulo 1. As politomias foram tratadas como comprimento de ramo igual a zero e os graus de liberdade foram corrigidos subtraindo o número de politomias presentes na árvore filogenética (PURVIS; GARLAND, 1993; GARLAND; DÍAZ-URIARTE, 1999). Para os demais ramos quatro diferentes tipos arbitrários de comprimentos foram testados conforme critérios de Garland et al. (1992): constante (todos = 1), Grafen (1989), Pagel (1992) e Nee (PURVIS, 1995). Análises preliminares indicaram que os valores constantes igual a 1 para os comprimentos dos ramos forneceram uniformizações adequadas dos contrastes independentes (GARLAND et al., 1992; DÍAZ-URIARTE; GARLAND, 1996, 1998). A relação entre os contrastes dos modos reprodutivos e as variáveis de interesse foi analisada utilizando correlações lineares de Pearson passando pela origem (GARLAND et al., 1992). Devido à ausência de dados, *Helicops petersi* foi removida da árvore antes do cálculo dos contrastes independentes, conforme recomendado para o uso do módulo PDAP (MIDFORD et al. 2011).

Todos os testes foram unicaudais, pois já existe a predição a priori de correlação entre a viviparidade e menores diâmetros glandulares e espessura do epitélio. A existência de sinal filogenético nos dados não foi verificada porque o total de táxons incluídos nas nossas análises (entre 14 e 17) foi menor que o número mínimo sugerido (> 20 táxons) para detectar efeitos significativos da filogenia nos traços fenotípicos (BLOMBERG et al., 2003).

3.2 RESULTADOS

3.2.1 Estrutura geral do útero

A histologia do útero dos *Hydropsini* ovíparos e vivíparos foi similar em sua estrutura básica. Em termos histológicos, o útero dividiu-se em três camadas: a camada muscular (situada externamente), a lâmina própria (intermediária) e a camada epitelial luminal, encontrada mais internamente (Figuras 9 a 20).

A camada muscular foi composta por duas porções: uma camada circular (situada mais internamente) e uma camada longitudinal mais externamente (Figuras 9 a 20). A lâmina própria contém glândulas, vasos sanguíneos, fibroblastos e tecido conjuntivo. As glândulas uterinas dos *Hydropsini* são multicelulares, do tipo alveolar e encontram-se dispostas de forma intercalada com tecido conjuntivo irregular (Figuras 9 a 20). As células glandulares foram dispostas em um arranjo geralmente circular (por vezes ovoide) em torno de um lúmen central. Os núcleos das células glandulares foram situados na porção basal das células (Figuras 9 a 20). A camada epitelial faceia o lúmen uterino e consiste de células ciliadas e não ciliadas simples (Figuras 9 a 20). Com relação à forma, foram observadas células epiteliais cúbicas e colunares (Figuras 9 a 20).

3.2.2 Variações sazonais na morfologia uterina

O nosso protocolo de amostragem permitiu investigar variações na morfologia microscópica uterina ao longo do ciclo reprodutivo. Histologicamente, a morfologia do útero das fêmeas de *Hydropsini* variou entre os estágios reprodutivos.

No geral, o útero das fêmeas em vitelogênese primária (i.e., fêmeas não reprodutivas) foi caracterizado por um epitélio cúbico baixo e por glândulas pouco desenvolvidas, com pequena quantidade de material secretor e bastante espaçadas umas das outras (Figuras 9 a 20). As camadas musculares durante a vitelogênese primária (V1)

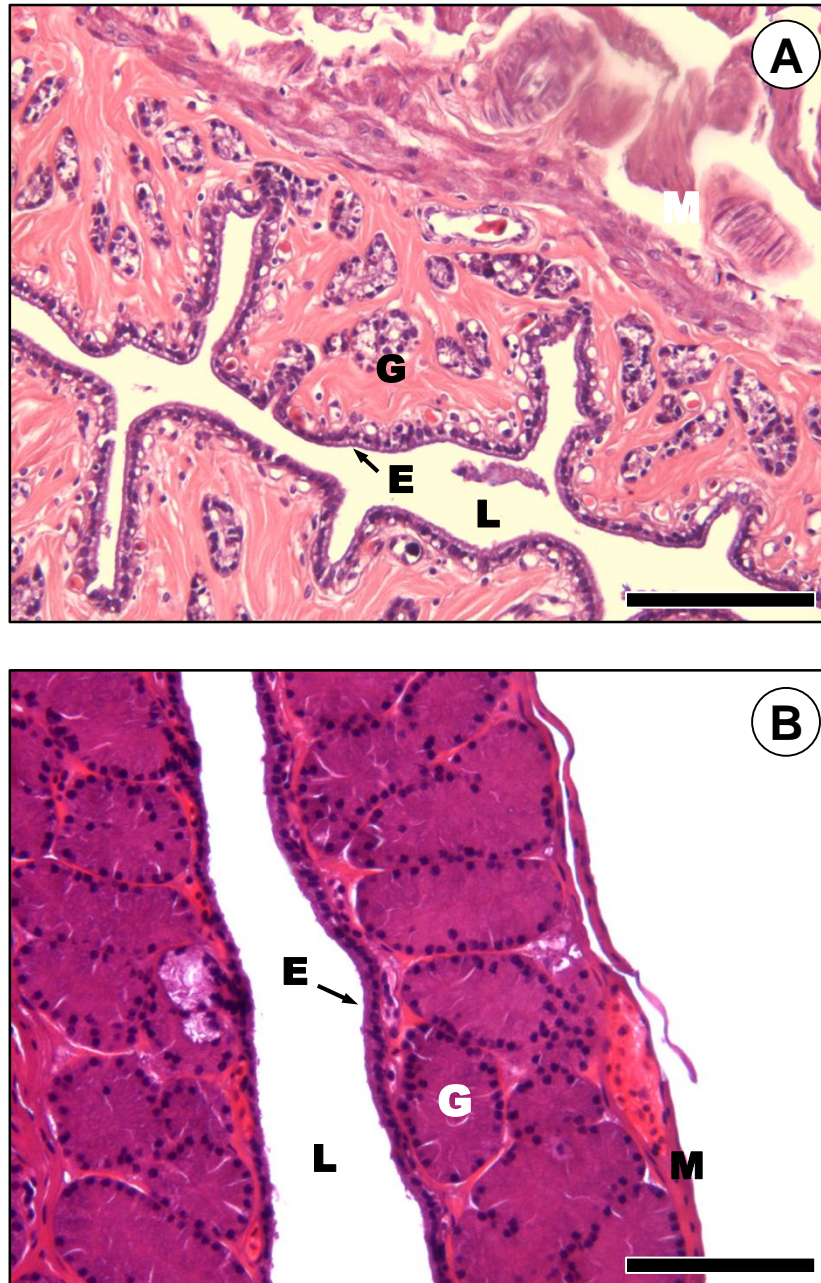
foram normalmente bem definidas e espessas. Esse padrão foi observado tanto nas espécies ovíparas como nas vivíparas.

O útero de fêmeas em vitelogênese secundária (V2; i.e., reprodutivas) apresentou células epiteliais ciliadas e não ciliadas com evidente hipertrofia (Figuras 9 a 20). Quanto à forma, tais células variaram entre cúbicas e colunares (Figuras 9 a 20). As glândulas uterinas da lâmina própria tornaram-se mais numerosas, hipertrofiadas e foi possível constatar visualmente em microscopia de luz que se encontravam preenchidas com material secretor (Figuras 9 a 20). Vasos sanguíneos também foram mais evidentes ao longo da lâmina própria de fêmeas em V2 (Figuras 9 a 20). Apesar de as camadas musculares não terem sido medidas (porque em diversas ocasiões elas se encontravam destacadas da lâmina própria), foi visualmente percebido que elas tendem a ser menos espessas em V2 do que em V1.

Os dados morfométricos do útero por estágio reprodutivo e por espécie encontram-se resumidos na tabela 5. Quando o tamanho amostral permitiu, as alterações sazonais na morfologia uterina de cada espécie foram comparadas estatisticamente. Em todos os casos averiguados, as análises revelaram que, independente da espécie e dos modos reprodutivos, a espessura do epitélio luminal, o comprimento e a largura das glândulas uterinas foram significativamente maiores nas fêmeas em V2 do que nas fêmeas em V1 (Tabela 5 e Figuras 21 e 22).

Úteros de fêmeas grávidas foram examinados histologicamente apenas para quatro espécies: duas ovíparas (*H. angulatus* e *H. hagmanni*) e duas vivíparas (*H. carinicaudus* e *H. trivittatus*). Entretanto, algumas comparações puderam ser feitas e algumas conclusões tiradas a partir dessas observações. Nas quatro espécies, as dimensões das glândulas durante a gravidez foram menores do que durante a V2, retornando a valores similares à V1 (Figuras 13 a 16, 23 e Tabela 5). Em relação às dimensões em V2, as glândulas uterinas durante a gravidez estão exauridas e bastante reduzidas (regredidas) nas quatro espécies (Figuras 13 a 16, 23 e Tabela 5). O epitélio luminal é baixo, cúbico (pouco ciliado) e aparentemente diminui em espessura nas duas espécies vivíparas, mas não em *Helicops angulatus* (Figuras 14 a 16, 24 e Tabela 5).

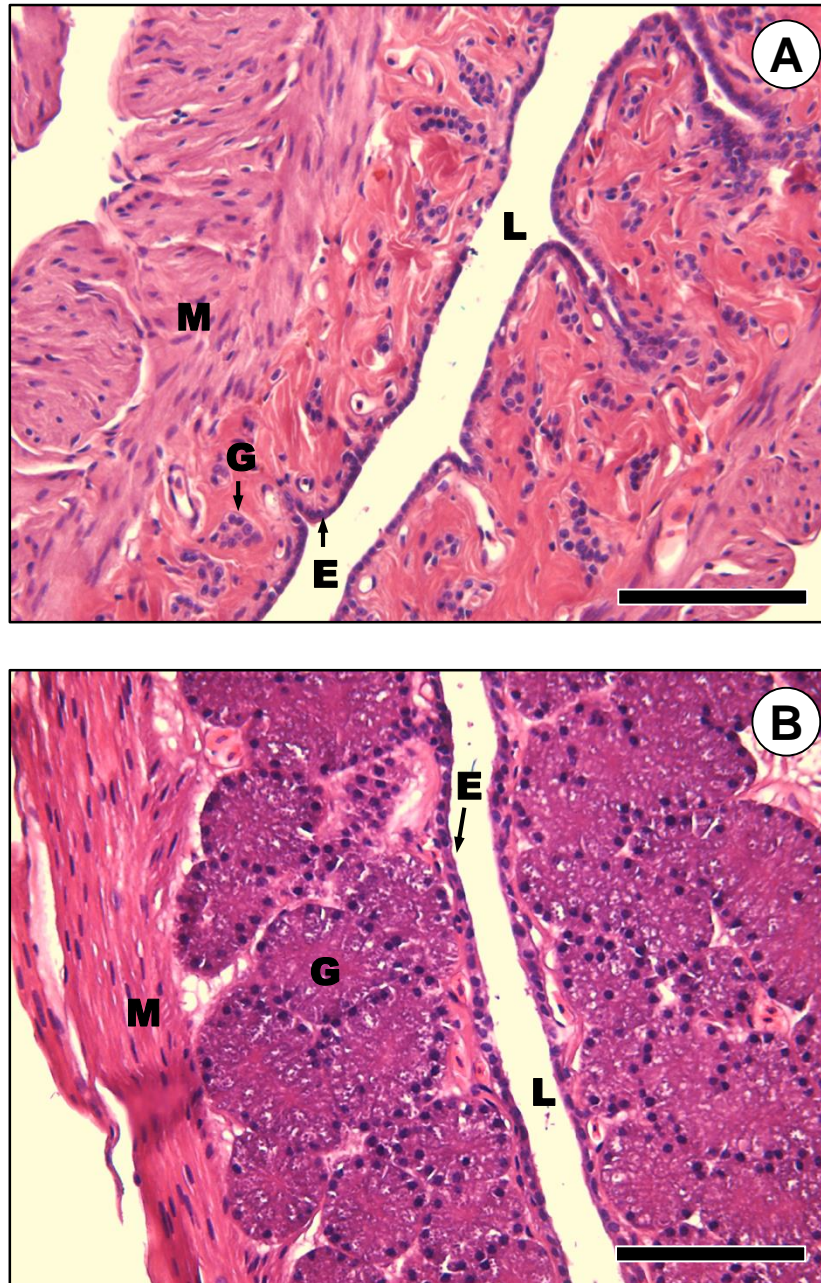
Figura 9 - Histologia do útero médio de *Hydrops martii* (espécie ovípara) em dois estágios reprodutivos distintos



Fonte: Braz, H. B. (2013)

(A) vitelogênese primária (MPEG 6051) e (B) vitelogênese secundária (MPEG 10444). E: epitélio luminal; G: glândulas uterinas; L: lúmen uterino; M: camada muscular. Barra de escala = 100 µm. Hematoxilina-eosina.

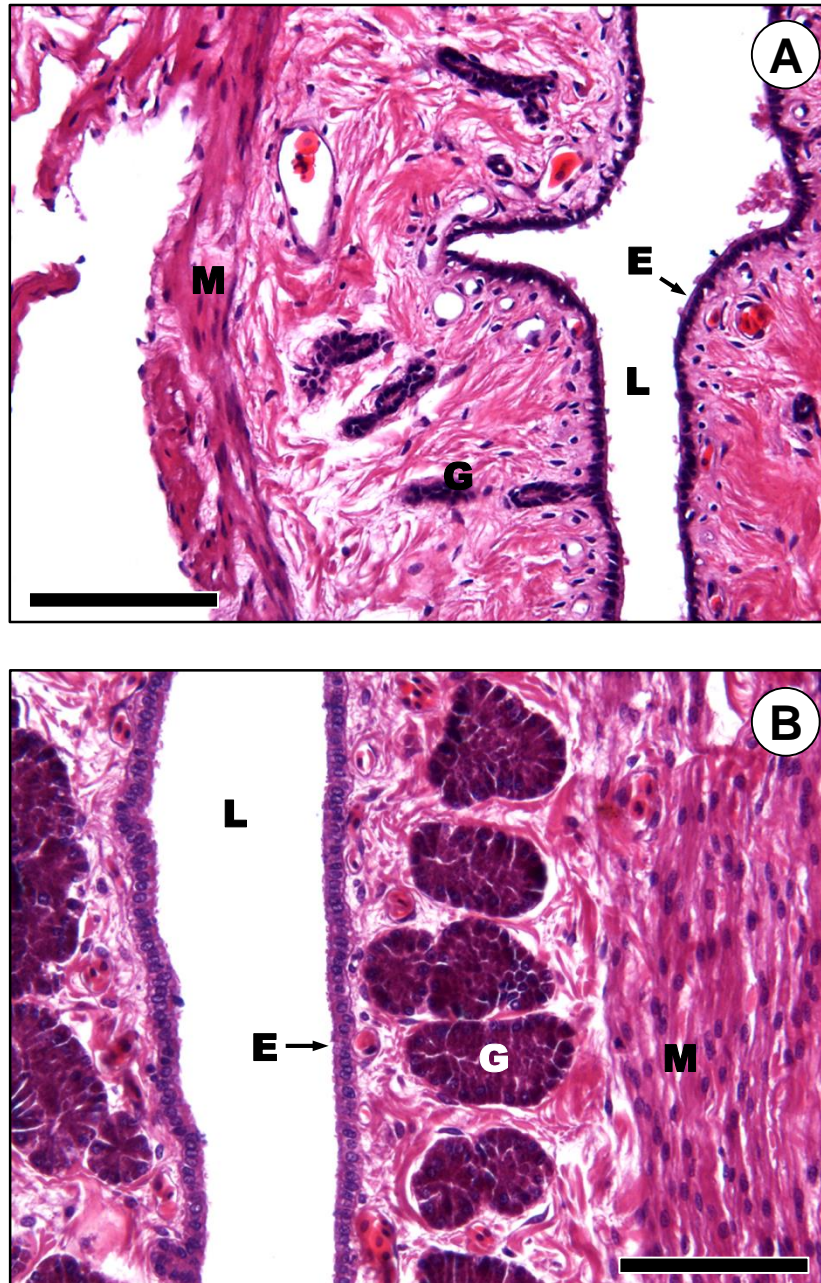
Figura 10 - Histologia do útero médio de *Hydrops triangularis* (espécie ovípara) em dois estágios reprodutivos distintos



Fonte: Braz, H. B. (2013)

(A) vitelogênese primária (MPEG 2949) e (B) vitelogênese secundária (MPEG 2230). E: epitélio luminal; G: glândulas uterinas; L: lúmen uterino; M: camada muscular. Barra de escala = 100 μ m. Hematoxilina-eosina.

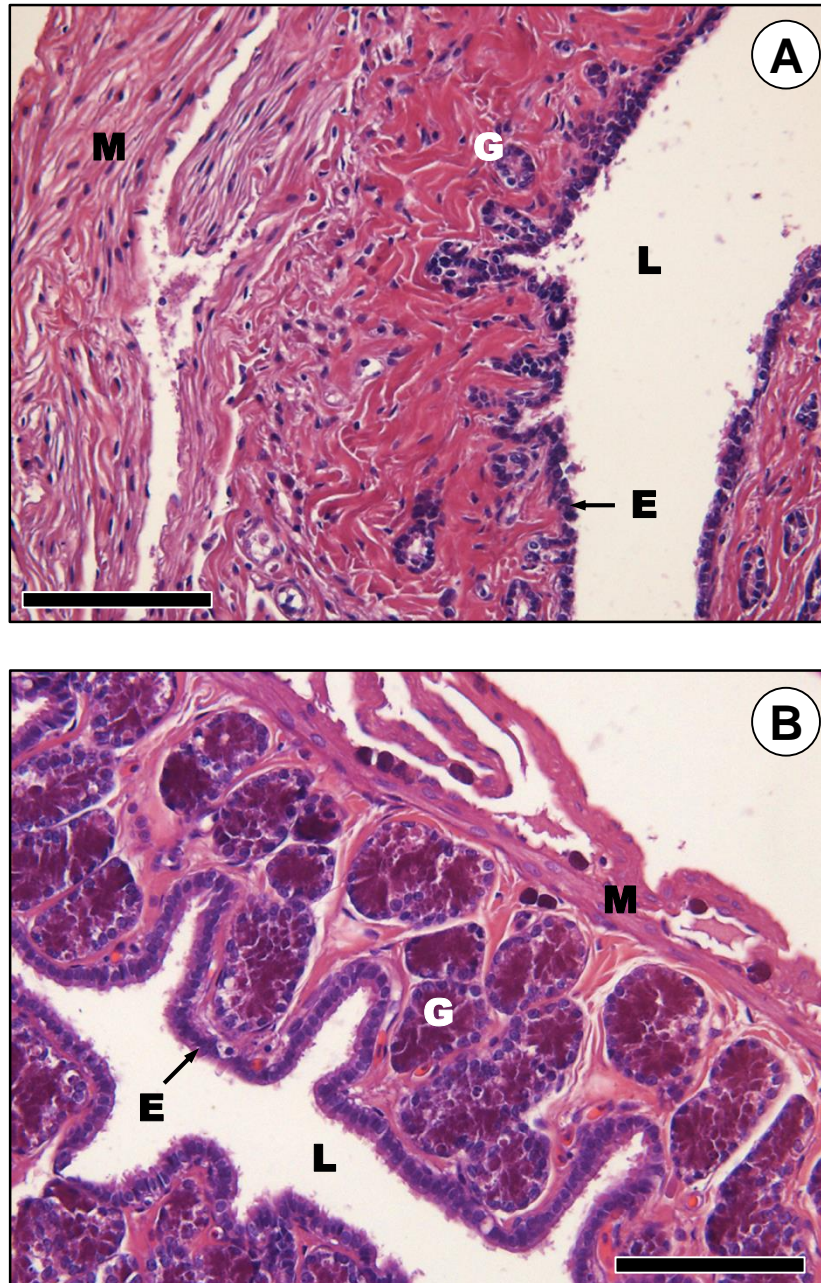
Figura 11 - Histologia do útero médio de *Pseudoeryx plicatilis* (espécie ovípara) em dois estágios reprodutivos distintos



Fonte: Braz, H. B. (2013)

(A) vitelogênese primária (MPEG 9302) e (B) vitelogênese secundária (MPEG 15984). E: epitélio luminal; G: glândulas uterinas; L: lúmen uterino; M: camada muscular. Barra de escala = 100 μ m. Hematoxilina-eosina.

Figura 12 - Histologia do útero médio de *Helicops gomesi* (espécie ovípara) em dois estágios reprodutivos distintos



Fonte: Braz, H. B. (2013)

A) vitelogênese primária (ZUEC 477) e (B) vitelogênese secundária (ZUEC 288). E: epitélio luminal; G: glândulas uterinas; L: lúmen uterino; M: camada muscular. Barra de escala = 100 μ m. Hematoxilina-eosina

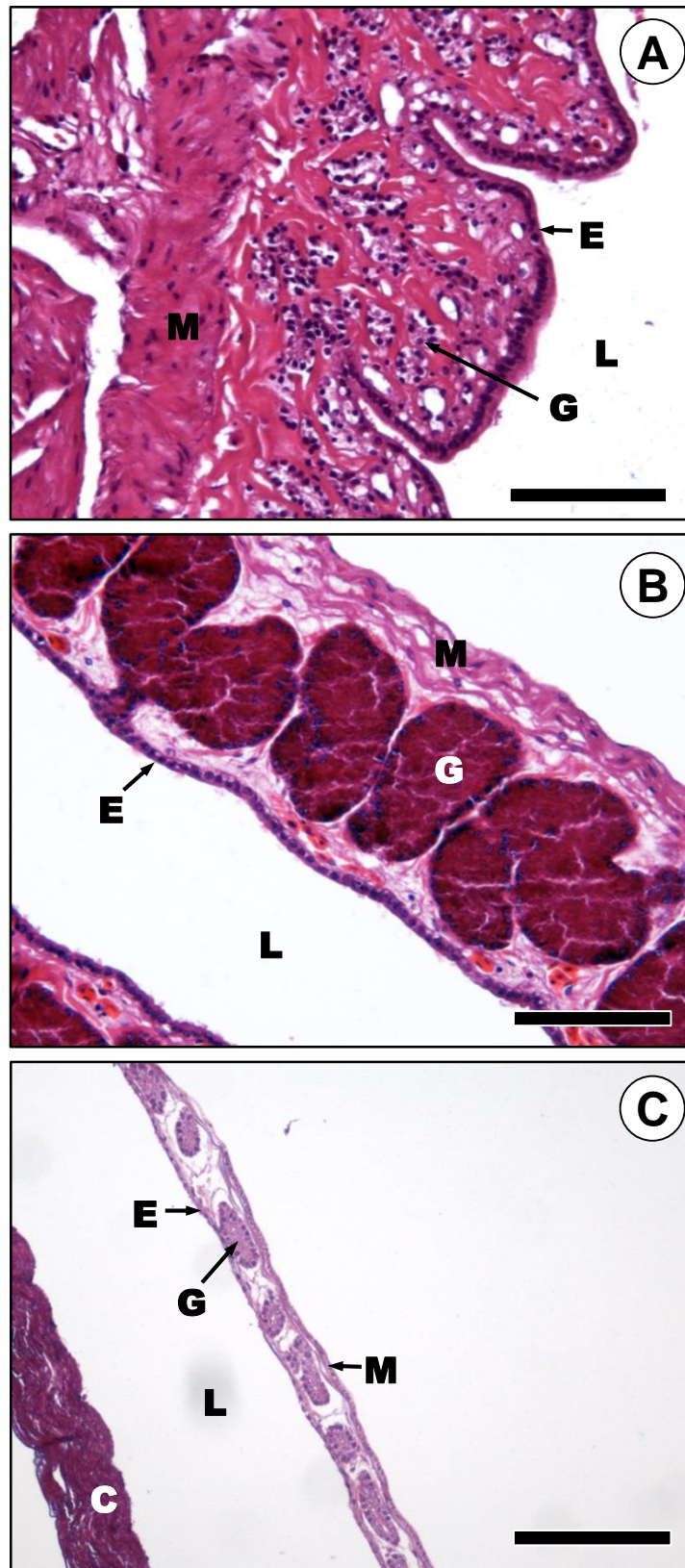
Figura 13 - Histologia do útero médio de *Helicops hagmanni* (espécie ovípara) em três estágios reprodutivos distintos



Fonte: Braz, H. B. (2013)

(A) vitelogênese primária (MPEG 9098) e (B) vitelogênese secundária (MPEG 1998). E: epitélio luminal; G: glândulas uterinas; L: lúmen uterino; M: camada muscular. Barra de escala = 100 μ m. Hematoxilina-eosina.

Figura 14 - Histologia do útero médio de *Helicops angulatus* (exemplares ovíparos) em três estágios reprodutivos distintos



Fonte: Braz, H. B. (2013)

(A) vitelogênese primária (MPEG 6142), (B) vitelogênese secundária (MPEG 4139) e (C) grávida (IB 75157). C: Casca do ovo; E: epitélio luminal; G: glândulas uterinas; L: lúmen uterino; M: camada muscular. Barra de escala = 100 μ m. Hematoxilina-eosina

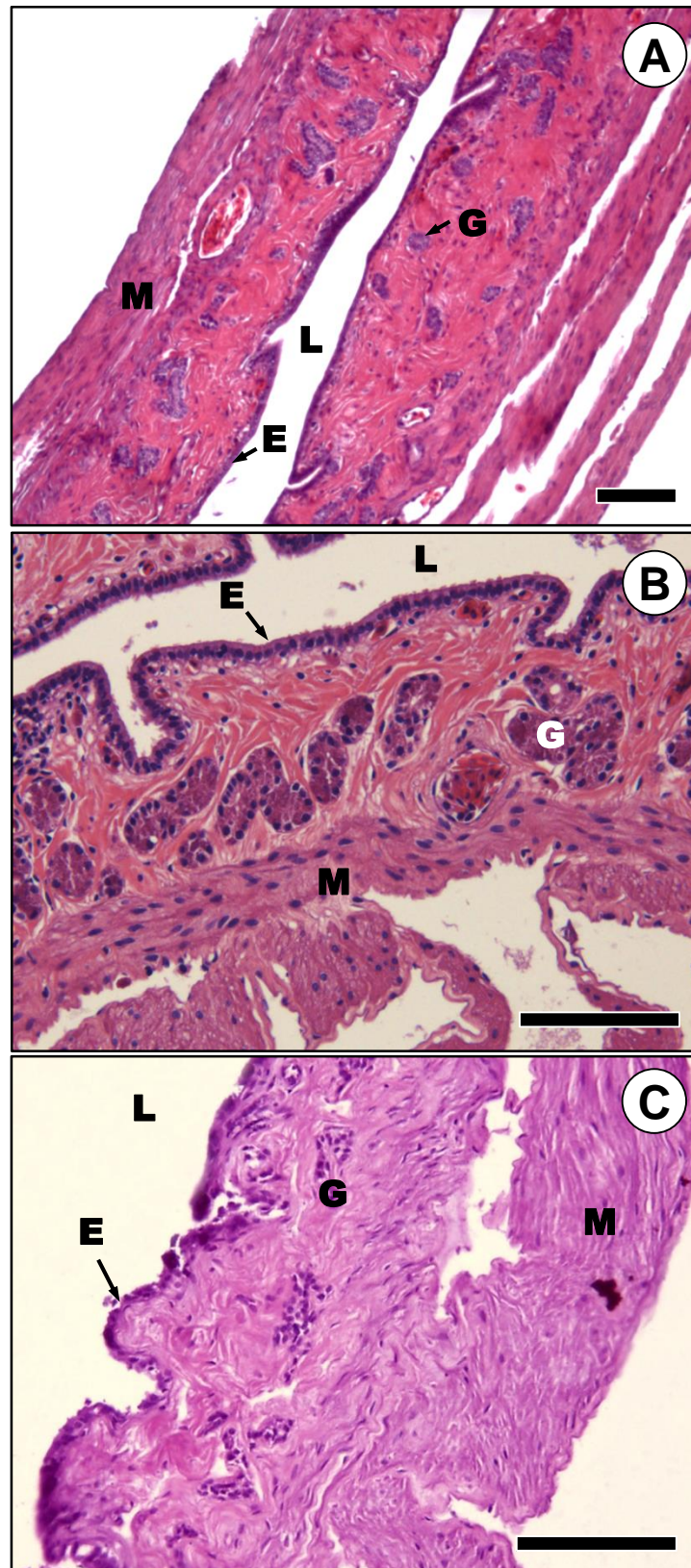
Figura 15 - Histologia do útero médio de *Helicops trivittatus* (espécie vivípara) em três estágios reprodutivos distintos



Fonte: Braz, H. B. (2013)

(A) vitelogênese primária (MPEG 15173), (B) vitelogênese secundária (MPEG 2186) e (C) grávida (MPEG 8868). E: epitélio luminal; G: glândulas uterinas; L: lúmen uterino; M: camada muscular. Barra de escala = 100 µm. Hematoxilina-eosina

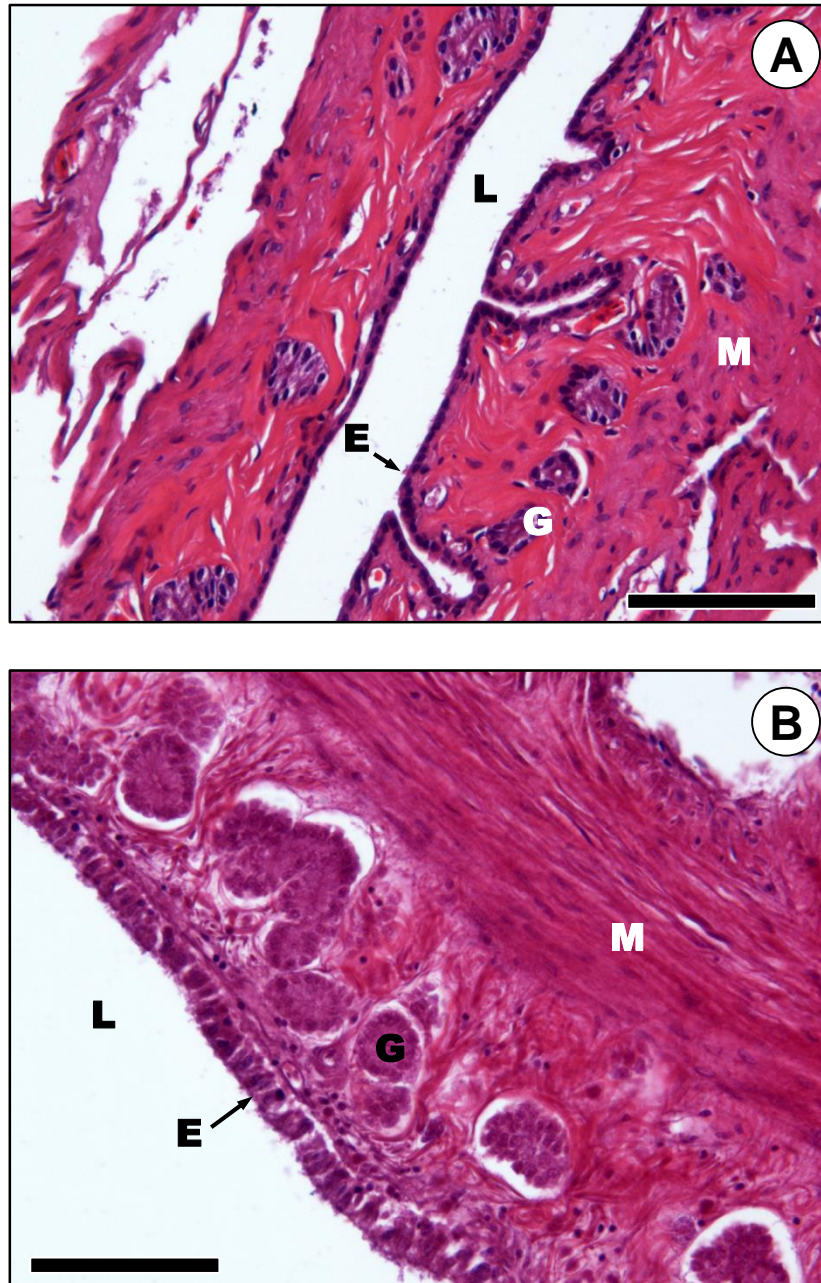
Figura 16 - Histologia do útero médio de *Helicops carinicaudus* (espécie vivípara) em três estágios reprodutivos distintos



Fonte: Braz, H. B. (2013)

(A) vitelogênese primária (MHNCI 10387), (B) vitelogênese secundária (MHNCI 10386) e (C) grávida (MNRJ 13301). e: epitélio luminal; g: glândulas uterinas; L: lúmen uterino; m: camada muscular. Barra de escala = 100 μ m. Hematoxilina-eosina.

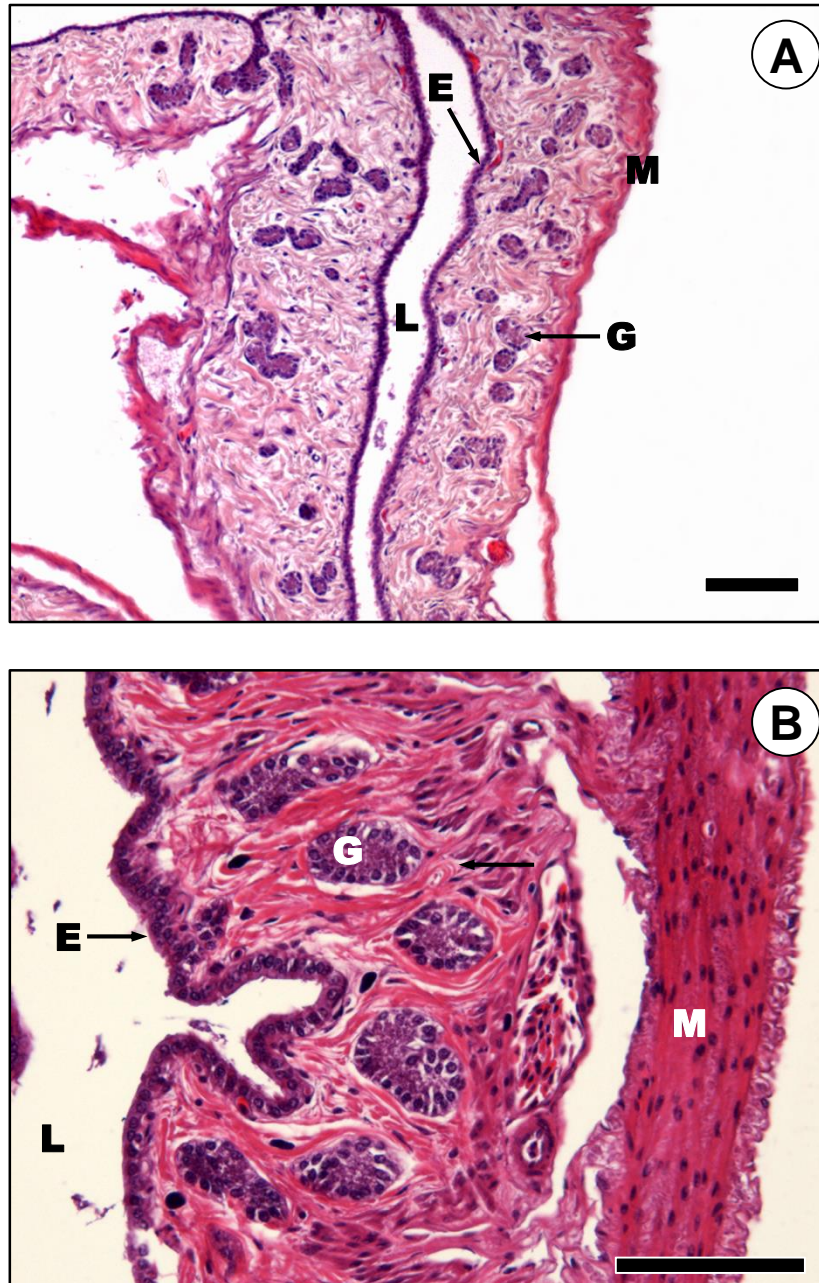
Figura 17 - Histologia do útero médio de *Helicops infrataeniatus* (espécie vivípara) em dois estágios reprodutivos distintos



Fonte: Braz, H. B. (2013)

(A) vitelogênese primária (CRUPF 311) e (B) vitelogênese secundária (MHNCI 11045). E: epitélio luminal; G: glândulas uterinas; L: lúmen uterino; M: camada muscular. Barra de escala = 100 µm. Hematoxilina-eosina.

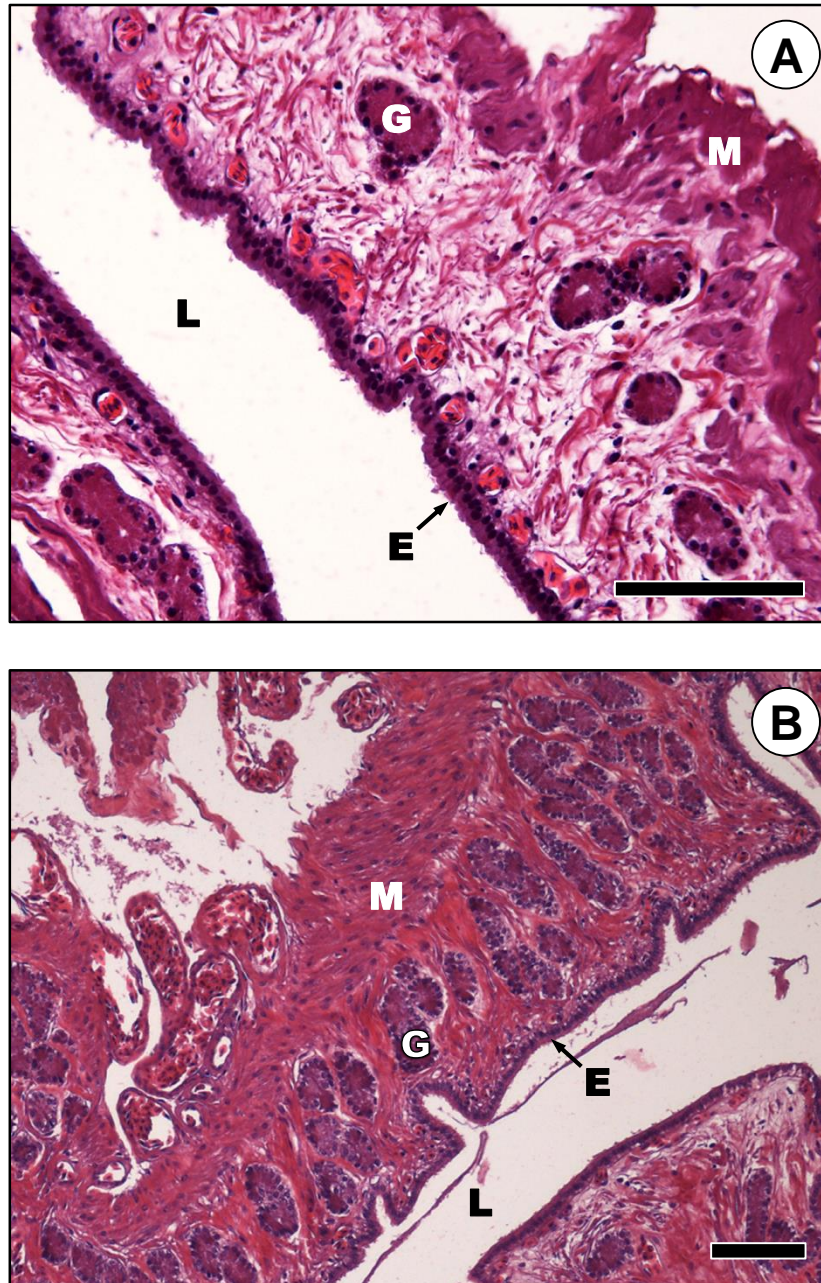
Figura 18 - Histologia do útero médio de *Helicops leopardinus* (espécie vivípara) em dois estágios reprodutivos distintos



Fonte: Braz, H. B. (2013)

(A) vitelogênese primária (MM P13) e (B) vitelogênese secundária (MNRJ 17807). E: epitélio luminal; G: glândulas uterinas; L: lúmen uterino; M: camada muscular. Barra de escala = 100 μ m. Hematoxilina-eosina

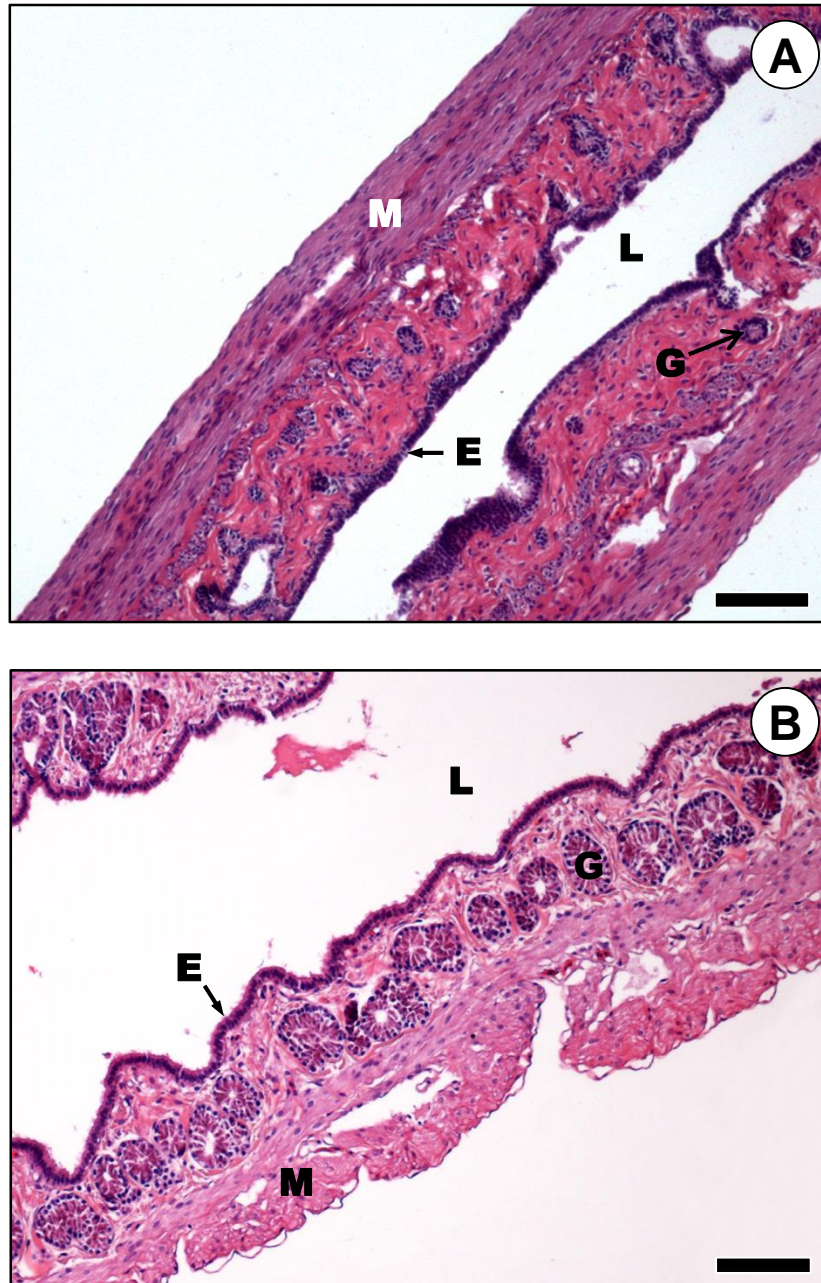
Figura 19 - Histologia do útero médio de *Helicops modestus* (espécie vivípara) em dois estágios reprodutivos distintos



Fonte: Braz, H. B. (2013)

(A) vitelogênese primária (MNRJ 10638) e (B) vitelogênese secundária (HVB 78414). E: epitélio luminal; G: glândulas uterinas; L: lúmen uterino; M: camada muscular. Barra de escala = 100 μ m. Hematoxilina-eosina.

Figura 20 - Histologia do útero médio de *Helicops polylepis* (espécie vivípara) em dois estágios reprodutivos distintos



Fonte: Braz, H. B. (2013)

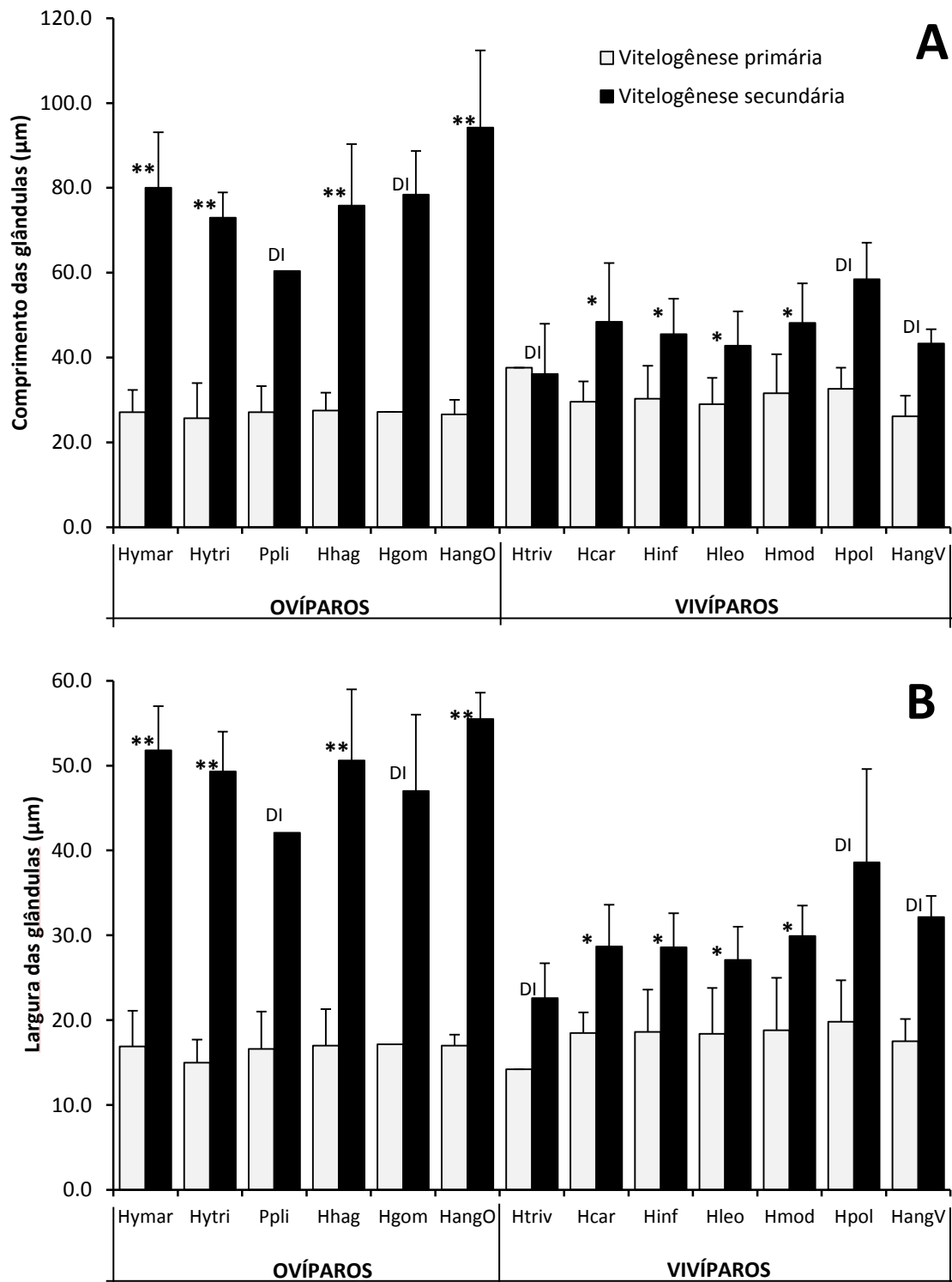
(A) vitelogênese primária (MPEG 17680) e (B) vitelogênese secundária (INPA 1014). E: epitélio luminal; G: glândulas uterinas; L: lúmen uterino; M: camada muscular. Barra de escala = 100 μ m. Hematoxilina-eosina.

Tabela 5 - Características biométricas da parede do útero médio e diâmetro do maior folículo de espécies ovíparas e vivíparas de *Hydropsini*

Espécie	MR	<i>n</i>	ER	Comprimento das glândulas (μm)	Largura das glândulas (μm)	Espessura do epitélio (μm)	Diâmetro do maior folículo (mm)
<i>Hy. triangularis</i>	O	7	V1	25,7 ± 8,3	15,0 ± 2,7	7,0 ± 1,1	3,4 ± 0,9
		6	V2	73,0 ± 5,9	49,3 ± 4,7	9,5 ± 1,9	18,0 ± 2,0
<i>Hy. martii</i>	O	6	V1	27,1 ± 5,3	16,9 ± 4,2	7,5 ± 1,6	3,4 ± 0,7
		4	V2	80,0 ± 13,1	51,8 ± 5,2	10,5 ± 1,8	17,9 ± 2,1
<i>P. plicatilis</i>	O	4	V1	27,1 ± 6,2	16,6 ± 4,4	8,5 ± 1,2	4,1 ± 1,0
		1	V2	60,4	42,1	10,3	11,7
<i>H. hagmanni</i>	O	6	V1	27,5 ± 4,2	17,0 ± 4,3	8,2 ± 1,7	3,9 ± 1,1
		7	V2	75,8 ± 14,5	50,6 ± 8,4	11,0 ± 1,5	17,2 ± 3,1
		1	G	26,8	18,0	-	21,8
<i>H. gomesi</i>	O	1	V1	27,2	17,2	8,6	4,5
		2	V2	78,4 ± 10,3	47,0 ± 9,0	11,3 ± 0,4	16,7 ± 5,0
<i>H. angulatus</i>	O	4	V1	26,6 ± 3,5	17,0 ± 1,3	7,2 ± 0,4	4,1 ± 0,3
		7	V2	94,2 ± 18,2	55,5 ± 3,1	10,0 ± 1,3	20,0 ± 1,9
		6	G	33,1 ± 8,4	22,2 ± 6,3	10,6 ± 3,2	26,8 ± 2,0
<i>H. carinicaudus</i>	V	5	V1	29,6 ± 4,8	18,5 ± 2,4	10,1 ± 1,8	5,3 ± 0,5
		5	V2	48,4 ± 13,9	28,7 ± 4,9	13,3 ± 2,3	17,3 ± 3,9
		1	G	16,0	10,6	7,5	23,6
<i>H. infrataeniatus</i>	V	5	V1	30,3 ± 7,8	18,6 ± 5,0	6,9 ± 1,4	4,7 ± 0,8
		5	V2	45,5 ± 8,4	28,6 ± 4,0	13,1 ± 3,6	11,8 ± 1,9
<i>H. modestus</i>	V	6	V1	31,6 ± 9,2	18,8 ± 6,2	10,5 ± 1,6	3,9 ± 0,7
		9	V2	48,2 ± 9,3	29,9 ± 3,6	13,4 ± 3,1	13,6 ± 3,4
<i>H. leopardinus</i>	V	7	V1	29,0 ± 6,2	20,4 ± 5,4	8,0 ± 1,9	4,7 ± 0,9
		5	V2	42,8 ± 8,1	27,1 ± 3,9	11,3 ± 1,8	14,8 ± 6,0
<i>H. polylepis</i>	V	5	V1	32,6 ± 5,0	19,8 ± 4,9	8,8 ± 1,8	5,6 ± 0,6
		2	V2	58,5 ± 8,6	38,6 ± 11,0	15,8 ± 2,2	17,5 ± 7,4
<i>H. trivittatus</i>	V	1	V1	37,7	14,2	12,4	3,6
		2	V2	36,1 ± 11,9	22,6 ± 4,1	9,0 ± 2,0	15,9 ± 3,6
		1	G	25,8	17,7	7,0	ND
<i>H. angulatus</i>	V	4	V1	26,1 ± 4,9	17,5 ± 2,6	9,1 ± 0,9	3,5 ± 1,0
		2	V2	43,3 ± 3,4	32,1 ± 2,5	10,8 ± 0,8	10,2 ± 3,1

MR: Modo reprodutivo. ER: Estágio reprodutivo. *n* = tamanho amostral. V1: Vitelogênese primária. V2: Vitelogênese secundária.

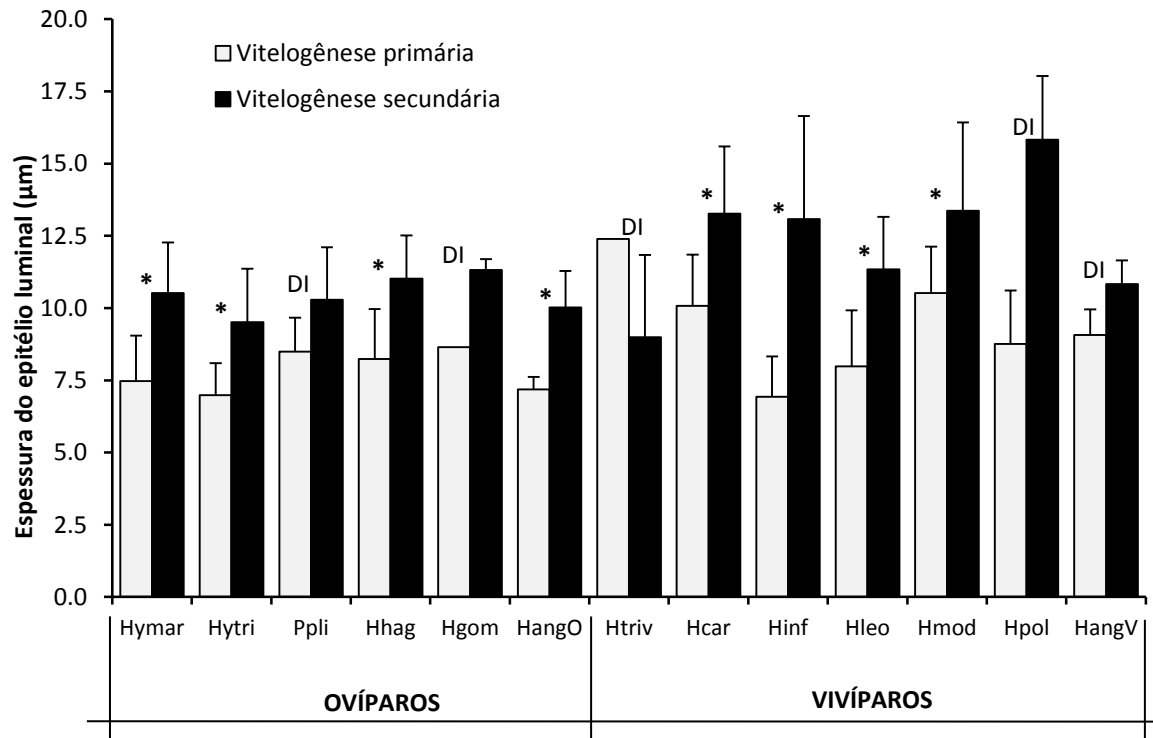
Figura 21 - Variação do comprimento (A) e da largura (B) das glândulas uterinas conforme estágio reprodutivo em táxons ovíparos e vivíparos da tribo Hydropsini



* $P < 0,05$ e ** $P < 0,0001$ para comparações intraespecíficas entre estágios reprodutivos. DI: Dados insuficientes para comparações estatísticas.

Hymar: *Hydrops martii*; Hytri: *Hydrops triangularis*; Ppli: *Pseudoeryx plicatiis*; Hhag: *Helicops hagmanni*; Hgom: *H. gomesi*; Htriv: *H. trivittatus*; Hcar: *H. carinicaudus*; Hinf: *H. infrataeniatus*; Hleo: *H. leopardinus*; Hmod: *H. modestus*; Hpol: *H. polylepis*; HangO: *H. angulatus* Ovíparo; HangV: *H. angulatus* Vivíparo.

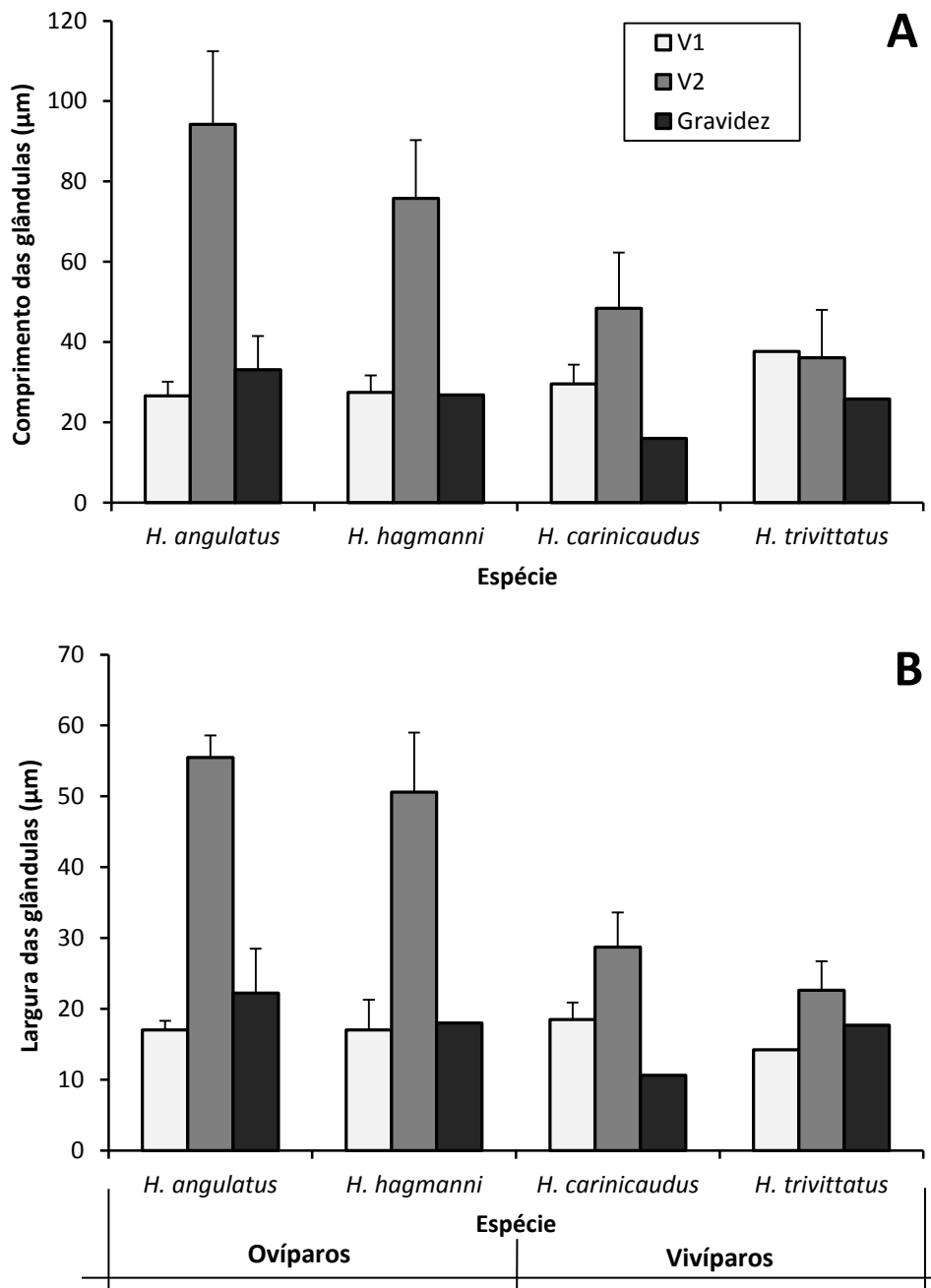
Figura 22 - Variação da espessura do epitélio luminal uterino conforme estágio reprodutivo em táxons ovíparos e vivíparos da tribo Hydropsini



* $P \leq 0,05$ para comparações intraespecíficas entre estágios reprodutivos. DI: Dados insuficientes para comparações estatísticas.

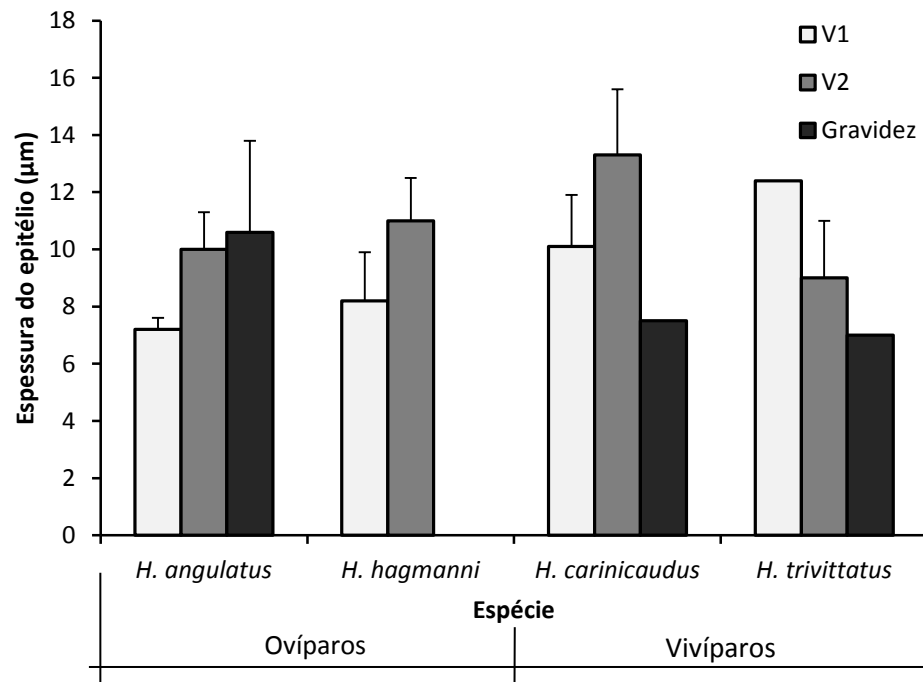
Hymar: *Hydrops martii*; Hytri: *Hydrops triangularis*; Ppli: *Pseudoeryx plicatiis*; Hhag: *Helicops hagmanni*; Hgom: *H. gomesi*; Htriv: *H. trivittatus*; Hcar: *H. carinicaudus*; Hinf: *H. infrataeniatus*; Hleo: *H. leopardinus*; Hmod: *H. modestus*; Hpol: *H. polylepis*; HangO: *H. angulatus* Ovíparo; HangV: *H. angulatus* Vivíparo.

Figura 23 - Comparações do diâmetro das glândulas uterinas ao longo do ciclo reprodutivo em três espécies de *Hydropsini* (uma ovípara e duas vivíparas)



(A) Comprimento das glândulas e (B) Largura das glândulas. V1: vitelogenese primária. V2: vitelogenese secundária. G: Gravidez. Oviparidade: *Helicops angulatus*. Viviparidade: *H. carinicaudus* e *H. trivittatus*.

Figura 24 - Comparações da espessura do epitélio luminal uterino ao longo do ciclo reprodutivo em três espécies de *Hydropsini* (uma ovípara e duas vivíparas)



V1: vitelogênese primária. V2: vitelogênese secundária. G: Gravidez. Oviparidade: *Helicops angulatus*. Viviparidade: *H. carinicaudus* e *H. trivittatus*.

3.2.3 Morfometria uterina × modos reprodutivos

As comparações da morfologia uterina entre os modos reprodutivos foram feitas com base apenas na morfologia dos úteros na fase de V2, que representa o período em que o útero está pronto para receber os folículos recém-ovulados e secretar a casca (conforme observado acima).

Os modos reprodutivos e o diâmetro das glândulas em V2 foram significativamente correlacionados. Embora o diâmetro das glândulas em V2 aumente tanto nos táxons ovíparos como nos vivíparos (conforme exposto acima), foi observado que os maiores aumentos foram associados aos táxons ovíparos. Utilizando os dados brutos, a viviparidade foi negativamente correlacionada a menores diâmetros das glândulas uterinas (comprimento das glândulas: $r = -0,88$; $P < 0,0001$ e largura das glândulas: $r = -0,91$; $P <$

0,0001). O mesmo padrão foi evidente nas análises utilizando os contrastes filogenéticos independentes (Figura 25).

A espessura do epitélio luminal não foi correlacionada com os modos reprodutivos dos Hydropsini nas análises utilizando os contrastes independentes (Figura 26). Nas análises convencionais observamos uma tendência do epitélio luminal ser mais espesso nas espécies vivíparas em V2, entretanto essa correlação foi apenas marginalmente significativa (dados brutos: $r = 0,53$; $P = 0,06$).

Figura 25 - Relações entre os contrastes independentes dos modos reprodutivos e do comprimento (A) e largura (B) das glândulas uterinas das serpentes da tribo Hydropsini

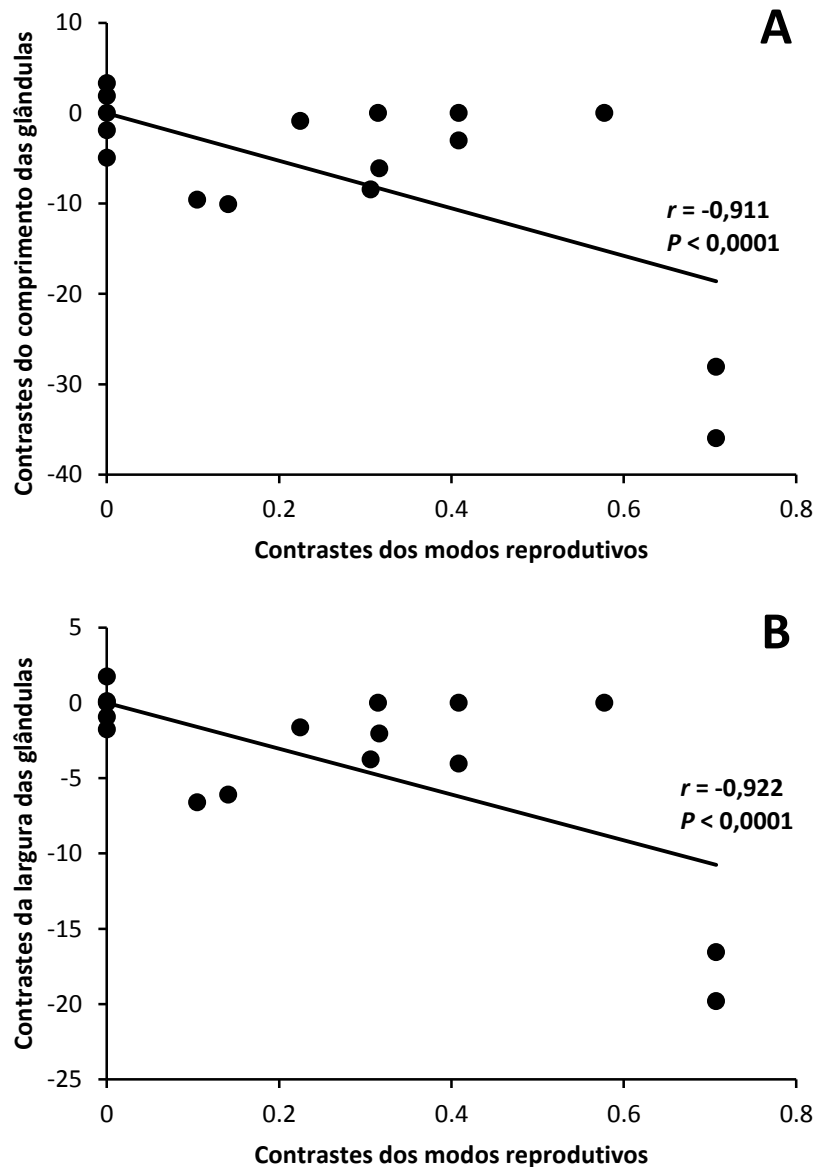
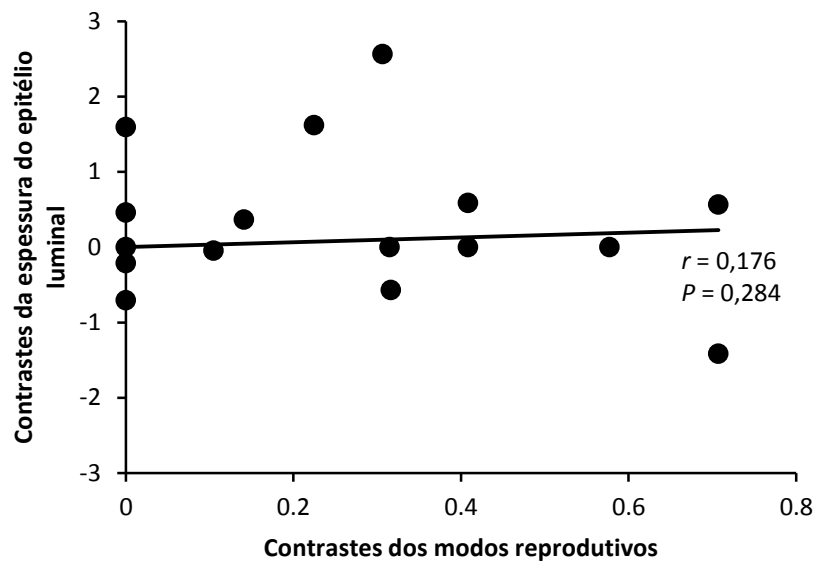


Figura 26 - Relações entre os contrastes independentes dos modos reprodutivos e da espessura do epitélio luminal uterino das serpentes da tribo Hydropsini



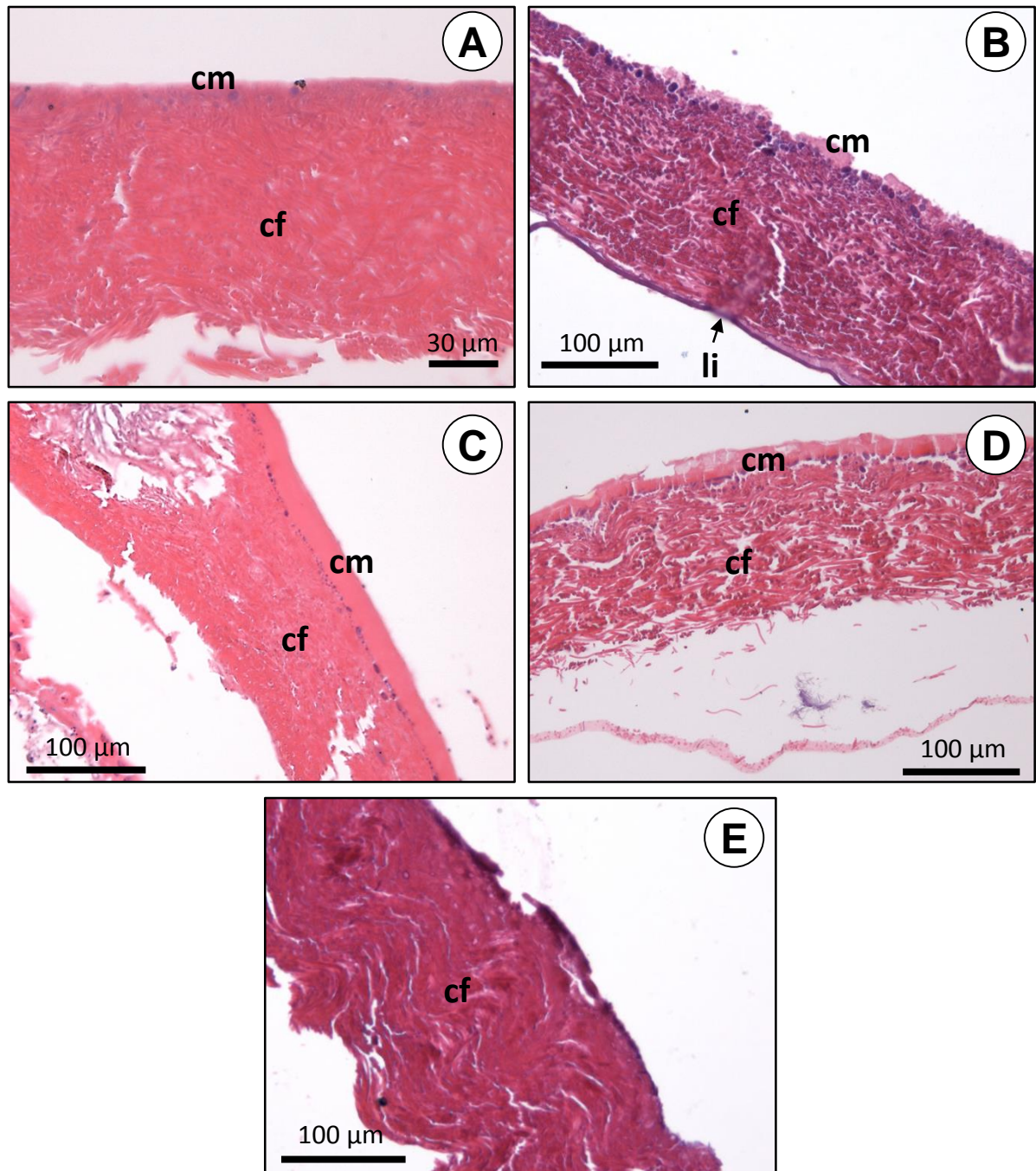
3.2.4 Espessura da casca × duração da retenção intrauterina

Macroscopicamente, os Hydropsini ovíparos apresentaram cascas do tipo coriácea e flexível (Capítulo 1). Nos ovos examinados por microscopia de luz, três camadas foram perceptíveis (com algumas variações) e são detalhadas abaixo.

Limite interno - O chamado limite interno da casca foi observado em duas das cinco espécies examinadas (*H. angulatus* e *H. hagmanni*). Em ambas as espécies essa estrutura foi bastante fina e homogênea (Figura 27). Em *P. plicatilis*, *H. gomesi* e *Hy. martii* o limite interno não foi observado.

Membrana da casca - O arranjo das fibras na membrana da casca foi similar em todos os Hydropsini ovíparos (Figura 27). A membrana da casca foi organizada em uma série de fibras dispostas de forma irregular e entrelaçada.

Figura 27 - Histologia (hematoxilina, eosina) da casca do ovo de quatro espécies de *Hydropsini* ovíparos



Fonte: Braz, H. B. (2013)

(A) *Hydrops martii*, (B) *Helicops hagmanni*, (C) *H. gomesi*; (D) *H. angulatus* e (E) *P. plicatilis*. cm: camada mineral; cf: camada fibrosa; li: limite interno da casca.

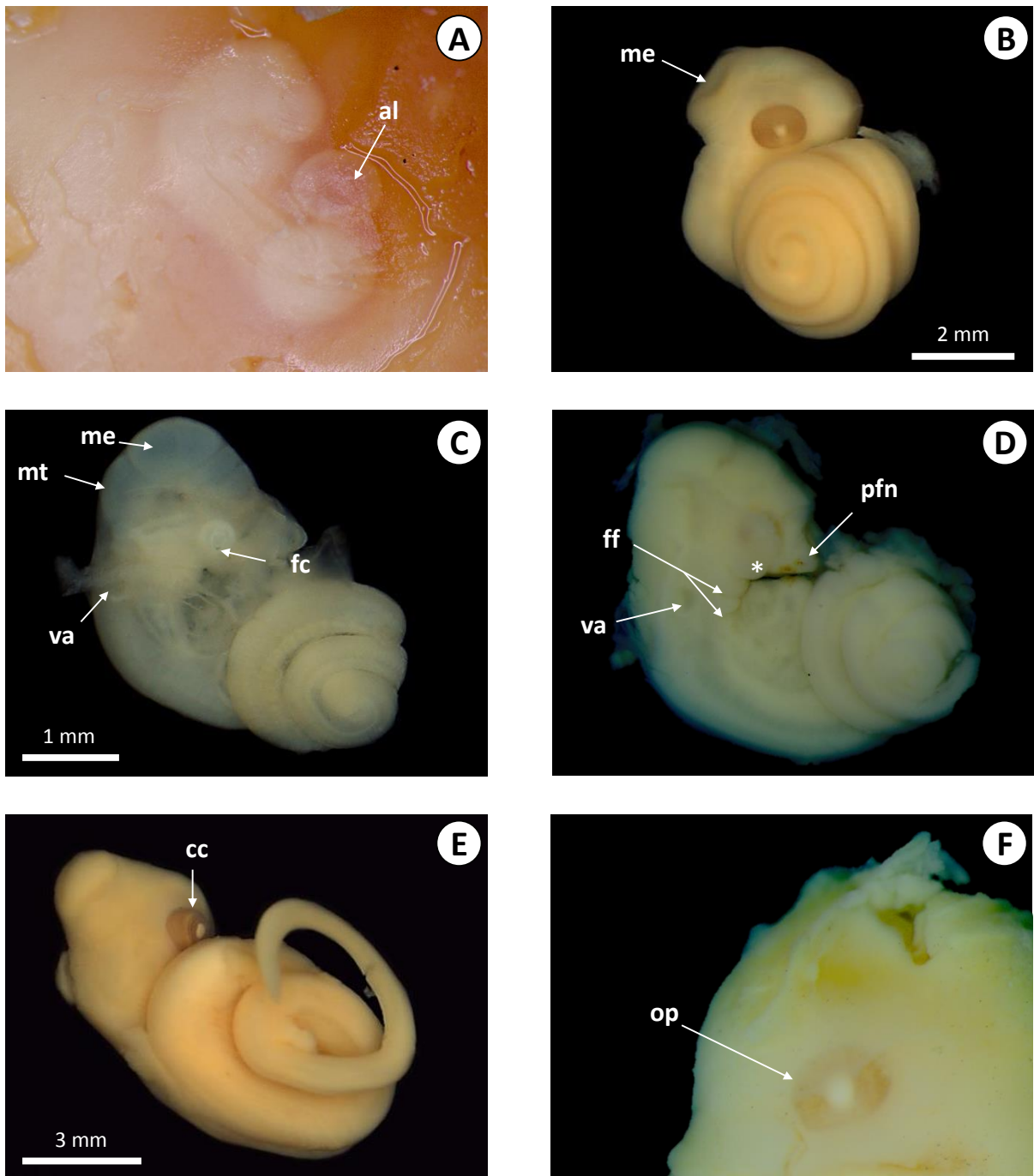
Camada mineral - A camada mineral foi observada em todas as espécies examinadas (Figura 27), exceto *P. plicatilis*. *Helicops angulatus* apresentou ovos com ($n = 3$) e sem ($n = 4$) a camada mineral. Quando presente, a camada mineral cobriu completamente toda a

membrana da casca subjacente (Figura 27D). A superfície interna da camada mineral por vezes foi revestida com uma camada de esferas. Nas preparações com hematoxilina-eosina essa camada aparece como uma região de esferas de coloração bastante escura na superfície interna da camada cristalina, o que indica que eles não são gotículas de vitelo (Figura 27).

A espessura da casca foi estimada em cinco espécies ovíparas: *Hy. martii*, *P. plicatilis*, *H. hagmanni*, *H. angulatus* e *H. gomesi*. Embora comparações estatísticas da espessura da casca entre as espécies não tenha sido possível devido ao pequeno tamanho amostral, alguns comentários gerais podem ser tecidos. A espessura da casca foi bastante similar entre os *Hydropsini* ovíparos examinados (Tabela 6). Em todas as cascas examinadas a membrana da casca foi sempre mais espessa que a camada mineral (Tabela 6). A membrana da casca foi similar nas quatro espécies examinadas, variando entre 102 e 117 μm (Tabela 6). Entretanto, a camada cristalina foi mais espessa em *H. angulatus* e *H. gomesi*.

Ovos de cinco espécies ovíparas (*Hydrops martii*, *P. plicatilis*, *H. gomesi*, *H. hagmanni*, e para os exemplares ovíparos de *H. angulatus*) foram dissecados para determinar o estágio mínimo de desenvolvimento embrionário alcançado no útero. Evidências de retenção de ovos foram obtidas para todas as cinco espécies. Nem todos os ovos dissecados apresentaram embriões visíveis. No entanto, em pelo menos um ovo de cada espécie ovípara amostrada foi possível visualizar o embrião. Em todas essas ocasiões foram encontrados embriões razoavelmente desenvolvidos (Tabela 7 e Figura 28). *Hydrops martii* apresentou o embrião menos desenvolvido, no estágio 28 de desenvolvimento, ou seja, no final da organogênese (Figura 28A). Nas demais espécies os embriões já se encontravam na fase de crescimento primário. Porém, os embriões de *H. angulatus* (estágio 30-31; Figura 28C e D) e *H. gomesi* (estágio 31; Figura 28F) estavam ainda no início da fase de crescimento primário ao passo que em *P. plicatilis* (estágio 32; Figura 28B) e *H. hagmanni* (estágio 34; Figura 28E) os embriões já se encontravam da metade para o final da fase de crescimento primário.

Figura 28 - Embriões obtidos a partir de ovos coletados no oviduto de fêmeas grávidas preservadas de (A) *Hydrops martii*; (B) *Pseudoeryx plicatilis*; (C-D) *Helicops angulatus*; (E) *Helicops hagmanni* e (F) *Helicops gomesi*.



Fonte: Braz, H. B. (2013)

al: alantoide; cc: contorno do cristalino; fc: fissura coroide; ff: fendas faríngeas; me: mesencéfalo; mt: metencéfalo; op: olho pigmentado; pfn: processo fronto-nasal; va: vesícula auditiva. Asterisco indica o processo maxilar.

Tabela 6 - Características morfométricas da casca do ovo para cinco espécies de *Hydropsini* ovíparas

Espécie	<i>n</i>	Membrana da casca (µm)	Camada mineral (µm)	Espessura total da casca (µm)
<i>Hy. martii</i>	1	107,7	6,2	113,9
<i>P. plicatilis</i>	1	110,0	-	110,0
<i>H. hagmanni</i>	2	124,6 ± 34,8	15,1 ± 4,0	139,7 ± 38,8
<i>H. angulatus</i>	7	117,8 ± 37,6	8,1 ± 2,4	122,0 ± 37,1
<i>H. gomesi</i>	1	114,9	15,9	130,7

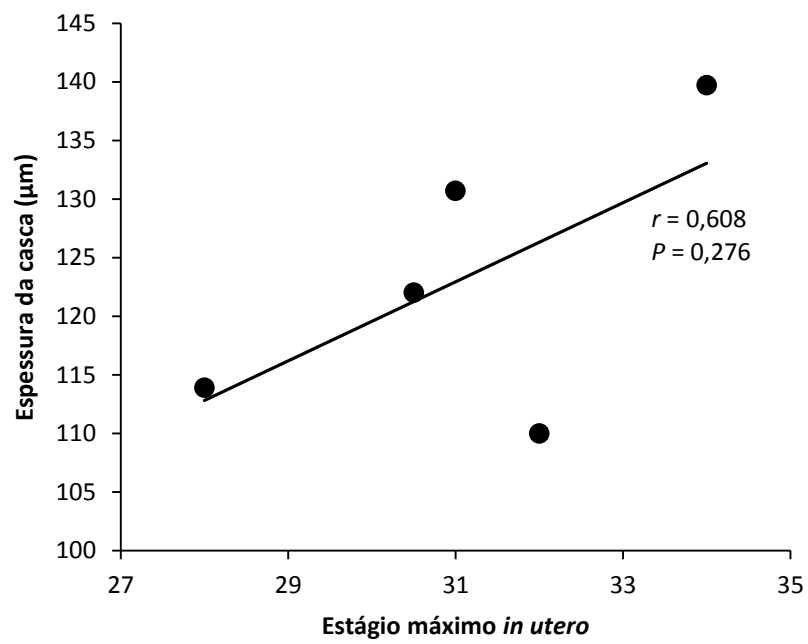
Tabela 7 - Resumo dos estágios de desenvolvimento embrionário de ovos coletados no oviduto de cinco espécies de *Hydropsini*

Espécie	<i>n</i>	Estágio do embrião	Espécimes-testemunho
<i>Hydrops martii</i>	1	28	IMTM 3894
<i>Helicops angulatus</i>	13	30-31	IB 18502, 75157 , MNRJ 11356, MPEG 1030 , 1176, 2308, 3082 , 4038, 4140, 4843, 11335 , 12865, 12998
<i>Helicops gomesi</i>	1	31	IB 6742
<i>Helicops hagmanni</i>	2	34	IB 18502, MPEG 10453
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	2	32	MPEG 297, IB 17640

Os embriões foram estagiados conforme tabela de Dufaure e Hubert (1961) para o lagarto *Lacerta vivipara*. O tamanho amostral (*n*) refere-se ao número de fêmeas grávidas das quais os ovos foram obtidos. Texto em negrito refere-se aos números-tombo dos espécimes-testemunho cujo embrião foi encontrado e estagiado.

Para testar a hipótese de que a espessura da casca nas espécies ovíparas é inversamente correlacionada com a duração da retenção de ovos foram realizadas análises de correlação entre essas duas variáveis utilizando os valores obtidos para cada espécie. Embora tenha havido uma tendência de a espessura da casca ser positivamente correlacionada com o estágio embrionário máximo atingido no útero, essa relação não foi significativa (Figura 29).

Figura 29 - Correlação entre o estágio embrionário máximo atingido no útero e a espessura da casca do ovo em cinco *Hydropsini* ovíparos



3.3 DISCUSSÃO

3.3.1 Estrutura geral do útero e da casca do ovo

O útero dos Squamata corresponde a uma subdivisão do oviduto onde ocorre o desenvolvimento dos ovos/embriões e a deposição dos componentes que formam a casca do ovo (BLACKBURN, 1998; GIRLING, 2002). Vários autores, com finalidades distintas, têm investigado a morfologia microscópica do útero de Squamata (GUILLETTE, 1992; PALMER et al., 1993; PERKINS; PALMER, 1996; CORSO et al., 2000; HEULIN et al., 2005; STEWART et al., 2010). Independente do modo reprodutivo, o útero dos Squamata histologicamente é dividido em três partes: a camada epitelial, que faceia o lúmen uterino e é composta de células colunares ou cúbicas, podendo ser ciliadas ou não; a lâmina própria, que engloba as glândulas uterinas, vasos sanguíneos e tecido conjuntivo e, uma camada muscular dupla, situada externamente (BLACKBURN, 1998; GIRLING, 2002). As nossas observações da histologia uterina dos Hydropsini ovíparos e vivíparos são no geral compatíveis com essa conformação descrita para diferentes linhagens de Squamata.

Macroscopicamente, os Hydropsini ovíparos apresentaram cascas do tipo coriácea e flexível, similar ao relatado para a maioria dos Squamata, com exceção de lagartos Gekkonidae e Dibamidae (PACKARD et al., 1982; PACKARD; DEMARCO, 1991). Além disso, nos Hydropsini examinados, todas as três camadas que compõem a casca do ovo de um Squamata típico (limite interno, camada fibrosa e camada mineral) foram perceptíveis por microscopia de luz, porém com algumas variações (PACKARD et al., 1982; PACKARD; DEMARCO, 1991; MATHIES; ANDREWS, 2000).

O limite interno não foi observado em *P. plicatilis*, *H. gomesi* e *Hy. martii*. Contudo, acreditamos que isso provavelmente foi um artefato da preparação histológica do material e dificilmente reflete diferenças estruturais interespecíficas, pois essa camada é amplamente recorrente em diferentes Squamata (e.g., PACKARD; DEMARCO, 1991; MATHIES; ANDREWS, 2000; HEULIN et al., 2002). Além disso, o limite interno ocorreu nos demais Hydropsini examinados.

Pelo menos três hipóteses podem explicar a ausência da camada mineral em *P. plicatilis* e em alguns indivíduos de *H. angulatus*. Primeiramente, é possível que tal observação represente variação intraespecífica. Ausência de camada mineral tem sido relatada em diversas ocasiões em linhagens distintas de répteis (PACKARD et al., 1982; PACKARD; DEMARCO, 1991). Outra possibilidade é que a deposição da camada mineral nesses ovos não tivesse sido iniciada no momento que os exemplares foram sacrificados e fixados. Por último, é possível que nesses ovos a camada mineral tenha sofrido descalcificação pela ação do formaldeído utilizado no processo de fixação dos exemplares nas coleções. Por exemplo, Heulin et al. (2005) relatam ausência da camada mineral em ovos de *Lacerta vivipara* fixados em formaldeído, mas que tal camada esteve presente nos ovos fixados com etanol.

3.3.2 Ciclicidade, morfometria e correlações com modos reprodutivos

Nossos resultados mostraram que o útero das fêmeas de Hydropsini sofre modificações morfológicas sazonais importantes que são intimamente associadas com o ciclo ovariano. Para cada espécie examinada, as glândulas e o epitélio foram pouco desenvolvidos durante a V1, mas sofreram hipertrofia significativa durante a vitelogênese, a medida que elas se enchem de material secretor, e atingem seu máximo na fase final da V2 anterior à ovulação. Durante a gravidez, o diâmetro das glândulas sofre considerável redução, retornando a dimensões similares ao período de V1. Essa ciclicidade é verificada também em uma ampla variedade de Squamata (GUILLETTE et al., 1989; PERKINS; PALMER, 1996; CORSO et al., 2000; GIRLING, 2002; HEULIN et al., 2005; STEWART et al., 2010).

A espessura do epitélio luminal dos Hydropsini também sofreu alterações morfométricas ao longo do ciclo reprodutivo. Assim como as glândulas, a espessura do epitélio aumentou ao longo da V2 e diminuiu durante a gravidez, porém somente nas espécies vivíparas examinadas. Em *Helicops angulatus* ovíparas grávidas a espessura do epitélio permaneceu em valores similares aos apresentados em V2. Padrão similar ao observado aqui para modificações sazonais do epitélio já foi descrito para alguns Squamata (e.g., GUILLETTE et al., 1989; GIRLING et al., 1998; BLACKBURN, 1998). Porém, em alguns

casos o contrário também ocorre, isto é, diminuição na espessura durante a V2 (e.g., HEULIN et al., 2005). Ao mesmo tempo, as modificações na espessura do epitélio luminal ao longo do ciclo reprodutivo não são verificadas em outras espécies (e.g., PERKINS; PALMER, 1996). Conseqüentemente, parece mais difícil traçar um padrão claro da direção e generalidade das modificações do epitélio em Squamata como um todo, diferentemente do que ocorre com as glândulas.

Para que viviparidade evolua, os embriões devem ser retidos dentro do útero materno por períodos cada vez maiores de tempo (PACKARD et al., 1977; SHINE, 1985; QUALLS, 1996). A permanência bem-sucedida dos embriões no útero exige a evolução de uma placenta para adequada troca de gases e água (BLACKBURN, 1995, 1998). Assim, a redução na espessura da casca torna-se um correlato necessário para permitir uma associação mais próxima entre os tecidos embrionários e uterinos (BLACKBURN, 1998; BLACKBURN; STEWART, 2011).

A questão central nesse cenário envolve o momento da perda da casca. A redução da casca ocorre concorrentemente com maiores períodos de retenção (PACKARD et al., 1977; GUILLETTE, 1991) ou ela ocorre após a aquisição da viviparidade (NEILL, 1964; TINKLE; GIBBONS, 1977)? Nós testamos essas hipóteses buscando correlações entre o estágio embrionário atingido no útero e a espessura da casca nos Hydropsini ovíparos. Nossos resultados não corroboram a hipótese de que o aumento da retenção de ovos nas espécies ovíparas é acompanhado pela redução da espessura da casca. Nos Hydropsini ovíparos examinados, nós não observamos correlações entre o estágio do embrião alcançado no útero e a espessura da casca. No entanto, consideramos ainda prematuro afirmar que nos Hydropsini a perda da casca ocorreria após a aquisição evolutiva da viviparidade. Primeiro, porque o número de ovos e embriões que nós encontramos foi bastante limitado e o estágio máximo alcançado no útero pode ser bastante variável dentro de uma espécie (BRAZ, 2009). Segundo, porque a espessura da casca talvez não seja um bom indicador da extensão do desenvolvimento embrionário intrauterino em comparações interespecíficas, pois a ela pode variar substancialmente mesmo entre diferentes espécies do mesmo gênero (e.g., MATHIES; ANDREWS, 2000). Dessa forma, ainda existe a possibilidade de que a redução da casca possa ocorrer em nível intraespecífico. Por exemplo, o lagarto australiano *Lerista bougainvillii* apresenta populações ovíparas típicas e ovíparas intermediárias que depositam seus ovos com embriões por volta do estágio 33 e 36, respectivamente, além de populações vivíparas

(QUALLS, 1996). Nessa espécie, os aumentos evolutivos na retenção intrauterina foram acompanhados por diminuições concomitantes na espessura e no grau de calcificação da casca (QUALLS, 1996). Infelizmente, correlações intraespecíficas entre o estágio embrionário máximo no útero e a espessura da casca não puderam ser testadas nos *Hydropsini* devido ao baixo encontro de embriões nos ovos uterinos para táxons ovíparos. Estudos que envolvam a coleta e a manutenção em cativeiro de diversas fêmeas grávidas e a obtenção de embriões no dia da desova (e.g., BRAZ, 2009) seriam ideais para testar essa correlação (MATHIES; ANDREWS, 2000; HEULIN et al., 2002).

A observação acima remete ao momento da redução da casca ao longo da evolução da viviparidade e não à comparação entre os dois extremos dos modos reprodutivos. Em comparações com *Squamata* ovíparos, a casca do ovo das espécies vivíparas é de fato muito reduzida ou ausente (WEEKES, 1935; GUILLETTE, 1993; HEULIN et al., 2002; STEWART et al., 2010). Apesar de nós termos dados apenas para a espessura da casca nos táxons ovíparos (o que impede comparações diretas entre os modos reprodutivos), a presença nos *Hydropsini* vivíparos apenas de uma membrana delgada e transparente (possibilitando a visualização direta dos embriões ao contrário dos ovíparos; Capítulo 1) fornece relativo suporte para a hipótese da redução (ou perda) da casca como correlato necessário da viviparidade.

O mecanismo pelo qual a casca do ovo é reduzida em espessura ao longo da evolução da viviparidade tem gerado crescente interesse científico (GUILLETTE, 1993; HEULIN et al., 2005; STEWART et al., 2010). Tipicamente, a casca do ovo é secretada pelas glândulas uterinas logo após a ovulação (PERKINS; PALMER, 1996; CORSO et al., 2000; STEWART et al., 2010). Assim, o provável mecanismo que leva à diminuição da espessura da casca plausivelmente envolve a regulação da atividade glandular uterina (GUILLETTE; JONES, 1985; GUILLETTE, 1993; HEULIN et al., 2005). Pelo menos duas hipóteses sobre os mecanismos da redução da casca têm sido consideradas. A primeira propõe que o processo de deposição da casca seja adiado até a proximidade da ovipostura (GUILLETTE, 1993). Essa hipótese é prontamente falseada pelas observações de que, independente de sua espessura, se os ovos apresentam uma casca ela é depositada dentro de um intervalo curto de tempo após a ovulação (PALMER et al., 1993; HEULIN et al., 2005; STEWART et al., 2010). A observação de que a maioria dos ovos coletados no útero de *H. angulatus* não possuía embrião visível, mas já exibia a casca formada, sugere que esses ovos haviam sido recentemente ovulados, o que

reforça a hipótese de que a casca em Squamata é depositada rapidamente após a ovulação (PALMER et al., 1993; HEULIN et al., 2005).

Alternativamente, a redução da casca seria alcançada por meio da diminuição da atividade glandular (GUILLETTE, 1992, 1993). Os resultados obtidos aqui suportam essa hipótese fortemente. As nossas análises revelaram que o desenvolvimento das glândulas uterinas ao longo da V2 ocorre tanto nos Hydropsini ovíparos como nos vivíparos, porém os aumentos glandulares foram significativamente mais pronunciados nos Hydropsini ovíparos. Essa hipótese é corroborada também em estudos focando complexo de espécies ou espécies exibindo bimodalidade reprodutiva, onde cascas mais finas são resultado de glândulas menores (GUILLETTE; JONES, 1985; GIRLING et al., 1998; HEULIN et al., 2005; mas veja STEWART et al., 2010 para ausência dessa correlação).

A diferenciação e crescimento glandular nos Hydropsini aumentam concomitantemente com a atividade vitelogênica. Nesse período as glândulas estão preenchidas de grânulos secretores deixando, portanto, o útero preparado para a gravidez ou gestação. Isso sugere que a síntese e a secreção das glândulas uterinas sejam cíclicas em Hydropsini, assim como em vários Squamata (GUILLETTE, 1993; BLACKBURN, 1998; GIRLING, 2002). A hipertrofia das glândulas uterinas durante a vitelogênese é regulada pela secreção ovariana de estrógeno (GIRLING, 2002). Evidências obtidas a partir de estudos experimentais e descritivos têm revelado que a administração de estrógeno aumenta a massa do oviduto, a espessura do epitélio e a atividade das glândulas uterinas de maneira similar aos aumentos sazonais dessas características que ocorrem na natureza (MEAD et al., 1981; BLACKBURN, 1998; GIRLING, 2002). Variação nesse mecanismo regulatório pode estar sujeita a seleção durante os primeiros estágios na evolução da viviparidade. A viviparidade é sugerida como produto evolutivo de pressões seletivas atuando nas fêmeas grávidas, favorecendo aumentos progressivos na retenção intrauterina dos embriões (PACKARD et al., 1977; SHINE; BULL, 1979; SHINE, 1985). Curiosamente, o mecanismo chave que propicia essa transição evolutiva, isto é, a redução e/ou perda da casca, por sua vez pode estar sujeita a forças seletivas atuando antes da gravidez/gestação, durante a fase de crescimento folicular (GUILLETTE, 1992, 1993). Isso colocaria a evolução da viviparidade como resultado de eventos seletivos sequenciais, um durante a vitelogênese e outro durante a gestação (GUILLETTE, 1992, 1993).

Os aumentos no diâmetro glandular durante a V2 e a posterior diminuição do epitélio luminal (no caso das vivíparas) e do diâmetro das glândulas somados a ausência de grânulos secretores durante a gravidez/gestação indicam que seu produto é secretado durante a formação da casca. Estudos empregando técnicas histoquímicas têm ajudado a elucidar o papel das glândulas e epitélio uterino na secreção da casca (CORSO et al., 2000; HEULIN et al., 2005; STEWART et al., 2010). Esses estudos têm demonstrado, por exemplo, que a secreção da camada fibrosa é feita pelas glândulas uterinas. A secreção da camada mineral pode ter envolvimento das glândulas, porém pode também ter participação de outras células epiteliais (HERBERT et al., 2006; THOMPSON et al., 2007; STEWART et al., 2010). Em alguns lagartos da família Scincidae, por exemplo, o epitélio uterino parece ter envolvimento na secreção de cálcio na camada mineral (HERBERT et al., 2006). As alterações no epitélio luminal observadas aqui sugerem que este tenha algum envolvimento no processo de deposição da casca também nos *Hydropsini*. A diminuição da espessura do epitélio após a ovulação somente nos *Hydropsini* vivíparos poderia indicar algum envolvimento na secreção de material somente nos táxons ovíparos. Porém, a ausência de correlação entre a espessura do epitélio e os modos reprodutivos enfraquece essa sugestão. Uma investigação mais detalhada se faz necessária para compreender esse mecanismo. Estudos utilizando técnicas histoquímicas são essenciais para confirmar se nos *Hydropsini* as glândulas uterinas são a principal fonte da matriz de proteína fibrosa da casca do ovo, bem como para compreender a natureza de secreção das glândulas (proteínas, cálcio) e o envolvimento do epitélio luminal uterino (HEULIN et al., 2005; STEWART et al., 2010).

Em resumo, no presente estudo apresentamos dados robustos de que a evolução da viviparidade nos *Hydropsini* está intimamente associada com mudanças na estrutura e função do útero. Nossa abordagem filogenética, utilizando diversas espécies evidenciou um padrão claro de associação da diminuição no tamanho das glândulas e a aquisição da viviparidade. Isso implica que esses dois caracteres evoluíram paralelamente na tribo e, conseqüentemente, posiciona a regulação funcional das glândulas durante a V2 como alvo de seleção.

**A hipótese do clima frio explica a evolução da
viviparidade nas cobras-d'água da tribo
Hydropsini?**

4 A HIPÓTESE DO CLIMA FRIO EXPLICA A EVOLUÇÃO DA VIVIPARIDADE NAS COBRAS-D'ÁGUA DA TRIBO HYDROPSINI?

As pressões seletivas responsáveis pela evolução da viviparidade e seu significado adaptativo têm sido alvo de especulação científica há várias décadas (MELL, 1929; WEEKES, 1933; SERGEEV, 1940; NEILL, 1964; PACKARD et al., 1977; TINKLE; GIBBONS, 1977; SHINE; BULL, 1979; SHINE, 1985, 1995; WEBB et al., 2006). Apesar de todo esse interesse, identificar os fatores causais que levaram à viviparidade pode ser uma tarefa difícil, sobretudo se as origens são antigas. Em mamíferos, por exemplo, a viviparidade parece ter surgido uma ou possivelmente duas vezes ainda no Mesozoico (SHARMAN, 1976; BLACKBURN, 1999a) o que impossibilita análises estatísticas e dificulta inferir as condições ecológicas associadas a essa transição. Em contraste, os répteis Squamata oferecem as melhores oportunidades, dentre os vertebrados, para se estudar a evolução da viviparidade. Isso se deve às múltiplas origens ocorridas no grupo (pelo menos 100; SHINE, 1985; BLACKBURN, 1999b); número maior que todos os outros vertebrados somados (BLACKBURN, 1999a). Essas repetidas origens fornecem diversas replicações e oferecem imenso potencial para o uso de análises comparativas visando identificar os correlatos ecológicos das transições entre os modos reprodutivos (SHINE, 1985; LEE; SHINE, 1998; BLACKBURN, 2006).

Uma abordagem comum nos primeiros estudos sobre o tema era assumir que qualquer potencial benefício da viviparidade funcionava como vantagem seletiva durante sua evolução (SHINE; BULL, 1979; SHINE, 1985). Contudo, para se avaliar os fatores que levam à reprodução vivípara é importante ter em mente que, mais do que apenas serem apontados como modos reprodutivos, a oviparidade e a viviparidade representam estratégias reprodutivas distintas que possuem benefícios (vantagens) e custos (desvantagens) que diferem em sua aplicação conforme a espécie em questão (TINKLE; GIBBONS, 1977; SHINE, 1985). Embora a viviparidade possa fornecer vantagem para as fêmeas (i.e., aumentar seu sucesso reprodutivo), ela pode também aumentar seus custos reprodutivos (e.g., menor sobrevivência, redução na fecundidade futura: TINKLE; GIBBONS, 1977; SHINE; BULL, 1979, SHINE, 1985). A eliminação da necessidade das fêmeas de procurar locais adequados para desovas e a proteção dos ovos contra diversas fontes de mortalidade (como condições climáticas extremas e predação) que estariam presentes no local em que

os ovos fossem depositados, mas não no útero materno, são alguns exemplos dos benefícios da viviparidade (FITCH, 1970; TINKLE; GIBBONS, 1977; BLACKBURN; STEWART, 2011). Em contrapartida, a viviparidade apresenta diversos custos atrelados a ela, como redução da mobilidade (e maior risco de predação), aumento dos custos associados ao transporte da ninhada, aumento do grau de sobrecarga física (visto que os ovos aumentam significativamente em volume durante o desenvolvimento; e.g., ANDREWS, 2004; BRAZ, 2009) e diminuição da fecundidade e da frequência reprodutiva (SHINE, 1980; BEUCHAT; VLECK, 1990; QUALLS; SHINE, 1995; BLACKBURN; STEWART, 2011; BLEU et al., 2012). Assim, no contexto da evolução das histórias de vida, a viviparidade será favorecida naquelas circunstâncias em que seus benefícios excedam seus custos (TINKLE et al., 1970; PACKARD et al., 1977; TINKLE; GIBBONS, 1977; STEARNS, 1992). Diferentes custos podem contrapor os benefícios associados à viviparidade e limitar sua ocorrência e evolução. A natureza desses custos e benefícios relativos é utilizada para elaborar e fundamentar as hipóteses acerca dos agentes seletivos que favoreceram a origem da viviparidade em Squamata, ou seja, o sucesso reprodutivo de uma fêmea ovípara é contrastado ao de uma fêmea vivípara (SHINE, 1985).

Ao longo dos anos, diversas hipóteses foram propostas acerca dos agentes seletivos que favoreceram a origem da viviparidade em Squamata (WEEKES, 1933; NEILL, 1964; PACKARD et al., 1977; TINKLE; GIBBONS, 1977; SHINE; BULL, 1979; SHINE, 1995; WEBB et al., 2006). Essencialmente, tais hipóteses são baseadas em diferentes fatores ambientais (e.g., climas frios, climas quentes, imprevisibilidade climática, extremos de umidade, predação e parasitismo) e nas características das espécies, como habilidade defensiva, hábitos (arbóreos, aquáticos e fossoriais) e cuidado materno dos ovos (WEEKES, 1933; NEILL, 1964; FITCH, 1970; PACKARD et al., 1977; TINKLE; GIBBONS, 1977; SHINE, 1985). Entretanto, diversas dessas hipóteses já foram rejeitadas em suas bases lógicas, por falharem em demonstrar alguma vantagem seletiva para as formas intermediárias ou com prolongada retenção de ovos (PACKARD ET AL., 1977; SHINE; BULL, 1979; SHINE, 1985). O modelo gradualista prediz que as condições em que a viviparidade evoluiu devem ser aquelas que favoreçam aumentos progressivos na quantidade de desenvolvimento embrionário intrauterino (PACKARD et al., 1977; SHINE, 1985). Em outras palavras, a seleção natural somente favoreceria o aumento progressivo na retenção de ovos se a subsequente redução no período de incubação aumentasse o sucesso de eclosão. Existem diversas condições em

que a viviparidade pode ser favorecida em detrimento da oviparidade, mas na qual ela não evoluirá porque nenhuma vantagem advém dos estágios intermediários necessários. Por exemplo, a aquisição da viviparidade pode conferir uma vantagem em ambientes cujos locais adequados para desovar são escassos (NEILL, 1964; FITCH, 1970). No entanto, por mais que as fêmeas retenham os ovos no útero por períodos cada vez maiores, os locais adequados ainda serão escassos no momento da desova (PACKARD et al., 1977; GUILLETTE, 1993).

Ainda que diversas hipóteses já tenham sido descartadas, outras ainda permanecem plausíveis (SHINE, 1985). Dentre elas, a chamada 'hipótese do clima frio', embora uma das mais antigas é a que recebe a maior aceitação (WEEKES, 1933; PACKARD et al., 1977; TINKLE; GIBBONS, 1977; BLACKBURN, 1982; SHINE, 1985; QUALLS; SHINE, 1998; LAMBERT; WIENS, 2013). Essa hipótese propõe que a viviparidade evoluiu como uma resposta adaptativa às baixas temperaturas durante a estação reprodutiva.

Parte da evidência utilizada para conceber a hipótese do clima frio provém da observação de maiores proporções de espécies vivíparas habitando elevadas latitudes e altitudes (WEEKES, 1933; GREER, 1968; GREENE, 1970; TINKLE; GIBBONS, 1977; GUILLETTE et al., 1980). Por exemplo, em Tamaulipas, nordeste do México, a proporção de espécies vivíparas varia de 9 a 22% entre 0 e 1.000 metros de altitude, mas varia entre 50 e 71% a partir de 1.250 metros de altitude (GREENE, 1970). Na América do Norte, por volta de 30% das espécies entre 25 e 45°N são vivíparas, mas esse número aumenta para 62% entre 50 e 55°N (TINKLE; GIBBONS, 1977). Entretanto, a observação de maiores proporções de espécies vivíparas em elevadas latitudes e altitudes não necessariamente indica as condições sob as quais a viviparidade surgiu. A viviparidade pode ter surgido em outras regiões em resposta a pressões seletivas distintas e a aquisição desse modo reprodutivo pode ter permitido a ocupação de regiões de clima frio (BLACKBURN, 2000b). Uma evidência mais forte suportando a hipótese de que a viviparidade é uma adaptação a climas frios deriva de estudos que comparam as áreas de ocorrência de espécies ovíparas e vivíparas proximamente aparentadas. Esses estudos demonstraram que a maioria das 'origens recentes' (i.e., aquelas para as quais podemos identificar táxons ovíparos e vivíparos proximamente aparentados) da viviparidade está associada com regiões de elevadas latitudes e altitudes e, presumivelmente, climas frios (BLACKBURN, 1982; SHINE, 1985; QUALLS; SHINE, 1998).

Essas associações entre viviparidade e climas frios colocam as baixas temperaturas ambientais como uma provável força seletiva por trás da transição da oviparidade para a viviparidade (BLACKBURN, 1982; SHINE, 1985). Em particular, os efeitos deletérios das baixas temperaturas nos ninhos sobre os ovos e os benefícios das temperaturas mais quentes para os ovos dentro do útero (via termorregulação materna) são considerados os principais mecanismos pelos quais os climas frios favorecem a origem da viviparidade (SHINE, 1985; BLACKBURN; STEWART, 2011).

Devido ao desenvolvimento embrionário ser diretamente afetado pelo regime térmico durante a incubação, as baixas temperaturas as quais os ovos estariam sujeitos nos ninhos podem provocar diversas consequências deletérias como desaceleração das taxas de desenvolvimento embrionário, mortalidade dos embriões, produção de filhotes malformados, além de afetar negativamente características fenotípicas dos filhotes importantes para a sobrevivência como, morfologia, taxa de crescimento e desempenho locomotor (SHINE, 1995; QUALLS; ANDREWS, 1999). Assim, de acordo com a hipótese do clima frio, a prolongada retenção de ovos e a consequente aquisição da viviparidade seriam favorecidas nas regiões de climas frios porque, devido à termorregulação, as fêmeas podem fornecer temperaturas mais elevadas para os ovos no útero do que se eles tivessem sido depositados no solo (PACKARD et al., 1977; SHINE; BULL, 1979; SHINE, 1983, 2004; GUILLETTE, 1993; QUALLS; SHINE, 1998). Basicamente, por reterem os ovos por mais tempo e por meio da termorregulação, as fêmeas podem elevar seu sucesso reprodutivo pelo menos de três formas: (1) por acelerar a embriogênese, (2) por reduzir a mortalidade embrionária ou (3) aumentar a viabilidade dos filhotes (SHINE, 1983b; QUALLS; SHINE, 1998; QUALLS; ANDREWS, 1999).

Essa hipótese é bastante atrativa, pois ela oferece vantagens aos estágios intermediários de retenção de ovos e favorece a evolução de períodos cada vez mais longos de retenção de ovos culminando na conclusão do desenvolvimento embrionário intrauterino e em filhotes totalmente formados na parturição (PACKARD et al., 1977; SHINE, 1985; GUILLETTE, 1993). Mesmo aumentos relativamente curtos na duração da retenção de ovos aumentariam as taxas de sobrevivência dos filhotes (e o sucesso reprodutivo materno) porque os ovos estariam em estágios mais avançados na postura e, portanto, requereriam menos tempo para eclodir do que os ovos retidos por menos tempo e depositados em estágios menos desenvolvidos (SHINE, 1985). Assim, as maiores taxas de sobrevivência

atuariam como uma força seletiva para a expressão continuada e para o prolongamento da retenção de ovos em uma população (GUILLETTE, 1993).

Uma série de estudos experimentais tem confirmado várias das predições derivadas da hipótese do clima frio. Alguns trabalhos têm mostrado que durante o período gestacional tanto Squamata ovíparos como vivíparos mantêm temperaturas corpóreas mais elevadas do que o ambiente externo e do que fêmeas não reprodutivas (e.g., SHINE, 1983b). Baixas temperaturas ao longo da embriogênese desaceleram a taxa de desenvolvimento levando a maiores tempos (QUALLS; ANDREWS, 1999). O desenvolvimento em temperaturas mais elevadas produz maiores taxas de eclosão, filhotes maiores, mais pesados e que desempenham melhor atividades como locomoção e predação (QUALLS; ANDREWS, 1999; SHINE, 2004). Além disso, estudos comparativos da área de ocorrência das espécies ovíparas com retenção de ovos também fornecem suporte para o modelo do clima frio. Por exemplo, espécies ou populações ovíparas com prologada retenção de ovos ocupam áreas mais elevadas do que as formas ovíparas com reduzida retenção (CALDERÓN-ESPINOSA et al., 2006).

Ao mesmo tempo em que as temperaturas frias podem ser um fator primordial conduzindo à evolução da viviparidade, relativamente poucos estudos foram realizados utilizando dados quantitativos e um arcabouço filogenético para testar a predição fundamental da hipótese do clima frio, a de associação ente viviparidade e baixas temperaturas. Existe um entendimento generalizado que os estudos comparativos entre as espécies precisam considerar a filogenia porque os dados relativos a espécies não são independentes, devido à ancestralidade compartilhada (FELSENSTEIN, 1985; REZENDE; DINIZ-FILHO, 2012). Estudos mais antigos utilizaram informação filogenética para estimar o número de origens de viviparidade e testar associações com variáveis ecológicas (SHINE; BULL, 1979; BLACKBURN, 1982; SHINE, 1985). Porém, além de utilizarem somente dados ambientais qualitativos (e.g., clima frio ou clima quente), ou estes estudos não utilizaram testes estatísticos para avaliar essas associações (BLACKBURN, 1982) ou não levaram em consideração o efeito da filogenia nas análises (SHINE; BULL, 1979; SHINE, 1985). Pelo fato de táxons estreitamente relacionados serem mais provavelmente similares uns aos outros do que táxons distantemente relacionados, as relações filogenéticas devem ser consideradas nas análises comparativas (FELSENSTEIN, 1985; HARVEY; PAGEL, 1991).

Apenas mais recentemente alguns estudos começaram a empregar métodos filogenéticos comparativos para testar a hipótese do clima frio. No entanto, alguns deles ou utilizavam apenas dados ambientais qualitativos ou apenas dados geográficos (SCHULTE et al., 2000; HODGES, 2004). Além disso, correlações com os chamados climas frios nem sempre foram observadas. Por exemplo, Schulte et al. (2000) usaram testes filogenéticos, mas não encontraram associação significativa entre origens da viviparidade e climas frios nos lagartos sul-americanos do gênero *Liolaemus*, que apresenta espécies ovíparas e vivíparas. Os autores não incluíram dados climáticos e apenas estipularam arbitrariamente regiões de clima frio, definidas como altitudes acima 2.500 m ou latitudes acima de 40° S. Em outro estudo, Hodges (2004) utilizou métodos comparativos e encontrou que nos lagartos do gênero *Phrynosoma*, distribuídos na América do Norte, a viviparidade é associada com elevadas altitudes, mas não com elevadas latitudes. Contudo, nesse trabalho a autora não incluiu dados explícitos de clima. Apenas recentemente foi conduzido um estudo empregando métodos filogenéticos e dados quantitativos de clima para testar diretamente associações entre viviparidade e baixas temperaturas. Lambert e Wiens (2013) testaram essas associações utilizando 117 espécies de lagartos da família Phrynosomatidae (distribuídos desde o Canadá até o Panamá) e encontraram relações significativas entre viviparidade e baixas temperaturas durante a estação reprodutiva, suportando assim a hipótese do clima frio.

No entanto, as causas finais e as pressões seletivas que levaram a transição da oviparidade para a viviparidade ainda não estão inteiramente compreendidas, especialmente nas regiões tropicais onde diversas espécies vivíparas ocorrem (TINKLE; GIBBONS, 1977). Em alguns lagartos, os ninhos de espécies ovíparas e as temperaturas corpóreas das fêmeas grávidas apresentam pouca diferença na temperatura média (ANDREWS, 2000; SHINE et al., 2003). Fêmeas do lagarto vivíparo *Eremias przewalskii* curiosamente selecionam temperaturas corpóreas mais baixas durante a gravidez (LI et al., 2008).

Neste capítulo, nós testamos as predições da hipótese do clima frio dentro de uma estrutura filogenética, usando como modelo as serpentes da tribo Hydropsini. Especificamente, nós testamos se (1) a proporção de Hydropsini vivíparos aumenta conforme a altitude e latitude, (2) se a viviparidade é o modo reprodutivo mais frequente em regiões com temperaturas mais baixas e (3) se as espécies vivíparas da tribo estão

associadas a áreas de maiores latitudes e altitudes (e presumivelmente climas frios). Em tais associações assume-se que as áreas de elevadas latitudes e altitudes sejam caracterizadas por baixas temperaturas. Entretanto, essas associações nem sempre se mostram verdadeiras (HAWKINS; DINIZ-FILHO, 2004) e, diante disso, consideramos também as temperaturas e verificamos se os *Hydropsini* vivíparos estão associados também a áreas com temperaturas mais baixas do que os ovíparos. Para isso, nós primeiramente traçamos a distribuição geográfica de 17 espécies da tribo após compilar as localidades de coleta de diferentes fontes. Uma vez traçada a distribuição, obtivemos as diversas variáveis ambientais da área de ocorrência de cada espécie. Adicionalmente, nós exploramos algumas potenciais pressões seletivas alternativas que poderiam favorecer a evolução da viviparidade na tribo.

4.2 MATERIAL E MÉTODOS

4.2.1 Espécies de estudo

Para testar as hipóteses acerca das pressões seletivas foram incorporadas no estudo todas as 16 espécies de *Hydropsini* (de um total de 21) cujos modos reprodutivos são conhecidos (Capítulo 1), sendo as três espécies do gênero *Hydrops*, *Pseudoeryx plicatilis* e 12 espécies de *Helicops* (Quadro 1). No caso de *Helicops angulatus*, que apresenta ambos os modos reprodutivos (Capítulo 1), as formas ovíparas e vivíparas foram consideradas separadamente.

4.2.2 Coleta de dados

4.2.2.1 Distribuição geográfica e elaboração dos mapas

A distribuição geográfica de cada espécie foi caracterizada combinando dados obtidos da literatura com registros de exemplares examinados em coleções zoológicas. Primeiro, foram levantados registros de ocorrência a partir da literatura herpetológica. Inicialmente, foram utilizados os registros de trabalhos que continham relação de espécimes-testemunho. Os registros utilizados foram compilados na seguinte ordem: (1) de descrições de espécies novas e de revisões taxonômicas para o grupo (e.g., ROZE, 1957; ALBUQUERQUE, 2000; SCROCCHI et al., 2005; ALBUQUERQUE; LEMA, 2008; KAWASHITA-RIBEIRO et al., 2013); (2) de publicações sobre atualizações da distribuição geográfica (e.g., SCARTOZZONI et al., 2010); (3) de estudos sobre biologia ou ecologia das espécies do grupo com análise de material depositado em coleções (e.g., ALBUQUERQUE; CAMARGO, 2004;

SCARTOZZONI, 2005, 2009) e (4) de levantamento de herpetofauna (e.g., VALDUJO et al., 2009).

Em seguida, foram obtidas listagens dos exemplares depositados em 22 coleções zoológicas brasileiras (Quadro 3) e foram observadas as localidades ainda não computadas. Os exemplares dessas localidades foram examinados para confirmação de sua identidade taxonômica e esses registros adicionados à base de dados. Registros adicionais foram obtidos de espécimes coletados em trabalhos de campo coordenados pelos pesquisadores Márcio Martins do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (identificados ao longo do texto pela sigla MM) e Ricardo J. Sawaya da Universidade Federal de São Paulo (sigla RJS), mas que ainda não foram incorporados a nenhuma coleção zoológica. Por fim, a base de dados foi complementada com registros publicados de observações de campo sem identificação de espécimes-testemunho (e.g., FORD; FORD, 2002). Esses registros foram utilizados apenas de forma complementar e nas ocasiões em que não se distanciavam muito da distribuição geográfica estabelecida.

Registros de espécimes que apresentavam somente o nome do estado não foram utilizados. Registros sem precisão geográfica (e.g., Rio Xingu, Rio Teles Pires) foram na sua maioria descartados exceto quando ampliaram significativamente o limite da distribuição. Nesses casos, padronizou-se plotar os pontos da localidade citada o mais próximo possível do limite da distribuição obtida. Na existência de dois ou mais registros para o mesmo município optou-se por utilizar aquele que apresentasse descrição da localidade de coleta.

Quando fornecidas, as coordenadas geográficas (latitude e longitude) associadas aos exemplares foram preferencialmente utilizadas (tanto para registros da literatura como de espécimes examinados). As localidades sem coordenadas geográficas no registro original foram georeferenciadas com o auxílio de diversos gazetteers ou usando o programa Google Earth, versão 7.0. Na ausência de localidade precisa foram utilizadas as coordenadas do município. Para a elaboração dos mapas, todas as coordenadas geográficas foram convertidas para graus decimais e em seguida importadas no programa ArcGIS, versão 9.3.

Quadro 3 - Lista das 22 coleções herpetológicas brasileiras que tiveram exemplares analisados

Região	Estado	Coleção (Sigla)
Sudeste	MG	Laboratório e Museu de Zoologia, Universidade Federal de Alfenas (LMZ)
	MG	Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (PUC-MG)
	MG	Fundação Nacional Ezequiel Dias (FUNED)
	MG	Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF)
	RJ	Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ)
	SP	Coleção Herpetológica Alphonse Richard Hoge, Instituto Butantan (IBSP)
	SP	Hospital Vital Brazil (HVB)
	SP	Museu de Zoologia Prof. Adão José Cardoso, Universidade Estadual de Campinas (ZUEC)
Sul	RS	Museu Zoobotânico Augusto Ruschi, Universidade de Passo Fundo (CRUPF)
	RS	Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP)
	PR	Museu de História Natural Capão da Imbuia (MHNCI)
Norte	AC	Universidade Federal do Acre, <i>campus</i> Rio Branco (UFAC)
	AM	Instituto de Medicina Tropical de Manaus (IMTM)
	AM	Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA)
	PA	Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG)
	PA	Coleção Herpetológica das Faculdades Integradas do Tapajós (LPHA)
Nordeste	BA	Museu de Zoologia da Universidade Federal da Bahia (MZUFBA)
	RN	Coleção Herpetológica do Departamento de Botânica, Ecologia e Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte (CHBEZ)
Centro-Oeste	DF	Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB)
	GO	Coleção Zoológica da Universidade Federal de Goiás (ZUFG)
	MS	Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (ZUFMS)
	MT	Coleção Zoológica da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT)

4.2.2.2 Levantamento das variáveis ambientais

Diversas variáveis ambientais foram quantificadas e comparadas entre os Hydropsini. Para isso, primeiramente todos os registros de ocorrência por espécie foram plotados em um mapa utilizando-se o programa DIVA-GIS, versão 7.5 (HIJMANS et al., 2001). Em seguida, os dados ambientais por localidade foram extraídos da base de dados do WorldClim, versão 1.3 (HIJMANS et al., 2005), que combina dados climáticos entre 1950 e 2000. A resolução espacial adotada foi de 2,5 minutos (*ca.* 5 km).

Para cada localidade de coleta foram extraídos valores de altitude, latitude e médias mensais das temperaturas mínimas e máximas. Os dados de altitude e latitude serviram para calcular as seguintes variáveis geográficas por espécie: (1) altitude mínima; (2) altitude máxima; (3) ponto médio de altitude; (4) latitude máxima e (5) ponto médio latitudinal. Por sua vez, os dados de temperatura serviram para gerar as seguintes variáveis climáticas: (1) média da temperatura mínima anual; (2) média da temperatura máxima anual; (3) temperatura média anual; (4) variação mensal da temperatura (calculados pela diferença entre as temperaturas médias mensais mínimas e máximas) e (5) amplitude anual da temperatura (diferença entre a temperatura máxima do mês mais quente e a temperatura mínima do mês mais frio).

Em um segundo momento, todas as variáveis térmicas acima foram recalculadas considerando somente os seis meses mais chuvosos (*i.e.*, estação chuvosa). Essa atitude foi tomada devido à reprodução (gestação, parturição/desovas) dos Hydropsini ocorrer majoritariamente nesse período (AGUIAR; DI-BERNARDO, 2005; SCARTOZZONI, 2009), o que situa essas variáveis dentro de um contexto biologicamente mais relevante.

4.2.3 Análise dos dados

Para testar se as espécies da tribo seguem o padrão predito pela hipótese do clima frio foram realizadas análises de correlação entre os modos reprodutivos e as diversas variáveis ambientais selecionadas (ver item 2.2.2). Especificamente, testei se a viviparidade

na tribo está relacionada a áreas de maiores altitudes ou latitudes (mínimas, médias e máximas) ou a áreas com menores temperaturas (mínimas, máximas e médias). Duas formas de análise foram utilizadas, uma com estatística convencional e outra utilizando métodos filogenéticos comparativos. Os procedimentos empregados resumem-se abaixo, mas foram similares aos utilizados no capítulo anterior onde foram adequadamente detalhados.

Primeiramente, cada espécie foi tratada como uma unidade independente (i.e., assumindo uma filogenia em estrela) no qual buscamos os padrões gerais. Para isso, utilizamos análises de correlação convencionais entre os modos reprodutivos (codificados como [0] para oviparidade e [1] para viviparidade; cf. HODGES, 2004) e as variáveis de interesse para cada táxon terminal. Em um segundo momento, os dados foram também analisados com métodos filogenéticos comparativos (HARVEY; PAGEL, 1991; DINIZ-FILHO, 2000). Para tal, foram calculados os contrastes independentes (FELSENSTEIN, 1985) entre as variáveis de interesse e os modos reprodutivos.

Os contrastes filogenéticos independentes foram gerados através do módulo PDAP:PDTREE (MIDFORD et al., 2011) para o programa Mesquite, versão 2.75 (MADDISON; MADDISON, 2011). A topologia utilizada para o cálculo dos contrastes foi a mesma obtida no Capítulo 1. As politomias foram tratadas como comprimento de ramo igual a zero e os graus de liberdade foram corrigidos subtraindo o número de politomias presentes na árvore filogenética (PURVIS; GARLAND, 1993; GARLAND; DÍAZ-URIARTE, 1999). Para os demais ramos quatro diferentes tipos arbitrários de comprimentos foram testados conforme critérios de Garland et al. (1992): constante (todos = 1), Grafen (1989), Pagel (1992) e Nee (PURVIS, 1995). Análises preliminares indicaram que os valores arbitrários de Nee (PURVIS, 1995) para os comprimentos dos ramos forneceram uniformizações adequadas dos contrastes independentes (GARLAND et al., 1992; DÍAZ-URIARTE; GARLAND, 1996, 1998). A relação entre os contrastes dos modos reprodutivos e as variáveis de interesse foi analisada utilizando correlações lineares de Pearson passando pela origem (GARLAND ET AL., 1992). Devido à ausência de dados, *Helicops petersi* foi removida da árvore antes do cálculo dos contrastes independentes, conforme recomendado para o uso do módulo PDAP (MIDFORD et al. 2011). Todos os testes foram unicaudais, pois já existe a predição *a priori* de correlação entre a viviparidade e climas frios.

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Distribuição geográfica

Foram obtidos 1614 registros de ocorrência para as 16 espécies de Hydropsini cujos modos reprodutivos são conhecidos (para lista completa ver Apêndice D). Um total de 1111 registros foi obtido da literatura e 503 de material examinado neste trabalho (Tabela 2). A quantidade de registros por espécie bem como sua respectiva forma de obtenção encontra-se resumida na Tabela 8.

Tabela 8 - Resumo dos registros de ocorrência para a tribo Hydropsini e sua respectiva forma de obtenção

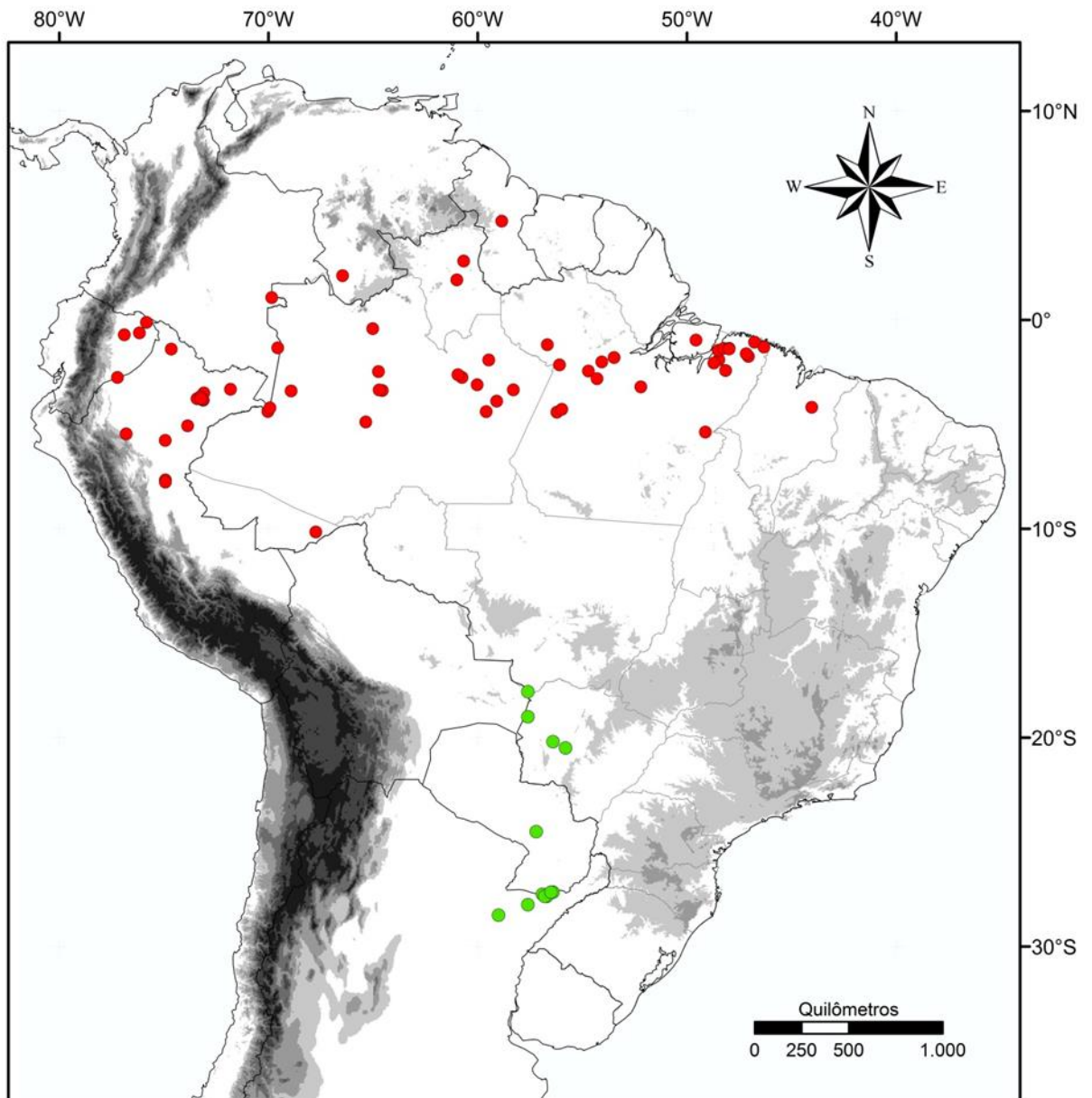
Espécie	Registros de exemplares	Registros obtidos da	Total de registros
	examinados	literatura	obtidos
<i>Hydrops martii</i>	19	44	63
<i>Hydrops triangularis</i>	19	144	163
<i>Hydrops caesurus</i>	1	12	13
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	22	83	105
<i>Helicops hagmanni</i>	22	33	55
<i>Helicops trivittatus</i>	8	19	27
<i>Helicops carinicaudus</i>	56	80	136
<i>Helicops infrataeniatus</i>	96	108	204
<i>Helicops modestus</i>	70	88	158
<i>Helicops leopardinus</i>	42	144	186
<i>Helicops danieli</i>	0	33	33
<i>Helicops polylepis</i>	35	66	101
<i>Helicops scalaris</i>	0	19	19
<i>Helicops pastazae</i>	0	39	39
<i>Helicops angulatus</i>	87	180	267
<i>Helicops gomesi</i>	26	19	45
TOTAL DE REGISTROS	503	1111	1614

Os Hydropsini estão distribuídos ao longo de quase toda a América do Sul cisandina, desde o norte da Venezuela até o nordeste da Argentina e do Uruguai, compreendendo uma amplitude de mais de 45° de latitude. Além disso, duas espécies (*Hydrops triangularis* e *Helicops angulatus*) ocorrem na ilha de Trinidad (em Trinidad e Tobago), na América Central. O registro mais setentrional foi verificado para *Helicops scalaris* (11,37° N; Potrero Nuevo, Canal de Riego, Guajira, Zulia, Venezuela; UF 37841) enquanto que o registro mais meridional foi observado para *Helicops infrataeniatus* (33,89° S; Ruta 9, La Coronilla, Rocha, Uruguai; ZVC-R 4446). As espécies da tribo ocorrem em todos os países da América da Sul, com exceção do Chile, e em uma ampla diversidade de biomas como, por exemplo, Amazônia, Caatinga, Cerrado, Pantanal e Chaco (Figuras 30 a 37).

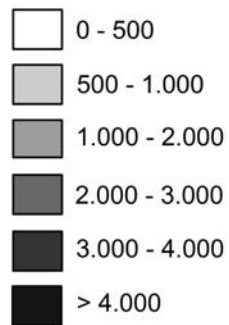
As espécies do gênero *Hydrops* ocorrem em áreas não muito elevadas (até 870 m) a leste dos Andes, desde a Amazônia colombiana, Venezuela, Trinidad e Tobago e escudo das Guianas, podendo adentrar o centro-oeste e nordeste do Brasil, até o norte da Bolívia e nordeste da Argentina (Figuras 30 e 31 e Tabela 9). *Hydrops martii* e *Hy. triangularis* ocupam áreas tropicais da América do Sul. *Hydrops martii* apresenta distribuição restrita à bacia do Amazonas (Figuras 30), onde ocorre em simpatria com *Hy. triangularis* (Figura 31). No entanto, *Hy. triangularis* apresenta distribuição mais ampla, estendendo-se às bacias do Orinoco, Tocantins-Araguaia e Atlântico Norte-Nordeste (Figura 31). Já *Hydrops caesurus* ocupa áreas tropicais e subtropicais na América do Sul e apresenta distribuição disjunta em relação às demais espécies do gênero, ocupando as bacias dos rios da Prata e Paraná (Figura 30).

Pseudoeryx plicatilis é amplamente distribuída na América do Sul, atingindo altitudes de aproximadamente 1.770 metros (Figura 32 e Tabela 9). Embora adentre a porção subtropical do continente a espécie ocorre predominantemente na região tropical (Figura 32). Ocorre desde a Amazônia colombiana, região central da Venezuela e escudo das Guianas até o sul do Paraguai e nordeste da Argentina. No Brasil é encontrada principalmente nas regiões norte e centro-oeste, podendo atingir o noroeste do Maranhão (Figura 32).

Figura 30 - Distribuição geográfica de *Hydrops martii* e *Hydrops caesurus* (espécies ovíparas)



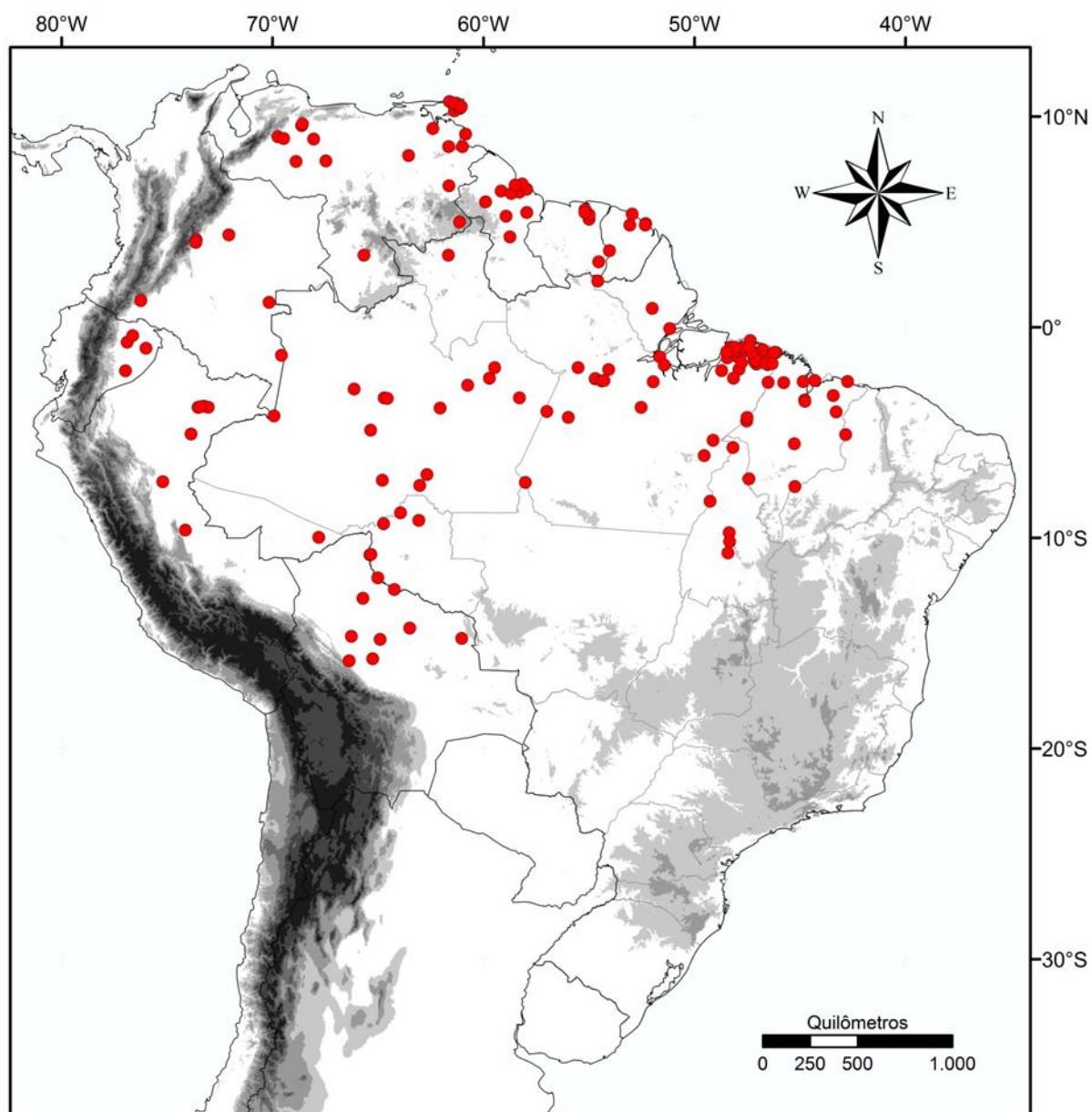
Altitude (m)



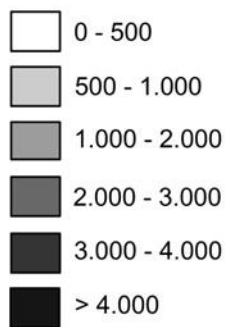
Espécie

- Hydrops martii*
- Hydrops caesurus*

Figura 31 - Distribuição geográfica de *Hydrops triangularis* (espécie ovípara)



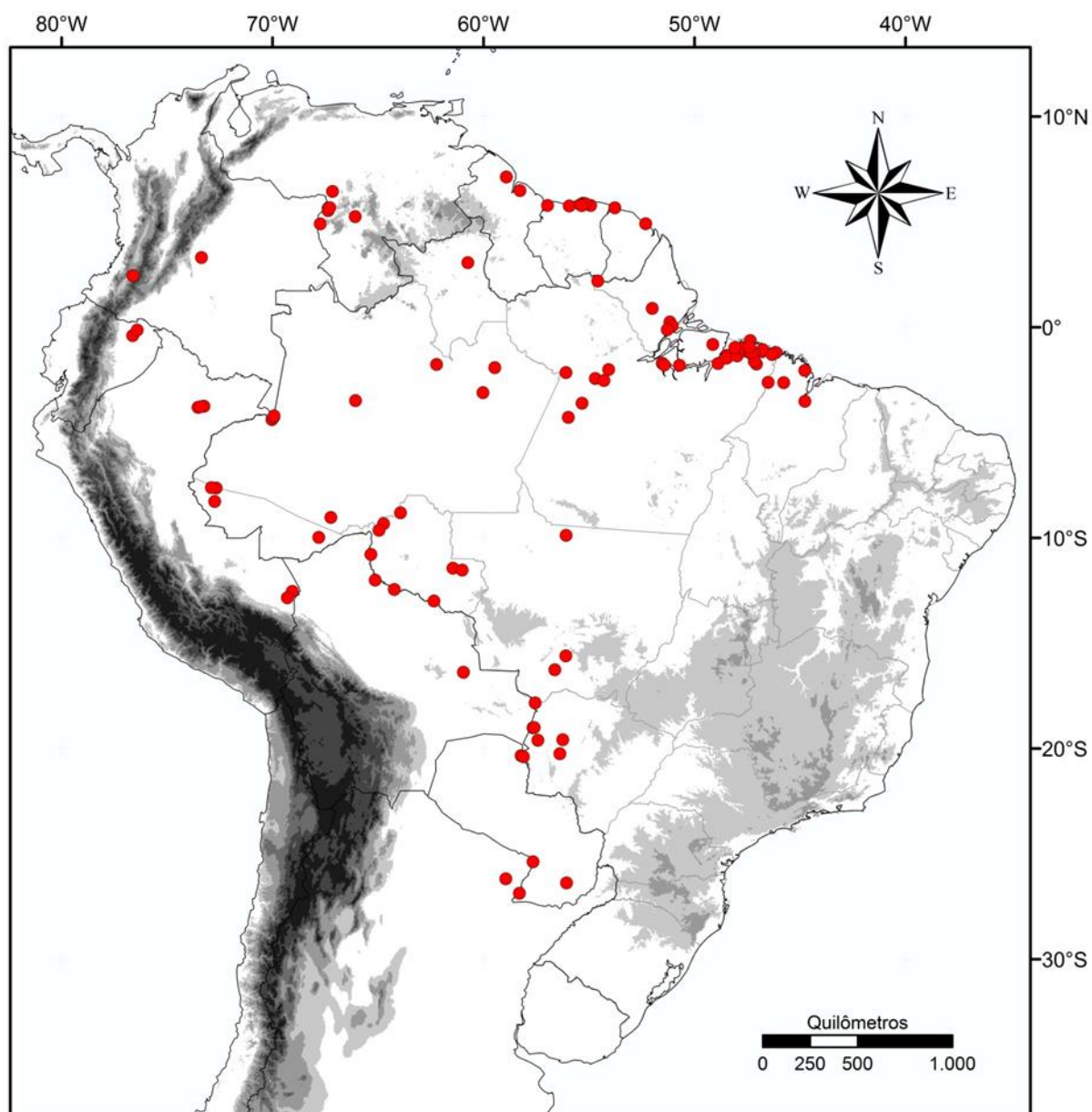
Altitude (m)



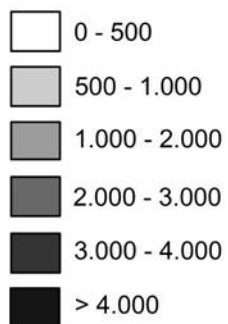
Espécie



Figura 32 – Distribuição geográfica de *Pseudoeryx plicatilis* (espécie ovípara)



Altitude (m)



Espécie



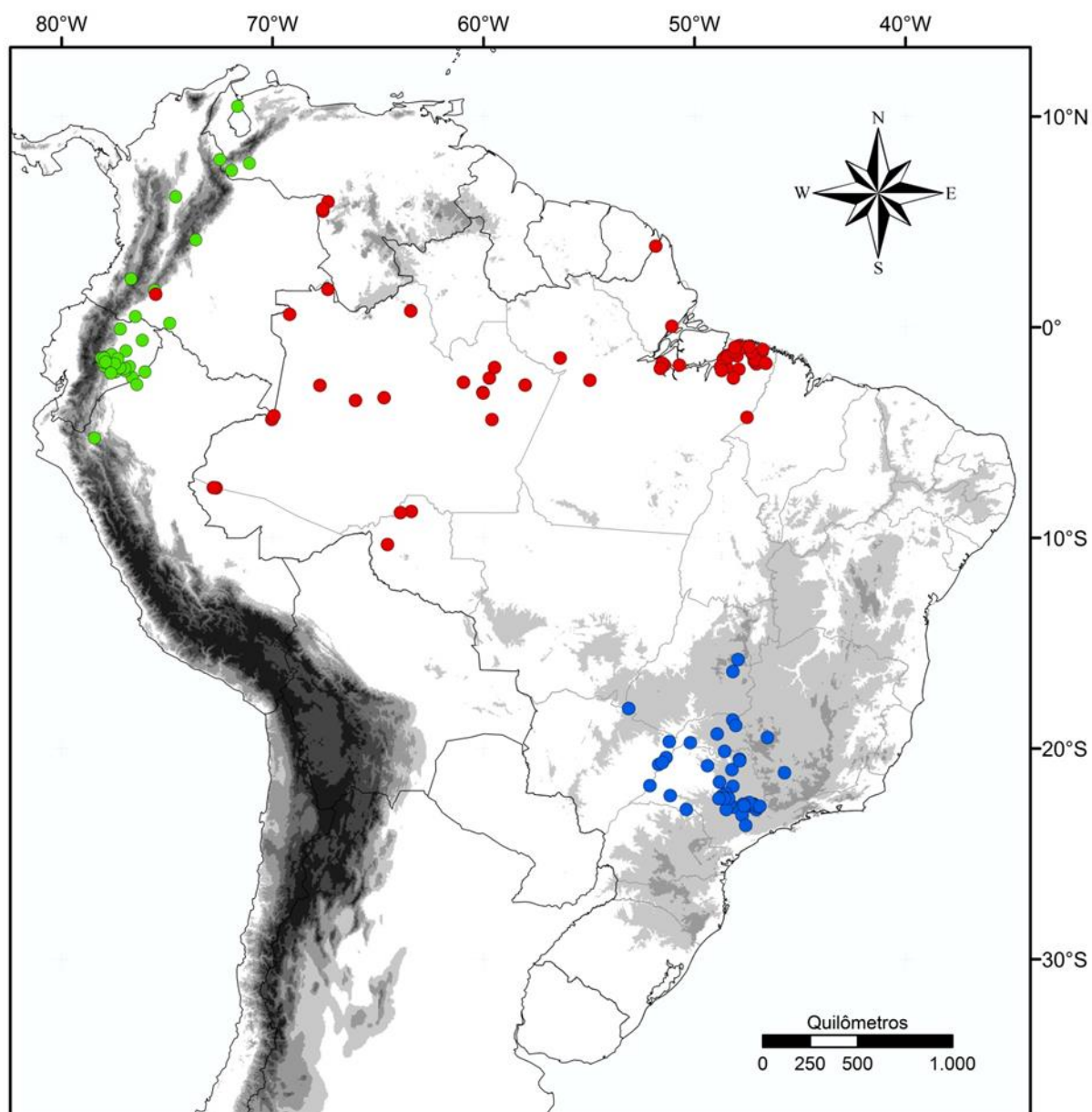
As espécies do gênero *Helicops* distribuem-se amplamente na América do Sul, sendo encontradas ao norte desde a Venezuela e Trinidad e Tobago até o sudeste do Uruguai, ocupando áreas tropicais e subtropicais no continente (Figuras 33 a 37).

Dentre as espécies ovíparas, *Helicops hagmanni* apresenta distribuição associada principalmente à bacia Amazônica (Figura 33). *Helicops gomesi* é encontrada em áreas de cerrado e borda da Mata Atlântica, principalmente no estado de São Paulo, mas atingindo o sudoeste de Minas Gerais, extremo leste do Mato Grosso do Sul, Goiás e Distrito Federal (Figura 33). *Helicops pastazae* ocorre principalmente a leste dos Andes no Equador e Colômbia, podendo atingir a região do Lago Maracaibo, na Venezuela (Figura 33).

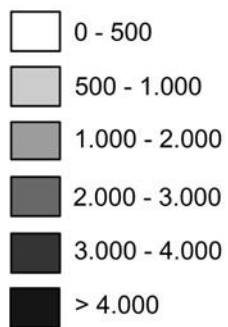
Dentre as espécies vivíparas, *Helicops trivittatus* ocorre no Brasil Central, onde é restrita à bacia do Tocantins-Araguaia (Figura 34). *Helicops carinicaudus* é encontrada nas regiões costeiras da Mata Atlântica, sudeste e sul do Brasil (Figura 34). *Helicops infrataeniatus* habita majoritariamente áreas correspondentes à bacia do Rio da Prata no Uruguai, Paraguai, Argentina e sul do Brasil (Figura 34). *Helicops modestus* ocorre principalmente no sudeste do Brasil (em São Paulo e Minas Gerais), podendo atingir Goiás e o Distrito Federal (Figura 35). *Helicops leopardinus* distribui-se amplamente na América do Sul, desde a Guiana Francesa e Suriname até o norte da Argentina (Figura 35). *Helicops polylepis* tem ampla distribuição no Brasil, ocupando áreas de Cerrado e Amazônia (Figura 36) ao passo que *Helicops danieli* e *Helicops scalaris* apresentam distribuição restrita. *Helicops danieli* é endêmica na Colômbia e *H. scalaris* ocorre majoritariamente na Venezuela podendo se estender ao norte da Colômbia (Figura 36).

Helicops angulatus está amplamente distribuída na América do Sul a leste dos Andes, desde a Amazônia colombiana e escudo das Guianas até as regiões do nordeste e centro-oeste do Brasil e norte da Bolívia (Figura 37). Indivíduos ovíparos são encontrados na Venezuela, Colômbia, Trinidad e em diversos estados do norte, nordeste e centro-oeste do Brasil (Figura 37). Entretanto, populações no Acre, centro e leste do Mato Grosso, oeste de Rondônia e leste do Peru são vivíparas (Figura 37).

Figura 33 - Distribuição geográfica de *Helicops hagdmani*, *H. pastazae* e *H. gomesi* (espécies ovíparas)



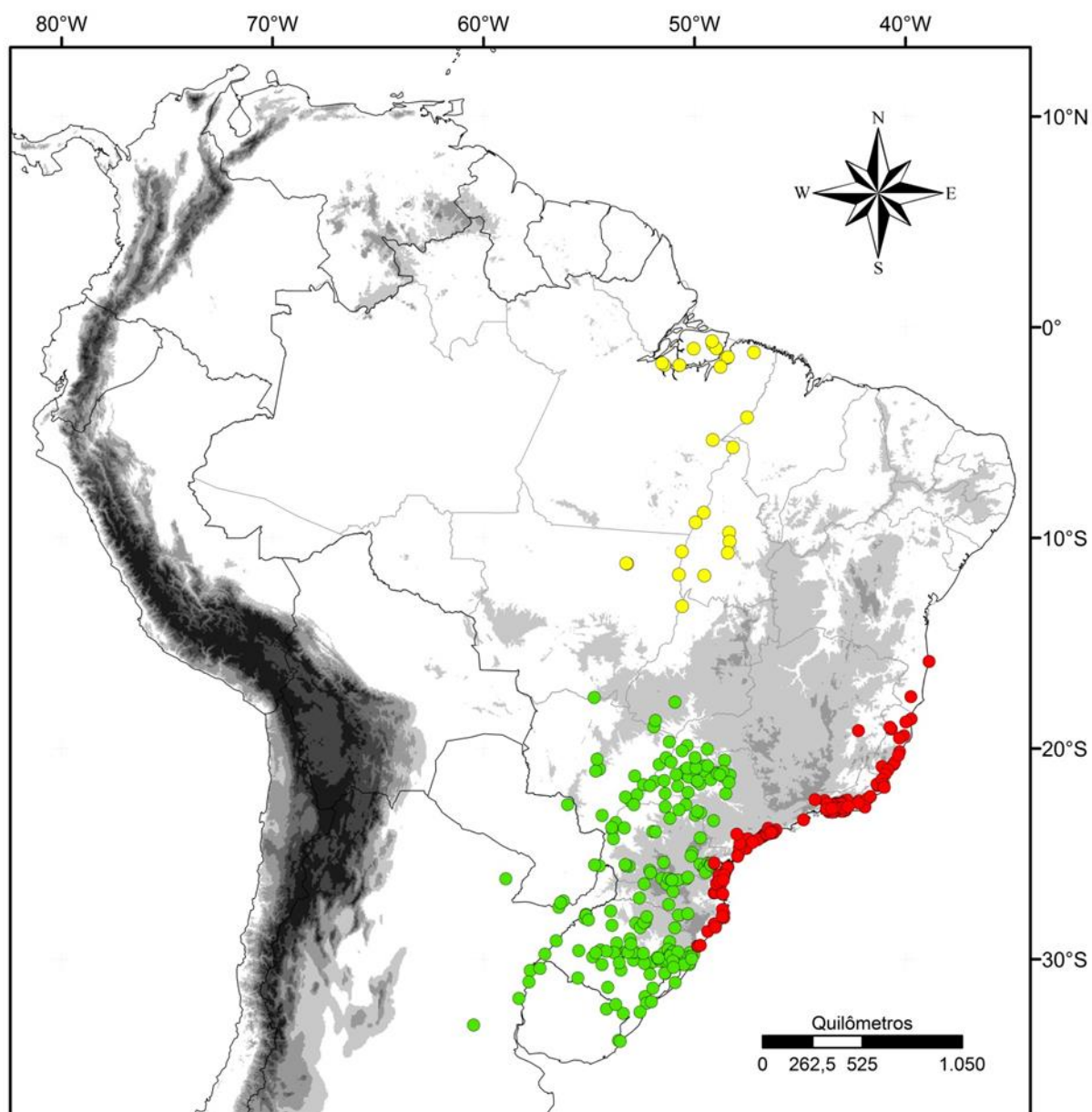
Altitude (m)



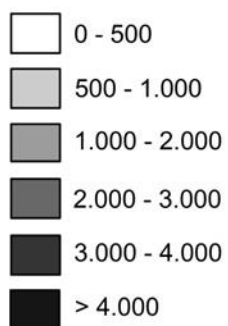
Espécie

- Helicops hagdmani*
- Helicops pastazae*
- Helicops gomesi*

Figura 34 - Distribuição geográfica de *Helicops trivittatus*, *H. carinicaudus* e *H. infrataeniatus* (espécies vivíparas)



Altitude (m)



Espécie

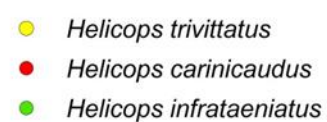
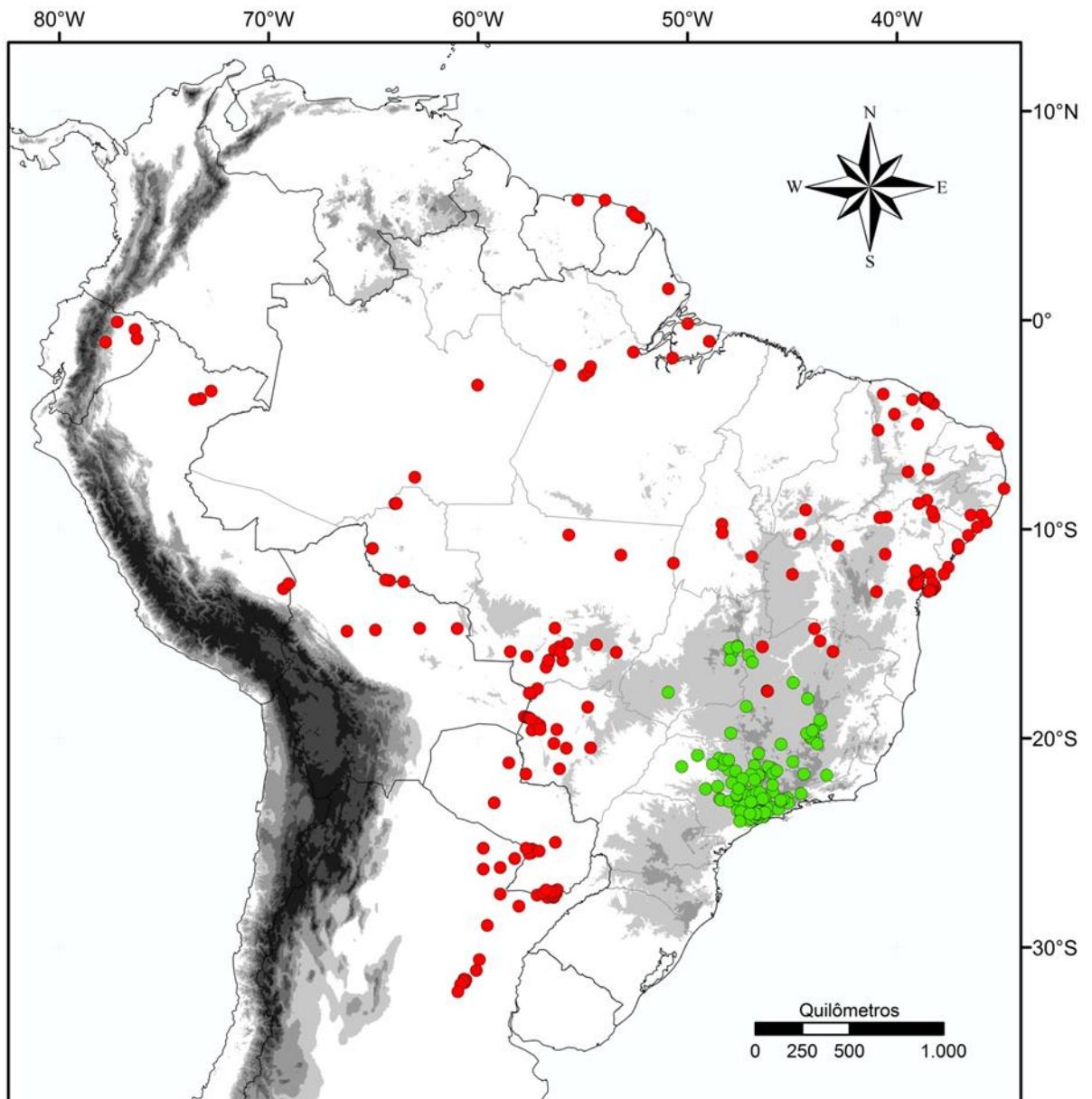
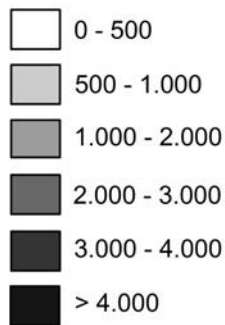


Figura 35 - Distribuição geográfica de *Helicops modestus* e *H. leopardinus* (espécies vivíparas)



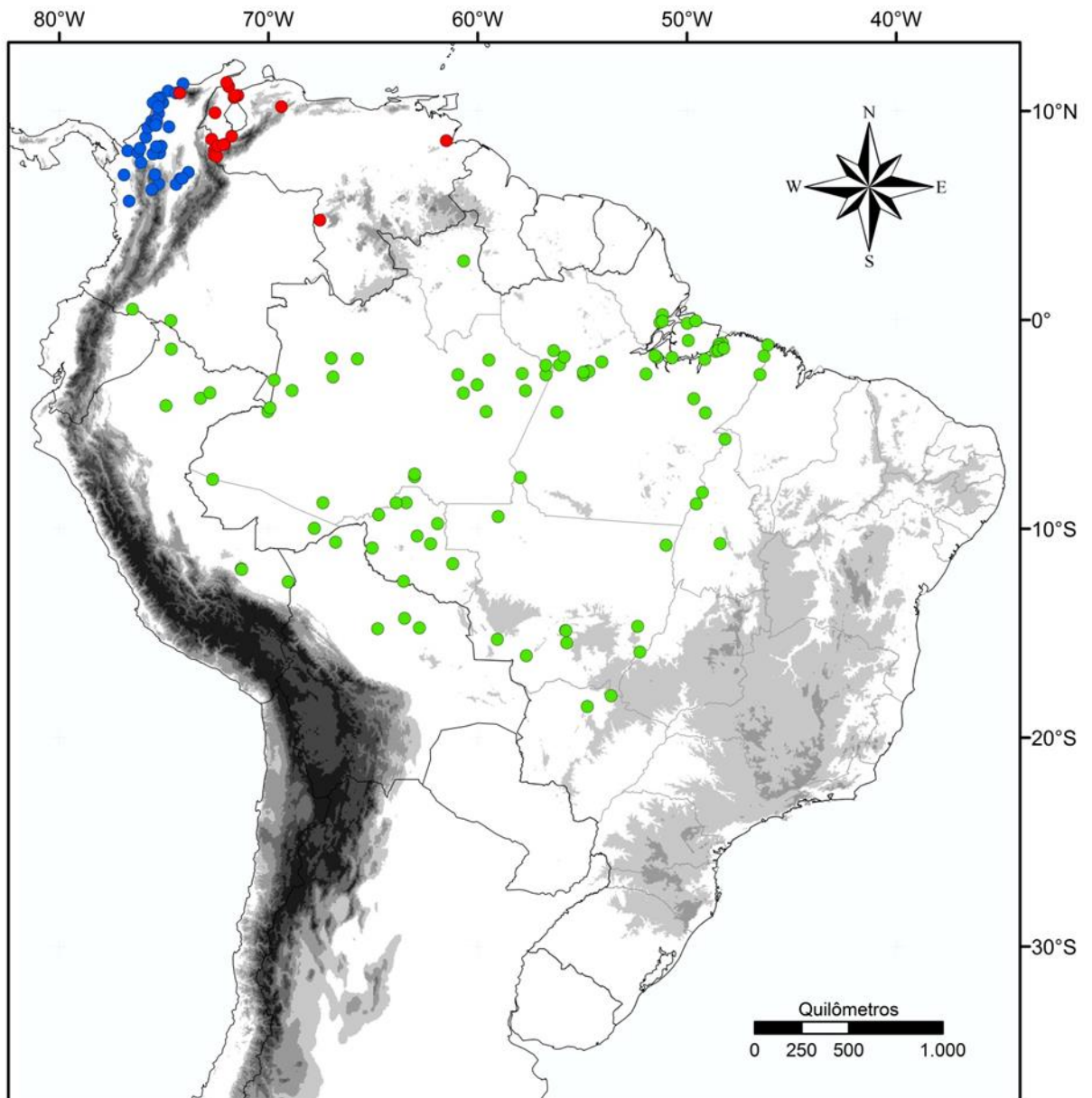
Altitude (m)



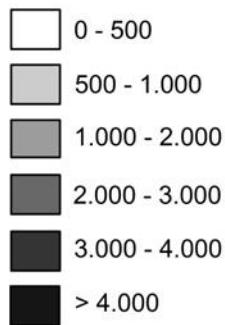
Espécie

- Helicops modestus*
- Helicops leopardinus*

Figura 36 - Distribuição geográfica de *Helicops danieli*, *H. polylepis* e *H. scalaris* (espécies vivíparas)



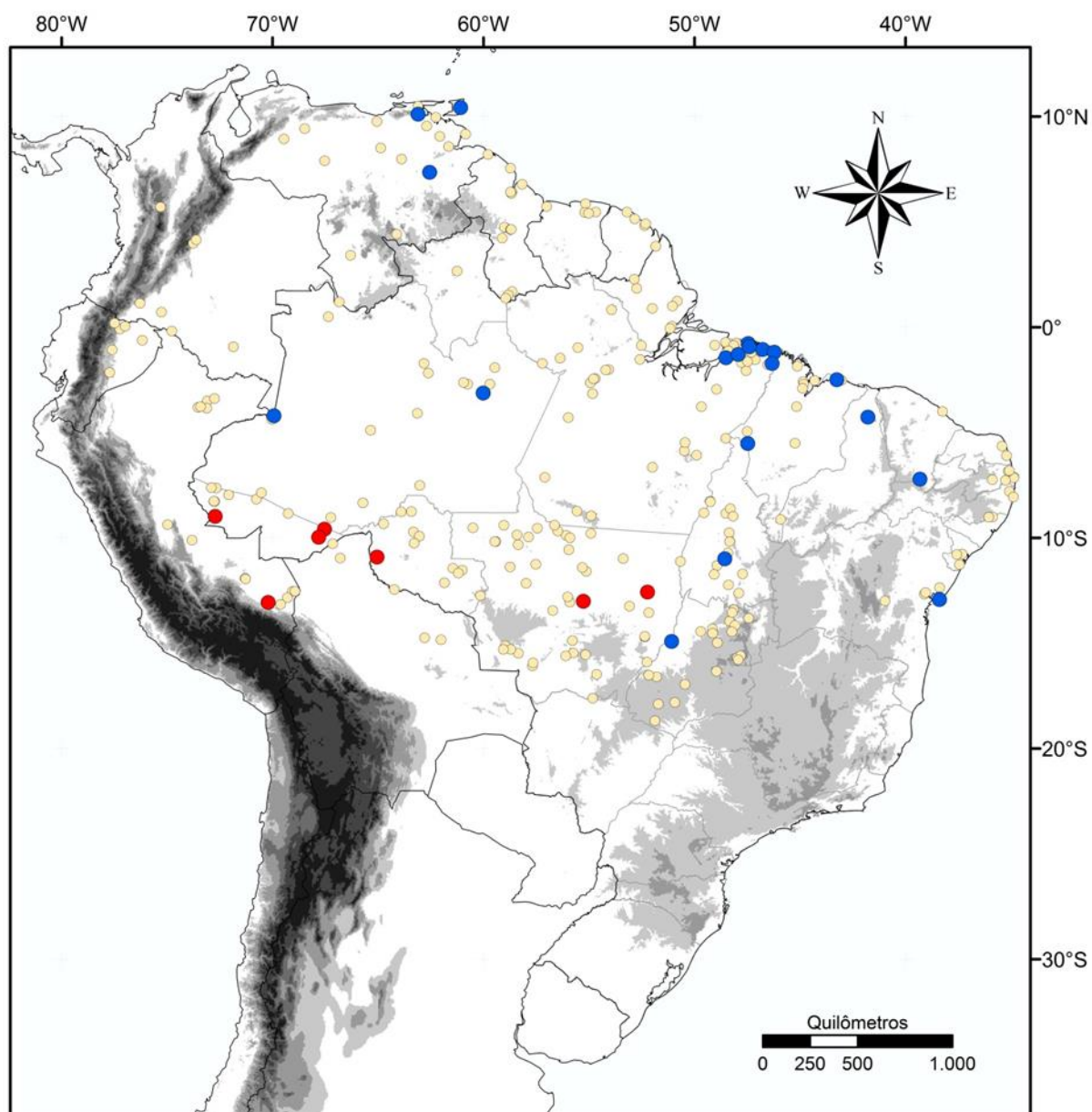
Altitude (m)



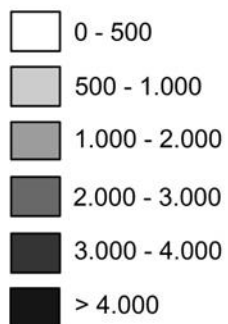
Espécie

- Helicops danieli*
- Helicops polylepis*
- Helicops scalaris*

Figura 37 - Distribuição geográfica de *Helicops angulatus* (espécie ovípara e vivípara)



Altitude (m)



Espécie

- Helicops angulatus*
- Helicops angulatus* - ovíparos
- Helicops angulatus* - vivíparos

4.3.2 Distribuição da viviparidade em relação à latitude e altitude

Os Hydropsini ovíparos ocorrem em uma amplitude de 39,2° de latitude, desde a ilha de Trinidad e Tobago (10,7° N: *Helicops angulatus* e *Hydrops triangularis*) até o nordeste da Argentina (28,5° S: *Hydrops caesurus*). Já as espécies vivíparas distribuem-se em uma amplitude ligeiramente mais ampla (45,3° de latitude) desde o norte da Venezuela (11,4° N: *Helicops scalaris* e 11,3° N em *H. danieli*) alcançando até o sudeste do Uruguai (33,9° S em *Helicops infrataeniatus*) (Tabela 9).

Tabela 9 - Resumo dos valores médios e extremos de altitude e latitude (utilizados nas análises convencionais e comparativas) obtidos a partir da distribuição geográfica dos Hydropsini

Espécie	MR	Altitude mínima	Altitude máxima	Altitude Pto. Médio	Latitude máxima	Latitude média
<i>Hy. martii</i>	O	1	292	146,5	-10,15	-2,71
<i>Hy. triangularis</i>	O	0	867	433,5	-15,83	-2,56
<i>Hy. caesurus</i>	O	63	156	109,5	-28,51	-23,17
<i>P. plicatilis</i>	O	4	1766	885,0	-26,87	-9,87
<i>H. hagmanni</i>	O	9	301	155,0	-10,32	-2,18
<i>H. trivittatus</i>	V	1	322	161,5	-13,25	-6,96
<i>H. carinicaudus</i>	V	3	914	458,5	-29,38	-22,62
<i>H. infrataeniatus</i>	V	1	1074	537,5	-33,89	-25,73
<i>H. leopardinus</i>	V	4	1093	548,5	-32,12	-13,18
<i>H. modestus</i>	V	414	1314	864,0	-23,96	-19,77
<i>H. danieli</i>	V	0	1608	804,0	5,69	8,50
<i>H. polylepis</i>	V	1	603	302,0	-18,51	-7,84
<i>H. scalaris</i>	V	0	858	429,0	4,78	8,07
<i>H. pastazae</i>	O	18	1575	796,5	-5,26	2,61
<i>H. gomesi</i>	O	300	1127	713,5	-23,65	-19,71
<i>H. angulatus</i>	O	1	559	280,0	-14,92	-2,10
<i>H. angulatus</i>	V	136	423	279,5	-13,07	-11,03

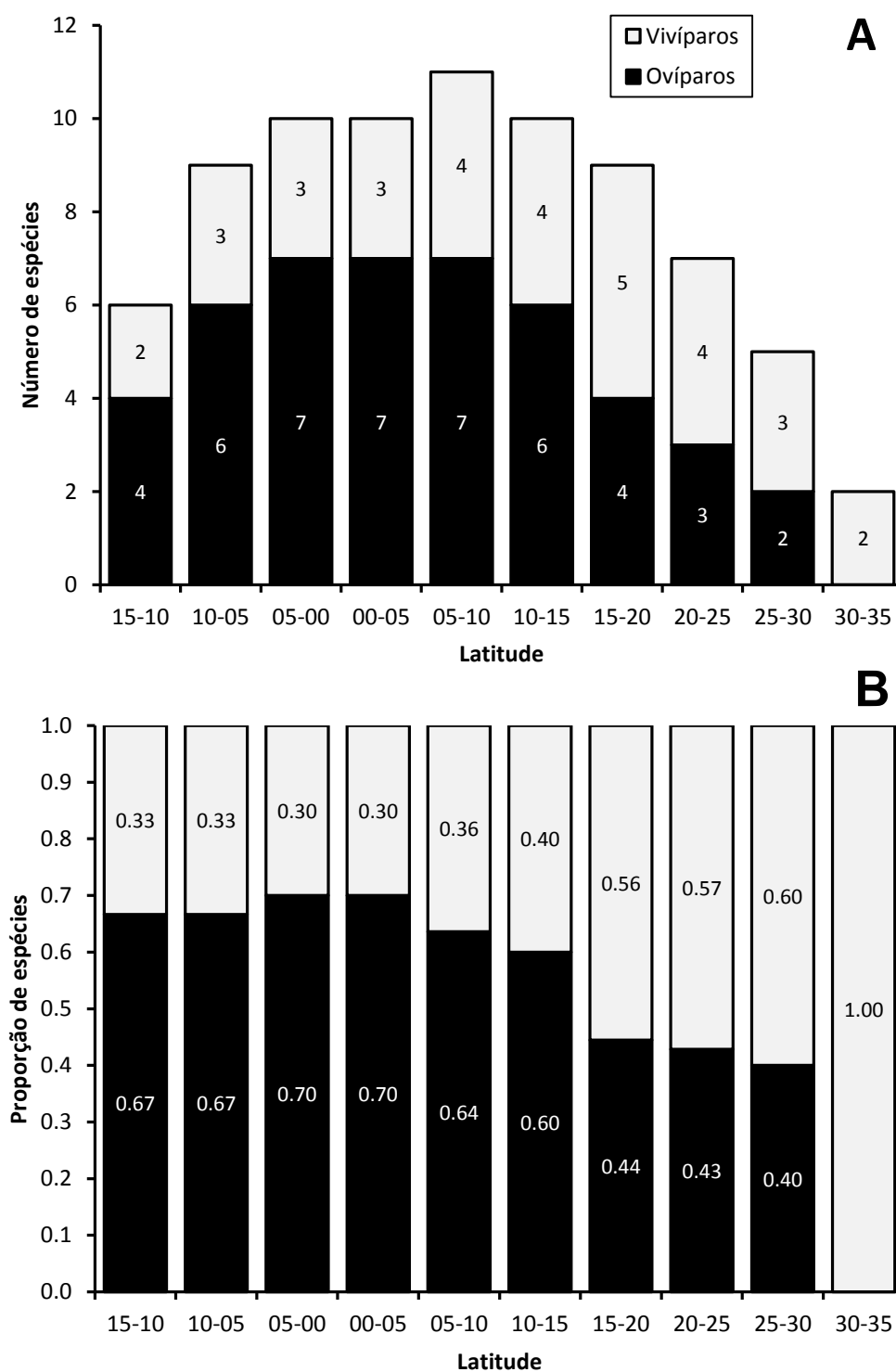
MR = Modo reprodutivo, O = Oviparidade, V = Viviparidade.

A proporção de espécies ovíparas tende a ser maior e relativamente constante nas latitudes mais setentrionais da distribuição, desde 15° N até 15° S (Figura 38B). Entre 15 e 30° S, a proporção de espécies ovíparas e vivíparas se torna similar (Figura 38B). A partir de 25° S, a riqueza de espécies de Hydropsini começa a diminuir (Figura 38A) e nesse momento um ligeiro aumento na proporção de espécies vivíparas foi registrado (Figura 38B). Por fim, entre 30 e 35° S de latitude somente duas espécies de Hydropsini ocorrem, ambas vivíparas (Figura 38A).

Com relação à altitude, os Hydropsini ovíparos e vivíparos apresentam amplitude da distribuição altitudinal bastante similares entre si. A ampla maioria dos Hydropsini, independente do modo reprodutivo, ocorre desde o nível do mar (Tabela 9) e a altitude máxima observada nas espécies ovíparas foi de 1.766 m em *Pseudoeryx plicatilis* enquanto que nas espécies vivíparas a altitude máxima foi de 1.608 m em *Helicops danieli* (Tabela 9).

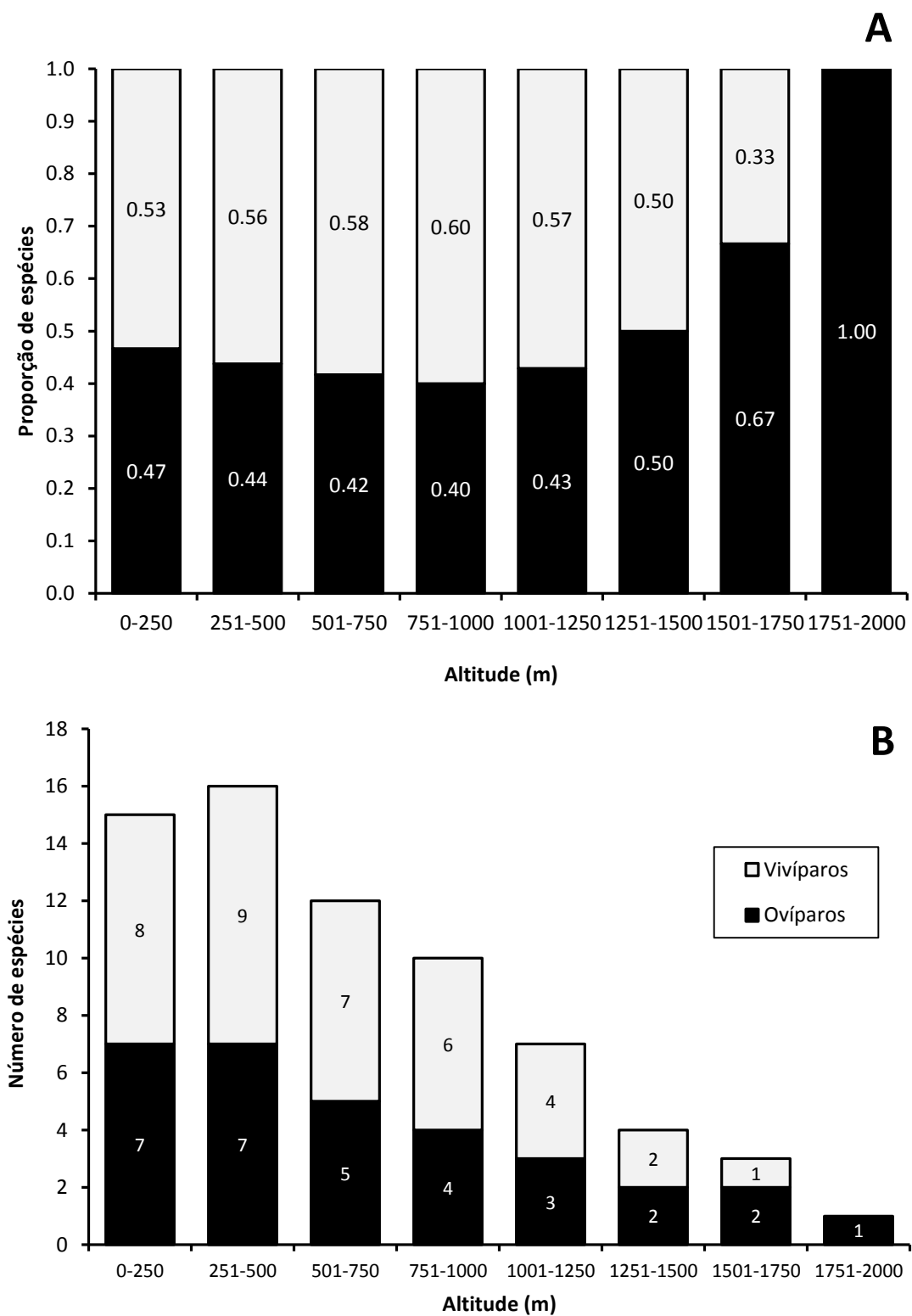
A proporção de espécies ovíparas e vivíparas foi bastante similar ao longo de praticamente toda a distribuição altitudinal (Figura 39A). No entanto, o número absoluto de espécies de Hydropsini (independente do modo reprodutivo) diminui gradativamente com o aumento da altitude, de maneira que acima de 1.750 m somente uma espécie foi registrada (Figura 39B). Um ligeiro aumento na proporção de espécies ovíparas foi observado acima de 1.500 m de altitude e entre 1.750 e 2.000 m somente oviparidade foi registrada (Figura 39).

Figura 38 - Número de espécies ovíparas e vivíparas ao longo da distribuição latitudinal das serpentes da tribo Hydropsini.



Os valores dentro das barras referem-se ao número (em A) e proporção (em B) de espécies observados em cada intervalo.

Figura 39 - Número de espécies ovíparas e vivíparas ao longo da distribuição altitudinal das serpentes da tribo Hypsini.



Os valores dentro das barras referem-se ao número (em A) e proporção (em B) de espécies observados em cada intervalo.

4.3.3 Correlações com variáveis ambientais

Os dados ambientais (obtidos para cada registro de localidade) utilizados nas análises convencionais e filogenéticas foram agrupados por espécie e encontram-se resumidos nas Tabelas 9 a 11. Esses dados possibilitaram comparar diversas variáveis entre as espécies ovíparas e vivíparas de *Hydropsini*.

Tabela 10 - Resumo das temperaturas médias, mínimas, máximas, variação mensal e amplitude da temperatura ao longo do ano para a área de ocorrência das serpentes da tribo *Hydropsini*

Espécie	MR	T min	T max	T med	Varição mensal da temperatura	Amplitude anual da temperatura
<i>Hy. martii</i>	O	21,82	31,31	26,57	9,49	11,34
<i>Hy. triangularis</i>	O	21,61	31,14	26,37	9,54	12,13
<i>Hy. caesurus</i>	O	17,63	28,95	23,29	11,32	20,39
<i>P. plicatilis</i>	O	21,12	31,00	26,06	9,88	13,09
<i>H. hagmanni</i>	O	21,85	31,33	26,59	9,48	11,49
<i>H. trivittatus</i>	V	21,34	32,08	26,71	10,74	13,73
<i>H. carinicaudus</i>	V	17,81	26,27	22,04	8,46	15,58
<i>H. infrataeniatus</i>	V	14,32	25,52	19,92	11,20	19,83
<i>H. leopardinus</i>	V	19,24	29,64	24,44	10,40	16,04
<i>H. modestus</i>	V	13,80	24,83	19,32	11,03	17,53
<i>H. danieli</i>	V	21,88	31,61	26,75	9,73	11,75
<i>H. polylepis</i>	V	21,23	31,32	26,28	10,09	13,01
<i>H. scalaris</i>	V	22,36	32,35	27,36	9,99	12,30
<i>H. pastazae</i>	O	19,12	28,99	24,05	9,87	11,43
<i>H. gomesi</i>	O	15,33	27,37	21,35	12,04	18,34
<i>H. angulatus</i>	O	21,64	30,73	26,18	9,09	11,60
<i>H. angulatus</i>	V	20,01	31,38	25,70	11,37	15,49

MR = Modo reprodutivo, O = Oviparidade, V = Viviparidade, T min = Temperatura média mínima anual, T max = Temperatura média máxima anual, T med = Temperatura média anual.

Tabela 11 - Resumo das temperaturas médias, mínimas, máximas, variação mensal e amplitude da temperatura durante a estação reprodutiva para a área de ocorrência das serpentes da tribo Hydropsini

Espécie	MR	Tmin ER	Tmax ER	Tmed ER	Variação mensal da temperatura ER	Amplitude temperatura ER
<i>Hy. martii</i>	O	22,04	31,37	26,70	9,33	10,20
<i>Hy. triangularis</i>	O	21,82	31,08	26,45	9,26	10,51
<i>Hy. caesurus</i>	O	20,37	31,93	26,15	11,56	14,98
<i>P. plicatilis</i>	O	21,28	31,62	26,45	10,34	11,91
<i>H. hagmanni</i>	O	21,77	31,74	26,75	9,96	11,05
<i>H. trivittatus</i>	V	21,46	32,11	26,78	10,65	13,47
<i>H. carinicaudus</i>	V	18,76	27,03	22,89	8,26	14,57
<i>H. infrataeniatus</i>	V	15,63	26,69	21,16	11,06	18,11
<i>H. leopardinus</i>	V	20,06	30,31	25,19	10,25	13,33
<i>H. modestus</i>	V	14,99	25,53	20,26	10,54	15,36
<i>H. danieli</i>	V	21,71	31,53	26,62	9,82	11,56
<i>H. polylepis</i>	V	21,36	31,50	26,43	10,14	12,64
<i>H. scalaris</i>	V	22,13	32,28	27,20	10,15	11,94
<i>H. pastazae</i>	O	19,14	29,31	24,23	10,17	10,91
<i>H. gomesi</i>	O	17,65	28,66	23,15	11,01	12,66
<i>H. angulatus</i>	O	21,64	30,80	21,64	9,16	10,57
<i>H. angulatus</i>	V	20,31	31,59	25,95	11,28	15,12

MR = Modo reprodutivo, O = Oviparidade, V = Viviparidade, ER = Estação reprodutiva, T min = Temperatura média mínima anual, T max = Temperatura média máxima anual, T med = Temperatura média anual.

Nenhum dos aspectos de altitude e latitude avaliados foi significativamente correlacionado com os modos reprodutivos. Esses resultados foram observados tanto nas análises convencionais como nas análises filogenéticas (Tabela 12).

Com relação às variáveis térmicas, nenhuma correlação entre a viviparidade e baixas temperaturas foi observada, independente da forma de análise (Tabela 12). No entanto, tanto as análises convencionais como as análises filogenéticas encontraram associações

positivas e significativas entre a viviparidade e maiores amplitudes térmicas ao longo da estação reprodutiva (Tabela 12).

Após remover das análises *Hydrops caesurus*, *Helicops danieli*, *H. pastazae* e *H. scalaris*, que não possuem a estação reprodutiva caracterizada, a correlação entre viviparidade e maior amplitude térmica ao longo da estação reprodutiva foi ainda mais forte (Tabela 13). Esse aumento na correlação ocorreu nas duas abordagens analíticas.

Tabela 12 - Coeficientes de correlação e valores de *P* para as análises de correlação (convencionais e utilizando contrastes filogenéticos independentes) entre os modos reprodutivos e as diversas variáveis ambientais examinadas

	Correlação convencional		Contrastes independentes	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
Altitude mínima	0,055	0,835	-0,002	0,498
Altitude máxima	0,084	0,749	-0,315	0,110
Pto. médio altitude	0,091	0,729	-0,288	0,133
Latitude máxima	-0,006	0,982	0,156	0,275
Latitude média	-0,125	0,633	-0,074	0,389
Temperatura mínima	-0,165	0,527	0,134	0,304
Temperatura máxima	-0,142	0,588	0,340	0,093
Temperatura média anual	-0,156	0,549	0,230	0,188
Varição mensal da temperatura	0,133	0,612	0,318	0,108
Amplitude anual da temperatura	0,217	0,402	0,237	0,181
Temperatura mínima ER	-0,258	0,312	0,124	0,318
Temperatura máxima ER	-0,238	0,357	0,299	0,123
Temperatura média ER	-0,107	0,684	0,214	0,205
Varição mensal temperatura ER	0,086	0,742	0,278	0,142
Amplitude da temperatura ER	0,572	0,016	0,564	0,010

Valores em negrito representam correlações estatisticamente significativas ($P < 0,05$).

Tabela 13 - Coeficientes de correlação e valores de P para as análises de correlação (convencionais e utilizando contrastes filogenéticos independentes) entre os modos reprodutivos e as diversas variáveis ambientais examinadas após remover *Hydrops caesurus*, *Helicops danieli*, *H. pastazae* e *H. scalaris* das análises

	Correlação convencional		Contrastes independentes	
	r	P	r	P
Temperatura mínima ER	-0,446	0,110	-0,151	0,312
Temperatura máxima ER	-0,417	0,138	0,076	0,403
Temperatura média ER	-0,270	0,350	-0,046	0,441
Varição mensal temperatura ER	0,124	0,673	0,447	0,112
Amplitude da temperatura ER	0,673	0,008	0,733	0,003

Valores em negrito representam correlações estatisticamente significativas ($P < 0,05$).

4.4 DISCUSSÃO

A hipótese do clima frio prevê correlações entre viviparidade e elevadas latitudes e altitudes (assumidos como climas frios) e que nessas regiões as espécies vivíparas ocorrem em maiores proporções (WEEKES, 1933; TINKLE; GIBBONS, 1977; BLACKBURN, 1982; SHINE, 1985). Essas ideias foram testadas aqui utilizando as serpentes da tribo Hydropsini. No entanto, nossos resultados não apoiaram nenhuma dessas previsões, o que questiona a generalidade da hipótese do clima frio. De forma interessante, nós encontramos somente correlações entre viviparidade e maiores variações térmicas ao longo da estação reprodutiva. Esses resultados parecem estar mais de acordo com a chamada hipótese da manipulação materna da temperatura (SHINE, 1995; WEBB et al., 2006). Nosso estudo teve o diferencial de combinar a filogenia disponível para os Hydropsini com variáveis ambientais reunidas a partir de dados que abrangeram toda a distribuição geográfica de cada espécie. Essa abordagem proporcionou uma adequada caracterização dos ambientes térmicos para cada táxon além de controlar as potenciais influências filogenéticas nas variáveis.

A ausência de correlações entre viviparidade e climas frios nos Hydropsini não invalida a hipótese do clima frio, mas posicionam a evolução da viviparidade na tribo como um caso particular não explicado por ela. Na maioria dos Squamata estudados a correlação entre viviparidade e climas frios é encontrada (PACKARD et al., 1977; SHINE; BULL, 1979; SHINE, 1985; LAMBERT; WIENS, 2013). Além disso, maiores proporções de espécies vivíparas em elevadas latitudes e altitudes são comumente observadas em outras regiões, como na América do Norte, Austrália e África (WEEKES, 1933; GREER, 1968; GREENE, 1970; TINKLE; GIBBONS, 1977). A observação de que somente dois Hydropsini vivíparos ocorrem entre 30-35 °S pode meramente representar sobrevivência diferencial ao invés de indicar as condições sob as quais a viviparidade surgiu (BLACKBURN, 1982; SHINE, 1985).

Contudo, ainda que a hipótese do clima frio seja suportada por dados empíricos coletados em alguns répteis (SHINE, 1983, 1985; QUALLS; SHINE, 1998; ANDREWS, 2000; HODGES, 2004; LAMBERT; WIENS, 2013), ela não responde o porquê da ampla ocorrência da viviparidade em várias espécies tropicais. Por exemplo, os lagartos da subfamília Mabuyinae (HEDGES; CONN, 2012) estão distribuídos na região Neotropical. Além de serem vivíparos, esses lagartos apresentam o mais alto grau de especialização placentária dentre os

Squamata, com a nutrição embrionária sendo suprida diretamente pela mãe (BLACKBURN et al., 1984; FLEMMING; BLACKBURN, 2003). Nesses táxons tropicais, as origens da viviparidade estão associadas a climas mais quentes, o que desafia a generalidade da hipótese do clima frio. Assim, em alguns táxons em particular outros fatores poderiam atuar como principal pressão seletiva favorecendo a viviparidade. Esse pode ser o caso dos Hydropsini. Isso implica na necessidade de considerar outras hipóteses para explicar a evolução da viviparidade nesse grupo.

4.4.1 Hipóteses alternativas para os Hydropsini

Alguns autores sugeriram previamente que a viviparidade seria uma adaptação a ambientes aquáticos (NEILL, 1964; FITCH, 1970). A explicação por trás dessa associação seria que um Squamata aquático que evoluísse para a viviparidade estaria livre da necessidade de deixar a água para depositar seus ovos (NEILL, 1964; FITCH, 1970). De fato, essa pode ser uma importante vantagem nesses ambientes. Durante a estação reprodutiva, fêmeas ovíparas de algumas espécies de Squamata precisam migrar para locais de desovas. Essa migração, por vezes, pode ser arriscada ou energeticamente dispendiosa e em ambientes cujos locais adequados para desovas são escassos (e.g., ambientes aquáticos), esses custos podem ser ainda mais exacerbados. Assim, a viviparidade pode ser vantajosa nessas situações por eliminar a necessidade de uma fêmea buscar locais de desova apropriados (NEILL, 1964; FITCH, 1970).

Posteriormente a essa sugestão, outros autores recorreram a essa potencial vantagem adaptativa para explicar a viviparidade em Hydropsini (e.g., DUELLMAN, 1978; WILLIAMS; SCCROCHI, 1994). No entanto, essa hipótese pode ser facilmente enfraquecida por diferentes argumentos. Por exemplo, na tentativa de fornecer evidências de adaptação a esses ambientes, Neill (1964) listou uma série de espécies aquáticas que apresentam reprodução vivípara. Mais do que isso, o autor acabou de certa forma generalizando a ocorrência de viviparidade em ambientes aquáticos. Porém, Tinkle e Gibbons (1977) contestaram tal associação ao contraporem diversos outros exemplos de espécies de hábitos aquáticos, mas que apresentam reprodução ovípara como os Laticaudinae e os Natricinae do

velho mundo. Os próprios Hydropsini, que apresentam os dois modos reprodutivos, são exemplos da dificuldade dessa generalização. Além disso, em alguns casos a ocorrência de viviparidade em uma espécie aquática pode ser explicada por herança de um ancestral comum que não necessariamente habitava ambientes aquáticos. Por exemplo, a viviparidade na sucuri (*Eunectes murinus*), uma serpente de hábitos aquáticos, não significa uma adaptação a esse ambiente tendo em vista que tal modo reprodutivo surgiu relativamente cedo na história evolutiva dos boídeos (LYNCH; WAGNER, 2010).

Mas acima de tudo, a hipótese de a viviparidade ser uma adaptação a ambientes aquáticos por livrar as fêmeas de deixarem a água é falha por não apresentar condições que favoreçam aumentos progressivos na quantidade de desenvolvimento embrionário intrauterino (PACKARD et al., 1977; SHINE, 1985). Existe uma série de situações em que a viviparidade pode ser mais vantajosa que a oviparidade, mas não necessariamente ela evoluirá porque nenhuma vantagem resulta dos estágios intermediários necessários (PACKARD et al., 1977; SHINE, 1985). Fêmeas ovíparas aquáticas só estariam livres da necessidade de deixar a água para desovar depois que a viviparidade tivesse sido adquirida. Assim, para animais já especializados para existência aquática não existiria nenhuma vantagem aparente em reter os ovos por longos períodos, aumentando seus custos reprodutivos, para posteriormente terem de deixar a água da mesma maneira para desovar. Para a viviparidade surgir da oviparidade alguma vantagem precisa resultar de uma estratégia reprodutiva intermediária na qual as fêmeas retêm ovos no útero por períodos de tempo progressivamente mais longos (PACKARD et al., 1977; SHINE, 1985). Dessa forma, seleção favoreceria a prolongada retenção de ovos e conseqüentemente a viviparidade se um reduzido período de incubação aumentasse o sucesso de eclosão dos ovos.

Qualquer fator que inviabilize os ovos no ninho, mas não no útero, pode funcionar como uma possível pressão seletiva para a evolução da prolongada retenção de ovos e, portanto, poderia favorecer a origem da viviparidade (PACKARD et al., 1977; TINKLE; GIBBONS, 1977; SHINE, 1985). Historicamente, outras hipóteses (além do clima frio) já foram consideradas como potenciais pressões seletivas que favorecem a viviparidade (SHINE, 1985). Embora muitas delas já tenham sido descartadas, outras ainda permanecem plausíveis (SHINE, 1985).

Dentre as possibilidades restantes, altas taxas de predação, dessecação, contaminação por fungos e inundação são fatores que potencialmente poderiam impedir a

sobrevivência dos ovos nos ninhos (SHINE, 1985). Testar esses fatores não foi objetivo desse trabalho. Na verdade, avaliá-los pode ser uma tarefa praticamente impossível nos dias atuais, pois requer o conhecimento prévio da seleção do local do ninho e sua ecologia. Esses tópicos são relativamente bem estudados em répteis como Testudines e Crocodylia (MAGNUSSON, 1982; SPENCER, 2002; GONÇALVES et al., 2007; SOMAWEERA; SHINE, 2013), mas pouca informação existe disponível para Squamata, especialmente Serpentes (BELLINI, 2012). Em grande parte, isso reflete o fato de que fêmeas de serpentes são altamente sucedidas em esconder seus ovos que os ninhos raramente são encontrados, dificultando assim o entendimento de sua ecologia (BRAZ et al., 2008; BRAZ & MANÇO, 2011; BELLINI, 2012). Apesar dessa dificuldade, diversas ponderações podem ser feitas na tentativa de se refutar alguns desses fatores (pelo menos em termos lógicos) ou de se vislumbrar trabalhos futuros.

Avaliar a importância da predação dos ovos como um agente seletivo favorecendo a viviparidade nos Hydropsini é tarefa relativamente difícil, pois envolve o conhecimento prévio sobre quais seriam os predadores dos ovos, qual a taxa de predação de ninhos e se a frequência de predação varia temporalmente. Todos esses fatores são desconhecidos para os Hydropsini. Contudo, a predação dos ninhos só seria um fator importante levando à viviparidade na tribo (ou em qualquer outro táxon) se a taxa de predação aumentar a medida que o tempo de permanência dos ovos nos ninhos também aumenta, o que favoreceria ovos que passassem pouco tempo no ambiente (SHINE, 1985). Se a taxa de predação for maior nos primeiros dias após a desova e independente do tempo que os ovos passam no ninho, os aumentos na retenção reduziriam o tempo que os ovos passariam no ninho, mas não reduziriam a mortalidade devido à predação e, dessa forma, nenhuma vantagem seletiva resultaria em reter os ovos por períodos progressivamente mais prolongados.

Dados sobre predação de ninhos de quelônios de água doce podem fornecer algumas pistas nesse sentido. Alguns trabalhos têm verificado que a taxa de predação é elevada logo nas primeiras 24 horas após a desova (CONGDON et al., 1987; GONÇALVES et al., 2007). Por exemplo, na tartaruga tigre-d'água *Trachemys dorbigni* aproximadamente 83% dos ninhos foram predados dentro de apenas dois dias após a desova (GONÇALVES et al., 2007). Se a mesma situação ocorrer com os ninhos de Hydropsini é improvável que a pressão de predação não exerça nenhum papel na evolução da viviparidade na tribo.

Os ovos de Squamata se desenvolvem dentro de uma variação restrita de condições de umidade. Assim, ambientes com extremos de aridez ou umidade podem ser um fator limitante para a sobrevivência dos ovos. Dados da literatura (BOOS, 2001; ÁLVAREZ et al., 2003; FROTA; YUKI, 2005; ETCHEPARE et al., 2012) mais informações obtidas no decorrer desse trabalho (ver Capítulo 1) sugerem que os Hydropsini ovíparos depositam seus ovos nas encostas dos rios ou nas áreas bem próximas às margens. Devido a essa proximidade com os corpos d'água e ao fato de os ovos serem depositados ao longo da estação chuvosa (SCARTOZZONI, 2009), é bastante improvável que esses microambientes sofram de falta de umidade ao longo da incubação. Assim, a possibilidade de dessecação dos ovos durante o desenvolvimento é um fator altamente improvável de se aplicar aos Hydropsini.

Outro fator que pode atuar como fonte de mortalidade para os ovos e que potencialmente atuaria como pressão seletiva favorecendo a viviparidade é a contaminação por fungos. Embora a umidade seja necessária para incubação ótima, em excesso pode levar a uma alta incidência de contaminação fúngica em ovos de Squamata (TRACY, 1980). Em incubação de ovos de Squamata em laboratório, a infestação por fungos é um problema comum e importante fator impedindo a eclosão dos filhotes (BOOTH, 2004; BRAZ, 2009). Esse fator pode ser de extrema importância nos Hydropsini, que depositam ovos em locais potencialmente úmidos. Entretanto, pouco se sabe sobre a taxa de infestação de fungos em ovos de Squamata na natureza. Na maioria dos registros de encontro de ninhos na natureza não há menção se os ovos apresentavam contaminação por fungos. Em alguns casos, os fungos aparecem nos ovos apenas após esses serem trazidos ao laboratório (obs. pess.).

Conforme já destacado, Hydropsini ovíparos depositam seus ovos no solo nas proximidades de corpos d'água e durante a estação chuvosa. Nesse período há um aumento nos níveis dos rios e o enchimento das áreas alagáveis. Assim, a inundação dos ninhos seria um fator em potencial que colocaria em risco a sobrevivência dos ovos e que plausivelmente poderia ser aplicado aos Hydropsini.

No final da estação seca e início da estação chuvosa os níveis dos rios e alagadiços que os hidropsíneos ocupam ainda estão baixos. No início da estação chuvosa as fêmeas grávidas começam a ser encontradas e a postura de ovos começa a ocorrer (FORD; FORD, 2002; SCARTOZZONI, 2009) próximo às margens dos rios. Durante esse período há um aumento na quantidade de chuvas e a conseqüente elevação dos níveis dos rios e áreas alagáveis. Se esses ovos requererem um tempo longo de incubação o local do ninho poderá

ser inundado antes do término do desenvolvimento embrionário, o que inviabilizaria a eclosão dos filhotes. A retenção dos ovos por períodos progressivamente mais longos e a desova ocorrendo com embriões em estágios mais avançados reduziria o tempo de incubação no ambiente. Por passarem menos tempo no ambiente os ovos eclodiriam antes dos níveis dos rios subirem e inundar os ninhos, possibilitando assim o sucesso de eclosão dos ovos. Essa hipótese proporcionaria então uma vantagem seletiva para aquelas fêmeas que depositam ovos em estágios progressivamente mais avançados de desenvolvimento.

A hipótese descrita acima gera algumas previsões testáveis: 1) Os Hydropsini ovíparos depositariam ovos em estágios avançados de desenvolvimento em relação a outros grupos ovíparos que não evoluíram para a viviparidade; 2) esses estágios mais avançados acarretariam em períodos de incubação de ovos mais curtos em comparação a outros grupos ovíparos de serpentes; 3) Hydropsini vivíparos estariam associadas a áreas sujeitas a maior intensidade de alagamentos especialmente na época reprodutiva.

Alguns poucos dados de literatura e dados obtidos no presente estudo sugerem que as duas primeiras previsões ocorram. O estágio de desenvolvimento embrionário (conforme classificação de Dufaure e Hubert [1961] que vai de 1 a 40) no momento da desova em outros grupos de serpentes ovíparas varia entre 27 e 32, isto é, final da organogênese e início da fase de crescimento inicial (BRAZ, 2009). Já os embriões de Hydropsini ovíparos alcançaram no útero materno no mínimo o estágio 34, o que corresponde ao início do crescimento final (Capítulo 1). Dessa forma, Hydropsini ovíparos aparentemente reteriam ovos no útero até estágios mais avançados. O período de incubação dos ovos de serpentes neotropicais ovíparas típicas (i.e., que depositam ovos com embriões por volta do estágio 30) varia entre 60 e 100 dias dependendo da temperatura (BRAZ, 2009). Relatos da literatura demonstram desde um período médio de incubação mais curto em *H. angulatus* de aproximadamente 40 dias em Trinidad (FORD; FORD, 2002) e de 17 dias na Colômbia (ROSSMAN, 1973) até períodos de incubação extremamente curtos como os sugeridos em *P. plicatilis* que eclodiram entre 1 e 4 dias após a postura (FROTA; YUKI, 2005). Dessa forma, esses dados pontuais apontam para um tempo de incubação de ovos de Hydropsini ovíparos mais curtos em comparação a outros grupos ovíparos de serpentes.

Testar a terceira previsão é mais difícil, pois dados diretos sobre a distância dos ninhos para os corpos d'água, intensidade do alagamento, nível da água atingido durante a cheia dos rios e áreas alagáveis, rapidez do alagamento e quantidade de chuva nas

cabeceiras, por exemplo, são necessários para se testar essa hipótese. Além disso, apesar de os ovos de Squamata serem altamente impermeáveis e vulneráveis a umidade excessiva (TRACY, 1980; BOTH, 2004), ovos de algumas espécies associadas a ambientes aquáticos poderiam desenvolver adaptações ou certa tolerância a esses ambientes. Por exemplo, trabalhos experimentais mostraram que em algumas espécies de lagartos que desovam próximo a áreas alagáveis os ovos permaneceram viáveis mesmo após períodos de até seis horas submersos em água (GARDNER, 1985; HEGER; FOX, 1992; LOSOS et al., 2003). Contudo, nesses experimentos os ovos foram retirados da água após esse período e incubados em substratos normais. Não há informações se os ovos se desenvolveriam de forma bem-sucedida estando submersos ao longo de toda a embriogênese. Estudos adicionais precisam ser conduzidos para testar essa hipótese.

Ainda que pelo menos algumas hipóteses acima possam ser plausíveis (e.g., contaminação fúngica e inundação) todas elas são pouco abrangentes. Ou seja, elas explicariam a evolução da viviparidade nos Hydropsini, mas não em outros grupos que também não são explicados pela hipótese do clima frio. Alternativamente, a aquisição da viviparidade pode acarretar em vantagens térmicas em regiões tropicais assim como nos climas frios. Diversos trabalhos têm demonstrado que não somente a média, mas também a variação da temperatura (mesmo em torno da mesma média) pode afetar substancialmente as taxas de desenvolvimento e/ou o fenótipo dos filhotes (ANDREWS, 2000; JI et al., 2003; SHINE, 2004; WEBB et al., 2006; DU; SHINE, 2010). Por exemplo, Webb et al. (2006) mostraram que com um gradiente térmico a disposição, fêmeas grávidas da serpente *Acanthophis praelongus* mantiveram temperaturas corpóreas menos variáveis (mas com médias similares) do que fêmeas não reprodutivas e como consequência, pariram mais cedo e produziram filhotes maiores e com maiores taxas de recaptura no campo (presumivelmente refletindo taxas de sobrevivência).

Nesse sentido, a viviparidade poderia evoluir nos Squamata porque fêmeas grávidas podem aumentar seu sucesso reprodutivo, bem como o de seus filhotes, manipulando as condições térmicas durante a embriogênese por meio de sua própria termorregulação (SHINE, 1995). Essa proposição, frequentemente referida como 'hipótese da manipulação materna' tem recebido crescente interesse porque ela é mais geral e aparentemente se aplica a qualquer situação na qual as fêmeas grávidas são capazes de manter temperaturas corpóreas não obrigatoriamente mais altas (como prevê a hipótese do clima frio) e sim mais

estáveis e previsíveis do que aquelas que estariam disponíveis em ninhos no ambiente externo (SHINE, 1995, 2004; WEBB et al., 2006). Diante disso, a viviparidade pode ser fundamental em ambientes cuja variabilidade térmica é mais pronunciada.

As correlações observadas no presente estudo entre os modos reprodutivos e maiores variações térmicas ao longo da estação reprodutiva indicaram que nos *Hydropsini* a viviparidade está associada a áreas onde há maior variação térmica, pelo menos durante o período compreendido entre a ovulação e desova/parturição. Assim, é provável que nesses ambientes os ovos estejam sujeitos a maiores variações térmicas. Além disso, os ovos dos *Hydropsini* encontrados na natureza são normalmente descritos como estando parcialmente ou superficialmente enterrados no solo (BOOS, 2001; FROTA; YUKI, 2005; ETCHEPARE et al., 2012; Capítulo 1). Ninhos superficiais podem estar muito mais propensos aos efeitos da variação térmica (ANDREWS, 2000). Portanto, a viviparidade pode ter sido uma saída evolutiva encontrada por alguns *Hydropsini* para lidar com a maior variabilidade térmica ao longo da estação reprodutiva. Nessas regiões as fêmeas podem termorregular e, por conseguinte, protegerem seus embriões e terem maior controle sobre as temperaturas de desenvolvimento (manipulação materna da temperatura).

É importante ressaltar que a associação observada entre viviparidade e maior variabilidade térmica pode não ir além de evolução correlacionada. A hipótese da manipulação materna gera duas predições testáveis: (1) fêmeas devem ajustar a termorregulação quando grávidas tal que elas forneçam condições térmicas ótimas para os embriões em desenvolvimento e (2) as características fenotípicas modificadas pela termorregulação materna devem aumentar o fitness dos filhotes (WEBB et al., 2006). Estudos experimentais futuros testando essas predições são necessários para confirmar se tal associação é de fato uma relação causal ou simplesmente um indicador de outras variáveis causais correlacionadas não abordadas aqui.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

No presente trabalho utilizamos as cobras-d'água da tribo Hydropsini como modelo para testar diversas predições derivadas do cenário mais aceito para a evolução da viviparidade em Squamata. Diferentes abordagens foram empregadas, como reconstruções históricas e avaliação de características ecológicas e morfológicas (micro e macroscópicas). Os resultados obtidos aqui não corroboram a maioria das predições testadas.

Em resumo, a oviparidade é característica plesiomórfica na tribo e a viviparidade surgiu somente em *Helicops*. Nossas análises não corroboram a suposta irreversibilidade da viviparidade e sugerem que a oviparidade em alguns *Helicops* possa ser resultado de reversões. Conforme predito, a aquisição da viviparidade em Hydropsini foi acompanhada de modificações importantes na morfologia uterina que incluem a diminuição do diâmetro das glândulas que secretam a casca do ovo; mecanismo pelo qual a casca foi reduzida ou perdida. No entanto, nós não encontramos suporte para a hipótese de que os aumentos na retenção são acompanhados por diminuição na espessura da casca do ovo. Por último, nossos dados não suportaram a hipótese do clima frio como pressão seletiva favorecendo a viviparidade nos Hydropsini colocando a necessidade de se considerar outros fatores.

A evolução da viviparidade em Squamata é reconhecidamente um fenômeno complexo que para ser compreendido necessita ser estudado com abordagem multidisciplinar. Acreditamos que o presente estudo deu o primeiro passo nesse sentido. A partir das conclusões tiradas aqui um enorme campo de trabalho pode ser vislumbrado e claramente os Hydropsini fornecem oportunidades de estudo em diversos outros tópicos relacionados à evolução da viviparidade. Em particular, questões a serem trabalhadas envolvem os fatores atuantes na redução das glândulas, o momento da redução da espessura da casca em nível intraespecífico, a importância relativa de outros atributos da casca (densidade, grau de mineralização) como barreira para trocas materno-fetais, a evolução da placentação e a aplicabilidade da hipótese da manipulação materna da temperatura. Foco principal deve ocorrer em *Helicops angulatus*, que exhibe populações ovíparas e vivíparas e, portanto possui papel chave na tentativa de se compreender a evolução da viviparidade.

REFERÊNCIAS

- ABUYS, A. The snakes of Surinam, Part VIII: Subfamily Xenodontinae (genera *Erythrolamprus*, *Helicops* and *Hydrodynastes*). **Litteratura Serpantium**, v. 3, n. 6, p. 203-212, 1983.
- ABUYS, A. The snakes of Surinam, Part XIII: Subfamily Xenodontinae (Genera *Pseudoeryx*, *Pseustes*, and *Rhadinaea*). **Litteratura Serpantium**, v. 6, n. 1, p. 19-30, 1986.
- AGUIAR, L. F. S.; DI-BERNARDO, M. Diet and feeding behavior of *Helicops infrataeniatus* (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae) in southern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 39, n. 1, p. 7-14, 2004.
- AGUIAR, L. F. S.; DI-BERNARDO, M. Reproduction of the water snake *Helicops infrataeniatus* (Colubridae) in southern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 26, n. 4, p. 527-533, 2005.
- ALBUQUERQUE, N. R.; CAMARGO, M. Hábitos alimentares e comentários sobre a predação e reprodução das espécies do gênero *Hydrops* Wagler, 1830 (Serpentes: Colubridae). **Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia**, v. 17, n. 1, p. 21-32, 2004.
- ALBUQUERQUE, N. R.; LEMA, T. Taxonomic revision of the Neotropical water snake *Hydrops triangularis* (Serpentes, Colubridae). **Zootaxa**, v. 1685, p. 55-66, 2008.
- ALBURQUERQUE, N. R. The status of *Hydrops martii* (Wagler 1824) (Serpentes: Colubridae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 16, n. 2, p. 153-161, 2000.
- ALMEIDA-SANTOS, S. M.; ORSI, A. M.; MIGLINO, M. A. Chorioallantoic placenta in the Brazilian rattlesnake *Crotalus durissus terrificus* (Serpentes: Viperidae). **Placenta**, v. 24, p. A-36, 2003.
- ÁLVAREZ, B. B.; AGUIRRE, R.; CÉSPEDEZ, J.; HERNANDO, A. B.; TEDESCO, M. E. Historia natural de los anfibios y reptiles del Iberá. In: ÁLVAREZ, B. B. (Ed.). **Fauna del Iberá**. Buenos Aires: Editorial de la Universidad Nacional del Nordeste, Talleres Gráficos Volpe/Fox, 2003. p. 117-178.
- AMARAL, A. Contribution towards the knowledge of snakes in Brazil. Part I. Four new species of Brazilian snakes. **Anexos das Memórias do Instituto Butantan**, v. 1, n. 1, p. 46-81, 1921.
- AMARAL, A. **Serpentes do Brasil - Iconografia Colorida**. São Paulo: Melhoramentos/EDUSP, 1977. 246 p.
- ANDREWS, R. M. Evolution of viviparity in squamate reptiles (*Sceloporus* spp.): a variant of the cold-climate model. **Journal of Zoology**, v. 250, n. 2, p. 243-253, 2000.
- ANDREWS, R. M. Patterns of embryonic development. In: DEEMING, D. C. (Ed.). **Reptilian incubation – environment, evolution and behavior**. Nottingham: Nottingham University Press, 2004. p. 75-102.

ANDREWS, R. M.; KARSTEN, K. B. Evolutionary innovations of squamate reproductive and developmental biology in the family Chamaeleonidae. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 100, n. 3, p. 656-668, 2010.

ANDREWS, R.; MATHIES, T. Natural history of reptilian development: constraints on the evolution of viviparity. **Bioscience**, v. 50, n. 3, p. 227-238, 2000.

ARRAYAGO, M. J.; BEA, A.; HEULIN, B. Hybridization experiment between oviparous and viviparous strains of *Lacerta vivipara*: A new insight into the evolution of viviparity in reptiles. **Herpetologica**, v. 52, n. 3, p. 333-342, 1996.

ÁVILA, R. W.; FERREIRA, V. L.; ARRUDA, J. A. O. Natural history of the south american water snake *Helicops leopardinus* (Colubridae: Hydropsini) in the Pantanal, Central Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 40, n. 2, p. 274-279, 2006.

BARROS, T.; LÓPEZ, J. C.; ALVARADO, M. *Helicops scalaris* (Guata). Reproduction. **Herpetological Review**, v. 32, n. 1, p. 47-47, 2001.

BEEBE, W. Field notes on the snakes of Kartabo, British Guiana, and Caripito, Venezuela. **Zoologica**, v. 31, n. 1, p. 11-52, 1946.

BENABIB, M.; KJER, K. M.; SITES, J. W. Mitochondrial DNA sequence-based phylogeny and the evolution of viviparity in the *Sceloporus scalaris* group (Reptilia, Squamata). **Evolution**, v. 51, n. 4, p. 1262-1275, 1997.

BEUCHAT, C. A.; VLECK, D. Metabolic consequences of viviparity in a lizard, *Sceloporus jarrovi*. **Physiological Zoology**, v. 63, n. 3, p. 555-570, 1990.

BLACKBURN, D. G. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. I. Sauria. **Amphibia-Reptilia**, v. 3, n. 2-3, p. 185-205, 1982.

BLACKBURN, D. G. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. II. Serpentes, Amphisbaenia, and Ichthyosauria. **Amphibia-Reptilia**, v. 6, n. 3, p. 259-291, 1985.

BLACKBURN, D. G. Convergent evolution of viviparity, matrotrophy, and specializations for fetal nutrition in reptiles and other vertebrates. **American Zoologist**, v. 32, n. 2, p. 313-321, 1992.

BLACKBURN, D. G. Standardized criteria for the recognition of reproductive modes in squamate reptiles. **Herpetologica**, v. 49, n. 1, p. 118-132, 1993.

BLACKBURN, D. G. Standardized criteria for recognition of nutritional patterns in squamate reptiles. **Copeia**, v. 1994, n. 4, p. 925-935, 1994.

BLACKBURN, D. G. Saltationist and punctuated equilibrium models for the evolution of viviparity and placentation. **Journal of Theoretical Biology**, v. 174, n. 2, p. 199-216, 1995.

BLACKBURN, D. G. Structure, function, and evolution of the oviducts of squamate reptiles, with special reference to viviparity and placentation. **The Journal of Experimental Zoology**, v. 282, n. 4-5, p. 560-617, 1998.

BLACKBURN, D. G. Are viviparity and egg guarding evolutionarily labile in Squamates? **Herpetologica**, v. 55, n. 4, p. 556-573, 1999.

BLACKBURN, D. G. Viviparity and oviparity - Evolution and strategies. In: KNOBIL, T. E.; NEILL, J. D. (Ed.). **Encyclopedia of Reproduction**. New York: Academic Press, 1999, v. 4, p. 994-1003.

BLACKBURN, D. G. Classification of the reproductive patterns in amniotes. **Herpetological Monographs**, v. 14, p. 371-377, 2000a.

BLACKBURN, D. G. Reptilian viviparity: past research, future directions, and appropriate models. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A**, v. 127, p. 391-409, 2000b.

BLACKBURN, D. G. Amniote perspectives on the evolutionary origins of viviparity and placentation. In: GRIER, H. J.; URIBE, M. C. A. (Ed.). **Viviparous Fishes**. Homestead: New Life Publications, 2005. p. 301-322.

BLACKBURN, D. G. Evolutionary origins of viviparity in fishes. In: GRIER, H. J.; URIBE, M. C. (Ed.). **Viviparous fishes**. Homestead: New Life Publications, 2005. p. 287-302.

BLACKBURN, D. G. Squamate reptiles as model organisms for the evolution of viviparity. **Herpetological Monographs**, v. 20, n. 1, p. 131-146, 2006.

BLACKBURN, D. G.; STEWART, J. R. Viviparity and placentation in snakes. In: ALDRIDGE, R. D.; SEVER, D. M. (Ed.). **Reproductive biology and phylogeny of snakes**. Enfield: Science Publishers, 2011. p. 119-181.

BLEU, J.; HEULIN, B.; HAUSY, C.; MEYLAN, S.; MASSOT, M. Experimental litter size reduction reveals costs of gestation and delayed effects on offspring in a viviparous lizard. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 279, n. 1728, p. 489-98, 2012.

BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717-745, 2003.

BOOS, H. E. A. **The snakes of Trinidad & Tobago**. Texas A&M University Press, 2001. 270 p.

BRAZ, H. B. P. **Retenção uterina e incubação de ovos em Serpentes: implicações ecológicas e evolutivas**. 2009. 106 f. Dissertação (Mestrado em Biotecnologia) - Instituto de Ciências Biomédicas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

BRAZ, H. B. P.; SCARTOZZONI, R. R.; ALMEIDA-SANTOS, S. M. Egg-retention, reproductive bimodality, and evolution of viviparity in Brazilian snakes. In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE HERPETOLOGÍA, VIII., Varadero. **Anais...** Varadero: CLAH, 2008. p. 262.

BROOKS, D. R.; MCLENNAN, D. A. **The nature of diversity: An evolutionary voyage of discovery**. Chicago: The University of Chicago Press, 2002. 668 p.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. **Model selection and multimodel inference - A practical information-theoretic approach**. New York: Springer-Verlag, 2002. 488 p.

CALDERÓN-ESPINOSA, M. L.; ANDREWS, R.; MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F. R. Evolution of egg retention in lizards of the *Sceloporus spinosus* group: exploring the role of physiological, environmental, and phylogenetic factors. **Herpetological Monographs**, v. 20, p. 147-158, 2006.

CEI, J. M. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. **Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Monografie**, v. 14, p. 1-949, 1993.

CODDINGTON, J.; SCHARFF, N. Problems with zero-length branches. **Cladistics**, v. 10, n. 4, p. 415-423, 1994.

COLLI, G. R.; BASTOS, R. P.; ARAUJO, A. F. B. The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Ed.). **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical Savanna**. New York: Columbia University Press, 2002. p. 223-241.

CONGDON, J. D.; BREITENBACH, G. L.; VAN LOBEN-SELS, R.; TINKLE, D. W. Reproduction and nesting ecology of snapping turtles (*Chelydra serpentina*) in southeastern Michigan. **Herpetologica**, v. 43, n. 1, p. 39-54, 1987.

COPE, E. D. Catalogue of the species of batrachians and reptiles contained in a collection made at Pebas, upper Amazon, by John Hauxwell. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 23, p. 94-103, 1886.

CORSO, G.; DELITALA, G. M.; CARCUPINO, M. Uterine morphology during the annual cycle in *Chalcides ocellatus tiligugu* (Gmelin) (Squamata: Scincidae). **Journal of Morphology**, v. 243, n. 2, p. 153-165, 2000.

COSTA, G. C.; MESQUITA, D. O.; FRANÇA, F. G. R. *Crocodilurus amazonicus*. Diet. **Herpetological Review**, v. 36, n. 2, p. 174-175, 2005.

CUNHA, O. R.; NASCIMENTO, F. P. Ofídios da Amazônia. X - As cobras da região leste do Pará. **Publicações Avulsas Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 31, p. 1-218, 1978.

CUNHA, O. R.; NASCIMENTO, F. P. Ofídios da Amazônia. XIII - Observações sobre a viviparidade em ofídios do Pará e Maranhão (Ophidia: Aniliidae, Boidae, Colubridae e Viperidae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, n. 109, p. 1-20, 1981.

CUNNINGHAM, C. W. Some limitations of ancestral character-state reconstruction when testing evolutionary hypotheses. **Systematic Biology**, v. 48, n. 3, p. 665-674, 1999.

CUNNINGHAM, C. W.; OMLAND, K. E.; OAKLEY, T. H. Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 13, n. 9, p. 361-366, 1998.

DE FRAIPONT, M.; CLOBERT, J.; BARBAULT, R. The evolution of oviparity with egg guarding and viviparity in lizards and snakes: a phylogenetic analysis. **Evolution**, v. 50, n. 1, p. 391-400, 1996.

DE FRAIPONT, M.; CLOBERT, J.; BARBAULT, R. Evolution of viviparity and egg-guarding in Squamate reptiles: A reply to R. Shine and M. S. Y. Lee. **Herpetologica**, v. 55, n. 4, p. 550-555, 1999.

DEIQUES, C. H.; CECHIN, S. Z. O status de *Helicops carinicaudus* (Wied, 1825) (Serpentes: Colubridae). **Acta Biologica Leopoldensia**, v. 12, n. 2, p. 313-326, 1990.

DEMARCO, V. G. Metabolic rates of female lizards (*Sceloporus jarrovi*) throughout the reproductive cycle: Do pregnant lizards adhere to standard allometry? **Physiological Zoology**, v. 66, n. 1, p. 166-180, 1993.

DÍAZ-URIARTE, R.; GARLAND, JR., T. Testing hypotheses of correlated evolution using phylogenetically independent contrasts: Sensitivity to deviations from Brownian motion. **Systematic Biology**, v. 45, n. 1, p. 27-47, 1996.

DÍAZ-URIARTE, R.; GARLAND, JR., T. Effects of branch length errors on the performance of phylogenetically independent contrasts. **Systematic Biology**, v. 47, n. 4, p. 654-672, 1998.

DIXON, J. R.; SOINI, P. The reptiles of the upper Amazon basin, Iquitos region, Peru. II. Crocodylians, turtles and snakes. **Milwaukee Public Museum, Contributions in Biology and Geology**, n. 12, p. 1-91, 1977.

DU, W.-G.; SHINE, R. Why do the eggs of lizards (*Bassiana duperreyi*: Scincidae) hatch sooner if incubated at fluctuating rather than constant temperatures? **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 101, n. 3, p. 642-650, 2010.

DUELLMAN, W. E. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. **Miscellaneous Publications University of Kansas Museum of Natural History**, v. 65, p. 1-352, 1978.

DUELLMAN, W. E. **Cusco Amazónico: The Lives of Amphibians and Reptiles in an Amazonian Rainforest**. Ithaca: Cornell University Press, 2005. 472 p.

DUFAURE, J. P.; HUBERT, J. Table de développement du lézard vivipare: *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jaquin. **Archives d'anatomie Microscopique et de Morphologie Expérimentale**, v. 50, p. 309-328, 1961.

DULVY, N. K.; REYNOLDS, J. D. Evolutionary transitions among egg-laying, live-bearing and maternal inputs in sharks and rays. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 264, n. 1386, p. 1309-1315, 1997.

EMSLEY, M. Snakes, and Trinidad and Tobago. **Bulletin of the Mariland Herpetological Society**, v. 13, n. 4, p. 201-304, 1977.

ESPINOZA, R. E.; WIENS, J. J.; TRACY, C. R. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 101, n. 48, p. 16819-16824, 2004.

ETCHEPARE, E. ZARACHO, V.; SEMHAN, R.; AGUIRRE, R. Further notes on the reproduction of *Hydrops caesurus* (Serpentes : Colubridae) from Corrientes , Argentina. **Herpetology Notes**, v. 5, p. 169-170, 2012.

EWERT, M. A. Embryology of turtles. In: GANS, C.; BILLET, F.; MADERSON, P. F. A. (Ed.). **Biology of the Reptilia**. New York: John Wiley & Sons, 1985, v. 14. p. 75–267.

FARRIS, J. S. Methods for computing Wagner trees. **Systematic Biology**, v. 19, n. 1, p. 83-92, 1970.

FELSENSTEIN, J. Phylogenies and the comparative method. **The American Naturalist**, v. 125, n. 1, p. 1-15, 1985.

FENWICK, A. M.; GREENE, H. W.; PARKINSON, C. L. The serpent and the egg: unidirectional evolution of reproductive mode in vipers? **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 50, n. 1, p. 59-66, 2012.

FERGUSON, M. W. J. Reproductive biology and embryology of the crocodylians. In: GANS, C.; BILLET, F.; MADERSON, P. F. A. (Ed.). **Biology of the Reptilia**. New York: John Wiley & Sons, 1985, v. 14. p. 329–491.

FITCH, H. S. Reproductive cycles of lizards and snakes. **Miscellaneous Publications University of Kansas Museum of Natural History**, v. 52, p. 1-247, 1970.

FITZJOHN, R. G.; MADDISON, W. P.; OTTO, S. P. Estimating trait-dependent speciation and extinction rates from incompletely resolved phylogenies. **Systematic Biology**, v. 58, n. 6, p. 595-611, 2009.

FORD, N. B.; FORD, D. F. Notes on the ecology of the South American water snake *Helicops angulatus* (Squamata: Colubridae) in Nariva Swamp, Trinidad. **Caribbean Journal of Science**, v. 38, n. 1-2, p. 129-132, 2002.

FOTH, C. The morphology of neoptile feathers: ancestral state reconstruction and its phylogenetic implications. **Journal of Morphology**, v. 272, n. 4, p. 387-403, 2011.

FOWLER, H. W. Amphibians and Reptiles from Ecuador, Venezuela, and Yucatan. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 65, n. 2, p. 153-176, 1913.

FRANZ, I.; GHIZONI-JR, I. R.; ALBUQUERQUE, J. L. B.; BARCELLOS, A.; HASSDENTEUFEL, C. B.; AREND, F. L.; MARTINS-FERREIRA, C. Predação da cobra d'água *Helicops infrataeniatus* (Serpentes, Colubridae) pela maria-faceira *Syrigma sibilatrix* (Aves, Ardeidae) no sul do Brasil. **Biotemas**, v. 20, n. 2, p. 135-137, 2007.

FROTA, J. G. Nova espécie de *Helicops* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae) do rio Tapajós, Amazônia, Brasil. **Phyllomedusa**, v. 4, n. 1, p. 61-67, 2005.

FROTA, J. G.; YUKI, R. N. *Pseudoeryx plicatilis plicatilis* (Eel snake). Reproduction. **Herpetological Review**, v. 36, n. 3, p. 326, 2005.

GADOW, H. The effect of altitude upon the distribution of Mexican amphibians and reptiles. **Zoologischer Jahrbuch**, v. 29, p. 689-714, 1910.

GARDNER, A. S. Viability of the eggs of the day-gecko *Phelsuma sundbergi* exposed to sea water. **Journal of Herpetology**, v. 6, n. 12, p. 435-436, 1985.

GARLAND, JR., T.; DICKERMAN, A. W.; JANIS, C. M.; JONES, J. A. Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. **Systematic Biology**, v. 42, n. 3, p. 265-292, 1993.

GARLAND, JR., T.; HARVEY, P. H.; IVES, A. R. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. **Systematic Biology**, v. 41, n. 1, p. 18-32, 1992.

GASC, J. P.; RODRIGUES, M. T. Liste préliminaire des Serpents de la Guyane Française. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 2, p. 559-598, 1980.

GIACOMINI, E. Materiali per la storia dello sviluppo del *Seps chalcides*. (Cuv.) Bonap. **Monitore Zoologico Italiano**, p. 179-192, 1891.

GIRLING, J. E. The reptilian oviduct: a review of structure and function and directions for future research. **The Journal of Experimental Zoology**, v. 293, n. 2, p. 141-170, 2002.

GIRLING, J. E.; CREE, A.; JR, L. J. G. Oviducal structure in four species of gekkonid lizard differing in parity mode and eggshell structure. **Reproduction, Fertility and Development**, v. 10, n. 2, p. 139, 1998.

GOLDBERG, E. E.; IGIĆ, B. On phylogenetic tests of irreversible evolution. **Evolution**, v. 62, n. 11, p. 2727-2741, nov. 2008.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, n. 5, p. 774-786, 2008.

GOMES, J. F. Contribuição para o conhecimento dos ofídios do Brasil - III. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 1, p. 57-83, 1918.

GOMES, F. R.; REZENDE, E. L.; GRIZANTE, M.B.; NAVAS, C. A. The evolution of jumping performance in anurans: morphological correlates and ecological implications. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, n. 5, p. 1088-1097, 2009.

GOMEZ-MESTRE, I.; PYRON, R. A.; WIENS, J. J. Phylogenetic analyses reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive modes in frogs. **Evolution**, v. 66, n. 12, p. 3687-3700, 2012.

GONÇALVES, F. A.; CECHIN, S. Z.; BAGER, A. Predação de ninhos de *Trachemys dorbigni* (Duméril & Bibron) (Testudines, Emydidae) no extremo sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 24, n. 4, p. 1063-1070, 2007.

GORZULA, S.; SEÑARIS, J. C. Contribution to the herpetofauna of the Venezuelan Guayana I. A data base. **Scientia Guianae**, n. 8, p. 1-269, 1998.

GRAFEN, A. The phylogenetic regression. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 326, p. 119-156, 1989.

GRAZZIOTIN, F. G.; ZAHER, H.; MURPHY, R. W.; SCROCCHI, G.; BENAVIDES, M. A.; ZHANG, Y.-P.; BONATTO, S. L. Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. **Cladistics**, v. 28, n. 5, p. 437-459, 2012.

GREENE, H. W. Mode of reproduction in lizards and snakes of the Gomez Farias Region, Tamaulipas, Mexico. **Copeia**, v. 1970, n. 3, p. 565-568, 1970.

GREER, A. E. Mode of Reproduction in the squamate faunas of three altitudinally correlated life zones in East Africa. **Herpetologica**, v. 24, n. 3, p. 229-232, 1968.

GUILLETTE, JR., L. J.; JONES, R. E.; FITZGERALD, K.; SMITH, H. M. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. **Herpetologica**, v. 36, n. 3, p. 201-215, 1980.

GUILLETTE, JR., L. J. The evolution of viviparity in amniote vertebrates: new insights, new questions. **Journal of Zoology**, v. 223, n. 3, p. 521-526, 1991.

GUILLETTE, JR., L. J. The evolution of in lizards viviparity. **BioScience**, v. 43, n. 11, p. 742-751, 1993.

GUILLETTE, JR., L. J.; FOX, S. L.; PALMER, B. D. Oviductal morphology and egg shelling in the oviparous lizards *Crotaphytus collaris* and *Eumeces obsoletus*. **Journal of Morphology**, v. 201, n. 2, p. 145-159, 1989.

GUILLETTE, JR., L. J.; JONES, R. E. Ovarian, oviductal, and placental morphology of the reproductively bimodal lizard, *Sceloporus aeneus*. **Journal of Morphology**, v. 184, n. 1, p. 85-98, 1985.

GUILLETTE, JR., L. J. Morphology of the reproductive tract in a lizard exhibiting incipient viviparity (*Sphenornorphus fragilis*) and its implications for the evolution of the reptilian placenta. **Journal of Morphology**, v. 212, p. 163-173, 1992.

HARVEY, P. H.; PAGEL, M. D. **The comparative method in evolutionary biology**. Oxford: Oxford University Press, 1991. p. 248

HEGER, N. A.; FOX, S. F. Source viability of lizard (*Sceloporus undulatus*) eggs exposed to simulated flood conditions. **Journal of Herpetology**, v. 26, n. 3, p. 338-341, 1992.

HENDERSON, R. W.; NICKERSON, M. A.; KETCHAM, S. Short term movements of the snakes *Chironius carinatus*, *Helicops angulatus* and *Bothrops atrox* in Amazonian Peru. **Herpetologica**, v. 32, n. 3, p. 304-310, 1976.

HERBERT, J. F.; LINDSAY, L. A.; MURPHY, C. R.; THOMPSON, M. B. Calcium transport across the uterine epithelium of pregnant lizards. **Herpetological Monographs**, v. 20, p. 205-211, 2006.

HEULIN, B.; GHIELMI, S.; VOGRIN, N.; SURGET-GROBA, Y.; GUILLAUME, C. P. Variation in eggshell characteristics and in intrauterine egg retention between two oviparous clades of the lizard *Lacerta vivipara*: insight into the oviparity-viviparity continuum in squamates. **Journal of Morphology**, v. 252, p. 255-262, 2002.

HEULIN, B.; STEWART, J. R.; SURGET-GROBA, Y.; BELLAUD, P.; JOUAN, F.; LANCIEN, G.; DEUNFF, J. Development of the uterine shell glands during the preovulatory and early gestation periods in oviparous and viviparous *Lacerta vivipara*. **Journal of Morphology**, v. 266, n. 1, p. 80-93, 2005.

HEULIN, B.; OSENEGG, K.; MICHEL, D. Timing of embryonic development and birth dates in oviparous and viviparous strains of *Lacerta vivipara* - Testing the predictions of an evolutionary hypothesis. **Acta Oecologica**, v. 12, p. 517-528, 1991.

HIJMANS, R. J.; CAMERON, S. E.; PARRA, J. L.; JONES, P. G.; JARVIS, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, n. 15, p. 1965-1978, 2005.

HIJMANS, R. J.; GUARINO, M. C.; ROJAS, E. Computer tools for spatial analysis of plant genetic resources data: 1. DIVA-GIS. **Plant Genetic Resources Newsletter**, v. 127, p. 15-19, 2001.

HODGES, W. Evolution of viviparity in horned lizards (*Phrynosoma*): testing the cold-climate hypothesis. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 17, n. 6, p. 1230-1237, 2004.

HOGUE, A. R. Cobra. In: Encyclopaedia Britannica do Brasil. **Enciclopédia Mirador Internacional**. São Paulo: Melhoramentos, 1980. p. 2566-2571.

HOGUE, A. R.; NINA, A. C. M. Serpentes coletadas pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 30, p. 71-96, 1962.

HUBERT, J. Embryology of the Squamata. In: GANS, C.; BILLET, F. (Ed.). **Biology of the Reptilia**. New York: John Wiley & Sons, 1985, v. 15. p. 1-34.

JI, X.; FANG, C.; DU, Wei-Guo; CHEN, Hui-Lin. Incubation temperature affects hatchling growth but not sexual phenotype in the Chinese soft-shelled turtle, *Pelodiscus sinensis* (Trionychidae). **Journal of Zoology**, v. 261, n. 4, p. 409-416, 2003.

- KAWASHITA-RIBEIRO, R. A.; ÁVILA, R. W.; MORAIS, D. H. A new snake of the genus *Helicops* Wagler, 1830 (Dipsadidae, Xenodontinae) from Brazil. **Herpetologica**, v. 69, n. 1, p. 80-90, 2013.
- KOHLSDORF, T.; LYNCH, V. J.; RODRIGUES, M. T.; BRANDLEY, M. C.; WAGNER, G. P. Data and data interpretation in the study of limb evolution: A reply to Galis et al. on the reevolution of digits in the lizard genus *Bachia*. **Evolution**, v. 64, n. 8, p. 2477-2485, 2010.
- LAMBERT, S. M.; WIENS, J. J. Evolution of viviparity: A phylogenetic test of the cold-climate hypothesis in phrynosomatid. **Evolution**, 2013.
- LANCINI, A. R. Contribucion al conocimiento de la distribucion en Venezuela de *Helicops scalaris* y descripcion de *Helicops hoguei* (Serpentes: Colubridae) nueva especie de serpiente semiacuatica para la ciencia. **Publicaciones Ocasionales Museu Ciencias Naturales**, v. 7, p. 1-3, 1964.
- LEÃO, S. M.; BRANDÃO, R. A. *Helicops angulatus* (watersnake). Predation. **Herpetological Review**, v. 43, n. 3, p. 493, 2012.
- LEE, M. S.; DOUGHTY, P. The relationship between evolutionary theory and phylogenetic analysis. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**. v. 72, n. 4, p. 471-495, 1997.
- LEE, M. S. Y.; SHINE, R. Reptilian viviparity and Dollo's law. **Evolution**, v. 52, n. 5, p. 1441-1450, 1998.
- LEWIS, P. O. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. **Systematic Biology**, v. 50, n. 6, p. 913-925, 2001.
- LI, H.; QU, Yan-Fu; HU, Rui-Bin; JI, X. Evolution of viviparity in cold-climate lizards: testing the maternal manipulation hypothesis. **Evolutionary Ecology**, v. 23, n. 5, p. 777-790, 2008.
- LIRA-DA-SILVA, R. M.; CASAIS-E-SILVA, L. L.; QUEIROZ, I. B.; NUNES, T. B. Contribuição à biologia de serpentes da Bahia, Brasil. I. Vivíparas. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 11, n. 2, p. 187-193, 1994.
- LOSOS, J. B. Effect of immersion in seawater on egg survival in the lizard *Anolis sagrei*. **Oecologia**, v. 137, p. 360-362, 2003.
- LYNCH, V. J.; WAGNER, G. P. Did egg-laying boas break Dollo's law? Phylogenetic evidence for reversal to oviparity in sand boas (*Eryx*: Boidae). **Evolution**, v. 64, n. 1, p. 207-216, 2010.
- MADDISON, W. P. Missing data versus missing characters in phylogenetic analysis. **Systematic Biology**, v. 42, n. 4, p. 576-581, 1993.
- MADDISON, W. P. Confounding asymmetries in evolutionary diversification and character change. **Evolution**, v. 60, p. 1743-1746, 2006.

MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. **Mesquite: A modular system for evolutionary analysis**, 2011.

MADDISON, W. P.; MIDFORD, P. E.; OTTO, S. P. Estimating a binary character's effect on speciation and extinction. **Systematic Biology**, v. 56, n. 5, p. 701-710, 2007.

MAGNUSSON, W. E. Mortality of Eggs of the Crocodile *Crocodylus porosus* in Northern Australia. **Journal of Herpetology**, v. 16, n. 2, p. 121-130, 1982.

MARQUES, O. A. V.; ETEROVIC, A.; SAZIMA, I. **Serpentes da Mata Atlântica. Guia ilustrado para a Serra do Mar**. Ribeirão Preto: Holos, 2001. 184 p.

MARQUES, O. A. V.; SAZIMA, I. História natural dos répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins. In: MARQUES, O. A. V.; DULEBA, W. (Ed.). **Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna**. Ribeirão Preto: Holos, 2004. p. 257-277.

MARTINS, E. P. A comparative study of the evolution of *Sceloporus* push-up displays. **The American Naturalist**, v. 142, n. 6, p. 994-1018, 1993.

MARTINS, E. P.; GARLAND, JR., T. Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous characters: A simulation study. **Evolution**, v. 45, n. 3, p. 534-557, 1991.

MARTINS, E. P.; HANSEN, T. F. The statistical analysis of interspecific data - A review and evaluation of phylogenetic comparative methods. In: MARTINS, E. P. (Ed.). **Phylogenies and the comparative method in animal behavior**. Oxford: Oxford University Press, 1996. p. 22-75.

MARTINS, I. A.; DUARTE, M. R. *Physalaemus nattereri* (NCN). Predation. **Herpetological Review**, v. 34, n. 3, p. 233, 2003.

MARTINS, M.; OLIVEIRA, M. E. Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonia, Brazil. **Herpetological Natural History**, v. 6, n. 2, 1998.

MATHIES, T. Reproductive cycles of tropical snakes. In: ALDRIDGE, R. D.; SEVER, D. M. (Ed.). **Reproductive biology and phylogeny of snakes**. Enfield: Science Publishers, 2011. p. 511-550.

MATHIES, T.; ANDREWS, R. M. Does reduction of the eggshell occur concurrently with or subsequent to the evolution of viviparity in phrynosomatid lizards? **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 71, p. 719-736, 2000.

MAYR, E. **Biologia, ciência única: reflexões sobre a autonomia de uma disciplina científica**. São Paulo: Companhia das Letras, 2004. p. 272

MEAD, R. A; EROSCHENKO, V. P.; HIGHFILL, D. R. Effects of progesterone and estrogen on the histology of the oviduct of the garter snake, *Thamnophis elegans*. **General and Comparative Endocrinology**, v. 45, n. 3, p. 345-354, 1981.

MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F. R.; CRUZ, M. V.-S.; ANDREWS, R. M. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. **Herpetologica**, v. 54, n. 4, p. 521-532, 1998.

MIDFORD, P. E.; GARLAND, T.; MADDISON, W. P. **PDAP: PDTREE Package for Mesquite**, 2011.

MOFFAT, L. A. Embryonic development and aspects of reproductive biology in the tuatara, *Sphenodon punctatus*. In: **Biology of the Reptilia**. New York: John Wiley & Sons, 1985, v. 14. p. 493-521.

MOLE, R. R. The Trinidad snakes. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 94, n. 1, p. 235-278, 1924.

MOUTON, P. L. F. N.; FLEMMING, A. F.; STANLEY, E. Synchronized versus asynchronized breeding in cordylid lizards: an evolutionary perspective. **Journal of Zoology**, v. 288, n. 3, p. 191-198, 2012.

MURPHY, B. F.; THOMPSON, M. B. A review of the evolution of viviparity in squamate reptiles: the past, present and future role of molecular biology and genomics. **Journal of comparative physiology. B**, v. 181, n. 5, p. 575-94, 2011.

NEILL, W. T. Viviparity in snakes: Some ecological and zoogeographical considerations. **The American Naturalist**, v. 98, n. 898, p. 35-55, 1964.

NOSIL, P.; MOOERS, A. Ø. Testing hypotheses about ecological specialization using phylogenetic trees. **Evolution**, v. 59, n. 10, p. 2256-2263, 2005.

NUNES, P. M. S. **Filogenia da tribo Hydropsini baseada em caracteres morfológicos (Serpentes: Xenodontinae)**. 2006. 130 f. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.

OLIVEIRA, R. B.; FUNK-PONTES, G. M.; SOLÉ, M.; DI-BERNARDO, M.; BORGES-MARTINS, M. *Lystrophis dorbignyi* (Nariguda) and *Helicops infrataeniatus* (Cobra-D'Água). Predation. **Herpetological Review**, v. 35, n. 1, p. 70-71, 2004.

PACKARD, G. C. The influence of ambient temperature and aridity on modes of reproduction and excretion of amniote vertebrates. **The American Naturalist**, v. 100, n. 916, p. 667-682, 1966.

PACKARD, G. C.; DEMARCO, V. G. Eggshell structure and formation in eggs of oviparous reptiles. In: DEEMING, D. C.; FERGUSON, M. W. J. (Ed.). **Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles**. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. p. 53-70.

PACKARD, G. C.; TRACY, C. R.; ROTH, J. J. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos, and the evolution of viviparity within the class reptilia. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 52, n. 1, p. 71-105, 1977.

PACKARD, M. J.; PACKARD, G. C.; BOARDMAN, T. J. Structure of eggshells and water relations of reptilian eggs. **Herpetologica**, v. 38, n. 1, p. 136-155, 1982.

PAGEL, M. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. **Proceedings: Biological Sciences**, v. 255, n. 1342, p. 37-45, 1994.

PAGEL, M. The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. **Systematic Biology**, v. 48, n. 3, p. 612-622, 1999.

PAGEL, M. D. A method for the analysis of comparative data. **Journal of Theoretical Biology**, v. 156, p. 431-442, 1992.

PAGEL, M.; MEADE, A.; BARKER, D. Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. **Systematic Biology**, v. 53, n. 6, p. 673-684, 2004.

PALMER, B. D.; DEMARCO, V. G.; GUILLETTE, L. J. Oviductal morphology and eggshell formation in the lizard, *Sceloporus woodi*. **Journal of Morphology**, v. 217, n. 2, p. 205-217, 1993.

PÉREZ-BRAVO, G. Segundo hallazgo de *Helicops hoguei* Lancini, 1964 (Serpentes: Colubridae). **Memórias do Instituto Butantan**, v. 40/41, p. 313-315, 1976/77.

PÉREZ-SANTOS, C.; MORENO, A. G. Ofídios de Colombia. **Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Monografie**, v. 6, p. 1-515, 1988.

PÉREZ-SANTOS, C.; MORENO, A. G. Serpientes de Ecuador. **Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Monografie**, v. 11, p. 1-538, 1991.

PERKINS, M. J.; PALMER, B. D. Histology and functional morphology of the oviduct of an oviparous snake, *Diadophis punctatus*. **Journal of Morphology**, v. 227, n. 1, p. 67-79, 1996.

PINCHEIRA-DONOSO, D.; TREGENZA, T.; WITT, M. J.; HODGSON, D. J. The evolution of viviparity opens opportunities for lizard radiation but drives it into a climatic cul-de-sac. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 7, p. 857-867, 2013.

POUGH, F. H.; ANDREWS, R. M.; CADLE, J. E.; CRUMP, M. L.; SAVITZKY, A. H.; WELLS, K. D. **Herpetology**. Upper Saddle River: Pearson Prentice Hall, 2003. 726 p.

PURVIS, A. A composite estimate of primate phylogeny. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B**, v. 348, p. 405-421, 1995.

PYRON, R. A.; BURBRINK, F. T.; COLLI, G. R.; OCA, A. N. M.; VITT, L. J.; KUCZYNSKI, C. A.; WIENS, J. J. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 58, n. 2, p. 329-342, 2011.

PYRON, R. A.; BURBRINK, F. T.; WIENS, J. J. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. **BMC Evolutionary Biology**, v. 13, n. 1, p. 93-146, 2013.

QUALLS, C.; ANDREWS, R. Cold climates and the evolution of viviparity in reptiles: cold incubation temperatures produce poor-quality offspring in the lizard, *Sceloporus virgatus*. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 67, n. 3, p. 353-376, 1999.

QUALLS, C. P. Influence of the evolution of viviparity on eggshell morphology in the lizard, *Lerista bougainvillii*. **Journal of Morphology**, v. 228, p. 119-125, 1996.

QUALLS, C. P.; SHINE, R. Maternal body-volume as a constraint on reproductive output in lizards: Evidence from the evolution of viviparity. **Oecologia**, v. 103, n. 1, p. 73-78, 1995.

QUALLS, C. P.; SHINE, R. *Lerista bougainvillii*, a case study for the evolution of viviparity in reptiles. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 11, p. 63-78, 1998.

QUALLS, C.; SHINE, R. The evolution of viviparity within the Australian scincid lizard *Lerista bougainvillii*. **Journal of Zoology**, v. 237, n. 1995, p. 13-26, 1995.

REZENDE, E. L.; BOZINOVIC, F.; GARLAND, T. Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in rodents. **Evolution**, v. 58, n. 6, p. 1361-1374, 2004.

REZENDE, E. L.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Phylogenetic analyses: comparing species to infer adaptations and physiological mechanisms. **Comprehensive Physiology**, v. 2, n. 1, p. 639-674, 2012.

ROFF, D. A. **Life history evolution**. Sunderland: Sinauer Associates, 2002. 527 p.

ROSSMAN, D. A. Miscellaneous notes on the south american snake genus *Helicops*. **Herpetological Information Search Systems News Journal**, v. 1, n. 6, p. 189-191, 1973.

ROSSMAN, D. A. *Helicops angulatus* (south American water snake). Reproduction. **Herpetological Review**, v. 15, n. 2, p. 50-50, 1984.

ROSSMAN, D. A.; ABE, A. S. Comments on the taxonomic status of *Helicops yacu* (Serpentes: Colubridae). **Proceedings of the Louisiana Academy of Sciences**, v. 42, p. 7-9, 1975.

ROZE, J. A. Resumen de una revision del genero *Hydrops* (Wagler), 1830 (Serpentes: Colubridae). **Acta Biológica Venezuelica**, v. 2, p. 51-95, 1957.

ROZE, J. A. Notas sobre *Hydrops lehmanni* Dunn, 1944, y los géneros neotropicales: *Pseudoeryx*, *Hydrops* y *Helicops* (Colubridae). **Acta Biológica Venezuelica**, v. 2, p. 17-26, 1957.

SCARTOZZONI, R. R. **Morfologia de serpentes aquáticas neotropicais: um estudo comparativo**. 2005. 102 f. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2005.

SCARTOZZONI, R. R. **Estratégias reprodutivas e ecologia alimentar de serpentes aquáticas da tribo Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae)**. 2009. 160 f. Tese (Doutorado em Biotecnologia) - Instituto de Ciências Biomédicas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

SCARTOZZONI, R. R.; ALMEIDA-SANTOS, S. M. *Helicops leopardinus* (Water snake): Reproduction. **Herpetological Bulletin**, v. 97, p. 39-40, 2006.

SCARTOZZONI, R. R.; TREVINE, V. C.; GERMANO, V. J. Reptilia, Squamata, Serpentes, Dipsadidae, *Pseudoeryx plicatilis* (Linnaeus, 1758): New records and geographic distribution map. **Check List**, v. 6, n. 4, p. 534-537, 2010.

SCHARGEL, W. E.; FUENMAYOR, G. R.; BARROS, T. R.; PÉFAUR, J. E.; NAVARRETE, L. F. A new aquatic snake (Colubridae: *Pseudoeryx*) from the lake Maracaibo Basin, northwestern Venezuela: A relic of the past course of the Orinoco River. **Herpetologica**, v. 63, n. 2, p. 236-244, 2007.

SCHULTE, J. A.; MACEY, J. R.; ESPINOZA, R. E.; LARSON, A. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 69, n. 1, p. 75-102, 2000.

SCROCCHI, G. J.; FERREIRA, V. L.; GIRAUDO, A. R.; ÁVILA, R. W.; MOTTE, M. A new species of *Hydrops* (Serpentes: Colubridae: Hydropsini) from Argentina, Brazil and Paraguay. **Herpetologica**, v. 61, n. 4, p. 468-477, 2005.

SEEBACHER, F.; SHINE, R. Evaluating thermoregulation in reptiles: the fallacy of the inappropriately applied method. **Physiological and Biochemical Zoology**, v. 77, n. 4, p. 688-695, 2004.

SHARMAN, G. B. Evolution of viviparity in mammals. In: AUSTIN, C. R.; SHORT, R. V. (Ed.). **Reproduction in Mammals, Book 6. The Evolution of Reproduction**. Cambridge: Cambridge University Press, 1976. p. 32-70.

SHINE, R. "Costs" of reproduction in reptiles. **Oecologia**, v. 46, p. 92-100, 1980.

SHINE, R. Reptilian reproductive modes: The oviparity-viviparity continuum. **Herpetologica**, v. 39, n. 1, p. 1-8, 1983a.

SHINE, R. Reptilian viviparity in cold climates: testing the assumptions of an evolutionary hypothesis. **Oecologia**, v. 57, p. 397-405, 1983b.

SHINE, R. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. In: GANS, C.; BILLETT, F. (Ed.). **Biology of the Reptilia**. New York: John Wiley and Sons, 1985. v. 15 p. 605-694.

SHINE, R. A new hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles. **The American Naturalist**, v. 145, n. 5, p. 809-823, 1995.

SHINE, R. Does viviparity evolve in cold-climate reptiles because pregnant females maintain stable (not high) body temperatures? **Evolution**, v. 58, p. 1809-1818, 2004.

SHINE, R.; BULL, J. J. The evolution of live-bearing in lizards and snakes. **The American Naturalist**, v. 113, n. 6, p. 905-923, 1979.

SHINE, R.; ELPHICK, M. J.; BARROTT, E. G. Sunny side up: lethally high , not low , nest temperatures may prevent oviparous reptiles from reproducing at high elevations. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 78, p. 325-334, 2003.

SHINE, R.; LEE, M. S. Y. A reanalysis of the evolution of viviparity and egg-guarding in squamate reptiles. **Herpetologica**, v. 55, n. 4, p. 538-549, 1999.

SILVEIRA, R.; MAGNUSSON, W. E. Diets of spectacled and black caiman in the Anavilhanas Archipelago, Central Amazonia, Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 33, n. 2, p. 181-192, 1999.

SITES, J. W.; REEDER, T. W.; WIENS, J. J. Phylogenetic Insights on Evolutionary Novelty in Lizards and Snakes: Sex, Birth, Bodies, Niches, and Venom. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 42, n. 1, p. 227-244, 2011.

SMITH, S. A.; AUSTIN, C.; SHINE, R. A phylogenetic analysis of variation in reproductive mode within an Australian lizard (*Saiphos equalis*, Scincidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 74, n. 2, p. 131-139, 2001.

SMITH, S. A.; SHINE, R. Intraspecific variation in reproductive mode within the scincid lizard *Saiphos equalis*. **Australian Journal of Zoology**, v. 45, p. 435-445, 1997.

SOMAWEERA, R.; SHINE, R. Nest-site selection by crocodiles at a rocky site in the Australian tropics: Making the best of a bad lot. **Austral Ecology**, v. 38, n. 3, p. 313-325, 2013.

STEARNS, S. C. **The evolution of life histories**. London: Oxford University Press, 1992. 249 p.

STEWART, J. R.; MATHIESON, A. N.; ECAY, T. W.; HERBERT, J. F.; PARKER, S. L.; THOMPSON, M. B. Uterine and eggshell structure and histochemistry in a lizard with prolonged uterine egg retention (Lacertilia, Scincidae, *Saiphos*). **Journal of Morphology**, v. 271, n. 11, p. 1342-1351, 2010.

STURARO, M. J.; GOMES, J. O. Comportamento alimentar da cobra d'água amazônica *Helicops hagmanni* Roux, 1910 (Reptilia: Squamata: Colubridae: Hydropsini). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 3, n. 3, p. 225-228, 2008.

SURGET-GROBA, Y.; HEULIN, B.; GUILLAUME, C. P.; PUKY, M.; SEMENOV, D.; ORLOVA, V.; KUPIRYANOVA, L.; GHIRA, I.; SMAJDA, B. Multiple origins of viviparity, or reversal from viviparity to oviparity? The European common lizard (*Zootoca vivipara*, Lacertidae) and the evolution of parity. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 87, n. 1, p. 1-11, 2006.

THOMPSON, M. B.; LINDSAY, L. A.; HERBERT, J. F.; MURPHY, C. R. Calcium ATPase expression in the oviducts of the skink, *Lampropholis guichenoti*. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A**, v. 147, p. 1090-1094, 2007.

TINKLE, D.; GIBBONS, J. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. **Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan**, v. 154, p. 1-55, 1977.

TINKLE, D. W.; WILBUR, H. M.; TILLEY, S. G. Evolutionary strategies in lizard reproduction. **Evolution**, v. 24, n. 1, p. 55-74, 1970.

UETZ, P.; HOŠEK, J. **The Reptile Database**. Disponível em: <<http://reptile-database.reptarium.cz/>>. Acesso em 10 fev. 2013

VALDUJO, P. H.; NOGUEIRA, C. C.; BAUMGARTEN, L.; RODRIGUES, F. H. G.; BRANDÃO, R. A.; ETEROVIC, A.; RAMOS-NETO, M. B.; MARQUES, O. A. V. Squamate Reptiles from Parque Nacional das Emas and surroundings, Cerrado of Central Brazil. **Check List**, v. 5, n. 3, p. 405-417, 2009.

VITT, L. J.; CALDWELL, J. P. **Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles**. Burlington: Academic Press, 2009. 697 p.

WAKE, M. H. Evolution of oviductal gestation in amphibians. **Journal of Experimental Zoology**, v. 266, n. 5, p. 394-413, 1993.

WEBB, J. K.; SHINE, R.; CHRISTIAN, K. A. The adaptive significance of reptilian viviparity in the tropics: testing the maternal manipulation hypothesis. **Evolution**, v. 60, n. 1, p. 115-22, 2006.

WEEKES, C. H. On placentation in reptiles. I. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales**, v. 54, p. 34-60, 1929.

WEEKES, C. H. On the distribution, habitat and reproductive habits of certain European and Australian snakes and lizards, with particular regard to their adoption of viviparity. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales**, v. 58, p. 270-274, 1933.

WEEKES, C. H. A Review of placentation among reptiles with, particular regard to the function and evolution of the placenta. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 105, n. 3, p. 625-645, 1935.

WHITWORTH, A.; BEIRNE, C. **Reptiles of the Yachana Reserve**. Global Vision International, 2011. 127 p.

WIENS, J. J. Widespread loss of sexually selected traits: how the peacock lost its spots. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 9, p. 517-523, 2001.

WILLIAMS, J., SCROCCHI, G. Ofidios de agua dulce de la República Argentina. **Fauna de Agua Dulce de la República Argentina**, v.42, n.3,p. 1-55, 1994.

YANOSKY, A. A.; DIXON, J. R.; MERCOLLI, C. Ecology of the snake community at El Bagual Ecological Reserve, northeastern Argentina. **Herpetological Natural History**, v. 4, n. 2, p. 97-109, 1996.

YUKI, R. N. Sobre *Helicops danieli* Amaral 1937, com a descrição do hemipênis (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 10, n. 2, p. 203-209, 1994.

ZAHER, H.; GRAZZIOTIN, F. G.; CADLE, J. E.; MURPHY, R. W.; MOURA-LEITE, J. C.; BONATTO, S. L. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines : a revised classification and descriptions of new taxa. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 49, n. 11, p. 115-153, 2009.

Apêndice A - Exemplos de Hydropsini



Fotos: Marcio Martins (A, E); Otavio Marques (B, D, F, G e H); (C) Pedro Nunes.

(A) *Hydrops martii*, (B) *Hy. triangularis*, (C) *Pseudoeryx plicatilis*, (D) *Helicops gomesi*, (E) *Helicops hagmanni*, (F) *H. trivittatus*, (G) *H. carinicaudus* e (H) *H. infrataeniatus*.

Apêndice B - Exemplos de Hydropsini



Fotos: Pedro Nunes (A); Otavio Marques (B, D, E, e F).

(A) *Helicops leopardinus*, (B) *H. modestus*, (C) *H. polylepis* e (D) *H. angulatus*.

Apêndice C – Lista dos exemplares examinados nas análises morfológicas

Hydrops martii (Wagler, 1824)

BRASIL. Acre. Senador Guiomard (UFAC 294). **Amazonas.** Borba (MNRJ 2985); Novo Airão (IMTM 3894). **Pará.** Capitão Poço (MPEG 2129, 6042, 6051, 8129, 8132, 10444, 10446, 10471); Castanhal (MPEG 2701).

Hydrops triangularis (Wagler, 1824)

BRASIL. Acre. Rio Branco (UFAC 21, 161, 162). **Pará.** Augusto Corrêa (MPEG 11632, 13070); Bragança (MPEG 2230, 4386); Melgaço (MPEG 21870); Monte Alegre (LPHA 2840); Viseu (MPEG 2949, 3139, 10300, 15925).

Pseudoeryx plicatilis (Linnaeus, 1758)

BRASIL. Pará. Augusto Corrêa (MPEG 6689); Belém (MPEG 297, 16626); Bragança (MPEG 2993); Fazenda Tuyuyu, Ilha do Marajó (IB 17640); Peixe-Boi (MPEG 1383); Vigia (MPEG 9302); Viseu (MPEG 15984).

Helicops hagmanni (Roux, 1910)

BRASIL. Pará. Augusto Corrêa (MPEG 9098); Belém (IB 18502); Capitão Poço (MPEG 10453, 10637, 10642); Castanhal (MPEG 1998); Ipitinga, Estrada Moju-Acará (MPEG 13352); Moju (MPEG 13341); Peixe-Boi (MPEG 672); São Domingos do Capim (MPEG 14481); Viseu (MPEG 5259). **Amazonas.** Parque Nacional do Jaú (MM J55, J57), Ucugui, Igarapé Javari (MNRJ 10127).

Helicops trivittatus (Gray, 1849)

BRASIL. Pará. Belém (MPEG 169, 318, 1220, 1228, 8867, 8868, 15173); Moju (MPEG 13335, 21862); Santa Cruz do Arari (MPEG 19631). **Tocantins.** Porto Nacional (IB 66243).

Helicops carinicaudus (Wied-Neuwied, 1825)

BRASIL. Paraná. Matinhos (MHNCI 9723, 9724, 10386, 10387). **Rio de Janeiro.** Magé (MNRJ 19114); Parque Estadual Serra do Mendanha (MNRJ 10973). **Santa Catarina.** Itapoá (MHNCI 11889). **São Paulo.** Cananeia (MNRJ 13301). **Sem localidade** (MM 3, 9, 10).

Helicops infrataeniatus (Jan, 1865)

BRASIL. Paraná. Altônia (MHNCI 7437); Palotina (MHNCI 8096); Umuarama (MHNCI 8340); Vila Alta (MHNCI 74320); Fazenda Rio Grande (MHNCI 11045). **Rio Grande do Sul.** Jacuzinho (CRUPF 1315); Passo Fundo (CRUPF 311, 517, 1367).

Helicops leopardinus (Schlegel, 1837)

BRASIL. Bahia. Salvador (MZUFBA 525). **Mato Grosso.** Barão de Melgaço (MNRJ 193); Poconé (UFMT 1794). **Minas Gerais.** João Pinheiro (MNRJ 15147, 15148, 15270, 15360, 17807); Manga (MNRJ 3999, 7265). **Rondônia.** Guajará-Mirim (INPA 1032). **Sem Localidade** (MM P13).

Helicops modestus (Günther, 1861)

BRASIL. Minas Gerais. Areado (UNIFAL 361); Cabeceira Grande (MNRJ 7029); Contagem (FUNED 1371); Coromandel (FUNED 1238); Glória (UNIFAL 69); Pirapora (MNRJ 2472); Poços de Caldas (MNRJ 9230, 9231). **São Paulo.** Atibaia (MNRJ 10636); Barueri (MNRJ 10637); Botucatu (MNRJ 7369); São Paulo (HVB 11628, 13279, 78414); Tapiraí (MNRJ 10638).

Helicops polylepis (Günther, 1861)

BRASIL. Amazonas. Novo Airão (MM J87). **Mato Grosso.** Chapada dos Guimarães (UFMT 507, 1218, 1219). **Pará.** Belém (MPEG 17680, 19988). **Rondônia.** Guajará-Mirim (INPA 1014).

Helicops gomesi (Amaral, 1921)

BRASIL. Minas Gerais. UHE Miranda (FUNED 1189). **São Paulo.** Cândido Mota (IB 6742); Cosmópolis (ZUEC 477, 499); São Joaquim da Barra (ZUEC 2886).

Helicops angulatus (Linnaeus, 1758)

BRASIL. Acre. Marechal Thaumaturgo (ZUEC 1942). Rio Branco (UFAC 175, 293). **Maranhão.** Santo Amaro do Maranhão (IB 75157). **Pará.** Benevides (MPEG 10362); Bragança (M44, 92, PEG 2424, 8329, 11390, 12999); Castanhal (MPEG 1176, 4038); Ourém (MPEG 6142); Santarém (LPHA 1127, 1376, 3318); Santarém Novo (MPEG 4139); Vigia (MPEG 10551); Viseu (MPEG 2308, 12865). **Piauí.** Piripiri (MNRJ 11356). **Rondônia.** Guajará-Mirim (MPEG 19521).

Apêndice D - Lista dos registros utilizados para levantamento da distribuição geográfica dos *Hydropsini****Hydrops caesurus*** (Scrocchi, Ferreira, Giraud, Ávila & Motte, 2005)**Material examinado**

BRASIL. Mato Grosso do Sul. Aquidauana (IB 29171).

Registros da literatura

ARGENTINA. Corrientes. Bella Vista, margens do Rio Paraná (MLP-JW 150: Scrocchi et al., 2005); Ituzaingó (Giudice et al., 2006); Isla Apipé Grande (Semhan et al., 2010); Puerto Tala, Isla Apipé Grande (UNNEC 11436: Etchepare et al., 2012); San Miguel, Puerto Carambola (UNNEC 7589: Scrocchi et al., 2005). **BRASIL. Mato Grosso do Sul.** Corumbá, RPPN Acurizal, Serra do Amolar (UFMT 1188: Scrocchi et al., 2005); Ladário, Lagoa Negra (CEUCH 208: Scrocchi et al., 2005); Ladário (CEUCH 27: Scrocchi et al., 2005); Miranda (CEUCH 3061: Scrocchi et al., 2005). **PARAGUAI. Itapúa.** Isla Paloma, Canal de los Jesuítas (MNHNP 6698: Scrocchi et al., 2005); Complejo Isla Yacyretá (MNHNP 4951: Scrocchi et al., 2005). **Presidente Hayes.** Rio Paraguai, 14 km ao Sul de Puerto Rosário (MNHNP 6462: Scrocchi et al., 2005).

Hydrops martii (Wagler, 1824)**Material examinado**

BRASIL. Acre. Senador Guimard (UFAC 294). **Amazonas.** Benjamim Constant, Rio Itacoai, 30 km do Rio Javari (MNRJ 3013); Borba, Rio Madeira (MNRJ 2985); Manaus (MNRJ 642); Manaus, Lago Tapaiúna, margem esquerda do Rio Preto da Eva (IB 32832); Nova Olinda do Norte (IB 25456); Novo Airão (MM J26); Presidente Figueiredo, UHE Balbina, Rio Utumã (IB 51499). **Pará.** Bragança, Bom Jesus (MPEG 2228); Capitão Poço, Santa Luzia (MPEG 6042); Capitão Poço, São Pedro (MPEG 10471); Castanhal, Boa Vista (MPEG 2701); Itaituba (LPHA 1313); Juruti, Curumucuri (MPEG 22545); Marabá (MPEG 24073); Monte Alegre (LPHA 2840); Prainha (LPHA 2550); Santarém, Fazenda Santa Mônica (LPHA 1301); Tomé-Açu (MHNCI 8306). **COLÔMBIA. Amazonas.** Leticia (MCT-PUCRS 14100).

Registros da literatura

BRASIL. Amazonas. Estação Ecológica Anavilhanas, Arquipélago Anavilhanas (Silveira & Magnusson, 1999); Coari, Base Operacional Geólogo Pedro de Moura, Província Petrolífera de Urucu, Igarapé Tartaruga (MPEG 22225: Prudente et al., 2010); Manaus, Rio Madeira (INPA 12031: Scartozzoni, 2009); Maraã, Lago Amanã, Rio Japurá (MPEG 16775: Scartozzoni, 2009); Santa Isabel do Rio Negro (INPA 12624: Scartozzoni, 2009); São Paulo de Olivença, São João, Rio Solimões (AMNH 25194: Roze, 1957b); Tefé, Boca de Tefé, confluência dos rios Tefé e Solimões (MP 00-461: Roze, 1957b); Tefé, Rio Solimões (IB 15086: Albuquerque, 2000).

Maranhão. Rio Itapicuru (ZSMH 1844/0: Hoogmoed & Grüber, 1983; Albuquerque, 2000; Franzen & Glaw, 2007). **Pará.** Barreirinha, Rio Tapajós, próximo à São Luis do Tapajós (MZUSP 5136: Scartozzoni, 2009); Ilha de Marajó (Hoge & Nina, 1969); Ipitinga, Estrada Mojú-Acará (MPEG 12610: Albuquerque & Camargo, 2004; Scartozzoni, 2009); Lago Jacaré, Rio Trombetas, Reserva Biológica do Rio Trombetas (MZUSP 3827: Scartozzoni, 2009); Rio Xingú, 6 horas de barco de Altamira (IB 56498: Albuquerque, 2000); Belém (MPEG 18893: Scartozzoni, 2009); Benevides, Pratinha, Estrada da Genipauba, antiga Estrada do Açucareiro (MPEG 8618: Albuquerque, 2000); Castanhal, Macapazinho (MPEG 11800: Albuquerque 2000; Scartozzoni, 2009); Santarém, UHE Curuá-Uma (MCT-PUCRS 7916: Albuquerque & Camargo, 2004; Frota et al., 2005); São Domingos do Capim, km 16 da Estrada do Acará (MPEG 15500: Albuquerque, 2000); Viseu, Curupaiti (MPEG 12327: Albuquerque, 2000; Scartozzoni, 2009). **Roraima.** Boa Vista (MZUSP 10121: Scartozzoni, 2009); Caracaraí, Rio Branco, Igarapé do Bota-Panela, perto da Cachoeira de Bem Querer, Cararaú, margem do rio (MPEG 16696: Albuquerque, 2000). **COLÔMBIA. Amazonas.** La Pedrera, Puerto Charapa (Pérez-Santos & Moreno, 1988). **Vaupés.** Rio Cairary, próximo à Cachoeira Jurupary, próximo fronteira entre BRA-COL (AMNH 4459: Roze 1957b; Albuquerque 2000). **EQUADOR. Morona-Santiago.** Mashumarentsa, divisa com Peru (FHGO 1266: Cisneros-Heredia, 2005). **Orellana.** Auca Vía Cononaco, km 135 (DHMECN 139: Cisneros-Heredia, 2005); Estación de Biodiversidad Tiputini (DFCH-USFQ 0H15: Cisneros-Heredia, 2005). **Sucumbíos.** Cuyabeno (DHMECN 138: Cisneros-Heredia, 2005). **GUIANA. Potaro-Siparuni.** Burro-Burro (Donnelly et al., 2005). **PERU. Loreto.** Santa Maria, Rio Santa Maria (TCWC 38227: Dixon & Soini, 1977); Alto Amazonas, Challavitas (BMNH 1946: Roze, 1957b); Mariscal Ramón Castilla, Pebas (CAS-SU 8724: Albuquerque, 2000); Maynas, Centro Union (TCWC 44649: Albuquerque, 2000); Maynas, Iquitos (AMNH 53408: Roze, 1957b); Maynas, Isla Lupuna, Iquitos (AMNH 56086: Roze 1957b; Albuquerque 2000); Maynas, Mazán (Monge & Cabanillas, 2009); Maynas, Moropón, Iquitos (TCWC 45572: Albuquerque, 2000); Maynas, Nanay, Iquitos (AMNH 52031: Roze 1957b; Albuquerque 2000); Maynas, Rio Itaya, Iquitos (AMNH 55299: Roze 1957b; Albuquerque 2000); Requena, Uresti (AMNH R-55494: Roze 1957b; Albuquerque 2000); Cashiboya, Rio Ucayali (AMNH 53130: Roze, 1957b); Pampa Hermosa, Rio Cuchabatay (AMNH 55429: Roze 1957b; Albuquerque 2000); Roaboya, Rio Ucayali (AMNH 53086: Roze, 1957b). **VENEZUELA. Amazonas.** Conjunção do Canal del Casiquiare e Rio Siapa (FA 184: Rivas et al., 2012).

***Hydrops triangularis* (Wagler, 1824)**

Material examinado

BRASIL. Acre. Rio Branco (UFAC 162). **Amapá.** Santana, Ilha de Santana (IB 14826); Serra do Navio (IB 27395). **Amazonas.** Coari, Base Operacional Geólogo Pedro de Moura, Província Petrolífera de Urucu (MPEG 22226); Humaitá (MNRJ 19353); Manaus, margem do Rio Preto da Eva (IB 32831); Presidente Figueiredo, UHE Balbina (IB 51496); Três Casas, Rio Madeira - Col. Harold Sioli (IB 15034). **Maranhão.** Arari, drenagem do Rio Mearim (MNRJ 4497); Peri Mirim, barragem entre Fazenda São José de Canaã e Fazenda São Luiz (IB 21768). **Pará.** Augusto Corrêa, Cacoal (MPEG 6650); Bragança, Bom Jesus (MPEG 1949); Itaituba (LPHA

1345); Melgaço, ECFPn/MPEG/ Floresta Nacional de Caxiuanã (MPEG 21870); Monte Alegre (LPHA 2840); Santarém, Bairro da Esperança, área da COSAMPA (LPHA 1205); Viseu, Bela Vista (MPEG 15924); Viseu, Rio Gurupi, Colônia Nova, BR-316 (MPEG 10300). **COLÔMBIA. Amazonas.** Leticia (MCT-PUCRS 14099).

Registros da literatura

BOLÍVIA. Beni. Rio Itenez (AMNH 101863: Albuquerque & Lema, 2008); Antonio Vaca Díez, Guayaramerin, Rio Mamoré (UMMZ 56896: (Roze, 1957b; Albuquerque & Lema, 2008; Scrocchi et al., 2005); Cercado, Comunidad El Ibiato (CBF 1038: Albuquerque & Lema, 2008); Cercado Trinidad, Curichi (MNKR 3698: Albuquerque & Lema, 2008); Iténez, Cachuela Chapacura, margem do Rio Blanco (IB 41351: Albuquerque & Lema, 2008; Scartozzoni, 2009); Moxos, Comunidad Oromomo (CBF 1010: Albuquerque & Lema, 2008); Moxos, confluência dos rios Ichoa e Aguas Claras (CBF 1005: Albuquerque & Lema, 2008); Yacuma, Estación Biológica Beni (CBF 393: Albuquerque & Lema, 2008); Yacuma, Lago Rogoaguado (AMNH 22449: Roze, 1957b; Albuquerque & Lema, 2008; Scrocchi et al., 2005). **Santa Cruz.** José Miguel de Velasco, Acampamento El Refugio (MNKR 2588: Albuquerque & Lema, 2008). **BRASIL. Amapá.** Parque Nacional Montanhas do Tumucumaque, próximo à tríplice fronteira com o Suriname e Guiana Francesa (Lima, 2008). **Amazonas.** Estação Ecológica Anavilhanas, Arquipélago Anavilhanas (Silveira & Magnusson, 1999); Igarapé Manjuru (AMNH 114261: Albuquerque & Lema, 2008); São José, Jacaré, Rio Solimões (MZUSP 5478: Albuquerque & Lema, 2008; Scartozzoni, 2009); Codajás (BMNH 1965.1325: Albuquerque & Camargo, 2004); Lábrea, Rio Purus (RMNH 27784: Albuquerque & Lema, 2008); Manaus, Reserva INPA-WWF (MZUSP 8432: Albuquerque & Lema, 2008; Scartozzoni, 2009); Tefé (MZUSP 8375: Scartozzoni, 2009); Tefé, Ega, Lago Tefé, confluência com rio Solimões (ZSMH 1846/0: Roze, 1957b; Hoogmoed & Grüber, 1983). **Maranhão.** Arari, Gancho do Arari, BR-222, entre Miranda e Arari (MPEG 13484: Scartozzoni, 2009); Barra do Corda (MZUSP 3139: Hoge & Nina, 1969); Barreirinhas, Povoado de Ponta do Mangue (Souza, 2007); Boa Vista (MZUSP 1298: Hoge & Nina, 1969); Carolina (Pavan, 2007); Itinga do Maranhão, Itinga, Km 337 Belém-Brasília (MPEG 1121: Scartozzoni, 2009); Santa Luzia do Paruá, Paruá, BR-316 (MPEG 11187: Scartozzoni, 2009); São Luís (IB 55162: Albuquerque & Camargo, 2004; Scartozzoni, 2009); Timon, Fazenda Santa Maria, Km 602, BR 316, Rodovia São Luiz à Terezinha (IB 44149: Scartozzoni, 2009); Urbano Santos, Fazenda Santo Amaro (MPEG 20558: Scartozzoni, 2009). **Pará.** Igarapé Pirajuara, Estrada do Acará (MPEG 9417: Scartozzoni, 2009); Reserva do Alto do Rio Guamá, Aldeia Canindé, Rio Gurupi (MZUSP 4220: Albuquerque & Lema, 2008; Scartozzoni, 2009); Rio Gurupi, Nova Vida, 25 km distante do rio, BR-316 (MPEG 12254: Scartozzoni, 2009); Rio Teles Pires, proximidades do Rio Paranatinga (IB 30868: Albuquerque, 2001); Altamira, Cachoeira do Espelho, Rio Xingu (MZUSP 9054: Scartozzoni, 2009); Ananindeua, BR-316, km 6, Transportadora Elo Ltda. (MPEG 16704: Albuquerque & Lema, 2008); Ananindeua, Seminário Pio X (MPEG 474: Albuquerque & Lema, 2008); Belém, Instituto Agrônomo do Norte (IB 14677: Scartozzoni, 2009); Capanema, Igarapé Rio das Gatas (MPEG 18552: Albuquerque & Lema, 2008); Capitão Poço (MPEG 776: Scartozzoni, 2009); Capitão Poço, Santa Luzia (Cunha & Nascimento, 1978); Capitão Poço, São Pedro (MPEG 12985: Albuquerque & Lema, 2008); Castanhal, Boa Vista (MPEG 2706: Scartozzoni, 2009); Castanhal, Macapazinho (MPEG 8648:

Albuquerque & Lema, 2008); Colares (MPEG 18937: Scartozzoni, 2009); Conceição do Araguaia (IB 24038: Scartozzoni, 2009); Curionópolis, Projeto Cristalino, Posto de coleta, Alojamento (MPEG 20746: Scartozzoni, 2009); Dom Eliseu, Sítio Bela Vista, PA-222 (MPEG 12135: Scartozzoni, 2009); Gurupá, Canal de Gurupá (MPEG 15158: Albuquerque & Lema, 2008); Igarapé-Açu (MPEG 908: Scartozzoni, 2009); Marabá, km 11 da PA-222, do rio para o zero BR-010, PA-70, BR-222 (MPEG 9483: Albuquerque & Lema, 2008); Maracanã, km 23 da estrada de Maracanã (MPEG 1887: Scartozzoni, 2009); Óbidos (IB 14938: Scartozzoni, 2009); Ourém, Limão Grande (MPEG 4245: Scartozzoni, 2009); Ourém, Puraquequara (MPEG 4999: Albuquerque & Camargo, 2004; Scartozzoni, 2009); Palestina do Pará, Rio Araguaia, Porto Jarbas Passarinho, Transamazônica (MPEG 12752: Scartozzoni, 2009); Peixe-Boi (MPEG 683: Albuquerque & Camargo, 2004; Scartozzoni, 2009); Salinópolis, Igarapé Parijó (MPEG 19711: Albuquerque & Camargo, 2004; Scartozzoni, 2009); Santarém (LPHA 2433: Frota et al., 2005); Santarém, Maicá (MCT-PUCRS 10608: Frota et al., 2005); Santarém, Taperinha (MCZ 177371: Albuquerque & Lema, 2008); Santarém Novo, Trombetinha (MPEG 3243: Albuquerque & Lema, 2008); Santo Antônio do Tauá (MPEG 5699: Albuquerque & Lema, 2008); São Domingos do Capim (IB 22727: Scartozzoni, 2009); São Domingos do Capim, Estrada do Acará, km 16 (MPEG 15507: Albuquerque & Lema, 2008); Senador José Porfírio, Vila Nova, Rio Xingu, Col. Bach (IB 14939: Scartozzoni, 2009); Tomé-Açu (IB 14829: Scartozzoni, 2009); Vigia, Santa Rosa, Estrada da Vigia (MPEG 4613: Albuquerque & Camargo, 2004; Scartozzoni, 2009); Viseu, Curupati (MPEG 11505: Albuquerque & Camargo, 2004; Scartozzoni, 2009); Viseu, Fazenda Real (MPEG 5284: Albuquerque & Camargo, 2004); Viseu, km 220 da BR-316, antigo km 74 de Capanema (MPEG 2989: Scartozzoni, 2009); Ilha do Mosqueiro, Baía de Guajará, próximo de Belém (Cunha & Nascimento, 1978). **Piauí.** Ribeiro Gonçalves, Uruçuiuna (MHNCI 2566: Yuki, 1997). **Rondônia.** Santa Bárbara (MZUSP 8780: Scartozzoni, 2009); UHE Jirau (NATURAE, 2010a, b); Costa Marques, Rio Guaporé (MCT-PUCRS 6300: Albuquerque & Lema, 2008; Scartozzoni, 2009); Guajará-Mirim (Bernarde et al., 2012); Porto Velho, UHE Santo Antônio (Marçal et al., 2011). **Roraima.** Rio Branco, em frente à Ilha de Maracá, Igarapé do Cojúbim (MPEG 16697: Scartozzoni, 2009). **Tocantins.** Lajeado, UHE Luís Eduardo Magalhães (IB 65822: Scartozzoni, 2009); Palmas, UHE Luís Eduardo Magalhães (IB 65686: Scartozzoni, 2009); Porto Nacional, UHE Luís Eduardo Magalhães (IB 65594: Scartozzoni, 2009). **COLÔMBIA.** **Amazonas.** La Pedrera (ILS 132: Amaral, 1935). **Meta.** Hacienda La Esperanza, Rio Manacacías (MZUSP 6103: Albuquerque & Lema, 2008); Villavicencio (MZUSP 5994: Scartozzoni, 2005; Albuquerque & Lema, 2008); Villavicencio, 14 km ao Sul de Villavicencio (UTA 32076: Albuquerque & Lema, 2008). **Vaupés.** Mitú, Rio Vaupés (ANPS 25733: Roze, 1957b; Albuquerque & Lema, 2008). **EQUADOR.** **Orellana.** Auca Vía Cononaco, km 135 (DHMECN 82: Cisneros-Heredia, 2005); Parque Nacional Yasuní, km 28 Estrada Pompeya Sur-Iru (FHGO 2468: Cisneros-Heredia, 2005). **Pastaza.** Montalvo (DHMECN 252: Cisneros-Heredia, 2005). **Sucumbíos.** Shushufindi, Limoncocha (KU 183515: Albuquerque & Lema, 2008). **GUIANA.** **Cuyuni-Mazaruni.** Kamakusa (AMNH 25035: Scrocchi et al., 2005; Albuquerque & Lema, 2008; Cole et al., 2013); Kurupung, Upper Mazaruni district (UMMZ 83642: Roze, 1957b; Albuquerque & Lema, 2008); Kartabo, Mazaruni-Potaro (AMNH R-14141: Scrocchi et al., 2005; Albuquerque & Lema, 2008; Cole et al., 2013). **Demerara-Mahaica.** Lama Creek, Rio Demerara (AMNH 36100: Roze, 1957b; Albuquerque & Lema, 2008); Georgetown (AMNH 36141: Roze, 1957b; Albuquerque & Camargo, 2004). **Essequibo Islands-West Demerara.** Bonasica Creek,

Rio Essequibo (AMNH 18163: Roze, 1957b; Albuquerque & Lema, 2008); Dunoon, Demerara River (UMMZ 47737: Albuquerque & Lema, 2008). **Potaro-Siparuni**. Kabocali (Donnelly et al., 2005); Maripa, Rio Essequibo (AMNH R-18162: Roze, 1957b; Scrocchi et al., 2005). **Upper Demerara-Berbice**. Berbice (BMNH 53.4.6.12: Roze, 1957b). **GUIANA FRANCESA. Cayenne**. Saint-Eugène (MNHN 1996.4586: Albuquerque & Lema, 2008); Cayenne, La Madeleine (MNHN 1988.167: Albuquerque & Lema, 2008); Matoury (MNHN 1978.25: Gasc & Rodrigues, 1980; Albuquerque & Lema, 2008); Sinnamary (IB 13760: Scartozzoni, 2005). **Saint-Laurent-du-Maroni**. Maripasoula (MNHN 1989.3052: Albuquerque & Lema, 2008). **PERU. Loreto**. Rio Pacaya, Rio Ucayali (BMNH 1913.7.2815: Roze, 1957b; Albuquerque & Lema, 2008); Maynas, Iquitos (AMNH 52017: Roze, 1957b; Albuquerque & Lema, 2008); Maynas, Mishana, Rio Nanay (TCWC 39096: Albuquerque & Lema, 2008); Maynas, Monte Carmelo (AMNH 52354: Scrocchi et al., 2005; Albuquerque & Lema, 2008); Requena, Monte Carmelo (AMNH 55934: Roze, 1957b); Ucayali, Rean Rean, Suhaya (AMNH 53579: Albuquerque & Camargo, 2004); Moropón (TCWC 39095: Dixon & Soini, 1977). **SURINAME. Brokopondo**. Compagnie Creek (RMNH 13609: Albuquerque & Lema, 2008). **Para**. Rio Suriname, próximo a Kadjoe (RMNH 13610: Albuquerque & Lema, 2008); Onverwacht (RMNH 27371: Albuquerque & Lema, 2008); Zanderij, Bush Camp (Abuys, 1984). **Sipaliwini**. Oelemari (CM 84673: Albuquerque & Lema, 2008). **TRINIDAD E TOBAGO**. Caroni Swamp (Mole, 1924); Nariva Swamp (Ford & Ford, 2002); Tucker Valley (AMNH 64463: Murphy, 1997; Albuquerque & Lema, 2008); Arima (Mole, 1924); Cunupia (Mole, 1924); Four Roads (Mole, 1924); Princes Town (Mole, 1924); Talparo (ANSP 23178: Roze 1957b; Albuquerque & Lema, 2008); Tacarigua, Orange Grove Estate (RMNH 10177: Brongersma, 1956); North Manzanilla Beach (Boos, 2001). **VENEZUELA. Táchira**. Caño León, 3 km de El Jordán (FA: Roze, 1957b). **Apure**. Mantecal, Caño Guaritico (MHNLS 8008: Albuquerque & Lema, 2008); San Fernando de Apure (MHNLS 755: Roze, 1957b). **Bolívar**. Ciudad Bolívar (USNM 56235: Roze 1957b; Albuquerque & Lema, 2008); El Dorado (MBUCV 1998: Roze, 1957b); San Ignacio de Yuruaní, floresta, 2 km ao Leste (MHNLS 10953: Gorzula & Señaris, 1998). **Cojedes**. Hato Piñero (EBRG 3665: Albuquerque & Lema, 2008); Rómulo Gallegos, Assentamento La Blanca, setor Rincón Moreno, Sudoeste de San Carlos (MBUCV 7117: Rivas-Fuenmayor & Fuentes, 2000); San Carlos (MHNLS 6444: Albuquerque & Lema, 2008). **Delta Amacuro**. Curiapo (MHNLS 12973: Albuquerque & Lema, 2008); Isla del Tigre, caño Manamo (EBRG 2617: Albuquerque & Lema, 2008); Sacupana del Cerro (MCNC 5859: Molina et al., 2004); caño Jarisiduína, isla Barril (MHNLS 10940: Gorzula & Señaris, 1998; Molina et al., 2004). **Portuguesa**. Guanare, na estrada para Barinas (MCNG 1006: Markezich, 2001); Papelón, Estación Pisciola, Papelón (MCNG 1602: Markezich, 2001).

***Pseudoeryx plicatilis* (Linnaeus, 1758)**

Material examinado

BRASIL. Acre. Rio Branco (UFAC 296). **Amapá**. Macapá, Pacoval (IB 25396); Macapá, Serra do Navio (IB 24784). **Amazonas**. Presidente Figueiredo, UHE Balbina (IB 51924). **Maranhão**. Mirinzal, Fazenda Flechal (IB 41069). **Mato Grosso**. Poconé (UFMT 38). **Mato Grosso do Sul**. Corumbá, E. F. Porto Esperança (IB 1606).

Pará. Abaetetuba (IB 25458); Augusto Corrêa, Cacoal (MPEG 6689); Aveiro (LPHA 1269); Belém, Canudo (MPEG 297); Belém, Tapanã (MPEG 16626); Bragança, Bom Jesus (MPEG 2993); Itaituba (IB 14782); Juruti, Igarapé Maranhão (MPEG 22624); Peixe-Boi (MPEG 1383); Peixe-Boi, Sítio São João, Beira de Lago Maia (MPEG 19351); Santarém, Bairro da Esperança, área da COSAMPA (LPHA 1138); Vigia, Santa Rosa, Estrada da Vigia (MPEG 9306); Viseu, Curupaiti (MPEG 15984). **Rondônia.** Alta Floresta d'Oeste, Parque Estadual do Corumbiara (CHUNB 53039). **SURINAME.** Kwatta, Garnizoenspad, Km 34 (IB 20463).

Registros da literatura

ARGENTINA. Formosa. Laishí, Reserva Ecológica El Bagual (Yanosky, 1989); Pilcomayo (MACN 4166: Giraudo, 1999). **BOLÍVIA. Beni.** Rio Mamoré (Hoge & Nina, 1962; Scartozzoni et al., 2010). **Santa Cruz.** José Miguel de Velasco, San Ignacio de Velasco (IB 19749: Scartozzoni et al., 2010). **BRASIL. Acre.** Boca do Acre (CHUNB 59240: França & Venâncio, 2010); Cruzeiro do Sul, UFAC, campus Floresta (P.S. Bernarde, comunicação pessoal); Mâncio Lima (MZUSP 8002: Scartozzoni et al., 2010); Porto Walter (MZUSP 7369: Scartozzoni, 2009). **Amapá.** Parque Nacional Montanhas do Tumucumaque, próximo à trílice fronteira com o Suriname e Guiana Francesa (Lima, 2008); Macapá, margem do Rio Matapí, aproximadamente 4 km ao Sul de Matapí (IB 26276: Scartozzoni, 2009); Mazagão, Rio Matapí, Fazenda Platon (MPEG 91: Scartozzoni, 2009). **Amazonas.** Barcelos, próximo ao Rio Unini, margem sul (INPA 25370: Kaefer & Montanarin, 2010); Benjamin Constant (MZUSP 7200: Scartozzoni, 2009); Juruá, Rio Juruá (INPA 17233: Scartozzoni, 2009); Manaus (Hoge & Nina, 1962); Tabatinga (IB 42619: Scartozzoni, 2009). **Maranhão.** Arari, Gancho do Arari, BR-222 entre Miranda e Arari (MPEG 14639: Scartozzoni, 2009); Santa Luzia do Paruá, Paruá, BR-316 (MPEG 14354: Scartozzoni, 2009). **Mato Grosso.** Alta Floresta (Scartozzoni et al., 2010); Cuiabá, área urbana (Carvalho & Nogueira, 1998); Poconé, RPPN Acurizal (UFMT 1398: Ribeiro, 2007). **Mato Grosso do Sul.** Aquidauana, RPPN Fazenda Rio Negro (Wang et al., 2005); Corumbá (UFMT 1398: Scartozzoni, 2009); Ladário (CEUCH 457: Scartozzoni, 2009); Miranda, E. F. Agachi (IB 41329: Scartozzoni, 2009). **Pará.** Fazenda Tuiuiú, Ilha do Marajó (IB 17640: Scartozzoni, 2009); Belém, Nova Marambaia, estação de Rádio da Marinha (MPEG 16699: Cunha & Nascimento, 1993; Scartozzoni 2009); Belém, Universidade Federal do Pará (MPEG 10172: Scartozzoni, 2009); Capanema (MPEG 17672: Scartozzoni, 2009); Capanema, Rio Urucuri, cerca de 5 km de Capanema (MPEG 17296: Cunha & Nascimento, 1993; Scartozzoni et al., 2010); Capitão Poço, Santa Luzia (MPEG 10460: Scartozzoni, 2009); Capitão Poço, São Pedro (MPEG 10640: Scartozzoni, 2009); Castanhal, Boa Vista (MPEG 451: Scartozzoni, 2009); Igarapé-Açu (MPEG 865: Scartozzoni, 2009); Maracanã, km 23 da estrada de Maracanã (MPEG 2858: Scartozzoni, 2009); Melgaço, Comunidade Laranjal, Igarapé Laranjal (MPEG 19731: Scartozzoni, 2009); Melgaço, Estação Científica Ferreira Pena (Santos-Costa & Prudente); Melgaço, FLONA Caxiuanã (MPEG 20196: Nunes, 2006); Monte Alegre, Fazenda Bom Jesus, Curral Grande (IB 40502: Scartozzoni, 2009); Nova Timboteua (MPEG 21740: Scartozzoni et al., 2010); Salinópolis (Scartozzoni et al., 2010); Santarém, Taperinha (MZUSP 4812: Scartozzoni, 2005; Nunes, 2006); Santarém Novo, Trombetinha (MPEG 4798: Scartozzoni, 2009); Viseu, Bela Vista (MPEG 15942: Scartozzoni, 2009); Viseu, Reserva do Alto do Rio Guamá, Aldeia Canindé, Rio Gurupi (MZUSP 4245: Scartozzoni, 2009). **Rondônia.** UHE Jirau

(NATURAE, 2010b, Maio); Cacoal (Bernarde et al., 2012); Costa Marques (MCP 6552: Scartozzoni et al., 2010); Espigão d'Oeste (MHNCI 10445: Scartozzoni et al., 2010); Guajará-Mirim (Bernarde et al., 2012); Porto Velho, Mutumparaná, Rio Nadim (Hoge & Nina, 1962); Porto Velho, UHE Santo Antônio (Marçal et al., 2011).

Roraima. Boa Vista, Igarapé Murupu (MZUSP 9769: Scartozzoni, 2009). **COLÔMBIA. Amazonas.** Leticia (Scartozzoni et al., 2010). **Cauca.** Popayan (Roze, 1957a). **Meta.** Lomalinda (UTA 66843: Schargel et al., 2007). **EQUADOR. Sucumbíos.** Shushufindi, Limoncocha, Base do Instituto Linguístico de Veran, próximo à confluência do Rio Jivino e Rio Napo (UIMNH 65452: Williams & Fugler, 1968); Tarapoa, aproximadamente 60 km a leste do Lago Agrio (KU 158537: Schargel et al., 2007). **GUIANA.** Pomeroun (USNM 85075: Cole et al., 2013); Camoodie Creek, afluente do Rio Demerara, próximo à Hyde Park (WTN SA 2677: Neill, 1964).

GUIANA FRANCESA. Cayenne. Cayenne (Hoge & Nina, 1962). **Saint-Laurent-du-Maroni.** Rota entre Mana e Awala-Yalimapo (MNHN 1978-2549: Gasc & Rodrigues, 1980). **PARAGUAI. Alto Paraguay.** Colonia Potrerito (Aquino-Shuster et al.); Puerto Catorce de Mayo (Aquino et al., 1996). **Caazapá.** Yatayty, 5 km a leste de Pilar (FML 6499: Giraudo, 1999). **Ñeembucú.** Pilar (CFA 820: Giraudo, 1999). **PERU. Loreto.** Iquitos (TCWC 39116: Cundall & Rossman, 1984); Mishana, Rio Nanay (TCWC 39114: Dixon & Soini, 1977); Moropon (TCWC 39115: Dixon & Soini, 1977). **Madre de Dios.** Cuzco Amazónico, 15 km a leste de Puerto Maldonado (KU 214900: Duellman & Salas, 1991; Doan & Arriaga, 2002; Schargel et al., 2007); Tambopata, Cuzco Amazónico (Doan & Arriaga, 2002); Tambopata, Explore's Inn (Doan & Arriaga, 2002). **SURINAME. Commewijne.** Estrada Paramaribo-Albina, 25 km de Paramaribo (MCZ 152208: Schargel et al., 2007). **Coronie.** Estrada Paibo-Nickerie, 5 km oeste de Paramaribo (MCZ 152714: Schargel et al., 2007). **Nickerie.** Henar-polder (Abuys, 1984). **Paramaribo.** Paramaribo (Hoge & Nina, 1962). **Saramacca.** Estrada Paibo-Nickerie, 20 km oeste de Paramaribo (MCZ 152713: Schargel et al., 2007); The Ferry, Monkshoop (Abuys, 1984). **VENEZUELA. Amazonas.** Comunidad Indígena de Gavilán, Sul de Puerto Ayacucho (MHNLS 17709: Schargel et al., 2007). Atures, caminho entre La Grulla e Puerto Nuevo, Rio Sipapo (MCNG 2188: Schargel et al., 2007); Río Sipapo, Pendare (EBRG 2228: Schargel et al., 2007); San Juan de Manapiare (EBRG 1135: Schargel et al., 2007). **Bolívar.** Refúgio de Fauna Silvestre Tortuga Arrau, Piedra de Parguaza, Rio Orinoco (EBRG 3654: Schargel et al., 2007).

Helicops hagmanni (Roux, 1910)

Material examinado

BRASIL. Acre. Cruzeiro do Sul (UFAC 64). **Amapá.** Macapá, UHE Macapá (IB 24824); Oiapoque (IB 14957). **Amazonas.** Barcelos, Ucugui, Igarapé Javari, margem direita do Rio Acará, afluente do Rio Negro (MNRJ 10127); Benjamin Constant (MNRJ 7786); Borba (MNRJ 1560); Novo Airão, Parque Nacional do Jaú (IB 80594); São Gabriel da Cachoeira, Iauareté, margem esquerda do Rio Uaupés (IB 31967); UHE Balbina (FUNED 93). **Pará.** Augusto Corrêa, Cacoal (MPEG 9098); Capitão Poço, Santa Luzia (MPEG 10453); Capitão Poço, São Pedro (MPEG 10642); Castanhal, Boa Vista (MPEG 2682); Maracanã, km 23 da estrada de Maracanã (MPEG 4111); Moju, Rio Ubá, Povoação do Luso, Km 36 da Estrada Mojú-Acará (MPEG 13342);

Oriximiná, Platô Aviso, FLONA Saracá-Taquera, Porto Trombetas (MNRJ 16833); Peixe-Boi (MPEG 675); Santarém Novo, Trombetinha (MPEG 7060); São Domingos do Capim, km 16 da estrada do Acará (MPEG 14481); Tomé-Açu (IB 14827); Vigia, Santa Rosa, Estrada da Vigia (MPEG 4013); Viseu, km 220 BR316, antigo km 74 (MPEG 5259).

Registros da literatura

BRASIL. Acre. Cruzeiro do Sul, Floresta do Baixo Rio Moa (UFAC-F 1108: P.S. Bernarde, comunicação pessoal, 2011). **Amazonas.** Itapiranga (MZUSP 5092: Nunes, 2006); Juruá, Rio Juruá (INPA 15951: Scartozzoni, 2009); Manaus (IMTM 1716: Scartozzoni, 2009); Manaus, Reserva Florestal Adolfo Ducke (INPA 20152: Fraga, 2009); Manaus, Reserva INPA-WWF (Zimmerman & Rodrigues, 1990); São Gabriel da Cachoeira, Umarituba, Rio Negro (AMNH 36164: Rossman, 1975); Tefé (IMTM 2111: Scartozzoni, 2009); Tonantins, Rio Tonantins, Oberer (ZMB 30970: Gutsche et al., 2007). **Pará.** Ipitinga, Estrada Mojú-Acará (MPEG 15513: Frota, 2005); Rio Pirajuará, Estrada do Acará (MPEG 10929: Scartozzoni, 2009); Barcarena (MPEG 20655: Scartozzoni, 2009; Silva et al., 2011); Belém, Coqueiro (MPEG 605: Scartozzoni, 2009); Belém, Reserva do Mocambo (MPEG 19679: Scartozzoni, 2009); Bragança (MPEG 2445: Scartozzoni, 2009); Curuçá, Marauá (MPEG 4889: Scartozzoni, 2009); Dom Eliseu, Sítio Bela Vista, PA-222, antiga PA-70 (MPEG 12141: Scartozzoni, 2009); Melgaço, Comunidade Laranjeira, Igarapé Laranjal, Baía de Caxiuanã (MPEG 19312: Scartozzoni, 2009); Melgaço, ECFP/MPEG/Flona de Caxiuanã, Rio Curuçá (MPEG 20301: Scartozzoni, 2009); Melgaço, Estação Científica Ferreira Pena (Santos-Costa & Prudente); Ourém, Limão Grande (MPEG 1640: Scartozzoni, 2009); Ourém, Puraquequara (MPEG 4997: Scartozzoni, 2009); Portel, Igarapé Caquajó, Rio Anapu, Floresta Nacional de Caxiuanã (MPEG 22403: Sturaro & Gomes, 2008); Santarém, Lago Jacundá (MPEG 18791: Scartozzoni, 2009; Frota et al., 2005); Santo Antonio do Tauá (MPEG 1138: Scartozzoni, 2009). **Rondônia.** UHE Samuel, 52 km de Porto Velho (CEPB 2649: Silva-Jr. et al., 1993); Guajará-Mirim, Parque Estadual Guajará-Mirim (Ávila-Pires et al., 2009); Porto Velho, UHE Santo Antônio (Marçal et al., 2011). **COLÔMBIA. Amazonas.** Leticia (LSUMZ 20000: Rossman, 1975). **Caquetá.** Venecia, Rio Orteguzaza (ILS 778: Rossman, 1975). **VENEZUELA. Amazonas.** Caño Pavones, 40 km Nordeste de Puerto Ayacucho, via El Burro (MBUCV 7039: Paolillo, 1986); Las Queseras, 20 km ao Sul de Puerto Ayacucho (USNM 217186: Paolillo, 1986); Puerto Ayacucho (EBRG 1909: Paolillo, 1986).

***Helicops trivittatus* (Gray, 1849)**

Material examinado

BRASIL. Pará. Belém, Av. Gentil Bittencourt (MPEG 15173); Belém, Instituto Agrônômico do Norte (IB 17687); Belém, Jurunas (MPEG 1223); Belém, Utinga (MPEG 169); Melgaço, ECFPn/MPEG/ Floresta Nacional de Caxiuanã, Itaperu (MPEG 21862); Moju, Rio Ubá, Povoação do Luso, km 36 da estrada Mojú-Acará (MPEG 13335); Santa Cruz do Arari, Ilha do Marajó (MPEG 19629). **Tocantins.** Lajeado, UHE Luis Eduardo Magalhães (IB 66205).

Registros da literatura

BRASIL. Goiás. São Miguel do Araguaia, APA Meandros do Rio Araguaia, margens do Rio Araguaia (Santos et al., 2008). **Mato Grosso.** Barra do Tapirapés (MZUSP 3815: Rossman, 2010); Parque Indígena Xingu, Rio Batovi, Alto Xingú, Igarapé Uaurá (IB 24528: Scartozzoni, 2009); Posto Diauarum, Parque Indígena Xingu (LSUMZ 36608: Rossman, 2010); Rio das Mortes (IB 12830: Scartozzoni, 2009). **Pará.** Fazenda Tuiuiú, Ilha de Marajó (IB 17653: Scartozzoni, 2009); Ilha de Marajó (IB 17652: Scartozzoni, 2009); Cachoeira do Arari, Ilha do Marajó, Ilha da Tia Bitá (MPEG 644: Scartozzoni, 2009; Rossman, 2010); Capanema (MPEG 17640: Cunha & Nascimento, 1993; Rossman, 2010); Dom Eliseu, Sítio Bela Vista, PA-222, antiga PA-70 (MPEG 13391: Rossman, 2010); Marabá, São Félix, km 11 da antiga PA-70, atual km 210 da BR-222 (MPEG 14523: Cunha & Nascimento, 1993; Rossman, 2010); Melgaço (MPEG 19971: Frota, 2005); Melgaço, Estação Científica Ferreira Pena (Santos-Costa & Prudente); Palestina do Pará, Rio Araguaia, Porto Jarbas Passarinho, Transamazônica (MPEG 15545: Cunha & Nascimento, 1993; Scartozzoni, 2009). **Tocantins.** Araguacema (IB 12012: Hoge, 1952; Scartozzoni, 2009; Rossman, 2010); Caseara, próximo Rio Cocos (OMNH 42321: Rossman, 2010); Formoso do Araguaia (MZUSP 12841: Scartozzoni, 2009); Palmas, UHE Luis Eduardo Magalhães (MZUSP 14303: Scartozzoni, 2009); Porto Nacional, UHE Lajeado (IB 66243: Scartozzoni, 2009).

Helicops carinicaudus* (Wied-Neuwied, 1825)*Material examinado**

BRASIL. Espírito Santo. Cachoeiro de Itapemirim, Coronel Borges (MNRJ 4942); Presidente Kennedy, Restinga de Praia das Neves (MNRJ 18712). **Minas Gerais.** Periquito (PUC-MG 3326). **Paraná.** Curitiba (MHNCI 7954); Guaratuba (MHNCI 202, 6080); Guaratuba, Brejatuba (MHNCI 4352); Guaratuba, Rodovia PR-412, km 20 (MHNCI 12625); Matinhos, área urbana (MHNCI 9448); Matinhos, Balneário Caiobá, Canal do Adão (MHNCI 10538); Matinhos, Balneário Praia Grande (MHNCI 9719); Matinhos, Balneário Riviera, Rio da Onça (MHNCI 9722); Matinhos, Parque Florestal Rio da Onça (MHNCI 10386); Piraquara (MHNCI 1114); Pontal do Paraná, Balneário Shangri-lá (MHNCI 11087); Pontal do Paraná, Praia do Leblon (MHNCI 9165). **Rio de Janeiro.** Barra do Pirai (MNRJ 7069); Cachoeiras de Macacu, Reserva Ecológica Guapiaçu (MNRJ 18085); Campo Grande, Estrada da Posse (MNRJ 18502); Campos dos Goytacazes, BR 356, margem do Rio Muriaé (MNRJ 16413); Casimiro de Abreu (MNRJ 13131); Duque de Caxias, Imbariê (MNRJ 9358); Duque de Caxias, Jardim Primavera (MNRJ 19182); Duque de Caxias, Xerém (MNRJ 6335); Magé, Campo dos Escoteiros, Citrolândia (MNRJ 14468); Magé, Ponte Preta, divisa com Parada Angélica (MNRJ 19114); Magé, Ponte Preta, Piabetá (MNRJ 15892); Magé, Rodovia BR 116, km 133,5 (MNRJ 19842); Maricá, R. Guarapari, São José do Imbaçai (MNRJ 6323); Nova Iguaçu, Santa Rita (MNRJ 9076); Nova Iguaçu, Vila de Cava (MNRJ 7263); Rio de Janeiro, Barra da Tijuca (MNRJ 6457); Rio de Janeiro, Pedra de Guaratiba (MNRJ 15186-7); Rio de Janeiro, Recreio dos Bandeirantes (MNRJ 10800); Santa Cruz, Distrito Industrial (MNRJ 14006); São João da Barra, Porto do Aço (MNRJ 17445); Silva Jardim, Canal do Rio São João (MNRJ 13123); Tanguá, Ipitangas (CRUPF 1361); Estrada Guandu do Sena, Parque Estadual Serra do Mendanha (MNRJ 10973). **Santa Catarina.**

Garopaba (MHNCI 1569-70); Garuva, Fazenda Tamanduá (MHNCI 12065); Garuva, Rio São João (MHNCI 12013); Gravatal, Termas (MHNCI 1766); Itapoá (MHNCI 3188); Itapoá, Praia de Itapema do Norte (MHNCI 7478); Itapoá, Rio Saí-Mirim (MHNCI 11889); Joinville (MCT-PUCRS 16332); Navegantes (MHNCI 2590); Palhoça (MNRJ 20244). **São Paulo.** Cananéia, Ilha do Cardoso (MNRJ 13301); Cubatão (IB 81628); Guarujá (MHNCI 11372); Itanhaém (MNRJ 17465); Mongaguá (MNRJ 10640); Peruíbe, Jureia, Praia da Grajauna (IB 81659); São Bernardo do Campo (MNRJ 14045); Ilha do Cardoso (MNRJ 13301).

Registros da literatura

BRASIL. Bahia. Belmonte (CZGB 3678: Bérnils, 2009); Teixeira de Freitas, Afluente do Peruípe, sudeste do aeroporto (MZUESC 7375: Bérnils, 2009). **Espírito Santo.** Águia Branca Ebenezer IB 40433 (Bérnils, 2009); Anchieta, Lagoa de Maimbá (ML 871: Bérnils, 2009; Scartozzoni, 2009); Conceição da Barra (MBML 1837: Bérnils, 2009; Scartozzoni, 2009); Guarapari (MBML 2166: Scartozzoni, 2009); Itapemirim, Rio Itapemirim (Peters & Oreja-Miranda., 1970); Linhares (CZGB 4215: Bérnils, 2009); Linhares, Pontal do Ipiranga (MBML 728: Bérnils, 2009); São Domingos do Norte, Águia Branca (IB 25314: Yuki & Lema, 2005; Bérnils, 2009; Scartozzoni, 2009); São Mateus, Rodovia BR-318, km 16 (IB 48746: Bérnils, 2009); Serra Santo Antônio (MBML 652: Scartozzoni, 2009); Vitória (MBML 2339: Silva-Soares et al., 2011). **Paraná.** Pontal do Paraná, Praia de Leste (IB 22023: Scartozzoni, 2009). **Rio de Janeiro.** Estação Ecológica Estadual do Paraíso (CPRJ 141: Vrcibradic et al., 2011); Armação dos Búzios, Manguinhos (IB 33186: Bérnils, 2009); Campos dos Goytacazes (IB 19757: Bérnils, 2009); Duque de Caxias, Cidade dos Meninos (MCT-PUCRS 10697: Bérnils, 2009); Duque de Caxias, Vila São Luiz (MBML 1836: Bérnils 2009; Scartozzoni 2009); Guapimirim, Vale das Pedrinhas (IVB 2084: Bérnils, 2009); Itaboraí, Itambi (IVB 1662: Bérnils, 2009); Macaé (IB 22791: Yuki & Lema, 2005; Bérnils, 2009); Macaé, Lagoa Comprida (ZUFRJ 951-2: Bérnils, 2009); Magé (ZUFRJ 1561: Bérnils, 2009); Magé, Rodovia BR-116, km 114 (MNRJ 16902: Bérnils, 2009); Maricá, Itaipuaçu (MNRJ 8731: Bérnils 2009; Scartozzoni 2009); Maricá, Lagoa de Maricá (MNRJ 4299: Bérnils, 2009); Niterói (ZUFRJ 1641: Bérnils, 2009); Niterói, Itaipú (IVB 926: Bérnils, 2009); Paracambi (IB 48661: Scartozzoni, 2009); Porto Real (RMNH 27689: Hoogmoed, 1997); Ilha do Governador (IB 46227: Bérnils, 2009); Rio de Janeiro, Jacarepaguá (IVB 1683: Bérnils, 2009); Rio de Janeiro, Santa Cruz (MNRJ 14006: Scartozzoni, 2009); São Francisco de Itabapoana (MBML 2091: Bérnils 2009; Scartozzoni 2009); São Gonçalo, Boaçu (IVB 1570: Bérnils, 2009); São Gonçalo, Laranjal (IVB 1657: Bérnils, 2009); São João da Barra, Gruçai (MNRJ 7837: Bérnils, 2009); São João de Meriti (MCN 1901: Yuki & Lema, 2005). **Rio Grande do Sul.** Dom Pedro de Alcântara (MCT-PUCRS 7900: Bérnils, 2009); Dom Pedro de Alcântara, Canto dos Leffa (MCT-PUCRS 6517: Bérnils, 2009); Torres (MCT-PUCRS 2676: Yuki & Lema, 2005). **Santa Catarina.** Araquari, Corveta (IB 31827: Bérnils 2009; Scartozzoni 2009); Blumenau, Fidélis (CCNG 11524: Bérnils, 2009); Criciúma (IB 26221: Bérnils, 2009; Scartozzoni, 2009); Gaspar, Cascanéia (FURB 2537: Bérnils, 2009); Guaramirim, BR 480, (Kunz & Ghizoni, 2009); Guaramirim, SC-413 (Kunz & Ghizoni, 2009); Itajaí (IB 32881: Bérnils, 2009); Palhoça, Baixada do Massiambu (CHUFSC 847, 1040: Bérnils, 2009); Palhoça, Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (Tortato, 2009); Paulo Lopes (CHUFSC 816: Bérnils, 2009); São Francisco do Sul (CHUFSC 616: Bérnils, 2009); Tubarão, Seminário Diocesano (MCT-

PUCRS 2250-1: Yuki & Lema, 2005; Bérnils, 2009). **São Paulo.** Bertiooga (IB 71455: Scartozzoni, 2009); Cananéia, Ilha de Cananéia (Cicchi et al., 2007); Iguape (IB 57751: Scartozzoni, 2009); Ilha Comprida, Ilha Comprida (Cicchi et al., 2007); Itanhaém, Bairro Camburiu (IB 27821: Scartozzoni, 2009); Itanhaém, Suarão (IB 43816: Bérnils, 2009); Juquiá (IB 8473: Bérnils, 2009); Miracatu (IB 42216: Bérnils, 2009); Mongaguá, Rio Aguapeu (IB 58826: Bérnils, 2009); Mongaguá, Vila Oceanópolis (IB 32173: Bérnils, 2009); Mongaguá, Vila Vera Cruz (IB 29843: Bérnils, 2009); Pariquera-Açu (IB 56935: Scartozzoni, 2009); Peruíbe, Estação Ecológica Juréia-Itatins (Marques & Sazima, 2004); Praia Grande (IB 68307: Scartozzoni, 2009); Praia Grande, Forte Itaipu (IB 22094: Bérnils, 2009); Praia Grande, margem do Rio Branco (IB 28107: Scartozzoni, 2009); Praia Grande, Solemar (IB 34309: Bérnils 2009; Scartozzoni 2009); Praia Grande, Vila Caiçara (IB 40605: Bérnils, 2009); Registro (IB 31882: Bérnils, 2009; Scartozzoni 2009); Santos (IB 32484: Bérnils 2009; Scartozzoni 2009); Santos, Ilha de São Vicente (IB 68307: Cicchi et al., 2007); São Vicente (IB 800: Bérnils 2009; Scartozzoni 2009); São Vicente, Ilha Porchat (IB 14267: Cicchi et al., 2007); Sete Barras Parque Estadual Carlos Botelho (ZUEC 997: Bérnils, 2009); Ubatuba, Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar (Hartmann et al., 2008).

Helicops infrataeniatus (Jan, 1865)

Material examinado

BRASIL. Goiás. Aporé (CHUNB 48269); Rio Verde, AHE Salto (ZUFG 144); UHE Aporé (MNRJ 14358); **Mato Grosso do Sul.** Campo Grande, Anhanduí, Lagoa do Ouro (MHNCI 7931); Campo Grande, Vila Ipiranga, Lago do Amor (MHNCI 7885); Sidrolândia, Capão Seco, Fazenda Santana (MHNCI 7355). **Paraná.** Alto Paraíso (MHNCI 7432); Altônia (MHNCI 7437); Araucária, Rio Barigui (MHNCI 10274); Balsa Nova, São Luiz do Purunã, Estrada da Faxina, BR-277 (MHNCI 12305); Bituruna, Fazenda Lagoa Grande (MHNCI 11918); Candói, UHE Santa Clara (MHNCI 12430); Carambeí (MHNCI 11761); Clevelândia (MHNCI 10109); Contenda (MHNCI 10342); Cruzeiro do Iguaçu, Foz do Chopim (MHNCI 8476); Curitiba, Campo Comprido, Jardim Gabinete (MHNCI 12243); Curitiba, Campo Comprido, Unicemp Campus II (MHNCI 9965); Curitiba, Capão da Imbuia (MHNCI 7838); Curitiba, Parque Municipal do Iguaçu (MHNCI 7935); Curitiba, Sítio Cercado, Colégio Prof. José Cavallin (MHNCI 12299); Diamante do Norte (MHNCI 8023); Fazenda Rio Grande (MHNCI 11045); Fênix (MHNCI 8284); Foz do Iguaçu, Rodovia das Cataratas, Rio Tamanduá (MHNCI 10698), Jacarezinho (MHNCI 8205), Jaguariaíva (MHNCI 10281); Palotina (MHNCI 8096); Porto Vitoria (MHNCI 10242); Quitandinha, Rio da Várzea (MHNCI 12635); São João do Ivaí, Fazenda Barbacena (MHNCI 12261); São José dos Pinhais, Parque Náutico do Iguaçu, Rio Iguaçu (MHNCI 10961); Três Barras do Paraná, Rio Iguaçu, Balsa do Vorá (MHNCI 8479); Três Barras do Paraná, Rio Iguaçu, Barra Bonita (MHNCI 8546); Umuarama (MHNCI 8340). **Rio Grande do Sul.** Agudo (MCT-PUCRS 7823); Balneário Pinhal (MCT-PUCRS 12734); Butiá (MCT-PUCRS 4670); Caçapava do Sul (MCT-PUCRS 5947); Carazinho (CRUPF 1611); Cerro Branco (MCT-PUCRS 5653); Dom Feliciano (MCT-PUCRS 13644); Rio Grande do Sul, Eldorado do Sul (MCN 11462); Ernestina (CRUPF 371); Jacuizinho, Serra dos Engenheiros (CRUPF 1315); Mata, BR 453 (MHNCI 10025); Passo Fundo, (CRUPF 858); Rio

Grande, Taim, BR 471 (MHNCI 9473); São José do Hortêncio (MCT-PUCRS 6510); São Vicente do Sul (MCT-PUCRS 13341); Sertão (CRUPF 1136); Tapes, Arroio Teixeira (MCT-PUCRS 6749); Tramandaí (MCT-PUCRS 4818). **Santa Catarina.** Chapecó (MCT-PUCRS 14011). **São Paulo.** Bady Bassitt (IB 78131); Junqueirópolis (IB 83146); Paranapuã (IB 83147); Paulo de Faria (IB 57134); São José do Rio Preto, UNESP (IB 78122-5).

Registros da literatura

ARGENTINA. Entre Ríos. Parque Nacional El Palmar de Colón (Gallardo, 1982). **Formosa.** Laishí, Reserva Ecológica El Bagual (Yanosky, 1989). **Misiones.** San Javier (MCT-PUCRS 3184: Yuki & Lema, 2005). **Santa Fé.** Rosário Isla La Paraguaya MFA-ZV O139 (Bosisio & Trucco). **BRASIL. Mato Grosso do Sul.** UHE Sérgio Motta (IB 59677: Scartozzoni, 2009); Anaurilândia, UHE Sergio Motta (IB 63032: Scartozzoni, 2009); Bataguassu (IB 26872: Scartozzoni, 2009); Bataiporã, UHE Sergio Motta (IB 63945: Scartozzoni, 2009); Iguatemi (ZUFMS 1267 (Landgref-Filho & Aoki, 2011); Paranaíba (IB 46351: Scartozzoni, 2009); Santa Rita do Pardo, UHE Sergio Motta (IB 63789: Scartozzoni, 2009); Sonora (UFMT 2299: Scartozzoni, 2009); Três Lagoas (IB 54986: Scartozzoni, 2009); Três Lagoas, Pov. Jupiaí (IB 29346: Scartozzoni, 2009). **Paraná.** Balsa Nova (IB 6696: Scartozzoni, 2009); Londrina (Bernarde & Machado); Ponta Grossa (IB 57368: Scartozzoni, 2009); Porecatu (IB 40527: Scartozzoni, 2009); São Jorge do Patrocínio (IB 58535: Scartozzoni, 2009). **Rio Grande do Sul.** Bagé (MCT-PUCRS 4574: Yuki & Lema, 2005); Barra do Ribeiro (Leitão-de-Araújo & Ely, 1980); Cacequi (CM 355: Griffin, 1916); Cachoeira do Sul (MCT-PUCRS 1408-1412: Yuki & Lema, 2005); Cachoeirinha (MCT-PUCRS 2395: Yuki & Lema, 2005); Campo Bom (MCT-PUCRS 1125: Yuki & Lema, 2005); Candelária (Leitão-de-Araújo & Ely, 1980); Canoas (MCT-PUCRS 1284: Yuki & Lema, 2005); Capão da Canoa (MCT-PUCRS 4097: Yuki & Lema, 2005); Cidreira (MCT-PUCRS 4602: Yuki & Lema, 2005); Estância Velha (MCT-PUCRS 1114-16: Yuki & Lema, 2005); Gravataí (MCT-PUCRS 231, 1816: Yuki & Lema, 2005); Guaíba (MCT-PUCRS 2152: Yuki & Lema, 2005); Ijuí (MCT-PUCRS 3403: Yuki & Lema, 2005); Jaguarão, General Osório (IB 11391: Nunes, 2006); Montenegro (Leitão-de-Araújo & Ely, 1980); Novo Hamburgo (MCT-PUCRS 7677: Lema et al., 1984); Osório (MCT-PUCRS 252: Yuki & Lema, 2005); Osório, entre os quilômetros 8 e 20 da RS-389, Estrada do Mar; (Hengemühle & Cademartori, 2008); Palmares do Sul (MCT-PUCRS 1527: Yuki & Lema, 2005); Passo Fundo, Fazenda Brigada Militar (Zanella & Cechin, 2006); Pelotas (Leitão-de-Araújo & Ely, 1980); Pirapó (MCT-PUCRS 3173: Yuki & Lema, 2005); Porto Alegre (MCT-PUCRS 1301: Yuki & Lema, 2005); Santa Maria (MCT-PUCRS 3066: Yuki & Lema, 2005); Santana do Livramento (MCT-PUCRS 3735: Yuki & Lema, 2005); São Leopoldo (MCN 7402: Lema et al., 1984; Scartozzoni, 2009); São Sepé (Leitão-de-Araújo & Ely, 1980); Sapiranga (Leitão-de-Araújo & Ely, 1980); Sapucaia do Sul (Leitão-de-Araújo & Ely, 1980); Tapes (MCT-PUCRS 1443: Yuki & Lema, 2005); Taquara (MCT-PUCRS 2081: Yuki & Lema, 2005); Triunfo (MCT-PUCRS 188: Yuki & Lema, 2005); Vacaria (Leitão-de-Araújo & Ely, 1980); Viamão (MCT-PUCRS 4600: Yuki & Lema, 2005); Viamão, Parque Estadual de Itapuã (UFRGS 2115: Souza-Filho & Verrastro, 2012). **Santa Catarina.** Campo Belo do Sul (Franz et al., 2007); Campos Novos (MCT-PUCRS 2840, 2843: Yuki & Lema, 2005); Lages, Rodovia secundária (Bonfiglio & Lema 2006; Kunz & Ghizoni 2009). **São Paulo.** UHE Água Vermelha (IB 41545: Scartozzoni, 2009); Araçatuba (IB 31729: Scartozzoni, 2009); Araçatuba, Fazenda Paquetá (IB 25650: Scartozzoni, 2009); Assis (IB

30767: Scartozzoni, 2009); Avanhandava, E. F. Capituva (IB 3071: Scartozzoni, 2009); Barretos, Fazenda Pavão (IB 34324: Scartozzoni, 2009); Birigui (IB 52187: Scartozzoni, 2009); Bocaina (IB 11119: Scartozzoni, 2009); Cândido Rodrigues (IB 8360: Scartozzoni, 2009); Catanduva (IB 29581: Scartozzoni, 2009); Chavantes (IB 56354: Scartozzoni, 2009); Coroados (IB 9966: Scartozzoni, 2009); Florínia, Porto Areias, divisa com PR (IB 26812: Scartozzoni, 2009); Ilha Solteira, UHE, 17 km da barragem (IB 38282: Scartozzoni, 2009); Ilha Solteira, UHE, 45 km da barragem (IB 37131: Scartozzoni, 2009); Itaí, Fazenda Villela (IB 24297: Scartozzoni, 2009); Jaboticabal (IB 7244: Scartozzoni, 2009); Lins (IB 49073: Scartozzoni, 2009); Macaubal (Pereira, 2009); Matão (IB 30248: Scartozzoni, 2009); Mirassol (IB 9752: Scartozzoni, 2009); Nova Itapirema (Martins & Duarte, 2003); Novo Horizonte, E. F. Porto Ferrão (IB 22243: Scartozzoni, 2009); Ourinhos, Rêgo d'Água, próximo ao DER (IB30875: Scartozzoni, 2009); Parapuã (IB 27369: Scartozzoni, 2009); Pereira Barreto, UHE Três Irmãos (IB 54010: Scartozzoni, 2009); Pindorama (RSNP 111: Scartozzoni, 2009); Pirangi (IB 75574: Scartozzoni, 2009); Planalto (Pereira, 2009); Presidente Epitácio, UHE Sergio Motta (IB 63185: Scartozzoni, 2009); Presidente Prudente (IB 31873: Scartozzoni, 2009); Promissão (IB 32882: Scartozzoni, 2009); Quintana (IB 23057: Scartozzoni, 2009); Santa Adélia (IB7901: Scartozzoni, 2009); Santo Antonio do Aracanguá, Bairro Vicentinópolis (Pereira, 2009); União Paulista (RSNP 128; Scartozzoni, 2009); Valparaíso (IB 29037: Scartozzoni, 2009); Votuporanga (IB 29609: Scartozzoni, 2009). **PARAGUAI. Alto Paraná.** Escuela Técnica Forestal Alto Paraná, 12 km Oeste de Ciudad del Este (Aquino et al., 1996). **Amambay.** Cerro Corá Parque Nacional Cerro Corá (Aquino et al., 1996). **Itapúa.** Carmen del Paraná (UNNEC 461: Alvarez et al., 1995); Isla Talavera (UNNEC 429: Alvarez et al., 1995); San Cosme y Damián (Alvarez et al., 1995). **URUGUAI. Artigas.** Arroyo Tigre Grande (ZVC-R 4001: Carreira et al., 2005); Arroyo Yucutuja Miní (ZVC-R 4463: Carreira et al., 2005). **Cerro Largo.** Melo (ZVC-R 530: Carreira et al., 2005). **Rocha.** Bañado Las Maravillas, Kambara (ZVC-R 4691: Carreira et al., 2005); La Coronilla, Ruta 9 (ZVC-R 4446: Carreira et al., 2005). **Salto.** Constitución (ZVC-R 4345: Carreira et al., 2005).

***Helicops leopardinus* (Schlegel, 1837)**

Material examinado

ARGENTINA. Chaco. Resistencia (MCT-PUCRS 9167). **BRASIL. Alagoas.** Maceió (MCT-PUCRS 3736); Murici (MNRJ 3950). **Amazonas.** Humaitá, Igarapé do Beem, Serraria (MNRJ 19766). **Bahia.** Barreiras (MNRJ 2469); Camaçari, Arembepe (MZUFBA 1639); Conde, Sítio de Conde (MNRJ 4775); Lauro de Freitas, Villas do Atlântico (MZUFBA 1286); Salvador, Campus Universitário de Ondina, UFBA (MZUFBA 761); Salvador, Rua Djalma Dutra, Fonte Nova (MZUFBA 525); Salvador, Sussuarana (MZUFBA 1741). **Ceará.** Fortaleza, Campus do Pici, UFC (UFMT 155). **Mato Grosso.** Barão de Melgaço, RPPN Sesc Pantanal (MNRJ 7647); Cáceres (MHNCI 7921); Cuiabá, Córrego 8 de Abril, Bairro do Porto (UFMT 1504); Nobres (MHNCI 12166); Poconé, Fazenda Boa Esperança, Morro do Cará-Cará (UFMT 1773). **Mato Grosso do Sul.** Aquidauana (ZUFMS 314); Campo Grande (ZUFMS 1323, antigo 53); Corumbá, Abobral (ZUFMS 27); Corumbá, Porto da Manga (MHNCI 7901); Corumbá, Rio Miranda, Passo do Lontra (MHNCI 7875); Coxim, Rio Taquari (IB 48980). **Minas Gerais.**

Jaíba (MCN-PUCMG 2871); João Pinheiro, Fazenda Cooperativa Buritis, Rural Minas 1 (MNRJ 15361); João Pinheiro, Rio da Prata (MNRJ 11304); Manga, Mocambinho (MNRJ 7265). **Pará.** Almeirim, São Raimundo Agroindustrial Ltda., Rio Jari (MPEG 16377). **Pará.** Belterra (LPHA 2616); Chaves, Rio Cajú, Ilha do Marajó (MPEG 17721), Juruti (LPHA 950); Prainha (LPHA 2549); Santarém (LPHA 1975); Santarém, Costa do Taparú (MCT-PUCRS 10611); Bom Jesus (IB 80937); Parnaguá (IB 42465). **Rondônia.** Costa Marques (MCT-PUCRS 8712); Costa Marques, Real Forte Príncipe da Beira (MNRJ 7787); Guajará-Mirim (INPA 1032); Porto Velho (IB 55512). **Sergipe.** Aracaju, Est. Aracajú, Mosteiro, km 5 (MNRJ 7264). **Tocantins.** Palmas, UHE L. E. Magalhães (IB 66413).

Registros da literatura

ARGENTINA. Chaco (Alvarez et al., 2009). **Corrientes.** Isla Durand (Alvarez et al., 1995); Isla Oculto (UNNEC 450: Alvarez et al., 1995); Isla Pucú (Alvarez et al., 1995); Ituzaingó (Alvarez et al., 1995); Ombú Chico (Alvarez et al., 1995); Parque Nacional Mburucuyá (Alvarez et al., 2000). **Formosa.** Laishí, Reserva Ecológica El Bagual (Yanosky, 1989; Yanosky et al., 1996). **Santa Fe.** Garay, Helvecia (MFA-ZV O190; Bosisio & Trucco); La Capital, Alto Verde (MFA-ZV O287: Bosisio & Trucco); La Capital, Colastine Sur (MFA-ZV O132: (Bosisio & Trucco); La Capital, Guadalupe (MFA-ZV O282: Bosisio & Trucco); La Capital, Guadalupe Norte (MFA-ZV O378: Bosisio & Trucco); La Capital, Laguna Setúbal (MFA-ZV O197: Bosisio & Trucco); La Capital, Monte Vera (MFA-ZV O389: Bosisio & Trucco); La Capital (MFA-ZV O5: Bosisio & Trucco); La Capital, Sauce Viejo (MFA-ZV O524: Bosisio & Trucco); San Javier, Isla de San Javier (MFA-ZV O385: Bosisio & Trucco); San Jerónimo, Desvío Arijón (MFA-ZV O411: Bosisio & Trucco). **BOLÍVIA. Beni.** Las Juntas (CM 25: Griffin, 1916). **Santa Cruz.** Estacion Biologica El Refugio Huanchaca (Watling et al., 2009); Perseverancia, Rio Negro (Hoogmoed, 1993); Puerto Suarez (CM 321: Griffin, 1916). **BRASIL. Alagoas.** Mangabeiras, Usina Sinimbu (MZUSP 2885: Scartozzoni, 2009); Penedo (MUFAL 1973: T. B. Guedes, comunicação pessoal); Quebrangulo (MZUSP 3261: Scartozzoni, 2009). **Amapá.** Tartarugalzinho (CHUNB 3758: França et al., 2006). **Amazonas.** Manaus (Silva & Sites, 1995). **Bahia.** Alagoinhas (UFBA 1523: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Barra, Vila de Ibiraba (MZUSP 10052: Scartozzoni, 2009); Cabaceiras do Paraguaçu, Porto Castro Alves (IB 43483: Scartozzoni, 2009); Cruz das Almas, FFPA-UNEB (UEFS 1541: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Feira de Santana, Alto dos Papagaios (UEFS 1141: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Feira de Santana, Bairro George Américo (UEFS 1317: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Feira de Santana, Bairro Mangabeira, Lagoa de Chico (UEFS 184: Scartozzoni, 2009); Feira de Santana, Bairro Sobradinho (UEFS 1203: Scartozzoni, 2009); Feira de Santana, Campus UEFS (UEFS 11: Scartozzoni, 2009); Feira de Santana, Ponte do Rio Branco (UEFS 1217: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Ibiraba (MZUSP 9589: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Itaeté, Dist. Colônia (IB 66389: Scartozzoni, 2009); Jacobina, Lagoa de Antonio Sobrinho (MZUSP 6453: Scartozzoni, 2009); Juazeiro (IB 74000: Scartozzoni, 2009); Lauro de Freitas (UEFS 1044: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Mata de São João, Fazenda Retiro (IB 1057: Nunes, 2006); Paulo Afonso, UHE Itaparica (UFBA 254: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Salvador, Mussurunga (UEFS 1309: Scartozzoni, 2009); São Gonçalo dos Campos (UEFS 219: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Sobradinho (UHE Sobradinho (UFBA 279: T.B.

Guedes, comunicação pessoal); Tanquinho (UEFS 1152: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Pinho Verde, Praia de Massarandupio (UEFS 997: T.B. Guedes, comunicação pessoal); UHE Pedra do Cavalo (UFBA 303: T.B. Guedes, comunicação pessoal). **Ceará.** Aquiraz, Lagoa Batoque (CHUFC 3014: Borges-Nojosa et al., 2008); Aquiraz, Sítio Três Marias (CHUFC 1837: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Caucaia (CHUFC 1812: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Coreaú, Fazenda São Vicente (CHUFC 1850: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Crateús, Serra das Almas (CHUFC 2251: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Crato, Chapada do Araripe (Ribeiro et al., 2008); Fortaleza, Gentilândia (CHUFC 2884: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Fortaleza, Lagoa de Parangaba (CHUFC 1296: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Fortaleza, Maraponga (CHUFC 1310: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Fortaleza, Parque Estadual do Cocó (IB 20024: Scartozzoni, 2009); Fortaleza, Passaré (MPEG 17696: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Fortaleza, Riacho do Pajeú (CHUFC 1813: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Pentecoste, Fazenda Experimental Vale do Curu (CHUFC 2989: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Quixadá, Fazenda Logradouro (CHUFC 1785: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Quixadá, Fazenda Poderosa (CHUFC 1134: T.B. Guedes, comunicação pessoal); Santa Quitéria, Serra das Matas, Catunda (CHUFC 1835: T.B. Guedes, comunicação pessoal). **Distrito Federal.** Brasília, APA do Gama e Cabeça de Veado (CHUNB 3741: Nogueira, 2001). **Mato Grosso.** Ilha de Taiamã (MZUSP 7623: Scartozzoni, 2009); Cáceres (CM 327: Griffin, 1916); Chapada dos Guimarães (IB 45976: Scartozzoni, 2009); Nossa Senhora do Livramento (UFMT 7792: Kawashita-Ribeiro et al., 2013); Parque Indígena Xingu, Rio Batovi, Alto Xingú, Igarapé, Aldeia Uaurá (IB 24530: Scartozzoni, 2009); Poconé (UFMT 5726: Kawashita-Ribeiro et al., 2013); Poconé, Fazenda. Santa Inês (UFMT 1795: Kawashita-Ribeiro et al., 2013); Poconé, Hotel Fazenda Pouso Alegre (UFMT 1672: Kawashita-Ribeiro et al., 2013); Poconé, PARNA Pantanal (UFMT 317: Kawashita-Ribeiro et al., 2013); Poconé, Transpantaneira (MZUSP 8052: Scartozzoni, 2009); Porto Esperidião, Rio Jaurú (Amaral, 1948); Primavera do Leste (UFMT 7611: Kawashita-Ribeiro et al., 2013); Santo Antonio do Leverger, Rio Aricá (UFMT 1147: Kawashita-Ribeiro et al., 2013); São Félix do Araguaia (IB 12013: Hoge, 1952); Tesouro, Batovi (IB 24534: Scartozzoni & Almeida-Santos, 2006). **Mato Grosso do Sul.** Aquidauana, RPPN Fazenda Rio Negro (Wang et al., 2005); Corumbá (IB 54847: Scartozzoni, 2009); Corumbá, E.F. Porto Esperança (IB 9529: Scartozzoni, 2009); Corumbá, RPPN Acurizal (UFMT 1190: Ribeiro, 2007); Guia Lopes da Laguna (IB 14521: Scartozzoni, 2009); Ladário (CEUCH 13: Scartozzoni, 2009); Ladário, Baía Negra (CEUCH 214: Scartozzoni, 2009); Miranda, E.F. Agachi (IB 42791: Scartozzoni, 2009); Porto Murtinho (Souza et al., 2010); Lagoa Negra (CEUCH 653 (Ávila et al., 2006). **Minas Gerais.** Buritiz (MZUSP 9491: Nunes, 2006); Mocambinho (MZUFV 838: T.B. Guedes, comunicação pessoal). **Pará.** Cachoeira do Arari, Ilha do Marajó, Baixa do Alecrim (MPEG 284: Nascimento et al., 1991); Melgaço, ECFP/MPEG Flona de Caxiuanã, Rio Curuá (MPEG 19960: Frota, 2005). **Paraíba.** São José de Piranhas (IB 9049: Scartozzoni, 2009). **Pernambuco.** UHE Luiz Gonzaga (Lira-da-Silva et al., 1984); Floresta (ZUEC 623: Scartozzoni, 2009); Recife (IB 43549: Scartozzoni, 2009); Reservatório de Itaparica, 11 km de Belém de São Francisco (UFPB 2376: T.B. Guedes, comunicação pessoal). **Rio Grande do Norte.** Ceará Mirim (CAS 48335: Schmidt & Inger, 1951); Parnamirim, Parque Estadual do Jiquí (Farias, 2009). **Rondônia.** UHE Santo Antonio (Messias et al., 2009); Santo Antonio de Guaporé (CM 322: Griffin, 1916). **Sergipe.** Maruim (Vanzolini, 1979); Santo Amaro das Brotas, Gravatá (MZUSP 6989: Scartozzoni, 2009). **Tocantins.** Lajeado (IB 66413: Scartozzoni & Almeida-

Santos, 2006); Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (Recoder et al., 2011). **EQUADOR. Napo.** Sacha Lodge, Laguna Agua Negra (FHGO 1132: Cisneros-Heredia, 2006b); Yachana Reserve (GVI, 2009); Puerto Napo (FHGO 1363: Cisneros-Heredia, 2006b). **Orellana.** Río Dicaro, km 107, Pompeya Sur-Iro road (FHGO 1363: Cisneros-Heredia, 2006b). **GUIANA FRANCESA. Cayenne.** Cayenne (MNHN 1974-856: Gasc & Rodrigues, 1980); Kourou (MNHN 1978-2611: Gasc & Rodrigues, 1980); Tonate (ORSTOM 166: Chippaux, 1986). **Saint Laurent du Maroni.** Les Hattes (ORSTOM 145: Chippaux, 1986). **PARAGUAI. Alto Paraguay.** Estancia General Díaz, Laguna General Díaz (Aquino et al., 1996). **Caaguazu.** Juan Ramón Chávez (Aquino et al., 1996). **Central.** Areguá (CM 324: Griffin, 1916); Guarambaré (Aquino et al., 1996); San Lorenzo (Aquino et al., 1996); Villeta (Aquino et al., 1996). **Cordillera.** 6 km Leste de Caacupé, Colonia Tenente Fariña (Aquino et al., 1996). **Itapúa.** Carmen del Paraná (Alvarez et al., 1995); Isla Curé, Canal de los Jesuítas (UNNEC 446: Alvarez et al., 1995); Isla Talavera (Alvarez et al., 1995; Aquino et al., 1996); Isla Yacyretá (Alvarez et al., 1995; Aquino et al., 1996); San Cosme y Damián (Alvarez et al., 1995); Isla Cururu (Aquino et al., 1996). **Misiones.** Ayolas (UNNEC 460: Alvarez et al., 1995); 13 km Norte de Villa Permanente de Yacyretá (Aquino et al., 1996). **Presidente Hayes.** caminho para Falcon (Aquino et al., 1996); Estancia Juan de Zalazar (Aquino et al., 1996). **PERU. Loreto.** Maynas, Iquitos (TCWC 40531: Dixon & Soini, 1977); Maynas, Isla Yanamono, Rio Amazonas (TCWC 38186: Dixon & Soini, 1977); Maynas, Mishana, Rio Nanay (TCWC 42169: Dixon & Soini, 1977). **Madre de Díos.** Provincia Tambopata, Explore's Inn, 30 km SSW (Doan & Arriaga, 2002); Provincia Tambopata, 50 m ao Norte do porto no Lago Sandoval (UTADC 1927: Flores et al., 2010). **SURINAME.** Boma-polder (Abuys, 1983).

Helicops modestus (Günther, 1861)

Material examinado

BRASIL. Distrito Federal. Brasília, Planaltina (CHUNB 3730). **Goiás.** Luziânia, Integração de Bacias (CHUNB 43339); Rio Verde (CHUNB 49683). **Minas Gerais.** Alfenas (UNIFAL 154); Areado, Sítio Sumaré (LMZ-Alfenas 361); Belo Horizonte, Bairro Santa Terezinha (FUNED 91); Betim (FUNED 565); Cabeceira Grande, Lagoa Perta Pé, Canal de Comunicação com o Rio Bezerra (MNRJ 7030); Cardeal Mota, Parque Nacional da Serra do Cipó (MCN-PUCMG 1476); Consolação (IB 82580); Contagem, Chácara São Geraldo (FUNED 1371); Coromandel, Fazenda Sílvio (FUNED 1238); Esmeraldas (FUNED 1441); Itabirito (FUNED 541); Lagoa Santa Distrito da Lapinha (PUC-MG 441); Paraguaçu (IB 30251); Passos, Córrego da Paca (MNRJ 7370); Pedro Leopoldo, Laboratório Lanara (FUNED 92); Perdões, AHE Funil, margem direita do Rio Grande (MNRJ 9447); Pirapora, Lagoa Olaria (MNRJ 2473); Poços de Caldas (MNRJ 9231); Poços de Caldas, Cascata das Antas (MNRJ 9230); Pouso Alegre (ZUEC 1242); Santana do Riacho Serra do Cipó (MNRJ 12590); São Vicente de Minas (MNRJ 10639); Uberaba (FUNED 508); Unáí (MCN-PUCMG 3167). **São Paulo.** Americana, Praia Azul, Rio Atibaia (ZUEC 542); Aparecida (IB 29014); Araras, E. F. Remanso (IB 12453); Artur Nogueira, Chácara Kaite (IB 78084); Atibaia (MNRJ 10636); Barueri (MNRJ 10637); Botucatu, Fazenda Lageado (MNRJ 7368); Botucatu, Represa Antiga (MNRJ 7369); Caieiras (IB 62196); Campinas, Cidade Universitária Barão Geraldo (ZUEC

1194); Campinas, Parque Ecológico Prof. Hermógenes de Freitas Leitão Filho, Unicamp, Cidade Universitária (ZUEC 2168); Campo Limpo Paulista (IB 63459); Caucaia do Alto (IB 78285); Cotia (MNRJ 12723); Embu-Guaçu (HVB 84169); Guarulhos (IB 81779); Ibiúna, Bairro dos Grilos (IB 79286); Indaiatuba, Itaici (MCT-PUCRS 820); Itapeçerica da Serra (MNRJ 12722); Itapevi (IB 81710); Itu (IB 78014); Jandira (MHNCI 11357); Jundiaí (ZUEC 116); Jundiaí, Clube de Campo Jundiaense (ZUEC 1565); Juquitiba (MHNCI 11376); Luiz Antônio, Estação Ecológica do Jataí (RJS 2179 a 80); Mairiporã (HVB 73671); Mauá (MNRJ 12724); Paulínia, João Aranha (ZUEC 118); Rio Claro (MNRJ 7785); Santana de Parnaíba (IB 80636); São Bernardo do Campo (IB 78083); São João da Boa Vista (MCT-PUCRS 911); São José do Barreiro (IB 79464); São Paulo Grajaú (IB 81891); São Paulo, Jardim Botânico, Parque Estadual Fontes do Ipiranga (MHNCI 10570); Sorocaba, Sítio Orgin (Obs. Pess.); Taboão da Serra (IB 82242); Tapiraí (MNRJ 10638); Vargem (IB 80901); Vinhedo (IB 79261).

Registros da literatura

BRASIL. Distrito Federal. APA do Gama e Cabeça de Veado (França & Araújo, 2007); Estação Ecológica Águas Emendadas (França & Araújo, 2007); Parque Nacional de Brasília (França & Araújo, 2007). **Minas Gerais.** Arcos (IB 23681: Scartozzoni, 2009); Augusto de Lima, Rio Curimataí (Pires et al., 2011); Extrema (IB 562: Scartozzoni, 2009); Guaranésia (IB 7279: Nunes, 2006); Juiz de Fora (IB 21822: Scartozzoni, 2009); Machado (IB 22315: Scartozzoni, 2009). **São Paulo.** Amparo: IB 68173, Scartozzoni (2009); Arujá: 56819, Scartozzoni (2009); Atibaia (E.F Guaxinduva): IB 15557, Scartozzoni (2009); Atibaia: IB 21841, Scartozzoni (2009); Barueri: IB 6988, Scartozzoni (2009); Bebedouro (E.F. Andes): IB 9823, Nunes (2006); Bom Jesus dos Perdões: IB 68834, Scartozzoni (2009); Cajamar (Polvilho): HVB 76882, Scartozzoni (2009); Campinas (Cidade Universitária Barão Geraldo): ZUEC 1986, Scartozzoni (2009); Campinas: IB 72812, Scartozzoni (2009); Campinas (Sousas), Szazima; Carapicuíba (Vila Dirce): IB 26639, Scartozzoni (2009); Carapicuíba: HVB 74707, Scartozzoni (2009); Conchas: IB 5502, Scartozzoni (2009); Coroados: IB 9966, Nunes (2006); Cotia: IB 7685, Scartozzoni (2009); Diadema: HVB 26768, Scartozzoni (2009); Elias Fausto: IB 753, Scartozzoni (2009); Embú: IB 68107, Scartozzoni (2009); Ferraz de Vasconcelos: HVB 73764, Scartozzoni (2009); Francisco Morato: IB 58751, Scartozzoni (2009); Guararema: IB 20847, Scartozzoni (2009); Guarulhos (Rio Baquiviru): ZUEC 73, Scartozzoni (2009); Guarulhos: HVB 90469, Scartozzoni (2009); Guatapará (Antiga E.F. Domingos Villela): IB 11583, Scartozzoni (2009); Ibiúna: IB 29093, Scartozzoni (2009); Igaratá: IB 56363, Scartozzoni (2009); Iperó (FLONA de Ipanema): IB 2777, Nunes (2006); Itapeçerica da Serra (Sítio Santiago BR 116, km 41,5): IB 42191, Scartozzoni (2009); Itapeçerica da Serra: IB 16797, Scartozzoni (2009); Itapevi (Estação Ferroviária Amador Bueno): HVB 93783, Scartozzoni (2009); Itapira (Antiga Estação Ferroviária Eleutério): IB 1498, Scartozzoni (2009); Itaquaquecetuba: IB 18357, Scartozzoni (2009); Itatiba: IB 5695, Scartozzoni (2009); Itu: IB 58753, Scartozzoni (2009); Itupeva, Scartozzoni (2009); Jaboticabal: IB 11319, Scartozzoni (2009); Jacareí, Scartozzoni (2009); Jarinu (Estação Ferroviária Campo Largo): IB 6668, Scartozzoni (2009); Jaú: IB 7887, Scartozzoni (2009); Jundiaí (Vila Sales): IB 18392, Scartozzoni (2009); Jundiaí (Sitio Bela Vista, Bairro Rio das Pedras): IB 29445, Scartozzoni (2009); Jundiaí: IB 65084, Scartozzoni (2009); Juquitiba: IB 68128, Scartozzoni

(2009); Lagoinha: IB 74473, Scartozzoni (2009); Limeira: IB 73359, Scartozzoni (2009); Louveira: ZUEC 2678, Scartozzoni (2009); Mairinque: IB 72038, Scartozzoni (2009); Mauá: HVB 86652, Scartozzoni (2009); Mirassol: IB 9752, Nunes (2006); Mogi das Cruzes: IB 67965, Scartozzoni (2009); Mombuca (Chácara Veigas): ZUEC 1846, Scartozzoni (2009); Osasco: HVB 37174, Scartozzoni (2009); Paraibuna, Scartozzoni (2009); Pedreira: ZUEC 194, Scartozzoni (2009); Pindamonhangaba (Bairro da Água Preta, Estrada RJ-SP, km 182): IB 16770, Scartozzoni (2009); Pindamonhangaba: IB 22122, Scartozzoni (2009); Piracicaba (Estação Ferroviária Barão de Rezende): IB 8011, Scartozzoni (2009); Piracicaba: MZUSP 13145, Nunes (2006); Pirassununga (Rio Mogi-Guaçu, Cachoeira das Emas), Vanzolini (1948); Piratininga: IB 7502, Scartozzoni (2009); Pontal (Estação Ferroviária Cascalho): IB 7547, Scartozzoni (2009); Ribeirão Pires: HVB 89187, Scartozzoni (2009); Rio Grande da Serra: HVB 90282, Scartozzoni (2009); Salto: IB 4522, Scartozzoni (2009); Santa Adélia: IB 7901, Nunes (2006); Santa Isabel: IB 68335, Scartozzoni (2009); Santana de Parnaíba: IB 73283, Scartozzoni (2009); Santo André: HVB 72790, Scartozzoni (2009); São Bernardo do Campo: HVB 22407, Scartozzoni (2009); São Caetano do Sul: HVB 31297, Scartozzoni (2009); São José do Barreiro: IB 73466, Scartozzoni (2009); São Lourenço da Serra: IB 76377, Scartozzoni (2009); São Paulo (Butantã): IB 1167, Nunes (2006); São Paulo (Freguesia do Ó, Avenida Santa Marina): IB 28510, Marques et al. (2009), Scartozzoni (2009); São Paulo (Guarapiranga): IB 62145, Marques et al. (2009); São Paulo (Ipiranga): IB 11867, Marques et al. (2009); São Paulo (Santo Amaro): IB 32520, Marques et al. (2009); São Paulo (São Miguel Paulista): IB 27499, Marques et al. (2009); São Paulo (Vila Americana): IB 1320, Scartozzoni (2009); São Paulo (Vila dos Remédios): IB 56255, Scartozzoni (2009); São Paulo (Vila Guilherme): IB 30753, Scartozzoni (2009); São Paulo (São Roque): HVB 74471, Scartozzoni (2009); São Paulo (Serra Negra): IB 9465, Scartozzoni (2009); São Paulo (Suzano): HVB 74814, Scartozzoni (2009); Taubaté (Vale do Paraíba): IB 16815, Scartozzoni (2009); Taubaté: IB 16555, Scartozzoni (2009); Tremembé: HVB 30143, Scartozzoni (2009); Vargem: IB 430, Scartozzoni (2009); Vargem Grande Paulista (Vila de Cotia): IB 12557, Scartozzoni (2009); Vinhedo: IB 73192, Scartozzoni (2009); Estação Ecológica de Itirapina, Sawaya et al. (2008). **Mato Grosso.** Itiquira (UHE Pontes de Pedra, Rio Corrente), Silva-Junior et al. (2009). **Goiás.** Aporé (UHE Espora, Rio Correntes, afluentes do Rio Paranaíba), Vaz-Silva et al. (2007). **Paraná.** Londrina (Campus da Universidade Estadual de Londrina), Shibatta et al. (2009); União da Vitória (Porto): IB 17077, Nunes (2006).

Helicops danieli (Amaral, 1938)

Registros da literatura

COLÔMBIA. Antioquia. Río Porce, próximo a Estación Botero (ILS 2085: Rossman, 2002); Caucasia, Río Cauca (ILS 2132: Rossman, 2002); Medellín (AMNH 35608: Rossman, 2002); Puerto Berrio (AMNH 20397: Rossman, 2002); Turbo (ANSP 25072: Rossman, 2002). **Atlántico.** Ciénega de Amajahuevo, estação de pesca CVM (FMNH 165216: Rossman, 2002); Barranquilla (MZUSP 2144-45: Maria, 1942; Rossman, 2002); Ciénega San Juan de Tocagua (Palacio-Sierra et al.). **Bolívar.** Magangué, Río Cauca (ILS 734: Maria, 1942; Rossman, 2002); San Cristóbal, Canal de Duque (AMNH 97459-62: Rossman, 2002); Santa Catalina, Fazenda El Ceibal (ICN

9971-72: Rossman, 2002); alrededores de Cartagena (FMNH 165276: Rossman, 2002). **Chocó**. Ciénega Agua Clara River (AMNH 18239: Rossman, 2002); istmo do Panamá, Rio Atrato (ANSP 11659: Rossman, 2002); Quibdó (ILS 735: Maria, 1942; Rossman, 2002). **Córdoba**. Alto Rio Uré, próximo ao acampamento CVM (FMNH 165298: Rossman, 2002); Ayapel, Ciénega de Ayapel (Carvajal-Cogollo et al., 2007); Montería, Río Sinú (ILS 2139: Rossman, 2002); Pueblo Nuevo, Complejo Cienagoso de Arcial-El Porro-Cintura (Carvajal-Cogollo et al., 2007); Santa Cruz de Lorica, Purísima, Momil y Chima, Ciénega Grande del Bajo Sinú (Carvajal-Cogollo et al., 2007); Urrá, Río Sinú (Renjifo & Lundberg 1999, capa + p. 86, apud Rossman, 2002); Paramillo National Park, comunidade indígena Embera-Katíos, bacia do Rio San Jorge (Racero-Casarrubia et al., 2008); Valencia, San Rafael del Piru (O.D. Ruiz, comunicação pessoal; disponível em <http://www.inaturalist.org/observations/41519>). **Magdalena**. Ciénega Grande de Santa Marta (Moreno-Bejarano & Álvarez-Léon, 2003); Reserva de la Biosfera de la Sierra Nevada de Santa Marta, Parque Nacional Natural Tayrona (Rueda-Solano & Castellanos-Barliza, 2010). **Santander**. Barrancabermeja (ICN 11548: Rossman, 2002); Carare (IB 9872: Amaral, 1937; Maria, 1942; Rossman, 2002). **Sucre**. Caño Francés, Leste de Tolú (FMNH 165625: Rossman, 2002); entre Tolú e Sincelejo (FMNH 165895: Rossman, 2002); Colosó, Estación Primatológica de CARSUCRE (Galván-Guevara et al., 2009); Colosó, Reserva Forestal Protectora Coraza (Galván-Guevara & De-la-Ossa, 2009); Sincelejo (Davila & Buelvas, 2009).

***Helicops pastazae* (Shreve, 1934)**

Registros da literatura

COLÔMBIA. Antioquia. Río Magdalena, Nare (ILS 1882: Rossman, 1976); Caquetá, Puerto Asís (Rossman, 1976); Caquetá, Puerto Boy, Río Caquetá (ILS 787: Rossman, 1976); Caquetá, alrededores de Florencia (FMNH 69223: Rossman, 1976); Meta, Villavicencio (UMMZ 126721: Rossman, 1976). **Norte de Santander**. Río Pamplonita, N de Cúcuta (ILS 757: Rossman, 1976). **EQUADOR. Morona-Santiago**. Río Llushin, N de Arapicos (USNM 198606: Rossman, 1976); Río Llushin, afluente S do Alto Pastaza (USNM 196369: Rossman, 1976). **Napo**. Cabeceras del Río Arajuno, tributary of Río Napo (USNM 198628: Rossman, 1976). **Orellana**. Estación de Biodiversidad Tiputini, (Cisneros-Heredia 2006). **Pastaza**. Chichirota, Bajo Bobonaza (USNM 198586: Rossman, 1976); headwaters of Rio Bobonaza (USNM 198591: Rossman, 1976); headwaters of Río Capahuari (USNM 198601: Rossman, 1976); Mera, 1140 m (KUH 121335: Rossman, 1976); Montalvo, Río Bobonaza (USNM 198604: Rossman, 1976); mouth of Río Copataza (USNM 198629: Rossman, 1976); region of Sarayacu to Río Conambo (USNM 198592: Rossman, 1976); Río Bobonaza just below Canelos (USNM 198584: Rossman, 1976); Río Bobonaza, about 2 km downstream from Caveceras, 655 m (USNM 196351: Rossman, 1976); Río Bufo, tributary of Bajo Bobonaza (USNM 198590: Rossman, 1976); Río Conambo (USNM 198607: Rossman, 1976); Río Copataza (USNM 198627: Rossman, 1976); Río Oglan (USNM 198619: Rossman, 1976); Río Pindo, tributary of Rio Tigre (USNM 198603: Rossman, 1976); Río Pucayacu, Bobonaza (USNM 198614: Rossman, 1976); Río Puyo, Puyo, 960 m (USNM 196361: Rossman, 1976); Río Rutuno, tributary of Río Bobonaza (USNM 198598: Rossman, 1976); Río Rutuno, tributary of Río Bobonaza (USNM 198617: Rossman,

1976); Río Rutuno, tributary of Río Bobonaza (USNM 198618: Rossman, 1976); Río Villano (USNM 198609: Rossman, 1976); Sarayacu, Río Bobonaza (USNM 198587: Rossman, 1976); Upper Pastaza River drainage (USNM 196367: Rossman, 1976); Yachana Reserve (Whitworth & Beirne, 2011); Zamora, Macuma (UIMNH 62858: Rossman, 1976). **PERU. Amazonas.** 20 km (by road) SW Chiriaco, 520 m (LSUMZ 29382: Rossman, 1976). **VENEZUELA. Barinas.** Ezequiel Zamora, Upper reaches of Rio Caparo (MCNG 737: Markezich, 2002). **Táchira.** Río Burgua, 9.2 km S El Piñal (MCNG 736: Markezich & Rossman, 1992). **Zulia** . vicinity of Maracaibo (MBUCV 3: Rossman, 1976).

Helicops polylepis (Günther, 1861)

Material examinado: **BRASIL. Acre.** Cruzeiro do Sul: UFAC 74. **Amazonas.** Benjamin Constant: IB 15027; Humaitá: IB 40797; Maués: IB 10055; Novo Airão: MM J74(A157); São Paulo de Olivença (Rio Solimões): IB 15107; Senador José Porfírio (Vila Nova, Rio Xingu, Col. Bach): IB 14765. **Amapá.** Macapá (Rio Matapí, + ou - a 4 km ao sul de Matapí): IB 26275; Mazagão: IB 14768; Santana (Ilha de Santana): IB 14767. **Mato Grosso do Sul.** Coxim: IB 31712. **Mato Grosso.** Vale de São Domingos (Rio dos Montes): IB 12871. **Pará.** Belém: IB 2185; Conceição do Araguaia: IB 24048; Monte Alegre (Fazenda Bom Jesus): IB 40847. **Roraima.** Guajará Mirim: INPA 1021. **Tocantins.** Araguacema: IB 12011. **Bolívia. Beni.** Província Iténez (Cachuela Chapacura, margem do Rio Blanco): IB 41340.

Registros de literatura: **BRASIL. Acre.** Rio Branco (Km 23 da Rod. AC-010): MPEG 20516, Scartozzoni (2009); Rio Branco, Silva (2006). **Amazonas.** Boca do Acre: MZUSP 5753, Scartozzoni (2009); Humaitá (Rio Puruzinho): CHUNB 32594, Costa et al. (2005); Maraã (Santa Rita, Rio Solimões (probably small town at the left margin of Rio Japurá (Lago Paricá), Município de Maraã, State of Amazonas): ZMB 30968, Gutsche et al. (2007); Manaus, Martins et al. (1992) apud Silva & Sites (1995); Parintins: MNRJ 13133, Scartozzoni (2009); Porto Afonso: IB 15068, Scartozzoni (2009); Presidente Figueiredo: IB 15068, Nunes (2006); São Sebastião do Uatumã: MUZUSP 5086, Scartozzoni (2009); Canabuoca, Paraná do Jacaré: ZMB 30993, Gutsche et al. (2007). **Goiás.** Aragarças: MZUSP 10593, Scartozzoni (2009). **Mato Grosso do Sul.** Alcinópolis (Bacia do Taquari, Fazenda Vista Bonita): CHUNB 25951-52, Valdujo et al. (2009); Coxim: IB 44470, Scartozzoni (2009). **Mato Grosso.** Chapada dos Guimarães (APM UHE Manso): UFMT 507, Scartozzoni (2009); Nova Xavantina (Rio das Mortes): MNRJ 7768, Scartozzoni (2009); Rio Teles Pires: MZUSP 10984, Scartozzoni (2009); Porto Velho, Rio Tapirapés: MZUSP 3757, Scartozzoni (2009); UHE Manso: MZUSP 11962, Nunes (2006). **Pará.** Anajás (Ilha de Marajó, Rio Aramá, Vila Aramá): MPEG 321, Scartozzoni (2009); Ananindeua (Fz. Pirelli, Rio Uriboca): MPEG 18472, Scartozzoni (2009); Barcarena: MPEG 16440, Scartozzoni (2009); Belém (Baía do Sol): MPEG 1851, Scartozzoni (2009); Belém (Ilha Jararaca em frente a Icoraci): MPEG 17680, Scartozzoni (2009); Belém (Instituto Agrônômico do Norte -EMBRAPA): IB 15033, Scartozzoni (2009); Belém (Rio Guamá): IB 53949, Scartozzoni (2009); Belém: MPEG 19988, Scartozzoni (2009); Belterra (Comunidade de Porto Novo, margem esquerda do Rio Tapajós): LPHA 2441, Santos-Jr & Ribeiro (2005); Belterra, Santos-

Costa & Prudente; Benevides (Pratinha, Estrada da Genipauba, antiga estrada do Açucareiro): MPEG 8609, Scartozzoni (2009); Chaves (Fazenda Tijuquara (Rio Tijuquara), Ilha do Marajó. Encontrada no solo da mata num buraco de raiz): MPEG 17720, Scartozzoni (2009); Faro (Cabeceira do Urucuxi. Rio Nhamundá, N. Sítio Céu Estrelado, 15km N. de Faro): MPEG 18359, Scartozzoni (2009); Jacundá (Rio Tocantins. ME do rio, cerca de 7 a 8km ao sul de Jacundá): MPEG 16754, Scartozzoni (2009); Juruti (Margem Direita do Igarapé Juruti Grande. Acampamento base Capiroanga): MPEG 20436, Scartozzoni (2009); Melgaço (Caxiuanã): MPEG 20480, Scartozzoni (2009); Melgaço (Estação Científica Ferreira Pena), Santos- Costa & Prudente; Melgaço: MPEG 21189, Scartozzoni (2009); Monte Alegre (Lago na Vila do Paituna): MPEG 21511, Scartozzoni (2009); Monte Alegre: CHUNB, França et al. (2006); Oriximiná: MZUSP 4799, Scartozzoni (2009); Palestina do Pará (Rio Araguaia. Porto Jarbas Passarinho. Transamazônica): MPEG 15538, Scartozzoni (2009); Santarém: LPHA 2442-56, Frota et al. (2005); Santarém (Curuatinga): MCT-PUCRS 8491, Frota et al. (2005); Santarém (Lago Taparí): LPHA 2251, Frota (2005); Tucuruí, Silva & Sites (1995); Viseu (Rio Gurupi. Colônia Nova. Próximo do rio, BR-316): MPEG 15077, Scartozzoni (2009); Viseu: MPEG 13902, Frota (2005); Barreirinha, Rio Tapajós, próx. São Luís: MZUSP 5144, Scartozzoni (2009); Igarapé Inó, Furo do Panaquera: MZUSP 5119, Scartozzoni (2009); Divisa de Viseu e Paragominas (Colônia Indígena Canindé, Rio Gurupi): MZUSP 4279, Scartozzoni (2009). **Rondônia.** Cacaulândia (Montenegro): MZUSP 12340, Scartozzoni (2009); Ji-Paraná (Cachoeira de Nazaré, Rio Machado): MZUSP 9037, Scartozzoni (2009); Ouro Preto do Oeste: MNRJ, Scartozzoni (2009); UHE Jirau, Naturae (2009); UHE Sameul, 52km de Porto Velho, Silva & Sites (1995). **Roraima.** Boa Vista: MZUSP 9123, Scartozzoni (2009). **Tocantins.** Porto Nacional (UHE L.E. Magalhães): IB 66244, Scartozzoni (2009). **Roraima.** Boa Vista: MZUSP 9123, Scartozzoni (2009). **COLÔMBIA. Amazonas.** Rio Putumayo, fronteira COL-BRA, Amaral. XXXII apontamentos sobre a fauna da Colômbia; Amazonas (Leticia), Silva & Sites (1995). **Putumayo.** Tagua (Rio Caquetá), Maria (1942); Puerto Asís, Maria (1942). **PERU. Loreto.** Maynas (Iquitos), Dixon & Soini (1975, 1977, 1986) apud Silva & Sites (1995). **Madre de Díos.** Provincia Tambopata (Cuzco Amazonico, 15 km ENE, Doan & Arriaga (2002), Duellman & Salas (1991); Pakitza, Manu National park Reserve Zone, Morales & McDiarmid (1996).

Helicops scalaris (Jan, 1865)

Registros da literatura

COLÔMBIA. Magdalena. Ríofrío (Maria, 1942). **Norte de Santander.** Astillero, Río Zulia (ILS 756: Rossman, 2002); Cúcuta, Río Pamplonita (ILS 767: Rossman, 2002); Cúcuta, Río Zulia, Oeste de Cúcuta (ILS 761: Rossman, 2002); Tibú, Río Tibú (ILS 770: Rossman, 2002); El Rosario (Maria, 1942); Puerto Santander (Maria, 1942). **VENEZUELA. Delta Amacuro.** Río Cuybini, Cerro La Paloma, Sierra Imataca (MBUCV 8449: Rossman, 2002). **Lara.** Iribarren, entre Tocuyo-El Chivo (UF 37844: Rossman, 2002). **Táchira.** Hacienda El Bayuleo, 9 km ao norte de Coloncito (SJSU R1946: Rossman, 2002); 2,4 km ao Norte de Hacienda El Bayuelo (SJSU 1944: Rossman, 2002). **Zulia.** Faría, Río Palmar, El Tablazo (UF 37847: Rossman, 2002). **Amazonas.** Río Autana (MCNC 462: Rossman, 2002); arredores de Maracaibo (LSUMZ 29573: Rossman, 2002); porção costeira ao

norte do Lago Maracaibo (Barros et al., 2001); Perijá, Hacienda El Milagro, Río Palmar (UMMZ 203990: Rossman, 2002); Puerto Caballo, Carretera Santa Cruz de Mara-Maracaibo (CU 13604: Rossman, 2002); Rosario, Hacienda El Banco (UF 37843: Rossman, 2002); Guajira; Potrero Nuevo, Canal de Riego (UF 37841: Rossman, 2002).

Helicops gomesi (Amaral, 1921)

Material examinado

BRASIL. Distrito Federal. Brasília (MNRJ 3437). **Goiás.** Luziânia, UHE Corumbá 4 (CHUNB 40948). **Mato Grosso do Sul.** Ilha Grande, Rio Paraná, próximo a Três Lagoas (IB 23555); Paranaíba (IB 48900). **Minas Gerais.** Araguari (IB 5663); Ibiá (IB 32647); Indianópolis, UHE Miranda (FUNED 1199); Iturama (IB 33990); Jaraguá (IB 9246). **São Paulo.** Americana, Recanto (IB 9973); Anhembi, Ponte do Rio Jaio Rio Tietê (IB 40208); Araraquara (IB 52011); Botucatu, Rubião Junior (MNRJ 19860); Cândido Mota, Porto União, Rio Parapanema (IB 27249); Dois Córregos (IB 5301); Itápolis (IB 2901); Jaú, E. F. Ayrosa Galvão (IB 10234); Limeira (IB 56589); Mineiros do Tietê, E. F. Capim Fino (IB 10054); Pederneiras, E. F. Itatingui (IB 10397); Pedreira, Fazenda Quitandinha (IB 23395); Presidente Epitácio (IB 6166); Salto de Pirapora (IB 11579); São Joaquim da Barra (ZUEC 2886); São José do Rio Preto (IB 31270).

Registros da literatura

BRASIL. Goiás. Parque Nacional das Emas (IB 62688: Valdujo et al., 2009). **Minas Gerais.** UHE Porto Colômbia, Rio Grande (IB 54741: Scartozzoni, 2009); Prata (IB 62659: Scartozzoni, 2009). **São Paulo.** Bocaina (IB 49726: Scartozzoni, 2009); Botucatu, Rio Tietê, E. F. Porto Martins (IB 270: Amaral, 1921); Campinas (IB 15009: Scartozzoni, 2009); Campinas, E. F. Desembargador Furtado (IB 9882: Scartozzoni, 2009); Cerquilha (IB 5730: Scartozzoni, 2009); Cerquilha, Rio Tietê (IB 1627: Amaral, 1921); Cosmópolis, Chácara Dois Meninos (ZUEC 499: Scartozzoni, 2009); Cosmópolis, Rio Piratipingui, Usina Açucareira Ester (IB 46846: Scartozzoni, 2009); Ilha Solteira (Hoge et al., 1974); Itapuí, Bica de Pedra (IB 6742: Scartozzoni, 2009); Itapura, Rio Tietê (MZUSP 1391: Amaral, 1921); Martinópolis, Represa de Martinópolis (IB 37304: Scartozzoni, 2009); Piracicaba, Antiga E. F. Barão de Rezende (IB 9710: Scartozzoni, 2009); Piracicaba, E. F. Costa Pinto, Rio Corumbataí, subafluente do rio Tietê (IB 1843: Amaral, 1921); Piracicaba, Rio Piracicaba (MZUSP 1394: Amaral, 1921); Pitangueiras (IB 11357: Scartozzoni, 2009).

Helicops angulatus (Linnaeus, 1758)

Material examinado: **BRASIL. Acre.** Cruzeiro do Sul: UFAC 142; Manoel Urbano: UFAC 150; Plácido de Castro: UFAC 206; Porto Acre: UFAC 22; Rio Branco: UFAC 20; Tarauacá: UFAC 278. **Amazonas.** Novo Airão (Estação Ecológica Anavilhanas): UFJF 384; Novo Airão: MM J54(A150); Boca do Jaú: MM sem número;

Benjamin Constant: IB 26060; Humaitá (Rio Madeira): IB 32966; São Gabriel da Cachoeira (Cucuí): IB 40508. **Amapá.** Fz Criação, Aporema: IB 24807; Rio Tracajatuba: IB 24818; Núcleo de proteção ao Vôo: IB 25410. **Ceará.** Crato: IB 19993. **Goiás.** Barro Alto: ZUFG 605; Campinorte: IB 4829; Santa Terezinha de Goiás: IB 56484. **Maranhão.** Mirinzal (Fz. Flechal): IB 41070; São Bento: IB 62548; São Luís: IB 62789; São Vicente Ferrer: IB 56915. **Mato Grosso.** Brasnorte (Fz Morada do Sol, Margem Rio Arinos): IB 62729; Nova Xavantina (Rio das Mortes): IB 12820; Cuiabá: IB 49614. **Pará.** Ilha Marajó: IB 14823; São Felix do Xingu: IB 40486. **Paraíba.** Pilar: IB 34458. **Pernambuco.** Recife: IB 43551. **Piauí.** Santa Filomena (Eng. Dott): IB 1701. **Tocantins.** Gurupi: IB 55807; Lajeado (UHE L.E Magalhães): IB 66824; Natividade (Fz. Vila Santa Cruz das Almas): IB 32596; Palmas (UHE L. E. Magalhães): IB 66088. **COLÔMBIA. Antioquia.** Sonsón: IB 8592.

Registros de literatura: BRASIL. Acre. Boca do Acre: CHUNB 59255, França & Venâncio (2010); Porto Walter (5 km N de Porto Walter, inland from the Rio Juruá), Vitt (1996); Porti Walter: MPEG 20381, Frota (2005); Rio Juruá, 5 km N of Porto Walter, Ávila-Pires et al.(2009). **Amazonas.** Coari (Base Operacional Geólogo Pedro de Moura, Província Petrolífera de Urucu): MPEG 20688, Prudente et al (2010); Coari: IMTM 1305, Scartozzoni (2009). Manaus (Reserva INPA-WWF), Silva & Sites (1995) cita Martins et al. (1992); Manaus (Reserva Florestal Adolfo Ducke), Martins & Oliveira (1998), Hero et al. (2001); Manaus: IMTM 2525, Scartozzoni (2009); Presidente Figueiredo (UHE Balbina):IB 52307, Scartozzoni (2009); Rio Preto da Eva: IMTM 2667, Scartozzoni (2009); Tabatinga: MCT-PUCRS 14106, Frota (2005); Fz. Scheffer, Rio Ituxi, Ávila-Pires et al. (2009). **Amapá.** Oiapoque: IB 15162, Nunes (2006); Serra do Navio: MNRJ 7261, Scartozzoni (2009); Parque Nacional Montanhas do Tumucumaque, Rio Anacuí, afluente da margem esquerda do rio Amapari, na porção central do Parque), Lima (2008); Santana (Vila Amazonas): IB 45709, Scartozzoni (2005). **Bahia.** Itaeté: MZUSP 10795, Scartozzoni (2009); Salvador: MZUSP 13374, Scartozzoni (2009). **Ceará.** Aquiraz (Lagoa Batoque): CHUFC 2961, Borges-Nojosa et al. (2008); Crato (Chapada do Araripe, em um pequeno lago dentro de uma plantação de cana e arroz, 407 m): LZ-URCA 492, Roberto et al. (2009). **Distrito Federal.** Pq Nacional, França & Araujo (2007); Região de Fercal área tem 1000 ha), França & Araujo (2007). **Goiás.** Aporé (UHE Espora, Rio Correntes, afluente do Rio), Vaz-Silva et al. (2007); Jataí (Rio Verde): IB 42605, Scartozzoni (2009); Manaçu (UHE Cana Brava): IB 9149, Scartozzoni (2009); Niquelândia: MNRJ 8417, Scartozzoni (2009); Piranhas (On the left bank of Rio Piranhas): CEPB 4495, Silva-Jr et al. (2003); Paraúna: IB 50288, Scartozzoni (2009); Rio Verde (Rio Verdinho): MZUSP 3839, Scartozzoni (2009); Uruaçu: MNRJ 7502, Scartozzoni (2009); Serra da Mesa (Rio Tocantinzinho): MZUSP 11022, Scartozzoni (2009). **Maranhão.** Açailândia: IB 74191, Scartozzoni (2009); Imperatriz (Rodovia Belém-Brasília): IB 20673, Scartozzoni (2009); Peri Mirim (Fz do Estado): IB 21777, Scartozzoni (2009); Baixa Grande, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses, Miranda JP (2007); Vila Nova, Borges-Nojosa et al. (2008). **Mato Grosso.** Alta Floresta: UFMT 5482, Scartozzoni (2009); Apiacás: MZUSP 11164, Scartozzoni (2009); Araputanga: UFMT 2810, Scartozzoni (2009); Aripuanã (Ilha da Cachoeira dos Patos): UFMT 4248, Scartozzoni (2009); Aripuanã (Igarapé do Aeroporto, núcleo Aripuanã): MZUSP 6376, Scartozzoni (2009); Aripuanã (Rio Aripuanã): UFMT 967, Scartozzoni (2009); Barra do Garça (Arredores Lago Itaci, São Félix, 5 léguas ao N da confluência do Rio das Mortes c/ Rio Araguaia): IB 19951, Scartozzoni (2009); Cáceres (Rio Sepotuba): UFMT 931, Scartozzoni (2009); Cáceres: UFMT 929,

Scartozzoni (2009); Canarana (Fz Peixe-Boi, Xingu): IB 62897, Scartozzoni (2009); Campo Verde (Fz Rio Manso, Rod. MT070): UFMT 2181, Scartozzoni (2009); Chapada dos Guimarães (APM-UHE Manso): UFMT 1686, Scartozzoni (2009); Chapada dos Guimarães: UFMT 516, Scartozzoni (2009); Claudia (Fz. Iracema):MZUSP 11221, Scartozzoni (2009); Claudia (Reserva Florestal, 483m de altitude): UFMT 3676, Carvalho (2006); Gaúcha do Norte: MZUSP 11264, Scartozzoni (2009); Guarantã do Norte: UFMT 4473, Scartozzoni (2009); Itiquira (UHE Ponte Pedra, Rio Correntes), Silva-Jr et al (2009); Jauru (PCH Ombreiras, Rio Jauru): UFMT 3023, Scartozzoni (2009); Juína: UFMT 4871, Scartozzoni (2009); Juruena: MZUSP 11310, Scartozzoni (2009); Lucas do Rio Verde: UFMT 1201, Scartozzoni (2009); Nova Brasilândia (UHE Manso): MZUSP 11833, Scartozzoni (2009); Nova Ubiratã: UFMT 5218, Scartozzoni (2009); Rondonópolis (Córrego Segredo): UFMT 2237, Scartozzoni (2009); São José do Rio Claro: UFMT 5848, Scartozzoni (2009); Vale de São Domingos (Rio dos Montes): IB 12831, Scartozzoni (2009); Fazenda Mato Verde, margem esquerda do Rio Araguaia: IB 12015, Hoge (1952), Scartozzoni (2009); UHE Guaporé: UFMT 1793, Scartozzoni (2009). **Pará.** Ananindeua (Sítio Arauanda, Curuçamba): UFMT 1793, Scartozzoni (2009); Augusto Corrêa (Cacoal): MPEG 6489, Scartozzoni (2009); Benevides (Pratinha, Estrada de Genipaua, antiga estrada do açucareiro): MPEG 8401; Catanhã (Macapazinho): MPEG 8651, Scartozzoni (2009); Conceição do Araguaia: IB 17573, Scartozzoni (2009); Itaituba (comunidade Santo Antonio): LPHA 2220, Frota ; Mãe do Rio (km 48 da BR-010): MPEG 18677, Scartozzoni (2009); Marabá (Flona Tapirapé-Aquirá.Rio Itacaiunas):MPEG 19369, Scartozzoni (2009); Maracanã (km 23 da estrada de Maracanã): MPEG 4843, Scartozzoni (2009); Monte Alegre: CHUNB 31186, França et al. (2006); Ourém (Limão Grande): MPEG 1262, Scartozzoni (2009); Ourém (Puraquequara): MPEG 4993, Scartozzoni (2009); Peixe-Boi: MPEG 673, Scartozzoni (2009); Salvaterra (Ilha do Marajó. Coletado no igarapé que atravessa a estrada que vai de Salvaterra para o Caldeirão): MPEG 18416, Yuki & Santos (1996); Santarém (Cucurunã):MCT-PUCRS 7574, Frota et al (2005); Santarém (Agropecuária Treviso Ltda, aprox. 101km S e 18km E de Santarém): MPEG 19052, Scartozzoni (2009); Santarém: MCT-PUCRS 1365-71, Frota et al (2005); São Domingos do Capim (Rio Guamá): IB 22725, Scartozzoni (2009); São Miguel do Guamá (Igarapé Pataeteua): MPEG 20988, Scartozzoni (2009); Soure (Ilha do Marajó): IB 14764, Scartozzoni (2009); Tucuruí (Base3, margem esquerda do Rio Tocantins): IB 46912, Scartozzoni (2009); Carajás. Serra Norte. Corredeira Deus me livre, margens do Rio Itacaiunas. Abaixo do rio Azul ou 4 km abaixo), Cunha et al (1985); Agropecuária Treviso, c. 101 km S and 18 km E of Santarém, close to Curuá-Una River, Ávila-Pires et al. (2009); Rio Gurupi. Nova Vida. 25 km distante do rio, BR-316, MPEG 15333, Frota (2005). **Paraíba.** Campina Grande:IB 51817, Scartozzoni (2009); João Pessoa (Área de Preservação Permanente Mata do Buraquinho), Santana et al. (2008); João Pessoa: MZUSP 8983, Scartozzoni (2009); Mamanguape: MZUSP 3231, Scartozzoni (2009). **Roraima.** Alto Alegre dos Parecis (Fz Santa Rita), Silva-Jr et al (2008); Espigão do Oeste, Bernardes & Abe (2006); Guajará-Mirim (Pq Estadual Guajará-Mirim), Ávila-Pires et al. (2009); Monte Negro: IB 63870, Scartozzoni (2009); Pimenta Bueno: CHUNB 17482, França et al (2006); UHE Jirau, NATURAE (2010); UHE Samuel, 52 km de Porto Velho, Silva & Sites (1995). **Roraima.** Apiaú: MZUSP 10380, Nunes (2006). **Tocantins.** Aliança do Tocantins: IB 43953, Scartozzoni (2009); Araguacema: IB 12014, Scartozzoni (2009); Brejinho de Nazaré (Fz Jandaia): IB 46165, Scartozzoni (2009); Guaraí (ca. 250m), Pavan (2007); Guaraí: MZUSP 12698, Scartozzoni (2009); Paranã (ca. 260m), Pavan (2007); Peixe (UHE Peixe

Angical): MZUSP 15516, Scartozzoni (2009); Porto Nacional (UHE L.E.Magalhães): IB 65873, Scartozzoni (2009). **Colômbia. Cauca.** Piamonte (Puerto Bello, 350m). **Meta.** Villacencio, Maria (1942); Acacías, Maria (1942). **Putumayo.** Caucayá, Rio Putamayo, Maria (1942), Tres Esquinas, Maria (1942). **BOLÍVIA. Santa Cruz.** Provincia Ñuflo de Chávez (Concesión Forestal Oquiriquia), Montaña (1995). **Pando.** Provincia Abuna (Nacebe, Rio Orthon), Moravec & Aparicio (2004). **EQUADOR. Morona-Santiago.** Centro Makuma, ca. 600m: FHGO-USFQ 3623, Cisneros-Heredia (2006b). **Napo.** Yachana Reserve, GVI (2009); Estación Biológica Jatun Sacha, 400 a 450 m de altitude, Vigle (2008). **Orellana.** (Estación de Biodiversidad Tiputini, de 190 a 270m de altitude), Cisneros-Heredia (2006). **Sucumbios.** Puerto Libre, Duellman (1978); Santa Cecilia, Duellman (1978). **GUIANA FRANCESA. Cayenne.** Cayene: MNHN-Paris 1978-2551, Gasc & Rodrigues (1980); Route de Rochambeau: MNHN-Paris 1978-2552, Gasc & Rodrigues (1980); Camopi (Village Pina Upper Oyapock River): MNHN-Paris 1978-2553, Gasc & Rodrigues (1980); Road between Kourou and Petit Saut, 22 km from Kourou: RN 1, Hedges et al. (2009). **Potaro-Siparuni.** Three Mile, 102 m, Donnelly et al. (2005); Pakatau Creek, 85 m, Donnelly et al. (2005); Kurupukari Base Camp, 70 m, Donnelly et al. (2005); Surama, Donnelly et al. (2005). **Cuyuni-Mazaruni.** Kartabo (Rio Cayuni), Beebe (1946). **PERU. Huànuco.** Puerto Inca (Villa Puerto Inca). **Loreto.** Maynas (Iquitos), Silva & Sites (1995) apud Dixon & Soini (1975, 1977, 1986); Maynas (Mazán), Monge & Cabanillas (2009). **Madre de Díos.** Provincia Tambopata (EcoAmazonia, 35,2 km ENE), Doan & Arriaga (2002); Provincia Tambopata (Cuzco Amazónico, 15 km ENE), Doan & Arriaga (2002), Duellman & Salas (1991); Provincia Tambopata (Explore's Inn, 30 km SSW), Doan & Arriaga (2002); Provincia Tambopata (Tambopata Research Center), Doan & Arriaga (2002); Pakitza, Manu National park Reserve Zone, Morales & McDiarmid (1996); Cocha Cashu Biological Station, Murphy (2003). **SURINAME.** Paramaribo: FSM 37, Hoge (1960-62); Commewijne (Mapane Kamp): IB 18457, Scartozzoni (2009). **VENEZUELA. Anzoátegui.** San Tomé District (Cabeceira do Rio Cabrutica, afluente do Rio Orinoco, 171 m de altitude): MBUCV III-7189, Infante-Rivero et al.(2008); Rio Caño San Lorenzo, Próximo à cidade de San Pablo, Infante-Rivero et al.(2008). **Apure.** Hato La Guanota, 68 m, 4-8 km W San Fernando de Apure along the Rio Apure Viejo, Staton & Dixon (1977). **Bolívar.** Sarisariñama (Canaracuni, 406 m de altitude): EBRG 4255, Barrio-Amoros & Brewer-Carias (2008). **Portuguesa.** Papelón (40 km (road) SE Guanare on Guanare-Guanarito Rd): MCNG 1498, Markecich (2002). **Monagas.** Bolivar (Caripito), Fowler (1913).