

Arthur Diesel Abegg

**Sistemática filogenética da tribo Echinantherini
(Serpentes: Dipsadidae: Xenodontinae) baseada em
dados morfológicos e moleculares**

Phylogenetic systematics of the tribe Echinantherini
(Serpentes: Dipsadidae: Xenodontinae) based on
morphological and molecular data

São Paulo

2022

Arthur Diesel Abegg

**Sistemática filogenética da tribo Echinantherini
(Serpentes: Dipsadidae: Xenodontinae) baseada em
dados morfológicos e moleculares**

Phylogenetic systematics of the tribe Echinantherini
(Serpentes: Dipsadidae: Xenodontinae) based on
morphological and molecular data

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade de São Paulo
para a obtenção do título de Mestre em
Ciências, na área de Zoologia.

Orientador: Dr. Felipe Gobbi Grazziotin

São Paulo

2022

Abegg, Arthur Diesel

Sistemática filogenética da tribo
Echinantherini (Serpentes: Dipsadidae:
Xenodontinae) baseada em dados
morfológicos e moleculares

xii +242

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Zoologia.

1. *Echinanthera* 2. *Taeniophallus* 3.
Taxonomia. I. Universidade de São Paulo.
Instituto de Biociências. Departamento de
Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Felipe Gobbi Grazziotin

Orientador

“How does one come to know the unknowable?”

Herman Melville

Agradecimentos

Ao Felipe Gobbi Grazziotin pela orientação e, sobretudo, por ter aberto as portas para um mundo completamente diferente do que eu conhecia no que diz respeito à pesquisa científica. Aprendi muito, ainda que, seguramente, tenha deixado de aprender um número de coisas muitas vezes superior. No fim, espero não ter dado muito mais trabalho do que o necessário.

Ao Departamento de Zoologia do Instituto de Biologia da Universidade de São Paulo, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo e ao Instituto Butantan, fundamentais tanto para o aperfeiçoamento profissional quanto para o próprio desenvolvimento deste projeto.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela Bolsa de Mestrado concedida.

Aos amigos e colegas do Instituto Butantan, desde o período do Programa de Aprimoramento Profissional (PAP) até esta data, pela convivência diária e constante troca de ideias, informações, experiências e artigos científicos: Weverton dos Santos Azevedo, Lígia Amorim, Valdir Germano, Fausto Erritto Barbo, Francisco Luís Franco, Marcelo Ribeiro Duarte, Valquiria de Oliveira Pereira, Flora Roncolatto Ortiz, Rogério Bertani, Antônio Brescovit, Frederico de Alcântara Menezes, Júlia Mayumi, Lucas Neves, Guilherme Oliveira, Vivian Trevine, José A. Portes-Junior, Juan David Bayona Serrano.

À Valquiria de Oliveira Pereira e ao Weverton dos Santos Azevedo, pela ajuda na obtenção de fotografias de espécimes ou determinadas estruturas, bem como na edição de imagens e confecção de pranchas.

Ao Valdir Germano, pela paciência e didática em me ensinar as minúcias da preparação de hemipênis.

Ao Francisco Luís Franco, por ter me aceitado como aluno de PAP no Instituto Butantan. Também, pelas impagáveis histórias sobre o Marcos Di-Bernardo, ancião estudioso das serpentes da tribo Echinantherini e que, infelizmente, não pude conhecer.

À Vivian Trevine, pela revisão e inúmeras sugestões acerca da matriz morfológica.

À Jaqueline Batillana, peja ajuda e paciência em me iniciar no mundo das extrações de DNA, no Laboratório de Biologia Molecular do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

Ao Alberto de Carvalho, pela digitalização dos crânios no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

Ao Paulo R. Machado-Filho, pela ajuda em analisar e editar as imagens de crânios.

Ao Alfredo Pedroso dos Santos Jr pelos dados cedidos, conversas, sugestões e, principalmente, pela confiança depositada em mim para seguirmos explorando as afinidades filogenéticas de *Echinantherini*.

Ao Henrique Caldeira Costa pelos dados cedidos e pelo convite para ajudar com uma eventual redescrição de *Echinanthera amoena* que, no fim, se tornou o primeiro capítulo desta dissertação.

Ao Marco Antonio de Freitas pelo empenho em obter material acerca da espécie mais rara da tribo, *Echinanthera cephalomaculata*. Se hoje pudemos adicionar essa peça ao quebra-cabeça que é a sistemática de serpentes neotropicais, devemos isso a você.

Ao Hussam Zaher, por me propiciar os recursos disponíveis no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Também, pelas sugestões ao longo do texto e inferências sobre a evolução de traços morfológicos em *Echinantherini*.

Aos curadores das coleções científicas, por me permitirem acesso e/ou pelo empréstimo de material sob seus cuidados; igualmente, a todos que contribuíram cedendo imagens de espécimes e/ou determinada estrutura previamente preparada, dados especialmente úteis durante o período de confinamento em virtude da pandemia de Covid-19: Ana Prudente, Alfredo Pedroso Santos-Jr., Glauco Oliveira, Edelcio Muscat, Daniel Loebmann, Márcio Borges-Martins, Pedro C. Prado, Omar M. Entiauspe-Neto, Renato Gaiga, Wolfgang Wüster, Leonardo Oliveira, Hussam Zaher, Mayke de Freitas, Michael Harvey, Gilson Rivas, Ivo Ghizoni-Jr, Pedro M. S. Nunes, Rafael de Fraga, Rodrigo Castellari Gonzalez, Rodrigo Tavares-Pinheiro, Carlos E. Costa-Campos.

Aos amigos antigos e novos, desde aqueles presentes nos primórdios do meu interesse por serpentes até os mais recentemente conhecidos. Em especial: Bruno Ferreto Fiorillo, Conrado Mario da Rosa, Leandro Malta Borges, Omar M. Entiauspe-Neto,

Vinícius Silva, Rafael Parcianello Cipolat e Weverton dos Santos Azevedo. Ainda que alguns talvez não tenham participado diretamente neste trabalho, a amizade torna a vida mais interessante e, naturalmente, o trabalho flui melhor.

Finalmente, à toda a minha família, que sempre manteve abertas as portas para que eu me dedicasse a estudar qualquer tipo de animal. Especialmente, aos meus pais, Marilaine Diesel Abegg e Valmor Luiz Abegg, e à minha madrinha, Claides Abegg, que me deram tudo – e mais – para que eu evoluísse como pessoa e profissional. Sou muito grato e, como resposta, procurei me esforçar bastante neste trabalho. Espero que o produto final tenha algum valor, portanto.

Índice

Resumo	xi
Abstract	xii
1. Apresentação	1
1.1. Sistemática de Colubroidea e a subfamília Xenodontinae	1
1.2. A tribo Echinantherini	2
1.3. Histórico taxonômico e sistemática da tribo Echinantherini	9
1.3.1. A controvérsia Cope-Boulenger	9
1.3.2. Problemas na definição dos limites relacionados a <i>Rhadinaea</i> e <i>Liophis (sensu lato)</i>	10
1.3.3. A definição da composição atual de <i>Echianthera</i> e <i>Taeniophallus</i>	12
1.3.4. O impacto das primeiras filogenias moleculares e novas evidências morfológicas.....	13
1.3.5. A descrição de Echinantherini e novas hipóteses filogenéticas	14
1.3.6. A composição atual de Echinantherini	18
2. Justificativa, objetivos e organização da dissertação	21
3. Capítulo 1 – Increasing taxon sampling suggests a complete taxonomic rearrangement in Echinantherini (Serpentes: Dipsadidae)	22
3.1. Abstract	24
3.2. Introduction	26
3.3. Materials and Methods	28
3.3.1 Taxon sampling and data acquisition	28
3.3.2 Molecular phylogenetic analyses	29
3.3.3 Morphological data	30
3.4. Results	31
3.4.1. Phylogenetic analyses	31
3.4.2. Higher-level phylogenetic affinities within Dipsadidae	32
3.4.3 Phylogenetic affinities of Echinantherini	34

3.4.4. Taxonomic accounts	35
3.5. Discussion	42
3.5.1 The reasoning behind our new taxonomic scheme	42
3.5.2 Comparing previous taxonomic proposals	43
3.5.3 Morphological comparison	45
3.5.4. Morphological reassessment of <i>Taeniophallus</i> sensu lato	45
3.5.5. The uniqueness of <i>Sordellina</i>	47
3.5.6. The morphological similarities within the Atlantic forest group ...	47
3.5.7. Patterns of geographical distribution	49
3.6. Conclusion	50
3.7. References	53
3.8. Figure captions	60
3.9. Table caption	68
3.10. Appendix 01	70
3.11. Appendix 02	84
3.12. Appendix 03	86
3.13. Appendix 04	89
3.14. Appendix 05	105
3.15. Appendix 06	106
4. Capítulo 2 – Sistemática de Echinantherini (Serpentes: Dipsadidae)	113
4.1. Resumo	115
4.2. Introdução	116
4.3. Material e Métodos	120
4.3.1. Amostragem de táxons	120
4.3.2. Protocolos de laboratório	121
4.3.3. Amostragem de caracteres moleculares	122
4.3.4. Amostragem de caracteres morfológicos e de história natural	122

4.3.5. Análises filogenéticas	123
4.3.5.1. Análise de dados	123
4.3.5.2. Análises de Máxima Verossimilhança	124
4.3.5.3. Análises de Máxima Parcimônia	125
4.3.5.4. Análises de Inferência Bayesiana e estimativa de tempo de divergência	127
4.3.6. Comparações entre árvores filogenéticas	128
4.4. Resultados	129
4.4.1. Análises filogenéticas	129
4.4.1.1 <i>Matriz molecular expandida</i>	129
4.4.1.1.1. <i>Afinidades filogenéticas dentro de Dipsadidae</i>	129
4.4.1.1.2. <i>Afinidades filogenéticas dentro Echinantherini</i> ...	131
4.4.1.2. <i>Matriz de evidência total</i>	137
4.4.2. Comparações entre árvores filogenéticas	139
4.5. Discussão	142
4.5.1. O monofiletismo de Echinantherini e a caracterização morfológica da tribo	142
4.5.2. O relacionamento entre Echinantherini e Caaeteboini	144
4.5.3. Afinidades filogenéticas internas de Echinantherini	147
4.5.4. O relacionamento entre Echinantherini e <i>Myersinia nebularis</i>	154
4.5.5. Padrões filogeográficos dentro de Echinantherini	156
4.5.6. Comparação entre árvores filogenéticas	160
4.6. Referências	162
4.7. Apêndice 01	172
4.8. Apêndice 02	173

4.9.	Apêndice 03	178
4.10.	Apêndice 04	181
4.11.	Apêndice 05	211
4.12.	Apêndice 06	215
5.	Conclusões	236
6.	Referências Bibliográficas	238

Resumo

Mesmo com os expressivos avanços quanto à sistemática de Dipsadidae nas últimas décadas, alguns aspectos continuam controversos. De forma geral, as relações intertribais permanecem virtualmente desconhecidas, e muitos gêneros e espécies ainda são ausentes ou subamostrados nas análises. Combinados, esses fatores dificultam o entendimento das relações filogenéticas de serpentes neotropicais, sobretudo de grupos menos inclusivos. A tribo Echinantherini compreende 16 espécies, arranjadas em três gêneros. Seus constituintes se encontram amplamente distribuídos na América do Sul, desde o norte do Suriname até a porção central da Argentina. Neste estudo, exploramos as afinidades filogenéticas de Echinantherini usando dados morfológicos e moleculares. Nossos objetivos principais foram testar o monofiletismo e o posicionamento de Echinantherini dentro da subfamília Xenodontinae, e revelar as relações filogenéticas entre os membros da tribo nos níveis genérico, inter e intraespecífico. Todos os táxons atualmente associados a Echinantherini foram avaliados. Realizamos análises filogenéticas usando três critérios de otimalidade (Máxima Parcimônia, Máxima Verossimilhança e Inferência Bayeasiana), a partir da codificação de 54 caracteres morfológicos e do sequenciamento de seis genes (três mitocondriais e três nucleares). Recuperamos Echinantherini como monofilética, com dois dos seus gêneros parafiléticos entre si. Para melhor refletir a hipótese de relacionamento resultante e a diversidade morfológica avaliada, descrevemos quatro gêneros novos (mantendo três deles na tribo e designando outro como Dipsadidae *incertae sedis*) e sinonimizamos a tribo Caaeteboini com Echinantherini. Nossa proposta taxonômica resultou em uma nova classificação para Echinantherini, agora composta por sete gêneros e 17 espécies. Ainda, recuperamos *Echinanthera cephalostriata* como polifilética, representando um complexo de espécies crípticas com duas espécies novas candidatas. São necessárias, contudo, amostragens moleculares e morfológicas mais densas a fim de preencher hiatos amostrais e se obter compreensão mais nítida da variação dentro desse táxon.

Abstract

Even with significant advances regarding the systematics of Dipsadidae in recent decades, some of its aspects remain controversial. Overall, its intertribal relationships remain virtually unknown, and many of its genera and species are still absent or undersampled in the analyzes. These factors combined make it difficult to understand the phylogenetic relationships of Neotropical snakes, especially for less inclusive groups. The tribe Echinantherini comprises 16 species, arranged in three genera. Its constituents are widely distributed in South America, from northern Suriname to central Argentina. In this study, we explored the phylogenetic affinities of Echinantherini using morphological and molecular data. Our main objectives were to test the monophyly and placement of Echinantherini within the subfamily Xenodontinae, and to unveil the phylogenetic relationships between its members at the generic, inter and intraspecific levels. All taxa currently associated with Echinantherini were evaluated. We performed phylogenetic analyzes using three optimality criteria (Maximum Parsimony, Maximum Likelihood and Bayesian Inference), based on 54 morphological characters and six genes (three mitochondrial and three nuclear). We recovered Echinantherini as monophyletic, with two of its genera paraphyletic with each other. To better reflect the resulting relationship hypothesis and the evaluated morphological diversity, we describe four new genera (keeping three of them in the tribe and designating another as Dipsadidae *incertae sedis*) and synonymizing the tribe Caaeteboini with Echinantherini. Our taxonomic proposal resulted in a new classification for Echinantherini, now composed of seven genera and 17 species. Furthermore, we recovered the species *Echinanthera cephalostriata* as polyphyletic, representing a cryptic species complex with two new candidate species. However, denser molecular and morphological sampling are necessary to fill sampling gaps and obtain a clearer understanding of the variation within this taxon.

1. Apresentação

1.1. Sistemática de Colubroidea e a subfamília Xenodontinae

De todos os táxons superiores atualmente reconhecidos na sistemática de serpentes, Colubroidea (*sensu* Zaher et al., 2019) representa o grupo monofilético que compreende a maior parte da diversidade de espécies existentes (> 3000). Dentro de Colubroidea, Dipsadidae é a família mais diversa, com cerca de 800 espécies distribuídas majoritariamente pelo Novo Mundo (Uetz et al. 2022). A família também é reconhecida pela notável diversificação morfológica e ecológica (Cadle & Greene 1993).

Nas últimas décadas, diversos estudos abordaram a sistemática de Dipsadidae através de diferentes métodos filogenéticos (e.g. Máxima Parcimônia, Máxima Verossimilhança, Inferência Bayesiana.). Esses estudos foram majoritariamente baseados em seqüências de DNA (Vidal et al. 2000, Vidal & Hedges 2002, Pinou et al. 2004, Hedges et al. 2009, Zaher et al. 2009, Pyron et al. 2011, Grazziotin et al. 2012, Pyron et al. 2013, Pyron et al. 2015, Figueroa et al. 2016, Zaher et al. 2018, 2019) e redefiniram grande parte do arranjo taxonômico da família (Figura 1).

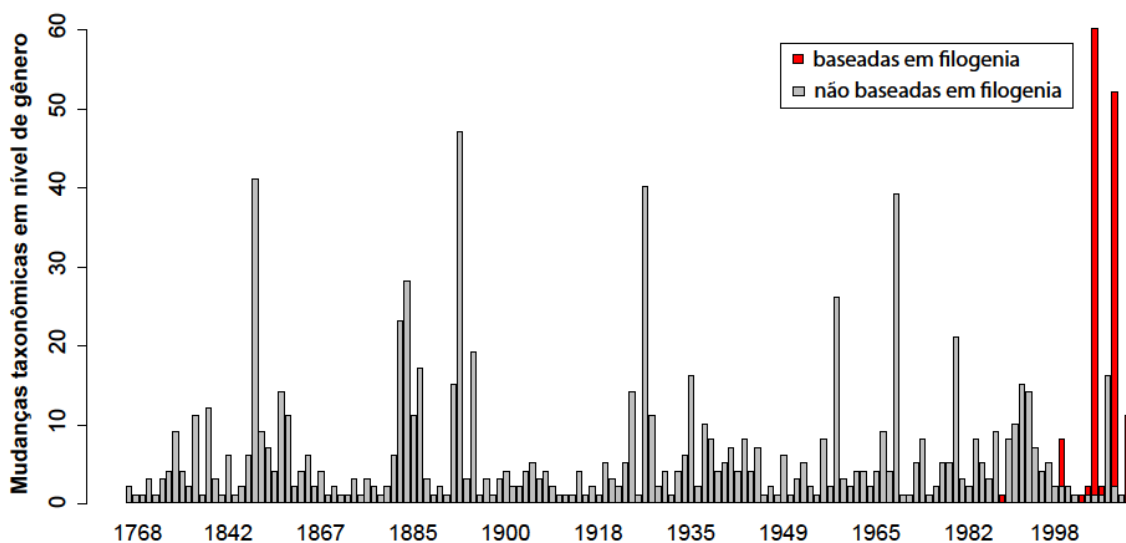


Figura 1. Tendência temporal de mudanças taxonômicas em Dipsadidae, em nível de gênero, baseadas no método filogenético, entre 1758 e 2019. Dados compilados a partir de Uetz et al. (2022).

Atualmente, a maior parte da diversidade de Dipsadidae está classificada em três subfamílias (*sensu* Zaher et al. 2009): (1) Carphophiinae, composta por cinco espécies restritas à América do Norte; (2) Dipsadinae, compreendendo cerca de 430 espécies

distribuídas principalmente na América Central; e (3) Xenodontinae, contendo aproximadamente 350 espécies distribuídas majoritariamente pela América do Sul. Mesmo que similarmente diversas, a compreensão atual das relações filogenéticas dentro de Dipsadinae e Xenodontinae é marcadamente contrastante e refletida na sistemática das duas subfamílias. Dipsadinae apresenta apenas 28% de suas espécies agrupadas em quatro tribos, enquanto Xenodontinae possui 98% de sua diversidade arranjada em 17 tribos.

Apesar desses avanços, alguns aspectos da filogenia de Xenodontinae permanecem controversos. Embora a maior parte da diversidade dos xenodontíneos esteja estruturada dentro de tribos que são recorrentemente corroboradas através de evidências moleculares, suas relações intertribais são pobremente suportadas (Zaher et al., 2009, 2018, 2019; Grazziotin et al., 2012; Tonini et al., 2016). Similarmente, muitos gêneros e espécies continuam ausentes ou subamostrados em filogenias moleculares, o que permite a presença de vieses topológicos (por exemplo, atração de ramos longos) que dificultam o entendimento das relações filogenéticas, sobretudo, dentro de clados menos inclusivos (Heath et al., 2008; Zaher et al., 2009, 2019; Grazziotin et al., 2012).

1. 2. A tribo Echinantherini

Echinantherini Zaher, Grazziotin, Cadle, Murphy, Moura-Leite & Bonatto, 2009 compreende 16 espécies, alocadas nos gêneros *Echinanthera*, *Sordellina* e *Taeniophallus*. Seus representantes se encontram amplamente distribuídos pela América do Sul, desde a península de Paría, no norte da Venezuela, até a província de Córdoba, na porção central da Argentina (Myers, 1974, Cacivio et al. 1999, Schargel et al. 2005, Nogueira et al., 2019). Ao longo da distribuição, ocorrem em vários biomas distintos, como: florestas tropicais e subtropicais úmidas, campos e savanas tropicais e subtropicais, campos montanos e inundados, e matagais xéricos (*sensu* Olson et al., 2001) (Figura 2).

O monofiletismo de Echinantherini tem sido frequentemente corroborado em filogenias moleculares, ainda que nenhuma sinapomorfia morfológica não ambígua seja conhecida para sustentar esse arranjo. De forma geral, seus representantes podem ser caracterizados como (1) serpentes de tamanho total pequeno a mediano (< 1 metro), com cauda relativamente longa (geralmente > 30% do tamanho total do corpo); (2) dentição áglifa e dieta baseada em vertebrados ectotérmicos; (3) hábitos diurnos e terrestres, majoritariamente associados à serapilheira das matas; (4) presença de par de pontos claros

nas escamas parietais; e (5) hemipênis unilobado ou ligeiramente bilobado, sem bolsa nua proximal e com área nua bordeada por fileiras longitudinais de espinhos na face asulcada (Marques et al., 2005; Schargel et al., 2005; Santos-Jr., 2009; Zaher et al., 2009) (Figura 3A-B). Algumas exceções a essas características são reconhecidas em espécies de *Taeniophallus* (ver Myers, 2011) mas, sobretudo, em *Sordellina*, que apresenta cauda relativamente curta, dieta primordialmente composta por anelídeos, habita solos alagadiços e cuja face asulcada do hemipênis não apresenta área nua bordeada por fileiras longitudinais de espinhos (Marques et al., 2005; Miranda & Fernandes, 2012) (Figura 3C).

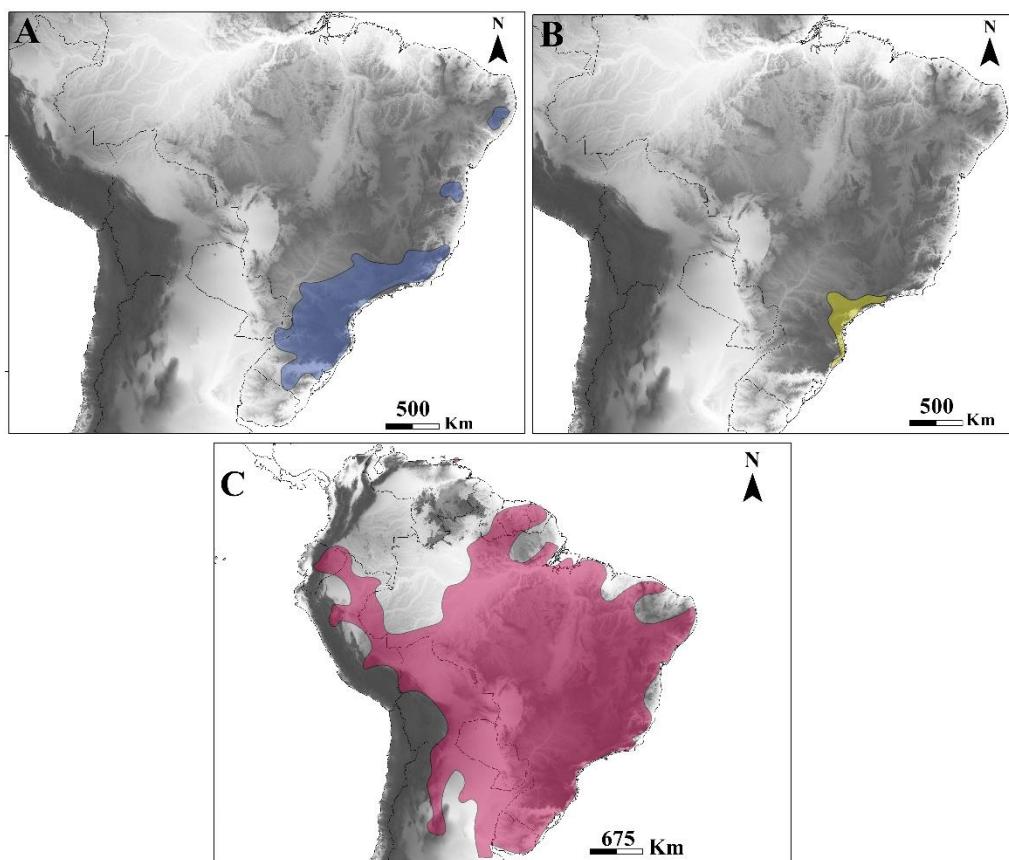


Figura 2. Distribuição geográfica aproximada dos gêneros representantes de Echinantherini: (A) *Echinanthera*, (B) *Sordellina*, e (C) *Taeniophallus*. Polígonos foram desenhados a partir dos pontos de distribuição fornecidos em Nogueira et al. (2019).

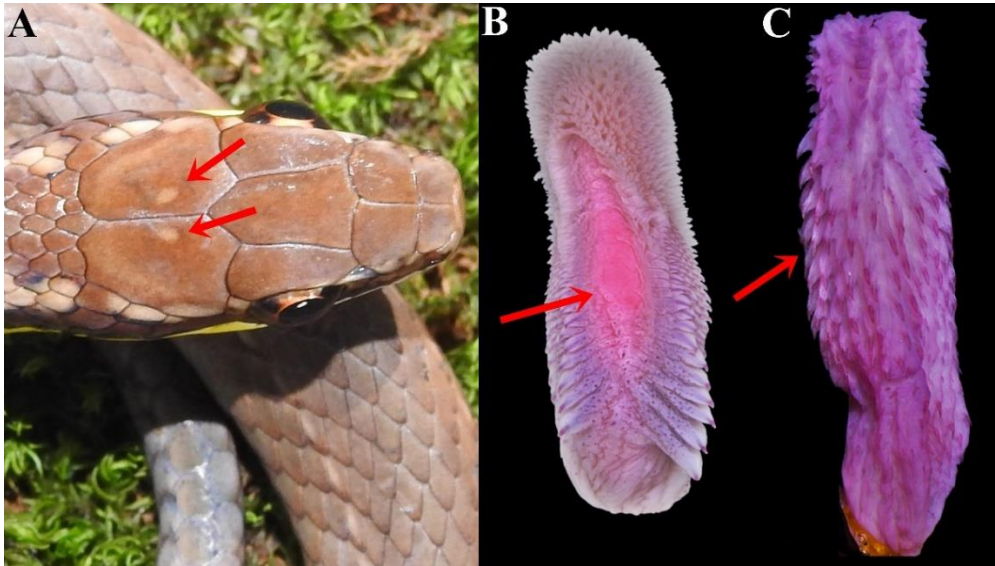


Figura 3. Singularidades morfológicas entre constituintes de Echinantherini, indicadas por setas vermelhas: (A) par de pontos claros nas escamas parietais de *E. melanostigma* (IBSP 91200); (B) área nua bordeada por fileiras longitudinais de espinhos na face asulcada do hemipênis de *E. melanostigma* (UFMG 3273) (Foto: Henrique Caldeira Costa); (C) ausência de área nua bordeada por fileiras longitudinais de espinhos na face asulcada do hemipênis de *S. punctata* (IBSP 84433).

O gênero *Echinanthera* (6 espécies, figuras 4-5) é diagnosticado por pelo menos três sinapomorfias putativas: (1) grande número de dentes maxilares pré-diastemais (25-32); (2) listra ondulada longitudinal ao longo do dorso (ausente em *E. amoena*); e (3) bandas escuras transversais na margem das escamas ventrais (Schargel et al., 2005; Santos-Jr., 2009) (Figura 4). Tentativas prévias em explorar as relações filogenéticas de *Echinanthera* resultaram em topologias conflitantes, tanto em nível do monofiletismo do gênero quanto na afinidade entre as espécies (Di-Bernardo, 1991; Santos-Jr., 2009).



Figura 4. Sinapomorfias putativas de *Echinanthera*, indicadas por setas vermelhas: (A) grande número de dentes maxilares pré-diastemais (25-32) de *E. amoena* (IBSP 88359); (B) listra ondulada longitudinal ao longo do dorso de *E. cephalomaculata*; e (C) bandas

escuras transversais na margem das escamas ventrais de *E. cephalomaculata* (não coletada).



Figura 5. Representantes de *Echinanthera*: (A) *E. amoena*, (B) *E. cephalomaculata*, (C) *E. cephalostriata*, (D) *E. cyanopleura*, (E) *E. melanostigma*, (F) *E. undulata* (Foto: Wolfgang Wüster).

O gênero *Taeniophallus* (9 espécies, figuras 6-7) é diagnosticado com base em ampla combinação de caracteres, que variam desde tamanho corporal, padrão de coloração, escutelação e morfologia do hemipênis (ver definição completa em Myers & Cadle, 1994). Dentre esses, a ornamentação hemipeniana na face asulcada é particularmente informativa, apresentando estruturas modificadas tais como papilas em forma de aba, espinhos atarracados e cálices aumentados (Myers & Cadle, 1994) (Figura 6). Essas características, aliadas a traços de morfologia externa, suportam o reconhecimento de três

grupos de espécies, putativamente relacionadas filogeneticamente, dentro de *Taeniophallus* (*sensu* Schargel et al., 2005):

(1) *affinis* — escamas dorsais em 17-17-17 fileiras; consistentemente 7 escamas supralabiais; fossetas apicais ausentes; sulco espermático dividido, com ramos simétricos; e um pequeno agrupamento de papilas em forma de aba, abruptamente aumentadas, na base do capítulo, na face asulcada do hemipênis.

(2) *brevirostris* — escamas dorsais em 17-17-15 fileiras; consistentemente 8 escamas supralabiais; fossetas apicais presentes; sulco espermático simples ou dividido, com ramos assimétricos; e um par de cálices aumentados na face asulcada do hemipênis, abaixo do capítulo.

(3) *occipitalis* — escamas dorsais em 15-15-15 ou 15-15-13 fileiras; consistentemente 8 escamas supralabiais; fossetas apicais ausentes; sulco espermático dividido, com ramos simétricos; e espinhos atarracados na base do capítulo, na face asulcada do hemipênis.

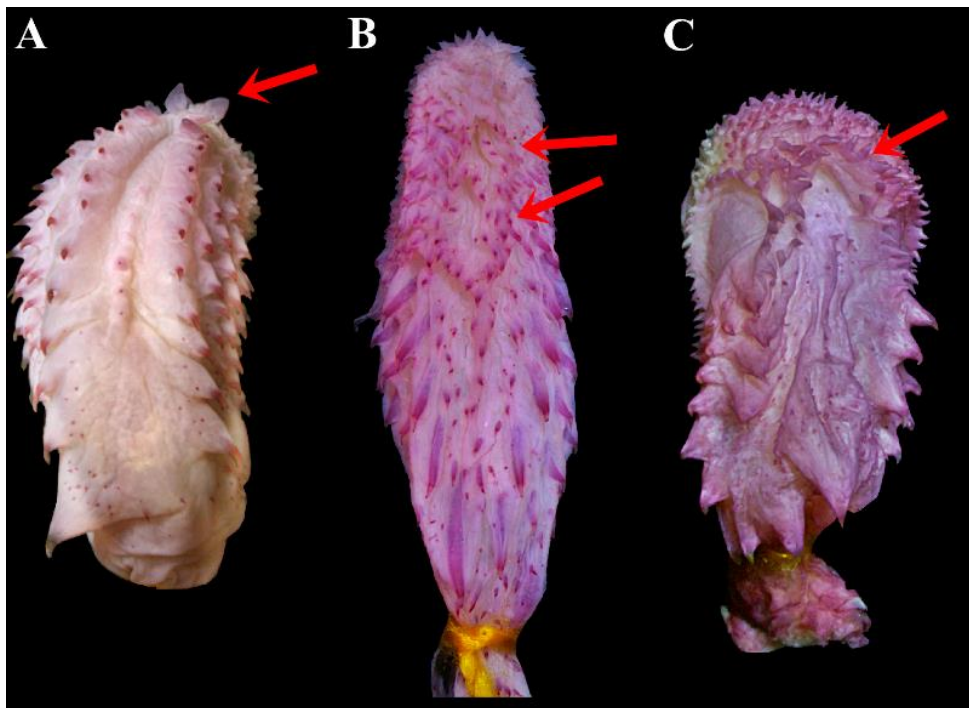


Figura 6. Singularidades hemipenianas de *Taeniophallus* utilizadas para definição de grupos morfológicos, indicadas por setas vermelhas. Grupo *affinis*: (A) pequeno agrupamento de papilas em forma de aba na base do capítulo, abruptamente aumentadas, na face asulcada de *T. persimilis* (IBSP 55279); grupo *brevirostris*: (B) par de cálices aumentados, abaixo do capítulo, na face asulcada de *T. nicagus* (IBSP 91656); e grupo *occipitalis*: (C) espinhos atarracados na base do capítulo, na face asulcada de *T. occipitalis* (DZUFRGS 6466).



Figura 7. Representantes de *Taeniophallus* e seus grupos morfológicos. Grupo *affinis*: (A) *T. affinis*, (B) *T. bilineatus*, (C) *T. persimilis*, (D) *T. poecilopogon*; grupo *brevirostris*: (E) *T. brevirostris*, (F) *T. nicagus*; grupo *occipitalis*: (G) *T. occipitalis*, (H) *T. quadriocellatus*.

Apenas *T. nebularis* não está associada a nenhum grupo morfológico (Figura 8A). Essa espécie apresenta singularidades em termos de escutelação e morfologia do hemipênis, não compartilhadas com nenhum congênere: escamas dorsais em 19-19-17 fileiras; hemipênis profundamente bilobado, com grandes cálices nas extremidades dos lobos, e bolsa nua proximal (Figura 8B).

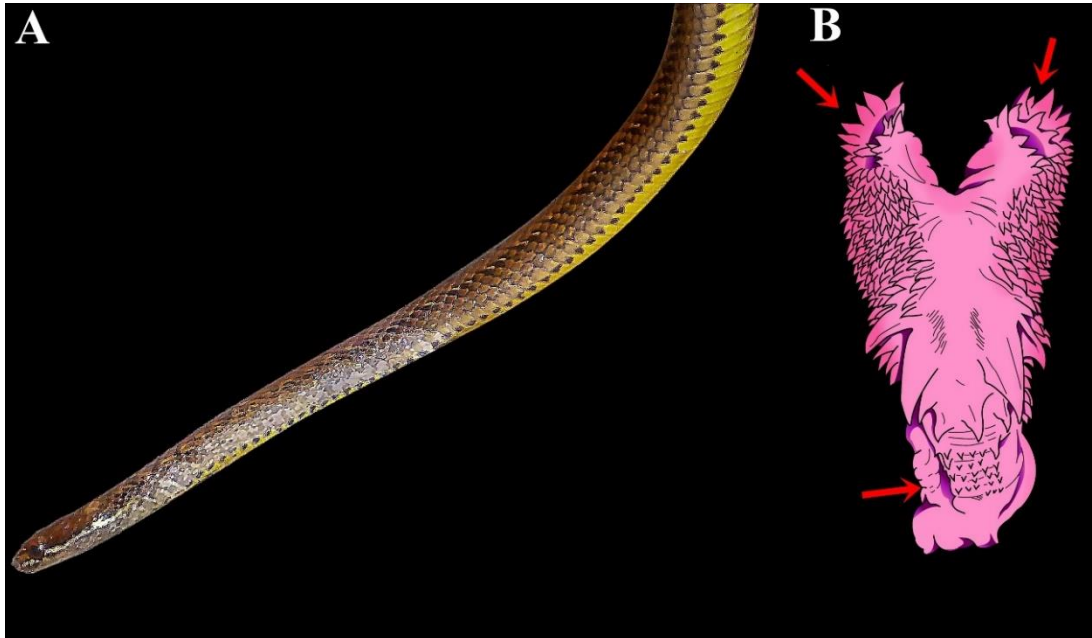


Figura 8. (A) *Taeniophallus nebularis*, a única espécie do gênero não alocada em nenhum grupo morfológico; (B) singularidades hemipenianas de *T. nebularis*, indicadas por setas vermelhas.

Finalmente, o gênero monotípico *Sordellina* (uma espécie, figura 9) é caracterizado por combinação de caracteres que envolvem padrão de coloração, escutelação, morfologia do hemipênis e do crânio (ver definição completa em Procter, 1923; Hoge & Romano, 1978; Zaher, 1999; Miranda & Fernandes, 2012). O hemipênis é particularmente singular, de formato ligeiramente bilobado, com o capítulo restrito à face sulcada e apresentando papilas com pouca ou nenhuma interconexão de tecido (cálices vestigiais *sensu* Zaher, 1999), e cuja face asulcada, no terço distal, é ornamentada por três cristas papiladas verticalmente orientadas (Zaher, 1999; Figura 3C).



Figura 9. Aspectos de morfologia geral de *Sordellina punctata* (Foto: Ivo Ghizoni-Jr.).

1.3. Histórico taxonômico e sistemática da tribo Echinantherini

1.3.1. A controvérsia Cope-Boulenger

Embora a tribo Echinantherini tenha sido proposta apenas em 2009, o relacionamento das espécies que a compõem tem sido discutido há mais de um século. Cope (1894) criou o gênero *Echinanthera* para alocar *Aporophis cyanopleurus* (Cope 1885) e o gênero *Taeniophallus* (Cope, 1895) para abrigar *Lygophis nicagus* (Cope, 1868), caracterizando-os, sobretudo, com base em caracteres hemipenianos e de folidose. Entretanto, Boulenger (1894) considerou *E. cyanopleura* como sinônimo de *Liophis melanostigma* (Wagler, 1824), sem justificativa. Cope (1895) reafirmou *E. cyanopleura* como táxon distinto de *L. melanostigma*, resumiu características distintas entre *Echinanthera* e *Xenodon* (dentro do qual ele incluiu *Liophis*), sobretudo em termos de formato do hemipênis e número de fossetas apicais, e ilustrou pela primeira vez o hemipênis de *E. cyanopleura* e *T. nicagus* (Figura 10). Contudo, um ano depois, Boulenger (1896) considerou *Echinanthera* como sinônimo de *Liophis*, e *Taeniophallus* como de *Rhadinaea* (considerando *T. nicagus* como sinônimo de *R. undulata*), novamente sem justificativa.

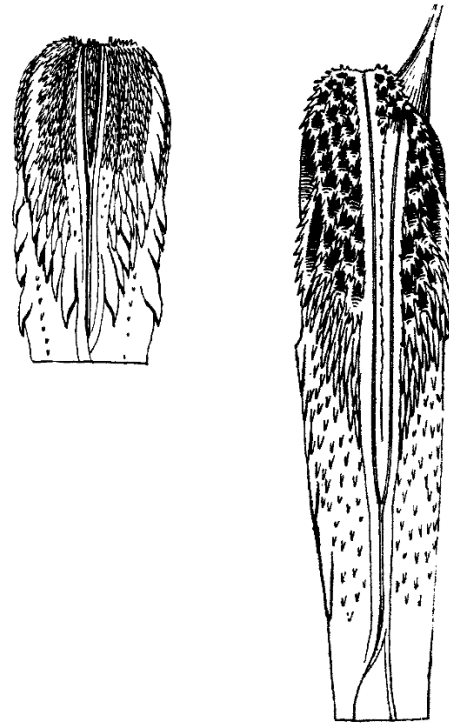


Figura 10. Adaptado de Cope (1895): hemipênis de *E. cyanopleura* (esquerda) e *T. brevirostris* (direita).

1.3.2. Problemas na definição dos limites relacionados a *Rhadinaea* e *Liophis* (*sensu lato*)

No século seguinte, Amaral (1926, 1929) inseriu *L. melanostigma* em *Leimadophis*, e transferiu diversas espécies de *Rhadinaea* para *Liophis*, sem justificativa. Shreve (1934) ressuscitou *Rhadinaea brevirostris* (até aquele momento, sinônimo de *L. undulatus*) com base em caracteres merísticos, morfométricos e de coloração. Salientou, ainda, que a posição genérica do táxon foi estabelecida com auxílio de E. R. Dunn (*contra* Amaral, 1926, 1929).

Um ano depois, Parker (1935), seguindo o arranjo genérico proposto por Amaral (1926, 1929), transferiu *Rhadinaea brevirostris* para *Liophis*, descrevendo ligeiramente a variação morfológica dentro da espécie e considerando *Lygophis nicagus* como seu sinônimo. Na década seguinte, Dunn (1944), em sua revisão de serpentes colombianas, realocou *L. brevirostris* dentro de *Rhadinaea*, reforçando a posição de Shreve (1934) de que de *R. brevirostris* e *L. undulatus* eram táxons distintos, inclusive em nível genérico. Nas duas décadas seguintes, diferentes autores utilizaram tanto a combinação *Rhadinaea brevirostris* (Aleman, 1953; Peters, 1960) quanto *Urotheca brevirostris* (Hoge & Belluomini, 1960; Roze, 1966), ainda que sem qualquer justificativa para esta. Alguma

estabilidade nomenclatural foi alcançada no início da década de 1970, quando Peters & Orejas-Miranda (1970), em seu clássico catálogo sobre Squamata neotropicais, tornaram a considerar *brevirostris* como pertencente a *Rhadinaea*, e não a *Urotheca*.

Myers (1974) reconheceu essa proposta dentro de sua ampla revisão de *Rhadinaea*, assim como concordou com Parker (1935) quanto à sinonímia de *Lygophis nicagus* em *Rhadinaea brevirostris*. Além disso, com base em uma série de caracteres de morfologia tanto interna quanto externa, arranjou grande parte das espécies de *Rhadinaea* putativamente relacionadas em oito grupos; um deles, o grupo *brevirostris*, composto por seis espécies de distribuição estritamente sul-americana. Ao dissecar o hemipênis do holótipo de *Lygophis nicagus* (MNHN 55), esse autor descobriu a incomum presença de sulco espermático simples, o que o levou a considerar que a ilustração do hemipênis de Cope (1895), presumivelmente associada a *nicagus*, na verdade correspondia a *brevirostris*, cujo hemipênis possui sulco espermático bifurcado (Figura 10). A singularidade hemipeniana observada no exemplar MNHN 55, associada às demais características morfológicas externas, impediu C. Myers de posicionar tal espécime dentro de qualquer gênero, levando-o a duvidar de que fosse espécime proveniente da fauna sul-americana. Finalmente, com base na comunicação pessoal de J. Bailey, C. Myers fez breve menção de que *Liophis undulatus* e alguns táxons próximos (sem especificar quais) não estariam adequadamente posicionados em *Liophis*, e um novo arranjo genérico estaria pendente.

Essa mesma visão se mostrou compartilhada por Dixon (1980), em sua revisão do gênero *Liophis*, quando alocou *L. melanostigma*, juntamente com *L. undulatus* e *L. amoenus*, como *insertae sedis*, sem designação genérica. Para tal, observou que a forma majoritariamente unilobada dos hemipênis e a ausência de discos apicais e bolsas nuas basais representavam caracteres diagnósticos desses táxons em relação às demais espécies alocadas em *Liophis*. Poucos anos depois, Cadle (1984a,b) demonstrou, em seus trabalhos de sistemática molecular com base em distâncias imunológicas de albuminas, que *Rhadinaea* (*sensu* Myers, 1974) não correspondia a um grupo natural, e sugeriu que as espécies do grupo *brevirostris* (representados por *R. brevirostris* e *R. occipitalis*) eram mais próximas de *Liophis undulatus* do que de seus contrapartes genéricos.

1.3.3. A definição da composição atual de *Echinanthera* e *Taeniophallus*

Na década seguinte, Di-Bernardo (1992) retirou *Aporophis cyanopleurus* da sinonímia de *Liophis melanostigma*, revalidando *Echinanthera* para alocar estas duas espécies. Da mesma forma, ele transferiu para *Echinanthera* as outras espécies *insertae sedis* removidas do gênero *Liophis* por Dixon (1980), juntamente com as espécies de *Rhadinaea* do grupo “*brevirostris*” de Myers (1974). Essa proposta foi baseada em similaridades hemipenianas, sobretudo considerando que os táxons compartilhavam a presença de “papilas aumentadas na face asulcada”. Essa característica, no entanto, não constou na diagnose apresentada por Di-Bernardo (1992), e *Echinanthera* foi caracterizado por apresentar hemipênis unilobado ou ligeiramente bilobado, sem discos apicais e com uma banda mediodorsal reta, sem ornamentação (= interspinal gap *sensu* Myers, 1974).

Myers & Cadle (1994), dois anos depois, concordaram com a proposta de Di-Bernardo (1992) quanto à utilização de *Echinanthera* para abrigar as espécies *insertae sedis* de *Liophis*, conforme Dixon (1980). No entanto, ressuscitaram *Taeniophallus* para abrigar as espécies do antigo grupo *brevirostris* de *Rhadinaea* (*sensu* Myers, 1974), diagnosticando-o através da combinação de diversos caracteres de morfologia interna e externa. A espécie nominal de *Taeniophallus*, *Lygophis nicagus*, foi retirada da sinonímia de *T. brevirostris* após a descoberta de novos espécimes oriundos do Brasil e Suriname. Também enfatizaram obstáculos quanto às justificativas de proximidade de *Taeniophallus* e *Echinanthera* tanto em âmbito molecular (amostragem de táxons insuficiente nos trabalhos de Cadle, 1984a,b), quanto morfológico (espécies de *Echinanthera* não apresentariam papilas aumentadas na face asulcada como nas espécies do grupo *brevirostris*). Ainda, argumentaram que a diagnose de *Echinanthera* apresentada por Di-Bernardo (1992) não era satisfatória, uma vez que a banda mediodorsal sem ornamentação, na face asulcada, não distinguia *Echinanthera* de outros grupos de *Rhadinaea*, tampouco era universal dentro desse gênero (estaria ausente em *T. brevirostris* e *T. nicagus*).

A ressurreição de *Taeniophallus* proposta por Myers & Cadle (1994) foi ignorada por Di-Bernardo (1994) quando da descrição de *Echinanthera cephalomaculata* Di-Bernardo 1994, poucos meses depois. Dois anos mais tarde, contudo, quando da descrição de *Echinanthera cephalostriata* Di-Bernardo 1996, Di-Bernardo (1996) reconheceu a

existência dos dois gêneros (*Echinanthera* e *Taeniophallus*), que passaram a ser vigentes na literatura.

Zaher (1999), em sua extensa monografia sobre a morfologia hemipeniana de xenodontíneos sul-americanos, considerou *Echinanthera* e *Taeniophallus* como intimamente relacionados, avaliando que a área nua na face asulcada (= banda mediodorsal reta, sem ornamentação de Di-Bernardo, 1992) poderia ser uma sinapomorfia para esse agrupamento. Contudo, um posicionamento mais inclusivo dentro da subfamília não foi especulado, e *Echinanthera* e *Taeniophallus* permaneceram como *Xenodontinae insertae sedis*.

1.3.4. O impacto das primeiras filogenias moleculares e novas evidências morfológicas

No início do século seguinte, Vidal et al. (2000) propuseram a primeira filogenia baseada em sequências de DNA com foco em xenodontíneos. Esses autores utilizaram uma espécie de *Taeniophallus* (*T. brevirostris*) em suas análises, mas seu relacionamento com *Echinanthera* não pôde ser testado devido à falta de material para este. O posicionamento de *Taeniophallus* dentro de *Xenodontinae* foi, mais uma vez, corroborado, e *T. brevirostris* se posicionou como grupo irmão de *Xenodontini*, com baixo suporte (Figura 11). Alguns anos depois, Pinou et al. (2004) reanalisaram os dados de Vidal et al. (2000), incluindo maior amostragem para os dipsadídeos norte-americanos. Nessa reanálise, *T. brevirostris* se agrupou com *Thamnodynastes pallidus*, o que indicou a instabilidade filogenética do táxon.

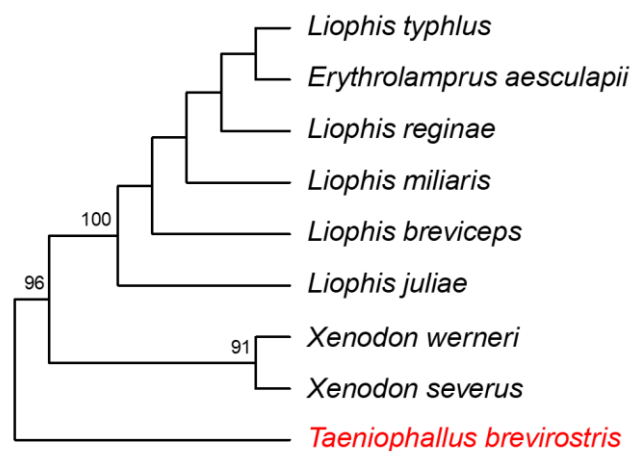


Figura 11. Hipótese de relacionamento filogenético de *Taeniophallus*, dentro de *Xenodontinae* (adaptado de Vidal et al., 2000). Valores de *bootstrap* <70 não estão à mostra.

Um ano mais tarde, Schargel et al. (2005) descreveram *Taeniophallus nebularis* Schargel, Rivas, & Myers, 2005 e propuseram três grupos de espécies para acomodar a diversidade morfológica dentro de *Taeniophallus*: 1) *affinis* – *T. affinis*, *T. bilineatus*, *T. persimilis* e *T. poecilopogon*; 2) *brevirostris* – *T. brevisrostris* e *T. nicagus*; e 3) *occipitalis*, contendo apenas *T. occipitalis*. O recentemente descrito *T. nebularis* não foi acomodado em nenhum grupo, ainda que alguma associação ao grupo *brevirostris* tenha sido aventada. As singularidades morfológicas entre os grupos levaram Schargel et al. (2005) a questionar o monofiletismo de *Taeniophallus*, argumentando que o gênero necessitaria de análises futuras para testar a coesão filogenética do gênero. Em contrapartida, esses autores reforçaram a ideia de *Echinanthera* (*sensu stricto*, cf. Myers & Cadle, 1994) como gênero bem definido, sustentado por pelo menos três sinapomorfias putativas.

Santos-Jr. et al. (2008) descreveram *Taeniophallus quadriocellatus* Santos-Jr., Di-Bernardo & Lema, acomodando-a no grupo *occipitalis*. Concordaram com Schargel et al. (2005) quanto à possibilidade de *Taeniophallus* não representar um grupo natural, e salientaram, portanto, a necessidade de estudos detalhados para elucidar as afinidades filogenéticas entre *Echinanthera* e *Taeniophallus*.

1.3.5. A descrição de *Echinantherini* e novas hipóteses filogenéticas

Zaher et al. (2009) conduziram nova filogenia molecular focada em Xenodontinae, aumentando expressivamente o número de táxons amostrados em relação às hipóteses prévias. Esses autores incluíram *T. affinis* em suas análises, que agrupou com o previamente sequenciado *T. brevisrostris* (Figura 12). Com base nesse resultado e similaridades morfológicas de longa data, Zaher et al. (2009) assumiram relacionamento próximo entre *Taeniophallus* e *Echinanthera* e criaram a tribo *Echinantherini* para acomodar ambos os gêneros. Assim, *Echinantherini* foi proposta para alocar 15 espécies, sendo seis de *Echinanthera* e nove de *Taeniophallus*, cujas sinapomorfias putativas eram restritas a características hemipenianas: 1) órgão unilobado e unicapitado; 2) sulco espermático se dividindo de forma relativamente distal, dentro da região calculada; e (3) presença de grande região nua no lado asulcado do órgão (= interspinal gap *sensu* Myers, 1974; banda mediodorsal reta sem ornamentação *sensu* Di-Bernardo, 1992).

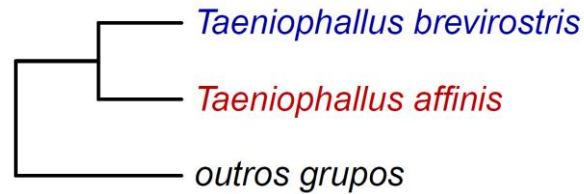


Figura 12. Hipótese de relacionamento filogenético entre espécies de *Taeniophallus*, dentro de Xenodontinae (adaptado de Zaher et al., 2009). Valores de *bootstrap* <70 não estão à mostra.

Santos-Jr (2009) propôs hipótese filogenética alternativa para Echinantherini, baseada em uma matriz composta por 57 caracteres morfológicos, biológicos e comportamentais. Esse autor amostrou todas as espécies previamente alocadas em Echinantherini por Zaher et al. (2009), e recuperou Echinantherini como grupo monofilético, definido por três sinapomorfias, distintas das de Zaher et al. (2009): 1) presença de pequenos pontos claros sobre os parietais; 2) hemipênis com orientação centrolineal; 3) ausência de sulco nos dois últimos dentes maxilares. O gênero *Echinanthera* foi recuperado como monofilético, também suportado por três sinapomorfias: 1) presença de faixas transversais na região basal das escamas ventrais; 2) hemipênis semicapitado; 3) cristas ântero-laterais do parabasisfenoide bem desenvolvidas. No entanto, as relações interespecíficas, em *Echinanthera*, não foram esclarecidas. Ainda, esse gênero aninhou-se dentro de *Taeniophallus*, tornando este parafilético. Por fim, *T. nebularis* posicionou-se como espécie irmã de todos os demais representantes da tribo (Figura 13).

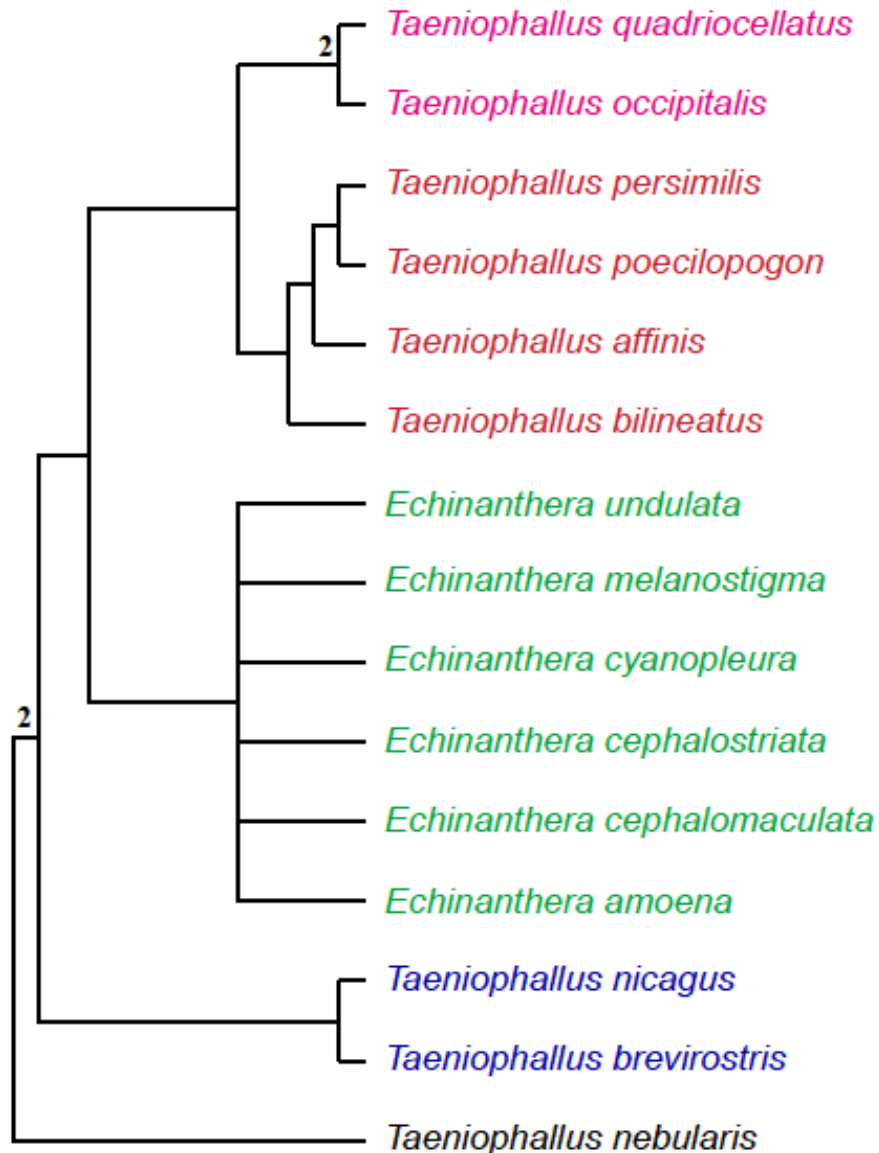


Figura 13. Hipótese de relacionamento filogenético entre os constituintes de Echinantherini (adaptado de Santos-Jr, 2009).

Um ano depois, Vidal et al. (2010) elaboraram nova filogenia molecular com foco em Dipsadidae, na qual *Echinanthera* foi sequenciado pela primeira vez. Embora esses autores não tenham reconhecido as tribos propostas por Zaher et al. (2009), a topologia produzida por eles recuperou Echinantherini como monofilética ao agrupar *Echinanthera melanostigma* como táxon irmão de um clado formado por *Taeniophallus brevirostris* e *T. nicagus* (Figura 14).

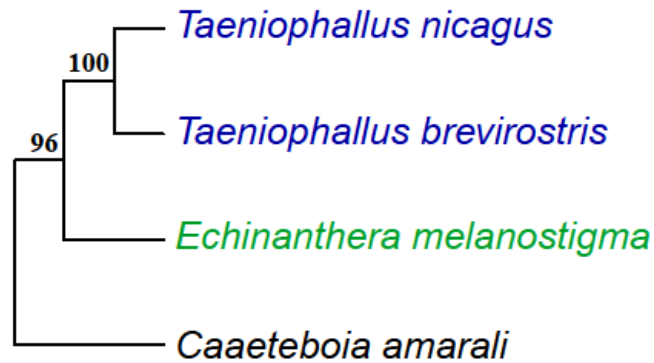


Figura 14. Hipótese de relacionamento filogenético entre *Echinanthera* e *Taeniophallus*, dentro de Xenodontinae (adaptado de Vidal et al., 2010).

Myers (2011), durante a descrição da tribo Amnesteophiini, questionou diversos pontos das diagnoses de Echinantherini propostas por Zaher et al. (2009). Mais especificamente, argumentou que: 1) *Taeniophallus nebularis* possui hemipênis distintamente bilobado e o órgão pode ser fracamente bilobado em alguns espécimes de *T. occipitalis* (Figura 8B; Myers, 1974); 2) o sulco espermático não se divide em posição relativamente distal dentro da região caliculada, mas sim aproximadamente na metade do órgão, na base ou pouco abaixo da região caliculada; enfatizou, ainda, que o tipo genérico (*T. nicagus*) possui sulco espermático simples (Figura 15); e 3) a grande região nua presente no lado asulcado do corpo hemipeniano não é realmente nua na maior parte das espécies; pelo contrário, geralmente é ornamentada por pequenos espinhos ou papilas, ou por grandes espinhos, como no caso de *T. occipitalis* e *T. quadriocellatus*, e que não há *interspinal gap* em ambos *T. nicagus* e *T. brevirostris* (Figura 6).



Figura 15. Hemipênis de constituintes de Echinantherini: (A) *Taeniophallus affinis* (IBSP 51561), ilustrando o ponto de divisão do sulco espermático; (B) *Taeniophallus nicagus* (IBSP 91656), ilustrando o sulco espermático simples.

1.3.6. A composição atual de Echinantherini

Grazziotin et al. (2012) apresentaram uma hipótese filogenética, baseada em sequências de DNA, expandida para Dipsadidae — tanto em termos de genes quanto de táxons amostrados. Esses autores suportaram majoritariamente os resultados de Zaher et al. (2009), incluindo o monofiletismo tanto de *Echinanthera* quanto de *Taeniophallus*, mas não de Echinantherini. O gênero monotípico *Sordellina* Procter, 1923, sequenciado pela primeira vez neste estudo, posicionou-se entre *Echinanthera* e *Taeniophallus*, com alto suporte em todas as análises (Figura 16). Esse arranjo foi reconhecido pelos autores, que redefiniram Echinantherini para contemplar *Sordellina punctata* (Peters 1880). No entanto, o hemipênis ligeiramente bilobado, e sem a presença de grande região nua no lado asulcado, divergia marcadamente das sinapomorfias putativas propostas para a tribo (*sensu* Zaher et al., 2009). Assim, Echinantherini passou a compreender 16 espécies, alocadas em três gêneros, para a qual nenhuma sinapomorfia morfológica era conhecida, e cujas relações intergenéricas e interespecíficas careciam de testes mais robustos (Zaher et al., 1999; Schargel et al., 2005; Grazziotin et al., 2012).

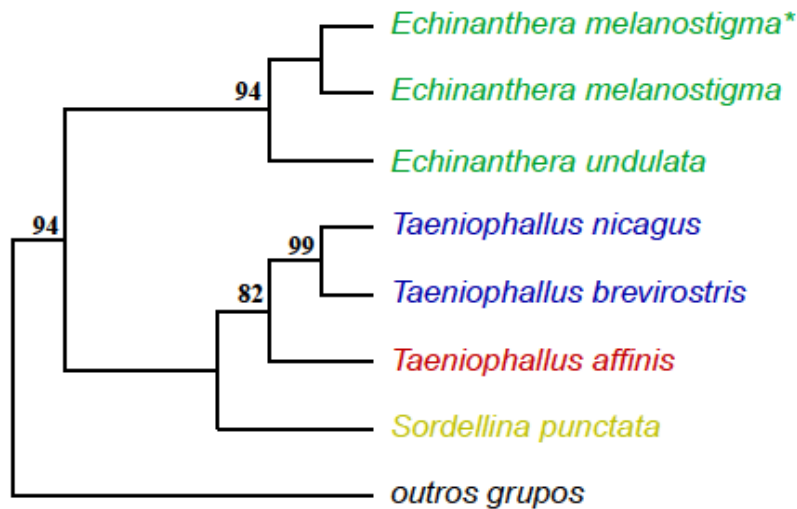


Figura 16. Hipótese de relacionamento filogenético entre constituintes de Echinantherini (adaptado de Grazziotin et al., 2012). Valores de *bootstrap* <70 não estão à mostra.

No mesmo ano, Miranda & Fernandes (2012) conduziram revisão morfológica de *S. punctata*, incluindo descrições de osteologia craniana e hemipeniana, a fim de avaliar o estreito relacionamento filogenético entre *S. punctata* e os demais Echinantherini (*sensu* Grazziotin et al., 2012). Entretanto, a morfologia craniana de *S. punctata* não pôde ser comparada a de nenhum outro Echinantherini, uma vez que não havia informações disponíveis para o crânio de outras espécies da tribo, à exceção da mandíbula de *Taeniophallus nebularis* (Miranda & Fernandes 2012). Em termos de morfologia hemipeniana, as semelhanças encontradas para *Sordellina* e seus relativos próximos se limitaram à condição dividida do sulco espermático (exceto em *T. nicagus*), com a divisão ocorrendo na base do capítulo, e os ramos assumindo orientação centrolineal (Miranda & Fernandes 2012). Contudo, tal conjunto de caracteres foi considerado pouco explicativo, uma vez que eram amplamente distribuídos dentro de outras linhagens Dipsadidae. Por fim, esses autores citaram a necessidade de mais estudos de descrições cranianas comparativas dentro de Echinantherini, sugerindo que essa fonte de dados poderia ser de fundamental importância para avaliar o relacionamento filogenético entre *Echinanthera*, *Sordellina* e *Taeniophallus*.

Propostas filogenéticas posteriores, baseadas em sequências de DNA, recorrentemente incluíram sequências de Echinantherini, mas nunca preencheram a lacuna amostral de táxons para a tribo (Pyron et al., 2013; Figueroa et al., 2016; Tonini et al., 2016; Zaher et al., 2018). A única exceção foi Zaher et al. (2019) que incluiu

Taeniophallus occipitalis em sua análise filogenética. Todos esses estudos recuperaram Echinantherini (*sensu* Grazziotin et al., 2012) como monofilética, mas consistentemente obtiveram hipóteses conflitantes de relacionamento (Figura 17). Até agora, mesmo a filogenia mais amplamente amostrada de Dipsadidae (Zaher et al., 2018), incluiu menos da metade da diversidade conhecida para Echinantherini.

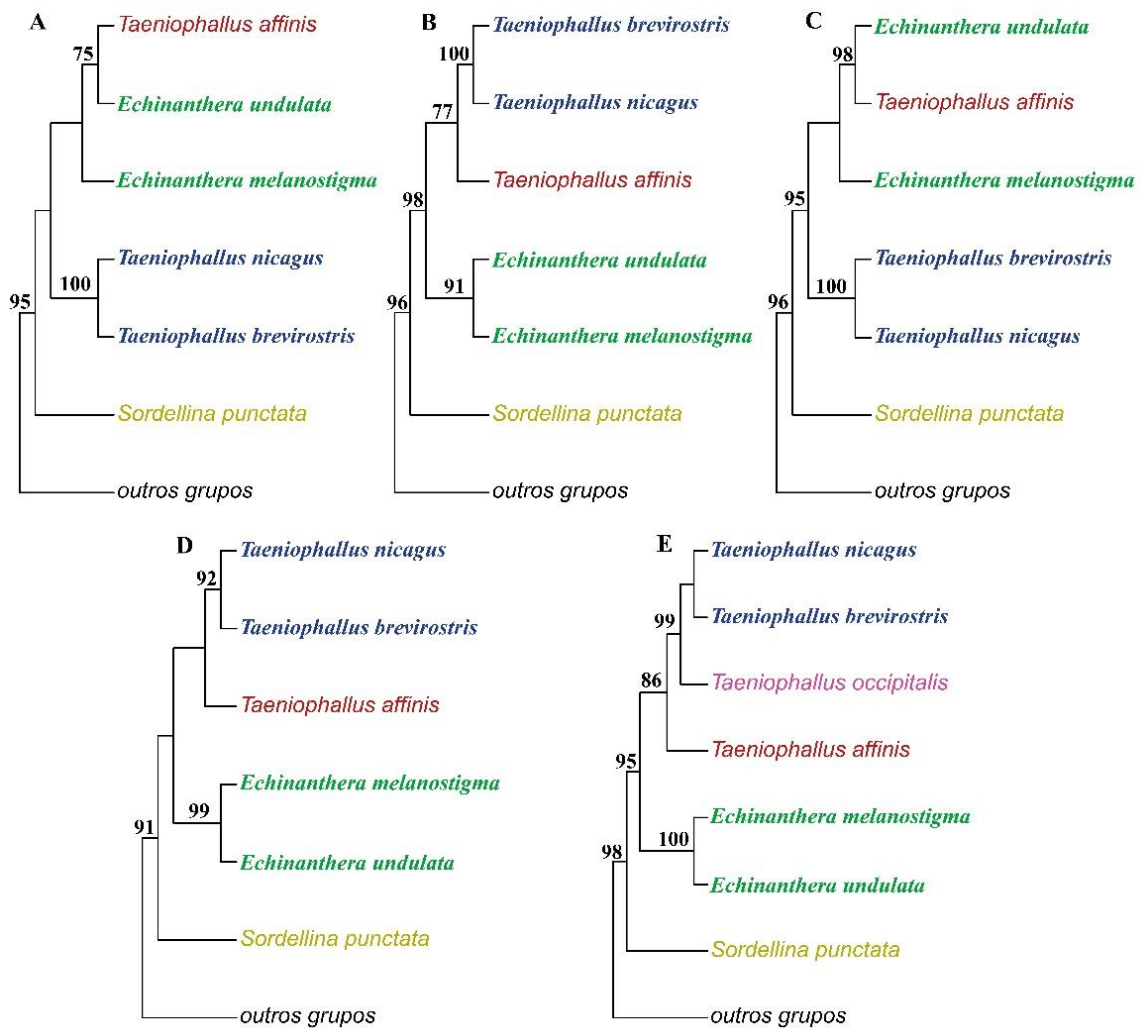


Figura 17. Hipóteses de relacionamento filogenético entre constituintes de Echinantherini adaptadas de: A) Pyron et al. (2013); B) Figueroa et al. (2016); C) Tonini et al., (2016); D) Zaher et al. (2018); e E) Zaher et al. (2019). Valores de *bootstrap* <70 não estão à mostra.

2. Justificativa, objetivos e organização da dissertação

O histórico taxonômico controverso envolvendo os táxons associados a Echinantherini aponta para a necessidade de uma reavaliação visando acomodar, sistematicamente, a diversidade da tribo. Neste trabalho, combinamos dados moleculares e morfológicos de todos os representantes de Echinantherini, a fim de desvendar o relacionamento filogenético entre suas linhagens e melhor caracterizar seu posicionamento dentro de Xenodontinae.

Definimos os seguintes dois objetivos principais: 1) testar o monofiletismo e o posicionamento de Echinantherini dentro de Xenodontinae; e 2) testar as hipóteses de relacionamento entre os membros de Echinantherini, com base em ampla amostragem taxonômica, a fim de revelar as relações filogenéticas de suas linhagens tanto em níveis intra e interespecíficos quanto intergenéricos.

Organizamos a dissertação em dois capítulos, em forma de artigos. No primeiro, intitulado “Increasing taxon sampling suggests a complete taxonomic rearrangement in Echinantherini (Serpentes: Dipsadidae)”, demonstramos, através da nossa topologia baseada em dados moleculares, como o aumento na amostragem de táxons pode afetar o conhecimento sobre relações filogenéticas. Como resultado, remodelamos a composição de Echinantherini, descrevemos quatro gêneros novos e redefinimos outros dois. Oferecemos diagnoses morfológicas e sinapomorfias putativas para cada gênero. O artigo está submetido ao periódico *Frontiers in Ecology and Evolution*.

No segundo capítulo, intitulado “Sistemática de Echinantherini (Serpentes: Dipsadidae)” exploramos as relações filogenéticas da tribo através de matrizes morfológicas, moleculares e com ambos os conjuntos de dados combinados, sob três critérios de otimalidade (Máxima Parcimônia, Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana). Com base na topologia obtida por Máxima Parcimônia, discutimos as sinapomorfias recuperadas para cada clado da tribo, e ampliamos a composição de Echinantherini para abarcar o gênero *Caaeteboia* também. Sugerimos a existência de duas espécies novas candidatas, atualmente sob o nome *Echinanthera cephalostriata*. Finalmente, oferecemos comparações e discussão entre as topologias recuperadas à luz das diferentes matrizes, critérios de otimalidade e parâmetros de buscas empregados. O artigo está formatado de acordo com as normas do periódico *Cladistics*.

Capítulo 1

Increasing taxon sampling suggests a complete taxonomic rearrangement in Echinantherini (Serpentes: Dipsadidae)

(Submetido ao periódico *Frontiers in Ecology and Evolution*)

Increasing taxon sampling suggests a complete taxonomic rearrangement in Echinantherini (Serpentes: Dipsadidae)

Arthur D. Abegg^{1,2,*}, Alfredo P. Santos-Jr³, Henrique C. Costa⁴, Jaqueline Battilana⁵, Roberta Graboski⁶, Fernanda S. Vianna⁷, Weverton dos Santos Azevedo^{1,2}, Nelson R. Fagundes^{7,8}, Clément M. Castille^{7,8}, Pedro C. Prado⁹, Sandro L. Bonatto¹⁰, Hussam Zaher⁵, Felipe G. Grazziotin²

¹ Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Rua do Matão, 321, Travessa 14, 05508-090, São Paulo, SP, Brazil.

² Instituto Butantan, Laboratório Especial de Coleções Zoológicas, Avenida Vital Brasil, 1.500, Butantã, 05503-900, São Paulo, SP, Brazil.

³ Laboratório de Ecologia e Comportamento Animal, Instituto de Ciências da Educação, Universidade Federal do Oeste do Pará, Rua Vera Paz, s/n, Salé, 68040-255, Santarém, PA, Brazil.

⁴ Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Zoologia. Rua José Lourenço Kelmer, s/n. São Pedro, 36036-900, Juiz de Fora, Minas Gerais, Brazil.

⁵ Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Avenida Nazaré 481, Ipiranga, 04263-000, São Paulo, SP, Brazil.

⁶ Laboratório de Herpetologia, Coordenação de Zoologia, Museu Paraense Emílio Goeldi, Avenida Perimetral, 1901, Terra Firme. Caixa Postal 399, CEP 66077-530, Belém, PA, Brazil.

⁷ Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular (PPGBM), Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.

⁸ Programa de Pós-Graduação e Biologia Animal, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.

⁹ Departamento de Vertebrados, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, Rio de Janeiro, RJ, 20940-040, Brazil

¹⁰ Laboratório de Biologia Genômica e Molecular, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Av. Ipiranga 6681, 90619–900, Porto Alegre, RS, Brazil.

***Correspondence:**

Arthur Diesel Abegg

e-mail: arthur_abegg@hotmail.com

Number of figures: 8

Number of tables: 1

3.1. Abstract: Although the recent advances on the relationship of its major groups, the systematics of the rich fauna of neotropical snakes is far from been a consensus. In this sense, derived groups presenting continental distributions have represented a main challenge. The taxonomy of the snake tribe Echinantherini is one of the most contentious among the diverse family known as Dipsadidae. The tribe is poorly sampled in phylogenetic studies, resulting in conflicting hypotheses of relationships among its taxa. Moreover, several rare and micro endemic species of Echinantherini have never been evaluated within a comprehensive phylogenetic framework. Here, we assess for the first time the phylogenetic position of the rare *Echinanthera amoena* within Echinantherini. We based our analyses on a comprehensive multilocus dataset including 14 of the 16 species described for the tribe. Our results support the monophyly of Echinantherini and strongly indicate *E. amoena* as a unique lineage, phylogenetically positioned apart from all other congeners. From the three current genera (*Echinanthera*, *Taeniophallus* and *Sordellina*) our results indicate that *Echinanthera* and *Taeniophallus* are paraphyletic, since the *T. affinis* species group is positioned as sister to *Echinanthera* (except *E. amoena*) clustering apart from the clade formed by the *T. breviostris* and *T. occipitalis* groups. We describe new genera for the *T. affinis* and *T. occipitalis* species groups and an additional monospecific genus for *E. amoena*. Although we did not evaluate the phylogenetic position of *T. nebularis*, we described a new genus and removed it from Echinantherini since its morphology strikingly departs from all species now included in the tribe. Finally, we redefine the genera *Echinanthera* and *Taeniophallus* and we provide

comments about further directions to study the biogeography and the evolution of morphological traits in Echinantherini.

Keywords: *Echinanthera*, comparative morphology, molecular systematics, snake taxonomy, *Sordellina*, *Taeniophallus*, Xenodontinae.

3.2. Introduction

Recent advances on the systematic of the South American herpetofauna have allowed the exploration of a variety of biological questions, with a direct impact on our understanding of the biogeographical patterns, phenotypic evolution, and natural history (Cadle and Greene, 1993; Werneck, 2011; Simon et al., 2016; Correa et al., 2017). Despite these advances, available hypotheses of phylogenetic relationships are still affected by a range of limitations that includes, among others, incomplete lineage sorting, introgression and hybridization, methodological discordance, convergences and parallelisms, taxon and gene sampling (Joly et al., 2009; Nixon and Carpenter, 2012; Mindell, 2013).

In particular, poor taxon sampling can produce pervasive effects that are usually difficult to identify beforehand in empirical studies (Zwickl and Hillis, 2002; Heath et al., 2008). The lack of a comprehensive sampling can generate long branches that may bias the resulting tree topology (Felsenstein, 1978; Siddall and Whiting, 1999; Bergsten, 2005; Pol and Siddall, 2011). Usually, the missing lineages in phylogenetic studies represent rare, divergent, and morphologically distinct taxa, which are difficult to obtain or find in scientific collections (Boakes et al., 2010). These features can make even more difficult to assess the phylogenetic position of a missing taxon or the effect it can produce on the general tree topology.

Recently, while conducting fieldwork in southeastern Brazil, we (ADA and WSA) obtained additional material for *Echinanthera amoena* (Jan, 1863), one of the most enigmatic snake from South America. With few specimens in scientific collections and no molecular data available, *E. amoena* represents a missing piece in the systematic puzzle of Dipsadidae, the largest Neotropical snake family (Zaher et al., 2019). This species is allocated in Echinantherini due to its general hemipenial similarity, although it does not share some of the putative synapomorphies of the genus *Echinanthera* (Schargel et al., 2005). Besides its morphology, *E. amoena* also presents a unique biology, being intimately associated to microhabitats restricted to the margins of streams in highlands in the Brazilian Atlantic Forest. This habitat is not shared by any other Echinantherini and makes *E. amoena* particularly difficult to obtain in the field (Cassimiro et al., 2013; Azevedo et al., 2018).

Echinantherini Zaher, Grazziotin, Cadle, Murphy, Moura-Leite and Bonatto, 2009 was recently described to accommodate one of the groups of dipsadids with an enduring

unstable generic taxonomic history. The tribe was proposed to allocate 15 strictly South American species belonging to the genera *Echinanthera* Cope, 1894 and *Taeniophallus* Cope, 1895. Zaher et al. (2009) included two species of *Taeniophallus* in their molecular analysis, but recognized the monophyly of the tribe including both *Echinanthera* and *Taeniophallus* based on the putative hemipenial synapomorphies shared by these genera (Di-Bernardo, 1992; Myers and Cadle, 1994; Zaher, 1999; Schargel et al., 2005). In the next year, Vidal et al. (2010) corroborated the close affinities of *Echinanthera* and *Taeniophallus* by adding a species of *Echinanthera* to their molecular analysis. Grazziotin et al. (2012) significantly expanded the previously available molecular taxonomic sampling of South American dipsadids, and recovered the enigmatic monotypic genus *Sordellina* Procter, 1923, nested within Echinantherini as the sister group of *Taeniophallus* (Figure 1A). Such unexpected result was acknowledged by the authors who included *Sordellina* in the tribe Echinantherini. Later studies have included sequences of Echinantherini without expanding the taxon sampling for the tribe (Figures 1B; 1C; Pyron et al., 2013; Figueroa et al., 2016; Tonini et al., 2016; Zaher et al., 2018). The only exception was Zaher et al. (2019) who added *Taeniophallus occipitalis* to the previously sequenced species (Figure 1D). Although all recent studies recovered Echinantherini as monophyletic, relationships between its constituent parts are still unsolved (Figure 1). Until now, even the largest phylogeny of Dipsadidae (Zaher et al., 2018) has included less than half of the known Echinantherini diversity.

Nonetheless, difficulties in classifying most species currently allocated to Echinantherini precede the era of molecular phylogenies. The taxonomic status of *Echinanthera* and *Taeniophallus* has been contentious since the mid-1970s (Myers, 1974; Di-Bernardo, 1992; Myers and Cadle, 1994; Di-Bernardo, 1994, 1996). In the last few decades, molecular techniques, mainly based on DNA sequences, started to solve some of these longstanding morphological-based problems of relationships within the highly speciose family Dipsadidae. As a consequence, several taxonomic changes at generic and suprageneric levels were advanced as a way to adequately reflect the recovered evolutionary history (e.g., Zaher et al., 2009, 2018; Grazziotin et al., 2012; Pyron et al., 2015; Arredondo et al., 2020). However, several tribes that are well-supported molecularly and morphologically are still poorly sampled in molecular phylogenies, hampering any attempt to provide reliable hypotheses of phylogenetic relationships within these groups. The expansion of the taxon sampling for Echinantherini, including

particularly the rare *E. amoena*, represents a key factor to elucidate the phylogenetic affinities within the group and helps clarify the contradictory molecular signals reached so far.

Here we evaluate the phylogenetic position of *E. amoena* within Echinantherini, through the analysis of a multilocus dataset. Besides *E. amoena*, for the first time, we sequenced and analyzed six other unsampled species of Echinantherini, representing 87% of the total number of species described for the tribe. Based on our results, we redefine the taxonomy of Echinantherini to accommodate the tribe diversity, and we additionally discuss and redefine a number of morphological characters for all valid genera within the tribe.

3.3. Materials and Methods

3.3.1 Taxon sampling and data acquisition

We generated DNA sequences for 35 individuals representing all three genera (*Echinanthera*, *Taeniophallus*, and the monospecific *Sordellina*) and 14 out of the 16 known species of Echinantherini, missing only *Taeniophallus nebularis* Schargel, Rivas and Myers, 2005 and *Echinanthera cephalomaculata* Di-Bernardo, 1994. We sampled five out of six species of *Echinanthera*, including *E. amoena*, *E. cephalostriata* Di-Bernardo, 1996, *E. cyanopleura* (Cope, 1885), *E. melanostigma* (Wagler, 1824), and *E. undulata* (Wied-Neuwied, 1824). We also covered all species of *Taeniophallus* within the three known species groups, as follow: (1) *affinis* group—*T. affinis* (Günther, 1858), *T. bilineatus* (Fischer, 1885), and *T. persimilis* (Cope, 1869), *T. poecilopogon* (Cope, 1863); (2) *brevirostris* group—*T. brevisrostris* (Peters, 1863) and *T. nicagus* (Cope, 1868); (3) *occipitalis* group—*T. occipitalis* (Jan, 1863), and *T. quadriocellatus* Santos, Di-Bernardo and Lema, 2008. *Taeniophallus quadriocellatus*, *T. bilineatus*, *T. persimilis*, *T. poecilopogon*, *E. amoena*, *E. cephalostriata*, and *E. cyanopleura* were sequenced here for the first time. All new sequences were deposited in GenBank (Supplementary Material, Appendix S1).

We extracted DNA from scales, muscles, and liver tissues using the PureLinkVR Genomic DNA kit (ThermoFisher, MA, USA). We amplified by PCR partial sequences

for six genes, including three mitochondrial (*12S*, small subunit ribosomal RNA; *16S*, large subunit ribosomal RNA; *cytb*, cytochrome b) and three nuclear (*bdnf*, brain derived neurotrophic factor; *c-mos*, oocyte maturation factor Mos; *nt3*, neurotrophin-3). We performed the PCRs using the protocols described in Grazziotin et al. (2012). The primer sequences are given in Table S1 (Supplementary Material, Appendix S2). Both DNA strands were sequenced using the sequencing service of Macrogen (Seoul, South Korea). Chromatograms were evaluated and assembled using Geneious v.8.1.3 (<http://www.geneious.com>; Kearse et al., 2012). Possible contaminations were accessed by using the BLAST tool (Altschul et al., 1997) at the NCBI website. We aligned the sequences using MAFFT (Kato and Standley, 2013) as implemented in Geneious. We used the MAFFT default settings to align all loci, except for the loop regions of the RNA genes, for which we used the G-INS-i algorithm. The concatenated alignment can be found at [10.6084/m9.figshare.15116877](https://doi.org/10.6084/m9.figshare.15116877).

3.3.2 Molecular phylogenetic analyses

The phylogenetic position of *Echinanthera amoena* and monophyly of Echinantherini were tested using the expanded data set from Zaher et al. (2018), which comprises a concatenated alignment of 3,938 base pairs from the same six genes used in the present study. The dataset was composed by 338 outgroups from the following caenophidian families (number of terminals in parentheses): Acrochordidae (2), Atractaspididae (4), Boidae (1), Calamariidae (2), Elapidae (6), Erycidae (1), Colubridae (5), Dipsadidae (281), Grayidae (1), Homalopsidae (3), Natricidae (5), Lamprophiidae (2), Pareidae (3), Psammophiidae (2), Pseudoxenodontidae (3), Pseudoxyrhophiidae (2), Sibynophiidae (2), Viperidae (9), and Xenodermidae (3). The dataset includes representatives from most currently recognized dipsadid tribes, except Amnesteophiini and Incaspidini.

We used Geneious to generate our concatenated matrix, setting 14 initial partitions, as follows: each protein-coding gene was partitioned by codon position; and each rRNA was analyzed as a separate partition. We defined the best model of nucleotide substitutions and the best partition scheme using PartitionFinder2 v.2.1.1 (Lanfear et al., 2012). We only allowed PartitionFinder2 to select the GTR model as implemented in RAxML v.8 (Stamatakis, 2014). The Akaike Information Criteria with correction (AICc)

was used as the selection criteria and the “*greedy*” algorithm was used as the searching option.

We performed maximum likelihood (ML) analyses using RAxML v.8 through the CIPRES portal (Miller et al., 2010) using the concatenated dataset and the best partition schemes selected by PartitionFinder2. We conducted a rapid bootstrap analysis and search for the best scoring ML tree in the same run (option *-f a*). Branch support was assessed by using 1,000 rapid bootstrap iterations, whose robustness was classified as follows: unambiguously supported (100%), strongly supported (80%–99%), moderately supported (70%–79%) and weakly supported (<70%).

3.3.3 Morphological data

We revisited the limited literature providing relevant morphological information on the genera *Echinanthera*, *Sordellina*, and *Taeniophallus* (e.g., Myers, 1974; Hoge and Romano, 1978; Di-Bernardo and Lema, 1986, 1987, 1988; Di-Bernardo, 1991, 1992, 1994, 1996; Myers and Cadle, 1994; Schargel et al., 2005; Santos-Jr et al., 2008; Miranda and Fernandes, 2012). Specimens examined are listed in the Supplementary Material (Appendix S3). Scale counts followed Myers (1974) and Dowling (1951). Hemipenial preparation followed the method of Pesantes (1994) with the modifications proposed by Zaher and Prudente (2003). The terminology for hemipenial morphology followed Zaher (1999) and Schargel et al. (2005).

To compare the cranial osteology, we analyzed prepared skulls deposited in scientific collections and generated 3D images using high-resolution micro computed tomography (μ -CT). Specimens were scanned in a 300-kV μ -focus X-ray source micro computed tomography GE Phoenix v|tome|x M 300 (General Electric Measurement and Control Solutions, Wunstorf, Germany) at the Laboratório de Microtomografia of the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). The acquired scan data was processed on a high-end computer HP Z820 workstation with eight core Intel Xeon E5-2660, 2.20 GHz and 128 GB of memory. Reconstruction of raw data was performed using the system supplied software phoenix datos|x reconstruction v. 2.3.0 (General Electric Measurement and Control Solutions, Wunstorf, Germany). Three-dimensional

visualization, segmentation, and analysis of the reconstructed data was performed using myVGL for Windows 64 bits, v3.0. We followed Cundall and Irish (2008) for skull terminology. For external morphology we evaluated all the 16 species currently attributed to Echinantherini; for hemipenial morphology we analyzed 15 species (*E. cephalomaculata* was not sampled); and for cranial osteology we analyzed 14 species (*E. cephalomaculata* and *T. nebularis* were not sampled).

Since detailed morphological descriptions are already available in the literature for most species of Echinantherini (see references above), we provided for *Echinanthera amoena* the following additional descriptions: external morphology, color pattern variation in preservative and in life, hemipenial morphology, cranial osteology, and meristic variation. We measured specimens with a digital caliper to the nearest 0.1 mm, except for snout–vent length (SVL) and tail length (TL), which were measured to the nearest 1.0 mm with a flexible ruler. Sex was verified by an incision at the base of the tail to check for the presence/absence of a hemipenis. Color descriptions followed Köhler (2012). Sexual dimorphism in number of ventral and subcaudal scales were tested using Student t-test, significance was defined using $\alpha < 0.05$. The statistical tests were implemented in the R environment (R Core Team, 2015). Descriptions and results of these analyses are provided in Supplementary Material (Appendix S4).

3.4. Results

3.4.1. Phylogenetic analyses

The concatenated matrix encompassed 4,002 base pairs of aligned sequences. The best fit partition scheme grouped our initial partitions into 12 subsets. All the partitions and the selected models are shown in Table S2 (Supplementary Material, Appendix S2). The complete phylogenetic tree based on all concatenated genes is available in Appendix S5.

3.4.2. Higher-level phylogenetic affinities within Dipsadidae

The overall topology of our ML tree is similar to recent studies (e.g., Zaher et al., 2009, 2018, 2019; Pyron et al., 2011, 2013; Grazziotin et al., 2012; Figueroa et al., 2016). Our results unambiguously recovered the superfamilies Elapoidea and Colubroidea (*sensu* Zaher et al., 2009), as well as the families Acrochordidae, Xenodermidae, Pareidae, Viperidae, Homalopsidae, Lamprophiidae, Pseudoxyrhophiidae, Elapidae, Natricidae, Calamariidae, and Pseudoxenodontidae. The following families were strongly supported: Atractaspididae (97%), Psammophiidae (81%), Colubridae (84%), and Sibynophiidae (90%). Only Dipsadidae (<60%) was weakly recovered.

Within Dipsadidae, we recovered the genera *Thermophis* Malnate, 1953 and *Stichophanes* Wang, Messenger, Zhao and Zhu, 2014 as successive sister groups of all other New-World dipsadids. Both subfamilies Dipsadinae and Xenodontinae were recovered as monophyletic but with weak support, while Carphophiinae was paraphyletic, with *Farancia* Gray, 1842 nested within its diversity (< 70%).

We recovered most of the tribes of Dipsadidae previously recognized as monophyletic: Diaphorolepidini (99%), Imantodini (97%), Dipsadini (*sensu* Grazziotin et al., 2012; 81%), Conophiini (*sensu* Zaher et al., 2018, <60%), Echinantherini (90%), Elapomorphini (96%), Tropicodryadini (100%), Philodryadini (94%), Hydropsini (98%), Tachymenini (99%), Hydrodynastini (100%), Pseudoboini (99%), Psomophiini (100%), Alsophiini (*sensu* Grazziotin et al., 2012, 71%), and Xenodontini (100%).

The tribe Caeteboini grouped with the genus *Xenopholis* Peters, 1869 (<70%); and Nothopsini was positioned as the sister group of Dipsadini (<70%). The tribe Saphenophiini was not retrieved as monophyletic, since the genus *Pseudalsophis* Zaher, Grazziotin, Cadle, Murphy, Moura-Leite and Bonatto, 2009 was positioned as the sister group of Xenodontini (<70%), whereas *Saphenophis* Myers, 1973 was recovered as the sister group of a clade including Tropicodryadini and Philodryadini (<70%) (Figure S1). The tribe Echinantherini was positioned as the sister group of Elapomorphini (<70%) (Figure 2; Figure S1).

Although we did not evaluate the phylogenetic position of *T. nebularis* based on molecular evidence, our preliminary analysis of the morphological diversity within the tribe strongly suggests that this species does not belong to Echinantherini. *Taeniophallus nebularis* has an external general morphology similar to Echinantherini (Figures 3, 4),

but departs strikingly from all species included in this tribe by the symmetrically ornamented hemipenis and the presence of 19 dorsal scales instead of 17 or 15. Moreover, the deeply bilobed hemipenis, with lobes bearing one or more enlarged apical calyces, and the presence of a proximal naked pocket are conditions present only in *T. nebularis*, not shared with any other species of Echinantherini. Finally, *T. nebularis* does not share the pair of small light dots on the parietal scales, which is the main putative synapomorphy for the tribe. Therefore, we describe below a new genus for *T. nebularis* and remove it from Echinantherini. We provisionally allocate the new genus as Dipsadidae *incertae sedis* to indicate the uncertain affinity within the family.

Myersinia Abegg, Santos-Jr, Costa, Battilana, Graboski, Vianna, Azevedo, Fagundes, Castille, Prado, Bonatto, Zaher and Grazziotin, **new genus**

Zoobank registration. urn:lsid:zoobank.org:act:9F960D61-AB0D-4C88-AA33-B9205E1CF3A8

Type species: *Taeniophallus nebularis* Schargel, Rivas and Myers, 2005.

Etymology: Named after the North American herpetologist Charles W. Myers (1936–2018). Charles Myers was one of the most notable herpetologists of his generation, and his research on taxonomy and systematics of amphibians and reptiles has expressively increased our knowledge on the herpetofauna of the Americas. Together with Marcos Di-Bernardo, he was one of the main experts on the systematics of Echinantherini. The genus name is feminine.

Distribution and Habitat: *Myersinia* is endemic to Península de Paria, in northern Venezuela (see Figure 1 in Schargel et al., 2005). The vegetation in this region is represented by Coastal Cloud Forests (Schargel et al., 2005).

Diagnosis: (1) eight supralabials, with 2nd–3rd touching the loreal and 3rd–5th touching the orbit; (2) 19/19/17 dorsal scale rows, usually with one or two apical pits; (3) lateral ends of each ventral bearing triangle-shaped markings (Figure 3A); (4) midventral portion immaculate; (6) hemipenis noncapitate, deeply bilobed and with a prolonged asulcate interspinal gap extending distally from a transverse pair of large spines onto medial sides of the lobes, which bears enlarged apical calyces (Schargel et al., 2005) (Figure 5A).

Putative Synapomorphies: Hemipenis deeply bilobed with a prolonged asulcate interspinal gap extending distally from a transverse pair of large spines onto medial sides of the lobes, which bears one or more enlarged apical calyces (Figure 5A).

3.4.3 Phylogenetic affinities of Echinantherini

Maximum likelihood analysis recovered Echinantherini as comprising the following two main clades (Figure 2): clade C1 (100%), composed by the *T. brevirostris* and *T. occipitalis* species group; clade C2 (84%), formed by *Sordellina* and the species of *Echinanthera* and *T. affinis* species group.

The clade C1 was structured in two subclades, as follows: SC1 (98%), comprising only the generic type species *T. nicagus* and *T. brevirostris*; and SC2 (100%), including *T. occipitalis* and *T. quadriocellatus*. Clade C2 was formed by the following four subclades: SC3 (100%), comprising *S. punctata* (Peters, 1880); SC4 (100%), formed by *E. amoena*; SC5 (99%), including *T. affinis*, *T. bilineatus*, *T. persimilis*, and *T. poecilopogon*; and SC6 (100%), comprising *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura*, *E. melanostigma*, and *E. undulata*. Subclades SC3 and SC4 are the successive sister groups of the clade (89%) formed by subclades SC5 and SC6. Within SC5, *T. poecilopogon* and *T. persimilis* are positioned as successive sister taxa of a clade formed by *T. bilineatus* and *T. affinis*, although all of these relationships are weakly supported (<70%). Among the species from SC6, the generic type *E. cyanopleura* and *E. cephalostriata* grouped in an unambiguously supported clade that is sister of a clade including *E. melanostigma* and *E. undulata*, retrieved with strong support (96%).

Our phylogenetic results indicate that both genera, *Echinanthera* and *Taeniophallus*, are paraphyletic. Additionally, the morphological comparison among taxa also indicates that both genera are composed by different evolutionary entities. To retrieve a monophyletic classification for Echinantherini we are proposing below a new taxonomic scheme for the tribe. We are erecting a new genus to accommodate *E. amoena* and redefining *Echinanthera* to include only *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura*, *E. melanostigma*, *E. undulata* (subclade SC6; Figure 2), and tentatively the unsampled *E. cephalomaculata*. We are also proposing the recognition of the three species groups of *Taeniophallus* (subclades SC1, SC2 and SC5; Figure 2) as different genera. Therefore, we are redefining the genus *Taeniophallus* to include only *T. nebularis* and the

brevirostris species group (SC1); and we are describing two new genera to accommodate the *occipitalis* (SC2) and *affinis* (SC5) species groups.

3.4.4. Taxonomic accounts

Here we provide a new taxonomic scheme for Echinantherini classifying the species in the following six genera: *Adelphostigma* Abegg, Santos-Jr, Costa, Battilana, Graboski, Vianna, Azevedo, Fagundes, Castille, Prado, Bonatto, Zaher and Grazziotin, **new genus**, including *A. occipitalis* **new combination** and *A. quadriocellata* **new combination**; *Amnisiophis* Abegg, Santos-Jr, Costa, Battilana, Graboski, Vianna, Azevedo, Fagundes, Castille, Prado, Bonatto, Zaher and Grazziotin, **new genus**, including *A. amoenus* **new combination**; *Dibernardia* Abegg, Santos-Jr, Costa, Battilana, Graboski, Vianna, Azevedo, Fagundes, Castille, Prado, Bonatto, Zaher and Grazziotin, **new genus**, including *D. affinis* **new combination**, *D. bilineata* **new combination**, *D. persimilis* **new combination**, and *D. poecilopogon* **new combination**; *Echinanthera*, including *E. cephalomaculata*, *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura*, *E. melanostigma*, and *E. undulata*; *Taeniophallus*, including *T. brevirostris*, and *T. nicagus*; and the monospecific *Sordellina* that only includes *S. punctata*.

Below we expanded the description and comparison among the genera of Echinantherini based on our new classification.

Adelphostigma Abegg, Santos-Jr, Costa, Battilana, Graboski, Vianna, Azevedo, Fagundes, Castille, Prado, Bonatto, Zaher and Grazziotin, **new genus**

Zoobank registration. urn:lsid:zoobank.org:act:425AB6EE-D9A5-4801-80AB-3541DE66EC7C

Type species. *Enicognathus occipitalis* Jan, 1863.

Contents. *Adelphostigma occipitalis* (Jan 1863) new comb.; *A. quadriocellata* (Santos Jr, Di-Bernardo & Lema 2008) new comb.

Etymology: From the composition of the Ancient Greek words ἀδελφός (*adelphos* [twin, brother]) and στίγμα (*stigma* [mark, brand, spot]) (Brown, 1954; Liddell and Scott, 1883), in reference to the paired dorsal spots typical of the species here included in this new genus. The genus name is feminine.

Distribution and Habitat: *Adelphostigma* occurs from the state of Pará, northern Brazil, southwestward to Peru, Bolivia and Paraguay, southeastward to Brazilian coast and southward to Argentina and Uruguay (Nogueira et al., 2019) (Figure 6C). It is distributed in many ecoregions, ranging from the Amazon and Atlantic forests to the Pantanal floodplains, Cerrado, Pampa grasslands and coastal dunes (Myers, 1974; Santos-Jr et al., 2008; Nogueira et al., 2019)

Diagnosis: *Adelphostigma* can be recognized by presenting (1) usually eight supralabials, with 2nd touching the loreal and 3rd–5th touching the orbit; (2) 15/15/15 or 15/15/13 dorsal scale rows without apical pits; (3) a conspicuous pale canthal line and a middorsal pattern composed of dark-brown blotches in the anterior region that are gradually replaced by paired spots towards the tail; (4) immaculate midventral portion of the body; (5) hemipenis unilobed or slightly bilobed, unycalliculate and unicapitate, with an asulcate interspinal gap interrupted by an enlarged central spine approximately at the midorgan; (6) a nude, usually deep and proximally open pocket immediately below the capitulum (Figs. 4B–C, 5D–E, 7D; Table 1).

Putative Synapomorphies: (1) 15/15/15 or 15/15/13 dorsal scale rows without apical pits; (2) middorsal pattern composed of dark-brown blotches in the anterior region that are gradually replaced by paired spots towards the tail; (3) a nude, usually deep and proximally open pocket immediately below the capitulum.

Remarks: This genus corresponds to the *occipitalis* group of *Taeniophallus* (*sensu* Schargel et al., 2005).

Amnisiophis Abegg, Santos-Jr, Costa, Battilana, Graboski, Vianna, Azevedo, Fagundes, Castille, Prado, Bonatto, Zaher and Grazziotin, **new genus**

Zoobank registration. urn:lsid:zoobank.org:act:30A32D0F-061B-4CFC-9895-A96E32371F69

Type species: *Enicognathus amoenus* Jan, 1863.

Etymology: From the combination of the Latin word *amnis* (stream of water, river) and the Greek word οφις (*ophis* [snake]) (Brown, 1954; Liddell and Scott, 1883). This name was chosen in reference to the habit of the monotypic species *A. amoenus*, whose individuals inhabit the margins of forest streams. The genus name is masculine.

Distribution and Habitat: *Amnisiophis amoenus* occurs in southeastern and southern Brazil, in regions of ombrophylous forests throughout the Brazilian Atlantic Forest between 500-1440 meters (Azevedo et al., 2018; Nogueira et al., 2019) (Figure 6B).

Diagnosis: *Amnisiophis amoenus* can be distinguished by (1) usually eight supralabials, with 2nd–3rd touching the loreal and 3rd–5th touching the orbit; (2) 17/17/17 dorsal scale rows, usually with one or two apical pits; (3) a dorsal color that shifts from green on the back of the head and first third of the body to brown on the midbody and dark brown on the posterior part; (4) midventral portion with transverse bands at the base of the ventral scales, especially observable in adults; (5) dorsal scales of the 3rd row with a light spot forming a continuous line from the anterior part of the body toward the tail; (6) hemipenis slightly bilobed, with an interspinal asulcate gap and absence of an enlarged proximal spine; (7) supratemporals usually contact parietal; (8) dorsolateral crests of the parietal conspicuous and abruptly tapered in the posterior region, close to the contact with supraoccipital; (9) parabasisfenoid lateral crests conspicuous; (10) large number of maxillary (27–33), palatine (20–21), pterygoid (31–33) and dentary teeth (34–36) (Figure 3D, 5G, 7B, 8A; Table 1).

Putative Synapomorphies: (1) dorsal color that shifts from green on the back of the head and first third of the body to brown on the midbody and dark brown on the posterior part; (2) hemipenis slightly bilobed, with an interspinal asulcate gap extending from the distal to the proximal region of the organ, with no enlarged and laterally positioned proximal spine; (3) dorsolateral crests of the parietal conspicuous and abruptly tapered in the posterior region, close to the contact with supraoccipital.

Remarks: The natural history of *A. amoenus* is largely unknown, although based on field observations the species is particularly associated to streams, where it putatively preys on torrent frogs, genus *Hylodes* (Azevedo et al., 2018; Muscat and Moroti, 2020).

Dibernardia Abegg, Santos-Jr, Costa, Battilana, Graboski, Vianna, Azevedo, Fagundes, Castille, Prado, Bonatto, Zaher and Grazziotin, **new genus**

Zoobank registration. urn:lsid:zoobank.org:act:DCE66544-7BEB-46EB-95C3-EB8BB879B482

Type species: *Dromicus affinis* Günther, 1858.

Contents. *Dibernardia affinis* (Günther, 1858) new comb., *D. bilineata* (Fischer, 1885) new comb., *D. persimilis* (Cope, 1869) new comb., and *D. poecilopogon* (Cope, 1863) new comb.

Etymology: Named after the Brazilian herpetologist Marcos Di Bernardo (1963–2006). During his short and prolific career, he published several studies on the taxonomy of Echinantherini, including the revalidation of *Echinanthera* (Di-Bernardo, 1992) and the description of two species (Di-Bernardo, 1996, 1994). We honor Marcos Di Bernardo by giving his name to this genus, in recognition to his contributions to South American herpetology. The genus name is feminine.

Distribution and Habitat: Species of *Dibernardia* occurs from province of Buenos Aires, in northeastern Argentina, throughout Uruguay northward to northeastern Brazil in the state of Ceará (Nogueira et al., 2019) (Figure 6C). *Dibernardia* also inhabits the Pampa grasslands (Uruguayan savanna) and the dense and mixed ombrophilous forests of Atlantic Forest (Bérnils, 2009; Nogueira et al., 2019)

Diagnosis: *Dibernardia* can be recognized by (1) usually seven supralabials, with 2nd touching the loreal and 3rd–4th touching the orbit; (2) 17/17/17 dorsal scale rows without apical pits; (3) immaculate midventral portion of the body; (4) hemipenis unilobed, unicalyculate and semicapitate, with an asulcate interspinal gap extending from the distal to the proximal region of the organ; in its most distal portion, it terminates as an abruptly cluster of several flaplike enlarged papillae (Schargel et al., 2005); (5) dorsolateral crests of the parietal bone inconspicuous in the region near the contact with the supraoccipital; (6) parabasisphenoid lateral crests inconspicuous (Figs. 5H–K, 7B; Table 1).

Putative Synapomorphies: hemipenis unilobed, unicalyculate and semicapitate, with an asulcate interspinal gap extending from the distal to the proximal region of the organ; in its most distal portion, it terminates as an abruptly cluster of several flaplike enlarged papillae.

Remarks: This genus corresponds to the *affinis* group of *Taeniophallus* (*sensu* Schargel et al., 2005).

Echinanthera Cope, 1894

Type species: *Aporophis cyanopleurus* Cope, 1885, by original designation.

Contents. *Echinanthera*, *cephalomaculata* Di-Bernardo, 1994, *E. cephalostriata* Di-Bernardo, 1996, *E. cyanopleura* (Cope, 1885), *E. melanostigma* (Wagler, 1824), and *E. undulata* (Wied, 1824).

Etymology: Not informed by Cope (1894), but maybe a combination of the Greek words *εχίς* (*echis* [adder, viper]) and *ανθηρός* (*antheros* [flowery, blooming]) (Carreira et al., 2005; Liddell and Scott, 1883), probably in reference to the color pattern. The genus name is feminine.

Distribution and Habitat: The genus *Echinanthera* occurs from the province of Misiones, in northeastern Argentina, to northeastern Brazil, in the state of Pernambuco (Nogueira et al., 2019) (Figure 6D). They inhabit the Atlantic Forest from sea level to 1730 meters elevation (Di-Bernardo, 1994, 1996; Menezes et al., 2018).

Diagnosis: *Echinanthera* can be recognized by (1) usually eight supralabials, with 2nd–3rd or 2nd only touching the loreal and 3rd–5th touching the orbit; (2) 17/17/17 dorsal scale rows usually with one or two apical pits; (3) middorsal pattern composed by an undulating dark-brown stripe (vestigial in *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura* and *E. melanostigma*); (4) midventral portion with transverse bands at the base of the ventral scales, especially observable in adults; (5) hemipenis unilobed, unicalyculate and semicapitate, with an asulcate interspinal gap extending from the distal to the proximal region of the organ; in its distal end, it terminates in a homogeneous group of small to

medium-sized papillae; (6) dorsolateral crests of the parietal bone inconspicuous in the region close to the contact with supraoccipital; (7) parabasisphenoid lateral crests conspicuous; (8) large number of maxillary (24–35), palatine (19–21), pterygoid (30–37) and dentary teeth (34–40) (Figs. 4A–E, 5L–O, 7D, 8B–E; Table 1).

Putative Synapomorphies: No putative synapomorphy is known so far.

Remarks: With the new taxonomic arrangement, the morphological characters generally used to define *Echinanthera* are also shared by *Amnisiophis* and *Taeniophallus*. The recognition of *Echinanthera* as an independent taxon incorporates in the taxonomy our knowledge about the morphology, phylogenetic relationships, and biogeographic patterns of Echinantherini (see discussion below for an extended justification).

Sordellina Procter, 1923

Type species: *Sordellina brandon-jonesii* Procter, 1923, by monotypy.

Etymology: Named after Ferdinando Sordelli (1837–1916), Italian artist and naturalist, “for whose beautiful work in the ‘Iconographie Générale des Ophidiens’ all workers at snakes will ever be grateful” (Procter, 1923). The genus name is feminine.

Distribution and Habitat: *Sordellina punctata* is endemic to southeastern and southern Brazil, inhabiting open areas and riparian vegetation in the Atlantic Forest (Nogueira et al., 2019) (Figure 6E).

Diagnosis: *Sordellina punctata* can be recognized by having (for additional characters, see Hoge and Romano, 1978; Miranda and Fernandes, 2012): (1) usually eight supralabials; (2) 17/17/17 dorsal scale rows, with no apical pits; (3) head dark brown in dorsal view with supralabials mottled with white or yellow; (4) dorsum uniformly dark brown to black; (5) hemipenis slightly bilobed, the lobular region covered by papillae with little or no tissue interconnection; (6) 11–14 prediastemal maxillary teeth and two postdiastemal teeth; (7) dorsolateral crests of the parietal conspicuous and smoothly tapered in the posterior region, close to the contact with supraoccipital (Figs. 4F, 5F).

Putative Synapomorphies: (1) a uniform dark brown to black dorsum, without a vertebral straight/undulating stripe, or blotches; (2) hemipenis slightly bilobed, with the lobular region covered by papillae with little or no tissue interconnection, and with no interspinal asulcate gap; (3) dorsolateral crests of the parietal conspicuous and smoothly tapered in the posterior region, close to the contact with supraoccipital.

Remarks: Although *Sordellina* departs clearly from other Echinantherini in terms of hemipenial morphology, it shares some external morphology features with its tribal counterparts (see Discussion).

Taeniophallus Cope, 1895

Type species: *Lygophis nicagus* Cope, 1868, by original designation.

Contents. *Taeniophallus brevirostris* (Peters, 1863) and *T. nicagus* (Cope, 1868).

Etymology: From the Greek words *τανία* (*taenia* [band, fillet]) and *φαλλός* (*phallus* [penis]) (Brown, 1954; Liddell and Scott, 1883). The genus name is masculine.

Distribution and Habitat: Species of *Taeniophallus* occur in Guyana, Suriname, French Guiana and northern Brazil, and towards west in Peru, Ecuador and Colombia (Nogueira et al., 2019) (Figure 6F). They inhabit the Guianan Savanna and Amazon Forest, from the sea level to 1500 meters elevation (Myers, 1974; Martins and Oliveira, 1998; Starace, 2015).

Diagnosis: *Taeniophallus* can be recognize by (1) usually eight supralabials, with the 2nd–3rd or 2nd only touching the loreal and 3rd–5th touching the orbit; (2) 17/17/15 dorsal scale rows usually with one or two apical pits; (3) midventral portion immaculate; (4) hemipenis unilobed or slightly bilobed and unicapitate, with an asulcate interspinal gap interrupted by an enlarged central spine approximately at the midorgan; (4) sulcus spermaticus asymmetrically divided, with shortening of one of the branches (*T. brevirostris*) or undivided (*T. nicagus*); (5) a pair of nude pockets delimited by small spines immediately below the capitulum on the asulcate face (6) dorsolateral crests of the

parietal bone inconspicuous close the contact with supraoccipital (Figs. 5B–C, 7F; Table 1).

Putative Synapomorphies: (1) 17/17/15 dorsal scale rows, usually with one or two apical pits; (2) a pair of nude pockets delimited by small spines immediately below the capitulum on the asulcate face; (3) sulcus spermaticus asymmetrically divided, with shortening of one of the branches (*T. brevirostris*) or undivided (*T. nicagus*).

Remarks: This genus corresponds to the *brevirostris* group of *Taeniophallus* (*sensu* Schargel et al., 2005). Although the type species is *T. nicagus*, the description of the genus was based on the morphology of the hemipenis of *T. brevirostris* (Myers, 1974).

3.5. Discussion

3.5.1 The reasoning behind our new taxonomic scheme

Although our taxonomic proposal is based on compelling morphological and phylogenetic evidence, one might argue that would be more desirable just erecting a new name for *Echinanthera amoena* and transferring the *Taeniophallus affinis* group to the genus *Echinanthera* to retrieve a monophyletic classification for the tribe. Or, in an even more parsimonious way, just transferring the *T. affinis* group to *Echinanthera* and keeping *E. amoena* in this genus as well. However, we claim that taxonomic ranks (in our case, genera) must contain meaningful taxonomic information in order to facilitate communication, serving as proxies for our understanding about the diversity of forms and evolutionary histories included in the tree of life. By splitting the traditional taxonomic concepts of *Echinanthera* and *Taeniophallus* (see next item below) into four different genera, we are approaching this goal because we are reflecting the morphological, phylogenetic, and biogeographic patterns through the taxonomic classification of the tribe. These four genera represent: (1) four subclades/lineages highly supported by our molecular phylogenetic analysis (Figure 2); (2) four cohesive morphological groups that share several phenotypic traits (e.g., color, scutellation, hemipenial and cranial morphology; see section 4.2); and (3) four evolutionary lineages that indicate specific biogeographic events related to their diversification in the South America (see section 4.3).

3.5.2 Comparing previous taxonomic proposals

Although several molecular evaluations have been published including species of Echinantherini (Figure 1), the taxonomic scheme for the tribe follows classical morphological studies. Myers (1974) reviewed the large and heterogeneous Neotropical genus *Rhadinaea*, dividing it in eight species groups, including the strictly South American "*brevirostris* group". Di-Bernardo (1992) suggested the revalidation of the genus *Echinanthera* Cope 1894 for *Enicognathus amoenus* Jan 1863, *Natrix melanostigma* Wagler 1824, and *Coluber undulatus* Wied 1824, and for the *Rhadinaea brevirostris* group (*sensu* Myers, 1974). By doing so, Di-Bernardo (1992) demonstrated that these species were more closely related to each other than to any other dipsadid, a concept that prevails until today. Myers and Cadle (1994) failed to recognize the innovative aspects of Di-Bernardo's (1992) contribution, criticizing the latter for not providing strong evidence for the monophyly of his expanded *Echinanthera*. Myers and Cadle (1994) then further divided *Echinanthera* by resurrecting *Taeniophallus* Cope 1895 for the species originally allocated in the *brevirostris* group. The apparent paraphyly of *Taeniophallus* (*sensu* Myers and Cadle, 1994) with respect to *Echinanthera* was commented by Zaher (1999), who agreed with Di-Bernardo's (1992) broader conclusions and suggested a more thorough review of the arguments.

Schargel et al. (2005) acknowledged the arguments of Myers and Cadle (1994) and decided to recognize three species groups within *Taeniophallus*: the *brevirostris* group (including *T. brevirostris* and *T. nicagus*), the *occipitalis* group (with only *T. occipitalis*), and the *affinis* group (including *T. affinis*, *T. bilineatus*, *T. persimilis*, and *T. poecilopogon*). Their hemipenial review and arrangement of *Taeniophallus* served as the basis for the description of *Taeniophallus nebularis*, a rare species known only from the holotype and allocated tentatively in this genus by the authors (Schargel et al., 2005:1).

Schargel et al. (2005) considered *Echinanthera* as comprising the six remaining species of Echinantherini (i.e., *E. amoena*, *E. cephalomaculata*, *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura*, *E. melanostigma*, and *E. undulata*). According to these authors, monophyly of *Echinanthera* was supposedly supported by the putative morphological synapomorphy of a large number of prediastemal maxillary teeth (Schargel et al, 2005: 18). An undulating middorsal stripe pattern and ventral crossbanding were also mentioned as possible additional synapomorphies for the group.

By including almost all species of Echinantherini in our phylogenetic analysis, it was finally possible to shed light on the longstanding problems about the relationship among the tribe's diversity. The tree topology, exclusively derived from the molecular evidence, is different from all phylogenetic hypotheses published so far (Figs. 1, 2).

The monotypic genus *Sordellina* has been found as the sister group of *Taeniophallus* (Grazziotin et al., 2012), or as the sister group of all other Echinantherini (Pyron et al., 2013; Pyron et al., 2015; Figueroa et al., 2016; Zaher et al., 2019). Our results, on the other hand, strongly support *Sordellina* as a member of a clade composed by *Amnisiophis*, *Echinanthera* and *Dibernardia*. Although the position of *Sordellina* in clade C2 is strongly supported, our tree indicates that the clade containing *Amnisiophis*, *Dibernardia* and *Echinanthera* received low bootstrap values, suggesting that the relationship between *Sordellina*, *Amnisiophis* and the clade composed by *Dibernardia* and *Echinanthera* may be unstable, pending future analysis with more data.

Echinanthera and *Taeniophallus* have been found mostly as monophyletic groups (Zaher et al., 2009; Vidal et al., 2010; Grazziotin et al., 2012; Figueroa et al., 2016; Zaher et al., 2019), except for Pyron et al. (2013) who recovered both genera as paraphyletic with respect to each other. Our analyzes also provide strong evidence regarding the paraphyletic condition of both, *Echinanthera* and *Taeniophallus*, and furnishing new grounds for the interpretations of the morphological diversity of these genera. This result partially corroborates the hypotheses raised by Schargel et al. (2005), regarding the paraphyly of *Taeniophallus* (sensu lato) and the closest affinity between the *occipitalis* and *brevirostris* species groups.

Although our phylogenetic framework was the most comprehensive within Echinantherini, we were unable to test the phylogenetic position of *E. cephalomaculata*. This species was described in 1994 based on two specimens from Reserva Biológica de Pedra Talhada, northeastern Brazil (Di-Bernardo, 1994). A third specimen was collected just years later in the same place (Roberto et al., 2015). Recently, Freitas et al. (2019) expanded the geographic range of this species in about 150 km northeast from its type locality, recording three not collected specimens. The general pattern of *E. cephalomaculata* fits the morphological diagnosis of the *Echinanthera* in both Schargel's et al. (2005) study and ours. The concern from these authors regarding the apparent absence of bands at the base of the ventral scales in *E. cephalomaculata* is now dispelled by the encounter of new individuals who clearly show this characteristic (A. Abegg, pers.

obs.). Nevertheless, this provisory arrangement for *E. cephalomaculata* is pending future phylogenetic tests.

3.5.3 Morphological comparison

Although we did not implement a fully integrative approach (e.g., total evidence phylogenetic analysis, *sensu* Kluge, 1989), the morphological comparison based on our phylogenetic framework provides grounds for inference and discussion about the evolution of some major traits within Echinantherini. Below, we comment on some of these traits, and we provide a complete description of morphological differences among genera in the Supplementary Material (Appendix S6).

3.5.4. Morphological reassessment of *Taeniophallus* sensu lato

Considering the similarities formerly used to include *Adelphostigma*, *Dibernardia*, and *Taeniophallus* in the same genus (*Taeniophallus* sensu lato), Schargel et al. (2005) have already suggested that despite the conspicuous pale canthal line shared by *A. occipitalis* and *D. poecilopogon*, the species of *Adelphostigma* (the *occipitalis* group) are more closely to *Taeniophallus* (the *brevirostris* group) than to *Dibernardia* (the *affinis* group). More specifically, Myers (1974) previously observed that *A. occipitalis* and *T. brevirostris* share occasional hemipenis bilobation, spinulated calyces, asulcate wall of the capitulum forming single or double folds, and thick and knoblike spinules on the asulcate side of the capitulum in retracted hemipenis, and that the pocket observed in the lower edge of the capitulum of *T. brevirostris* could be homologous to the deep capitulate overhang of *A. occipitalis* (Schargel et al., 2005). Our analysis gives support to this hypothesis, since *Adelphostigma* and *Taeniophallus* are sister groups.

In addition to the characteristics commented by Schargel et al. (2005), we observed that *T. brevirostris* and *T. nicagus* share with the species of *Adelphostigma* the presence of enlarged hemipenial spine approximately at the middle of the organ, and a reduction in the number of dorsal scales near the cloaca. These traits support the relationship and uniqueness of both genera within Echinantherini.

Myers and Cadle (1994) indicated the absence of an asulcate interspinal gap in the hemipenis as a unique trait common only to *T. brevirostris* and *T. nicagus* (Schargel et

al., 2005; Myers, 2011). Considering the topology of our tree and the analysis of the morphological variation, we consider the distribution of this trait particularly puzzling, because all Echinantherini but *Sordellina* present a clear asulcate interspinal gap in the hemipenis. We disagree with Myers and Cadle (1994) and we provide a reinterpretation of this hemipenial trait.

Myers and Cadle (1994) defined the asulcate interspinal gap as “... *the arrangement of spines plus differential tissue expansion that permits a characteristic interspinal asulcal gap to appear upon eversion*” and they emphasize that this trait is particularly pronounced in *Echinanthera* and absent in *T. brevirostris* and *T. nicagus*. We acknowledge that the asulcate face of the hemipenis of both *T. brevirostris* and *T. nicagus* bears relatively small spines, although there is a clear row of enlarged, vertically oriented spines arranged on each side of the organ of these two species delimiting an asulcate gap. We consider such gap homologous to the interspinal asulcal gap as defined by Myers and Cadle (1994). Moreover, the small, sparsely distributed spines visible in *T. nicagus* (Figure 5B), are also present in *Dibernardia* and *Echinanthera*, although especially distributed in the proximal region of the hemipenis (Figure 5I, K-M).

In spite of the similarities shared between *Adelphostigma* and *Taeniophallus*, they also depart remarkably from each other in several traits. Among them, the most noteworthy certainly refers to the asymmetry of the spermatic branches in *Taeniophallus* (presumably derived to the single condition in *T. nicagus*), which are, as far as we know, unique conditions among dipsadids (Zaher, 1999; Schargel et al., 2005). Still in terms of hemipenial morphology, while *Adelphostigma* presents a deep and proximally open nude pocket immediately below the capitulum on the asulcate side, the putative geographical homologous structure in *Taeniophallus* corresponds to a pair of nude pockets proximally surrounded by rows of spinulate papillae. Other general distinguishing features between them include the unique dorsal scale pattern of each genus within Echinantherini (15/15/15 or 15/15/13 in *Adelphostigma* and 17/17/15 in *Taeniophallus*), the absence of apical pits in *Adelphostigma* (present in *Taeniophallus*), the conspicuous pale canthal line in *Adelphostigma* (absent in *Taeniophallus*) and the unique middorsal pattern composed of dark-brown blotches in the anterior region that are gradually replaced by paired spots towards the tail in *Adelphostigma*, versus a straight or undulating dark-brown stripes ornamenting the middorsal region in *Taeniophallus*.

3.5.5. The uniqueness of *Sordellina*

The allocation of *Sordellina* in Echinantherini has been a matter of debate (Grazziotin et al., 2012) and the interpretation of its relationship based only on morphological evidence has been problematic (Miranda and Fernandes, 2012). The hemipenial similarities shared between *Sordellina* and other species of the tribe are not informative because they are also present in different lineages within Dipsadidae (Zaher, 1999). On the other hand, the differences are easily recognizable. The asulcate side of the hemipenis lacks any structure comparable to the typical asulcate interspinal gap, since the hemipenial body is covered by spines of similar sizes from the proximal region to the base of the capitulum. Additionally, the capitulum possesses several rows of papillae with little or no tissue interconnection (vestigial calyces; Zaher, 1999).

Although the hemipenial traits observed in *Sordellina* are unique within Echinantherini, our examination of external characters revealed unexpected similarities between *Sordellina* and its tribal counterparts. Some specimens of *Sordellina*, specifically the juveniles, present a pair of light spots on the parietal scales (Figure 4F, Miranda and Fernandes, 2012), a characteristic frequently present in all other species of the tribe. Additionally, some individuals have light yellow spots or dashes in the 4th dorsal scale rows (Figure 4F), a generalized pattern for Echinantherini (presumably changed to spots in the 3rd row in *Amnisiophis*). Finally, *Sordellina* has no reduction in the number of dorsal scales, arranged in 17/17/17 rows. Although this feature is present in other lineages of Dipsadidae, within Echinantherini it is only shared with *Amnisiophis*, *Dibernardia* and *Echinanthera*, which forms with *Sordellina* the clade C2 in our phylogenetic tree (Figure 2). The reevaluation of this morphological traits represents a significant advance to the understanding of the evolution of *Sordellina* within Echinantherini.

3.5.6. The morphological similarities within the Atlantic forest group

The phylogenetic relationship between *Amnisiophis*, *Dibernardia*, and *Echinanthera* is supported by at least one compelling morphological putative synapomorphy, the asulcate interspinal gap extending from the distal to the proximal region of the organ, bearing small papillae on its midline. Moreover, *Dibernardia* and *Echinanthera* are similar considering the general pattern of hemipenial morphology. These two genera share a unilobed and semicapitate organ, with an insterspinal asulcate

gap that usually ends proximally in an enlarged and laterally positioned spine (Figure 8; Di-Bernardo, 1992; Zaher, 1999). Although similar, these genera present several unique characteristics that were used here to define them within clade C2.

Dibernardia presents the unique derived condition of an asulcate interspinal gap that ends distally at an abruptly cluster of flaplike enlarged papillae, whereas in *Echinanthera* and *Amnisiophis* this gap ends distally at a homogeneous group of small to medium-sized papillae (Figure 5; Schargel et al., 2005). Another well-known autapomorphy of *Dibernardia* is the number and scutellation of the supralabials, which consistently are presented as seven scales, with the third and fourth touching the orbit and only the second touching the loreal (Myers, 1974; Di-Bernardo and Lema, 1986, 1987, 1988, 1991; Schargel et al., 2005). Other general differences of *Dibernardia* with respect to *Echinanthera* and *Amnisiophis* include the reduced number of maxillary, palatine, pterygoid and dentary teeth, the absence of dorsal apical pits, the medioventral portion immaculate, and the inconspicuousness of parabasisfenoid crests (Figures 3, 4, 7, 8; Schargel et al., 2005).

Similarly, *Echinanthera* (sensu latu) has been considered a well-defined genus, supported by the unique derived condition of a large number of maxillary teeth (24–35) (Schargel et al., 2005). The undulating middorsal stripe and ventral transverse bands (specially in adults) have also been speculated as potential synapomorphies for this genus (Schargel et al., 2005). However, with the description of *Amnisiophis*, both genera share the unusual high number of teeth (not just maxillaries, but also palatines, pterygoids and dentaries, see Table 1), as well as the presence of ventral transverse bands (Figure 4). Although absent in *A. amoenus*, the undulating middorsal stripe easily seen in *Echinanthera* (Figs. 3, 4), can be vestigial in *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura* and *E. melanostigma*. Additionally, our preliminary attempt to compare the cranial osteology among Echinantherini failed to reveal any derived features for *Echinanthera* as redefined in this study. Therefore, despite of unambiguously supported by molecular evidence and easily diagnosed by the combination of morphological traits (Table 1), no putative morphological synapomorphy is known for *Echinanthera*.

On the other hand, the newly erected *Amnisiophis* presents several distinctiveness considering both morphology and natural history aspects. The dorsal coloration of *Amnisiophis* is unique in presenting a green pattern on the head and the anterior region of the body, with a line of light spots on the 3rd dorsal scale row along the body (Figs. 2, 3).

Additionally, it differs from all other Echinantherini in the use of the microhabitat, since *Amnisiophis* lives strictly associated with lotic water bodies in the interior of forests (Azevedo et al., 2018), while its close relatives are mostly leaf-litter inhabitants or open area dwellers. *Sordellina punctata* represents another species historically associated with aquatic microhabitats, but differently from *Amnisiophis* it lives in wetlands and other soak soils surrounding lakes or rivers (Pereira et al., 2007). Another putative autapomorphies for *Amnisiophis* are the conspicuousness and abruptly tapering of the parietal dorsolateral crests in the region closes to the contact with the supraoccipital bone; and the enlarged supratemporals, which usually contacts the parietal-prootic suture (Figure 8; see also SM.04).

Our morphological comparison based on a phylogenetic framework provides a substantial advance to the understanding of the trait evolution in Echinantherini. However, to obtain the complete scenario of morphological changes within the tribe, a proper integrative approach through an analysis of total evidence is necessary. By implementing such approach, it will be also possible to test the phylogenetic positioning of *E. cephalomaculata*, for which we only obtained morphological data.

3.5.7. Patterns of geographical distribution

Our results strongly indicate that the phylogenetic diversity within Echinantherini is geographically structured (Figs. 2, 6). Although presenting species widely distributed throughout South America, from the Amazon rainforest in northern Suriname to the province of Córdoba in central Argentina (Cacivio et al., 1999; Schargel et al., 2005), our phylogenetic tree suggest two main geographical patterns of distribution that are related to clades C1 and C2.

Clade C1— *Adelphostigma* and *Taeniophallus*—is composed by species occurring mainly in the Amazon rainforest. Except for *A. occipitalis*, the four remaining species within this clade are endemic to the Amazonian region (Figures 6A, F). This pattern may suggest that the evolution of the clade is linked to the biogeographical processes of the Amazon rainforest. On the other hand, the wide geographic range of *A. occipitalis* is particularly puzzling and may reflect the evolutionary history of a more generalist species. *Adelphostigma occipitalis* is currently distributed in very distinct habitats from the Amazonia to the Patagonian grasslands (Figure 6A). The broad

morphological diversity of *A. occipitalis* also reinforces this idea, by linking a generalist species with a very variable phenotype. Moreover, such morphological variety can indicate that *A. occipitalis* represents a species complex (Santos-Jr, 2009).

Clade C2 encompasses four genera mostly distributed throughout the Brazilian Atlantic Forest (BAF; Figures 2, 6). The monotypic genera *Amnisiophis* and *Sordellina* present similar geographic ranges and are endemic to the southern and southeastern portion of BAF. While *Amnisiophis* occurs exclusively in elevated areas (> 500 asl) and also in relatively less forested areas (e.g., Araucaria moist forests), *Sordellina* inhabits both highland and lowland (at sea level) and seems to be restricted to the coastal forests of Serra do Mar.

Dibernardia and *Echinanthera* present a relatively wider range in the BAF (Figure 6). Both genera have a similar geographic pattern, ranging from the subtropical Uruguayan savannah throughout the entire tropical BAF. These genera also occur in highland relictual forests known as “*brejos de altitude*” in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. Although all species in clade C2 can be considered forest dwellers, *D. poecilopogon* is an exception, inhabiting only the open areas of southern Brazil, Uruguay and Argentina. Such range also indicates a basal dichotomy within *Dibernardia*, since *D. poecilopogon* is the sister group of all other species of the genus restricted to the BAF.

The strong signal of allopatric distribution within the different clades of Echinantherini suggests a clear connection between the cladogenic events that shaped the phylogenetic diversity of the tribe and the formation of ecosystems and ecoregions in cis-Andean South America. These links between geographical and phylogenetic patterns suggest that Echinantherini is an ideal model for studies on the biogeography of South American snakes.

3.6. Conclusion

Here we evaluate for the first time the phylogenetic position of the rare *Echinanthera amoena* within the most comprehensive phylogenetic framework of the tribe Echinantherini. We based our analysis on six gene markers, including 14 of the 16 species described for the tribe, half of them sequenced for the first time. By increasing

taxon sampling, it was finally possible to test more accurately the relationship between the constituents of Echinantherini, a subject that has been contradictory in recent studies that have addressed the systematics of Neotropical snakes.

Our maximum likelihood analysis retrieved *E. amoena* as a unique lineage, phylogenetically positioned apart from all other congeners. Besides *Echinanthera* our results also retrieved *Taeniophallus* as paraphyletic, since the *T. affinis* species group was positioned as sister to *Echinanthera* (except *E. amoena*) clustering apart from the clade formed by the *T. brevirostris* and *T. occipitalis* groups. In brief the retrieved relationship can be summarized as ((*T. brevirostris* group, *T. occipitalis* group), (*Sordellina*, (*E. amoena*, (*Echinanthera* spp., *T. affinis* group))))). To better reflect the phylogenetic relationship and the amount of morphological variation within Echinantherini, we provide a new taxonomic rearrangement composed of six genera. We described the new genera *Dibernardia* and *Adelphostigma* for the former *T. affinis* and *T. occipitalis* species groups, respectively, and the monospecific genus *Amnisiophis* for *E. amoena*, in addition to redefining *Echinanthera* and *Taeniophallus*. Although we did not evaluate the phylogenetic position of *T. nebularis*, we described the new genus *Myersinia* to accommodate it and removed it from Echinantherini since its morphology remarkably departs from all species included in the tribe.

Even though we could not include all the species in our molecular phylogenetic analysis, the classification provided herein encompassed the major lineages, and was complemented by distinct aspects of the morphological diversity of Echinantherini. Furthermore, the phylogenetic arrangement found here has a high geographic concordance, which suggests an association between the cladogenic events that shaped the phylogenetic diversity of the tribe and the formation of ecosystems and ecoregions in cis-Andean South America.

Conflict of Interest: The authors declare that they do not have any conflict of interest concerning this manuscript.

Author Contributions

ADA, SLB, HZ, and FGG conceived the research project. ADA, WSA, PCP, JB, RG, and FSV gathered the molecular data; ADA, WSA, PCP, APJS, and HCC gathered the morphological data; ADA and FGG performed the analyses; ADA, HCC, HZ, and FGG wrote the manuscript; NRF, CMC, and SLB, contributed intellectually and discussed the text; SLB, HZ, and FGG funded the research project; all authors revised the text.

Funding

Funding for this study was provided to HZ by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (BIOTA/FAPESP grant number 2002/13602-4 and 2011/50206-9); FGG was supported by scholarships from FAPESP (number 2007 / 52781-5 and 2016/50127-5); ADA received a Master's fellowship from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (130115/2019–3).

Acknowledgements

We thank all curators and technicians for allowing access to the herpetological collections under their care. We are grateful to Cladinara Sarturi for her laboratory assistance during acquisition of molecular data. We thank Adnan Farhat, Valquiria O. Pereira, and Paulo R. Machado-Filho for their help with figures edition. We are grateful to Glauco Oliveira, Daniel Loebmann, Omar M. Entiauspe-Neto, Renato Gaiga, Wolfgang Wüster, Mayke de Freitas, Gilson Rivas, Ivo Ghizoni-Jr, Rafael de Fraga, Rodrigo Tavares-Pinheiro, Carlos E. Costa-Campos, and the Projeto Dacnis research team for providing photographs of live specimens of Echinantherini species. We are indebted to Alberto B. Carvalho for scanning specimens at the Laboratório de Microtomografia and providing 3-D reconstructions of the raw data. We thank Pedro M. S. Nunes for providing images of the hemipenis of *S. punctata*; Jairo Mendoza-Roldan for reviewing the Italian text.

References

- Altschul, S. F., Madden, T. L., Schaffer, A. A., Zhang, J., Zhang, Z., Miller, W., Lipman, D. J. (1997). Gapped BLAST and PSI-BLAST: A new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Research* 25, 3389–3402. doi.org/10.1093/nar/25.17.3389
- Arredondo, J. C., Grazziotin, F. G., Scrocchi, G. J., Rodrigues, M, T., Bonatto, S, L., Zaher, H. (2020). Molecular phylogeny of the tribe Philodryadini Cope, 1886 (Dipsadidae: Xenodontinae): Rediscovering the diversity of the South American Racers. *Papéis Avulsos de Zoologia* 60: e20206053. doi.org/10.11606/1807-0205/2020.60.53
- Azevedo, W, S., Amorim, L. G. S., Menezes, F. A., Abegg, A. D. (2018). Natural history notes and geographic distribution of the poorly known *Echivanthera amoena* (Serpentes: Dipsadidae). *Herpetology Notes* 11, 925–928.
- Bergsten, J. (2005). A review of long-branch attraction. *Cladistics* 21, 163–193. doi.org/10.1111/j.1096-0031.2005.00059.x
- Bérnils, R. S. (2009) *Composição e Padrões de Distribuição de Caenophidia (Squamata, Serpentes) das Serras Atlânticas e Planaltos do Sudeste da América do Sul.* [dissertation/ doctorate's thesis]. [Rio de Janeiro (RJ)]: Universidade Federal do Rio de Janeiro
- Boakes, E. H., McGowan, P. J., Fuller, R. A., Chang-Qing, D., Clark, N. E., O'Connor, K., Mace, G. M. (2010). Distorted views of biodiversity: spatial and temporal bias in species occurrence data. *PLoS Biology* 8:6 e1000385. doi.org/10.1371/journal.pbio.1000385
- Brown, R. W. (1954). *Composition of Scientific Words.* Baltimore, Published by the author.
- Cadle, J. E, Greene, H. W. (1993). Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. in: Ricklefs, R.E., Schluter, R. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives.* Chicago: University of Chicago Press
- Carreira, S., Meneghel, M., Achaval, F. (2005). *Reptiles de Uruguay.* Montevideo: Universidad de la República.
- Cope, E. D. (1894). The classification of snakes. *The American Naturalist* 28: 831–844.

- Correa, C., Vásquez, D., Castro-Carrasco, C., Zúñiga-Reinoso, Á., Ortiz, J. C., Palma, R. E. (2017). Species delimitation in frogs from South American temperate forests: the case of *Eupsophus*, a taxonomically complex genus with high phenotypic variation. PLoS ONE 12 :8 e0181026. doi.org/10.1371/journal.pone.0181026
- Cundall, D., Irish, F. (2008). The snake skull. In: Gans C, Gaunt AS, Adler K. eds. Biology of Reptilia vol. 20: The Skull of Lepidosauria. USA: Society for the Study of Amphibians and Reptiles Press, 349–692.
- Di-Bernardo, M. (1991). Estudo revisivo de *Natrix melanostigma* Wagler, 1824, com a revalidação de *Echivanthera* Cope, 1894 e análise cladística dos táxons afins (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). [dissertation/master's thesis]. [Porto Alegre (RS)]: Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul
- Di-Bernardo, M. (1992). Revalidation of the genus *Echivanthera* Cope, 1894, and its conceptual amplification (Serpentes, Colubridae). Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS 5, 225–257.
- Di-Bernardo, M. (1994). Uma nova espécie de *Echivanthera* Cope, 1894 (Serpentes, Colubridae) do nordeste do Brasil. Biociências 2, 75–81.
- Di-Bernardo, M. (1996). A new species of the Neotropical snake genus *Echivanthera* Cope, 1894 from southeastern Brazil (Serpentes, Colubridae). The Snake 27, 120–126.
- Di-Bernardo, M., Lema, T. (1987). O gênero *Rhadinaea* Cope, 1863, no Brasil meridional. I. *Rhadinaea poecilopogon* Cope, 1863 (Serpentes, Colubridae). Acta Biologica Leopoldensia 9, 203–224.
- Di-Bernardo, M., Lema, T. (1986). O gênero *Rhadinaea* Cope, 1863, no Brasil meridional. II [sic]. *Rhadinaea persimilis* (Cope, 1869) (Serpentes, Colubridae). Acta Biologica Leopoldensia 8, 101–122.
- Di-Bernardo, M., Lema, T. (1988). O gênero *Rhadinaea* Cope, 1863, no Brasil meridional. III. *Rhadinaea affinis* (Günther, 1858) (Serpentes, Colubridae). Acta Biologica Leopoldensia 10, 223–252.
- Di-Bernardo, M., Lema, T. (1990). O gênero *Rhadinaea* Cope, 1863, no Brasil meridional. IV. *Rhadinaea bilineata* (Fischer, 1885) (Serpentes, Colubridae). Acta Biologica Leopoldensia 12, 359–392.

- Dowling, H. G. (1951). A proposed standard system of counting ventrals in snakes. *Journal of Herpetology* 1, 97–99.
- Felsenstein, J. (1978). Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology* 27, 401–410. <https://doi.org/10.1093/SYSBIO/27.4.401>
- Figueroa, A., McKelvy, A. D., Grismer, L. L., Bell, C. D., Lailvaux, S. P. (2016). A species-level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *PLoS ONE* 11: e0161070. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161070>
- Grazziotin, F. G., Zaher, H., Murphy, R. W., Scrocchi, G., Benavides, M. A., Zhang, Y. P., Bonatto, S. L. (2012). Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): A reappraisal. *Cladistics* 28, 437–459. doi.org/10.1111/j.1096-0031.2012.00393.x
- Heath, T. A., Hedtke, S. M., Hillis, D. M. (2008). Taxon sampling and the accuracy of phylogenetic analyses. *Journal of Systematics and Evolution* 3, 239–257. doi.org/10.3724/SP.J.1002.2008.08016
- Hoge, A. R., Romano, S. (1978). Redescription and range of *Sordellina punctata* (Peters) (Serpentes: Colubridae). *Memórias do Instituto Butantan* 40, 63–70.
- Joly, S., McLenachan, P. A., Lockhart, P. J. (2009). A statistical approach for distinguishing hybridization and incomplete lineage sorting. *The American Naturalist* 174, 54–70. doi.org/10.1086/600082
- Katoh, K., Standley, D. M. (2013). MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution* 30, 772–780. doi.org/10.1093/molbev/mst010
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S. (2012). Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28, 1647–1649. doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199
- Kluge, A. G. (1989). A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among Epicrates (Boidae, Serpentes). *Systematic Biology* 38, 7–25. doi.org/10.1093/sysbio/38.1.7
- Köhler, G. (2012). *Color Catalogue for Field Biologists*. Offenbach: Herpeton.

- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y. W., Guindon, S. (2012). PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 29, 1695–1701. doi.org/10.1093/molbev/mss020
- Liddell, H. G., Scott, R. (1883). *Greek-English Lexicon*. Seventh edition, revised and augmented throughout. New York: Harper and Brothers.
- Martins, M., Oliveira, M. E. (1998). Natural history of snakes in forests of the Manaus region, central Amazonia, Brazil. *Herpetological Natural History* 6, 78–150.
- Miller, M. A., Pfeiffer, W., Schwartz, T. (2010). Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop*. 1–8.
- Mindell, D. P. (2013). The tree of life: metaphor, model, and heuristic device. *Systematic Biology* 62, 479–489. doi.org/10.1093/sysbio/sys115
- Miranda, B.H.V., Fernandes, D.S. (2012). Morphological variation of *Sordellina punctata* (Peters, 1880) with notes on the phylogenetic position of the genus within the family Dipsadidae (Serpentes). *International Journal of Zoology* 2012, 1–10. doi.org/10.1155/2012/827820
- Muscat, E., Moroti, M. (2020). Filling gaps: new record of *Echinanthera amoena* (Jan, 1863) for the Serra da Mantiqueira, state of São Paulo, Brazil. *Herpetology Notes* 13, 429–431.
- Myers, C. W. (1974). The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of new world snakes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 153, 1–272.
- Myers, C.W., Cadle, J.E. (1994). A new genus for South American snakes related to *Rhadinaea obtusa* Cope (Colubridae) and resurrection of *Taeniophallus* Cope for the "*Rhadinaea*" *brevirostris* group. *American Museum Novitates* 3102, 1–33.
- Myers, C. W. (2011). A new genus and new tribe for *Enicognathus melanauchen* Jan, 1863, a neglected South American snake (Colubridae: Xenodontinae), with taxonomic notes on some Dipsadinae. *American Museum Novitates* 3715, 1–34.
- Nixon, K. C., Carpenter, J. M. (2012). On homology. *Cladistics* 28, 160–169. doi.org/10.1111/j.1096-0031.2011.00371.x
- Nogueira, C. C., Argôlo, A. J., Arzamendia, V., Azevedo, J. A., Barbo, F. E., Bérnils, R. S., ... & Martins, M. (2019). Atlas of Brazilian snakes: verified point-locality maps

- to mitigate the Wallacean shortfall in a megadiverse snake fauna. *South American Journal of Herpetology* 14, 1–274. doi.org/10.2994/SAJH-D-19-00120.
- Pereira, D. N., Stender-Oliveira, F., Rodrigues, M. G., Bérnils, R. S. (2007). Distribution and habitat use of *Sordellina punctata* (Serpentes, Colubridae), with a new record from State of São Paulo, Brazil. *The Herpetological Bulletin* 100, 18–22.
- Pesantes, O. S. (1994). A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. *Journal of Herpetology* 28, 93–95. dx.doi.org/10.2307/1564686
- Pol, D., Siddall, M. E. (2001). Biases in maximum likelihood and parsimony: a simulation approach to a 10-taxon case. *Cladistics* 17, 266–281.
doi.org/10.1006/clad.2001.0172
- Procter, J.B. (1923). On a new genus and species of colubrine snake from SE Brazil. *Journal of Natural History* 11, 227–230.
- Pyron, R. A., Guayasamin, J. M., Peñafiel, N., Bustamante, L., Arteaga, A. (2015). Systematics of Nothopsini (Serpentes, Dipsadidae), with a new species of *Synopsis* from the Pacific Andean slopes of southwestern Ecuador. *ZooKeys* 541, 109–147.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., Colli, G. R., Montes de Oca, A. N., Vitt, L. J., Kuczynski, C. A., Wiens, J. J. (2011). The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58, 329–342.
doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.006.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 3 (93): 1–53. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>.
- R Core Team. (2015). R: a language and environment for statistical computing. Version 3.0.1. Available from: <http://www.r-project.org/>. accessed (October 07, 2016).
- Roberto, I. J., Melgarejo, A., Ávila, R. W. (2015). Répteis (Testudines, Squamata, Crocodylia) da Reserva Biológica de Pedra Talhada. *Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada (Alagoas-Pernambuco, Brasil)*. *Boissiera* 68, 357–375.
- Santos-Jr, A. F., Di-Bernardo, M., Lema, T. (2008). New species of the *Taeniophallus occipitalis* group (Serpentes, Colubridae) from eastern Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology* 42, 419–426.

- Santos-Jr, A. P. (2009). Revisão taxonômica do grupo de *Taeniophallus occipitalis* e o relacionamento filogenético da tribo Echinantherini (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae). [dissertation/doctorate's thesis]. [Porto Alegre (RS)]: Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.
- Schargel, W. E., Rivas, G. F., Myers, C. W. (2005). An enigmatic new snake from cloud forest of the Península de Paria, Venezuela (Colubridae: Genus *Taeniophallus?*). *American Museum Novitates*. 1–24.
- Siddall, M. E., Whiting, M. F. (1999). Long-branch abstractions. *Cladistics* 15, 9–24.
doi.org/10.1111/j.1096-0031.1999.tb00391.x
- Simon, M. N., Machado, F. A., Marroig, G. (2016). High evolutionary constraints limited adaptive responses to past climate changes in toad skulls. *Proceedings of the Royal Society B*, 283, 20161783. doi.org/10.1098/rspb.2016.1783
- Stamatakis, A. (2014). RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30, 1312–1313.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- Starace, F. (2015). *Serpents et amphibènes de Guyane française*. Matoury: Ibis Rouge Éditions.
- Vidal, N., Dewynter, M., Gower, D. J. (2010). Dissecting the major American snake radiation: a molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). *Comptes Rendus Biologies* 333, 48–55.
doi.org/10.1016/j.crv.2009.11.003
- Werneck, F. P. (2011). The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews* 30, 1630–1648. doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.03.009
- Zaher, H. (1999). Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 240, 1–170.
- Zaher, H., Prudente, A. L. C. (2003). Hemipenes of Siphlophis (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. *Herpetological Review* 34, 302.
- Zaher, H., Graziotin, F. G., Cadle, J. E., Murphy, R. W., Moura-Leite, J. C., Bonatto, S. L. (2009). Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with

an emphasis on South American xenodontines: A revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia* 49, 115–153. doi.org/10.1590/S0031-10492009001100001

Zaher, H., Yáñez-Muñoz, M. H., Rodrigues, M. T., Graboski, R., Machado, F. A., Altamirano-Benavides, M., Bonatto, S. L., Grazziotin, F. G. (2018). Origin and hidden diversity within the poorly known Galápagos snake radiation (Serpentes: Dipsadidae). *Systematics and Biodiversity* 16, 614–642. doi.org/10.1080/14772000.2018.1478910

Zwickl, D. J., Hillis, D. M. (2002). Increased taxon sampling greatly reduces phylogenetic error. *Systematic Biology* 51, 588–598. doi.org/10.1080/10635150290102339

Data Availability Statement

The dataset generated for this study can be found in the Figshare [<https://figshare.com/search?q=10.6084%2Fm9.figshare.15116877>]

3.8. FIGURE CAPTIONS

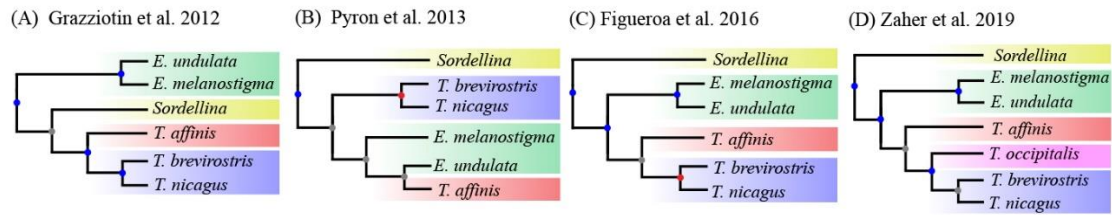


FIGURE 1. Comparison between previous topologies on Echinantherini systematics, showing the state of flux on genus-level relationships. Colored circles on each node correspond to bootstrap support values: red (100%), blue (70-99%), and gray (<70%).

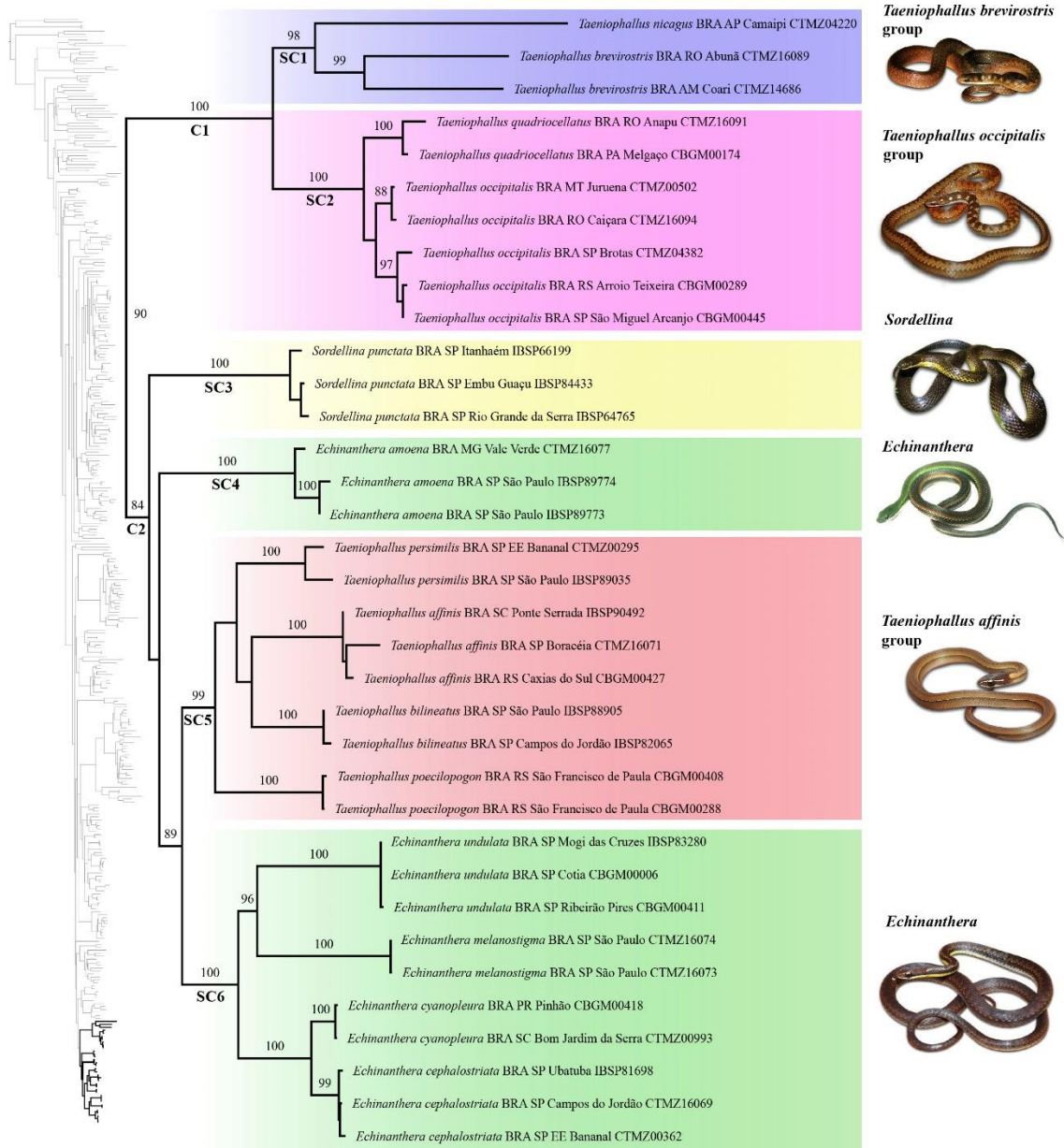


FIGURE 2. Maximum likelihood tree based on the concatenated matrix (RAxML) of the tribe Echantherini. Only bootstrap support values > 70 are shown for clarity.



FIGURE 3. General morphological aspects of some species representing the diversity of the genera *Myersinia*, *Adelphostigma*, *Amnisiophis* and *Dibernardia*. (A) *Myersinia nebularis*; (B) *Adelphostigma cf. occipitalis*; (C) *Adelphostigma quadriocellata*; (D) *Amnisiophis amoenus*; (E) *Dibernardia affinis*; (F) *Dibernardia bilineata*; (G) *Dibernardia persimilis*; and (H) *Dibernardia poecilopogon*.



FIGURE 4. General morphological aspects of some species representing the diversity of the genera *Echinanthera*, *Sordellina* and *Taeniophallus*. (A) *Echinanthera cephalomaculata*; (B) *Echinanthera cephalostriata*; (C) *Echinanthera cyanopleura*; (D) *Echinanthera melanostigma*; (E) *Echinanthera undulata*; (F) *Sordellina punctata*; (G) *Taeniophallus brevirostris*; and (H) *Taeniophallus nicagus*.



FIGURE 5. Comparative hemipenial morphology among the evaluated genera. **(A)** *Myersinia nebularis* (MHNLS 15743) redrawn from Schargel et al. (2005); **(B)** *Taeniophallus nicagus* (IBSP 91656); **(C)** *Taeniophallus brevirostris* (MPEG 8639); **(D)** *Adelphostigma quadriocellata* (MPEG 8272); **(E)** *Adelphostigma occipitalis* (DZUFRGS 6466); **(F)** *Sordellina punctata* (IBSP 84433); **(G)** *Amnisiophis amoenus* (UFMG 3272); **(H)** *Dibernardia poecilopogon* (DZUFRGS 5973); **(I)** *Dibernardia persimilis* (IBSP 55279); **(J)** *Dibernardia affinis* (IBSP 51561); **(K)** *Dibernardia bilineata* (IBSP 82065); **(L)** *Echinanthera undulata* (IBSP 92283); **(M)** *Echinanthera melanostigma* (UFMG 3273); **(N)** *Echinanthera cyanopleura* (IBSP 81751); and **(O)** *Echinanthera cephalostriata* (URCA 4103). Scale bars: 2 mm.

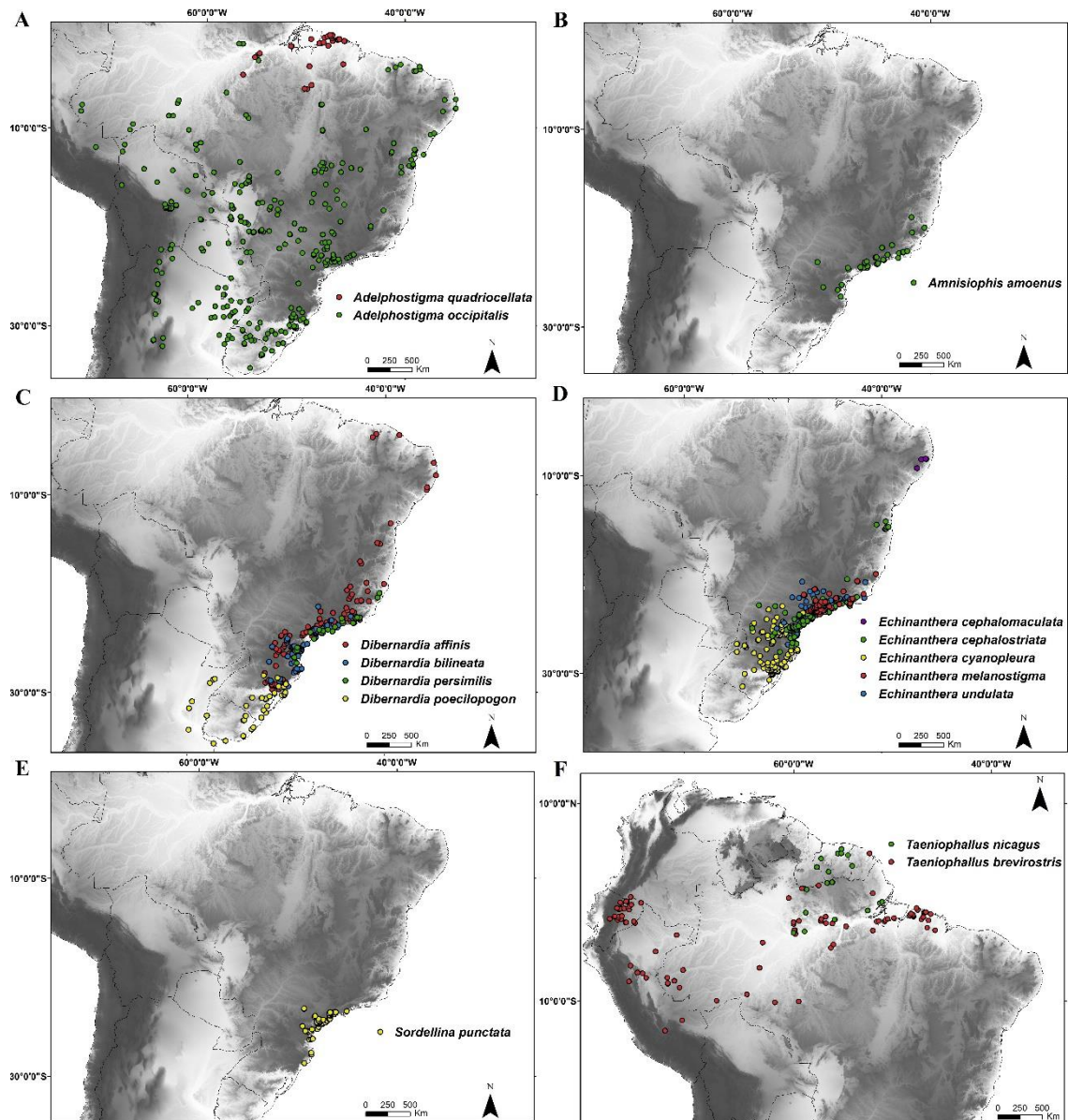


FIGURE 6. Geographical distribution of Echinantherini according to the taxonomic rearrangement proposed in this study. Locality data are based on Nogueira et al. (2019). **(A)** *Adelphostigma*; **(B)** *Amnisiophis*; **(C)** *Dibernardia*; **(D)** *Echinanthera*; **(E)** *Sordellina*; and **(F)** *Taeniophallus*.



FIGURE 7. Comparative midventral pattern in Echinantherini. **(A)** *Amnisiophis amoenus* (IBSP 88359); **(B)** *Dibernardia persimilis*; **(C)** *Echinanthera cephalostriata* (IBSP 90493); **(D)** *Adelphostigma* cf. *occipitalis*; **(E)** *Sordellina punctata*; and **(F)** *Taeniophallus nicagus*.

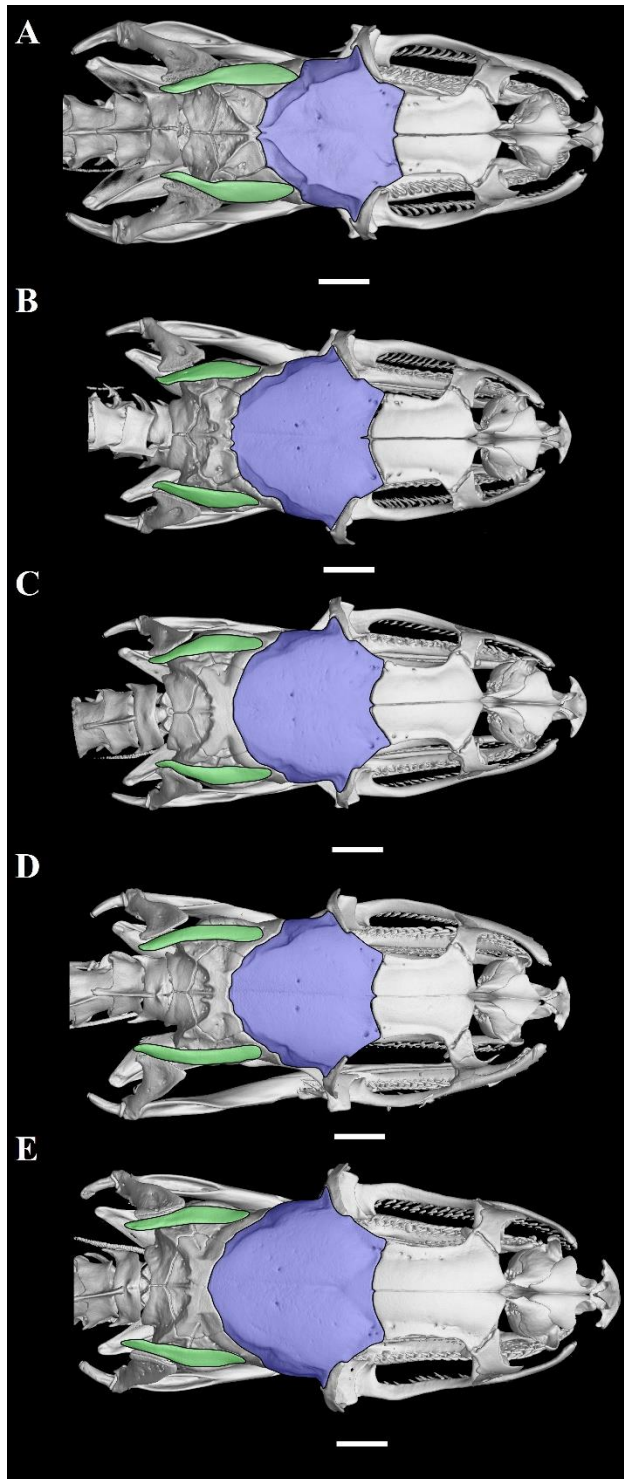


FIGURE 8. Comparative cranial osteology among Echinantherini. (A) *Amnisiophis amoenus* (IBSP 88359); (B) *Echinanthera cephalostriata*, (IBSP 84971); (C) *Echinanthera cyanopleura* (IBSP 81751); (D) *Echinanthera melanostigma* (IBSP 56933); and (E) *Echinanthera undulata* (IBSP 22904). Colored bones: blue = parietal; green = supratemporal. Scale bars: 2 mm.

3.9. TABLE CAPTION

Table 1. Comparative morphology within the new taxonomic arrangement for Echinantherini genera. Abbreviations: DO = dorsals; SL = supralabials; SLO = supralabials touching the orbit; AP = apical pits; CPCL = conspicuous pale canthal line; ADC = anterior dorsal coloration; MDP = middorsal pattern; LSL = lateral spotted line; MVP = midventral pattern; MAT = maxillary teeth; PAT = palatine teeth; PTT = pterygoid teeth; DET = dentary teeth; HMS = hemipenial shape; AIG = asulcate interspinal gap; EHPS = enlarged hemipenial proximal spine; SPC = supratemporal-parietal contact; DPC = dorsolateral parietal crests at the contact between parietal and supraoccipital; PBC = parabasisfenoid crests; DPB = dentigerous processes of basioccipital.

Genus	<i>Adelphostigma</i>	<i>Amnisiophis</i>	<i>Dibernardia</i>	<i>Echinanthera</i>	<i>Sordellina</i>	<i>Taeniophallus</i>
DO	15/15/15 or 15/15/13	17/17/17	17/17/17	17/17/17	17/17/17	17/17/15
SL	Usually 8/8	Usually 8/8	Usually 7/7	Usually 8/8	Usually 8/8	Usually 8/8
SLO	Usually 3–5	Usually 3–5	Usually 3–4	Usually 3–5	Usually 4–5	Usually 3–5
AP	Absent	Usually present	Absent	Usually present	Absent	Usually present
CPCL	Present	Absent	Present or absent	Absent	Absent	Absent
ADC	Dark-brown, greyish brown	Green	Dark-brown	Dark-brown	Dark-brown to black	Dark-brown
MDP	Blotches in anterior region replaced by paired spots towards the tail	Straight stripe	Straight stripe	Undulating stripe	Immaculate dark-brown to black	Straight or undulating stripe
LSL	Usually at 4th dorsal scale rows	Usually at 3rd dorsal scale rows	Usually at 4th dorsal scale rows	Usually at 4th dorsal scale rows	Usually absent; when present, at 4th dorsal scale rows	Usually at 4th dorsal scale rows
MVP	Immaculate	Transverse bands	Immaculate	Transverse bands	Longitudinal stripe	Immaculate

MAT	13–19	27–33	11–27	24–35	11–14	14–22
PAT	8–11	20–21	7–17	19–21	8–11	9
PTT	11–18	31–33	12–28	30–37	16–24	18
DET	17–21	34–36	14–24	34–40	14–18	18–21
HMS	unilobed or slightly bilobed	Slightly bilobed	unilobed	unilobed	Slightly bilobed	Unilobed or slightly bilobed
AIG	Present	Present	Present	Present	Absent	Present
EHPS	Absent	Absent	Present	Present	Absent	Present
SPC	Absent	Usually present	Absent	Absent	Absent	Absent
DPC	Inconspicuous	Conspicuous, abruptly tapered	Inconspicuous	Inconspicuous	Conspicuous, smooth tapered	Inconspicuous
PBC	Conspicuous or inconspicuous	Conspicuous	Inconspicuous	Conspicuous	?	Inconspicuous
DPB	Inconspicuous	Inconspicuous	Inconspicuous	Inconspicuous	Conspicuous	Inconspicuous
Source of data	a, f, i	h, i	a, b, c, d, e, i	h, i	g, i	a, h, i

Source of data: a: Myers (1974); b: Di-Bernardo and Lema (1986); c: Di-Bernardo and Lema (1987); d: Di-Bernardo and Lema (1988); e: Di-Bernardo and Lema (1991); f: Santos-Jr et al. (2008); g: Miranda and Fernandes (2012); h: Schargel et al. (2005); i = this study

3.10. Appendix S1. Samples used in the phylogenetic analysis of the present study.

Families	Terminals	Number of loci	New sequences	12S	16S	cytb	bdnf	cmos	nt3
Acrochordidae	Acrochordus_granulatus	6	0	AB177879	NC007400	AF217841	FJ433981	YPX464	FJ434082
Acrochordidae	Acrochordus_javanicus	6	0	YPX001	YPX001	YPX001	YPX001	HM234058 FJ404233	YPX001
Atractaspididae	Amblyodipsas_polylepis	4	0	FJ404128	AY611844	AY612027		AY611936 AY187967	
Atractaspididae	Aparallactus_capensis	4	0	FJ404129	AY188045	AY188006		FJ404234 AY611915	
Atractaspididae	Atractaspis_micropholis	6	0	AF544740 FJ404135	AY611823 AY611809	AY612006	FJ433994	AF544677 FJ404241	FJ434095
Atractaspididae	Homoroselaps_lacteus	6	0	YPX158	YPX158	AY612026	JQ599029	AY611935 AF471115 AF544676	YPX158
Boidae	Boa_constrictor	6	0	NC007398	NC007398	AF471036	AY988030	AF471115	AY988047
Calamariidae	Calamaria_pavimentata	6	0	YPX548	YPX548	YPX548	JQ599014	YPX548	YPX548
Calamariidae	Calamaria_yunnanensis	6	0	JQ598801	JQ598801	JQ598922	YPX840	YPX840	YPX840
Colubridae	Ahaetulla_prasina	6	0	YPX543 U96794 AY122819	YPX543	KC010338	YPX543	YPX543	YPX543
Colubridae	Coluber_constrictor	6	0	YPX528	YPX528	EU180486	JQ599015	YPX528	YPX528
Colubridae	Hapsidophrys_smaragdina	6	0	AF158435 AY122821	YPX072	YPX072	YPX072	AF544691	YPX072
Colubridae	Lampropeltis_getula	6	0	YPX511 AY039148	YPX511	FJ997820	YPX511	YPX511	YPX511
Colubridae	Spalerosophis_diadema	6	0	YPX526	YPX526	AY486926	YPX526	YPX526	YPX526
Dipsadidae	Adelphicos_quadrivirgatus	2	0			GQ895853		GQ895796	
Dipsadidae	Adelphostigma_occipitalis	6	6	MZ746987	MZ746768	MZ768842	MZ734010	MZ734071	MZ734040
Dipsadidae	BRA_MT_Juruena_CTMZ00502	6	6	MZ746988	MZ746769	MZ768843	MZ734011	MZ734061	MZ734041
Dipsadidae	Adelphostigma_occipitalis	6	6	MZ746988	MZ746769	MZ768843	MZ734011	MZ734061	MZ734041
Dipsadidae	BRA_RS_Arroio_Teixeira_CBGM00289	4	4		MZ746770	MZ768844	MZ734012	MZ734062	
Dipsadidae	Adelphostigma_occipitalis	4	4		MZ746770	MZ768844	MZ734012	MZ734062	
Dipsadidae	BRA_SP_Brotas_CTMZ04382	6	6	MZ746989	MZ746771	MZ768845	MZ734013	MZ734066	MZ734042
Dipsadidae	Adelphostigma_occipitalis	6	6	MZ746990	MZ746772	MZ768846	MZ734014	MZ734077	MZ734043

BRA_SP_Sao_Miguel_Arcanjo_CBGM00445									
Dipsadidae	Adelphostigma_quadriocellata BRA_PA_Melgaco_CBGM00174	5	5	MZ746994	MZ746776	MZ768847	MZ734019		MZ734044
Dipsadidae	Adelphostigma_quadriocellata BRA_RO_Anapu_CTMZ16091	6	6	MZ746995	MZ746777	MZ768848	MZ734020	MZ734063	MZ734045
Dipsadidae	Alsophis_antillensis	4	0	FJ416691	FJ416702	FJ416726	JQ599005		
Dipsadidae	Alsophis_manselli	3	0	AF158459	AF158528	FJ416727			
Dipsadidae	Alsophis_rijgersmaei	3	0	FJ416697	FJ416708	FJ416729			
Dipsadidae	Alsophis_rufiventris	3	0	FJ416698	FJ416709	FJ416730			
Dipsadidae	Alsophis_sajdaki	3	0	AF158455	AF158524	FJ416731			
Dipsadidae	Alsophis_sibonius	3	0	FJ416692	FJ416703	FJ416728			
Dipsadidae	Amastridium_veliferum	3	0			GQ334479		GQ895797	GQ334663
Dipsadidae	Apostolepis_albicollaris	6	0	JQ598793	JQ598793	CBGM00201	CBGM00201	JQ598965	CBGM00201
Dipsadidae	Apostolepis_assimilis	3	0	GQ457781	GQ457781			GQ457843	
Dipsadidae	Apostolepis_cearensis	4	0	JQ598794	JQ598794		CTMZ00097	JQ598966	
Dipsadidae	Apostolepis_dimidiata	6	0	GQ457782	GQ457782	JQ598917	JQ599008	GQ457844	CBGM00042
Dipsadidae	Apostolepis_flavotorquata	4	0	JQ598795	JQ598795	GQ895854		JQ598967	
Dipsadidae	Apostolepis_rondoni	2	0	JQ598796				JQ598968	
Dipsadidae	Arrhyton_dolichura	3	0	AF158438	AF158507	FJ416721			
Dipsadidae	Arrhyton_landoi	3	0	AF158439	AF158508	FJ416720			
Dipsadidae	Arrhyton_procerum	3	0	AF158452	AF158521	FJ416723			
Dipsadidae	Arrhyton_supernum	3	0	AF158436	AF158505	FJ416718			
Dipsadidae	Arrhyton_taeniatum	3	0	AF158453	AF158522	FJ416717			
Dipsadidae	Arrhyton_tanyplectum	3	0	AF158446	AF158516	FJ416722			
Dipsadidae	Arrhyton_vittatum	3	0	AF158437	AF158506	FJ416719			
Dipsadidae	Atractus_albuquerquei	6	0	GQ457783	GQ457783	JQ598918	JQ599009	GQ457845	CBGM00072
Dipsadidae	Atractus_badius	2	0	AF158425	KX277233				
Dipsadidae	Atractus_carrioni	1	0		KY610046				
Dipsadidae	Atractus_cerberus	2	0		KY610047	KY610073			
Dipsadidae	Atractus_duboisii	1	0		KT944041				
Dipsadidae	Atractus_dunni	2	0		KY610048	KT944050			
Dipsadidae	Atractus_elaps	3	0		KY610052	KY610076			GU353273

Dipsadidae	Atractus_esepe	1	0		KY610053				
Dipsadidae	Atractus_flammigerus	2	0	AF158402	KR815897				
Dipsadidae	Atractus_gigas	2	0		KT944043		KT944053		
Dipsadidae	Atractus_iridescens	2	0		KT944039		KT944052		
Dipsadidae	Atractus_lasallei	5	0	MHUAT0754	MHUAT0754		MHUAT0754	MHUAT0754	MHUAT0754
Dipsadidae	Atractus_lehmanni	2	0		KY610058		KY610082		
Dipsadidae	Atractus_major	1	0		KT944045				
Dipsadidae	Atractus_microrhynchus	2	0		KY610060		KY610083		
Dipsadidae	Atractus_modestus	2	0		KY610061		KY610084		
Dipsadidae	Atractus_multicinctus	2	0		KY610062		KY610085		
Dipsadidae	Atractus_occidentalis	2	0		KY610065		KY610086		
Dipsadidae	Atractus_paucidens	1	0		KY610067				
Dipsadidae	Atractus_pyronei	2	0		KY610068		KY610089		
Dipsadidae	Atractus_resplendens	3	0	KT944036	KT944042		KT944055		
Dipsadidae	Atractus_reticulatus	4	0	JQ598798	JQ598798		CBGM00091	JQ598970	
Dipsadidae	Atractus_roulei	2	0		KY610069		KY610091		
Dipsadidae	Atractus_savagei	2	0		KY610070		KY610092		
Dipsadidae	Atractus_schach	4	0	JQ598799	JQ598799			JQ598971	CBGM00034
Dipsadidae	Atractus_tartarus	1	0		KX926018				
Dipsadidae	Atractus_touzeti	2	0		KY610071		KY610093		
Dipsadidae	Atractus_trihedrurus	6	0	GQ457784	GQ457784	JQ598919	JQ599010	GQ457846	CBGM00028
Dipsadidae	Atractus_typhon	2	0		KT944044		KT944054		
Dipsadidae	Atractus_wagleri	2	0				GQ334480		GQ334664
Dipsadidae	Atractus_zebrinus	5	0	JQ598800	JQ598800		CBGM00060	JQ598972	CBGM00060
Dipsadidae	Atractus_zidocki	2	0	AF158426	AF158487				
Dipsadidae	Boiruna_maculata	6	0	GQ457785	GQ457785	JQ598920	JQ599011	GQ457847	YPX113
Dipsadidae	Borikenophis_portoricensis	6	0	FJ416696	FJ416707	FJ416732	JQ599012	AF471126	CTMZ-04118
Dipsadidae	Borikenophis_prymnus	3	0	AF158448	AF158517	FJ416733			
Dipsadidae	Borikenophis_variegatus	3	0	FJ416700	FJ416711	FJ416734.			
Dipsadidae	Caaeteboia_amarali	4	0	GQ457807	GQ457807	JQ598921		GQ457867	
Dipsadidae	Amnisiophis_amoenus								
Dipsadidae	BRA_MG_Vale_Verde_CTMZ16077	5	5	MZ746963	MZ746747	MZ768815	MZ733987		MZ734021

Dipsadidae	Amnisiophis_amoenus BRA_SP_Sao_Paulo_IBSP89773	5	6	MZ746965	MZ746749	MZ768817	MZ733988	MZ734051	MZ734023
Dipsadidae	Amnisiophis_amoenus BRA_SP_Sao_Paulo_IBSP89774	6	5	MZ746964	MZ746748	MZ768816		MZ734050	MZ734022
Dipsadidae	Calamodontophis_paucidens	3	0	GQ457786	GQ457786			GQ457848	
Dipsadidae	Caraiba_andreae	3	0	AF158442	AF158511	FJ416743			
Dipsadidae	Carphophis_amoenus	4	0	AY577013	AY577022	AF471067		DQ112082	
Dipsadidae	Carphophis_vermis	1	0			KP765656			
Dipsadidae	Clelia_clelia	3	0	AF158403	AF158472			JQ598973	
Dipsadidae	Coniophanes_fissidens	2	0			EF078538			GU353274
Dipsadidae	Conophis_lineatus	5	0	GQ457788	GQ457788	JQ598924	JQ599016	JQ598975	
Dipsadidae	Contia_longicauda	2	0			GU112403	GU112371		
Dipsadidae	Contia_tenuis	5	0	AY577021	AY577030	AF471095	GU112361	AF471134	
Dipsadidae	Crisantophis_nevermanni	2	0	GU018152	GU018169				
Dipsadidae	Cryophis_hallbergi	3	0			EF078496		GQ895807	GQ334666
Dipsadidae	Cubophis_cantherigerus	6	0	AF158405	AF158475	KF612921	FJ433999	AF544694	FJ434100
Dipsadidae	Cubophis_caymanus	3	0	FJ416693	FJ416704	FJ416745			
Dipsadidae	Cubophis_fuscicauda	3	0	FJ416695	FJ416706	FJ416747			
Dipsadidae	Cubophis_ruttyi	3	0	FJ416699	FJ416710	FJ416746			
Dipsadidae	Cubophis_vudii	3	0	AF158443	YPX839	FJ416744			
Dipsadidae	Darlingtonia_haetiana	3	0	AF158458	AF158527	FJ416736			
Dipsadidae	Diadophis_punctatus	6	0	CTMZ04132	KX694636	EU193843	JQ599017	AF471122 AF544705 YPX089	KX695009
Dipsadidae	Diaphorolepis_wagneri	3	0		KR814752	KT345361		KR814764	
Dipsadidae	Dibernardia_affinis BRA_RS_Caxias_do_Sul_CBGM00427	6	6	MZ746979	MZ746761	MZ768825	MZ734002	MZ734073	MZ734033
Dipsadidae	Dibernardia_affinis BRA_SC_Ponte_Serrada_IBSP90492	5	5	MZ746980	MZ746762	MZ768826	MZ734003	MZ734054	IBSP90492
Dipsadidae	Dibernardia_affinis BRA_SP_Boraceia_CTMZ16071	6	6	MZ746981	MZ746763	MZ768827	MZ734004	MZ734059	MZ734038
Dipsadidae	Dibernardia_bilineata BRA_SP_Campos_do_Jordao_IBSP82065	6	6	MZ746982	MZ746764	MZ768828	MZ734005	MZ734064	MZ734028
Dipsadidae	Dibernardia_bilineata BRA_SP_Sao_Paulo_IBSP88905	6	6	MZ746983	MZ746765	MZ768829	MZ734006	MZ734057	MZ734029
Dipsadidae	Dibernardia_persimilis	6	6	MZ753932	MZ746773	MZ768830	MZ734015	MZ734068	MZ734027

	BRA_SP_EE_Bananal_CTMZ00295								
Dipsadidae	Dibernardia_persimilis BRA_SP_Sao_Paulo_IBSP89035	6	6	MZ746991	MZ746774	MZ768831	MZ734016	MZ734058	MZ734032
Dipsadidae	Dibernardia_poecilopogon RS_Sao_Francisco_de_Paula_CBG00288	5	5	MZ746992		MZ768818	MZ734017	MZ734078	MZ734031
Dipsadidae	Dibernardia_poecilopogon_ RS_Sao_Francisco_de_Paula_CBG00408	6	6	MZ746993	MZ746775	MZ768819	MZ734018	MZ734074	MZ734030
Dipsadidae	Dipsas_albifrons	5	0	JQ598803	JQ598803	JQ598925	JQ599019		YPX117
Dipsadidae	Dipsas_articulata	4	0	JQ598804	JQ598804		JQ599020		YPX118
Dipsadidae	Dipsas_catesbyi	6	0	JQ598805	JQ598805	JQ598926	JQ599021	JQ598977	KX695010
Dipsadidae	Dipsas_indica	5	0	GQ457789	GQ457789		CBGM00027	GQ457850	CBGM00027
Dipsadidae	Dipsas_neivai	5	0	GQ457790	GQ457790		CBGM00100	GQ457851	CBGM00100
Dipsadidae	Dipsas_pavonina	3	0		KX660268	KX660537			KX652078
Dipsadidae	Dipsas_peruana	3	0			KX660538		KX660406	KX652080
Dipsadidae	Dipsas_pratti	2	0			GQ334482			GQ334667
Dipsadidae	Dipsas_variegata	2	0	AF158406	AF158476				
Dipsadidae	Drepanoides_anomalus	6	0	GQ457791	GQ457791	JQ598927	CBGM00038	GQ457852	CBGM00038
Dipsadidae	Echinanthera_cephalostriata BRA_SP_Campos_do_Jordao_CTMZ16069	6	6	MZ746966	MZ746750	MZ768820	MZ733989	MZ734069	MZ734024
Dipsadidae	Echinanthera_cephalostriata BRA_SP_EE_Bananal_CTMZ00362	6	6	MZ746967	MZ746751	MZ768822	MZ733990	MZ734067	MZ734046
Dipsadidae	Echinanthera_cephalostriata BRA_SP_Ubatuba_IBSP81698	6	6	MZ746968	MZ746752	MZ768821	MZ733991	MZ734052	MZ734047
Dipsadidae	Echinanthera_cyanopleura BRA_PR_Pinheiro_CBG00418	6	6	MZ746969	MZ746753	MZ768823	MZ733992	MZ734075	MZ734025
Dipsadidae	Echinanthera_cyanopleura BRA_SC_Bom_Jardim_da_Serra_CTMZ00993	6	6	MZ746970	MZ746754	MZ768824	MZ733993	MZ734065	MZ734026
Dipsadidae	Echinanthera_melanostigma BRA_SP_Sao_Paulo_CTMZ16073	6	6	MZ746971	MZ746755	MZ768835	MZ733994	MZ734053	MZ734037
Dipsadidae	Echinanthera_melanostigma BRA_SP_Sao_Paulo_CTMZ16074	5	5	MZ746972	MZ746756	MZ768836	MZ733995	MZ734070	
Dipsadidae	Echinanthera_undulata BRA_SP_Cotia_CBG00006	6	6	MZ746973	MZ746757	MZ768832	MZ733996	MZ734076	MZ734034
Dipsadidae	Echinanthera_undulata BRA_SP_Mogi_das_Cruzes_IBSP83280	6	6	MZ746974	MZ746758	MZ768833	MZ733997	MZ734055	MZ734035
Dipsadidae	Echinanthera_undulata BRA_SP_Ribeirao_Pires_CBG00411	6	6	MZ746975	MZ746759	MZ768834	MZ733998	MZ734056	MZ734036
Dipsadidae	Elapomorphus_quinquelineatus	6	0	GQ457794	GQ457794	JQ598930	JQ599023	GQ457855	CTMZ13858

Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_aesculapii</i>	5	0	GQ457795	GQ457795	GQ895871	JQ599024	GQ457856	
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_almadensis</i>	5	0	JQ598808	JQ598808		CBGM00180	JQ598979	CBGM00180
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_atraventer</i>	5	0	JQ598809	JQ598809		CBGM00048	JQ598980	CBGM00048
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_breviceps</i>	2	0	AF158464	AF158533				
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_ceii</i>	5	0	JQ598810	JQ598810		CBGM00054	JQ598981	CBGM00054
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_cursor</i>	2	0	JX905307	JX905311				
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_epinephelus</i>	5	0	MHUAT0694	MHUAT0694		MHUAT0694	MHUAT0694	MHUAT0694
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_jaegeri</i>	5	0	GQ457809	GQ457809		CBGM00177	GQ457869	CBGM00177
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_juliae</i>	2	0	AF158445	AF158514				
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_melanotus</i>	5	0	MHUAT1249	MHUAT1249		MHUAT1249	MHUAT1249	MHUAT1249
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_miliaris</i>	6	0	JQ598811	JQ598811	JQ598931	JQ599025	JQ598982	KX695016
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_mimus</i>	2	0	GU018157	GU018175				
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_poecilogyrus</i>	5	0	JQ598812	JQ598812		CTMZ00015	CTMZ00015	CTMZ00015
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_pygmaeus</i>	2	0	GU018154	GU018172				
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_reginae</i>	5	0	JQ598813	JQ598813		CBGM00192	JQ598983	CBGM00192
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus_typhlus</i>	5	0	GQ457811	GQ457811		CBGM00195	GQ457871	CBGM00195
Dipsadidae	<i>Farancia_abacura</i>	4	0	KR814628	KR814639	U69832		KR814674	
Dipsadidae	<i>Farancia_erytrogramma</i>	5	0	CTMZ04131	YPX122	KP765663	YPX122		YPX122
Dipsadidae	<i>Geophis_carinosus</i>	2	0			GQ895872		GQ895815	
Dipsadidae	<i>Geophis_dubius</i>	1	0			KC917316			
Dipsadidae	<i>Geophis_godmani</i>	5	0	JQ598814	JQ598814	JQ598932	JQ599026		YPX123
Dipsadidae	<i>Geophis_juarezi</i>	1	0			KC917315			
Dipsadidae	<i>Geophis_latifrontalis</i>	1	0			KC917322			
Dipsadidae	<i>Geophis_occabus</i>	1	0			KC917323			
Dipsadidae	<i>Geophis_turbidus</i>	1	0			KC917321			
Dipsadidae	<i>Gomesophis_brasiliensis</i>	2	0	GQ457796	GQ457796				
Dipsadidae	<i>Haitiophis_anomalus</i>	2	0	FJ666091	FJ666092				
Dipsadidae	<i>Helicops_angulatus</i>	6	0	GQ457797	GQ457797	AF471037	JQ599027	GQ457857	CTMZ-00539
Dipsadidae	<i>Helicops_carinicaudus</i>	2	0	JQ598815				JQ598984	
Dipsadidae	<i>Helicops_gomesi</i>	3	0	GQ457798	GQ457798			GQ457858	
Dipsadidae	<i>Helicops_hagmanni</i>	3	0	JQ598816	JQ598816			JQ598985	

Dipsadidae	<i>Helicops_infrataeniatus</i>	4	0	GQ457799	GQ457799	JQ598933		GQ457859	
Dipsadidae	<i>Helicops_nentur</i>	2	0			KT453992		KT453991	
Dipsadidae	<i>Helicops_pictiventris</i>	5	0	CBGM00208	CBGM00208		CBGM00208	CBGM00208	CBGM00208
Dipsadidae	<i>Heterodon_nasicus</i>	6	0	GQ457801	GQ457801	KP765664	CTMZ00154	GQ457861	CTMZ00154
Dipsadidae	<i>Heterodon_platirhinos</i>	6	0	CTMZ04116	KX694647	JQ598934	JQ599028	JQ598986	GU353271
Dipsadidae	<i>Heterodon_simus</i>	4	0	AY577020	AY577029	AF217840		AF471142	
Dipsadidae	<i>Hydrodynastes_bicinctus</i>	6	0	GQ457802	GQ457802	JQ598935	JQ599030	GQ457862	YPX125
Dipsadidae	<i>Hydrodynastes_gigas</i>	5	0	GQ457803	GQ457803	GQ895873	JQ599031	GQ457863	
Dipsadidae	<i>Hydromorphus_concolor</i>	2	0			GQ895874		GQ895817	
Dipsadidae	<i>Hydrops_triangularis</i>	6	0	GQ457804	GQ457804	AF471039	JQ599032	GQ457864	YPX126
Dipsadidae	<i>Hypsiglena_affinis</i>	2	0			GU353241			GU353278
Dipsadidae	<i>Hypsiglena_chlorophaea</i>	4	0	EU728577	EU728577	EU728593			FJ455197
Dipsadidae	<i>Hypsiglena_jani</i>	4	0	EU728592	EU728592	EU728592			FJ455193
Dipsadidae	<i>Hypsiglena_ochrorhyncha</i>	4	0	EU728578	EU728578	EU728578			FJ455199
Dipsadidae	<i>Hypsiglena_slevini</i>	4	0	EU728584	EU728584	EU728584			FJ455191
Dipsadidae	<i>Hypsiglena_tanzeri</i>	1	0			EU728588			
Dipsadidae	<i>Hypsiglena_torquata</i>	5	0	EU728591	EU728591	EU728591		AF471159	FJ455192
Dipsadidae	<i>Hypsiglena_unaocularus</i>	3	0	KJ486458	KF548589	KJ486458			
Dipsadidae	<i>Hypsirhynchus_ferox</i>	4	0	AF158447	AF158515	FJ416742		GQ895818	
Dipsadidae	<i>Hypsirhynchus_parvifrons</i>	5	0	KX694557	KX694616	KX694883	JQ599006		KX694993
Dipsadidae	<i>Hypsirhynchus_scalaris</i>	3	0	AF158449	AF158518	FJ416741			
Dipsadidae	<i>Ialtris_dorsalis</i>	3	0	AF158456	AF158525	FJ416735			
Dipsadidae	<i>Imantodes_cenchoa</i>	6	0	GQ457805	GQ457805	EU728586	JQ599033	GQ457865	KX695022
Dipsadidae	<i>Imantodes_chocoensis</i>	1	0			KC176250			
Dipsadidae	<i>Imantodes_gemmistratus</i>	1	0			EF078509			
Dipsadidae	<i>Imantodes_inornatus</i>	2	0			EF078511			GU353279
Dipsadidae	<i>Imantodes_lentiferus</i>	5	0	968330	KX277251	KC176252	968330	968330	
Dipsadidae	<i>Leptodeira_annulata</i>	6	0	GQ457806	GQ457806	EF078516	CBGM00047	GQ457866	FJ434099
Dipsadidae	<i>Leptodeira_bakeri</i>	2	0			GQ334518			GQ334673
Dipsadidae	<i>Leptodeira_frenata</i>	2	0			EF078532			FJ810242
Dipsadidae	<i>Leptodeira_maculata</i>	2	0			GQ334521			GQ334674

Dipsadidae	Leptodeira_punctata	2	0			EF078530			GQ334682
Dipsadidae	Leptodeira_rubricata	1	0			GQ334527			
Dipsadidae	Leptodeira_septentrionalis	4	0	EU728590	EU728590	KC176243			FJ455188
Dipsadidae	Leptodeira_splendida	2	0			EF078521			GQ334680
Dipsadidae	Leptodeira_uribei	2	0			FJ810235			FJ810243
Dipsadidae	Lygophis_anomalus	5	0	JQ598817	JQ598817		CBGM00179	CBGM00179	CBGM00179
Dipsadidae	Lygophis_elegantissimus	6	0	GQ457808	GQ457808	CBGM00055	CBGM00055	GQ457868	CBGM00055
Dipsadidae	Lygophis_flavifrenatus	2	0	JQ598818	JQ598818				
Dipsadidae	Lygophis_lineatus	3	0				DQ469795	DQ469789	DQ469793
Dipsadidae	Lygophis_meridionalis	5	0	GQ457810	GQ457810		CBGM00041	GQ457870	CBGM00041
Dipsadidae	Lygophis_paucidens	2	0	JQ598819				JQ598987	
Dipsadidae	Magliophis_exiguum	4	0	FJ416694	FJ416705	FJ416724		AF471117	
Dipsadidae	Magliophis_stahli	1	0			FJ416725			
Dipsadidae	Manolepis_putnami	5	0	JQ598820	JQ598820	JQ598936	JQ599035	JQ598988	
Dipsadidae	Mussurana_bicolor	5	0	GQ457787	GQ457787		CTMZ00230	GQ457849	CTMZ00230
Dipsadidae	Ninia_atrata	6	0	GQ457814	GQ457814	JQ598937	JQ599037	GQ457874	KX695034
Dipsadidae	Nothopsis_rugosus	4	0	GU018159	KR814760	KR814770		KR814768	
Dipsadidae	Oxyrhopus_clathratus	5	0	GQ457815	GQ457815		CBGM00183	GQ457875	CBGM00183
Dipsadidae	Oxyrhopus_fitzingeri	5	0	CTMZ04839	KX660272	KX660541		KX660409	KX652083
Dipsadidae	Oxyrhopus_formosus	5	0	JQ598821	JQ598821		CBGM00090	KX660411	KX652085
Dipsadidae	Oxyrhopus_guibeii	6	0	JQ598822	JQ598822	JQ598938	JQ599038	JQ598989	YPX132
Dipsadidae	Oxyrhopus_melanogenys	5	0	JQ598823	JQ598823		CBGM00064	JQ598990	CBGM00064
Dipsadidae	Oxyrhopus_petola	6	0	OXPE001	GU018162	GQ334554	CBGM00149	OXPE001	GQ334684
Dipsadidae	Oxyrhopus_rhombifer	5	0	GQ457816	GQ457816		CBGM00210	GQ457876	CBGM00210
Dipsadidae	Oxyrhopus_trigeminus	4	0	JQ598824	JQ598884	JQ598939			CBGM00102
Dipsadidae	Paraphimophis_rusticus	4	0	JQ598802	JQ598864	JQ598923		JQ598974	
Dipsadidae	Phalotris_lativittatus	5	0	JQ598825	JQ598885		CTMZ00627	JQ598991	CTMZ00627
Dipsadidae	Phalotris_lemniscatus	5	0	GQ457817	GQ457756	JQ598941	JQ599039	GQ457877	
Dipsadidae	Phalotris_mertensi	1	0	JQ598826					
Dipsadidae	Phalotris_nasutus	4	0	GQ457818	GQ457757	JQ598942		GQ457878	
Dipsadidae	Phalotris_reticulatus	3	0	JQ598827	JQ598887	JQ598943			

Dipsadidae	<i>Philodryas_aestiva</i>	5	0	GQ457819	GQ457758		CBGM00079	GQ457879	CBGM00079
Dipsadidae	<i>Philodryas_agassizii</i>	6	0	GQ457823	GQ457762	GQ895883	CBGM00080	GQ457883	CBGM00080
Dipsadidae	<i>Philodryas_argentea</i>	5	0	GQ457842	GQ457780	JQ598944	JQ599040	GQ457899	
Dipsadidae	<i>Philodryas_baroni</i>	3	0	JQ598828	JQ598888	AF236812			
Dipsadidae	<i>Philodryas_georgeboulengeri</i>	2	0			GQ895898		GQ895838	
Dipsadidae	<i>Philodryas_mattogrossensis</i>	5	0	GQ457820	GQ457759		CBGM00044	GQ457880	CBGM00044
Dipsadidae	<i>Philodryas_nattereri</i>	6	0	JQ598829	JQ598889	AF236806	CBGM00220	JQ598992	CBGM00220
Dipsadidae	<i>Philodryas_olfersii</i>	6	0	JQ598830	JQ598890	JQ598945	JQ599041	JQ598993	YPX134
Dipsadidae	<i>Philodryas_patagoniensis</i>	4	0	GQ457821	GQ457760	AF236808		GQ457881	
Dipsadidae	<i>Philodryas_psammophidea</i>	2	0	PHPS001	PHPS001				
Dipsadidae	<i>Philodryas_trilineata</i>	2	0	PHTR001err	PHTRL001err				
Dipsadidae	<i>Philodryas_viridissima</i>	3	0	AF158419	AF158474	AF236807			
Dipsadidae	<i>Phimophis_guerini</i>	3	0	GQ457822	GQ457761			GQ457882	
Dipsadidae	<i>Pliocercus_euryzonus</i>	5	0	TG2201	TG2201		TG2201	TG2201	TG2201
Dipsadidae	<i>Pseudalsophis_biserialis</i>	6	0	CTMZ4659	CTMZ4659	CTMZ4659	CTMZ4659	CTMZ4659	CTMZ4659
Dipsadidae	<i>Pseudalsophis_thomasi</i>	6	0	CTMZ4727	CTMZ4727	CTMZ4727	CTMZ4727	CTMZ4727	CTMZ4727
Dipsadidae	<i>Pseudalsophis_dorsalis</i>	6	0	CTMZ4647	CTMZ4647	CTMZ4647	CTMZ4647	CTMZ4647	CTMZ4647
Dipsadidae	<i>Pseudalsophis_elegans</i>	6	0	CTMZ7428	CTMZ7428	CTMZ7428	CTMZ7428	CTMZ7428	CTMZ7428
Dipsadidae	<i>Pseudalsophis_hoodensis</i>	6	0	CTMZ4657	CTMZ4657	CTMZ4657	CTMZ4657	CTMZ4657	CTMZ4657
Dipsadidae	<i>Pseudalsophis_darwini</i>	6	0	CTMZ4665	CTMZ4665	CTMZ4665	CTMZ4665	CTMZ4665	CTMZ4665
Dipsadidae	<i>Pseudalsophis_occidentalis</i>	6	0	CTMZ4721	CTMZ4721	CTMZ4721	CTMZ4721	CTMZ4721	CTMZ4721
Dipsadidae	<i>Pseudalsophis_slevini</i>	6	0	CTMZ4730	CTMZ4730	CTMZ4730	CTMZ4730	CTMZ4730	CTMZ4730
Dipsadidae	<i>Pseudalsophis_steindachneri</i>	4	0	CTMZ4740			CTMZ4740	CTMZ4740	CTMZ4740
Dipsadidae	<i>Pseudalsophis_thomasi</i>	6	0	CTMZ4725	CTMZ4725	CTMZ4725	CTMZ4725	CTMZ4725	CTMZ4725
Dipsadidae	<i>Pseudoboa_coronata</i>	4	0	GQ457824	GQ457763			GQ457884	CTMZ00538
Dipsadidae	<i>Pseudoboa_neuwiedii</i>	4	0	AF158423	AF158490	GQ895884		GQ895825	
Dipsadidae	<i>Pseudoboa_nigra</i>	6	0	GQ457825	GQ457764	JQ598948	JQ599043	GQ457885	CTMZ00036
Dipsadidae	<i>Pseudoeryx_plicatilis</i>	4	0	GQ457826	GQ457765	GQ895885		GQ457886	
Dipsadidae	<i>Pseudoleptodeira_latifasciata</i>	4	0	EU728579	EU728579	EU728579			FJ455190
Dipsadidae	<i>Pseudotomodon_trigonatus</i>	4	0	GQ457827	GQ457766			GQ457887	CTMZ00238
Dipsadidae	<i>Psomophis_genimaculatus</i>	2	0	GQ457828				GQ457888	

Dipsadidae	Psomophis_joberti	6	0	GQ457829	GQ457768	JQ598950	JQ599046	GQ457889	KX695043
Dipsadidae	Psomophis_obtusus	2	0	JQ598836	JQ598896				
Dipsadidae	Ptychophis_flavovirgatus	4	0	GQ457830	GQ457769			GQ457890	YPX138
Dipsadidae	Rhachidelus_brazili	6	0	JQ598837	JQ598897	JQ598952	JQ599048	CTMZ00714	KX695045
Dipsadidae	Rhadinaea_flavilata	2	0			AF471078		AF471152	
Dipsadidae	Rhadinaea_fulvivittis	2	0			EF078539			GU353275
Dipsadidae	Rodriguesophis_iglesiassi	4	0	JQ598831	JQ598891	GQ895881		GQ895823	
Dipsadidae	Saphenophis_antioquiensis	6	0	CTMZ19640	CTMZ19640	CTMZ19640	CTMZ19640	CTMZ19640	CTMZ19640
Dipsadidae	Schwartzophis_callilaemus	3	0	AF158440	AF158509	FJ416737			
Dipsadidae	Schwartzophis_funereum	3	0	AF158451	AF158520	FJ416739			
Dipsadidae	Schwartzophis_polylepis	3	0	AF158450	AF158519	FJ416738			
Dipsadidae	Sibon_annulatus	4	0			KX660170	KX660443	KX660308	KX651997
Dipsadidae	Sibon_dimidiatus	3	0			KX660278		KX660417	KX652093
Dipsadidae	Sibon_nebulatus	5	0	EU728583	EU728583	EU728583		AF544736	FJ455189
Dipsadidae	Sibon_noalamina	1	0			KP209376			
Dipsadidae	Sibynomorphus_garmani	4	0	GQ457831	GQ457770		CBGM00232	GQ457891	
Dipsadidae	Sibynomorphus_mikanii	6	0	GQ457832	GQ457771	JQ598954	JQ599050	GQ457892	KX695048
Dipsadidae	Sibynomorphus_neuwiedi	5	0	JQ598838	JQ598898		CBGM00061	CBGM00061	CBGM00061
Dipsadidae	Sibynomorphus_turgidus	5	0	JQ598839	JQ598899	KX660547		KX660418	KX652094
Dipsadidae	Sibynomorphus_vagus	2	0			KX660252		KX660393	
Dipsadidae	Sibynomorphus_ventrimaculatus	6	0	JQ598840	JQ598900	CBGM00231	CBGM00231	JQ598997	CBGM00231
Dipsadidae	Siphlophis_ayauma	1	0			JX406878			
Dipsadidae	Siphlophis_cervinus	6	0	JQ598841	JQ598901	GQ895888	CBGM00033	JQ598998	CBGM00033
Dipsadidae	Siphlophis_compressus	5	0	GQ457833	GQ457772		CBGM00035	GQ457893	CBGM00035
Dipsadidae	Siphlophis_longicaudatus	4	0	JQ598842	JQ598902		CTMZ00655	JQ598999	
Dipsadidae	Siphlophis_pulcher	5	0	GQ457834	GQ457773	JQ598955	JQ599051	GQ457894	
Dipsadidae	Sordellina_punctata								
Dipsadidae	BRA_SP_Embu_Guacu_IBSP84433	3	3	MZ746976		MZ768837	MZ733999		
Dipsadidae	Sordellina_punctata								
Dipsadidae	BRA_SP_Itanhaem_IBSP66199	5	5	MZ746977	MZ746760	MZ768839	MZ734000		MZ734048
Dipsadidae	Sordellina_punctata								
Dipsadidae	BRA_SP_Rio_Grande_da_Serra_IBSP64765	3	3	MZ746978		MZ768838	MZ734001		
Dipsadidae	Sticophanes_ningshaanensis	4	0	KJ719252	KJ719252	KJ719252		KJ638717	

Dipsadidae	<i>Synophis_bicolor</i>	6	0	KR814751	CTMZ0854	KR814773	CTMZ0854	KR814769	CTMZ0854
Dipsadidae	<i>Synophis_bogerti</i>	2	0		KT345348	KT345365			
Dipsadidae	<i>Synophis_calamitus</i>	4	0	KR814622	KT345356	KR814772		KR814663	
Dipsadidae	<i>Synophis_insulomontanus</i>	2	0		KT345349	KT345366			
Dipsadidae	<i>Synophis_lasallei</i>	1	0		KT944047				
Dipsadidae	<i>Synophis_niceforomariae</i>	2	0				KX672829		KX672831
Dipsadidae	<i>Synophis_zaheri</i>	2	0		KR814756			KR814763	
Dipsadidae	<i>Synophis_zamora</i>	2	0		KT345347	KT345364			
Dipsadidae	<i>Tachymenis_peruviana</i>	5	0	GQ457835	GQ457774		JQ599054	GQ457895	CBGM00063
Dipsadidae	<i>Taeniophallus_brevirostris</i> BRA_AM_Coari_CTMZ14686	5	5	MZ746984		MZ768840	MZ734007	MZ734060	MZ734039
Dipsadidae	<i>Taeniophallus_brevirostris</i> BRA_RO_Abuna_CTMZ16089	4	4	MZ746985	MZ746766	MZ768841	MZ734008		
Dipsadidae	<i>Taeniophallus_nicagus</i> BRA_AP_Camaipi_CTMZ04220	6	6	MZ746986	MZ746767	MZ768849	MZ734009	MZ734072	MZ734049
Dipsadidae	<i>Tantalophis_discolor</i>	2	0			EF078541			FJ810240
Dipsadidae	<i>Thamnodynastes_hypoconia</i>	6	0	JQ598846	CTMZ00462	KX660523	CTMZ00462	KX660394	CTMZ00462
Dipsadidae	<i>Thamnodynastes_lanei</i>	2	0	GQ457836	GQ457775				
Dipsadidae	<i>Thamnodynastes_pallidus</i>	1	0		KX277270				
Dipsadidae	<i>Thamnodynastes_rutilus</i>	5	0	GQ457837	GQ457776		CBGM00051	GQ457896	CBGM00051
Dipsadidae	<i>Thamnodynastes_strigatus</i>	6	0	JQ598847	JQ598907	JQ598959	JQ599057	KX660420	KX652096
Dipsadidae	<i>Thermophis_baileyi</i>	5	0	CTMZ07596		EU864147	CTMZ07596	CTMZ07596	CTMZ07596
Dipsadidae	<i>Thermophis_shangrila</i>	4	0	MF066951	MF066951	KF038430		KF514883	
Dipsadidae	<i>Thermophis_zhaoermii</i>	4	0	GQ166168	GQ166168	GQ166168		KP777529	
Dipsadidae	<i>Tomodon_dorsatus</i>	6	0	GQ457838	GQ457777	JQ598960	JQ599059	GQ457897	KX695055
Dipsadidae	<i>Tretanorhinus_nigroluteus</i>	2	0			GQ895893		GQ895834	
Dipsadidae	<i>Tretanorhinus_variabilis</i>	2	0	AF158460	AF158529				
Dipsadidae	<i>Trimetopon_gracile</i>	2	0	GU018160	GU018178				
Dipsadidae	<i>Tropidodipsas_fischeri</i>	4	0		KX660289	KX660553		KX660428	KX652100
Dipsadidae	<i>Tropidodipsas_sartorii</i>	1	0			EF078540			
Dipsadidae	<i>Tropidodryas_serra</i>	5	0	JQ598848	CTMZ-00717	JQ598961		CTMZ-00717	CTMZ-00717
Dipsadidae	<i>Tropidodryas_striaticeps</i>	6	0	GQ457839	GQ457778	YPX149	JQ599060	CTMZ00185	CTMZ00185
Dipsadidae	<i>Uromacer_catesbyi</i>	3	0	AF158454	AF158523	FJ416714			

Dipsadidae	Uromacer_frenatus	3	0	AF158444	AF158513	FJ416715			
Dipsadidae	Uromacer_oxyrhynchus	3	0	FJ416701	FJ416712	FJ416716			
Dipsadidae	Xenodon_dorbignyi	5	0	GQ457812	GQ457752		CBGM00202	CBGM00202	CBGM00202
Dipsadidae	Xenodon_guentheri	5	0	JQ598849	JQ598909		CBGM00058	CBGM00058	CBGM00058
Dipsadidae	Xenodon_histricus	5	0	GQ457813	GQ457753	JQ598962	JQ599061		CBGM00066
Dipsadidae	Xenodon_matogrossensis	5	0	JQ598850	JQ598910		CBGM00001	CBGM00001	CBGM00001
Dipsadidae	Xenodon_merremii	6	0	GQ457840	JQ598911	JQ598963	JQ599062	CBGM00178	YPX150
Dipsadidae	Xenodon_nattereri	5	0	JQ598851	JQ598912		CBGM00109	CBGM00109	CBGM00109
Dipsadidae	Xenodon_neuwiedii	6	0	GQ457841	GQ457779	AF236814	CBGM00199	CBGM00199	CBGM00199
Dipsadidae	Xenodon_pulcher	4	0	JQ598852	JQ598913		CBGM00078		CBGM00078
Dipsadidae	Xenodon_semicinctus	3	0	GU018156	GU018173	GQ895877			
Dipsadidae	Xenodon_severus	5	0	JQ598853	JQ598914	JQ598964	JQ599063		YPX151
Dipsadidae	Xenodon_weneri	2	0	AF158468	AF158538				
Dipsadidae	Xenopholis_scalaris	4	0	JQ598854	JQ598915	GQ895897		JQ599002	
Dipsadidae	Xenopholis_undulatus	3	0	JQ598855	JQ598916			JQ599003 AF544732 AY058924	
Elapidae	Bungarus_fasciatus	6	0	NC011393	NC11393	EU579523	JQ599013	YPX591	YPX591
Elapidae	Calliophis_maculiceps	6	0	KC347317 EU547134	YPX592	YPX592	YPX592	YPX592	YPX592
Elapidae	Hydrophis_curtus	6	0	YPX593	YPX593	EU547085	YPX593	YPX593 AY058932	YPX593
Elapidae	Laticauda_colubrina	6	0	U96799	EU547138	EU547040	EU402647	EU366446 EF137422	FJ434091
Elapidae	Micrurus_surinamensis	6	0	AF544770	AF544799 EU913475	EF137415	FJ433991	AF544708	FJ434092
Elapidae	Naja_atra	6	0	YPX829	YPX829	EU913475	YPX829	YPX829	YPX829
Erycidae	Eryx_conicus	6	0	AF512743	AF512743	GQ225658	AY988040	GQ225672	YPX046
Grayidae	Grayia_ornata	6	0	AF158434 AF499289	AF158503	YPX055	YPX055	YPX055	YPX055
Homalopsidae	Cerberus_rynchops	6	0	YPX500 AF499279	YPX500	YPX500	YPX500	YPX500	YPX500
Homalopsidae	Enhydris_bocourti	6	0	YPX563	YPX563	YPX563	YPX563	YPX563 EF395940	YPX563
Homalopsidae	Homalopsis_buccata	6	0	AF499288 YPX560	EF395868 YPX560	EF395917	YPX560	AF544701 YPX560	YPX560

Incertae_sedis	Psammodynastes_pulverulentus	6	0	AF544784	YPX559	AF471031	YPX559	AF471157 DQ486163	YPX559
Lamprophiidae	Boaedon_fuliginosus	6	0	AY122681	AY188079	AF471060	FJ433993	AF544686	FJ434094
Lamprophiidae	Gonionotophis_capensis	6	0	AF544769	YPX060	HQ207116	FJ433995	AF544703	FJ434096
Natricidae	Afronatrix_anoscopus	6	0	YPX522	YPX522	AF420073	YPX522	YPX522	YPX522
Natricidae	Amphiesma_stolatum	6	0	YPX553	YPX553	AF471030	YPX553	YPX553 AF471121 AF544697	YPX553
Natricidae	Natrix_natrix	6	0	YPX538 AF544776	AF158530	AY866541	JQ599036	YPX539	KF234022
Natricidae	Rhabdophis_subminiatus	6	0	YPX566	AF544805	JQ598951	JQ599047	YPX566	YPX566
Natricidae	Thamnophis_sirtalis	6	0	YPX539	YPX539	AF420193	JQ599058	DQ902094	YPX539
Pareidae	Aplopeltura_boa	6	0	AF544761	AF544787	JF827673	FJ433984	AF544715	FJ434085
Pareidae	Pareas_carinatus	6	0	AF544773	AF544802	JQ598940	FJ433985	AF544692	FJ434086
Pareidae	Pareas_hamptoni	6	0	YPX562	YPX562	AY425809	YPX562	YPX562 AF544709	YPX562
Psammophiidae	Psammophylax_variabilis	6	0	AF544774	AY611864	AY612046	FJ433996	AY611955 FJ387213 AF544710	FJ434097
Psammophiidae	Rhamphiophis_oxyrhynchus	6	0	YPX523	YPX523	JQ598953	JQ599049	YPX523	YPX523
Pseudoxenodontidae	Pseudoxenodon_bambusicola	5	0	JQ598833	JQ598893		JQ599044	JQ598996	YPX551
Pseudoxenodontidae	Pseudoxenodon_karlschmidti	6	0	JQ598834	JQ598894	AF471080	JQ599045	AF471102	KX695042
Pseudoxenodontidae	Pseudoxenodon_macrops	5	0	JQ598835		JQ598949	YPX564	YPX564 FJ387207 DQ486161	YPX564
Pseudoxyrhopiidae	Duberria_lutrix	6	0	FJ404154 YPX090	YPX090	DQ486413	YPX090	AF471138 YPX502 AF544685	YPX090
Pseudoxyrhopiidae	Leioheterodon_madagascariensis	6	0	AF544768 YPX502	AY188061	AY188022	JQ599034	AY187983	YPX502
Sibinophiidae	Scaphiodontophis_annulatus	4	0			GQ927323	YPX080	GQ927318	YPX080
Sibinophiidae	Sibynophis_collaris	5	0	YPX535 NC009768	YPX535 EF669477	KC000121	YPX535	YPX535	
Viperidae	Agkistrodon_piscivorus	6	0	YPX802	YPX802	DQ523161	JQ599004	YPX802	YPX802
Viperidae	Azemiops_feae	6	0	YPX807	YPX807	AF512748 AY352747	EU402628	YPX807	YPX807
Viperidae	Bitis_gabonica	6	0	YPX816	YPX816	AJ275695	YPX816	YPX816	YPX816
Viperidae	Bothriechis_schlegelii	6	0	AF057213	AF057260	AY223590	FJ433983	AF544680	FJ434084

Viperidae	Bothrops_atrox	6	0	YPX813	YPX813	AF246267	YPX813	YPX813	YPX813
Viperidae	Causus_lichtensteinii	6	0	YPX796	YPX796	YPX796	YPX796	YPX796	YPX796
Viperidae	Crotalus_durissus	6	0	YPX791	YPX415	AY196653	YPX791	YPX791	YPX415
Viperidae	Macrovipera_lebetina	6	0	YPX817	YPX817	AJ275713	YPX817	YPX817	YPX817
Viperidae	Sistrurus_catenatus	5	0	DQ464268	AF259119	AY223610		KF410311	GQ334686
Xenodermidae	Achalinus_rufescens	5	0	YPX105	YPX105	YPX547	YPX105		YPX105
Xenodermidae	Stoliczka_borneensis	5	0	AF544779	AF544808		FJ433982	AF544721	FJ434083
Xenodermidae	Xenodermus_javanicus	5	0	AF544781	AF544810	AY425810	EU402667	AF544711	

3.11. Appendix S2

Table S1. Primers used in this study to amplify gene segments.

KIZ	Gene	Primer	Sequences	Reference
7568	<i>12S</i>	L1091mod	5' CAAACTAGGATTAGATACCCTACTAT 3'	Kocher et al. (1989)
7569		H1557mod	5' GTACRCTTACCWTGTTACGACTT 3'	Knight and Mindell (1994)
7571	<i>16S</i>	L2510mod(16sar)	5' CCGACTGTTTAMCAAAAACA 3'	Palumbi et al. (1991)
7573		H3056mod(16Sbr)	5' CTCCGGTCTGAACTCAGATCACGTRGG 3'	Palumbi et al. (1991)
7574	<i>Cytb</i>	703Botp.mod	5' TCAAAYATCTCAACCTGATGAAAYTTYGG 3'	Pook et al. (2000)
7575		MVZ16p.mod	5' GGCAAATAGGAAGTATCAYTCTGGYTT 3'	Pook et al. (2000)
7585	<i>C-mos</i>	S77	5' CATGGACTGGGATCAGTTATG 3'	Lawson et al. (2005)
7586		S78	5' CCTTGGGTGTGATTTTCTCACCT 3'	Lawson et al. (2005)
7594	<i>Bdnf</i>	BDNFF	5' GACCATCCTTTTCTKACTATGGTTATTTTCATACTT 3'	Noonan and Chippindale (2006)
7595		BDNFR	5' CTATCTTCCCCTTTTAATGGTCAGTGTACAAAC 3'	Noonan and Chippindale (2006)
7596	<i>Nt3</i>	NT3F3	5' ATATTTCTGGCTTTTCTCTGTGGC 3'	Noonan and Chippindale (2006)
7597		NT3F4	5' GCGTTTCATAAAAATATTGTTTGACCGG 3'	Noonan and Chippindale (2006)

Table S2. Best-fit partitions and models for the RAxML concatenated analysis.

No.	Best Model	Characters numbers – 12 subsets	Partition names
1	GTR+G	1-501	12S
2	GTR+G	502-1078	16S
3	GTR+G	1079-2166\3	Cytb1
4	GTR+G	1080-2166\3	Cytb2
5	GTR+G	1081-2166\3	Cytb3
6	GTR+G	2167-2877\3 2168-2877\3	Bdnf1, Bdnf2
7	GTR+G	2169-2877\3	Bdnf3
8	GTR+G	2878-3468\3	Cmos1
9	GTR+G	2879-3468\3 2880-3468\3	Cmos2, Cmos3
10	GTR+G	3469-4002\3	Nt31
11	GTR+G	3470-4002\3	Nt32
12	GTR+G	3471-4002\3	Nt33

References

- Kocher, T. D., Thomas, W. K., Meyer, A., Edwards, S. V., Pääbo, S., Villablanca, F. X., Wilson, A. (1989). Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 86, 6196–6200. doi.org/10.1073/pnas.86.16.6196
- Knight, A., Mindell, D. P. (1994). The phylogenetic relationship of Colubrinae, Elapidae and Viperidae and the evolution of front-fanged venom systems in snakes. *Copeia*, 1–9. doi.org/10.2307/1446664
- Palumbi, S. R., Martin, A., Romano, S., McMillan, W. O., Stice, L., Grabowski, G. (1991). *The simple fool's guide to P.C.R.* Honolulu: University of Hawaii Press.
- Pook, C. E., Wüster, W., Thorpe, R. S. (2000). Historical biogeography of the western rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus viridis*), inferred from mitochondrial DNA sequence information. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15, 269–282. doi.org/10.1006/mpev.1999.0756
- Lawson, R., Slowinski, J. B., Crother, B. I., Burbrink, F. (2005). Phylogeny of the Colubroidea (Serpentes): New evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37, 581–601. doi.org/10.1016/j.ympev.2005.07.016
- Noonan, B. P., Chippindale, P. T. (2006). Dispersal and vicariance: The complex evolutionary history of boid snakes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40, 347–358. doi.org/10.1016/j.ympev.2006.03.010

3.12. Appendix S3. Specimens Examined.

We examined specimens from the following herpetological collections for external, hemipenial (given in bold) and cranial morphology (with an *):

Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB), Brazil; Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (DZUFRGS), Brazil; Instituto Butantan (IBSP), Brazil; Laboratório de Animais Peçonhentos e Herpetologia da Faculdade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana (LAPH/UEFS), Brazil; Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP), Brazil; Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (MCN), Brazil; Museu de História Natural Capão da Imbuia (MHNCI), Brazil; Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Brazil; Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), Brazil; Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Brazil; Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Brazil.

Adelphostigma occipitalis: BRAZIL: BAHIA: IBSP 1403; Cruz das Almas: LAPH/UEFS 258; Feira de Santana: LAPH/UEFS 614; Lençóis: LAPH/UEFS 881. DISTRITO FEDERAL: Brasília: CHUNB **18368**, 20367, 23712, 29319; GOIÁS: Campinorte: IBSP 9395. MATO GROSSO: Itiquira: DZUFRGS 6193*. MINAS GERAIS: Ibiá: CHUNB 24386, IBSP 27337. RIO GRANDE DO SUL: Arroio Teixeira: MCP 7581; Bagé: MCP 1856; Bento Gonçalves: MCN 7326; Bom Jesus: DZUFRGS 5359*; Caçapava do Sul: MCP 6065; Encruzilhada do Sul: MCP 7987; Lagoa Vermelha: MCN 4186; Pelotas: IBSP 10510; Porto Alegre: MCP 2392, 4719, 4782, 12330. SANTA CATARINA: Jaguaruna: DZUFRGS **6466**. SÃO PAULO: Aparecida: IBSP 19144, 19617; Caçapava: IBSP 4306, **48945**; Pindamonhangaba: IBSP 41449, 6714, 16896, 18806; São Miguel Arcanjo: MCP **4817**; Simarés (IBSP 10021).

Adelphostigma quadriocellata: BRAZIL: PARÁ: Augusto Corrêa: MPEG 2365, 3900, 4561, 6554; Breves: MPEG 17362, 20487; Bragança: MPEG 5019, **6340**; Colônia Nova: MPEG 12884; Curuatinga: MCP **7904**, 7912; Curuçá: MPEG 7146; Melgaço: MPEG 20144, 20294; Paranaúpebas: MPEG 1973; Peixe-Boi: MPEG 1420; Santarém: IBSP **59508***; Tucuruí: IBSP 46876, 46938; Visou: MPEG 3715, 5973, 7297, 7688, 10170, 14081, 15965, 16293, 16303.

Amnisiophis amoenus: BRAZIL: MINAS GERAIS: Baependi: IBSP 335; Santa Rita de Ibitipoca: MNRJ 7706, 7707; Simonésia: UFMG 3271, **3272**. PARANÁ: Arapongas: IBSP 10460, 10504; Dorizon: IBSP **1045**; São José dos Pinhais: MHNCI **826**. RIO DE JANEIRO: Parati: MNRJ 1809, 1810; Cachoeiras de Macacu: MNRJ **18068**. SÃO PAULO: Bananal: IBSP **9569**; Cubatão: IBSP 19506; Juquitiba: IBSP **26406**; Pindamonhangaba: IBSP 10048; Pissaguera: IBSP 19506*; São Paulo: IBSP 3093, 25632*, 40233, 56479, 88357, 88359*, **89773**, 89774.

Dibernardia affinis: BRAZIL: SÃO PAULO: Alumínio: IBSP 40756; Arujá: IBSP 30719; Bragança Paulista: IBSP 42119; Capão Bonito: IBSP 46648; Cubatão: IBSP 12535; Diadema: IBSP 68378; Mogi das Cruzes: IBSP 33034, 41047, 46468, **62824**; Ribeirão Pires: IBSP **51561**; São Bernardo do Campo: IBSP **81053**.*

Dibernardia bilineata: BRAZIL: SÃO PAULO: Campos do Jordão: IBSP 26806, 41393, **42962***, **82065**; Itapeverica da Serra: IBSP 24559, 24560, 31815; Mogi das Cruzes: IBSP 23524; Poá: IBSP 1364, 9410, 9881; Santos: IBSP 26216; São Paulo: IBSP **90021**.

Dibernardia persimilis: BRAZIL: SÃO PAULO: Campos do Jordão: IBSP **55279**, 55498, 65562, 65563; São Luís do Paraitinga: IBSP **69141**, 69142; São Paulo: IBSP **89091**.

Dibernardia poecilopogon: BRAZIL: RIO GRANDE DO SUL: Bagé: DZUFRGS **5973**; Barão do Triunfo: MCP 11831; Dom Feliciano: MCP 12486, 13595, 13700; Santa Vitória do Palmar: DZUFRGS **7050***; São Francisco de Paula: MCP 7580; Viamão: DZUFRGS **6888***.

Echinanthera cephalomaculata: BRAZIL: ALAGOAS: Quebrangulo: MCP 5118.

Echinanthera cephalostriata: BRAZIL: ALAGOAS: Quebrangulo: URCA **4102**. MINAS GERAIS: IBSP **54305**. SÃO PAULO: Campos do Jordão: IBSP 9405, 23201, 23610, 45539, 62491; Cananéia: IBSP 62201; Capão Bonito: IBSP 27610; Guarujá: IBSP 22572, 44127; Iguape: IBSP 32391*, 57982, 58025; Ilhabela: IBSP 56933, **57089***; Mairiporã: IBSP 72076; Miracatu: IBSP 64573; Peruíbe: IBSP 20799; São José do Barreiro: IBSP **84971***; São Vicente: IBSP 54814; Taboão da Serra: 46257, 54941, 55004, **55321**, 56500.

Echinanthera cyanopleura: BRAZIL: RIO GRANDE DO SUL: Caxias do Sul: MCP 12190, 14281; Dom Pedro de Alcântara: MCP 4346, 9550, 15703, 7184, 15552, 9533;

Passo Fundo: CRUPF: 693, 715, 804, 862, 878, 890, 893, 902, 913, 919, 929, 943, 944, 945, 962, 963, 964, 966, 970, 978, 996, 1143, 1172, 1174, 1195, 1448, 1458, 1465, 1490. SÃO PAULO: Ribeirão Grande: IBSP **81751***.

Echinanthera melanostigma: BRAZIL: MINAS GERAIS: Juiz de Fora: IBSP 31063; Simonésia: UFMG **3273**. SÃO PAULO: Barueri: IBSP 31628; Caieiras IBSP 68046; Ibiúna IBSP 58575*; Ilhabela: IBSP 56933*; Itapecerica da Serra: IBSP 40938; Franco da Rocha: IBSP **4748**.

Echinanthera undulata: BRAZIL: MINAS GERAIS: Camanducaia: IBSP 55169; Extrema: IBSP 6624; Itajuba: IBSP 25826; Machado: IBSP 10998. SÃO PAULO: Barueri: IBSP **79888**; Ibiúna: IBSP 22904*, 22905, 32252*, 52528, 58677; Itapevi: IBSP 61862; Franco da Rocha: IBSP 4488; Guarulhos: IBSP 23549; Guararema: IBSP 58749; São Bernardo do Campo: IBSP 7261, 7262, 28119, 55151, 67750; São Caetano do Sul: IBSP 27423; São Paulo: IBSP **92283**.

Sordellina punctata: BRAZIL: SÃO PAULO: Embu-Guaçu: IBSP **84433**, 84435*, **84477**.

Taeniophallus brevirostris: BRAZIL: UMMZ 246843*; AMAZONAS: Presidente Figueiredo: MPEG 7469, 17574, 17538; Reserva INPA-WWF-Porto Alegre: MZUSP 7604, 8413, 8414, 8442, 8543, 8544. PARÁ: Benevides: MPEG **8639**; Bragança: MPEG **5550**; Castanhal: MPEG **2679**. Juruti: MPEG 22494; Melgaço: MPEG 19959, 20082, 20200; Portel: MPEG 23209, 23210; Viseu: MPEG **5248**, 7305.

Taeniophallus nicagus: BRAZIL: AMAPÁ: Laranjal do Jarí: MPEG 23312; Rio Maracá: MZUSP 11720; Santana: IBSP **91656**; Serra do Navio: MPEG 19786. AMAZONAS: Balbina: MZUSP 9652; Itacotiara: MPEG 23764; Reserva INPA-WWF-Porto Alegre: MZUSP 7614, 8441. PARÁ: Oriximiná: MPEG 23490, 23709.

3.13. Appendix S4

Lost holotype and taxa recognition

In the original description of *Enicognathus amoenus*, Jan (1863) wrote: “Ha 17 serie di squame, un frenale tanto alto quanto largo, un preoculare un po' inciso dal frenale, 2 postoculari dei quali il superiore due volte più grande dell' inferiore, 3 temporali (1 + 2) e 8 sopralabiali la cui posizione è la seguente: il 1° sorpassa la narice, il 2° tocca il nasale, il frenale ed il preoculare, il 3° il preoculare e l'occhio, il 4° l'occhio soltanto, il 5° l'occhio ed il postoculare inferiore, il 6° lo stesso postoculare ed il temporale anteriore, il 7° questo temporale e l'inferiore in 2^a fila, 1' 8° quest' ultimo scudetto. I sottolabiali sono 9 dei quali 5 a contatto degli inframascellari.” [Translation from Italian: “There are 17 series of scales, a loreal as high as wide, a preocular slightly engraved by the loreal, two postoculars of which the superior is twice the size of the inferior, three temporals (1 + 2) and eight supralabials whose position is the following: the 1st surpasses the nostril, the 2nd touches the nasal, loreal and preocular, the 3rd the preocular and the eye, the 4th only the eye, the 5th the eye and the postocular inferior, the 6th the same postocular and the temporal anterior, the 7th the same temporal and a dorsal in the 2nd row, the 8th is the last shield. There are nine infralabials of which five in contact with the chin shields.”]

With respect to coloration, Jan (1863) wrote: “Tutta la parte superiore del corpo è bruno-olivaceo; più oscura è la testa che dietro agli occhi ha una striscia nera che orla in parte i sopralabiali. Ai lati del corpo vedesi una serie di squame orlate di nero per cui rassomiglia ad una catena che posteriormente e sulla coda si converte in una striscia nerastra. Ai due angoli degli addominali havvi un grosso punto nero mentre tutto l' addome e la parte inferiore della coda sono minutamente punteggiati di bruno.” [Translation from Italian: “All the upper part of the body is brownish-olivaceous; the head is darker behind the eyes and has a black stripe that borders the suprarabial parts. On the sides of the body we see a series of black-edged scales which resembles a chain that on the back and on the tail converts into a blackish stripe. At both ends of the ventrals there is a big black spot while the whole venter and the lower part of the tail are minutely dotted with brown.”] (Figure 1).

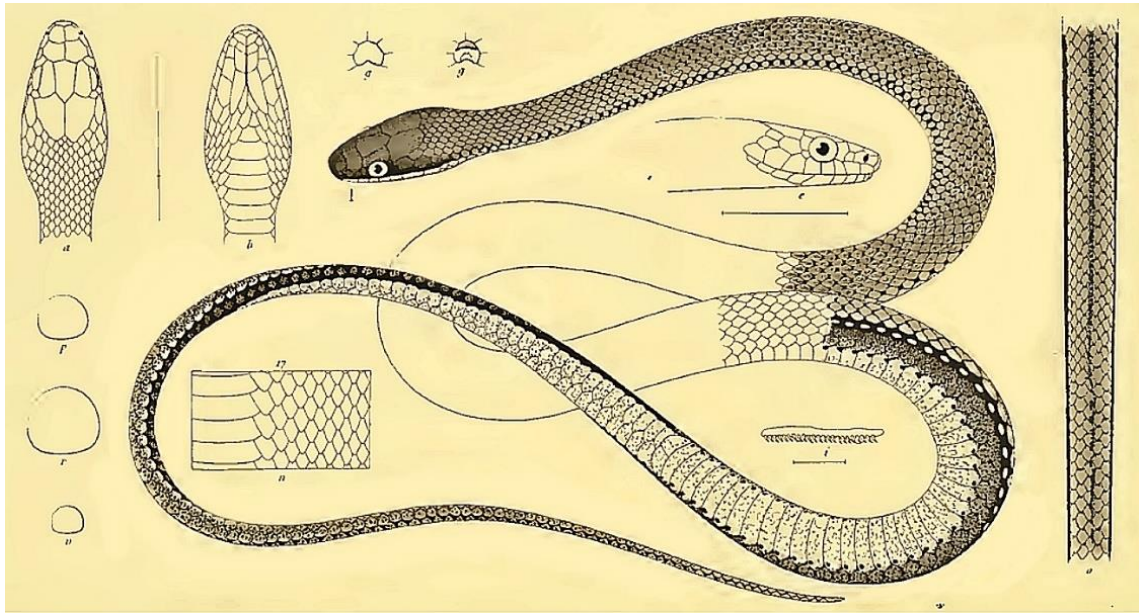


Fig.1. Original plate of *Enicognathus amoenus* illustrated by Jan (1866). Available at <https://www.biodiversitylibrary.org/item/24337#page/12/mode/1up>

Finally, Jan (1863) finishes the description with measurements and pholidosis: “L' esemplare che conservasi nel nostro Museo è lungo 59" (coda 21"); dopo 2 paja di squame gulari si contano 143 addominali, 1' anale diviso e 94 caudali doppi.” [Translation from Italian: “The specimen that we keep in our Museum is 590 mm long (tail 210 mm); after two pairs of gulars scales there are 143 ventrals, 1 divided anal and 94 paired subcaudals”].

To our understanding, Jan's description, although brief, is satisfactory for the unequivocal recognition of *Enicognathus* (= *Amnisiophis*) *amoenus* over the years. Except for changes at the genus level (see Uetz et al., 2020), there is no evidence of nomenclature problems involving this entity at the specific level (e.g., synonymies). For this reason, even though the holotype of *A. amoenus* is probably lost (Wallach et al. 2014), we have decided not to designate a neotype for it to avoid unnecessary taxonomic problems (ICZN 1999; Article 75.2).

Description of external morphology (n = 20): Head length almost twice the width, slightly arched (becoming straight in adults) in lateral view, tapering to a rounded tip in dorsal view; cervical constriction distinct; rostral subtriangular in frontal view, wider than high, barely visible in dorsal view; internasals paired, slightly wider than long; prefrontals

paired, slightly wider than long; supraoculars about 2.5 times longer than wide; frontal subpentagonal, wider anteriorly, about twice longer than wide, and tapering posteriorly; parietals about 1.5 times longer than wide; nasals divided; nostril between prenasals and postnasals; prenasals higher than long; postnasals higher than long, slightly longer than prenasals; loreal as high as long ($n = 9$) or higher than long ($n = 7$), contacting second and third supralabials below, prefrontals above, postnasals anteriorly, and preoculars posteriorly; one preocular, barely visible from above; pupils round; postoculars two, higher than long; upper postocular slightly higher than lower postocular; anterior temporal one, longer than high (rarely as high as long); posterior temporals two, longer than high, the upper larger than the lower; supralabials eight, usually the third, fourth and fifth contacting the orbit (sometimes fourth and fifth only); symphyisial triangular, twice wider than long; infralabials usually nine, rarely eight; first four infralabials contacting chin shields, rarely the first three; first pair of infralabials in contact, preventing symphyisial/chin shields contact; chin shields over two times longer than wide; two gular scale rows; preentrals usually two or three, rarely one or absent; 17/17/17 dorsal scale rows with one or two apical pits; cloacal plate divided; subcaudals paired; caudal spine conical and acuminate.

Colour pattern variation in preservative ($n = 20$) (Figs. 2–3): Dorsum of head Medium Plumbeous (294) to Plumbeous (295), usually with a pair of Pale Neutral Gray (296) or Light Neutral Gray (297) spots on the parietals; lateral of head Medium Plumbeous (294) or Plumbeous (295), with postocular stripe Dusky Brown (285); supralabials Smoky White (261), suffused or not of Light Sky Blue (191) to Dark Blue Gray (194) in the upper half portion of the scales in contact with the orbit and adjacent, or even entirely mottled (first and last supralabials); ventral face of head Smoky White (261), occasionally with the gular scales adjacent to preentrals slightly suffused of Light Sky Blue (191) or Dark Blue Gray (194); dorsum entirely Medium Plumbeous (294) to Plumbeous (295), with or without Pale Neutral Gray (296) spots; first lateral and paraventral half of the body Medium Water Blue (182) to Dark Blue Gray (194); usually an Pale Cerulean Blue (174) spotted line in the 3rd dorsal scale row; half lateral and paraventral end of the body Sepia (286) suffused by Pratt's Payne's Gray (293) to entirely Dark Neutral Gray (299); ventral scales Cream White (52) to Smoky White (261), except for the lateral extremities that presents the same gradient pattern of the paraventral region along the body and usually possess a spot Dark Neutral Gray (299) per scale; anterior portion of the ventral

scales may present transverse Dark Neutral Gray (299) bands, usually observed only in larger specimens; the dorsum and lateral of the tail follow the pattern of the final half of the body; subcaudals with the same colouration as the ventral portion of the body, but without transverse bands. Iris Cyanine Blue (189) suffused by Light Venetian Blue (165) with Clay Colour (20) in the upper portion. Occasionally entirely Dark Neutral Gray (299).

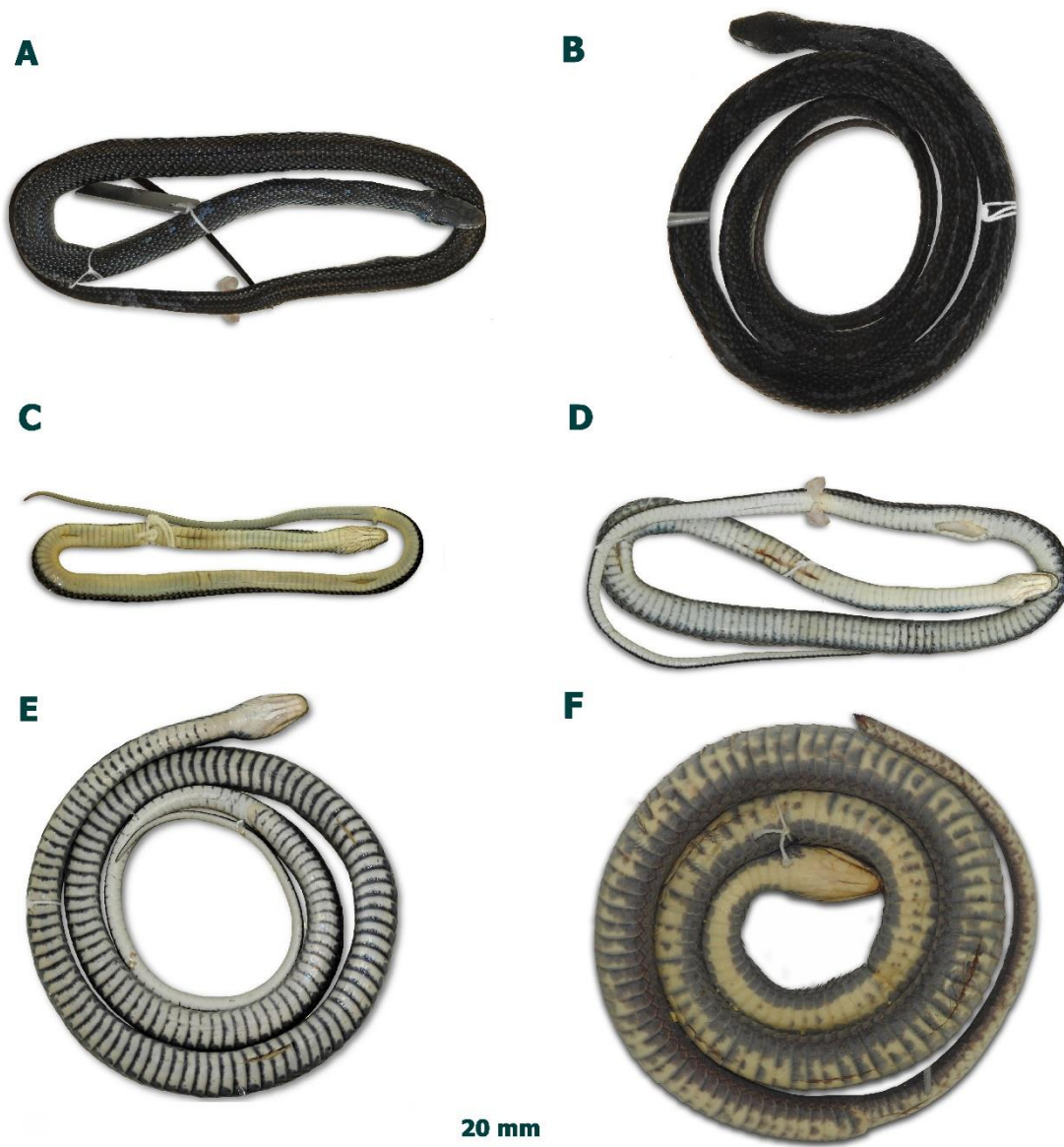


Fig. 2. General dorsal and ventral patterns of *Amnisiophis amoenus* in preservative. (A, D) IBSP 89.774, (B, E) IBSP 88359, (C) IBSP 89.773, all from municipality of São Paulo,

south-eastern Brazil, and (F) IBSP 10.460, from municipality of Arapongas, southern Brazil. Dorsal views in the top row, ventral views in the middle and bottom rows.

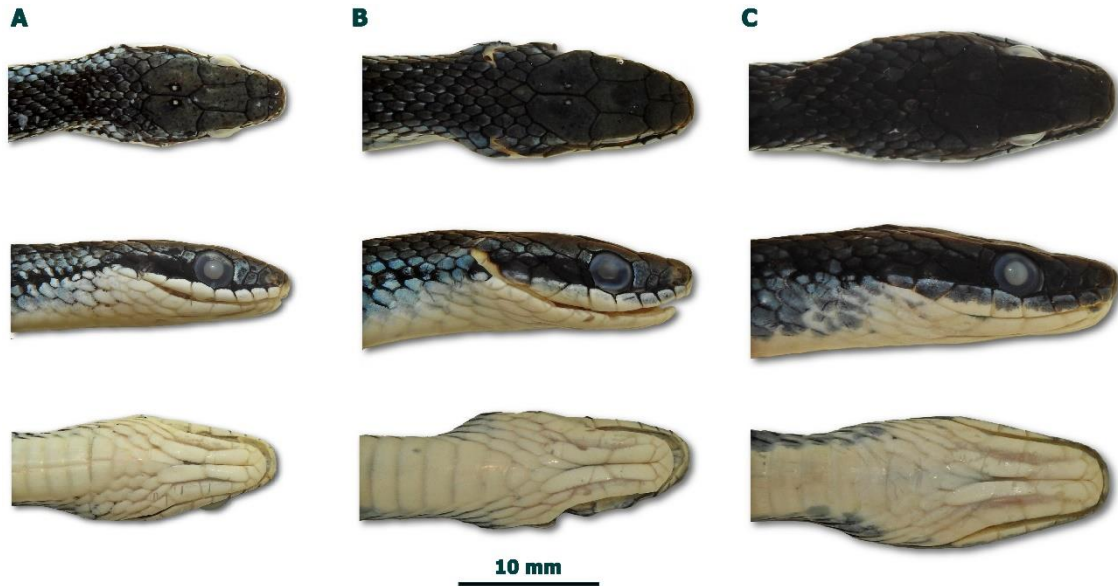


Fig. 3. Head pattern variation of *Amnisiophis amoenus* in preservative, from municipality of São Paulo, southeastern Brazil. (A) IBSP 89.773 (B) IBSP 89.774 and (C) IBSP 88359. Dorsal views in upper row, lateral views in middle row and ventral views in bottom row.

Colour pattern in life (Fig. 4): (IBSP 89.773, a male from municipality of São Paulo): Dorsum and side of the head Light Grass Green (109) mottled by Jet Black (300); each parietal has a Lime Green (116) spot surrounded by Jet Black (300); postocular stripe Jet Black (300), interrupted in the second dorsal scale row; supralabials Smoky White (261), with upper border of the same colour as the postocular stripe; ventral face of head Smoky White (261); first third of the body Medium Hooker's Green (137) in the upper part of the dorsum, about 9 scales wide. In these scales there are usually one or two Medium Paris White (140) small spots, varying to Opaline Green (106) towards the lateral region, which presents a softly Yellow-Green (103) spotted line tightly marginalized by Jet Black (300) in the 3rd dorsal scale row; paraventral region of the same colour as the spotted line, varying to Lime Green (116) towards the midbody; at the midbody, there is a one scale wide Dusky Brown (285) vertebral stripe, in which each scale has a pair of Cream White (52) spots or dashes, and the adjacent dorsal upper part becomes Olive-Brown (278), with the lateral region Ground Cinnamon (270), and the spotted line at 3rd dorsal scale row becoming Cream White (52), tightly marginalized by Jet Black (300). The

paraventral region is Tawny (60) suffused by Lime Green (116); ventral scales are Cream White (52) except for the extremities, which present the same gradient pattern of the paraventral region along the body, with the addition of a Jet Black (300) spot per scale; Dorsal region of the tail is Raw Umber (280) becoming Beige (254) at the lateral portion and Jet Black (300) paraventrally; subcaudals Cream White (52). Iris Warm Sepia (40) with Clay Colour (20) in the upper portion.



Fig. 4. General view of *Amnisiophis amoenus* (IBSP 89.773) in life. from municipality of São Paulo, southeastern Brazil.

Hemipenial morphology (n = 5) (Fig. 5): Hemipenis retracted *in situ* (n = 5) extend to subcaudals 6–9. The everted organ is slightly bilobed, unicalyculate and semicapitate. The lobes are slightly or moderately unequal in size; sulcus spermaticus divided just below half of the organ length, at the base of the capitulum, centrolineally oriented, reaching the tips of lobes; the intrasulcar region is wide and ornamented by large calices; the papillae on the sulcate side are soft, without spinules, and similar in size. At the asulcate side, the capitulum is restricted to the first distal third of the organ due to the presence of an interspinal area that traverses longitudinally the hemipenis' medial portion from the middle of the capitulum (except IBSP 9569, in which almost reaches the tip) to

the base of the hemipenial body; this interspinal area has a row of small papillae on its midline; the edges of the capitulum around the interspinal area are ornamented with enlarged flaplike papillae; the edges of the interspinal area of the upper half of the hemipenial body immediately below the capitulum are ornamented by small spines which diverge towards the basal region of the sulcate side and increase gradually in size; the edges of the interspinal area of the lower half of the hemipenial body are ornamented by large, symmetrically arranged spines to the base, that provide the "flounce" appearance. Large spine at basal end of interspinal area absent.



Fig. 5. lateral (left), sulcate (center), and asulcate (right) views of the fully everted hemipenis of *A. amoenus* (UFMG 3272), from Mata do Sossego Reserve, municipality of Simonésia, southeastern Brazil.

Cranial osteology (n = 3) (Fig. 6):

Premaxilla. Slightly triangular anteriorly, toothless, with concave or convex lateral edges expanding dorsally and forming an ascendant process, but not touching the nasals; basal portion of ascending process large and apical portion sharp, narrower than base; laterally, there are two transverse processes expanding toward the maxillary, but not touching it; two vomerine processes in ventral view, contacting the vomers.

Septomaxillaries. Paired, ventral to nasals, dorsal to vomers and posterior to the premaxilla; anterior edges not touching the ascending process of the premaxilla; a prominent dorsolateral process curved toward the convex edges of the nasals; anteroposteriorly (slightly posterior to the level of the dorsolateral process), the septomaxilla forms the capsule of the vomeronasal organ together with the vomers; posterior edges attached to the frontals; posterodorsal surface in contact with the nasals.

Vomers. Paired, each one with the anterior processes overlapped by the vomerine processes of premaxilla; vomers in partial contact in the medioventral region, where they are also laterally enlarged and overlapped by the palatines; posterior processes extend in the final portion of each vomer, giving them a slightly triangular shape, where a large foramen is present.

Nasals. Paired, joined medially; trapezoidal in dorsal view, with lateral convex edges slender than medial edges; anterior edges do not contact ascendant process of premaxilla as well as posterior edges do not contact frontals; ventrally, the vertical laminae of nasals are in contact with the posterodorsal surface of the septomaxillaries.

Frontals. Paired, joined medially; rectangular, about twice longer than wide, contacting prefrontals anterolaterally and parietal posteriorly; the region of contact between frontals and prefrontals presents a short prefrontal process; antero and posteromedial regions forming a small chevron-shaped cavity; frontals and parietal compose the dorsal edge and the posterior inner wall of the ocular orbit; orbital foramen inserted in region of contact between frontals and parietal; most part of the foramen inserted into frontals.

Parietal. The largest bone of braincase, slightly wider than long and with subtriangular shape in dorsal view; the anterior edge contacts the frontals and has a small projection inserted in the posterior chevron-shaped cavity of the frontals; anterolaterally the parietal contacts the postorbitals, especially through the remarkable postorbital processes; posterolaterally it contacts the prootics, being slightly overlapped by the anterior edge of supratemporals ($n = 1$) or not ($n = 1$); posteriorly it is slightly overlapped by the supraoccipital; two parietal crests emerge at postorbital level and converge posteriorly until reaching the anterior edge of supraoccipitals.

Supraoccipitals. Fused, with irregular shape; concave edge contacts the parietal anteriorly, prootic laterally, and exoccipital posteriorly; a middorsal crest crosses the

supraoccipitals longitudinally and two oblique crests touch the exoccipital near the supratemporal.

Exoccipitals. Paired, comprising the dorsal edge of the *foramen magnum*; the exoccipitals contact the supraoccipital anterodorsally, the supratemporals laterally, the prootic ventrolaterally, and the basioccipital ventrally; ventrolateral portion with two large foramina (*fenestra ovalis* and jugular foramen).

Basioccipital. Pentagonal, with posterior portion tapered and anterior portion broader; contacts the atlas posteriorly, exoccipital posterodorsally, prootic anterolaterally, and parabasisphenoid anteriorly; posterior portion with inconspicuous dentigerous processes.

Parabasisphenoid. Spear-shaped, with posterior portion broader and anterior portion tapering shortly after the posterior portion of the palatine; two well developed lateral crests diverge posteriorly towards the parietals; the parabasisphenoid contacts the basioccipital posteriorly, the prootic posterodorsally, the parietal laterally, and frontals anterodorsally.

Prootics. Paired, irregular shaped; contacts the parietal dorsally and anterolaterally, the parabasisphenoid and basioccipital ventrally, the supraoccipital posterodorsally and the exoccipital posterolaterally; dorsal surface in contact with the ventral surface of the anterior portion of the supratemporal; the prootic is laterally pierced by two large foramina, the anterior foramen slightly smaller than the posterior; many smaller foramina are present ventrally, next to the region of contact with the parietal and the parabasisphenoid.

Prefrontals. Paired, irregular shaped; contacting the frontal posterolaterally and the maxillary and palatine ventrally, overlapping the palatine process of maxilla; prefrontals delimit the orbit anteriorly; in lateral view, the dorsal edge is slightly convex and the ventral edge is concave; in frontal view, the prefrontals are pierced by the lacrimal foramen.

Postorbitals. Paired, small and curved; the postorbitals delimit the orbital cavity posteriorly; the dorsal process is horizontally oriented in contact with the postorbital processes of the parietal, but not reaching the frontals; ventral edge not reaching the maxilla.

Columella auris. Paired, small and elongated; the basal plate of *columella auris* is inserted in the *fenestra ovalis*, composed by the posterolateral portion of the prootics and the anterolateral portion of the exoccipitals; the *columella auris* crosses the *fenestra ovalis* towards the medioventral process of the quadrate.

Maxillaries. Paired, elongated and narrow, located on the anterolateral portion of the skull; in lateral view, they extend from the anterior portion of nasals to the medial portion of parietals; anterior portion curved, forming the lateral edge of the anterior portion of the skull; posterior portion attached to the anterior portion of ectopterygoid; there are two medial processes: the palatine process at the medial portion (its dorsal surface contacting the ventral surface of prefrontal) and the ectopterygoid process at the posterior portion, (contacting the anterior portion of ectopterygoid); ventral surface with a longitudinal series of 27 to 31 posteriorly curved prediastemal teeth and two large, ungrooved postdiastemal teeth at the ectopterygoid process. Diastema approximately the size of one dental alveolus.

Palatines. Paired, elongated and narrow, located on the mesoventral portion of the skull; slightly shorter than the maxillaries; anterior portion not contacting the vomer-septomaxilla complex; maxillary process of palatine located anterolaterally, curved and tilted back, not contacting the palatine process of maxilla; choanal process at the medial portion, curved and not contacting the parabasisphenoid; posterior portion slightly forked and attached ventrally to the anterodorsal portion of pterygoid; ventral surface with a longitudinal series of 20 to 21 teeth of similar size through the entire length of the palatine.

Pterygoids. Paired, elongated, located posterior to the palatine; anterior portion tapered and slightly forked fits the posterior portion of the palatine; ventral surface curved laterally, with a longitudinal series of 31 to 33 teeth slightly smaller than the palatine teeth, decreasing in size posteriorly; ectopterygoid attached to the dorsomedial portion of the pterygoid at the level of 14th or 15th pterygoid teeth; from an anteroposterior direction, the posterior portion of the pterygoid becomes broader to the end of the row of teeth and then it becomes tapered and conical.

Ectopterygoids. Paired, elongated, located on the mesolateral portion of skull; anterior portion broader and bifurcated, ventrally attached to the ectopterygoid process of maxilla; anterior borders of the ectopterygoid exceed the ectopterygoid process of the maxilla,

reaching the level of the last prediastemal tooth; posterior portion of ectopterygoid ventrally attached to the dorsomedial portion of pterygoid.

Supratemporals. Paired, elongated, and laminar-shaped, located on the posterodorsal portion of skull; anterior portion ventrally contacts the dorsal surface of the prootic and slightly touches the parietal ($n = 2$) or not ($n = 1$); ventrally, the posterior border slightly contacts the exoccipital and dorsally articulates with the quadrate.

Quadrates. Paired, located on the posterolateral portion of the skull, obliquely oriented; proximal portion enlarged, articulates with the posterolateral portion of supratemporal; distal portion articulates with the glenoid cavity of the compound bone, forming the quadrate-articular joint; ventromedial portion with a ventromedial process projected towards the *columella auris*, without touching it; lateral lamina slightly concave and twisted posteriorly to the skull, tapering towards the distal portion; a short articulatory process on the distal end.

Compound bone. The largest bone of the mandible; anterior portion narrow and elongated, fitting between dorsal and ventral process of the dentary and extending until the level of 21st tooth; anterior portion also contacts the angular; anterolateral portion pierced by a foramen; mandibular fossa relatively deep, with one anterior internal foramen; mandibular fossa delimited by the crests of the prearticular and surangular, the first higher than the second; the compound bone is connected to the skull through the joint with the quadrate in the glenoid cavity; retroarticular process narrow and medially curved.

Dentaries. Elongated, located on the anterior edges of the mandibles; with 34 to 36 curved teeth of similar size distributed throughout the entire bone; the posteroventral portion contacts the posterior surface of the splenial and the anterodorsal edge of angular; bifurcated posterolaterally, forming the dorsal and ventral processes of the dentary, where it fits the anterior end of the compound bone; the dorsal process is slightly more than twice as long as the ventral; mentonian foramen single or divided, located laterally at level of 13rd to 15th teeth. Meckel's groove opening at level of 11st tooth and extending posteriorly to the end of the ventral process.

Splenials. Anterior portion tapered, fitting into the dental at the level of 14th teeth; The posterior portion is slightly oblique and contacts the anterior portion of the angulars. In

medial view, splenials contact the posteroventral portion of the dentary; posterior region with anterior mylohyoid foramen.

Angulars. Triangular, the anterior edge contacting the splenial and with an anterodorsal process contacting the posterior tip of the dentary at the level of the 25th or 26th teeth; the posterior portion is tapered and inserts into the compound bone; supracentral or superoposterior region with mylohyoid posterior foramen.

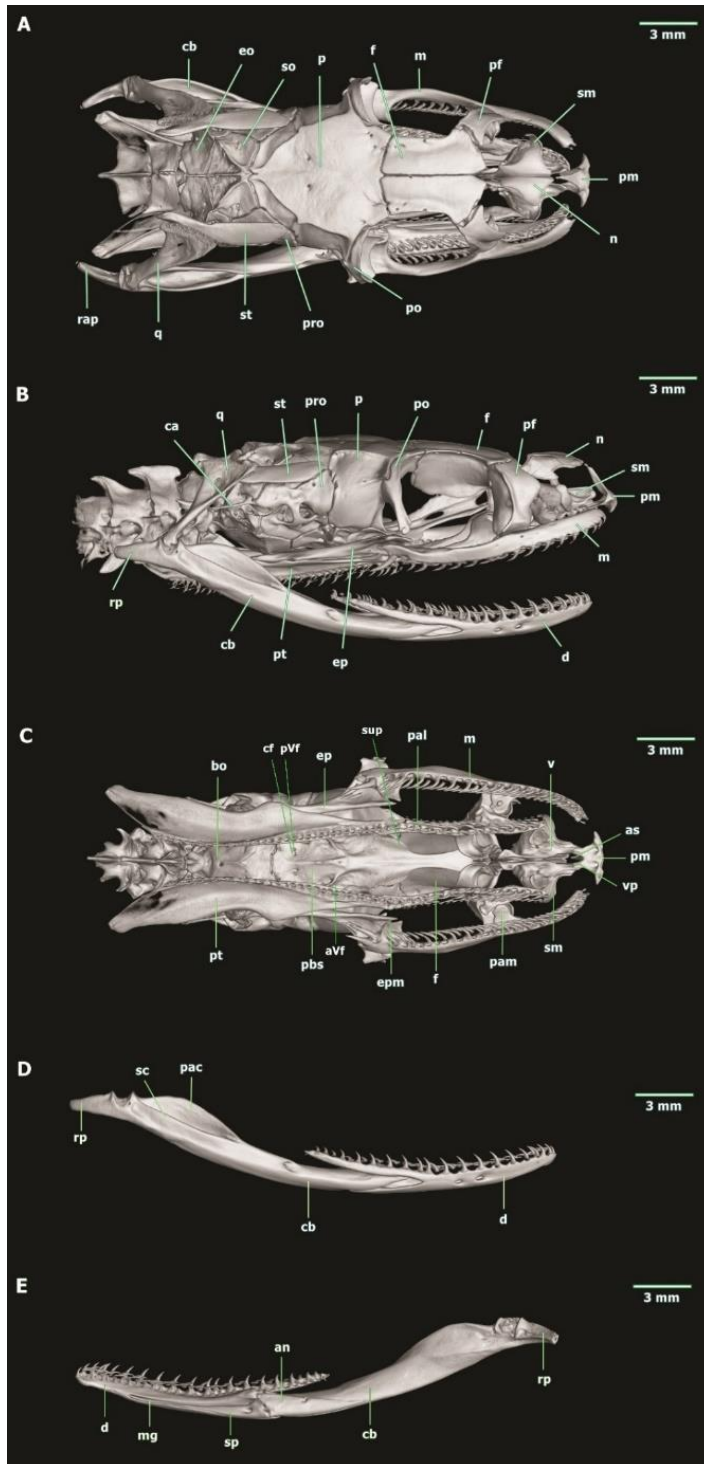


Fig. 6. Dorsal (A), lateral (B), and ventral (C) views of the skull and lateral (D) and medial (E) views of mandible of *Amnisiophis amoenus* (IBSP 88359), municipality of São Paulo, southeastern Brazil. Abbreviations: an = angular, mg = Meckel's groove, sc = surangular crest, pac = prearticular crest, vp = vomerian process of septomaxilla, sp = splenial, pm = premaxilla, n = nasal, pf = prefrontal, m = maxilla, f = frontal, p = parietal, po = postorbital, cb = compound bone, pro = prootic, so = supraoccipital, eo = exoccipital, rp = retroarticular process, sm = septomaxilla, st = supratemporal, q = quadrate, ca = columela auris, pt = pterygoid, ep = ectopterygoid, d = dentary, pal = palatine, v = vomerian process, pam = palatine process, epm = ectopterygoid process, pbs = parabasisphenoid, sup = suborbital process of parabasisphenoid, aVf = anterior Vidian foramen, pVf = posterior Vidian foramen, cf = carotid foramen, pt = pterygoid, and bo = basioccipital.

Contact between anterior region of supratemporal and posterolateral region of parietal may occur (n = 2) or not (n = 1); parietal crests with well-developed posterolateral projections (n = 2 sides), poorly developed (n = 2 sides) or absent (n = 2 sides); posterior region of the parietal slightly bifurcated (n = 1) or not (n = 2) (Fig. 7A). Mentonian foramen single and elongated (n = 2 sides), single and rounded (n = 1 side), or divided and rounded (n = 2 sides) (Fig. 7B). Posterior mylohyoid foramen located supracentrally (n = 2 sides) or superoposteriorly (n = 2 sides); posterior region of splenial with well-developed conical dentary process (n = 2 sides) or poorly developed (n = 3 sides); Meckel's groove closed before 11st tooth level (n = 2 sides) or partially open (n = 3 sides) (Fig. 7C). Quadrate with large central foramen (n = 1 side) or small (n = 5 sides) (Fig. 7D). Anterior region of the premaxilla slightly convex and depressed (n = 1), convex and not depressed (n = 1) or straight and not depressed (n = 1); lateral edges with posterior projections (n = 1) or not (n = 2); posterior region of vomerine processes slightly bifurcated (n = 1) or not (n = 2) (Fig. 7E). Anterior portion of parabasisphenoid slightly (n = 1) or deeply forked (n = 1); suborbital process of parabasisphenoid rounded (n = 1) or tapered (n = 1); crest over anterior Vidian foramen present (n = 1) or absent/poorly developed (n = 1); and carotid foramen and posterior Vidian foramen separated (n = 1) or slightly fused (n = 1) (Fig. 7F).

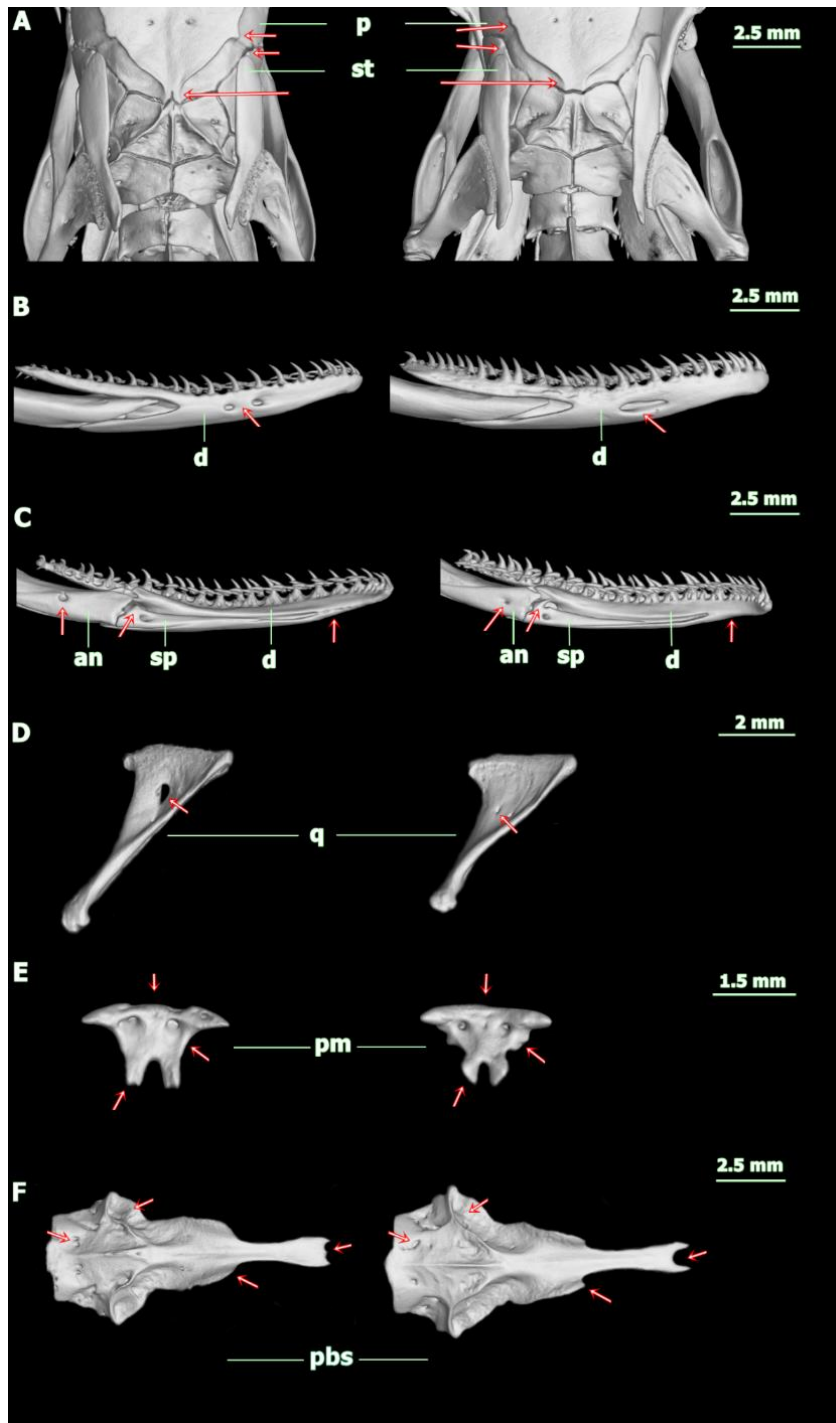


Fig. 7. Cranial osteology variation in *A. amoenus* between IBSP 88359 (left) and IBSP 25632 (right), both from municipality of São Paulo, southeastern Brazil: (A) development of posterolateral projections of the parietal crests, supratemporal-parietal contact and shape of the posterior region of parietal; (B) mentonian foramen shape; (C) posterior mylohyoid foramen localization, development of the conical dentary process and appearance of the Meckel's groove before the 11^o tooth level; (D) central foramen of quadrate; and (E) anterior region shape of premaxilla, presence/absence of posterior

projections on lateral edges and posterior region shape of vomerine processes; (F) Anterior region shape of parabasisphenoid, shape of suborbital process of parabasisphenoid, presence/absence of crest over anterior Vidian foramen, and shape of carotid and posterior Vidian foramen. Abbreviations: p = parietal, st = supratemporal, d = dentary, an = angular, sp = splenial, q = quadrate, pm = premaxilla, pbs = parabasisphenoid.

Quantitative variation (n = 20): Largest male 535 mm SVL, 280 mm TLL; largest female 695 mm SVL, 320 mm TLL; ventrals 139–150 (mean = 142.5 ± 3.2 ; n = 11) in males, 139–151 (mean = 144.7 ± 3.9 ; n = 9) in females, not statistically significant (t = 1.3886; p = 0.1819; n = 17); subcaudals 79–101 (mean = 92.8 ± 6.2 ; n = 10) in males, 80–93 (mean = 87.1 ± 4.4 ; n = 6) in females, not statistically significant (t = 1.9147; p = 0.0761; n = 16); usually fourth and fifth supralabials contacting eye (n = 25 sides), sometimes third, fourth and fifth (n = 17 sides); infralabials nine (n = 33 sides) or eight (n = 7 sides); preventrals one (n = 16) two (n = 2) three (n = 1) or none (n = 1); first four infralabials contacting chin shields (n = 38 sides), rarely first three (n = two sides); maxillary teeth 25 + 2 (n = 1 side), 27 + 2 (n = 2 sides), 28 + 2 (n = 2 sides), 29 + 2 (n = 1 side), 31 (without diastema, n = 1 side) or 31 + 2 (n = 2 sides); dentary teeth 34 (n = 2 sides), 35 (n = 1 side) or 36 (n = 1 side); palatine teeth 20 (n = 2 sides) or 21 (n = 2 sides); pterygoid teeth 31 (n = 1 side), 32 (n = 2 sides) or 33 (n = 2 sides).

References

- ICZN – International Commission on Zoological Nomenclature. 1999. International code of Zoological Nomenclature. 4th edition. The International Trust for Zoological Nomenclature and the Natural History Museum, London, UK.
- Jan, G. (1863). Enumerazione sistematica degli ofidi appartenenti al gruppo Coronellidae. *Archivio per La Zoologia L'Anatomia e La Fisiologia* 2, 213–330.
- Jan, G. (1866). *Iconographie générale des ophiidiens*. 16. Livraison. J.B. Paris, Baillière et Fils. doi.org/10.5962/bhl.title.4885
- Uetz, P., Freed, P., Hošek, J. (2020). The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org> [Accessed December 10, 2020].

Wallach, V., Williams, K. L., Boundy, J. (2014). Snakes of the world: a catalogue of living and extinct species. CRC press.

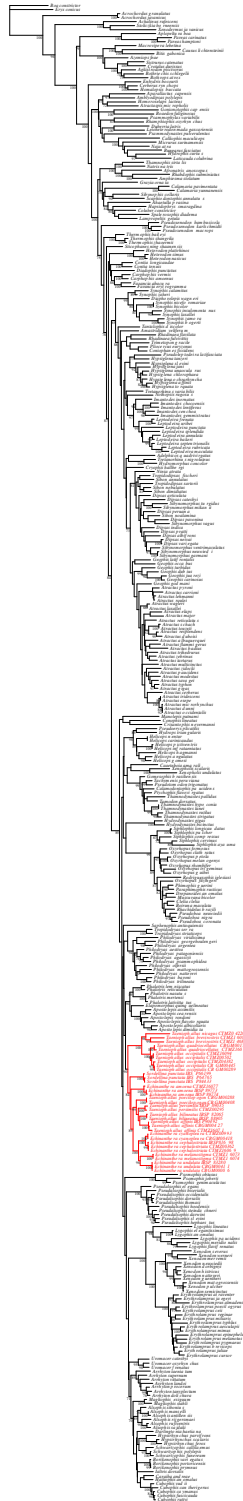
3.14. Appendix S5.

Figure S1. Complete maximum likelihood tree resulted from RAxML analysis based on the concatenated matrix. Numbers near branches represent bootstrap values. Tribe Echinantherini highlighted in red.

3.15. Appendix S6. Comparisons among Echinantherini genera according to the taxonomic rearrangement proposed in this study.

Adelphostigma Abegg, Santos-Jr., Costa, Battilana, Graboski, Vianna, Azevedo, Fagundes, Castille, Bonatto, Zaher & Grazziotin, **new genus**

Comparisons: Species of *Adelphostigma* are unique within Echinantherini to present 15/15/15 or 15/15/13 dorsal scale rows (versus 17/17/17 in *Amnisiophis*, *Dibernardia*, *Echinanthera*, and *Sordellina*, and 17/17/15 in *Taeniophallus*); a middorsal pattern composed of dark-brown blotches in the anterior region that are gradually replaced by paired spots towards the tail (versus undulating dark-brown stripe in *Echinanthera*, which can be vestigial in *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura* and *E. melanostigma*; straight dark-brown stripe in *Amnisiophis* and *Dibernardia*; uniformly dark-brown to black in *Sordellina*; and straight or undulating dark-brown stripes in *Taeniophallus*); and by having a nude, usually deep and proximally open pocket immediately below the capitulum on the asulcate face of the hemipenis (versus a pair of nude pockets delimited by small spines in *Taeniophallus*, and no nude pocket in *Amnisiophis*, *Dibernardia*, *Echinanthera*, and *Sordellina*)

Specifically, *Adelphostigma* can be differentiate from its counterparts based on the following traits (conditions for other Echinantherini genera in parentheses):

(1) from *Amnisiophis* by presenting a middorsal pattern composed by dark-brown blotches in the anterior region that are gradually replaced by paired spots towards the tail (a light spotted dark-brown straight vertebral stripe with a series of adjacent light spots); transverse bands at the base of the ventral scales in adults absent (present); 15/15/15 or 15/15/13 dorsal scale rows (17/17/17); apical pits absent (usually one or two); hemipenis unilobed or slightly bilobed, with the asulcate interspinal gap not reaching the proximal region of the organ due the presence of an enlarged central spine approximately at the midorgan (slightly bilobed, with the asulcate interspinal gap extending from the distal to the proximal region of the organ, with no enlarged central spine approximately at the midorgan); 13–19 maxillary teeth (27–33), 8–11 palatine teeth (20–21), 11–18 pterygoid teeth (31–33), dentary teeth 17–21 (34–36).

(2) from *Dibernardia* by having a middorsal pattern composed of a straight dark brown stripe (dark brown blotches in the anterior region gradually replaced by paired spots towards the tail); 15/15/15 or 15/15/13 dorsal scale rows (17/17/17); three

supralabials touching the orbit (two); hemipenis unilobed or slightly bilobed, with the asulcate interspinal gap not reaching the proximal region of the organ due the presence of an enlarged central spine approximately at the midorgan (unilobed, with the asulcate interspinal gap extending from the distal to the proximal region of the organ, with no enlarged central spine approximately at the midorgan); enlarged and laterally positioned proximal hemipenial spine absent (present).

(3) from *Echinanthera* due the absence of transverse bands at the base of the ventral scales in adults (present); no apical pits (usually one or two); hemipenis unilobed or slightly bilobed, with the asulcate interspinal gap not reaching the proximal region of the organ due the presence of an enlarged central spine approximately at the midorgan (unilobed, with the asulcate interspinal gap extending from the distal to the proximal region of the organ, with no enlarged central spine approximately at the midorgan); enlarged and laterally positioned proximal hemipenial spine absent (present); 13–19 maxillary teeth (24–35); 8–11 palatine teeth (19–21), 11–18 pterygoid teeth (30–37), dentary teeth 17–21 (34–40).

(4) from *Sordellina* by having a conspicuous pale canthal line (absent); immaculate venter in adults (usually with a longitudinal dark-brown stripe); three supralabials touching the orbit (usually two); hemipenis unicapitate and unycalicate (hemipenis semicapitate and noncalyculate); asulcate interspinal gap not reaching the proximal region of the organ due the presence of an enlarged central spine approximately at the midorgan (asulcate interspinal gap absent); posterior portion of basioccipital with inconspicuous dentigerous processes (with four conspicuous dentigerous processes).

(5) from *Taeniophallus* by having a conspicuous pale canthal line (versus absent); and no apical pits (versus usually one or two); pair of nude pockets delimited by small spines on the asulcate face absent (present).

Amnisiophis Abegg, Santos-Jr, Costa, Battilana, Graboski, Vianna, Azevedo, Fagundes, Castille, Bonatto, Zaher & Grazziotin, **new genus**

Comparisons: *Amnisiophis amoenus* is unique within Echinantherini since it presents: (1) dorsal color that progressively shifts from green to dark brown, from head to tail (versus absence of green dorsal color in all other species in the tribe); (2) usually with

light spots on the 3rd row of dorsal scales, forming a continuous line along the body (versus a continuous line on the 4th dorsal row in all other species, although *T. brevirostris*, *T. nicagus*, and *E. undulata* present a broken line); (3) dorsolateral crests of the parietal conspicuous and abruptly tapered in the posterior region, close to the contact with supraoccipital (versus conspicuous but smooth tapered in the posterior region in *Sordellina*, and inconspicuous in *Adelphostigma*, *Dibernardia*, *Echinanthera*, and *Taeniophallus*).

Specific comparisons between *Amnisiophis* and *Adelphostigma* are available in the above section. Specifically, *Amnisiophis amoenus* can be differentiate from its counterparts based on the following traits (conditions for other Echinantherini genera in parentheses):

(1) from *Dibernardia* by the presence of transverse bands at the base of the ventral scales in adults (absent); eight supralabials (usually seven); usually one or two apical pits (absent); hemipenis slightly bilobed with no enlarged and laterally positioned proximal spine (hemipenis unilobed with an enlarged and laterally positioned proximal spine); hemipenial asulcate interspinal gap terminates distally at a homogeneous group of small to medium-sized papillae (terminates distally at an abruptly cluster of several flaplike enlarged papillae); 20–21 palatine teeth (7–17), 31–33 pterygoid teeth (12–28), dentary teeth 34–36 (14–24); parabasisphenoid lateral crests conspicuous (inconspicuous).

(2) from *Echinanthera* by presenting a middorsal pattern composed by a light spotted dark-brown straight vertebral stripe with a series of adjacent light spots (undulating dark-brown stripe, which can be vestigial in *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura* and *E. melanostigma*); hemipenis slightly bilobed with no enlarged and laterally positioned proximal spine (unilobed with an enlarged and laterally positioned proximal spine).

(3) from *Sordellina* by having a middorsal pattern composed by a light spotted dark-brown straight vertebral stripe with a series of adjacent light spots (uniformly dark-brown to black in *Sordellina*); midventral portion with transverse bands at the base of the ventral scales in adults (usually with a longitudinal dark-brown stripe); usually three supralabials touching the orbit (usually two); subcaudals 79–101 (36–57); one or two apical pits (absent); hemipenis unicalyculate (noncalyculate); asulcate interspinal gap extending from the distal to the proximal region of the organ (asulcate interspinal gap

absent); 27–33 maxillary teeth (11–14); 20–21 palatine teeth (8–11), 31–33 pterygoid teeth (16–24), dentary teeth 34–36 (14–18); posterior portion of basioccipital with inconspicuous dentigerous processes (with four conspicuous dentigerous processes).

(4) from *Taeniophallus* by the presence of transverse bands at the base of the ventral scales in adults (absent); 17/17/17 dorsal scale rows (17/17/15); hemipenis slightly bilobed, with an asulcate interspinal gap extending from the distal to the proximal region of the organ (the asulcate interspinal gap not reaching the proximal region of the organ due the presence of an enlarged central spine approximately at the midorgan); pair of nude pockets delimited by small spines on the asulcate face absent (present); 27–33 maxillary teeth (14–22); 20–21 palatine teeth (9), 31–33 pterygoid teeth (18), dentary teeth 34–36 (18–21).

Dibernardia Abegg, Santos-Jr, Costa, Battilana, Graboski, Vianna, Azevedo, Fagundes, Castille, Bonatto, Zaher & Grazziotin, **new genus**

Comparisons: Species of *Dibernardia* are unique within Echinantherini to present usually seven supralabials (versus usually eight supralabials in *Adelphostigma*, *Amnisiophis*, *Echinanthera*, *Sordellina*, *Taeniophallus*) and an unilobed hemipenis (versus slightly bilobed in *Amnisiophis* and *Sordellina*) with an abruptly cluster of flaplike enlarged papillae in the distal portion of the asulcate interspinal gap (versus a distal portion of the asulcate interspinal gap terminating in small to medium size papillae, which do not abruptly enlarge in relation to the adjacent ones in *Adelphostigma*, *Echinanthera*, and *Taeniophallus*).

Specific comparisons among *Dibernardia*, *Adelphostigma*, and *Amnisiophis* are available in the above section. Specifically, *Dibernardia* can be differentiate from its counterparts based on the following traits (conditions for other Echinantherini genera in parentheses):

(1) from *Echinanthera* based on the absence of transverse bands at the base of the ventral scales in adults (present); no apical pits (usually one or two); two supralabials touching the orbit (usually three); 7–17 palatine teeth (19–21), 12–28 pterygoid teeth (30–37), dentary teeth 14–28 (34–40).

(2) from *Sordellina*, by presenting a middorsal pattern composed of a straight dark-brown stripe (uniformly dark-brown to black); immaculate midventral portion of the body in adults (usually with a longitudinal dark-brown stripe); hemipenis unilobed and uncalyculate, with an enlarged and laterally positioned proximal spine (slightly bilobed and noncalyculate, with no enlarged and laterally positioned proximal spine); asulcate interspinal gap extending from the distal to the proximal region of the organ (interspinal asulcate gap absent); posterior portion of basioccipital with inconspicuous dentigerous processes (with four conspicuous dentigerous processes).

(3) from *Taeniophallus* by having 17/17/17 dorsal scale rows (17/17/15); two supralabials touching the orbit (three); no apical pits (one or two); and hemipenis unilobed, with an asulcate interspinal gap extending from the distal to the proximal region of the organ (the asulcate interspinal gap not reaching the proximal region of the organ due the presence of an enlarged central spine approximately at the midorgan); pair of nude pockets delimited by small spines on the asulcate face absent (present).

Echinanthera Cope, 1894

Comparisons: Although it is possible to differentiate *Echinanthera* from the other representatives of the tribe based on a combination of characters, we did not find any exclusive derived condition that unambiguously supports this genus.

Specific comparisons among *Echinanthera*, *Adelphostigma*, *Amnisiophis*, and *Dibernardia* are described in the sections above. Specifically, *Echinanthera* can be differentiate from its counterparts based on the following traits (conditions for other Echinantherini genera in parentheses):

(1) from *Sordellina* by having a middorsal pattern composed by an undulating dark-brown stripe, vestigial in *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura* and *E. melanostigma* (uniformly dark-brown to black in *Sordellina*); the presence of transverse bands at the base of the ventral scales in adults (usually with a longitudinal dark-brown stripe); usually three supralabials touching the orbit (usually two); one or two apical pits (absent); subcaudals 76–108 (36–57); hemipenis unilobed, unicalyculate, and presenting an enlarged and laterally positioned proximal spine (slightly bilobed, noncalyculate, and with no enlarged and laterally positioned proximal spine); asulcate interspinal gap

extending from the distal to the proximal region of the organ (interspinal asulcate gap absent); 24–35 maxillary teeth (11–14); 19–21, palatine teeth (8–11), 30–37 pterygoid teeth (16–24), dentary teeth 34–40 (14–18); posterior portion of basioccipital with inconspicuous dentigerous processes (with four conspicuous dentigerous processes).

(2) from *Taeniophallus* by the presence of transverse bands at the base of the ventral scales in adults (immaculate); 17/17/17 dorsal scale rows (17/17/15); hemipenis unilobed, with the asulcate interspinal gap extending from the distal to the proximal region of the organ (the asulcate interspinal gap not reaching the proximal region due the presence of an enlarged central spine approximately at the midorgan); pair of nude pockets delimited by small spines on the asulcate face absent (present); 24–35 maxillary teeth (14–22); 19–21 palatine teeth (9); 30–37 pterygoid teeth (18); and dentary teeth 34–40 (18–21).

Sordellina Procter, 1923

Comparisons: *Sordellina punctata* is unique within Echinantherini in presenting a uniform dark brown to black dorsum, without a vertebral straight/undulating stripe, or blotches; dorsolateral crests of the parietal conspicuous and smoothly tapered in the posterior region, close to the contact with supraoccipital; and by having nothing comparable to an interspinal asulcate gap on the hemipenis.

Specific comparisons among *Sordellina*, *Adelphostigma*, *Amnisiophis*, *Dibernardia*, and *Echinanthera* are available in the sections above.

The genus can be differentiated from *Taeniophallus* (characters in parentheses):

(1) by having a middorsal pattern uniformly dark brown to black (composed by straight or undulating dark brown stripes); midventral portion of the body in adults usually with a longitudinal dark brown stripe (immaculate); usually two supralabials touching the orbit (usually three); apical pits absent (usually one or two); hemipenis with no asulcate interspinal gap (present); absence of a pair of nude pockets delimited by small spines immediately below the capitulum, on the asulcate face (present); four conspicuous dentigerous processes in the posterior portion of basioccipital (with inconspicuous dentigerous processes).

Taeniophallus, Cope 1895

Comparisons: Species of *Taeniophallus* are unique within the Echinantherini to present 17/17/15 dorsal scale rows (versus and 15/15/15 or 15/15/13 in *Adelphostigma*, and 17/17/17 in *Amnisiophis*, *Dibernardia*, *Echinanthera* and *Sordellina*); sulcus spermaticus asymmetrically divided, with shortening of one of the branches (*T. brevirostris*) or undivided (*T. nicagus*) (versus symmetrically divided in *Adelphostigma*, *Amnisiophis*, *Dibernardia*, *Echinanthera*, and *Sordellina*); a pair of nude pockets delimited by small spines immediately below the capitulum on the asulcate face of the hemipenis (versus a single nude and proximally open in *Adelphostigma*, and no nude pocket in *Amnisiophis*, *Dibernardia*, *Echinanthera*, and *Sordellina*)

Specific comparisons among *Taeniophallus*, *Adelphostigma*, *Amnisiophis*, *Dibernardia*, *Echinanthera*, and *Sordellina* are available in the sections above.

Capítulo 2

Sistemática de Echinantherini (Serpentes: Dipsadidae)

(Formatado conforme normas do periódico *Cladistics*)

Sistemática de Echinantherini (Serpentes: Dipsadidae)

Arthur D. Abegg^{1,2,*}, Alfredo P. Santos-Jr.³, Jaqueline Battilana⁴, Vivian C. Trevine²,
Sandro L. Bonatto⁵, Hussam Zaher⁴, Felipe G. Grazziotin²

1 – Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Rua do Matão, 321, Travessa 14, 05508-090, São Paulo, SP, Brazil.

2 – Instituto Butantan, Laboratório Especial de Coleções Zoológicas, Avenida Vital Brasil, 1.500, Butantã, 05503-900, São Paulo, SP, Brazil.

3 – Laboratório de Ecologia e Comportamento Animal, Instituto de Ciências da Educação, Universidade Federal do Oeste do Pará, Rua Vera Paz, s/n, Salé, 68040-255, Santarém, Pará, Brazil.

4 – Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Avenida Nazaré 481, Ipiranga, 04263-000, São Paulo, SP, Brazil.

5 – Laboratório de Biologia Genômica e Molecular, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Av. Ipiranga 6681, 90619-900, Porto Alegre, RS, Brazil.

*Autor correspondente: e-mail: arthur_abegg@hotmail.com

4.1. Resumo. A tribo Echinantherini compreende 15 espécies de serpentes neotropicais, arranjadas em seis gêneros. Seus constituintes se encontram amplamente distribuídos na América do Sul, desde o norte do Suriname até a porção central da Argentina. Neste estudo, exploramos as afinidades filogenéticas da tribo usando três conjuntos de dados (molecular, morfológico e ambos combinados). A matriz molecular foi composta por seis genes (os mitocondriais *12S*, *16S* e *cytb*, e os nucleares *bndf*, *c-mos* e *nt3*), enquanto a matriz morfológica foi constituída por 54 caracteres, que incluíram folidose, coloração, hemipênis, glândulas, osteologia craniana e vértebral. Analisamos nossos conjuntos de dados usando três critérios de otimalidade (Máxima Parcimônia, Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana). A única espécie da tribo anteriormente não amostrada em perspectiva filogenética, *Echinanthera cephalomaculata*, foi incluída nas análises. Para melhor refletir a hipótese de relacionamento resultante e a diversidade morfológica avaliada, remodelamos Echinantherini para incluir o gênero *Caaeteboia*. Portanto, consideramos a tribo Caaeteboini como sinônimo júnior de Echinantherini. A espécie *Myersinia nebularis*, anteriormente associada a Echinantherini, demonstrou instabilidade durante as análises e sua posição como *Dipsadidae incertae sedis* foi mantida. Todas as espécies alocadas em Echinantherini foram recuperadas como monofiléticas, exceto *E. cephalostriata*, que apresentou linhagens mais proximamente relacionadas a *E. cyanopleura* e *E. melanostigma* do que com suas contrapartes específicas. São necessárias, contudo, amostragens moleculares e morfológicas mais densas a fim de preencher hiatos amostrais e se obter compreensão mais nítida da variação dentro desse táxon. Comparando as árvores filogenéticas recuperadas, encontramos que as matrizes derivadas exclusivamente de dados morfológicos produziram as topologias mais distintas, independente do critério de otimalidade. Considerando a matriz de dados combinados, análises de Inferência Bayesiana parecem mais fortemente influenciadas pela partição molecular do que as de Máxima Verossimilhança. Finalmente, análises de Máxima Parcimônia também parecem mais sensíveis à partição molecular, e as topologias resultantes a partir desse critério de otimalidade se aproximam mais daquelas recuperadas por Máxima Verossimilhança ou Inferência Bayesiana dependendo da parametrização dessa partição.

4.2. Introdução

Dipsadidae é a família mais diversa dentro de Serpentes (> 800 espécies), representando cerca de 20% das espécies do clado (Uetz et al., 2022). Seus representantes estão quase que exclusivamente distribuídos pelo Novo Mundo, com apenas alguns táxons relictuais restritos à cordilheira do Himalaia, na Ásia (Messenger & Wang, 2015; Uetz et al., 2022). A família também é reconhecidamente notável pela elevada diversidade morfológica e ecológica (Cadle & Greene, 1993). Apesar de um longo histórico de inconsistências taxonômicas, a partir do início do século 21 o conhecimento acerca das relações filogenéticas dentro de Dipsadidae amentou expressivamente (Vidal et al., 2000; Pinou et al., 2004; Hedges et al., 2009; Zaher et al., 2009; Pyron et al., 2011; Grazziotin et al., 2012; Pyron et al., 2013; 2015; Figueroa et al., 2016; Zaher et al., 2018; 2019; Arredondo et al., 2020; Melo-Sampaio et al., 2020; Costa et al., 2022). Como consequência, um grande número de táxons pré-existentes foi redefinido, enquanto outros novos foram propostos.

Dentre esses, a tribo Echinantherini é um dos táxons mais recentemente descritos (Zaher et al., 2009). Como atualmente reconhecida, compreende 15 espécies, arranjadas em seis gêneros: *Adelphostigma* Abegg, Santos-Jr, Costa, Battilana, Graboski, ... & Grazziotin (duas espécies), *Amnisiophis* Abegg, Santos-Jr, Costa, Battilana, Graboski, ... & Grazziotin (uma espécie), *Dibernardia* Abegg, Santos-Jr, Costa, Battilana, Graboski, ... & Grazziotin (quatro espécies), *Echinanthera* Cope, 1894 (cinco espécies), *Sordellina* Procter, 1923 (uma espécie) e *Taeniophallus* Cope, 1895 (duas espécies) (Abegg et al., *in press*). Seus constituintes se encontram amplamente distribuídos na América do Sul, desde a Floresta Amazônica do norte do Suriname até a província de Córdoba, na porção central da Argentina (Cacivio et al., 1999; Schargel et al., 2005). Ao longo da distribuição, ocorrem em vários biomas distintos (e.g., florestas tropicais e subtropicais úmidas, campos e savanas tropicais e subtropicais, campos montanos e inundados, e matagais xéricos; *sensu* Olson et al., 2001). Apesar disso, a principal divisão dentro dos clados de Echinantherini sugere que sua diversidade filogenética se encontra organizada em dois padrões principais de distribuição geográfica. Enquanto os gêneros *Adelphostigma* e *Taeniophallus* ocupam, majoritariamente, formações amazônicas, *Amnisiophis*, *Dibernardia*, *Echinanthera* e *Sordellina* estão associados às formações atlânticas (Abegg et al., *in press*). Tais padrões sugerem, portanto, conexão entre os eventos cladogênicos que moldaram a diversidade filogenética da tribo e a formação de ambientes naturais na

América do Sul cisandina, fazendo de Echinantherini um grupo particularmente atrativo para a compreensão da biogeografia de serpentes sul-americanas.

Apesar dos avanços recentes (Grazziotin et al., 2012; Abegg et al., *in press*), as dificuldades em classificar as espécies de Echinantherini remontam ao período “pré-cladístico”. Após décadas de instabilidade taxonômica iniciadas no fim do século 19, envolvendo *Aporophis cyanopleurus* Cope 1885 (espécie-tipo de *Echinanthera*), *Lygophis nicagus* Cope, 1868 (espécie-tipo de *Taeniophallus*) e táxons relacionados, Myers (1974) forneceu o estudo mais abrangente quanto a morfologia, taxonomia e sistemática de espécies de *Adelphostigma*, *Dibernardia* e *Taeniophallus* (àquela época, todas sob o nome genérico de *Rhadinaea*). Analisando traços de morfologia interna (e.g., dentição maxilar e hemipênis) e externa (e.g., coloração, foliose e órgãos sensoriais de escamas), ele propôs o reconhecimento de oito grupos de espécies dentro do numeroso gênero *Rhadinaea*, incluindo o estritamente sul-americano “grupo *brevirostris*”. Além de compartilhar combinação única de traços morfológicos generalizados, Myers (1974) apontou a presença de papilas aumentadas na face asulcada dos hemipênis como uma sinapomorfia putativa desse grupo. Depois disso, Di-Bernardo (1992) propôs a ressurreição do gênero *Echinanthera* para abarcar as espécies do “grupo *brevirostris*” de Myers (1974) e outros cinco táxons – que estavam, àquela época, sem designação genérica; Dixon (1980) – ao reconhecer, nestes, a presença de conjunto similar de papilas aumentadas na face asulcada do hemipênis. O ato taxonômico de Di-Bernardo (1992) foi rapidamente criticado por Myers & Cadle (1994), que alegaram que aquele autor havia interpretado mal alguns caracteres diagnósticos propostos por Myers (1974). Como alternativa, Myers & Cadle (1994) ressuscitaram *Taeniophallus* para agrupar as espécies do “grupo *brevirostris*” de Myers (1974), além de *T. nicagus* (retirado da sinonímia de *T. brevirostris*, no mesmo estudo), e mantiveram em *Echinanthera* apenas as cinco espécies deixadas sem designação genérica por Dixon (1980). Finalmente, Schargel et al. (2005), também baseados estritamente em conjunto de traços morfológicos, reconheceram três grupos de espécies dentro de *Taeniophallus* (*affinis*, *brevirostris* e *occipitalis*). A única espécie não associada a nenhum grupo morfológico foi *T. nebularis*, descrita no mesmo estudo (Schargel et al., 2005).

A descrição de Echinantherini, por Zaher et al. (2009), coincidiu com a crescente popularização dos métodos filogenéticos fundamentados em evidências moleculares. Esses autores elaboraram um amplo conjunto de dados com foco em serpentes sul-

americanas, no qual incluíram duas espécies de *Taeniophallus*. Em suas análises baseadas em genes mitocondriais e nucleares, recuperaram o monofiletismo de *Taeniophallus*, mas devido à ausência de sequências de espécies *Echinanthera*, não puderam avaliar as propostas de Di-Bernardo (1992) e Myers & Cadle (1994). Mesmo assim, com base na similaridade hemipeniana compartilhada (Di-Bernardo, 1992; Myers & Cadle, 1994; Zaher, 1999; Schargel et al., 2005), propuseram a tribo Echinantherini para abarcar ambos os gêneros. Mais especificamente, os autores justificaram a decisão utilizando as seguintes características hemipenianas: (1) órgão unilobado e unicapitado; (2) sulco espermático se dividindo de forma relativamente distal, dentro da região calculada; e (3) presença de grande região nua no lado asulcado do órgão (= *interspinal asulcate gap*; Myers & Cadle, 1994). No mesmo ano, Santos-Jr. (2009), em sua tese de doutorado, elaborou estudo filogenético baseado em caracteres morfológicos. Ele incluiu todas as espécies de Echinantherini reconhecidas até a data, codificando 57 caracteres, variando entre morfológicos (50, oito de folidose, sete de coloração, 12 de hemipênis, seis de musculatura adutora da mandíbula, 14 de crânio e três de ultraestrutura de escamas dorsais), biológicos (três, incluindo período de atividade, preferência de habitat e modo reprodutivo) e comportamentais (quatro, relacionados a comportamentos defensivos). Santos-Jr. (2009) corroborou o monofiletismo de Echinantherini, definido por três sinapomorfias, distintas das de Zaher et al. (2009): (1) presença de pequenos pontos claros sobre as escamas parietais; (2) hemipênis com orientação centrolineal; e (3) ausência de sulco nos dois últimos dentes maxilares.

Em seguida, as estreitas relações filogenéticas putativas entre *Echinanthera* e *Taeniophallus* também foram confirmadas através de dados de DNA, assim como as desses táxons com *Sordellina* - gênero monotípico que passou a ser incluído em Echinantherini (Vidal et al., 2010; Grazziotin et al., 2012). No entanto, a inclusão de *Sordellina*, cuja morfologia externa e do hemipênis não compartilha a maioria dos traços diagnósticos de ambos *Echinanthera* e *Taeniophallus*, invalidou as sinapomorfias putativas previamente elencadas para Echinantherini (Zaher, 1999; Santos-Jr., 2009; Zaher et al., 2009; Grazziotin et al., 2012; Miranda & Fernandes, 2012). Apesar disso, o monofiletismo de Echinantherini (incluindo *Sordellina*) foi universalmente recuperado em análises moleculares posteriores, ainda que hipóteses conflitantes de relacionamento entre seus constituintes tenham sido encontradas (Pyron et al., 2013; Figueroa et al., 2016; Tonini et al., 2016; Zaher et al., 2018; Zaher et al., 2019; Abegg et al., *in press*).

Recentemente, o primeiro passo em direção à resolução dessas questões foi dado por Abegg et al. (*in press*), que forneceram o estudo filogenético mais abrangente com foco em Echinantherini. Eles construíram uma ampla matriz molecular, composta por seis genes (três nucleares e três mitocondriais) e mais de 330 espécies – considerando, somados, os grupos externo e interno. O conjunto de dados deles incluiu a maioria das espécies de Echinantherini, exceto as raras *Myersinia nebularis* e *Echinanthera cephalomaculata*, conhecidas, respectivamente, partir do holótipo e de três exemplares (Di-Bernardo et al., 1994; Schargel et al., 2005; Abegg et al., *in press*). Embora Abegg et al. (*in press*) também tenham recuperado Echinantherini como monofilética, eles encontraram uma hipótese de relacionamento diferente, na qual *Echinanthera* e *Taeniophallus* constaram como parafiléticos entre si, com *Sordellina* posicionada em meio deles. Os autores resolveram esse problema redefinindo a diversidade taxonômica de *Echinanthera* e *Taeniophallus*, descrevendo três gêneros novos (*Adelphostigma*, *Amnisiophis* e *Dibernardia*) e elencando combinações de caracteres morfológicos diagnósticos e sinapomorfias putativas para cada um. Um quarto gênero, *Myersinia*, foi descrito para alocar *T. nebularis*, que foi removido de Echinantherini por portar ampla série de incongruências morfológicas com os representantes da tribo. Assim, a diversidade de Echinantherini foi remodelada, abrangendo seis gêneros, compostos por 15 espécies (Abegg et al., *in press*).

No entanto, apesar da maioria dos clados recuperados dentro de Echinantherini por Abegg et al., (*in press*) serem suportados por sinapomorfias morfológicas putativas, o mesmo não ocorre para *Echinanthera*, o gênero mais especioso da tribo. Ademais, a filogenia apresentada nesse estudo indica que alguns nós receberam baixo valor de suporte, sobretudo aqueles pertinentes às relações intertribais dentro de Dipsadidae, mas também entre os gêneros de Echinantherini (Abegg et al., *in press*). O baixo suporte de relações filogenéticas pode ser originado por distintos fatores relativos ao processo de cladogênese, os quais reduzem o número de polimorfismos hierárquicos ou previnem o monofiletismo recíproco das árvores de genes (Pamilo & Nei 1988; Doyle, 1992; Maddison, 1997; Slowinski et al., 1997; Maddison & Knowles, 2006). Alternativamente, os métodos de cálculo do suporte também podem gerar inconsistências devido a forma como são implementados (revisado em Simon, 2020). Uma forma de transpor essa questão é combinando diferentes fontes de evidência (e.g., morfologia e moléculas; evidência total *sensu* Kluge, 1989), de modo a maximizar o sinal filogenético ao superar

as homoplasias oriundas de apenas um conjunto de dados (Foote et al., 2015; Pyron 2017). Outro benefício dessa abordagem é a inclusão de táxons raros ou fósseis dentro da amostragem, para os quais frequentemente não há dados moleculares disponíveis, mas que podem ser representados com base em evidência morfológica. Ainda, a inclusão de dados estratigráficos como terceira fonte de evidência (evidência total datada), que são informativos por si só e capazes de alterar comprimentos de ramos e estimativas de topologia (Drummond et al., 2006), tem ajudado a aumentar o poder da reconstrução histórica e a esclarecer processos evolutivos (Slater & Harmon, 2013; Wood et al., 2013; Pyron, 2017).

Nesse artigo, exploramos distintos métodos de análise filogenética visando compreender a evolução de Echinantherini. Nossos objetivos principais são: (i) testar o monofiletismo de Echinantherini e identificar seu grupo-irmão; (ii) reavaliar as relações entre as espécies da tribo, sobretudo frente à inclusão de *Echinanthera cephalomaculata* – espécie jamais antes estudada em perspectiva filogenética; (iii) testar a validade das sinapomorfias putativas previamente elencadas para os gêneros de Echinantherini; e (iv) avaliar o impacto de diferentes métodos de reconstrução filogenética na filogenia de Echinantherini.

4.3. Material e Métodos

4.3.1. Amostragem de táxons

Todas as espécies descritas de Echinantherini foram incluídas na análise. Para testar o monofiletismo de Echinantherini, selecionamos os grupos-externos com base na hipótese filogenética molecular mais abrangente de Dipsadidae (em termos de número de táxons; Zaher et al., 2018) mais algumas sequências de espécies de dipsadídeos disponibilizadas no GenBank posteriormente (até meados de 2020). Para evitar incluir sequências identificadas ou rotuladas erroneamente, geramos árvores de genes por meio de análise filogenética de Máxima Verossimilhança, usando os mesmos parâmetros definidos para as análises dos conjuntos de dados moleculares concatenados (ver item 4.3.5.2, abaixo). Excluímos da matriz os terminais que não se agrupavam consistentemente com suas respectivas subfamílias. Para avaliar as relações dentro do grupo interno, utilizamos todas as sequências de Echinantherini fornecidas por Abegg et al. (*in press*), além de 98 novas sequências. Assim, nosso conjunto de dados resultou em

uma matriz molecular expandida (EMM) de 571 terminais, sendo 440 do grupo externo e 131 do grupo interno. A topologia resultante da análise dessa matriz serviu como base para inferências de padrões filogeográficos dentro de Echinantherini, assim como fundamentou o delineamento de terminais do grupo interno nas demais matrizes ao sugerir a presença de duas espécies novas candidatas (Apêndice 1, Figura S01).

Para as análises morfológicas, de evidência total e de estimativa de tempo de divergência, os grupos externos foram selecionados para atender a três critérios: (1) a disponibilidade de sequências dos genes alvo no GenBank; (2) a disponibilidade de espécimes para amostragem de caracteres morfológicos; e (3) incluir uma representação ampla de Caenophidia em busca de táxons essenciais para estabelecer pontos de calibragem e, também, táxons intimamente relacionados com Echinantherini (ou seja, outras tribos de Dipsadidae). Isso resultou em 36 táxons para o grupo externo. Em seguida, reduzimos nossa matriz molecular expandida para se adequar aos táxons selecionados como grupo externo, resultando em uma matriz combinada de 53 táxons, incluindo as duas espécies novas candidatas reveladas pela EMM. Para essas duas espécies, nós atribuímos caracteres fenotípicos idênticos aos do coespecífico previamente amostrado.

Todas as árvores foram enraizadas em *Boa constrictor* (Boidae). O Apêndice 2 contém a lista de espécimes estudados. Quando espécimes não estavam disponíveis para exame, retiramos informações da literatura.

4.3.2. Protocolos de laboratório

Extraímos DNA de escamas, músculos, fígados e peles usando o kit PureLinkVR Genomic DNA (ThermoFisher, MA, USA). Compilamos sequências parciais de seis genes, incluindo três mitocondriais (*12S ribosomal RNA gene*, 12S; *16S ribosomal RNA gene*, 16S; and *cytochrome b gene*, cyt**b**) e três nucleares (*brain derived neurotrophic factor gene*, bdnf; *oocyte maturation factor Mos gene*, c-mos; and *neurotrophin-3 gene*, nt3). Realizamos PCRs usando os protocolos descritos em Graziotin et al. (2012). As sequências de *primers* estão disponíveis no Apêndice 3 (Tabela S1). Eletroferogramas para ambas as fitas de DNA foram gerados para verificar possíveis erros e polimorfismos, e as leituras foram editadas e montadas usando Geneious v.8.1.3 (<http://www.geneious.com>; Kearse et al., 2012).

4.3.3. Amostragem de caracteres moleculares

Nosso conjunto de dados EMM compreendeu 2186 pb de genoma mitocondrial (492 para *12S*, 591 para *16S* e 1103 para *cytb*) e 1944 pb de genoma nuclear (731 para *bdnf*, 595 para *c-mos* e 617 para *nt3*). Utilizamos o Geneious para gerar nossa matriz concatenada, que compreendeu 4130 pb de sequências alinhadas. Nosso conjunto de dados RMM compreendeu 2109 pb de genoma mitocondrial (450 para *12S*, 547 para *16S* e 1112 para *cytb*) e 1841 pb de genoma nuclear (704 para *bdnf*, 593 para *c-mos* e 544 para *nt3*). A matriz concatenada foi constituída de 3955 pb de sequências alinhadas. Determinamos a homologia de nucleotídeos, para cada gene, alinhando as sequências usando o MAFFT (Katoh e Standley, 2013) conforme implementado no Geneious. Aplicamos as configurações padrão para todos os genes (Algoritmo: Auto, Scoring Matrix: 200PAM/k=2, Gap open penalty: 1.53, Offset value: 0.123; Katoh & Standley, 2013). As regiões *D-loop* dos genes ribossomais (12S e 16S) foram realinhadas usando o algoritmo G-INS-i para minimizar o número de *indels*. Todas as sequências novas foram depositadas no GenBank.

Obtivemos sequências de nucleotídeos para as 15 espécies atualmente reconhecidas de Echinantherini. Um de nossos objetivos, porém, também era gerar sequências de DNA para *Myersinia nebularis*, espécie conhecida apenas do holótipo, coletado na Península de Paría, no nordeste da Venezuela, no início dos anos 2000 (Schargel et al. 2005), e que foi recentemente retirada de Echinantherini por Abegg et al. (*in press*). No decorrer deste estudo, tínhamos o intuito de realizar trabalho de campo para obter novos espécimes e amostras de tecidos de *M. nebularis*, o que infelizmente se tornou inviável diante da pandemia de COVID-19.

4.3.4. Amostragem de caracteres morfológicos e de história natural

Nosso conjunto de dados morfológicos foi delineado para abranger a variação dentro de Echinantherini, mas também para explorar a variação dentro de clados mais inclusivos de Caenophidia (*sensu* Zaher et al., 2019). Utilizamos o *software* Mesquite, versão 3.4 (Maddison & Maddison, 2010) para construir a matriz morfológica. Codificamos 54 caracteres morfológicos, provenientes de 8 complexos morfológicos: 10 de escutelação (escamas do corpo e da cabeça), sete de coloração, 12 de morfologia do hemipênis, um de musculatura cefálica, um de glândulas cefálicas, 20 de osteologia

craniana, um de osteologia vertebral e dois de história natural. A matriz resultante, a lista completa de caracteres e a nossa justificativa para a estratégia de codificação adotada estão disponíveis no Apêndice 4.

Caráteres de história natural e osteologia vertebral foram codificados por meio de revisão de literatura (e.g. Lema, 2002; Campbell & Lamar, 2004; Marques et al., 2005; Zaher et al., 2019). Caráteres de foliose, coloração, hemipênis, musculatura e glândulas cefálicas foram codificados tanto por meio de observações diretas quanto por revisão de literatura. Quando não havia hemipênis previamente disponíveis, nós os preparamos usando a técnica de Pesantes (1994), conforme modificada por Zaher & Prudente (2003). Seguimos Myers (1974) e Zaher (1999) para a terminologia hemipeniana. Os músculos e glândulas cefálicos foram inspecionados através da retirada de pele, e a nomenclatura seguiu Jackson (2003).

Para caracteres de osteologia craniana, usamos tanto a tomografia computadorizada de alta resolução (μ -CT) quanto técnicas de limpeza e clareamento para preparação de crânios. Obtivemos tomografias de *Amnisiophis amoenus*, *Echinanthera cephalomaculata*, *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura*, *E. melanostigma*, *E. undulata*, *Dibernardia poecilopogon* e *Adelphostigma occipitalis*. Os espécimes foram digitalizados em uma microtomografia computadorizada de raios-X de foco- μ de 300 kV GE Phoenix μ CT M 300 (General Electric Measurement & Control Solutions, Wunstorf, Alemanha) no Laboratório de Microtomografia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). As espécies cuja morfologia osteológica foi analisada a partir de técnicas de limpeza e clareamento foram: *A. amoenus*, *E. cephalostriata*, *E. melanostigma*, *E. undulata*, *D. bilineata*, *A. occipitalis* e *A. quadriocellata*. Para espécimes recém-preparados, seguimos o protocolo de Dingerkus & Uhler (1977). A nomenclatura osteológica seguiu Cundall & Irish (2008).

4.3.5. Análises filogenéticas

4.3.5.1. Análise de dados

Para testar os efeitos da amostragem de grupos externos, bem como a inclusão de terminais sem uma partição de dados (ou seja, aqueles codificados apenas para dados moleculares ou morfológicos), realizamos análises independentes de quatro conjuntos de dados (Fig. 1 A-D): (i) matriz molecular expandida (EMM); (ii) matriz molecular

reduzida (RMM); (iii) matriz morfológica (MM); e (iv) matriz de evidência total (TEM, dados moleculares e morfológicos combinados).

O conjunto de dados EMM incluiu sequências de DNA para 575 terminais (442 do grupo externo e 133 do grupo interno). O conjunto de dados RMM incluiu sequências de DNA para 52 terminais (35 do grupo externo e 17 do grupo interno). O conjunto de dados morfológicos (MM) incluiu 53 terminais (36 do grupo externo e 17 do grupo interno). O conjunto de dados TEM incluiu os mesmos 53 terminais da MM.

Usamos três critérios de otimalidade para explorar as relações filogenéticas de Echinantherini: (i) Máxima Verossimilhança (ML); (ii) Máxima Parcimônia (MP); e (iii) Inferência Bayesiana (BI). Nosso conjunto de dados EMM foi analisado exclusivamente usando ML, ao passo que TEM foi analisado utilizando ML, MP e BI. As matrizes RMM, MM e foram exploradas usando ML e MP.

4.3.5.2. Análises de Máxima Verossimilhança

Dividimos os conjuntos de dados EMM e RMM em 14 partições iniciais (cada gene codificador de proteína foi particionado pela posição do códon e cada gene de rRNA foi analisado como uma partição separada). Definimos os melhores modelos de substituições de nucleotídeos e esquema de partições usando o PartitionFinder2 v.2.1.1 (Lanfear et al., 2012). Para tal, permitimos que o PartitionFinder selecionasse apenas o modelo GTR, conforme implementado no RAxML v.8 (Stamatakis, 2014). Utilizamos o Critério de Informação de Akaike com correção (AICc) como critério de seleção e a opção de busca “*greedy*”. Consideramos nosso conjunto de dados MM como uma única partição e o analisamos usando o modelo Mk para evolução de dados morfológicos (Lewis 2001), com a determinação da correção de viés de Lewis. Por fim, em nossa matriz TEM, utilizamos as mesmas partições moleculares previamente definidas para RMM, mais a partição morfológica proveniente de MM, e a analisamos usando o modelo Mk.

Os três conjuntos de dados foram analisados usando o RAxML v.8, no portal CIPRES (Miller et al., 2010). Para tal, conduzimos uma análise de *bootstrap* rápida (1,000 iterações), buscando a árvore de ML com melhor pontuação na mesma execução (opção *-f a*). A robustez dos suportes de ramos foi classificada da seguinte forma: suporte

inequívoco (100%), suporte forte (80%–99%), suporte moderado (70%–79%) e suporte fraco (<70%).

4.3.5.3. Análises de Máxima Parcimônia

Realizamos as análises de MP em três conjuntos de dados (RMM, MM e TEM), usando seis esquemas de pesagem de caracteres: (i) homoplasia média (H; comando *'xpiwe[']*), (ii) contabilização de entradas faltantes (ME; comando *'xpiwe(*)*), (iii) desconto de entradas não informativas (DU; comando *'xinact'*), (iv) pesagem igualitária (EW), (v) pesagem implícita (IW; comando *'piwe='*) e (vi) pesagem implícita estendida (EIW; comando *'xpiwe='*). Nas análises com pesagens implícitas (IW e EIW), as constantes de concavidade testadas (valores de *k* variando entre 1, 2, 3, 4, 5, 10, 15 e 20) foram definidas seguindo o raciocínio de Goloboff (1993). Ou seja, devido ao formato côncavo/convexo da curva de *k versus* ajuste/distorção em intervalos regulares, valores maiores de *k* tendem a produzir resultados mais semelhantes entre si; isto é, *k* = 9 e 10 sendo mais similares entre si do que *k* = 1 e 2, por exemplo.

Analizamos as matrizes RMM, MM e TEM usando EW e IW, sendo que as duas primeiras matrizes foram consideradas cada uma como uma única partição, enquanto a última foi dividida em duas partições (molecular e morfologia). Adicionalmente, analisamos a matriz TEM usando EIW, mantendo-se as duas partições previamente citadas e utilizando 11 combinações de buscas (Fig 1. C): (i) (molecular H/morfologia H); (ii) (molecular H/morfologia H - DU); (iii) (molecular H/morfologia H - ME); (iv) (molecular H/ morfologia IW); (v) (molecular H/ morfologia IW - DU); (vi) (molecular H/ morfologia IW - ME); (vii) (molecular IW/morfologia H); (viii) (molecular IW/morfologia H - DU); (ix) (molecular IW/morfologia H - ME); (x) (molecular IW/ morfologia IW); e (xi) (molecular IW/ morfologia IW - DU).

As análises foram realizadas no programa TNT v.1.5 (Goloboff et al. 2008). Caráteres multiestado foram considerados como não ordenados. Para todos os conjuntos de dados, realizamos buscas dirigidas com a opção "*New Technology Search*", utilizando os algoritmos *Ratchet*, *Tree Drifting*, *Sectorial Searches* e *Tree Fusing*. Usamos as opções padrão para esses algoritmos, e solicitamos que o consenso estrito fosse atingido cinco vezes (comando *'xmult = consense 5'*) em cada análise (exceto para MM, para o qual solicitamos que as árvores mais parcimoniosas fossem atingidas cinco vezes; comando

'*xmult = hit 5*'). As árvores resultantes foram submetidas a uma rodada de rearranjo de ramos (TBR). Todas as buscas foram feitas tratando os estados desconhecidos e/ou inaplicáveis como *missing*. O suporte de clados foi avaliado calculando 300 réplicas de *backwards jackknife*.

Dentre as análises filogenéticas feitas neste estudo, baseamos a discussão sobre sistemática da tribo e evolução dos caracteres morfológicos na análise de Máxima Parcimônia, usando a matriz TEM sob EIW, desativando os caracteres não informativos e considerando o valor de homoplasia média para a partição molecular, e pesando a partição morfológica (TEM MP EIW H/IW – DU; Fig 1.). Após obtermos a árvore ótima dessa estratégia de busca (ver item 4.4.2, abaixo), avaliamos seu suporte de clados calculando 1000 réplicas de *bootstrap*. A robustez dos suportes de ramos foi estimado da mesma forma que nas análises de Máxima Verossimilhança.

Optamos por basear nossa discussão na matriz de dados moleculares e morfológicos combinados (TEM). Dado que a convergência evolutiva afeta traços dentro desses dois conjuntos de dados, combiná-los é uma abordagem que pode ajudar a superar as homoplasias e recuperar resultados que não seriam viáveis utilizando apenas uma fonte de evidência (Pyron, 2017 e referências lá contidas). A atribuição da homoplasia média para fragmentos (i. e., genes individuais) ou para a inteira partição molecular tem sido sugerida por Goloboff et al. (2008) e Goloboff (2013) como o esquema de pesagem mais apropriado para conjuntos amplos de dados moleculares; tal justificativa tem, de fato, encontrado razão em conjuntos de dados empíricos, produzindo árvores mais estáveis (e.g., Hernández-Morales et al., 2020). Similarmente, a pesagem implícita melhora claramente as frequências de *jackknife* e outras medidas de reamostragem em conjuntos de dados e/ou partições morfológicas (Ramírez, 2003; Goloboff et al., 2008), inclusive superando métodos baseados em modelos evolutivos (e.g. Máxima Verossimilhança, Inferência Bayesiana; Goloboff et al., 2018). Finalmente, optamos por desativar os caracteres não informativos pois, sob EIW, eles influenciam nos pesos das partições (Goloboff, 2013), diminuindo e mascarando seus valores de homoplasia média.

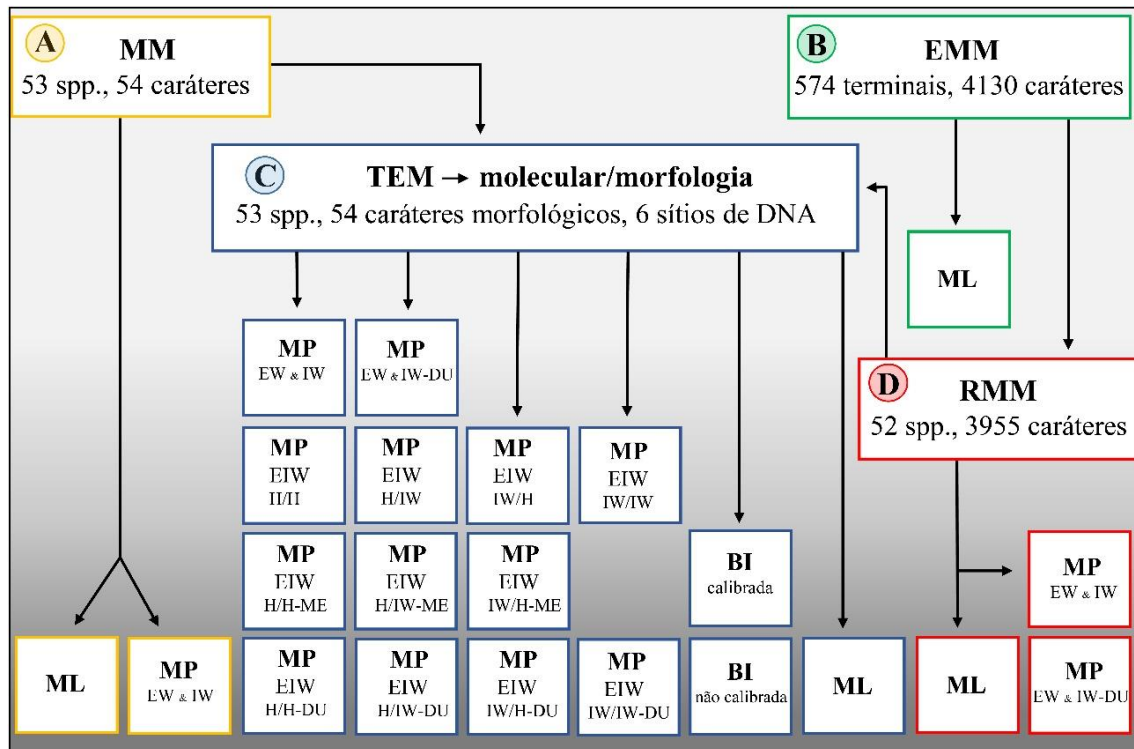


Figura 1. Fluxograma das análises empregadas neste estudo. Abreviações: **matrizes:** matriz morfológica (MM); matriz molecular estendida (EMM); matriz de evidência total (TEM); matriz molecular reduzida (RMM). **Critérios de otimalidade:** Máxima Parcimônia (MP); Máxima Verossimilhança (ML); Inferência Bayesiana (BI). **Parâmetros de buscas:** pesagem igualitária (EW); pesagem implícita (IW); pesagem implícita estendida (EIW); homoplasia média (H); contabilização de entradas faltantes (ME); e desconto de entradas não informativas (DU).

4.3.5.4. Análises de Inferência Bayesiana e estimativa de tempo de divergência

Exploramos a matriz TEM usando Inferência Bayesiana, no MrBayes 3.2.6 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001), através do portal CIPRES (Miller et al., 2010). A busca pelos melhores modelos de substituição e esquemas de partições também foi realizada no PartitionFinder, de forma semelhante ao descrito para a análise de ML usando a mesma matriz, exceto por termos usados os modelos de substituição implementados no MrBayes e o Critério de Informação Bayesiano (BIC) como critério de seleção. Nosso particionamento inicial também foi igual ao descrito acima para análise de ML. Usamos o modelo GTR+ Γ para partições moleculares e o modelo Mk para a partição morfológica, com codificação variável e heterogeneidade de taxa distribuída Γ .

Executamos quatro réplicas independentes de quatro cadeias de Markov por pelo menos 10 milhões de gerações, com diferentes árvores iniciais ou sementes aleatórias, salvando os parâmetros e árvores a cada 1.000 iterações e descartando os primeiros 25% como *burn-in*. A convergência foi assumida quando o tamanho estimado da amostra (ESS) atingiu >100 , usando o programa Tracer v 1.6.1 (Rambaut et al., 2014). Usamos o comando *sumt*, do MrBayes, para combinar e resumir os parâmetros estimados e a distribuição de árvores geradas por cada análise, e para combinar os resultados de todas as réplicas de cada abordagem Bayesiana independente.

Para a análise de datação, fixamos nossa topologia consenso de Inferência Bayesiana como ponto de partida sob o *prior* fossilizado de nascimento-morte (Zhang et al., 2015) para linhagens subamostradas. No entanto, como a inclusão de uma escala de tempo pode ser filogeneticamente informativa e capaz de alterar a topologia das árvores e os comprimentos de ramos (Drummond et al., 2006; Pyron, 2017), também realizamos uma análise não calibrada para avaliar seu impacto putativo sobre os resultados. O *prior* de especiação foi definido como exp (10), e os *priors* de extinção e fossilização foram definidos como *beta* (1,1). A probabilidade amostral foi de 0,015. Definimos o *prior* do modelo de relógio, em uma distribuição log-normal, usando a média estimada a partir do comprimento da árvore resultante da análise Bayesiana não calibrada, estimando o número médio de substituições por sítio da raiz aos terminais, dividido pela idade média da raiz (Zaher et al., 2022). Para cada distribuição log-normal, o desvio padrão foi calculado como o expoente da média. Usamos o modelo de relógio de taxas gama independentes relaxadas não correlacionadas (IGR), definido como exp (10) padrão. As idades de ocorrência de seis fósseis de serpentes foram usadas como *priors* uniformes para datação de nós, seguindo as justificativas de Zaher et al. (2019): (1) *stem* Colubriiformes (54 – 93.9 milhões de anos atrás – Ma), (2) *stem* Colubroidea (35.2 – 54 Ma), (3) *stem* Viperidae (22.1 – 93.9 Ma), (4) *stem* Dipsadidae (12.5 - 54 Ma), (5) *stem* Elapidae (24.9 – 54 Ma), e (6) *crown* Natricidae (13.8 – 54 Ma).

4.3.6. Comparações entre árvores filogenéticas

As comparações entre topologias foram feitas utilizando as matrizes RMM, MM e TEM. Uma vez que recuperamos pelo menos oito árvores ótimas para cada combinação de busca nas análises de MP (em virtude dos diferentes valores de concavidade empregados), selecionamos uma de cada combinação com base na maior média de valores

de suporte de ramos, usando *jackknife* normalizado. Visando equalizar o número de terminais entre as três matrizes, desativamos *Myersinia nebularis* (para a qual só obtivemos dados morfológicos e, portanto, ausente na RMM). Em seguida, tendo em mãos todas as árvores oriundas dos três critérios de otimalidade e com composição idêntica de terminais, calculamos a distância entre as topologias usando a métrica de Robinson-Foulds (RF; Robinson & Foulds, 1981). Essa métrica é definida como o dobro do número de ramos internos que definem diferentes bipartições dos terminais, e não leva em conta diferenças de comprimento de ramos. Os procedimentos analíticos foram executados em ambiente R, aplicando funções dos pacotes *ape* (Paradis et al., 2004), *phytools* (Revell, 2012) e *ggplot2* (Wickham & Chang, 2014). O *script* utilizado está disponível no Apêndice 5.

Finalmente, geramos listas de sinapomorfias morfológicas baseado na hipótese filogenética de MP (ver Resultados) usando o programa YBYRÁ (Machado, 2015). YBYRÁ gera caixas identificadas por cores para indicar se as sinapomorfias são não ambíguas (não homoplásticas), ou também ocorrem em outros clados (homoplásticas) e se são compartilhadas por todos os terminais de um determinado clado (únicas) ou são posteriormente transformadas em um ou mais diferentes estados dentro desse clado (não únicas).

4.4. Resultados

4.4.1. Análises filogenéticas

4.4.1.1 Matriz molecular expandida

4.4.1.1.1 Afinidades filogenéticas dentro de Dipsadidae

O esquema de partição de melhor ajuste agrupou nossas partições iniciais em 12 subconjuntos. As partições e os modelos selecionados estão disponíveis no Apêndice 3 (Tabelas S2-3). A árvore filogenética completa, baseada em todos os genes concatenados, está disponível no Apêndice 1.

A topologia geral da nossa árvore EMM é semelhante à de estudos recentes (e.g., Zaher et al., 2009, 2018, 2019; Pyron et al., 2011, 2013; Grazziotin et al., 2012; Figueroa et al., 2016; Abegg et al., *in press*). Nossos resultados recuperaram fortemente as superfamílias Elapoidea (99%) e Colubroidea (98%) (*sensu* Zaher et al., 2009). As

famílias Acrochordidae, Xenodermidae, Pareidae, Viperidae, Homalopsidae, Lamprophiidae, Pseudoxyrhophiidae, Natricidae, Calamariidae e Pseudoxenodontidae foram recuperadas inequivocamente. As seguintes famílias foram fortemente suportadas: Atractaspididae (98%), Colubridae (84%) Elapidae (98%) e Sibynophiidae (91%). A família Psammophiidae (77%) foi moderadamente suportada. Apenas Dipsadidae não foi recuperada como monofilética, com o gênero *Thermophis* Malnate, 1953 agrupando com Pseudoxenodontidae, ainda que tal arranjo tenha sido fracamente suportado (<70%).

Dentro de Dipsadidae, recuperamos o gênero *Stichophanes* Wang, Messenger, Zhao & Zhu, 2014 como grupo irmão sucessivo de todos os outros dipsadídeos do Novo Mundo. As subfamílias Dipsadinae (<70%) e Xenodontinae (<70%) foram recuperadas como monofiléticas, com suporte fraco. Por sua vez, Carphophiinae foi parafilética, com os gêneros *Farancia* Gray, 1842 e *Heterodon* Latreille, 1801 posicionados dentro de sua diversidade (< 60%).

Recuperamos quase todas as tribos de Dipsadidae como monofiléticas, a maioria fortemente suportada: Diaphorolepidini (99%), Imantodini (96%), Conophiini (*sensu* Zaher et al., 2018, <70%), Echinantherini (92%), Elapomorphini (97%), Tropidodryadini (100%), Philodryadini (96%), Hydropsini (99%), Tachymenini (99%), Hydrodynastini (100%), Pseudoboini (99%), Psomophiini (100%), Alsophiini (*sensu* Grazziotin et al., 2012, 69%) e Xenodontini (87%).

A tribo Caaeteboini posicionou-se ao lado de Hydrodynastini (<70%); e Nothopsini foi recuperada como grupo irmão de um clado composto por *Tretranorhinus nigroluteus* Cope, 1861 e *Hydrymorphus concolor* Peters, 1859 (<70%), posicionado como grupo irmão de Imantodini. Duas tribos não foram recuperadas como monofiléticas: Saphenophiini, pois o gênero *Pseudalsophis* Zaher, Grazziotin, Cadle, Murphy, Moura-Leite & Bonatto, 2009 foi posicionado como grupo irmão de Alsophiini (<70%), enquanto *Saphenophis* Myers, 1973 foi recuperado como o grupo irmão de um clado incluindo Tropidodryadini e Philodryadini (<70%); e Dipsadini (*sensu* Grazziotin et al., 2012) com algumas espécies de *Geophis* Wagler, 1830 posicionadas dentro de sua diversidade (<70%), e com as espécies de *Ninia* Baird & Girard, 1853 formando um clado junto de *Chersodromus* Reinhardt, 1861 (78%), posicionado como grupo irmão de Dipsadini.

4.4.1.1.2. Afinidades filogenéticas dentro *Echinantherini*

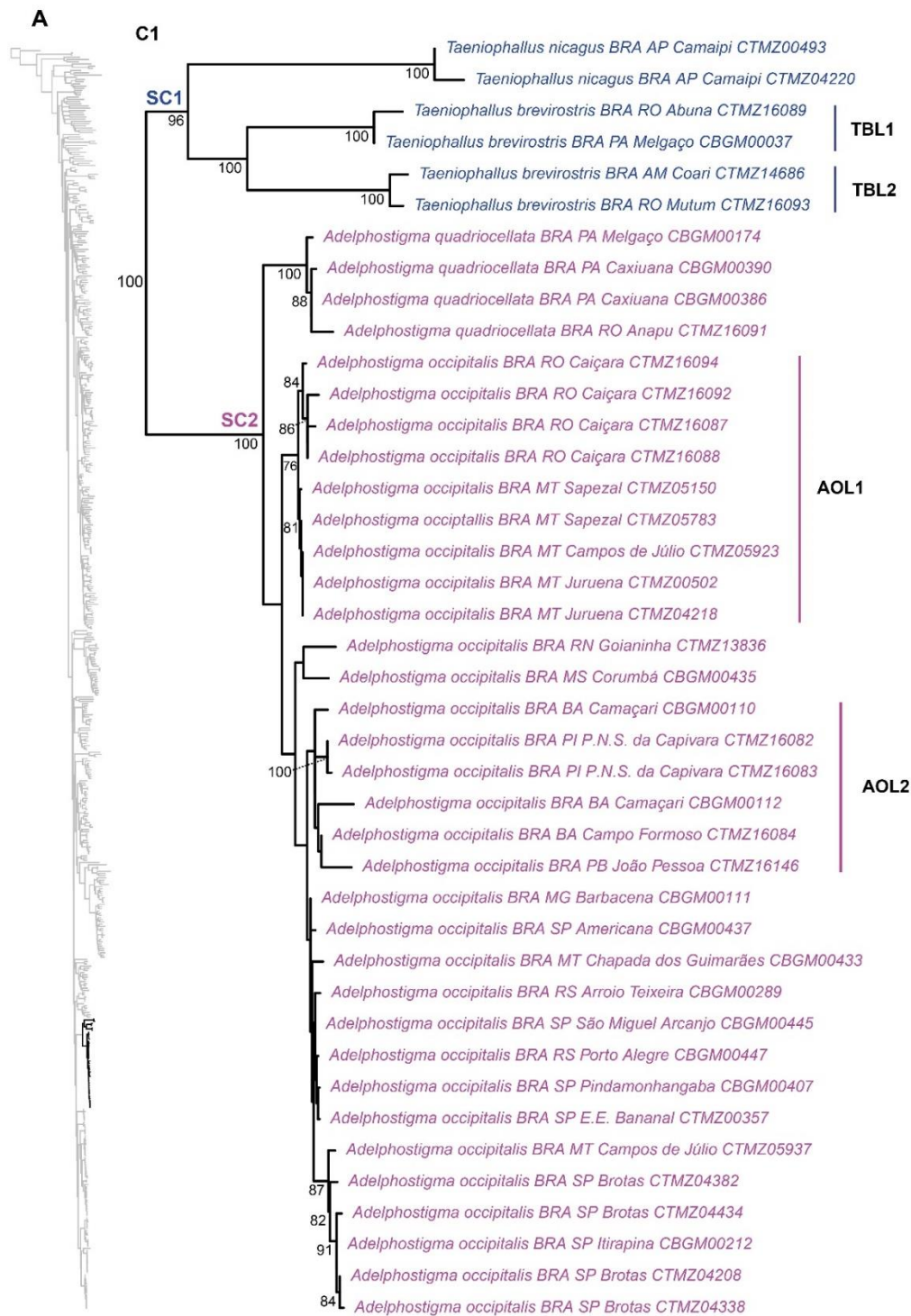
Para facilitar a apresentação e discussão dos resultados, estruturamos nossa topologia em clados, subclados, linhagens e sublinhagens. Consideramos como clados as divisões mais inclusivas, acima do nível de gênero. Subclados foram atribuídos às divisões em nível de gênero. Por fim, linhagens e sublinhagens foram atribuídas a grupos naturais com congruência taxonômica ou correspondência geográfica.

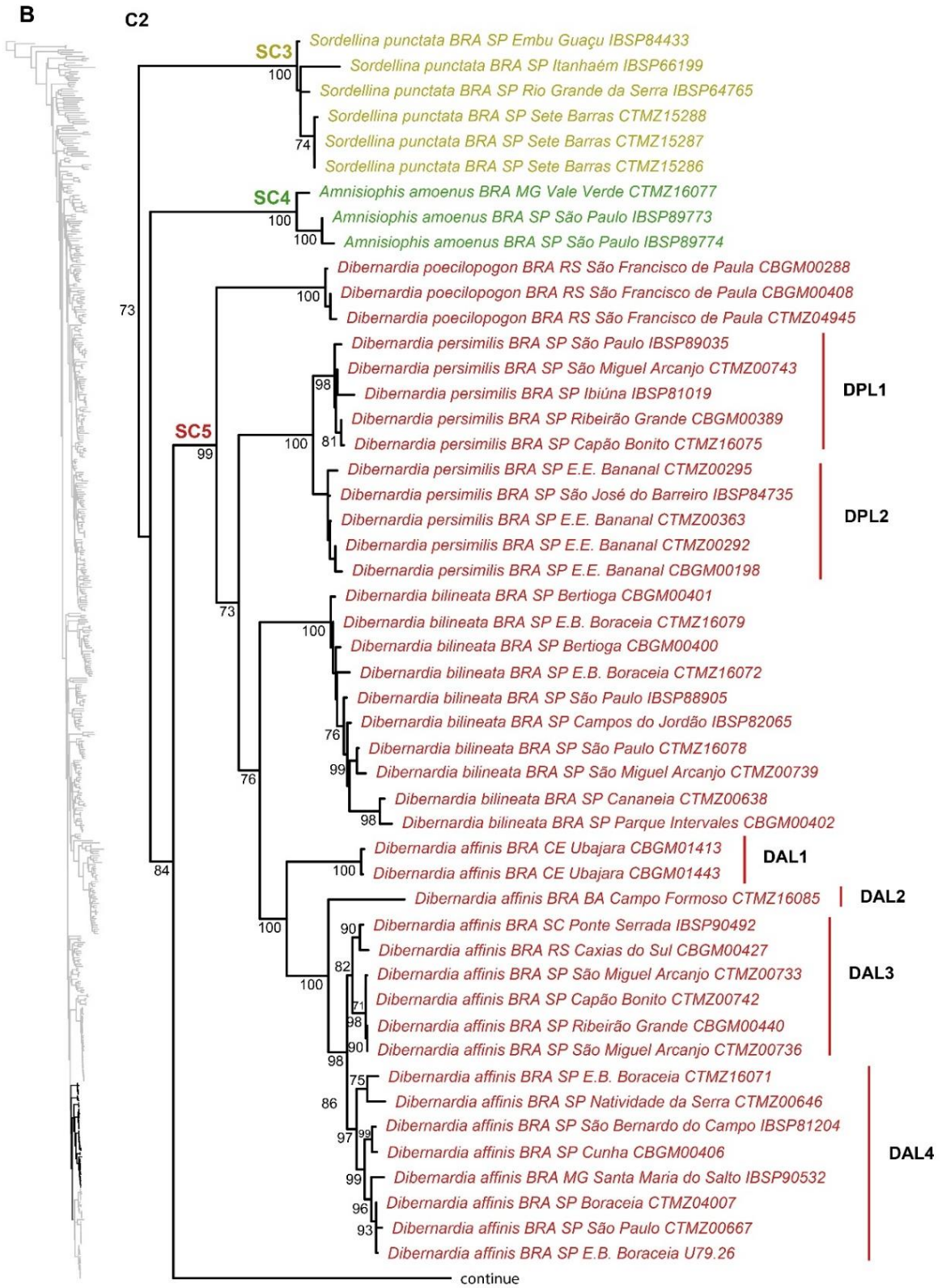
As relações filogenéticas dentro de *Echinantherini* foram, na maior parte, idênticas às recuperadas por Abegg et al. (*in press*), com a diversidade da tribo estruturada em dois clados principais: clado C1 (100%), composto por *Adelphostigma* e *Taeniophallus*; e clado C2 (73%), formado por *Sordellina*, *Amnisiophis*, *Dibernardia* e *Echinanthera*.

O clado C1 foi estruturado em dois subclados: SC1 (96%), compreendendo *Taeniophallus*, com ambas *T. nicagus* (100%) e *T. brevis* (100%) recuperadas como monofiléticas. A diversidade de *T. brevis* foi arranjada em duas linhagens (TBL1 e TBL2), ambas inequivocamente suportadas. Surpreendentemente, no entanto, os espécimes provenientes do Estado de Rondônia (distantes entre si por cerca de 50km) não compuseram um clado; ao invés, demonstraram maior afinidade com indivíduos dos estados do Pará (TBL1) e Amazonas (TBL2), distantes cerca de 1,750km e 620km, respectivamente.

O subclado SC2 (100%) incluiu *A. occipitalis* (<70%) e *A. quadriocellata* (100%), também recuperadas como monofiléticas. A diversidade de *A. occipitalis* foi estruturada de forma complexa, mas ao menos duas linhagens com coerência morfológica e geográfica puderam ser reconhecidas. A linhagem AOL1 (76%), posicionada como grupo irmão do restante da diversidade de *A. occipitalis*, incluiu espécimes distribuídos pela porção oeste da Floresta Amazônica e regiões de ecótono com o oeste do Cerrado do centro-oeste; e AOL2 (<70%), posicionada dentro do restante da diversidade de *A. occipitalis*, formada por espécimes provenientes da Mata Atlântica da região nordeste e relictos florestais dentro da Caatinga. A linhagem AOL2 se posicionou como grupo irmão de um clado com vasta distribuição geográfica, com espécimes provenientes de regiões do Cerrado, Pampa e campos adjacentes às formações de Mata Atlântica da região sudeste. A maioria das relações dentro desse clado, no entanto, foram fracamente suportadas; a exceção ficou por conta de um grupo (87%) majoritariamente representado

por indivíduos com ocorrência no Cerrado do sudeste, juntamente a um espécime de região ecotonal Cerrado/Amazônia. Por fim, recuperamos um clado, posicionado como grupo irmão da diversidade de *A. occipitalis* (exceto a AOL1), abrangendo um espécime de região de Mata Atlântica do Rio Grande do Norte e outro do Pantanal do Mato Grosso do Sul. Esse arranjo é particularmente intrigante tanto do ponto de vista geográfico quanto morfológico; foi, entretanto, fracamente suportado (<70%).





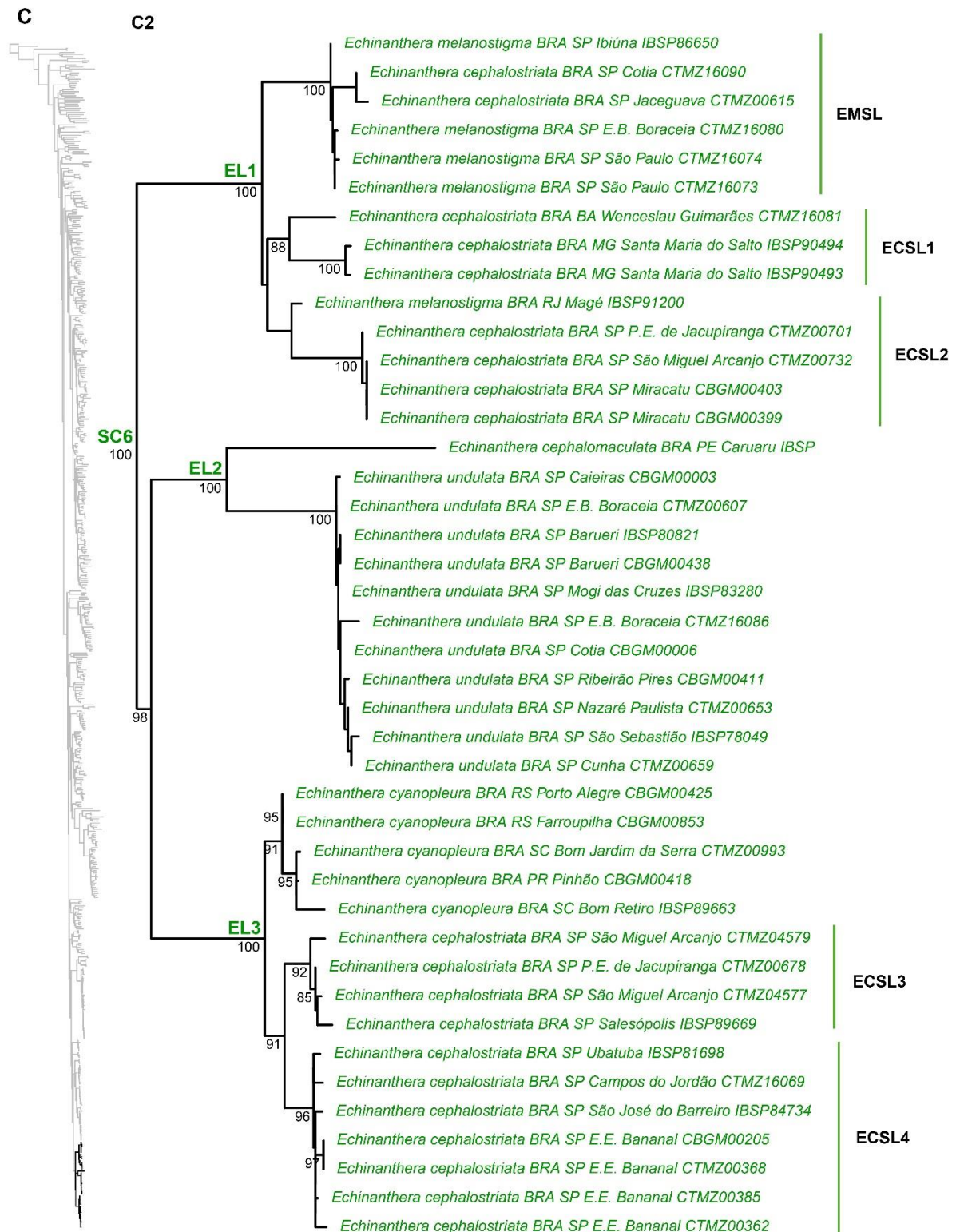


Figura 2. Árvore de Máxima Verossimilhança ampliada resultante da análise da matriz EMM, no RAxML. Os números nas ramificações representam valores de frequência de *bootstrap* (>70%). Os terminais foram coloridos a nível de gênero para facilitar a interpretação da topologia. A) Árvore de Máxima Verossimilhança ampliada

nos gêneros *Taeniophallus* e *Adelphostigma*; B) Árvore de Máxima Verossimilhança ampliada nos gêneros *Sordellina*, *Amnisiophis* e *Dibernardia*; C) Árvore de Máxima Verossimilhança ampliada no gênero *Echinanthera*.

O clado C2 foi formado por quatro subclados: SC3 (100%), compreendendo *S. punctata*; SC4 (100%), formado por *A. amoenus*; SC5 (99%), incluindo *D. affinis*, *D. bilineata*, *D. persimilis* e *D. poecilopogon*; e SC6 (100%), compreendendo *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura*, *E. melanostigma* e *E. undulata*. Os subclados SC3 e SC4 se posicionaram como grupos irmãos sucessivos do clado (84%) formado pelos subclados SC5 e SC6.

Dentro do SC3, amostras de *S. punctata* provenientes de áreas de baixada (ao nível do mar) e serranas (>500 metros de altitude) se agruparam, não demonstrando estruturação geográfica relativa a elevação. No SC4, a amostra de *A. amoenus* oriunda da Serra do Caparaó, estado de Minas Gerais, foi recuperada como grupo irmão do clado (100%) composto pelos espécimes da porção central da Serra do Mar do estado de São Paulo.

No SC5, recuperamos *D. poecilopogon* e *D. persimilis* como grupos irmãos sucessivos de um clado (76%) composto por *D. affinis* e *D. bilineata*. A diversidade de *D. persimilis* foi arranjada em duas linhagens: DPL1 (98%) representada por espécimes das porções central e sul da Serra do Mar do estado de São Paulo; e DPL2 (<70%) composta por amostras da porção norte da Serra do Mar do estado de São Paulo (Serra da Bocaina e áreas adjacentes). A diversidade de *D. bilineata* não demonstrou clara estruturação geográfica, com as amostras se posicionando como grupos irmãos sucessivos umas das outras, ainda que sempre com suporte moderado ou baixo. A exceção foram os espécimes da porção sul da Serra do Mar do estado de São Paulo, que formaram um clado (98%) posicionado dentro da diversidade de amostras da porção central daquela formação geomorfológica e da porção sul Serra da Mantiqueira, no estado de São Paulo. Por outro lado, a diversidade de *D. affinis* foi estruturada em quatro linhagens, fortemente suportadas e com claras correspondências geográficas: DAL1 (100%) compreendendo indivíduos das florestas relictuais do Planalto da Ibiapaba, na Caatinga, no estado do Ceará; DAL2, também de florestas relictuais da Caatinga, associada as formações da Serra do Espinhaço, ao norte da Chapada Diamantina, no estado da Bahia; DAL3 (82%) composta por populações da porção central e sul da Serra do Mar do estado de São Paulo, juntamente com indivíduos da Serra Geral, do sul do Brasil; e DAL4 (97%) integrando exemplares da porção central e norte da Serra do Mar do estado de São Paulo, com um

espécime do Planalto Sul-Baiano, do extremo nordeste de Minas Gerais, posicionado dentro de sua diversidade. As linhagens DAL1 e DAL2 se posicionaram como grupos irmãos sucessivos do clado (98%) formado por DAL3 e DAL4.

Dentro do SC6, recuperamos *E. cyanopleura* e *E. undulata* como monofiléticas, mas o mesmo não ocorreu para *E. cephalostriata* e *E. melanostigma*. Não pudemos testar o monofiletismo de *E. cephalomaculata*, uma vez que obtivemos apenas uma amostra dessa espécie. A diversidade dentro do SC6 foi arranjada em três linhagens principais: EL1 (100%), que compreendeu espécimes de *E. cephalostriata* e *E. melanostigma* provenientes das porções sul e central da Serra do Mar do estado de São Paulo e sul do estado do Rio de Janeiro, junto com indivíduos do Planalto Sul-Baiano, do extremo nordeste do estado de Minas Gerais e sul do estado da Bahia. A EL1 foi representada por três sublinhagens: EMSL (100%), formada por espécimes da porção central da Serra do Mar do estado de São Paulo; ECSL1 (88%) composta por indivíduos do Planalto Sul-Baiano; e ECSL2 (<70%) com exemplares das áreas de baixada a leste da Serra do Mar, no estado de São Paulo, e porção sul da Serra do Mar do estado de São Paulo, além de um espécime do sul do estado do Rio de Janeiro, da Serra dos Órgãos (<70%). A sublinhagem EMSL foi recuperada como grupo irmão de um clado (<70%) formado por ECSL1 e ECSL2.

A linhagem EL2 (100%) foi composta por *E. cephalomaculata* e *E. undulata*. A diversidade de *E. undulata* não demonstrou marcante estruturação geográfica, com indivíduos da porção norte da Serra do Mar e da Ilha de São Sebastião formando clado posicionado dentro da diversidade de espécimes oriundos da porção central da Serra do Mar do estado de São Paulo, que se posicionaram como grupos irmãos sucessivos desse clado. Todas essas relações, no entanto, foram fracamente suportadas (<70%).

A linhagem EL3 foi representada por *E. cyanopleura* e indivíduos de *E. cephalostriata* provenientes das porções sul, central e norte da Serra da Mantiqueira do estado de São Paulo. A diversidade de *E. cyanopleura* demonstrou afinidade entre amostras da Serra Geral dos estados de Santa Catarina e Paraná, que se posicionaram em uma politomia (95%), com exemplares do extremo sul da Serra Geral e área adjacente de baixada do Rio Grande do Sul se posicionando ao lado delas. A diversidade de *E. cephalostriata* foi estruturada em duas sublinhagens fortemente suportadas, com clara correspondência geográfica; ECSL3 (92%) composta por exemplares das porções central

e sul da Serra do Mar do estado de São Paulo, e ECSL4 (96%) por indivíduos da porção norte da Serra do Mar do estado de São Paulo.

4.4.1.2. Matriz de evidência total

Considerando a árvore gerada usando a combinação de busca TEM EIW H/IW-DU (Figura 3), recuperamos Echinantherini como monofilética (95%), suportada por uma sinapomorfia não ambígua e não privada (Ch. 14.2). A tribo Caaeteboini se posicionou como grupo irmão de Echinantherini (95%), arranjo sustentado por três sinapomorfias não ambíguas e não privadas (Ch. 1.1, Ch. 17.1, Ch. 51.0) e uma não ambígua e privada (Ch.11.1).

Dentro de Echinantherini, os gêneros *Adelphostigma* e *Taeniophallus* foram recuperados como monofiléticos e se posicionaram como táxons irmãos (100%), com suporte de duas sinapomorfias não ambíguas e não privadas (Ch. 18.1, Ch. 22.2) e uma não ambígua, única e não homoplástica (Ch. 28.1). A relação entre *A. occipitalis* e *A. quadriocellata* (100%) foi sustentada por duas sinapomorfias não ambíguas e não privadas (Ch. 1.0, Ch. 13.1), enquanto a relação entre *T. brevirostris* e *T. nicagus* (100%) apresentou três sinapomorfias não ambíguas e não privadas (Ch. 14.1, Ch. 15.3, Ch. 48.0).

O clado formado por *Adelphostigma* e *Taeniophallus*, juntamente com os gêneros *Sordellina*, *Dibernardia* e *Amnisiophis*, respectivamente, se posicionou como grupo irmão sucessivo de *Echinanthera*. O posicionamento de *Sordellina* foi fortemente suportado (97%) e sustentado por uma sinapomorfia não ambígua e não privada (Ch. 2.3); *Sordellina* foi suportado pelas seguintes seis autapomorfias não ambíguas e não privadas (Ch. 12.1, Ch. 17.3, Ch. 25.1, Ch. 39.0, Ch. 42.2, Ch. 46.0).

O posicionamento de *Dibernardia* foi fortemente suportado (99%) e sustentado por uma sinapomorfia não ambígua e não privada (Ch. 41.1). O gênero foi recuperado como monofilético (99%), sustentado por duas sinapomorfias não ambíguas e não privadas (Ch. 5.1, Ch. 8.1) e uma ambígua (Ch. 28.1). Dentro de *Dibernardia*, *D. poecilopogon* e *D. persimilis* (99%) foram recuperados como táxons irmãos sucessivos de um clado (97%) composto por *D. affinis* e *D. bilineata*; nenhuma sinapomorfia suportou esse arranjo.

O posicionamento de *Amnisiophis* foi inequivocamente suportado (100%) e sustentado por uma sinapomorfia ambígua (Ch. 28.2), duas não ambíguas e não privadas (Ch. 3.1, Ch. 48.2) e uma não ambígua e privada (Ch. 16.1); *Amnisiophis* foi suportado pelas seguintes quatro autapomorfias não ambíguas e não privadas (Ch. 41.1, Ch. 44.0, Ch. 47.2, Ch. 51.1).

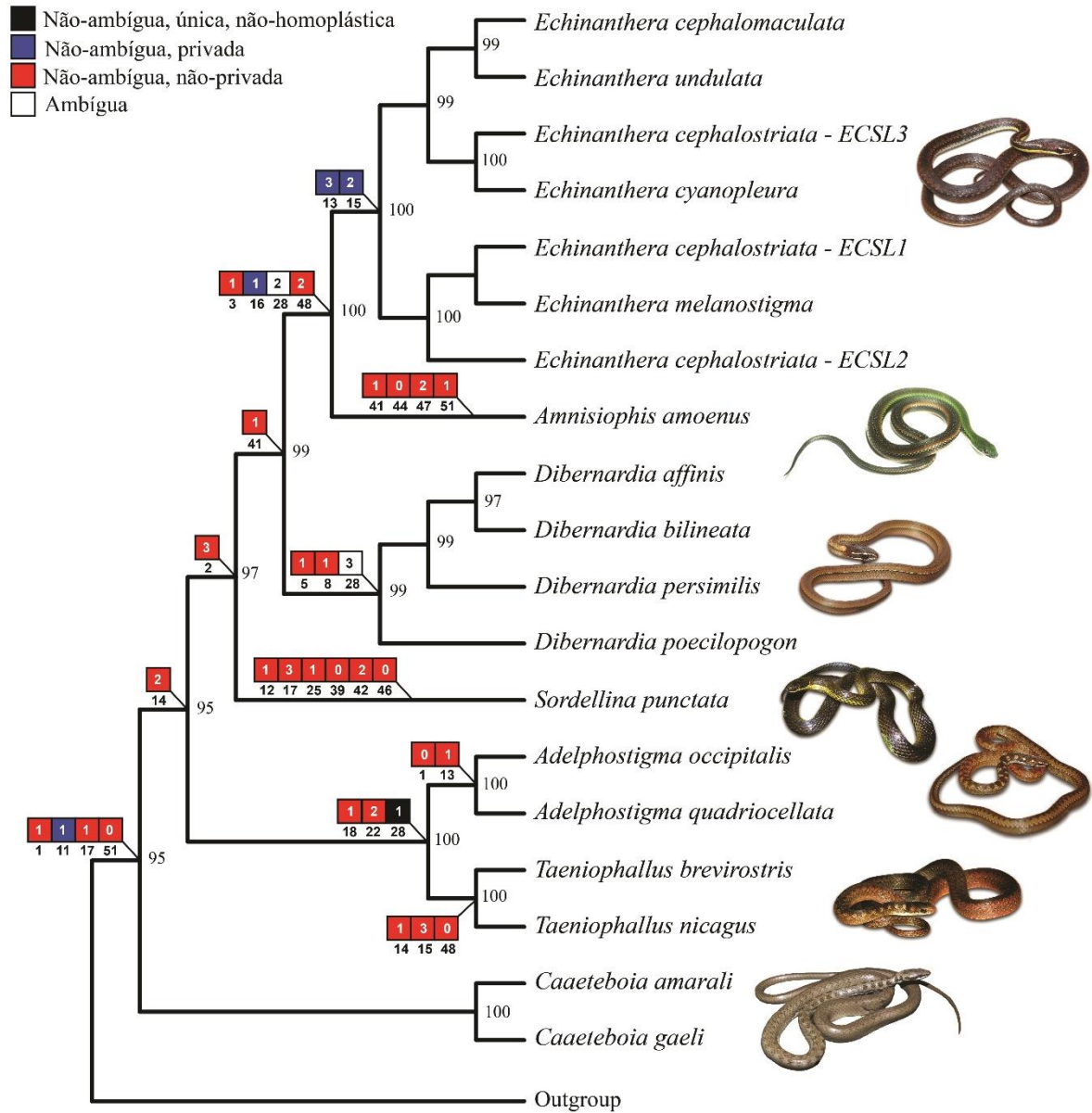


Figura 3. Relações filogenéticas dentro de Echinantherini, com base em dados moleculares e morfológicos combinados, de acordo com a estratégia de busca de MP EIW - H/IW-DU. Valores de *bootstrap* <70 não estão à mostra.

O gênero *Echinanthera* foi recuperado como monofilético (100%), sustentado por duas sinapomorfias não ambíguas e privadas (Ch. 13.3, Ch. 15.2). Dentro de

Echinanthera, *E. cephalomaculata* e *E. undulata* foram recuperadas como táxons irmãos (99%), formando um clado (99%) que se posicionou como grupo irmão de um clado (100%) composto por *E. cyanopleura* e *E. cephalostriata* – *ECSL3*. Esse clado, representado por *E. cephalomaculata*, *E. undulata*, *E. cyanopleura* e *E. cephalostriata* – *ECSL3*, se posicionou como grupo irmão de um clado (100%), composto por *E. cephalostriata* – *ECSL2*, *E. melanostigma* e *E. cephalostriata* – *ECSL1*. Dentro desse clado, *E. cephalostriata* – *ECSL2* foi recuperado como táxon irmão de um clado (<70%) composto por *E. melanostigma* e *E. cephalostriata* – *ECSL1*. Nenhuma sinapomorfia foi recuperada dentro dos arranjos de *Echinanthera*.

4.4.2. Comparações entre árvores filogenéticas

As árvores ótimas de cada combinação de buscas de MP, estimadas a partir da maior média de *jackknife* normalizado e escolhidas para serem utilizadas nas comparações entre árvores filogenéticas, estão disponíveis na Tabela 1.

Tabela 1. Resumo dos parâmetros utilizados para escolher as melhores árvores de cada combinação de buscas nas análises de Máxima Parcimônia.

Matriz	Combinação de busca	Árvore ótima	Valor médio de <i>Jackknife</i> normalizado
MM	EW & IW	IW 10	0.390
RMM	EW & IW	IW 02	0.748
RMM	EW & IW-DU	IW 02	0.753
TEM	EW & IW	IW 02	0.730
TEM	EW & IW-DU	IW 02	0.745
TEM	EIW H/H	IW 15	0.654
TEM	EIW H/H-ME	IW 15	0.654
TEM	EIW H/H-DU	IW 15	0.670
TEM	EIW H/IW	IW 03	0.694
TEM	EIW H/IW-ME	IW 03	0.699
TEM	EIW H/IW-DU	IW 01	0.726
TEM	EIW IW/H	IW 02	0.692
TEM	EIW IW/H-ME	IW 02	0.691
TEM	EIW IW/H-DU	IW 03	0.703
TEM	EIW IW/IW	IW 10/ IW 3	0.738
TEM	EIW IW/IW-DU	IW 2 / IW 3	0.748

Nosso banco de dados final para comparações entre topologias foi composto por 21 árvores (16 de MP, três de ML e duas de BI). Duas delas representadas apenas por dados morfológicos (MP e ML), três oriundas apenas de dados moleculares (MP e ML) e 16 de evidência total (MP, ML e BI), resultantes de dados morfológicos e moleculares combinados (Figura 4, Apêndice 6). Nossa análise baseada na métrica de RF estruturou a diversidade de topologias em três grupos principais (Figura 4): G1, representado por duas árvores e composto exclusivamente pelas duas análises baseadas em dados morfológicos, de MP e ML; G2, reunindo oito árvores e composto exclusivamente por análises baseadas em evidência total, de MP usando EIW e ML ; e G3, representado por 11 árvores e composto pelas análises baseadas apenas em dados moleculares, de MP e ML, juntamente com as demais análises de evidência total, tanto de MP quanto BI.

O grupo G2 foi estruturado em três subgrupos: SG1, oriundo de duas árvores, de topologias distintas. Composto por uma análise de ML e uma de MP considerando a homoplasia média da partição molecular, pesando a partição morfológica e descontando entradas não informativas; SG2, representado por três árvores, duas de topologia idêntica. Exclusivamente composto por análises de MP e pesando a partição morfológica. As análises geraram topologias idênticas foram as que consideraram a homoplasia média da partição molecular. Elas foram agrupadas, e a análise que pesou ambas as partições se posicionou ao lado delas; e SG3, reunindo três árvores, todas com topologia idêntica. Exclusivamente composto por análises de MP e considerando a homoplasia média em ambas as partições.

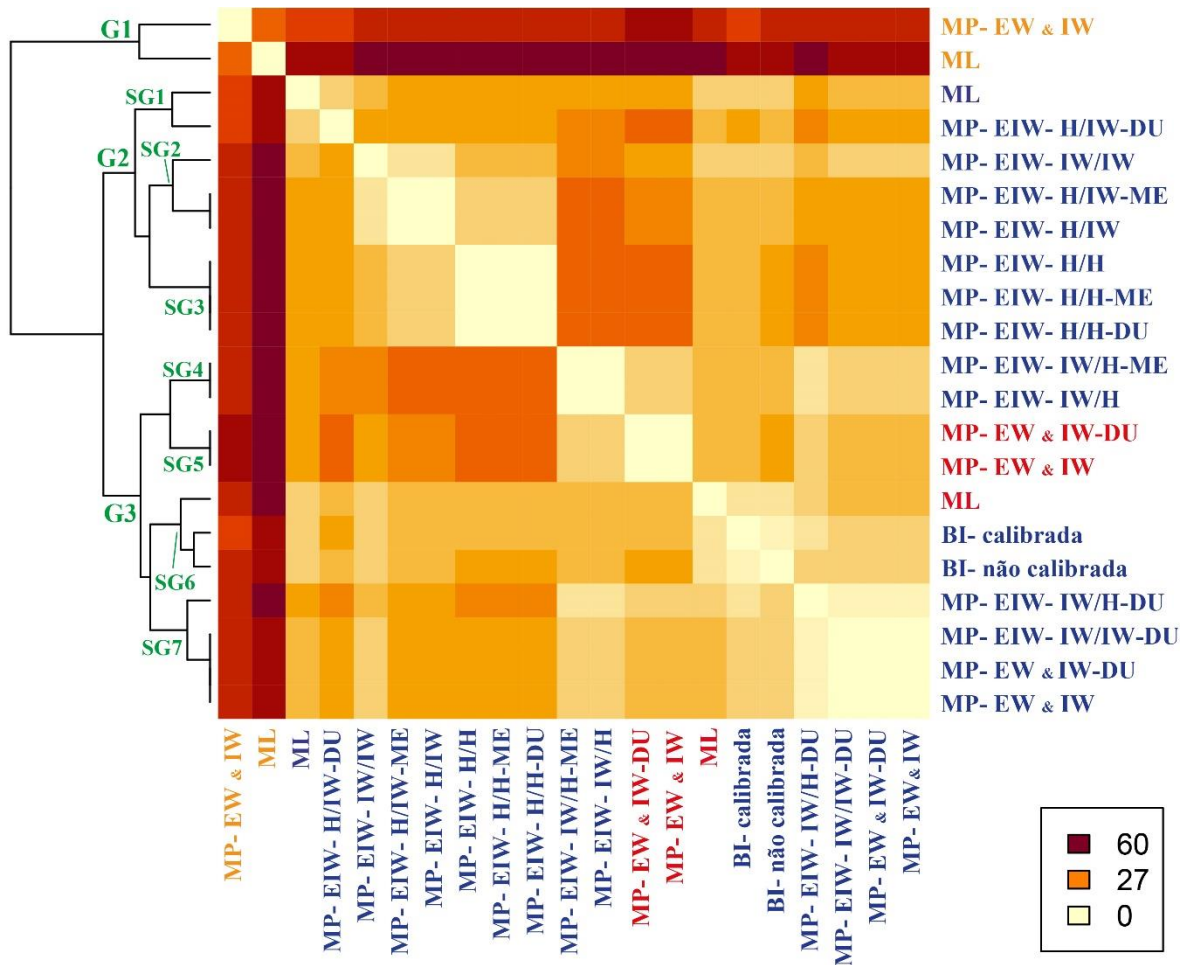


Figura 4. Mapa de calor resumindo as distâncias de Robinson-Foulds para as árvores filogenéticas analisadas. A intensidade da cor na grade representa o número de passos para transformar uma árvore em outra. A coloração dos nomes das análises remete às seguintes matrizes: amarelo (MM); azul (TEM); e vermelho (RMM).

O grupo G3 foi estruturado em quatro subgrupos: SG4, representado por duas árvores, ambas com topologias idênticas. Exclusivamente composto por análises de MP, usando EIW, pesando a partição molecular e considerando a homoplasia média da partição morfológica, contabilizando ou não para entradas faltantes; SG5, representado por duas árvores, ambas com topologias idênticas. Exclusivamente composto por análises de MP baseadas em dados moleculares, descontando ou não para entradas não informativas; SG6, representado por três árvores, nenhuma com topologia idêntica. Composto por análises exclusivamente probabilísticas e sendo o único subgrupo resultante de matrizes diferentes. As duas topologias de BI foram agrupadas, e a de ML baseada em dados moleculares se posicionou ao lado delas; e SG7, representado por quatro árvores, três com topologia idêntica. Exclusivamente composto por análises de

MP, tanto usando EIW quanto EW-IW. Três árvores consideraram o desconto de entradas não informativas. As análises que geraram topologias idênticas foram as que consideraram pesagem igualitária e/ou valores de concavidade iguais para ambas as partições, com ou sem desconto de entradas não informativas. Elas foram agrupadas juntamente com a análise de EIW que pesou ambas as partições e descontou para entradas não informativas. Ao lado dessas, foi posicionada a análise de EIW, também descontando para entradas não informativas e pesando a partição molecular, mas considerando a homoplasia média para a partição morfológica.

4.5. Discussão

4.5.1. O monofiletismo de *Echinantherini* e a caracterização morfológica da tribo

O monofiletismo de *Echinantherini* foi bem suportado (valor de *bootstrap* = 95%; Fig. 2) por evidências moleculares e uma sinapomorfia morfológica não ambígua e não privada (Ch. 14.2; Fig.2; Apêndice 4), com *Caaeteboini* posicionada como seu grupo irmão. A otimização dos nossos caracteres fenotípicos apresentou concordâncias e discordâncias com o que foi previamente proposto a respeito da caracterização morfológica de *Echinantherini*. Zaher et al. (2009) propuseram três sinapomorfias morfológicas para esse grupo: i) órgão unilobado e unicapitado; ii) sulco espermático se dividindo de forma relativamente distal, dentro da região caliculada; e (iii) presença de grande região nua no lado asulcado do órgão. Poucos meses depois e, de maneira independente, Santos-Jr (2009) também definiu o reconhecimento de *Echinantherini* com base em três sinapomorfias fenotípicas, distintas das de Zaher et al. (2009): i) presença de pequenos pontos claros sobre os parietais; ii) hemipênis com orientação centrolineal; iii) ausência de sulco nos dois últimos dentes maxilares. Nossos resultados, no entanto, não fornecem aporte a nenhuma dessas alegações. Diferentemente, encontramos a presença de uma linha de pontos claros continuamente distribuídos ao longo da lateral do corpo (nosso Ch. 14.2) como sinapomorfia de *Echinantherini*, conforme atualmente reconhecida (Abegg et al., *in press*). Esse estado de caráter, contudo, não é inequivocamente distribuído dentro da tribo; *T. brevisrostris*, *T. nicagus* e *E. undulata*, apresentam a linha de forma descontínua, com escamas imaculadas separando os pontos claros (nosso Ch. 14.1).

Considerando as sinapomorfias definidas por Zaher et al. (2009), Myers (2011) havia feito ressalvas prévias ao argumentar que: (i) o hemipênis pode ser fracamente bilobado em alguns exemplares de *A. occipitalis*; (ii) o sulco espermático não se divide em posição relativamente distal dentro da região caliculada, mas sim aproximadamente na metade do órgão, na base ou pouco abaixo da região caliculada; e que, além disso, o tipo genérico de *Taeniophallus* (*T. nicagus*) possui sulco espermático simples; e (iii) a região nua no lado asculcado do hemipênis não era traço universal dentro da tribo, estando ausente em *T. brevirostris* e *T. nicagus*. Similarmente, Grazziotin et al. (2012) também reconheceram que as sinapomorfias propostas por Zaher et al. (2009) poderiam não ser efetivas para a definição da tribo, especialmente após a alocação de *Sordellina* em Echinantherini.

Nós concordamos com Myers (2011) em considerar a condição dos lobos hemipenianos (nosso Ch. 20) como ligeiramente bilobada em alguns espécimes de *A. occipitalis*, assim como em alguns exemplares de *T. brevirostris* (Myers & McDowell, 2014) e invariavelmente bilobada em *A. amoenus* (Santos-Jr, 2009; Abegg et al., *in press*) e *S. punctata* (Zaher, 1999; Miranda & Fernandes, 2012; Abegg et al., *in press*).

Da mesma forma, concordamos com Myers (2011) quanto ao local de divisão do sulco espermático (nosso Ch. 27) jamais ser na porção distal do hemipênis em Echinantherini. Nós discordamos, no entanto, de ambos Zaher et al. (2009) e Myers (2011) quanto às suas interpretações em relação à área nua na face asulcada dos hemipênis de espécies de Echinantherini (nosso Ch. 28). De Zaher et al., (2009) porque, conforme previamente mencionado em Myers & Cadle (1994), a presença da área nua, por si só, não é um traço suficientemente distinto para o reconhecimento das espécies da tribo (mas veja abaixo); e de Myers (2011) porque, conforme sugerido por Santos-Jr (2009) e Abegg et al. (*in press*), *T. brevirostris* e *T. nicagus* também apresentam as típicas fileira de espinhos alargados e verticalmente orientados dispostos na lateral de cada lado da face asulcada do hemipênis, que caracterizam a área nua da maioria parte das espécies de Echinantherini. Nós reforçamos essa interpretação aqui. Ainda assim, porém, esse traço não é unanimidade dentro da tribo – *Sordellina* não apresenta estrutura comparável a uma área nua cercada por espinhos alargados em sua face asulcada do hemipênis.

Quanto as sinapomorfias indicadas por Santos-Jr (2009), nossos resultados sugerem que a orientação centrolíneal do sulco espermático (nosso Ch. 26) e a ausência de sulco no último dente maxilar (nosso Ch. 33) são estados de caracteres amplamente

distribuídos nos táxons do grupo externo do nosso conjunto de dados. Surpreendentemente, no entanto, nós também não encontramos suporte para a presença de um par de pontos claros nas escamas parietais (nosso Ch. 11) como sinapomorfia de Echinantherini. Além de Santos-Jr (2009), Abegg et al. (*in press*) também haviam mencionado esse traço como uma sinapomorfia putativa para a tribo, sobretudo depois de confirmar as observações de Miranda & Fernandes (2012) quanto a sua ocorrência em *Sordellina*. Porém, nossa revisão de literatura e observação de espécimes em vida revelaram a presença desse estado de caráter nas duas espécies do gênero *Caaeteboia*, o grupo-irmão de Echinantherini (mas veja abaixo). Assim, a presença de um par de pontos claros nas escamas parietais foi recuperada como uma sinapomorfia não ambígua e privada de um clado ligeiramente mais inclusivo, compreendendo a tribo Caaeteboini também.

4.5.2. O relacionamento entre Echinantherini e Caaeteboini

A tribo Caaeteboini foi descrita por Zaher et al. (2009) para abrigar, na época, apenas *Caaeteboia amarali* (Wettstein, 1930); antiga *Liophis amarali* e cujo gênero monotípico, *Caaeteboia*, também fora proposto neste estudo. Zaher et al. (2009), possivelmente baseados em Moura-Leite (2001), elencaram uma sinapomorfia morfológica para Caaeteboini: (i) processos transversos da pré-maxila delgados, com presença de um processo muito pequeno e fino, posteriormente direcionado, lateral aos processos vomerianos. Esses autores ressaltaram, ainda, não terem ciência de qualquer outro táxon dentro de Xenodontinae que portasse similar processo adicional na pré-maxila.

Recentemente, no entanto, novas evidências surgiram com a descrição de uma nova espécie do gênero *Caaeteboia*, *C. gaeli* Montingelli, Barbo, Pereira-Filho, Santana, Rodrigues-França, Grazziotin & Zaher, 2020 (Montingelli et al., 2020). Embora nenhum comentário tenha sido endereçado a essa questão, os autores forneceram imagens inéditas, de microtomografia computadorizada, de crânios de ambas *C. amarali* e *C. gaeli*. Em nenhuma das imagens é possível notar qualquer processo adicional, muito pequeno e fino, no processo transversal da maxila de qualquer das espécies. Ao contrário, a pré-maxila de Caaeteboini apresenta um padrão generalizado dentro de Dipsadidae, com processos

transversos e vomerianos de tamanhos similares (nosso Ch. 40), podendo ou não apresentar projeções posteriores, de aspecto majoritariamente rombudo (nosso Ch. 41).

A possível presença de um processo diferenciado na pré-maxila de *C. amarali* foi levantada pela primeira vez por Moura-Leite (2001), que elaborou uma análise filogenética da tribo Xenodontini com base em caracteres morfológicos. À época, *C. amarali*, alocada tentativamente no gênero *Liophis*, compunha parte de Xenodontini. Um dos caracteres levantados por Moura-Leite (2001) foi a presença de projeções pontiagudas no processo transversal da pré-maxila. Esse autor ressaltou que, embora presentes em outros integrantes do grupo interno, em *C. amarali* tais projeções seriam muito mais frágeis e com origem próxima à extremidade, conferindo aspecto bifurcado aos processos transversais. A ilustração da pré-maxila de *C. amarali* disponibilizada por Moura-Leite (2001) mostra, realmente, uma projeção pontiaguda, fina e posteriormente direcionada no lado esquerdo da pré-maxila; no lado direito, contudo, há apenas uma pequena projeção posterior, de aspecto rombudo. Essa estrutura foi assumida como resquício de uma projeção presumivelmente equivalente à do lado esquerdo (Moura-Leite, 2001).

Nós discordamos da interpretação de Moura-Leite (2001) e Zaher et al. (2009) quanto à validade desse traço morfológico como sinapomorfia de Caeteboini. Baseados na nossa observação e, juntamente com as novas evidências de osteologia craniana de Caeteboini fornecidas por Montingelli et al. (2020), consideramos que a assimetria nos processos transversais da pré-maxila de *C. amarali*, observada por Moura-Leite (2001), é mais congruente com a possibilidade de eventual malformação da estrutura. Eventos de má-formação têm sido observados em variadas estruturas em serpentes, tanto de morfologia externa quanto interna, incluindo aquelas que compõem o esqueleto axial (Sant'Anna et al., 2013; Carvalho et al., 2017). De fato, anormalidades na forma e ornamentação da pré-maxila, incluindo sua completa ausência, já foram relatadas em embriões de diferentes espécies de Squamata (Bellairs, 1965). Em nosso próprio conjunto de dados, observamos má-formação na pré-maxila de um espécime de *Echinanthera undulata* (IBSP 22904). Esse espécime apresenta uma estrutura adicional, relativamente alongada e projetada posteriormente, no lado direito do processo transversal. Tal estrutura não tem qualquer correspondência no lado esquerdo, e tampouco pudemos observar algo similar em nenhuma outra espécie de Echinantherini (Figura 5). Assim, concluímos que a interpretação de Moura-Leite (2001), e que possivelmente fundamentou a decisão taxonômica de Zaher et al. (2009) quanto à criação de Caeteboini, foi baseada na

observação de estruturas anômalas. Se nosso raciocínio estiver correto, nenhuma sinapomorfia morfológica é conhecida para sustentar o reconhecimento de Caaeteboini.

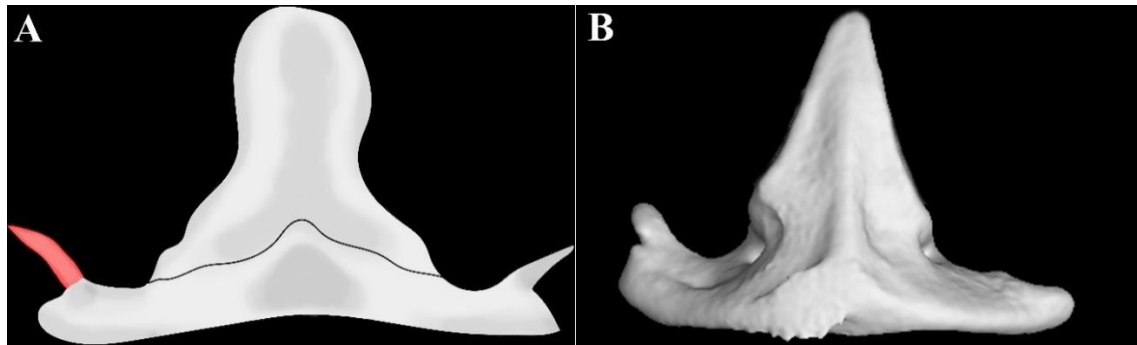


Figura 5. Vista frontal da pré-maxila de (A) *Caaeteboia amarali* (redesenhado a partir de Moura-Leite, 2001) e (B) *Echinanthera undulata* (IBSP 22904), mostrando a assimetria nos processos transversais. Em (A), a existência do processo adicional do lado esquerdo, destacado em vermelho, foi inferida por Moura-Leite (2001).

O posicionamento sistemático e taxonômico de *C. amarali* tem sido historicamente desafiador. Mesmo com as recentes contribuições provenientes de amplos bancos de dados moleculares associados ao método filogenético, *C. amarali* (e agora *C. gaeli* também) tem sido posicionada em associação a diferentes táxons, tais como os gêneros *Hydrodynastes* e *Xenopholis*, bem como as tribos Pseudoboini e Echinantherini - sempre com baixo suporte (Zaher et al., 2009; Vidal et al., 2010, Grazziotin et al., 2012, Pyron et al., 2013, Pyron et al., 2015, Figueroa et al., 2016, Zaher et al., 2018, 2019; Abegg et al., *in press*). Tal estado de fluxo, em adição às suas aparentes singularidades morfológicas, tem impedido que sistematas infiram qualquer posicionamento mais acurado de Caaeteboini dentro de Dipsadidae. No entanto, nossa análise de evidência total recuperou Caaeteboini como grupo-irmão de Echinantherini, com forte suporte (95%). Além disso, esse arranjo foi suportado por quatro sinapomorfias morfológicas, sendo uma delas não ambígua e privada. Assim, à luz das novas evidências apresentadas aqui, nós estamos remodelando a composição de Echinantherini para englobar o gênero *Caaeteboia* também. Portanto, consideramos a tribo Caaeteboini como sinônimo júnior de Echinantherini. Abaixo nós propomos uma diagnose atualizada para Echinantherini.

Echinantherini Zaher, Grazziotin, Cadle, Murphy, Moura-Leite & Bonatto, 2009

Gênero-tipo: *Echinanthera* Cope, 1894

Sinapomorfias morfológicas: (i) 17 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo (Ch. 1.1); (ii) presença de par de pontos nas escamas parietais, mais claros que a coloração de fundo (Ch. 11.1); (iii) presença de máculas arredondadas na lateral das escamas ventrais (Ch. 17.1); e (iv) ausência de contato entre a margem anterior do supratemporal com a sutura do parietal-proótico (Ch. 51.0).

Conteúdo: *Adelphostigma occipitalis* (Jan, 1863), *A. quadriocellata* (Santos-Jr, Di-Bernardo & Lema, 2008), *Amnisiophis amoenus* (Jan, 1863), *Caaeteboia amarali* (Wettstein, 1930), *C. gaeli* Montingelli, Barbo, Pereira-Filho, Santana, Rodrigues-França, Grazziotin & Zaher, 2020, *Dibernardia affinis* (Günther, 1858), *D. bilineata* (Fischer, 1885), *D. persimilis* (Cope, 1869), *D. poecilopogon* (Cope, 1863), *Echinanthera cephalomaculata* Di-Bernardo, 1994, *E. cephalostriata* Di-Bernardo, 1996, *E. cyanopleura* (Cope, 1885), *E. melanostigma* (Wagler, 1824), *E. undulata* (Wied, 1824), *Sordellina punctata* Procter, 1923, *Taeniophallus brevirostris* (Peters, 1863) e *T. nicagus* (1868).

Reconhecemos que nossa decisão taxonômica talvez fuja ao usual, uma vez que nesse caso não nos deparamos com a clássica problemática sistemática envolvendo o parafiletismo de táxons presumivelmente naturais. No entanto, acreditamos que a decisão de considerar o gênero *Caaeteboia* como membro de Echinantherini representa o melhor esquema taxonômico para indicar o conhecimento atual sobre as relações filogenéticas e sobre a evolução morfológica do grupo. Mais especificamente: (i) a ausência de sinapomorfia morfológica para Caaeteboini é imediatamente remediada; e (ii) propicia maior coesão morfológica a um arranjo hierarquicamente nomeável (i.e., tribo) através do reconhecimento de ao menos uma sinapomorfia morfológica não ambígua e privada para Echinantherini (presença de um par de pontos claros nas escamas parietais).

4.5.3. Afinidades filogenéticas internas de Echinantherini

Previamente, comentamos sobre o posicionamento de *Caaeteboia* como primeira linhagem divergente dentro de Echinantherini e a recuperação do restante da diversidade da tribo sucessivamente arranjada em um clado apoiado por evidências moleculares e uma sinapomorfia não ambígua e não privada (Ch. 14). Dentro desse clado, recuperamos os gêneros *Adelphostigma* e *Taeniophallus* como táxons irmãos (~15,8 Ma, Apêndice 6), suportados por duas sinapomorfias não ambíguas e não privadas (presença de bolsas nuas

no terço distal da face asulcada do hemipênis, Ch. 18.1; hemipênis unicapitado, Ch. 22.2) e uma não ambígua, única e não homoplástica (ornamentação do *interspinal asulcate gap*, Ch. 28.1). Esse resultado difere do de Santos-Jr (2009) que recuperou *Adelphostigma* (à época, *Taeniophallus* gr. *occipitalis*) como grupo irmão de *Dibernardia* (*T.* gr. *affinis*), com base em duas sinapomorfias: presença de uma linha clara fina e bem definida no *canthus rostralis* (nosso Ch. 13) e ausência de fossetas apicais nas escamas dorsais (nosso Ch. 3.0). Schargel et al. (2005) e Abegg et al. (*in press*) de fato reconheceram a existência de uma linha clara sobre o *canthus rostralis* de espécies de *Adelphostigma* e *Dibernardia*, mas ofereceram evidências moleculares e de morfologia hemipeniana de que *Adelphostigma* seria mais estreitamente relacionado a *Taeniophallus*. Nós corroboramos, portanto, as sugestões de Schargel et al. (2005) e Abegg et al. (*in press*) de que a presença de bolsas nuas no terço distal da face asulcada, bem como a presença de um espinho medial ornamentado a linha média do *interspinal asulcate gap* são características filogeneticamente informativas e exclusivas a *Adelphostigma* e *Taeniophallus* dentro de Echinantherini.

O gênero *Adelphostigma* (~4,5 Ma, Apêndice 6) foi suportado por duas sinapomorfias não ambíguas e não privadas: 15 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo (Ch. 1.0) e a presença de listra clara delineada sobre o *canthus rostralis* (Ch. 13.1). Santos-Jr (2009) também recuperou *Adelphostigma* como monofilético, suportado por três sinapomorfias, sendo uma delas também o número de fileiras de escamas dorsais no meio do corpo. Schargel et al. (2005) e Abegg et al. (*in press*) também haviam manifestado a possibilidade de o número de escamas dorsais no meio do corpo ser uma sinapomorfia putativa para o gênero. As outras duas sinapomorfias apontadas por Santos-Jr (2009) foram a condição capitular hemipeniana unicapitada e a ausência de grande espinho basal na face asulcada do hemipênis. Nós remodelamos esse último estado de caráter de Santos-Jr (2009) e o acomodamos dentro do nosso caráter 28 que, junto com a condição unicapitada do hemipênis, foram recuperados como sinapomorfias de um clado mais inclusivo dentro de Echinantherini, unindo *Adelphostigma* e *Taeniophallus*. Outra característica comum às duas espécies de *Adelphostigma*, como mencionado por Schargel et al. (2005), Santos-Jr (2009) e Abegg et al. (*in press*), é o padrão de coloração médio-dorsal composto por manchas maiores na região anterior e que são gradualmente substituídas por manchas pequenas pareadas em direção à cauda. Esse traço, no entanto, não foi explorado em nossa matriz morfológica.

Por sua vez, o gênero *Taeniophallus* (~13 Ma, Apêndice 6) foi suportado por três sinapomorfias não ambíguas e não privadas: presença de linha de pontos claros descontínuos na lateral do corpo (Ch. 14.1), presença de listra ondulada conspícua e longitudinalmente disposta por todo o corpo (Ch. 15.3) e ausência de cristas pósterolaterais no parabasisfenoide (Ch. 48.0). Na análise de Santos-Jr (2009), *Taeniophallus* também foi recuperado como monofilético, suportado por uma sinapomorfia: a redução de um dos ramos do sulco espermático do hemipênis. Como também mencionado por Schargel et al. (2005) e Abegg et al. (*in press*), esse é um traço morfológico muito particular a *T. brevirostris*. Contudo, também pode ser interpretado como uma autapomorfia dessa espécie, uma vez que esse estado de caráter não é compartilhado com *T. nicagus* (nesta, o sulco espermático é simples, condição presumivelmente derivada da redução de um dos ramos). Abegg et al. (*in press*) sugeriram a presença de um par de bolsas nuas, delimitadas por espinhos, imediatamente abaixo do capítulo, na face asulcada. Em nosso conjunto de dados morfológicos, tratamos esse caráter de forma simplificada (ausência ou presença de bolsas nuas no terço distal da face asulcada, Ch. 18) e ele foi recuperado como sinapomorfia de um clado mais inclusivo, compondo *Adelphostigma* e *Taeniophallus*. Schargel et al. (2005) argumentaram que ambas as espécies, *T. brevirostris* e *T. nicagus*, apesar das marcantes diferenças quanto ao sulco espermático, compartilham a ausência do *interspinal asulcate gap* como sinal de proximidade filogenética. Abegg et al. (*in press*) ofereceram uma reinterpretação da face asulcada do hemipênis dessas duas espécies, argumentando que o arranjo lateral de espinhos verticalmente dispostos, que caracteriza o *interspinal asulcate gap* na maioria das espécies de Echinantherini, também está presente em *T. brevirostris* e *T. nicagus*.

O clado contendo *Adelphostigma* e *Taeniophallus* se posicionou como grupo irmão de um clado (21,9 Ma, Apêndice 6) contendo os gêneros *Sordellina*, *Dibernardia*, *Amnisiophis* e *Echinanthera*. Esse clado foi suportado por uma sinapomorfia não ambígua e não privada: 17 fileiras de escamas dorsais próximas à cloaca (Ch. 2.3). Esse estado de caráter havia sido previamente aventado por Abegg et al. (*in press*) como característica comum a esses gêneros. O gênero monotípico *Sordellina* se posicionou como táxon irmão do restante da diversidade filogenética do clado. Antes das similaridades morfológicas apontadas por Abegg et al. (*in press*) entre *Sordellina* e seus demais contrapartes tribais, o posicionamento sistemático de *S. punctata* foi problemático devido às suas singularidades morfológicas (Zaher et al., 1999; Grazziotin et al., 2012; Miranda &

Fernandes, 2012). Nós corroboramos a distinção morfológica de *Sordellina* com relação às demais espécies de Echinantherini em diferentes conjuntos de traços, variando desde aspectos de coloração à morfologia hemipeniana e osteologia craniana. Ao todo, recuperamos seis autapomorfias não ambíguas e não privadas para esse gênero: presença de listra clara sobre as escamas supralabiais (Ch. 12.1), presença de mácula retangular, formando linha, na lateral das escamas ventrais (Ch. 17.3), presença de constrição na porção proximal do corpo do hemipênis (Ch. 25.1), formato igual ou subigual dos processos pterigoides do palatino (Ch. 39.0), anel do vômer pequeno, com diâmetro ocupando menos da metade da porção posterior livre da lâmina vertical do osso (Ch. 42.0) e margens parietais direcionadas anteriormente em relação às margens posteriores dos frontais (Ch. 46.0).

O clado contendo os gêneros *Dibernardia*, *Amnisiophis* e *Echinanthera* foi suportado por uma sinapomorfia não ambígua e não privada: a ausência de projeções posteriores no processo transversal do pré-maxilar (Ch. 41.1). No entanto, como notado anteriormente por Santos-Jr (2009) e Abegg et al. (*in press*) e confirmado aqui, esse estado de caráter é polimórfico dentro de Echinantherini, podendo estar tanto ausente quanto presente em várias espécies. Dentro desse clado, *Dibernardia* se posicionou como grupo irmão de um clado compreendendo *Amnisiophis* e *Echinanthera*. O monofilismo de *Dibernardia* foi recuperado e suportado por duas sinapomorfias não ambíguas e não privadas (sete escamas supralabiais, Ch. 5.1; e oito escamas infralabiais, Ch. 8.1) e uma ambígua (ornamentação do *interspinal asulcate gap*, Ch. 28.3). Similarmente, Santos-Jr (2009) recuperou as espécies de *Dibernardia* dentro de um grupo monofilético, suportado pela presença de oito escamas subrapabiais como sinapomorfia. Além disso, nós confirmamos as suspeitas de Schargel et al. (2005) e Abegg et al. (*in press*) de que o número de escudos supralabiais e a ornamentação do *interspinal asulcate gap*, especialmente quanto à presença de papilas em forma de aba na porção distal, abruptamente aumentadas em relação às adjacentes, seriam sinapomorfias do gênero.

Dentro de *Dibernardia* (~12,2 Ma, Apêndice 6), recuperamos *D. poecilopogon* e *D. persimilis* como táxons irmãos sucessivos de um clado composto por *D. affinis* e *D. bilineata*. Nenhuma sinapomorfia morfológica suportou esses arranjos. A mesma topologia foi recuperada por Abegg et al. (*in press*), utilizando apenas dados moleculares. Os autores não propuseram nenhuma sinapomorfia morfológica putativa para sustentar esse arranjo. Santos-Jr (2009), por outro lado, recuperou uma topologia distinta, com *D.*

bilineata e *D. affinis* como táxons irmãos sucessivos de um clado composto por *D. poecilopogon* e *D. persimilis*. O estreito relacionamento entre essas duas espécies foi suportado por uma sinapomorfia, a ausência de uma pequena depressão no osso pós-orbital (Santos-Jr, 2009). Não consideramos esse caráter em nossa matriz morfológica por observarmos, invariavelmente, a presença de ligeiras depressões no pós-orbital das espécies analisadas. No entanto, à luz da nossa hipótese filogenética, a primeira espécie a divergir dentro do gênero, *D. poecilopogon*, é a única associada a formações campestres e apresenta coloração ventral vermelha em adultos (vs. habitat florestal e coloração ventral amarela em adultos de *D. persimilis*, *D. affinis* e *D. bilineata*). Considerando a relação entre as três espécies restantes, *D. persimilis* se caracteriza pelo baixo número de escamas ventrais (< 140) enquanto *D. affinis* e *D. bilineata*, que formam um clado, possuem número mais elevado (≥ 140) (Di-Bernardo & Lema, 1986; 1990; Di-Bernardo, 1992).

O clado contendo os gêneros *Amnisiophis* e *Echinanthera* foi suportado por duas sinapomorfias não ambíguas e não privadas (presença de fossetas apicais, Ch. 3.1; e presença de cristas póstero-laterais conspícuas no parabasisfenoide, Ch. 48.2), uma ambígua (ornamentação do *interspinal asulcate gap*, Ch. 28.2) e uma não ambígua e privada (presença de faixas transversais escuras nas escamas ventrais de adultos, Ch. 16.1). Santos-Jr (2009) recuperou *Echinanthera* como monofilético (àquela época, compreendendo *A. amoenus* também), dentro de uma politomia. O arranjo encontrado por ele foi suportado por três sinapomorfias, duas delas idênticas às nossas: presença de faixas transversais nas escamas ventrais e cristas póstero-laterais conspícuas no parabasisfenoide. A terceira foi a condição semicapitada do hemipênis, que se mostrou homoplástica neste estudo. Conforme apontado por Schargel et al. (2005) e reconhecido por Santos-Jr (2009) e Abegg et al. (*in press*), os gêneros *Amnisiophis* e *Echinanthera* também compartilham elevado número de dentes dentários (≥ 34), maxilares (≥ 24), pterigoídeos (≥ 30) e palatinos (≥ 19) quando comparados a outros dipsadídeos. Esses traços foram considerados como evidência do estreito relacionamento filogenético entre essas entidades até Abegg et al. (*in press*) sugerir a possibilidade de evolução independente desses caracteres, uma vez que a hipótese filogenética deles não recuperou *Amnisiophis* e *Echinanthera* como táxons irmãos. Embora nós não tenhamos explorado esses caracteres dentro da nossa abordagem filogenética, a topologia recuperada sugere que o elevado número de dentes pode ser sinapomórfico para o clado *Amnisiophis* e

Echinanthera dentro de Dipsadidae. No entanto, o elevado número de dentes dentários, maxilares, pterigoideos e palatinos também está presente em outros táxons (e.g. *Chironius*; Entiauspe-Neto et al., 2020), indicando que esses caracteres podem ser homoplásticos em um contexto filogenético mais amplo.

Abegg et al. (*in press*) encontraram várias características distintivas para *Amnisiophis* dentro de Echinantherini. Neste estudo, nós reconhecemos a singularidade desse táxon ao recuperarmos quatro autapomorfias não ambíguas e não privadas para *Amnisiophis*: ausência de projeção posterior no processo transversal do pré-maxilar (Ch. 41.1), a extensão do processo conchal do pré-frontal não alcança metade da lâmina orbital do próprio osso (Ch. 44.0), terminação das cristas dorso-laterais do parietal continuam em crista central alargada próximas à sutura com o supraoccipital, e a presença de ligeiro contato entre a margem anterior do supratemporal com a sutura do parietal proótico, não se estendendo ao longo do parietal (Ch. 51.1). Além desses estados de caracteres, outras características únicas de *A. amoenus* dentro de Echinantherini são o padrão de cor verde na cabeça e região anterior do corpo, com uma linha de pontos claros na 3ª fileira da escama dorsal ao longo do corpo, e o uso do micro-habitat, que é estritamente associado a riachos no interior da Mata Atlântica (Azevedo et al., 2018; Abegg et al., *in press*).

O gênero *Echinanthera* (13,2 Ma, Apêndice 6) foi recuperado como monofilético, suportado por duas sinapomorfias não ambíguas e privadas: presença de listra clara vestigial sobre o *canthus rostralis* (Ch 13.3) e presença de listra escura, ondulada e vestigial, longitudinalmente disposta na região anterior do dorso (Ch. 15.2). A presença de listra escura ondulada e longitudinalmente disposta ao longo do dorso foi previamente aventada como sinapomorfia de *Echinanthera* por Schargel et al. (2005), tendo sido secundariamente perdida em *E. amoena* (*A. amoenus*). Santos-Jr (2009) concordou com esses autores quanto à validade desse traço para a definição do gênero, ainda que não o tenha utilizado em sua análise filogenética. Com a retirada de *A. amoenus* de dentro de *Echinanthera* por Abegg et al. (*in press*), todas as demais espécies do gênero apresentam tal característica. Esses autores, no entanto, ressaltaram que esse estado de caráter também está presente nas espécies de *Taeniophallus*, e poderia ser vestigial em *E. cyanopleura*, *E. cephalostriata* e *E. melanostigma*. Neste estudo, tratamos a presença da listra escura ondulada como três estados de caracteres (Ch. 15, Apêndice 4) e encontramos que sua presença na região anterior do corpo, de forma vestigial, é um estado compartilhado unicamente por essas espécies, dentro do nosso conjunto de dados. Por outro lado, até

onde pudemos apurar, a presença de uma listra clara vestigial percorrendo o *canthus rostralis* de *Echineranthera* não foi previamente mencionada na literatura. Ela está presente em todas espécies do gênero, à exceção de *E. cephalomaculata*, e é claramente distinta das conspícuas e geralmente delineadas linhas presentes em espécies de *Adelphostigma* e *Dibernardia*. Esses traços ajudam a compreender as afinidades morfológicas das espécies de *Echineranthera*, uma vez que nenhuma sinapomorfia morfológica era conhecida para esse arranjo conforme recentemente redefinido com base em análise molecular (Abegg et al., *in press*).

Dentro de *Echineranthera*, recuperamos dois clados principais: o primeiro foi composto por outros dois outros clados (~10,8 Ma, Apêndice 6) , um deles recuperando *E. undulata* e *E. cephalomaculata* como táxons irmãos (~7,6 Ma), e que se posicionou como grupo irmão de um clado composto por *E. cyanopleura* e *E. cephalostriata* – *ECSL3* (~3 Ma). O segundo (~6,6 Ma) foi recuperado com *E. cephalostriata* – *ECSL2* posicionada como táxon irmão de um clado (~4 Ma) composto por *E. melanostigma* e *E. cephalostriata* – *ECSL1*. Nenhuma das relações internas de *Echineranthera* foi suportada por qualquer sinapomorfia morfológica. No entanto, o clado contendo *E. undulata* e *E. cephalomaculata* compreende as duas únicas espécies do gênero para as quais a listra escura ondulada se apresenta de forma conspícua, ainda que esta ocupe todo o dorso em *E. undulata* e, diferentemente, esteja majoritariamente associada à porção anterior em *E. cephalomaculata*. Outra característica em comum dessas duas espécies é presença de coloração branca na região gular e primeiro terço do ventre, tornando-se amarela em direção à cauda. Nas outras entidades do gênero que pudemos observar em vida, notamos predomínio de coloração amarela ao longo de todo o ventre (Figura 6). No entanto, como a maior parte das nossas observações para tomada de dados morfológicos foi baseada em espécimes preservados (i. e., com a coloração ventral já desbotada), nosso número de observações de espécimes portando coloração em vida foi limitado. Assim, ainda que digno de nota, consideramos que o padrão de coloração ventral como sinapomorfia putativa do clado de *E. undulata* e *E. cephalomaculata* fica pendente de análise futura. Os outros clados, compreendendo a relação entre o restante da diversidade de *Echineranthera*, merecem um estudo específico e, de preferência, combinando diferentes fontes de dados para fundamentar qualquer decisão taxonômica. Tal abordagem, no entanto, foge ao escopo do presente estudo. Um primeiro passo em direção a esse objetivo, porém, foi dado por Prado (2022), que

reavaliou a identidade taxonômica de *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura* e *E. melanostigma*. Similarmente, ele também não encontrou suporte para o reconhecimento de *E. cephalostriata* e *E. melanostigma* como táxons naturais usando dados moleculares. Adicionalmente, Padro (2022) encontrou grande sobreposição de caracteres morfológicos externos e internos entre as diferentes entidades. Esse autor argumentou que é necessária amostragem molecular mais densa e, sobretudo, preparação de hemipênis de espécimes provenientes dos hiatos amostrais para se obter uma compreensão mais nítida da variação desses táxons.



Figura 6. Comparação entre a coloração do primeiro terço do ventre de (A) *Echinanthera cephalomaculata* (não coletada) e (B) *Echinanthera cephalostriata* (IBSP 90493). A coloração branca no primeiro terço do corpo é uma característica comum às espécies irmãs *E. cephalomaculata* e *E. undulata* e que, possivelmente, não é compartilhada com as outras congêneres.

4.5.4. O relacionamento entre *Echinantherini* e *Myersinia nebularis*

A espécie *Myersinia nebularis* (Schargel, Rivas & Myers, 2005) foi descrita com base apenas no holótipo, coletado na Cordillera de la Costa, nas florestas nebulosas da Península de Paria, na Venezuela. Na época, foi alocada no gênero *Taeniophallus* (que ainda englobava os gêneros *Adelphostigma* e *Dibernardia*), embora os próprios autores tenham reconhecido que a espécie apresentava notáveis diferenças morfológicas quando comparada às suas contrapartes genéricas. Essa situação ficou particularmente mais clara quando Schargel et al. (2005) propuseram três grupos de espécies dentro de *Taeniophallus* (*affinis*, *brevirostris* e *occipitalis*), e apenas *T. nebularis* não fora associado

a nenhum deles. Ainda assim, esses autores argumentaram que a presença de grandes *scale organs* (“*pits*”) envolvendo as escamas que circundam a órbita ocular, exceto a supraocular, poderia ser um traço a aproximar *T. nebularis* de *T. brevirostris* e *T. nicagus*. Ainda, que as manchas escuras ventrolaterais, de formato triangular, poderiam representar uma condição similar às observadas dentro da variação de *T. brevirostris*.

As suposições feitas por Schargel et al. (2005) não foram corroboradas por Santos-Jr (2009), que recuperou *T. nebularis* como táxon irmão do restante da diversidade de Echinantherini. Posteriormente, Abegg et al. (*in press*) criaram o gênero *Myersinia* para acomodar *T. nebularis*, retiraram-no de Echinantherini e o deixaram como Dipsadidae *incertae sedis*. Embora esses autores não tenham testado o posicionamento filogenético da espécie, eles fundamentaram sua decisão com base em quatro características desse táxon que não eram compartilhadas com nenhuma contraparte tribal: (i) presença de 19 escamas dorsais no meio do corpo; (ii) hemipênis profundamente bilobado, com um ou mais cálices grandes em cada lobo; (iii) presença de bolsa nua proximal; e (iv) ausência de par de pontos claros nas escamas parietais.

Neste estudo, recuperamos *M. nebularis* como táxon irmão da subfamília Dipsadinae, representada aqui por *Leptodeira annulata* e *Rhadinaea flavilata*. Essa relação, no entanto, teve baixo suporte (≤ 60). Assim como essas espécies, *M. nebularis* possui uma bolsa nua na porção proximal do corpo hemipeniano. Esse traço, embora não exclusivo, é comumente observado em outros táxons associados a Dipsadinae (e.g. Peters, 1960).

Nós nos abtemos, no entanto, de estabelecer qualquer hipótese de afinidade filogenética mais acurada para *Myersinia* dentro de Dipsadidae. Nossa cautela resulta, sobretudo, da soma de três situações: (i) ausência de suporte estatístico dentro da hipótese filogenética de MP EIW - H/IW-DU; (ii) ausência de sinapomorfias privadas ou não homoplásticas para esse arranjo; (iii) o comportamento “*rogue*” de *M. nebularis* dentro das demais análises filogenéticas conduzidas neste estudo (Apêndice 6). Em relação ao último argumento, encontramos topologias que recuperaram *M. nebularis* posicionada de formas variadas e associada aos seguintes táxons: táxon irmão de Colubridae, táxon irmão de *Thermophis baileyi*, táxon irmão de Dipsadinae, táxon irmão de *Leptodeira annulata*, táxon irmão de um clado composto por Pseudoboini e Xenodontinae, táxon irmão de Echinantherini e dentro de Echinantherini, em uma politomia com *Sordellina* e o clado composto por *Adelphostigma* e *Taeniophallus*. Todos esses resultados receberam suporte

baixo (Apêndice 6). O comportamento “*rogue*” de *M. nebularis* dentro do nosso conjunto de dados provavelmente resulta do enorme número de entradas faltantes para esse táxon, uma vez que foi o único para o qual não conseguimos gerar dados moleculares. Também, devido ao limitado número de espécimes disponíveis (apenas o holótipo e uma fotografia de um espécime não coletado) não pudemos sequer amostrá-lo completamente dentro do contexto de nossos caracteres morfológicos.

Embora o posicionamento de *Myersinia* dentro de Dipsadidae ainda seja uma peça faltante do quebra-cabeça, reconhecemos que alguma afinidade filogenética com Echinantherini não pode ser completamente descartada. Além das ligeiras associações feitas por Schargel et al. (2005), encontramos que a presença de listra de pontos claros contínuos na lateral do corpo, uma sinapomorfia não ambígua e não privada para o clado contendo toda diversidade de Echinantherini exceto *Caaeteboia*, também ocorre em *M. nebularis*. Entendemos, porém, que mais esforços são necessários para posicionarmos adequadamente *M. nebularis* dentro de Dipsadidae. Tais esforços devem passar, especialmente, pela obtenção de dados moleculares para essa espécie. Assim, deverão ser capazes de confirmar ou refutar, finalmente, qualquer associação entre *Myersinia* e Echinantherini. Até lá, nós mantemos a decisão de Abegg et al. (*in press*) de considerar *M. nebularis* como Dipsadidae *incertae sedis*.

4.5.5. Padrões filogeográficos dentro de Echinantherini

À luz da topologia resultante da matriz EMM, pode-se explorar as relações entre os grupos filogenéticos (e.g., cladogramas, subclados, linhagens e sublinhagens) reconhecidos em Echinantherini e sua associação a características geomorfológicas e padrões biogeográficos da América do Sul Cisandina. O clado C1 foi estruturado em dois subclados, e representado por entidades ocorrentes majoritariamente na Floresta Amazônica. O subclado SC1, composto pelo gênero *Taeniophallus*, é de ocorrência estritamente amazônica. Dentro desse subclado, recuperamos duas linhagens em *T. brevirostris*. Esse arranjo não está associado à distância geográfica, uma vez que nossas duas amostras provenientes do Estado de Rondônia, embora distantes poucos quilômetros entre si, não se agruparam. Não somente, elas demonstraram elevada diferenciação genética, conforme sugerido pelo longo comprimento dos ramos entre as duas linhagens. Embora surpreendente à primeira vista, resultados similares foram observados

previamente em outros táxons, incluindo serpentes. Nas cobras-corais do grupo de espécies *Micrurus hemprichii*, o limite leste da distribuição geográfica de *M. ortonii* é justamente a região noroeste do Estado de Rondônia. A partir dessa região, em direção a leste, as áreas florestadas passam a ser ocupadas por *M. hemprichii* e *M. boicora* (Campbell & Lamar, 2004; Bernarde et al., 2018). Da mesma forma, Dal Vechio et al. (2018) encontraram a diversidade genética de *Bothrops bilineatus* estruturada em quatro linhagens principais, três delas ocorrentes na Floresta Amazônica. Duas delas (os clados amazônicos ‘oeste’ e ‘central’ deles) constam com registros para as regiões noroeste e sudoeste de Rondônia, também próximas entre si, mas não são sequer recuperadas como linhagens irmãs. Tal segregação sugere uma divergência profunda num sentido de que, apesar da proximidade geográfica atual, essas linhagens têm evoluído como entidades independentes há bastante tempo. Essas descobertas, de diferentes entidades taxonômicas habitando as porções oeste e central da Amazônia, vão ao encontro de um padrão cladogênico bastante documentado na região, que pode ser resultado de antigos eventos vicariantes oriundos dos processos de retração e expansão das florestas e os rearranjos das suas redes fluviais (Cracraft, 1985; Albert et al., 2011; Dal Vechio et al., 2018; Dagosta & De Pinna, 2019; Musher et al., 2022). Se nosso raciocínio estiver correto, então é possível que haja mais de uma entidade taxonômica sob o nome de *T. brevirostris*. Estudos que explorem a variabilidade morfológica desse táxon, em conjunto a uma amostragem molecular mais densa, são desejáveis e devem ajudar a resolver o *status* taxonômico dessa espécie.

O subclado SC2, compreendendo o gênero *Adelphostigma*, tem a maior e mais complexa distribuição geográfica da tribo. Enquanto *A. quadriocellata* apresenta ocorrência restrita às porções central e leste da Floresta Amazônica, *A. occipitalis* é amplamente distribuída ao longo da América do Sul e ocorre em uma variedade de habitats distintos (Nogueira et al., 2019). Considerando as linhagens recuperadas dentro deste táxon, AOL1 é associada a formações florestadas do oeste da Amazônia e regiões de ecótono com o oeste do Cerrado do centro-oeste. Essa linhagem corresponde a *Dromicus miolepis*, táxon descrito para a Floresta Amazônica da Bolívia e atualmente na sinonímia de *A. occipitalis*, mas que pode configurar espécie plena. Conforme argumentado por Santos-Jr (2009), entre outras características morfológicas distintas, *D. miolepis* é única dentro da diversidade de *A. occipitalis* em portar um par de listras

escuras (uma de cada lado) na região ântero-lateral do corpo, consistentemente conectadas, na porção superior, pelas primeiras manchas dorsais.

Nossa linhagem AOL2 foi formada por espécimes provenientes de áreas de Mata Atlântica e restingas adjacentes da região nordeste e relictos florestais dentro da Caatinga. Essa linhagem corresponde a *Enicognathus occipitalis*, táxon nominal do complexo de espécies de *A. occipitalis* (Santos-Jr et al., 2008). Conforme mencionado por Santos-Jr (2009) *E. occipitalis* é único dentro da diversidade de *A. occipitalis* em não apresentar listra escura na região ântero-lateral do corpo (Santos-Jr, 2009) e pode representar uma espécie plena. Inesperadamente, nossa amostra proveniente da região costeira do Estado do Rio Grande do Norte não demonstrou associação com essa linhagem, o que pode representar um cenário mais complexo do que pensado previamente em estabelecer paralelos entre as entidades geográficas e morfológicas dentro desse táxon (Santos-Jr, 2009). Também fugindo ao esperado, espécimes provenientes de relictos florestais da Caatinga se posicionaram dentro da diversidade de representantes oriundos da Mata Atlântica costeira. Esses relictos florestais, também chamados de Brejos Nordestinos, geralmente estão associados a antigos eventos de diversificação da fauna e flora na região (ver mais abaixo). A ausência de diferenciação entre populações costeiras e interioranas dentro dessa linhagem parece sugerir que diversificação de *A. occipitalis* ao longo da região parece melhor explicada à luz de processos mais recentes, de modo que o tempo de isolamento das populações dos Brejos Nordestinos não foi suficiente para acumular grandes níveis de polimorfismo genético.

O restante da diversidade de *A. occipitalis*, posicionada como grupo irmão da AOL2, pode corresponder a uma espécie nova candidata, conforme sugerido por Santos-Jr (2009). De acordo com esse autor, essa espécie putativa se distingue do restante da diversidade de *A. occipitalis* por apresentar a linha clara látero-dorsal da cabeça fusionada na porção posterior dos parietais, e pela presença de um par de manchas claras nas bordas externas e/ou interior do escudo frontal. Essa entidade seria amplamente distribuída na América do Sul cis-andina, ocupando diferentes ecorregiões, exatamente conforme recuperado em nossa topologia. Ainda, Santos-Jr (dados não publicados) notou a presença de dois grupos morfológicos dentro dessa entidade, distintos com base em pigmentação da região gular e número de escamas ventrais e subcaudais. Embora carecendo de valores elevados de suporte para a maior parte dos arranjos, nossa topologia parece suportar essa ideia ao recuperar um clado composto por espécimes oriundos dos campos de adjacentes

às formações atlânticas da porção leste do Estado de São Paulo, zonas de transição entre Pampa e Mata Atlântica, na região sul, e com reforço de uma amostra da Chapada dos Guimarães. Esse padrão corológico se aproxima do encontrado por Santos-Jr (dados não publicados) quando da definição do seu “grupo morfológico 1”, ainda que esse autor também tenha apontado a ocorrência para o leste da Argentina e Uruguai, o que não podemos testar aqui. Similarmente, o “grupo morfológico 2” de Santos-Jr (dados não publicados) é distribuído sobretudo ao longo do Cerrado, mas também em enclaves de savanas amazônicas no Pará e no sul do Amazonas, além de regiões da Argentina, Bolívia e Paraguai. Embora nossa amostragem não tenha coberto toda a área geográfica desse grupo morfológico, recuperamos um grupo, formentente suportado, representado por espécimes provenientes do Cerrado do Estado de São Paulo, juntamente com uma amostra oriunda de zona de transição Cerrado/Amazônia, no Estado do Mato Grosso. Ainda que a segregação entre linhagens do Cerrado e de áreas campestres da Mata Atlântica do sudeste e sul fossem esperadas, uma vez que tais regiões sofreram processos morfogênicos diferentes ao longo da história (Ab’Sáber, 1983; Almeida et al., 2000), o curto comprimento de ramos da nossa topologia sugere que essa divisão foi relativamente recente, depois da formação das barreiras orográficas que separam esses biomas. Assim, os eventos de diversificação dentro desse agrupamento de *A. occipitalis* também parecem melhor explicados se associados a acontecimentos mais recentes, como as flutuações climáticas do Plioceno (5,3 a 2,58 Ma) e Pleistoceno (2,58 a 0,7 Ma). Tais especulações, contudo, devem ser consideradas com cautela, uma vez que recuperamos baixos valores de suporte na maioria das relações dentro desse clado.

O clado C2, compreendendo os gêneros *Amnisiophis*, *Dibernardia*, *Echinanthera* e *Sordellina*, é quase exclusivamente distribuído ao longo da Floresta Atlântica. As únicas exceções são algumas populações de *D. affinis* confinadas a relictos florestais da Caatinga, e *D. poecilopogon*, cujas populações se encontram majoritariamente distribuídas ao longo do Pampa (Nogueira et al., 2019; Abegg et al., *in press*). Considerando o relacionamento entre as cadeias montanhosas da Serra do Mar, onde se concentra nossa amostragem do clado C2, encontramos um padrão de similaridade genética entre as amostras das porções central e sul (e.g. serras de Paranapiacaba, Itatins, Mongaguá, Cubatão, Bertioga) e as da porção norte (e.g. serras da Cantareira, Mantiqueira, Bocaina, Órgãos). Esse padrão, que encontramos em *D. affinis*, *D. persimilis* e *E. cephalostriata*, é similar ao observado no grupo de espécies de *Bothrops jararaca*, o

que reforça a ideia do impacto da topografia nessas áreas, atuando como corredores de fluxo gênico para populações ancestrais de diferentes táxons (Barbo et al., 2021). Em *D. affinis*, recuperamos as linhagens da Caatinga como grupos irmãos sucessivos do restante da diversidade da espécie. Esses relictos florestais, também chamados de Brejos Nordestinos, são manchas de florestas fragmentadas reconhecidas como um arquipélago de “paisagens de exceção”, uma vez que contêm vegetação e fauna particulares, com nível de umidade mais elevado do que o semiárido da Caatinga adjacente (Andrade-Lima, 1966, 1982; Tabarelli & Santos 2004). Alguns autores defendem que a origem de tais formações remonta, possivelmente, às retrações e expansões da Floresta Atlântica durante o Pleistoceno (Ab’Sáber, 1982; Andrade-Lima, 1982). Descobertas recentes, no entanto, apontam que a diversificação de alguns táxons associados aos Brejos Nordestinos ocorreu muito antes, no Mioceno (entre 8 a 17 Ma), e que seria desejável uma reformulação das hipóteses acerca dos processos de diversificação que moldaram a diversidade de répteis e anfíbios naquela região (Trevisan et al., 2020; Barbo et al., 2021). Enquanto essa problemática transcende o escopo deste estudo, salientamos que análises mais refinadas da estrutura genética e fenotípica de *D. affinis* podem ajudar a clarear tais controvérsias.

4.5.6. Comparação entre árvores filogenéticas

Em nossa abordagem de comparação entre árvores filogenéticas, encontramos que as matrizes compostas exclusivamente por dados morfológicos produziram as topologias mais distintas, se agrupando ao lado do restante do espectro de árvores. Esse resultado era esperado, uma vez que há evidências de que homoplasia e convergência produzem semelhança morfológica que, às vezes, pode ser uma fonte enganosa para o relacionamento evolutivo (Sansom & Wills, 2017). Em répteis Squamata, estudos já salientaram a possibilidade de filogenias derivadas unicamente de conjuntos de dados morfológicos produzirem resultados diferentes daqueles oriundos de filogenias baseadas em dados moleculares ou morfológicos e moleculares combinados (Wiens et al., 2010; Pyron et al., 2013). É importante notar, contudo, que apesar de nossas árvores derivadas unicamente de dados morfológicos terem se agrupado (nosso G1), elas produziram topologias bastante distintas entre si (distância RF de 36). Esse resultado sugere que o critério de otimalidade também pode desempenhar papel relevante sobre hipóteses filogenéticas baseadas em conjuntos de dados exclusivamente morfológicos.

Outro padrão que emerge, em matrizes combinadas, é o da influência de pesar a partição molecular conforme seu valor de homoplasia média, nas análises de MP. Ainda que não exclusivamente, nosso grupo 2 reuniu todas as topologias de evidência total que continham combinação de busca usando H para a partição molecular. A única exceção dentro do grupo 2, considerando análises de MP, foi MP- EIW-IW/IW. Isso pode ser interpretado no sentido de que, ao se testar diferentes combinações de valores da constante de concavidade k e identificar aquela com maior suporte de nós, pode ser possível se aproximar dos resultados gerados considerando a partição molecular como H (isto é, possivelmente a melhor forma de lidar com partições moleculares sob EIW; Goloboff et al., 2008; Goloboff, 2013).

Interessante notar que, dentro do G2, a topologia de evidência total resultante da análise de ML se agrupou com a hipótese filogenética gerada por MP EIW-H/IW-DU. Essa semelhança entre topologias geradas por métodos diametralmente distintos pode sugerir que análises puras de ML, dependendo do tipo de dado e ajustes de parâmetros, se aproximam de abordagens de MP com pesos implicados. Esse resultado encontra-se provavelmente vinculado às ligações entre MP e ML como discutidas por Tuffley & Steel (1997). Ainda, quando consideradas ambas as partições sob H (SG3), desativar caracteres não informativos ou considerar as entradas faltantes não parecem ter qualquer efeito sobre a topologia.

Enquanto nossos G1 e G2 foram consistentes com apenas um tipo de dado e dois critérios de otimalidade, nosso G3 compreendeu topologias oriundas de duas matrizes distintas e três critérios de otimalidade. Nosso SG4 foi composto por topologias da matriz TEM, pesando a partição molecular e considerando a partição morfológica como H; dentro dessa abordagem, a contabilização de entradas faltantes não apresentou nenhum efeito sobre a topologia. Essa combinação de buscas resultou em árvores similares às da matriz RMM (SG5), que reuniu as duas topologias exclusivamente derivadas de dados moleculares sob análise de MP; nessa abordagem, desativar os caracteres não informativos não surtiu efeito sobre a topologia. Nosso SG6 foi o único composto unicamente por topologias provenientes de métodos probabilísticos, reunindo a análise de ML da RMM e as duas análises BI da matriz TEM. Aparentemente, as análises de BI foram dominadas pela evidência molecular, com a adição de dados stratigráficos tendo ligeiro efeito sobre a topologia (distância de RF de 7). Nosso SG7 foi representado, em maioria, por topologias de MP da TEM que pesaram a partição molecular e desativaram caracteres não

informativos. Não parece ser relevante, porém, desativar caracteres não informativos em matrizes combinadas se atribuídos os dados a apenas uma partição. Diferentemente, desativar caracteres não informativos parece ter efeito importante em matrizes combinadas quando pesadas as duas partições, uma vez que a topologia de MP-EIW-IW/IW, sem DU, se aproxima mais das topologias resultantes da partição molecular em H e da ML da TEM.

Agradecimentos.

Agradecemos a todos os curadores e técnicos por permitirem acesso às coleções herpetológicas sob seus cuidados. Somos gratos ao Ivo Ghizoni-Jr, Mayke de Freitas, Gilson Rivas, Wolfgang Wüster, Michael Harvey, Daniel Fernandes, Rodrigo Castellari Gonzalez, Pedro M. Sales Nunes, Leonardo Oliveira, por terem compartilhado fotos de espécimes, hemipênis e de crânios de constituintes do grupo interno e externo. Agradecemos a Omar M. Entiauspe-Neto pela ajuda em operar o *software* Ybirá. O financiamento para este estudo foi fornecido pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo a HZ (bolsas BIOTA/FAPESP números 2002/13602-4 e 2011/50206-9) e FGG (números 2007/52781-5 e 2016/50127-5). ADA recebeu bolsa de mestrado do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (número 130115/2019-3).

4.6. Referências

- Abegg, A.D., Santos-Jr, A.P., Costa, H.C., Battilana, J., Graboski, R., ... Grazziotin, F.G., 2022. Increasing taxon sampling suggests a complete taxonomic rearrangement in Echinantherini (Serpentes: Dipsadidae). *Front. Ecol. Evol.*, *in press*.
- Ab'Sáber, A.N., 1982. Paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia. In: Prance, G.T (Eds.), *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York, USA. pp. 41–59.
- Ab'Sáber, A.N., 1983. O domínio dos cerrados: introdução ao conhecimento. *Rev. Serv. Púb.* 40, 41– 55.

- Albert J.S., Petry, P., Reis, R.E., 2011. Major biogeographic and phylogenetic patterns. In: Albert, J.S., Reis, R.E. (Eds.). *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press, Berkeley USA. pp. 21–57.
- Almeida, F.F.M., Brito-Neves, B.B., Carneiro, C.D.R., 2000. The origin and evolution of the South American Platform. *Earth-Sci. Rev* 50, 77–111.
- Andrade-Lima D., 1966. Esboço fitoecológico de alguns “brejos” de Pernambuco. *Bol. Técnico Inst. Pesq. Agron. Pernamb* 8, 3–9.
- Andrade-Lima, D., 1982. Present-day forest refuges in Northeastern Brazil. In: Prance, G.T (Eds.), *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York, USA. pp. 245–251.
- Arredondo, J.C., Grazziotin, F.G., Scrocchi, G.J., Rodrigues, M.T., Bonatto, S.L., Zaher, H., 2020. Molecular phylogeny of the tribe Philodryadini Cope, 1886 (Dipsadidae: Xenodontinae): Rediscovering the diversity of the South American Racers. *Pap. Avulsos. Zool.* 60, 1–13.
- Azevedo, W.S., Amorim, L.G.S., Menezes, F.A., Abegg, A.D., 2018. Natural history notes and geographic distribution of the poorly known *Echinanthera amoena* (Serpentes: Dipsadidae). *Herpetol. Notes* 11, 925–928.
- Barbo, F.E., Grazziotin, F.G., Pereira-Filho, G.A., Freitas, M.A., Abrantes, S.H., Kokubum, M.N.D.C., 2022. Isolated by dry lands: integrative analyses unveil the existence of a new species and a previously unknown evolutionary lineage of Brazilian Lanceheads (Serpentes: Viperidae: *Bothrops*) from a Caatinga moist-forest enclave. *Can. J. Zool.* 100, 147–159.
- Bellairs, A.D.A., 1965. Cleft palate, microphthalmia and other malformations in embryos of lizards and snakes. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 144, 239–252.
- Bernarde, P.S., Turci, L.C.B., Abegg, A.D., Franco, F.L., 2018. A remarkable new species of coralsnake of the *Micrurus hemprichii* species group from the Brazilian Amazon. *Salamandra* 54, 249–258.
- Cacivio, P., Scrocchi, G., Giraudo, A.R., 1999. *Echinanthera occipitalis* (Serpentes, Colubridae) nuevos datos de escamación, hemipenes y distribución. *Cuad. Herpetol.* 13, 81–87.
- Cadle, J.E, Greene, H.W., 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. In: Ricklefs, R.E., Schluter, D. (Eds.),

- Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press. Chicago, USA. pp. 281–193.
- Campbell, J.A., Lamar, W.W., Brodie, E.D., 2004. The venomous reptiles of the western hemisphere. Cornell University Press, USA.
- Carvalho, M.P.N., Sant'Anna, S.S., Grego, K.F., Campos Fonseca-Pinto, A.C.B., Lorigados, C.A.B., Queiroz-Hazarbassanov, N.G.T., Catão-Dias, J.L., 2017. Microcomputed tomographic, morphometric, and histopathologic assessment of congenital bone malformations in two neotropical viperids. *J. Wildl. Dis.* 53, 804–815.
- Costa, J.C., Graboski, R., Grazziotin, F.G., Zaher, H., Rodrigues, M.T., Prudente, A.L.D.C., 2022. Reassessing the systematics of *Leptodeira* (Serpentes, Dipsadidae) with emphasis in the South American species. *Zool. Scr.* 51, 414–432.
- Cracraft J., 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: Areas of endemism. *Ornithol. Monogr.* 36, 49–84.
- Cundall, D., Irish, F., 2008. The snake skull. In: Gans, C., Gaunt, A.S., Adler, K. (Eds.) *Biology of Reptilia* vol. 20: The Skull of Lepidosauria. Society for the Study of Amphibians and Reptiles Press, USA. pp. 349–692.
- Dagosta F.C.P., De Pinna, M., 2019. The fishes of the amazon: Distribution and biogeographical patterns, with a comprehensive list of species. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 431, 1–163.
- Dal Vechio, F., Prates, I., Grazziotin, F.G., Zaher, H. Rodrigues, M.T., 2018. Phylogeography and historical demography of the arboreal pit viper *Bothrops bilineatus* (Serpentes, Crotalinae) reveal multiple connections between Amazonian and Atlantic rain forests. *J. Biogeogr.* 45, 2415–2426.
- Di-Bernardo, M., 1992. Revalidation of the genus *Echinanthera* Cope, 1894, and its conceptual amplification (Serpentes, Colubridae). *Com. Museu Ciências Tecnol. PUCRS* 5, 225–257.
- Di-Bernardo, M., 1994. Uma nova espécie de *Echinanthera* Cope, 1894 (Serpentes, Colubridae) do nordeste do Brasil. *Biociências* 2, 75–81.
- Di-Bernardo, M., Lema, T., 1986. O gênero *Rhadinaea* Cope, 1863, no Brasil meridional. II. *Rhadinaea persimilis* (Cope, 1869) (Serpentes, Colubridae). *Acta Biol. Leopold.* 8, 101–122.

- Di-Bernardo, M., Lema, T., 1987. O gênero *Rhadinaea* Cope, 1863, no Brasil meridional. I. *Rhadinaea poecilopogon* Cope, 1863 (Serpentes, Colubridae). Acta Biol. Leopold. 9, 203–224.
- Di-Bernardo, M., Lema, T., 1990. O gênero *Rhadinaea* Cope, 1863, no Brasil meridional. IV. *Rhadinaea bilineata* (Fischer, 1885) (Serpentes, Colubridae). Acta Biol. Leopold. 12, 359–392.
- Dingerkus, G., Uhler, L.D., 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. Stain Technol. 52, 229–232.
- Dixon, J. R., 1980. The neotropical colubrid snake genus *Liophis*. The generic concept. Milw Public Mus Contrib Biol Geol. 31, 1– 40.
- Doyle, J.J., 1992. Gene trees and species trees: molecular systematics as one-character taxonomy. Syst. Bot. 17, 144–163.
- Drummond A.J., Ho, S.Y.W., Phillips, M.J., Rambaut A., 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. PLoS Biol. 4, 699–710.
- Entiauspe-Neto, O.M., Lyra, M.L., Koch, C., Quintela, F.M., Abegg, A.D., Loebmann, D., 2020. Taxonomic revision of *Chironius bicarinatus* (Wied 1820) (Serpentes: Colubridae), with description of a new species. Herpetol. Monogr. 34, 98–115.
- Figuroa, A., McKelvy, A.D., Grismer, L.L., Bell, C.D., Lailvaux, S.P., 2016. A species-level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. PLoS One 11, e0161070.
- Footo A.D., LiuY., Thomas G.W.C., Vinar T., Alfoldi J., ... Gibbs R.A., 2015. Convergent evolution of the genomes of marine mammals. Nat. Genet. 47, 272–275.
- Goloboff, P.A., 1993. Estimating character weights during tree search. Cladistics 9, 83–91.
- Goloboff, P.A., Carpenter, J.M., Arias, J.S., Esquivel, D.R.M., 2008. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. Cladistics 24, 758–773.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Nixon, K.C., 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. Cladistics 24, 774–786.
- Goloboff, P.A., 2014. Extended implied weighting. Cladistics 30, 260–272.

- Goloboff, P.A., Torres, A., Arias, J.S., 2018. Weighted parsimony outperforms other methods of phylogenetic inference under models appropriate for morphology. *Cladistics* 34, 407–437.
- Grazziotin, F.G., Zaher, H., Murphy, R.W., Scrocchi, G., Benavides, M.A., Zhang, Y.P., Bonatto, S.L., 2012. Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): A reappraisal. *Cladistics* 28, 437–459.
- Hedges, S.B., Couloux, A., Vidal, N., 2009. Molecular phylogeny, classification, and biogeography of West Indian racer snakes of the tribe Alsophiini (Squamata, Dipsadidae, Xenodontinae). *Zootaxa* 2067, 1–28.
- Hernández-Morales, C., Sturaro, M.J., Nunes, P.M.S., Lotzkat, S., Peloso, P.L., 2020. A species-level total evidence phylogeny of the microteiid lizard family Alopoglossidae (Squamata: Gymnophthalmoidea). *Cladistics* 36, 301–321.
- Huelsenbeck, J.P., Ronquist, F., 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17, 754–755.
- Jackson, K., 2003. The evolution of venom-delivery systems in snakes. *Zool. J. Linn. Soc.* 137, 337–354.
- Katoh, K., Standley, D.M., 2013. MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in performance and usability. *Mol. Biol. Evol.* 30, 772–780.
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., ... Drummond, A., 2012. Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28, 1647–1649.
- Kluge, A.G., 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Syst. Biol.* 38, 7–25.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S.Y.W., Guindon, S., 2012. PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Mol. Biol. Evol.* 29, 1695–1701.
- Lema, T., 2002. Os répteis do Rio Grande do Sul: atuais e fósseis, biogeografia, ofidismo. Edipucrs, BRA.
- Lewis, P.O., 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Syst. Biol.* 50, 913–925.

- Machado, D.J., 2015. YBYRÁ facilitates comparison of large phylogenetic trees. *BMC bioinformatics* 16, 1–4.
- Maddison, W.P., Knowles, L.L., 2006. Inferring phylogeny despite incomplete lineage sorting. *Syst. Biol.* 55, 21–30.
- Maddison W.P., 1997. Gene trees in species trees. *Syst. Biol.* 46, 523–536.
- Marques, O.A.V., Eterovic, A., Sazima, I., 2001. *Serpentes da Mata Atlântica: guia ilustrado para a Serra do Mar*. Holos Editora, BRA.
- Melo-Sampaio, P.R., Passos, P., Martins, A.R., Jennings, W.B., Moura-Leite, J.C., ... Souza, M.B., 2021. A phantom on the trees: integrative taxonomy supports a reappraisal of rear-fanged snakes classification (Dipsadidae: Philodryadini). *Zool. Anz.* 290, 19–39.
- Messenger, K.R., Wang, Y., 2015. Notes on the natural history and morphology of the Ningshan Lined Snake (*Stichophanes ningshaanensis* yuen, 1983; Ophidia: Colubridae) and its distribution in the Shennongjia National Nature Reserve, China. *Amphib. Reptile Conserv.* 9, 111–119.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W., Schwartz, T., 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In: *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, New Orleans, USA. pp.1–8.
- Miranda, B.H.V., Fernandes, D.S., 2012. Morphological variation of *Sordellina punctata* (Peters, 1880) with notes on the phylogenetic position of the genus within the family Dipsadidae (Serpentes). *Int. J. Zool.* 2012, 1–10.
- Montingelli, G.G., Barbo, F.E., Pereira-Filho, G.A., Santana, G.G., França, F.G.R., Grazziotin, F.G., Zaher, H., 2020. A second new species for the rare dipsadid genus *Caaeteboia* Zaher et al., 2009 (Serpentes: Dipsadidae) from the Atlantic Forest of northeastern Brazil. *Cuad. Herpetol.* 34, 219–230.
- Moura-Leite, J.C., 2001. *Sistemática e análise filogenética das serpentes da tribo Xenodontini Bonaparte, 1845 (Colubridae, Xenodontinae)*. [dissertation/doctorate's thesis]. [Curitiba (PR)]: Universidade Federal do Paraná.
- Musher, L.J., Giakoumis, M., Albert, J., Del-Rio, G., Rego, M., ... Cracraft, J., 2022. River network rearrangements promote speciation in lowland Amazonian birds. *Sci. Adv.*, 8, eabn1099.

- Myers, C.W., 1974. The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of new world snakes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 153, 1–272.
- Myers, C.W., Cadle, J.E., 1994. A new genus for South American snakes related to *Rhadinaea obtusa* Cope (Colubridae) and resurrection of *Taeniophallus* Cope for the "*Rhadinaea*" *brevirostris* group. *Am. Mus. Novit.* 3102, 1–33.
- Myers, C.W., 2011. A new genus and new tribe for *Enicognathus melanauchen* Jan, 1863, a neglected South American snake (Colubridae: Xenodontinae), with taxonomic notes on some Dipsadinae. *Am. Mus. Novit.* 3715, 1–33.
- Myers, C.W., McDowell, S.B., 2014. New taxa and cryptic species of Neotropical snakes (Xenodontinae), with commentary on hemipenes as generic and specific characters. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 385, 1–112.
- Nogueira, C.C., Argôlo, A.J., Arzamendia, V., Azevedo, J.A., Barbo, F.E., ... Martins, M., 2019. Atlas of Brazilian snakes: verified point-locality maps to mitigate the Wallacean shortfall in a megadiverse snake fauna. *S. Am. J. Herpetol.* 14, 1–274.
- Pamilo, P., Nei, M., 1988. Relationships between gene trees and species trees. *Mol. Biol. Evol.* 5, 568–583.
- Paradis, E., Claude, J., Strimmer, K., 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20, 289–290.
- Pesantes, O.S., 1994. A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. *J. Herpetol.* 28, 93–95.
- Peters, J.A., 1960. The snakes of the subfamily Dipsadinae. *Misc. publ. Mus. Zool.* 114, 1–224.
- Pinou, T., Vicario, S., Marschner, M., Caccone, A., 2004. Relict snakes of North America and their relationships within Caenophidia, using likelihood-based Bayesian methods on mitochondrial sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 32, 563–574.
- Prado, P.C., 2022. Variação morfológica e status taxonômico de *Echivanthera cephalostriata* Di-Bernardo, 1996, *E. cyanopleura* (Cope, 1885) e *E. melanostigma* (Wagler, 1824) (Serpentes: Dipsadidae). [dissertation/doctorate's thesis]. [Rio de Janeiro (RJ)]: Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T., Colli, G.R., Montes-de-Oca, A.N., Vitt, L.J., Kuczynski, C.A., Wiens, J.J., 2011. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with

- discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Mol. Phylogenet. Evol.* 58, 329–342.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T., Wiens, J.J., 2013. A 1111 phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evol. Biol.* 3, 1–53.
- Pyron, R.A., Guayasamin, J.M., Peñafiel, N., Bustamante, L., Arteaga, A., 2015. Systematics of Nothopsini (Serpentes, Dipsadidae), with a new species of *Synopsis* from the Pacific Andean slopes of southwestern Ecuador. *ZooKeys* 541, 109–147.
- Rambaut, A., Suchard, M.A., Xie, D., Drummond, A.J., 2014. Tracer v1. 6. Computer program and documentation distributed by the author. [ac. uk/Tracer](http://tracer.bio.ed.ac.uk/Tracer). Available at: <http://beast.bio.ed.ac.uk/tracer> (accessed on 26 March 2022)
- Ramírez, M., 2003. The spider subfamily Amaurobioidinae (Araneae, Anyphaenidae): a phylogenetic revision at the generic level. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 277, 1–262.
- Revell, L.J., 2012. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol. Evol.* 2, 217–223.
- Robinson, D.F., Foulds, L.R., 1981. Comparison of phylogenetic trees. *Math. Biosci.* 53, 131–147.
- Sansom, R.S. Wills, M.A., 2017. Differences between hard and soft phylogenetic data. *Proc. Royal Soc. B* 284, 20172150.
- Sant'Anna, S.S., Grego, K.F., Lorigados, C.A.B., Fonseca-Pinto, A.C.B.C., Fernandes, W., Sá-Rocha, L.C.D., Catão-Dias, J.L., 2013. Malformations in neotropical viperids: Qualitative and quantitative analysis. *J. Comp. Pathol.* 149, 503–508.
- Santos Jr, A.P., 2009. Revisão taxonômica do grupo de *Taeniophallus occipitalis* e o relacionamento filogenético da tribo Echinantherini (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae). [dissertation/doctorate's thesis]. [Porto Alegre (RS)]: Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.
- Schargel, W.E., Rivas, G.F., Myers, C.W., 2005. An enigmatic new snake from cloud forest of the Península de Paria, Venezuela (Colubridae: Genus *Taeniophallus*?). *Am. Mus. Novit.* 3484 1–24.
- Simon, C., 2020. An evolving view of phylogenetic support. *Syst. Biol.* 71, 921–928.

- Slater G.J., Harmon L.J., 2013. Unifying fossils and phylogenies for comparative analyses of diversification and trait evolution. *Methods Ecol. Evol.* 4, 699–702.
- Slowinski, J.B., Knight, A., Rooney, A.P., 1997. Inferring species trees from gene trees: a phylogenetic analysis of the Elapidae (Serpentes) based on the amino acid sequences of venom proteins. *Mol. Phylogenet. Evol.* 8, 349–362.
- Stamatakis, A., 2014. RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30, 1312–1313.
- Tabarelli, M., Santos A.M.M., 2004. Uma breve descrição sobre a história natural dos brejos nordestinos. In: Pôrto, K.C., Cabral, J.J.P., Tabarelli, M. (Eds.), *Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba. História natural, ecologia e conservação.* Ministério do Meio Ambiente, Brasília, BRA. pp. 17–24.
- Tonini, J.F.R., Beard, K.H., Ferreira, R.B., Jetz, W., Pyron, R.A., 2016. Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biol. Conserv.* 204, 23–31.
- Trevisan, C.C., Batalha-Filho, H., Garda, A.A., Menezes, L., Dias, I.R., Solé, M., 2020. Cryptic diversity and ancient diversification in the northern Atlantic forest *Pristimantis* (Amphibia, Anura, Craugastoridae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 148, 106811.
- Tuffley, C., Steel, M., 1997. Links between maximum likelihood and maximum parsimony under a simple model of site substitution. *Bull. Math. Biol.* 59, 581–607.
- Uetz, P., Freed, P., Hošek, J., 2022. The Reptile Database. Available at: <http://www.reptiledatabase.org> (accessed 15 November 2021).
- Vidal, N., Dewynter, M., Gower, D.J., 2010. Dissecting the major American snake radiation: a molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). *C. R. - Biol.* 333, 48–55.
- Vidal, N., Kindl, S.G., Wong, A., Hedges, S.B., 2000. Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12s and 16s ribosomal RNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 14, 389–402.
- Wickham H, Chang W., 2014. Ggplot2 2.1.0. Documentation. Available at: <http://ggplot.yhathq.com/>. (accessed 11 February 2022).
- Wiens, J.J., Kuczynski, C.A., Townsend, T., Reeder, T.W., Mulcahy, D.G., Sites, J.W., 2010. Combining phylogenomics and fossils in higher-level squamate reptile

- phylogeny: molecular data change the placement of fossil taxa. *Syst. Biol.* 59, 674–688.
- Wood H.M., Matzke N.J., Gillespie R.G., Griswold C.E., 2013. Treating fossils as terminal taxa in divergence time estimation reveals ancient vicariance patterns in the palpimanoid spiders. *Syst. Biol.* 62, 64–284.
- Zaher, H., 1999. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes: with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 240, 1–168.
- Zaher, H., Grazziotin, F.G., Cadle, J.E., Murphy, R.W., Moura-Leite, J.C., Bonatto, S.L., 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American xenodontines: A revised classification and descriptions of new taxa. *Pap. Avulsos. Zool.* 49, 115–153.
- Zaher, H., Mohabey, D.M., Grazziotin, F.G., Wilson-Mantilla, J.A., 2022. The skull of *Sanajeh indicus*, a Cretaceous snake with an upper temporal bar, and the origin of ophidian wide-gaped feeding. *Zool. J. Linn. Soc.* 195, zlac001.
- Zaher, H., Murphy, R.W., Arredondo, J.C., Graboski, R., Machado-Filho, P.R., Mahlow, K., ... Grazziotin, F.G., 2019. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *PloS One* 14, e0216148.
- Zaher, H., Prudente, A.L.C., 2003. Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. *Herpetol. Rev.* 34, 302.
- Zaher, H., Yáñez-Muñoz, M.H., Rodrigues, M.T., Graboski, R., Machado, F.A., Altamirano-Benavides, M., Bonatto, S.L., Grazziotin, F.G., 2018. Origin and hidden diversity within the poorly known Galápagos snake radiation (Serpentes: Dipsadidae). *Syst. Biodivers.* 16, 614–642.
- Zhang C., Stadler T., Klopstein S., Heath T.A., Ronquist F., 2015. Total evidence dating under the fossilized birth-death process. *Syst. Biol.* 65, 228–249.

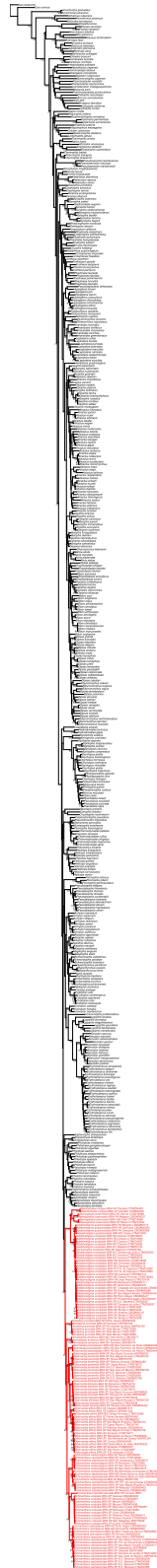
Apêndice 1.

Figura S01. Árvore de Máxima Verossimilhança completa resultante da análise de RAxML com base na matriz EMM. Números próximos aos nós representam frequências de *bootstrap*. Tribo Echinantherini destacada em vermelho.

Apêndice 2.

Examinamos espécimes das seguintes coleções herpetológicas para codificação de caracteres de morfologia externa, hemipeniana (marcados em negrito) e craniana (marcados com asterisco). Espécies codificadas exclusivamente através de dados disponíveis em literatura foram marcadas com cerquilha (#).

Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB), Brazil; Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (DZUFRGS), Brazil; Instituto Butantan (IBSP), Brazil; Laboratório de Animais Peçonhentos e Herpetologia da Faculdade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana (LAPH/UEFS), Brazil; Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP), Brazil; Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (MCN), Brazil; Museu de História Natural Capão da Imbuia (MHNCI), Brazil; Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Brazil; Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), Brazil; Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Brazil; Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Brazil.

Achalinus rufescens[#]

Acrochordus javanicus[#]

Adelphostigma occipitalis: BRAZIL: BAHIA: IBSP 1403; Cruz das Almas: LAPH/UEFS 258; Feira de Santana: LAPH/UEFS 614; Lençóis: LAPH/UEFS 881. DISTRITO FEDERAL: Brasília: CHUNB **18368**, 20367, 23712, 29319; GOIÁS: Campinorte: IBSP 9395. MATO GROSSO: Itiquira: DZUFRGS 6193*. MINAS GERAIS: Ibiá: CHUNB 24386, IBSP 27337. RIO GRANDE DO SUL: Arroio Teixeira: MCP 7581; Bagé: MCP 1856; Bento Gonçalves: MCN 7326; Bom Jesus: DZUFRGS 5359*; Caçapava do Sul: MCP 6065; Encruzilhada do Sul: MCP 7987; Lagoa Vermelha: MCN 4186; Pelotas: IBSP 10510; Porto Alegre: MCP 2392, 4719, 4782, 12330. SANTA CATARINA: Jaguaruna: DZUFRGS **6466**. SÃO PAULO: Aparecida: IBSP 19144, 19617; Caçapava: IBSP 4306, **48945**; Pindamonhangaba: IBSP 41449, 6714, 16896, 18806; São Miguel Arcanjo: MCP **4817**; Simarés (IBSP 10021).

Adelphostigma quadriocellata: BRAZIL: PARÁ: Augusto Corrêa: MPEG 2365, 3900, 4561, 6554; Breves: MPEG 17362, 20487; Bragança: MPEG 5019, **6340**; Colônia Nova:

MPEG 12884; Curuatinga: MCP **7904**, 7912 Curuçá: MPEG 7146; Melgaço: MPEG 20144, 20294; Paranauapebas: MPEG 1973; Peixe-Boi: MPEG 1420; Santarém: IBSP **59508***; Tucuruí: IBSP 46876, 46938; Visou: MPEG 3715, 5973, 7297, 7688, 10170, 14081, 15965, 16293, 16303.

Amnisiophis amoenus: BRAZIL: MINAS GERAIS: Baependi: IBSP 335; Santa Rita de Ibitipoca: MNRJ 7706, 7707; Simonésia: UFMG 3271, **3272**. PARANÁ: Arapongas: IBSP 10460, 10504; Dorizon: IBSP **1045**; São José dos Pinhais: MHNCI **826**. RIO DE JANEIRO: Parati: MNRJ 1809, 1810; Cachoeiras de Macacu: MNRJ **18068**. SÃO PAULO: Bananal: IBSP **9569**; Cubatão: IBSP 19506; Juquitiba: IBSP **26406**; Pindamonhangaba: IBSP 10048; Pissaguera: IBSP 19506*; São Paulo: IBSP 3093, 25632*, 40233, 56479, 88357, 88359*, **89773**, 89774.

Boa constrictor[#]

Bothrops asper[#]

Caaeteboia amarali[#]

Caaeteboia gaeli[#]

Causus rhombeatus[#]

Chironius bicarinatus[#]

Clelia clelia: MCP 1372*

Coluber constrictor[#]

Dibernardia affinis: BRAZIL: SÃO PAULO: Alumínio: IBSP 40756; Arujá: IBSP 30719; Bragança Paulista: IBSP 42119; Capão Bonito: IBSP 46648; Cubatão: IBSP 12535; Diadema: IBSP 68378; Mogi das Cruzes: IBSP 33034, 41047, 46468, **62824**; Ribeirão Pires: IBSP **51561**; São Bernardo do Campo: IBSP **81053***.

Dibernardia bilineata: BRAZIL: SÃO PAULO: Campos do Jordão: IBSP 26806, 41393, **42962***, **82065**; Itapeckerica da Serra: IBSP 24559, 24560, 31815; Mogi das Cruzes: IBSP 23524; Poá: IBSP 1364, 9410, 9881; Santos: IBSP 26216; São Paulo: IBSP **90021**.

Dibernardia persimilis: BRAZIL: SÃO PAULO: Campos do Jordão: IBSP **55279**, 55498, 65562, 65563; São Luís do Paraitinga: IBSP **69141**, 69142; São Paulo: IBSP **89091**.

Dibernardia poecilopogon: BRAZIL: RIO GRANDE DO SUL: Bagé: DZUFRGS **5973**; Barão do Triunfo: MCP 11831; Dom Feliciano: MCP 12486,13595, 13700; Santa Vitória do Palmar: DZUFRGS **7050***; São Francisco de Paula: MCP 7580; Viamão: DZUFRGS **6888***.

Echinanthera cephalomaculata: BRAZIL: ALAGOAS: Quebrangulo: MCP 5118.

Echinanthera cephalostriata: BRAZIL: ALAGOAS: Quebrangulo: URCA **4102**. MINAS GERAIS: IBSP **54305**. SÃO PAULO: Campos do Jordão: IBSP 9405, 23201, 23610, 45539, 62491; Cananéia: IBSP 62201; Capão Bonito: IBSP 27610; Guarujá: IBSP 22572, 44127; Iguape: IBSP 32391*, 57982, 58025; Ilhabela: IBSP 56933, **57089***; Mairiporã: IBSP 72076; Miracatu: IBSP 64573; Peruíbe: IBSP 20799; São José do Barreiro: IBSP **84971***; São Vicente: IBSP 54814; Taboão da Serra: 46257, 54941, 55004, **55321**, 56500.

Echinanthera cyanopleura: BRAZIL: RIO GRANDE DO SUL: Caxias do Sul: MCP 12190, 14281; Dom Pedro de Alcântara: MCP 4346, 9550, 15703, 7184, 15552, 9533; Passo Fundo: CRUPF: 693, 715, 804, 862, 878, 890, 893, 902, 913, 919, 929, 943, 944, 945, 962, 963, 964, 966, 970, 978, 996, 1143, 1172, 1174, 1195, 1448, 1458, 1465, 1490. SÃO PAULO: Ribeirão Grande: IBSP **81751***.

Echinanthera melanostigma: BRAZIL: MINAS GERAIS: Juiz de Fora: IBSP 31063; Simonésia: UFMG **3273**. SÃO PAULO: Barueri: IBSP 31628; Caieiras IBSP 68046; Ibiúna IBSP 58575*; Ilhabela: IBSP 56933*; Itapecerica da Serra: IBSP 40938; Franco da Rocha: IBSP **4748**.

Echinanthera undulata: BRAZIL: MINAS GERAIS: Camanducaia: IBSP 55169; Extrema: IBSP 6624; Itajuba: IBSP 25826; Machado: IBSP 10998. SÃO PAULO: Barueri: IBSP **79888**; Ibiúna: IBSP 22904*, 22905, 32252*, 52528, 58677; Itapevi: IBSP 61862; Franco da Rocha: IBSP 4488; Guarulhos: IBSP 23549; Guararema: IBSP 58749; São Bernardo do Campo: IBSP 7261, 7262, 28119, 55151, 67750; São Caetano do Sul: IBSP 27423; São Paulo: IBSP **92283**.

Elapomorphus quinquelineatus[#].

Erythrolamprus poecilogyrus: MCP 2419*.

Fowlea piscator[#].

Helicops angulatus: MCP 14107*.

Heterodon platirhinos[#].

Hydrodynastes gigas: MCP 10104*.

Hydrops triangularis: MCP 7300*.

Laticauda colubrina[#].

Leptodeira annulata: MCP 4323*.

Myersinia nebularis[#].

Naja naja[#].

Natrix natrix[#].

Pareas carinatus[#].

Phalotris lativittatus[#].

Philodryas olfersii: MCP 3646*.

Philodryas patagoniensis[#].

Pseudoboa nigra: MCP 8759*.

Pseudoeryx plicatilis: MCP 7552*.

Rhadinaea flavilata[#].

Sordellina punctata: BRAZIL: SÃO PAULO: Embu-Guaçu: IBSP 84433, 84435*, 84477.

Taeniophallus brevirostris: BRAZIL: UMMZ 246843*; AMAZONAS: Presidente Figueiredo: MPEG 7469, 17574, 17538; Reserva INPA-WWF-Porto Alegre: MZUSP 7604, 8413, 8414, 8442, 8543, 8544. PARÁ: Benevides: MPEG 8639; Bragança: MPEG 5550; Castanhal: MPEG 2679. Juruti: MPEG 22494; Melgaço: MPEG 19959, 20082, 20200; Portel: MPEG 23209, 23210; Viseu: MPEG 5248, 7305.

Taeniophallus nicagus: BRAZIL: AMAPÁ: Laranjal do Jarí: MPEG 23312; Rio Maracá: MZUSP 11720; Santana: IBSP 91656; Serra do Navio: MPEG 19786. AMAZONAS: Balbina: MZUSP 9652; Itacotiara: MPEG 23764; Reserva INPA-WWF-Porto Alegre: MZUSP 7614, 8441. PARÁ: Oriximiná: MPEG 23490, 23709.

Thamnodynastes strigatus: MCP 1671*, 12223*.

Thermophis baileyi[#].

Tomodon dorsatus: MCP 2088*, 3034*.

Tropidodryas serra[#].

Uromacer catesbyi: MCP 8747*.

Xenodon merremii[#].

Xenodon severus[#].

Apêndice 3.Tabela S1. *Primers* utilizados neste estudo para amplificar segmentos de genes.

KIZ	Gene	Primer	Sequências	Referência
7568	<i>12S</i>	L1091mod	5' CAAACTAGGATTAGATACCCTACTAT 3'	Kocher et al. (1989)
7569		H1557mod	5' GTACRCTTACCWTGTTACGACTT 3'	Knight & Mindell (1994)
7571	<i>16S</i>	L2510mod(16sar)	5' CCGACTGTTTAMCAAAAACA 3'	Palumbi et al. (1991)
7573		H3056mod(16Sbr)	5' CTCCGGTCTGAACTCAGATCACGTRGG 3'	Palumbi et al. (1991)
7574	<i>Cytb</i>	703Botp.mod	5' TCAAAYATCTCAACCTGATGAAAYTTYGG 3'	Pook et al. (2000)
7575		MVZ16p.mod	5' GGCAAATAGGAAGTATCAYTCTGGYTT 3'	Pook et al. (2000)
7585	<i>C-mos</i>	S77	5' CATGGACTGGGATCAGTTATG 3'	Lawson et al. (2005)
7586		S78	5' CCTGGGTGTGATTTTCTCACCT 3'	Lawson et al. (2005)
7594	<i>Bdnf</i>	BDNFF	5' GACCATCCTTTTCCTKACTATGGTTATTTTCATACTT 3'	Noonan & Chippindale (2006)
7595		BDNFR	5' CTATCTTCCCCTTTTAATGGTCAGTGTACAAAC 3'	Noonan & Chippindale (2006)
7596	<i>Nt3</i>	NT3F3	5' ATATTTCTGGCTTTTCTCTGTGGC 3'	Noonan & Chippindale (2006)
7597		NT3F4	5' GCGTTTCATAAAAATATTGTTTGACCGG 3'	Noonan & Chippindale (2006)

Tabela S2. Partições e modelos de melhor ajuste para a análise concatenada da matriz EMM no RAxML.

No.	Melhor modelo	Número de caracteres – 12 subconjuntos	Nome das partições
1	GTR+G	1-492	12S
2	GTR+G	493-1083	16S
3	GTR+G	1084-2186\3	Cytb1
4	GTR+G	1085-2186\3	Cytb2
5	GTR+G	1086-2186\3	Cytb3
6	GTR+G	2187-2917\3, 2188-2917\3	Bdnf1, Bdnf2
7	GTR+G	2189-2917\3	Bdnf3
8	GTR+G	2918-3512\3	Cmos1
9	GTR+G	3514-4130\3, 2919-3512\3	Nt32, Cmos2
10	GTR+G	2920-3512\3	Cmos3
11	GTR+G	3513-4130\3	Nt31
12	GTR+G	3515-4130\3	Nt33

Tabela S3. Partições e modelos de melhor ajuste para a análise concatenada da matriz RMM no RAxML.

No	Melhor modelo	Número de caracteres – 12 subconjuntos	Nome das partições
1	GTR+G	1-450, 451-998	12S, 16S
2	GTR+G	999-2111\3, 1000-2111\3, 1001-2111\3	Cytb1, Cytb2, Cytb3
3	GTR+G	2112-2816\3, 2113-2816\3	Bdnf1, Bdnf2
4	GTR+G	2114-2816\3	Bdnf3
5	GTR+G	2817-3410\3, 2818-3410\3	Cmos1, Cmos2
6	GTR+G	2819-3410\3	Cmos3
7	GTR+G	3411-3955\3, 3412-3955\3	Nt31, Nt32
8	GTR+G	3413-3955\3	Nt33

Referências

- Kocher, T. D., Thomas, W. K., Meyer, A., Edwards, S. V., Pääbo, S., Villablanca, F. X., Wilson, A. (1989). Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 86, 6196–6200. doi.org/10.1073/pnas.86.16.6196
- Knight, A., Mindell, D. P. (1994). The phylogenetic relationship of Colubrinae, Elapidae and Viperidae and the evolution of front-fanged venom systems in snakes. *Copeia*, 1–9. doi.org/10.2307/1446664
- Palumbi, S. R., Martin, A., Romano, S., McMillan, W. O., Stice, L., Grabowski, G. (1991). *The simple fool's guide to P.C.R.* Honolulu: University of Hawaii Press.

- Pook, C. E., Wüster, W., Thorpe, R. S. (2000). Historical biogeography of the western rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus viridis*), inferred from mitochondrial DNA sequence information. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15, 269–282. doi.org/10.1006/mpev.1999.0756
- Lawson, R., Slowinski, J. B., Crother, B. I., Burbrink, F. (2005). Phylogeny of the Colubroidea (Serpentes): New evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37, 581–601. doi.org/10.1016/j.ympev.2005.07.016
- Noonan, B. P., Chippindale, P. T. (2006). Dispersal and vicariance: The complex evolutionary history of boid snakes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40, 347–358. doi.org/10.1016/j.ympev.2006.03.010

Apêndice 4.**Análise filogenética da tribo Echinantherini**

Matriz de dados morfológicos codificados para a tribo Echinantherini e grupo externo. Dados faltantes: “?”; dados inaplicáveis: “-”; polimorfismos indicados entre colchetes “[]”.

<i>Leptodeira annulata</i>	22102113110000000111021000201011101021110?101100??1?[01]0
<i>Amnisiophis amoenus</i>	1310211[12]111002011010011000120011001011111100122101000
<i>Echinanthera cephalomaculata</i>	1310211[02]1110021110110110001200110010?111?111010?10000?
<i>Echinanthera cephalostriata ECSL1</i>	1310[123]11[123]1110322110110110001200110010111101110102100000
<i>Echinanthera cephalostriata ECSL2</i>	1310[123]11[123]1110322110110110001200110010111101110102100000
<i>Echinanthera cephalostriata ECSL3</i>	1310[123]11[123]1110322110110110001200110010111101110102100000
<i>Echinanthera cyanopleura</i>	1310211[123]11103221101101100012001100101111[01]1110102100000
<i>Echinanthera melanostigma</i>	1310211[12]11103221101101100012001100101111[01]1110102100000
<i>Echinanthera undulata</i>	1310211[12]11103131101101100012001100101111[01]1110102100000
<i>Dibernardia affinis</i>	1300120[01]11102200101101100013001100?0??01111101010?0000
<i>Dibernardia bilineata</i>	1300120111101200101101100013001100?0????1???0?01??0000
<i>Taeniophallus brevisrostris</i>	12102102111001[23]0[12]11[01]02100001001100?0????1?1?0?002?0000
<i>Myersinia nebularis</i>	231021111101020020100010001410??00?0????????????????00?
<i>Taeniophallus nicagus</i>	12?0210[12]11100130111102100031001100?0????0?1?0?00??0000
<i>Adelphostigma occipitalis</i>	0[12]002102111101200[13]11102100001001100002011111010[12][02]00000
<i>Dibernardia persimilis</i>	1300120111110200101101100013001100?0????1???0?01??0000
<i>Dibernardia poecilopogon</i>	1300120111101200[13]0110110001300110010201101110101000000
<i>Adelphostigma quadriocellata</i>	0[12]00210[12]11101200111102100001001100?0????[01]???0??1??0000
<i>Sordellina punctata</i>	1300201[012]11110[02]0[01]301001101026001100001101021?0001?000[02]0
<i>Caaeteboia amarali</i>	1200[23]05211100000101001100016001100102111[01]?1?0101100000
<i>Caaeteboia gaeli</i>	02002052111000001010011000160011001021110?1?01011?0000
<i>Elapomorphus quinquelineatus</i>	0200035011000[02]00100010000026001110200011130-021?0?0000
<i>Phalotris lativittatus</i>	0200035011000000001001100006?011101000011?00021?0?1000
<i>Tropidodryas serra</i>	331020131[01]0000000010102001060011201021121?21011?2010[01]0
<i>Philodryas patagoniensis</i>	2210120211000[02]00001011100006001120101011112001??2?1000
<i>Rhadinaea flavilata</i>	130012[01]211[01]00000011102100015101100?0????????????????00

<i>Thamnodynastes strigatus</i>	22[01]030121100000030100010102600111010111112210[01]112010[012]1
<i>Tomodon dorsatus</i>	121022521100000000100010102600111020?00111110[01]0100[12]001
<i>Helicops angulatus</i>	230124430100000000101110110610110010110?1300113000112[01]
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	0200225101010000[01]010002010060011000020021?2-11120?1120
<i>Hydrops triangularis</i>	0200245101000000001001000016001100001001132-1110200120
<i>Erythrolamprus poecilogyrus</i>	221020131100000000100001011600110020????1?1?0??0??1000
<i>Xenodon severus</i>	33[01]0[23]01[345]11000000001000010116001100201??20?1?0020??2000
<i>Xenodon merremii</i>	23[01]0[12]21[2345]1[01]000000001010010116001100200??011?0120??2000
<i>Philodryas olfersii</i>	2210101211000000001001100016001120101011112001012010[01]0
<i>Pseudoboa nigra</i>	2310202210000000001013200106001110102110123011100?0000
<i>Clelia clelia</i>	2310120[12]10000000001013200106001110?02???1?3?1?00??1000
<i>Hydrodynastes gigas</i>	2210251[2345]10000000[13]01001100006001100101011012?0[01]210020[02]0
<i>Uromacer catesbyi</i>	100021121100000000101110?116001100?0???0??0??1??1010
<i>Natrix natrix</i>	2??112[06]211000000001000000036?0110010100112100032?021[02]0
<i>Fowlea piscator</i>	2??1301211000000001000000026?01100101002121?0012?021[02]0
<i>Causus rhombeatus</i>	[123]?1105601000000???01?100006?111-1-10??1121?0[01]02002100
<i>Bothrops asper</i>	44111570100000000?1013200006?111-1-10?0212--0100000101
<i>Acrochordus javanicus</i>	44??55572?00000-?000200?0?060000000300??????11???12121
<i>Thermophis baileyi</i>	230120111100000??01001100?16?011001010?11??0[01]?0??10[02]?
<i>Heterodon platirhinos</i>	?00251311000000001001100006?01100200000120100??002000
<i>Coluber constrictor</i>	120022021100000000100010013610000000101111200322102000
<i>Boa constrictor</i>	44?05557200000000000000000?6000000302-?211??1-100021[01]1
<i>Pareas carinatus</i>	0201150[01]10000000100020200006000000?010?211110000?000[01]0
<i>Achalinus rufescens</i>	4401063610000000000002000000600000030?????12?1????1?100
<i>Naja naja</i>	4200125[23]100000000?1??????6?2110130000102011022001100
<i>Laticauda colubrina</i>	4600125111000000001101100026021101-00002110?1111001120
<i>Chironius bicarinatus</i>	5511[23]71[123]11000000001100100036100000001011112?0022101000

Caráteres morfológicos

Elaboramos a matriz morfológica com base em 54 caracteres de folidose, coloração, hemipênis, glândulas, osteologia craniana e vértebras. Nossa matriz contemplou 53 táxons do grupo interno e externo. A fim de minimizar o número de caracteres inaplicáveis resultantes de codificações contingentes (e seu impacto no contexto de inferências filogenéticas, ver Maddison 1993, Strong & Lipscomb 1999), adotamos uma codificação multiestado (Maddison 1993, Simões et al. 2016). Ao fazer isso, combinamos diferentes propriedades (e.g. presença / condição: presente / difusa) de uma determinada parte anatômica de interesse (e.g. listra sobre o *canthus rostralis*). Os caracteres combinados estão precedidos por um asterisco (*), e as suas diferentes propriedades constam separadas por uma barra (/) tanto na descrição do caráter quanto na de seus estados. Listamos cada caráter e seus respectivos estados a seguir.

MORFOLOGIA EXTERNA

Folidose

1 – Número de fileiras de escamas dorsais no meio do corpo: 15 (0); 17 (1); 19 (2); 21 (3); 23 ou mais (4); 12 (5)

2 – Número de fileiras de escamas dorsais próximas à cloaca: 11 (0); 13 (1); 15 (2); 17 (3); 23 ou mais (4); 10 (5)

3 – Fossetas apicais: ausentes (0); presentes (1) (Figura 7)

A presença de fossetas apicais foi verificada na região anterior e no meio do corpo.

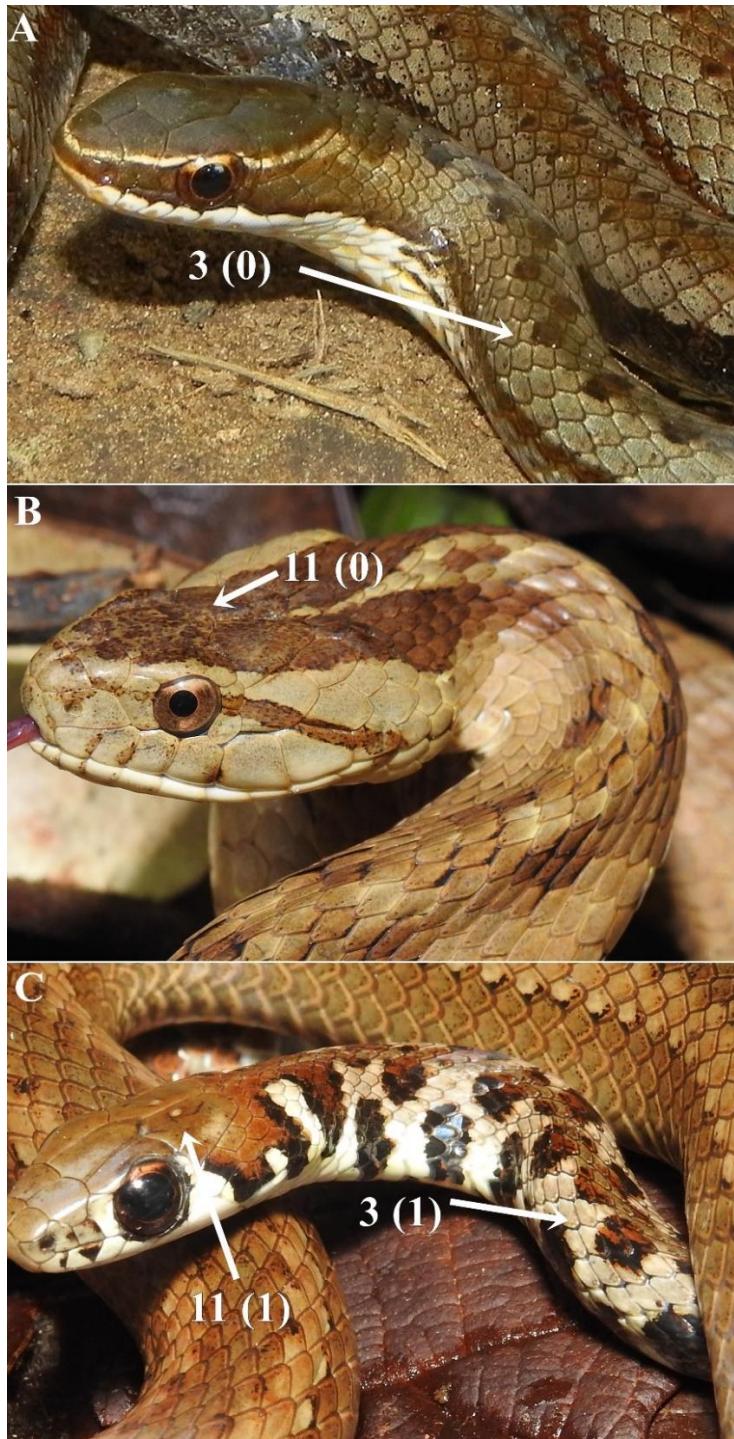


Figura 7. Condição de escamas dorsais e ornamentação de escudos parietais em representantes do grupo inteiro e externo, ilustrando os caracteres 3 e 11. **A)** *Adelphostigma occipitalis* (não coletada); **B)** *Tomodon dorsatus* (não coletada); **C)** *Echivanthera cephalomaculata* (não coletada).

4 – Fileiras de escamas quilhadas no dorso: ausente (0); presente (1) (Figura 8) A presença de quilhas nas escamas dorsais foi verificada na região anterior e no meio do corpo.

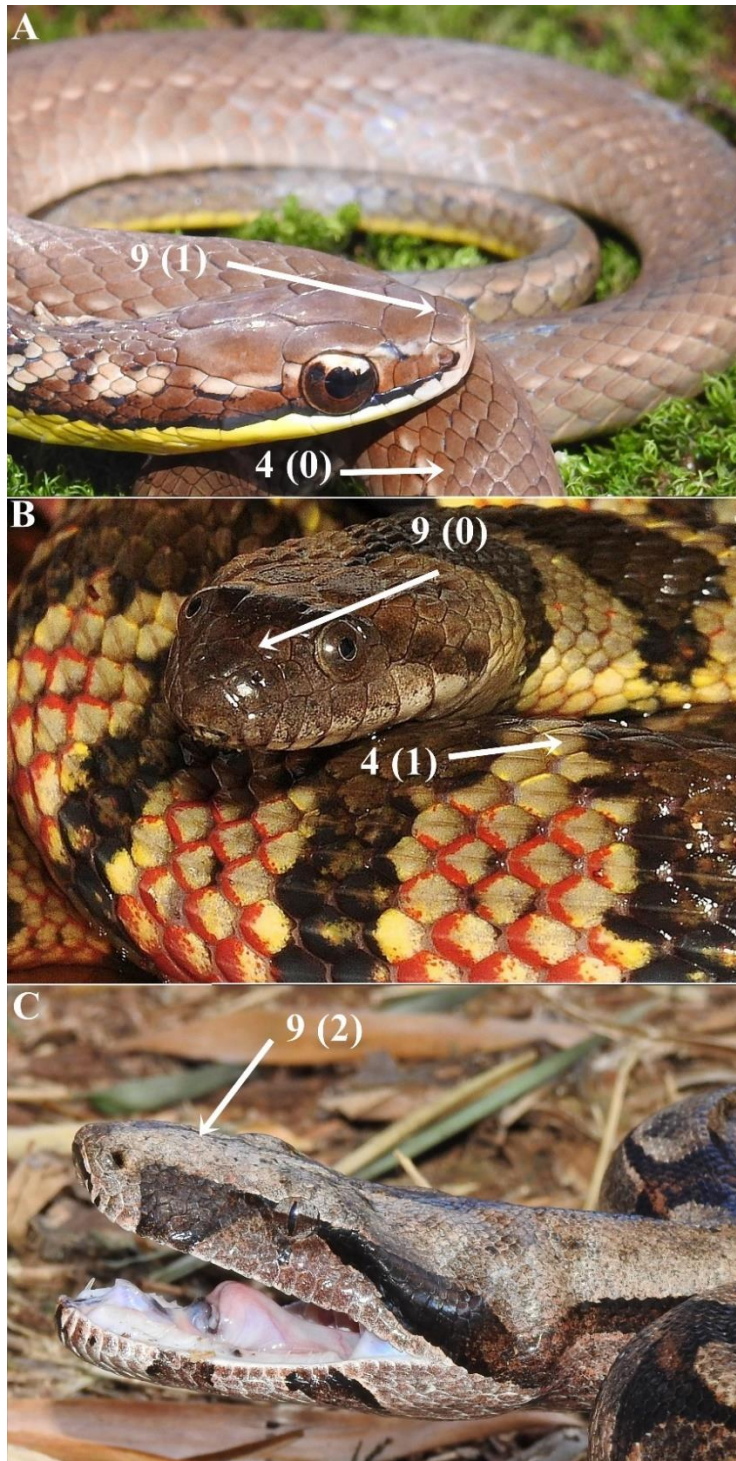


Figura 8. Detalhes de escutelação cefálica e do dorso do corpo em representantes do grupo inteiro e externo, ilustrando os caracteres 4 e 9. **A)** *Echinanthera melanostigma* (IBSP 91200); **B)** *Helicops angulatus* (não coletada) (imagem de Renato Gaiga); **C)** *Boa constrictor* (não coletada). Número dos caracteres à esquerda dos parênteses, com seus respectivos estados entre parênteses.

5 – Número de escamas supralabiais: 6 (0); 7 (1); 8 (2); 9 (3)

Número de escamas supralabiais em ambos os lados da cabeça, contado a partir da escama rostral até o fim da comissura bucal.

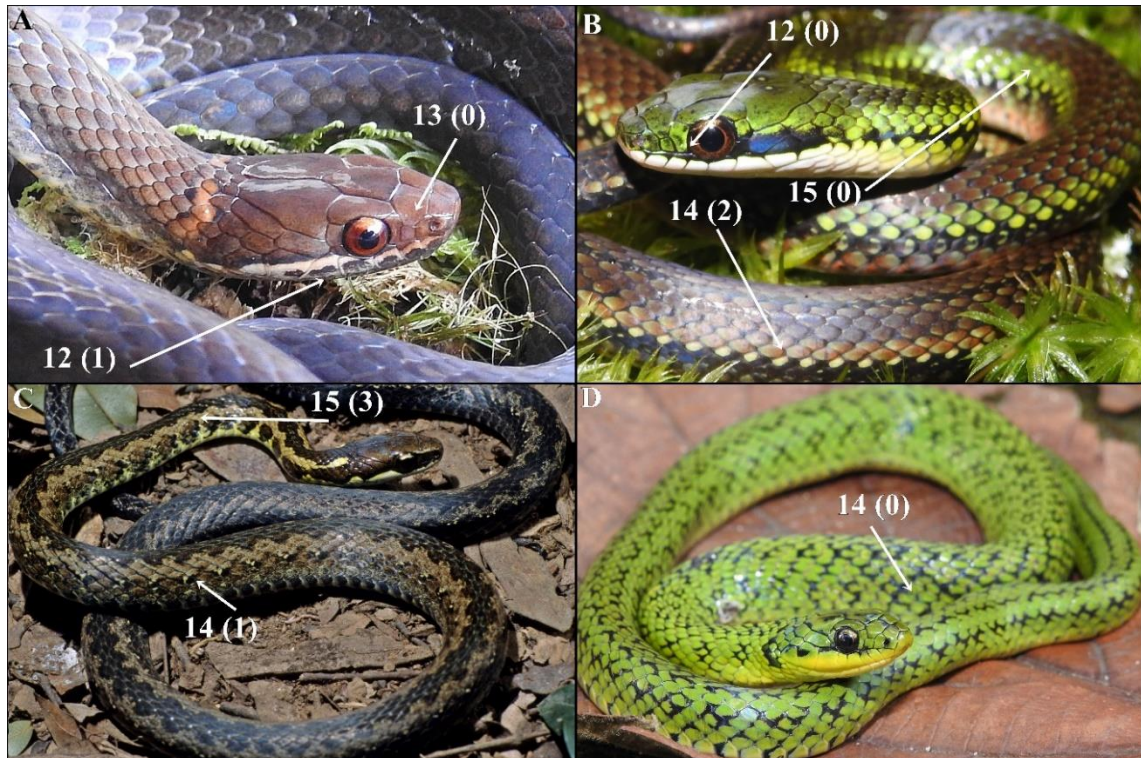


Figura 9. Padrão de coloração em representantes do grupo interno e externo, ilustrando os caracteres 12, 13, 14 e 15. **A)** *Dibernardia persimilis* (IBSP 89035); **B)** *Echivanthera amoena* (IBSP 89773); **C)** *Echivanthera undulata* (não coletada) (imagem de Wolfgang Wüster); **D)** *Erythrolamprus poecilogyrus* (não coletada).

6 – *Contato entre escamas supralabiais e órbita ocular/ quais escamas supralabiais a contatam: presente / 4^a e 5^a (0); presente / 3^a, 4^a e 5^a (1); presente / 3^a e 4^a (2); presente / 2^a e 3^a (3); presente / 4^a (4); ausente (5); presente / 5^a e 6^a (6)

7 – *Presença de escama loreal / quais escamas supralabiais a contatam: presente / 2^a (0); presente / 2^a e 3^a (1); presente / 2^a, 3^a e 4^a (2); presente / 4^a e 5^a (3); presente / 1^a, 2^a e 3^a (4); ausente (5); presente / 1^a e 2^a (6); presente / nenhuma (7)

8 – Número de escamas infralabiais: 7 (0); 8 (1); 9 (2); 10 (3); 11 (4); 12 (5); mais de 12 (6)

Número de escamas infralabiais em ambos os lados da cabeça, contado a partir da escama sinfiscal até o fim da comissura bucal.

9 – *Número de escamas internasais / padrão geral de escutelação cefálica dorsal: uma / escamas grandes, regularmente arranjadas (0); duas / escamas grandes, regularmente arranjadas (1); zero / escamas pequenas, irregularmente arranjadas (2) (Figura 8)

10 – Condição da escama cloacal: não dividida (0); dividida (1)

Coloração

11 – Par de pontos nas escamas parietais, mais claros que a coloração de fundo: ausente (0); presente (1) (Figura 7)

12 – Listra sobre as escamas supralabiais, mais clara que a coloração de fundo: ausente (0); presente (1) (Figura 9)

13 – *Presença / condição de listra sobre o *canthus rostralis*, mais clara que a coloração de fundo: ausente (0); presente / delineada (1); presente / difusa (2); presente / vestigial (3) (Figuras 9 e 10)

14 – *Presença / condição de linha de pontos na lateral do corpo, mais clara que a coloração de fundo: ausente (0); presente / descontínua (1); presente / contínua (2) (Figura 9)

15 – *Presença / localização / condição de listra ondulada longitudinalmente disposta pelo dorso, mais escura que a coloração de fundo: ausente (0); presente / apenas na região anterior / conspícua (1); presente / apenas na região anterior / vestigial (2); presente / todo o corpo / conspícua (3) (Figuras 9 e 10)



Figura 10. Padrão de coloração em representantes do grupo interno, ilustrando os caracteres 13 e 15. **A)** *Dibernardia bilineata* (IBSP 88905); **B)** *Dibernardia affinis* (não coletada); **C)** *Echianthera melanostigma* (IBSP 91200); **D)** *Echianthera cephalomaculata* (não coletada).

16 – Faixas transversais nas escamas ventrais de adultos, mais escuras que a coloração de fundo: ausentes (0); presentes (1) (Figura 11)

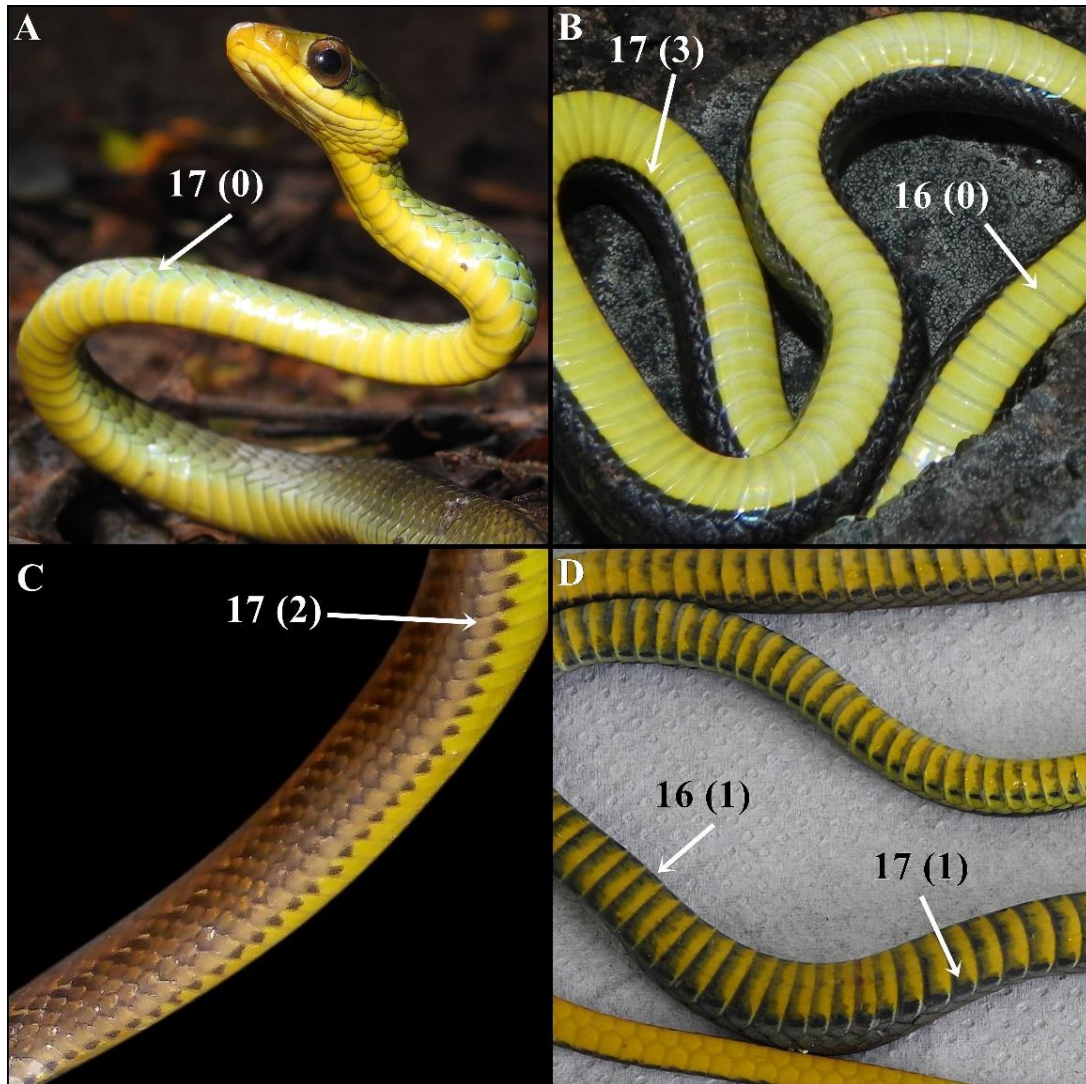


Figura 11. Padrão de coloração em representantes do grupo interno e externo, ilustrando os caracteres 16 e 17. **A)** *Chironius bicarinatus* (não coletada); **B)** *Adelphostigma occipitalis* (não coletada); **C)** *Myersinia nebularis* (não coletada); **D)** *Echinanthera cephalostriata* (IBSP 90493).

17 – *Presença / formato de mácula na lateral das escamas ventrais, adicional à extensão da coloração dorsal: ausente (0); presente / redonda (1); presente / triangular (2); presente / retangular, formando linha (3) (Figura 11)

MORFOLOGIA INTERNA

Hemipênis

18 – Bolsas nuas (naked pockets *sensu* Myers, 1982) no terço distal da face asulcada do hemipênis: ausentes (0); presentes (1) (Figura 12)

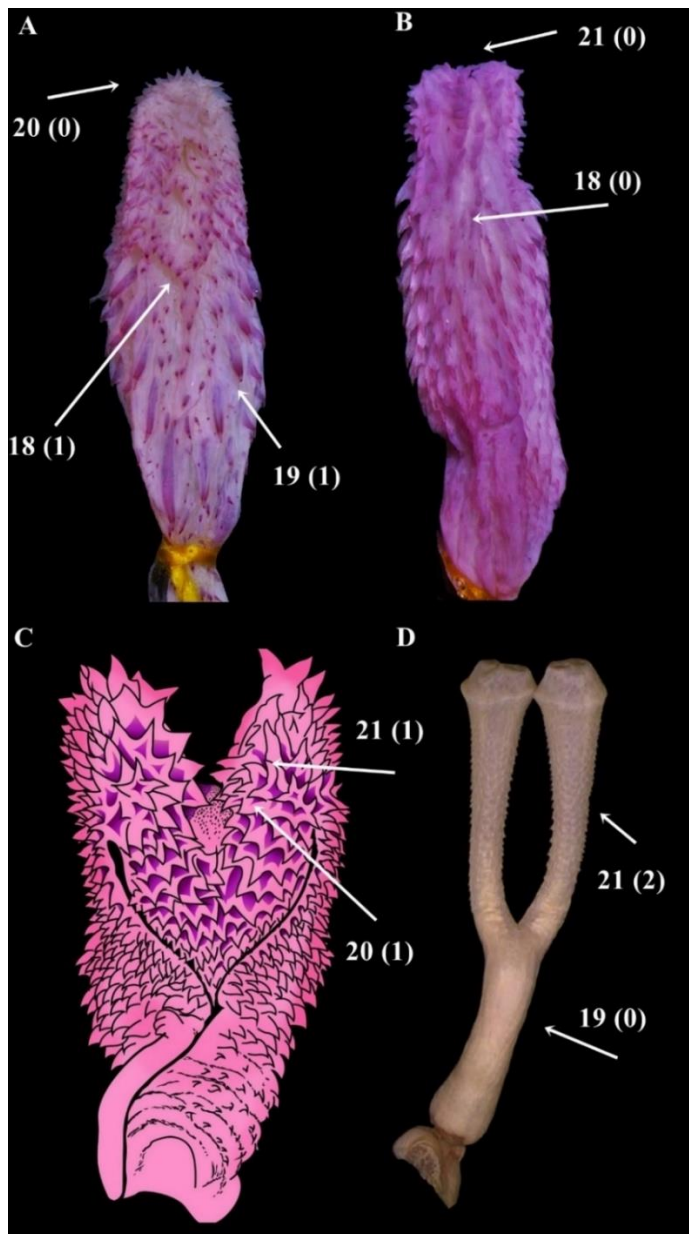


Figura 12. Condição e ornamentação dos hemipênis em representantes do grupo interno e externo, ilustrando os caracteres 18, 19, 20 e 21. **A)** *Taeniophallus nicagus* (IBSP 91656); **B)** *Sordellina punctata* (IBSP 84433); **C)** *Myersinia nebularis* (MHNLS15743) redesenhado a partir de Schargel et al. (2005); **D)** *Acrochordus javanicus* (LSUMZ 34406; Zaher et al., 2019). Estruturas não ilustradas na mesma escala.

19 – Espinhos ornamentando o corpo hemipeniano: ausente (0); presente (1) (Figura 12)

A presença de espinhos ornamentando o corpo hemipeniano é uma sinapomorfia putativa de *Endoglyptodonta*.

20 – Condição dos lobos do hemipênis: bilobado (0); unilobado (1) (Figura 12)

21 – Comprimento dos lobos do hemipênis (modificado dos caracteres 0 de Masiero, 2006, 3 de Nunes, 2006 e 21 de Trevine, 2017): curtos, com menos da metade do comprimento do corpo (0); longos, com pelo menos metade do comprimento do corpo (1); muito longos, maiores que o tamanho do corpo (2) (Figura 12)

22 – Condição do capítulo do hemipênis: não capitado (0); semicapitado (1); unicapitado (2); bicapitado (3) (Figura 7)

Os hemipênis não capitados (estado 0) não apresentam sulcos capitulares nas superfícies laterais do órgão, enquanto os semicapitados (estado 1) apresentam sulcos geralmente confinados a apenas uma face do hemipênis (e.g. face sulcada). Hemipênis unicapitados (estado 2) e bicapitados (estado 3) são aqueles em que há capitação completa, isto é, com sulcos facilmente visíveis dispostos tanto na região sulcada quanto asulcada do órgão, demarcando a extremidade distal do hemipênis em um ou dois lobos, respectivamente.

23 – Tipo de caliculação do hemipênis: não caliculado (0); unicaliculado (1); bicaliculado (2) (Figura 13)

Modificado a partir dos caracteres 1 e 6 de Masiero (2006), 5 de Nunes (2006) e 22 de Trevine (2017). Hemipênis não caliculados não apresentam cálices (estado 0); unicaliculados não apresentam divisão na região caliculada, e os bicaliculados possuem regiões caliculadas divididas, sem contato entre si, estando isoladas em cada lobo (estado 2). Optamos por não utilizar o termo semicaliculado, uma vez que este não é independente da própria bilobação do órgão. Assim, espécies tradicionalmente consideradas como possuidoras de hemipênis semicaliculados (e.g. maioria dos constituintes de *Tachymenini*) foram consideradas aqui como unicaliculados.

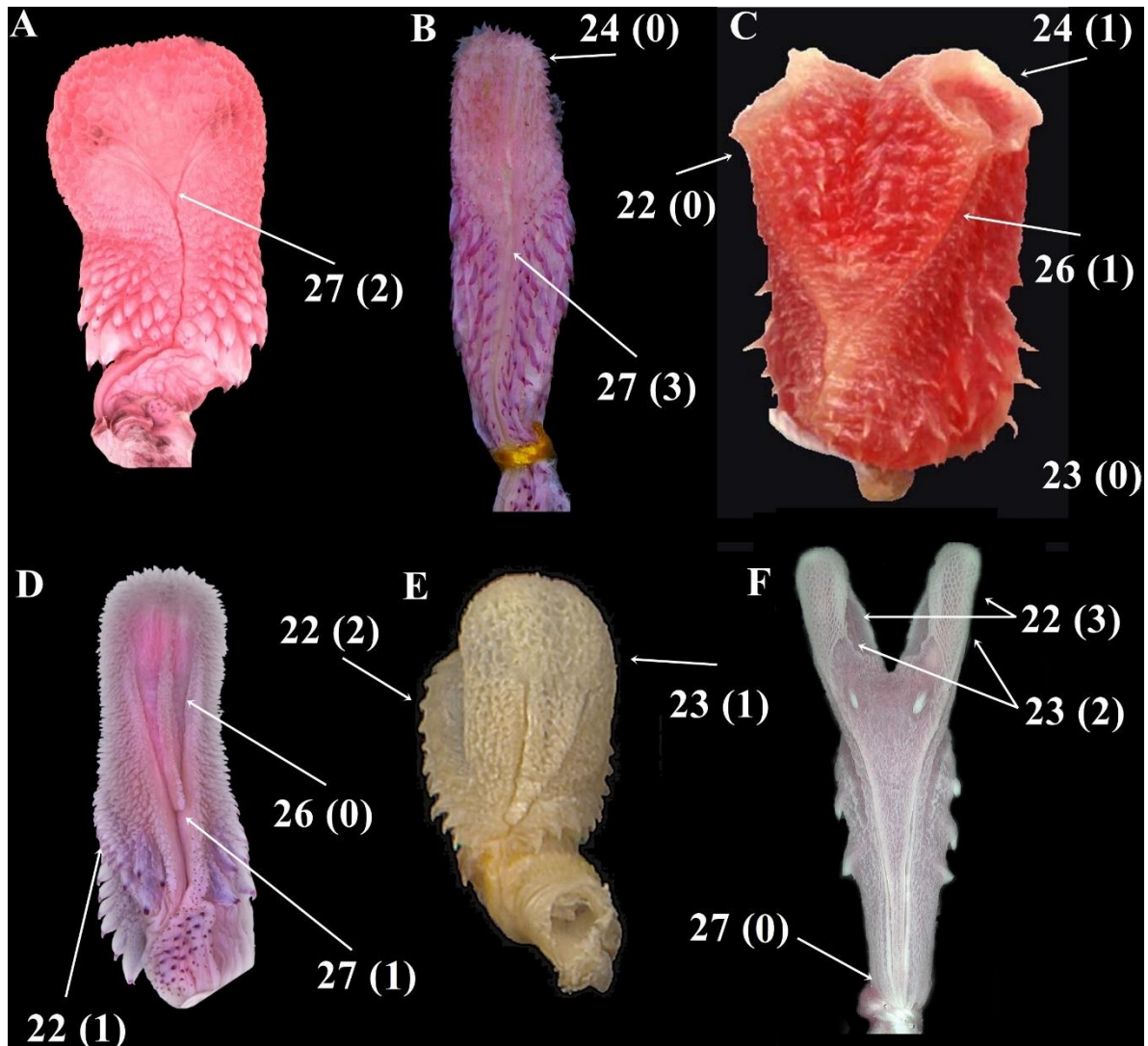


Figura 13. Condição e ornamentação dos hemipênis em representantes do grupo interno e externo, ilustrando os caracteres 22, 23, 24, 26 e 27. **A)** *Thamnodynastes strigatus* (MZUSP 14068) (imagem de Vivian Trevine); **B)** *Taeniophallus nicagus* (IBSP 91656); **C)** *Erythrolamprus poecilogyrus* (Fernandes, 2006); **D)** *Echinanthera melanostigma* (UFMG 3273); **E)** *Adelphostigma quadriocellatus* (MPEG 8272) (imagem de Alfredo P. Santos-Jr); **F)** *Clelia clelia* (MB Harvey 4469) (imagem de Michael Harvey). Estruturas não ilustradas na mesma escala.

24 – Discos apicais no hemipênis: ausentes (0); presentes (1) (Figura 13)

25 – Constrição na porção proximal do corpo do hemipênis: ausente (0); presente (1) (Figura 14)

Modificado a partir do caráter 30 de Trevine (2017).

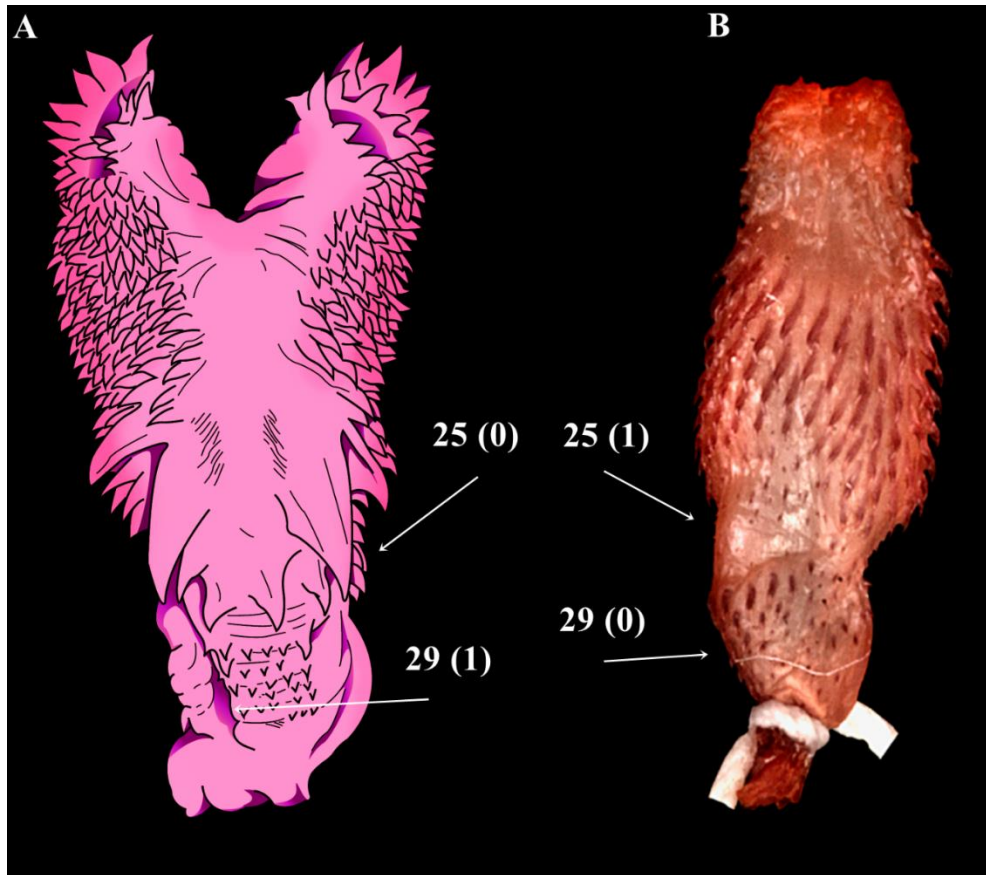


Figura 14. Formato e ornamentação dos hemipênis em representantes do grupo interno, ilustrando os caracteres 25 e 29. **A)** *Myersinia nebularis* (MHNLS15743) redesenhado a partir de Schargel et al. (2005); **B)** *Sordellina punctata* (IBSP 55703) (imagem de Pedro M. Sales Nunes). Estruturas não ilustradas na mesma escala.

26 – Orientação distal do sulco espermático: centrolíneal (0); centrífuga (1) (Figura 13)
Caráter também tratado por Masiero (2006), Nunes (2006) e Trevine (2017).

27 – *Condição / região de divisão do sulco espermático: dividido / proximal, com menos de 33% do comprimento total do hemipênis (0); dividido / medial, entre 33% e 66% do comprimento total do hemipênis (1); dividido / distal, acima de 66% do comprimento total do hemipênis (2); não dividido (3) (Figura 13)

Modificado a partir dos caracteres 11 de Masiero (2006) e 25 de Trevine (2017).

28 – *Ornamentação da região do *interspinal asulcate gap*; Presença / extensão / ornamentação lateral / ornamentação da linha média / ornamentação do término distal:

presente / mais da metade do corpo/ espinhos / espinho proximal / papilas de tamanho similar às adjacentes (0); presente / menos da metade do corpo / papilas e espinhos / espinho medial único / papilas de tamanho similar às adjacentes (1); presente / mais da metade do corpo / papilas e espinhos / fileira vertical de papilas / papilas de tamanho similar às adjacentes (2); presente / mais da metade do corpo / papilas e espinhos / fileira vertical de papilas / papilas abruptamente maiores às adjacentes (3); presente / mais da metade do corpo / papilas e espinhos / espinho proximal / papilas de tamanho similar às adjacentes (4); presente / menos da metade do corpo / espinhos / mais de um espinho medial / papilas de tamanho similar às adjacentes (5); ausente (6) (Figura 15)

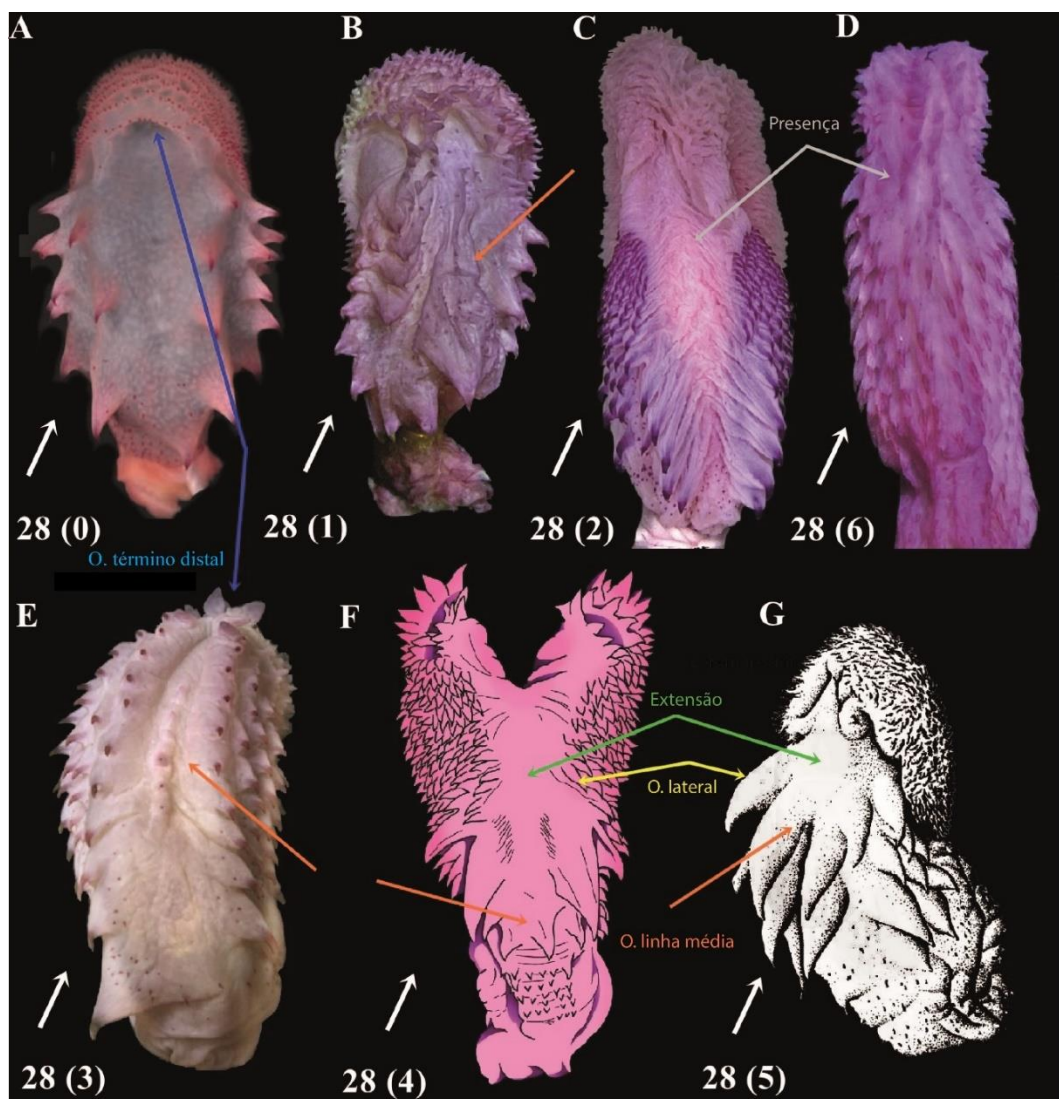


Figura 15. Ornamentação da região do *interspinal asulcate gap* dos hemipênis de representantes do grupo interno e externo, ilustrando o caráter 28. **A)** *Leptodeira annulata* (MPEG 20016) (imagem de João C. L. Costa); **B)** *Adelphostigma occipitalis* (DZUFRGS 6466); **C)** *Amnisiophis amoenus* (UFMG 3272) (imagem de Henrique C. Costa); **D)**

Sordellina punctata (IBSP 84433); **E**) *Dibernardia persimilis* (IBSP 55279); **F**) *Myersinia nebularis* (MHNLS15743) redesenhado a partir de Schargel et al. (2005); **G**) *Rhadinaea flavilata* (AMNH 103819) (imagem adaptada de Myers, 1974). Setas coloridas indicam as diferentes propriedades do caráter: cinza (presença) / verde (extensão) / amarelo (ornamentação lateral) / laranja (ornamentação da linha média) / azul (ornamentação do término distal). Estruturas não ilustradas na mesma escala.

29 – Bolsa nua na região proximal do hemipênis: ausente (0); presente (1) (Figura 14)

Musculatura cefálica

30 – *Presença / origem do *compressor glandulae*: ausente (0); presente / a partir do *adductor externus profundus* (1); presente / a partir do *adductor externus superficialis* (2) (Figuras 16 e 17)

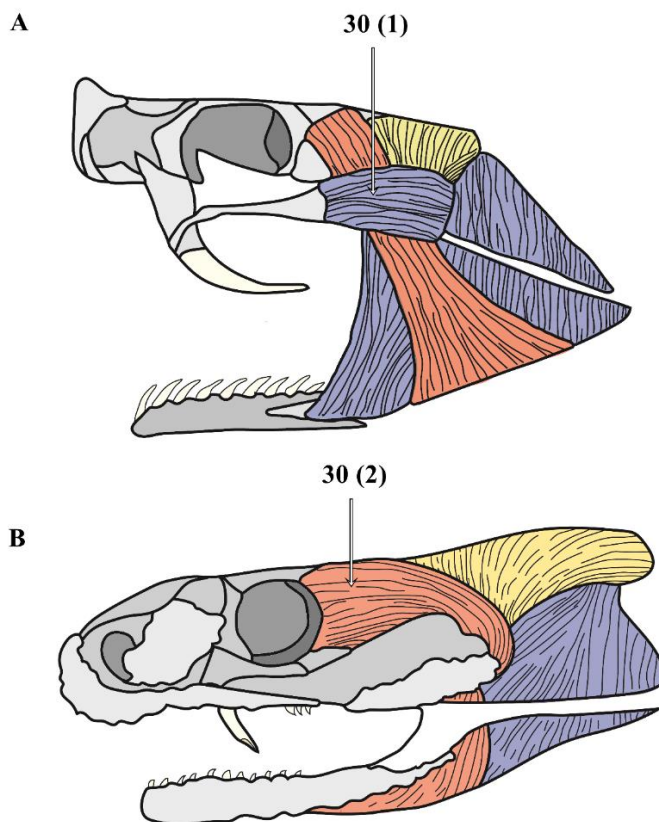


Figura 16. Desenho esquemático ilustrando o caráter 30. **A)** Exemplo de *Vipera aspis* (redesenhado a partir de Jackson, 2003), ilustrando a condição em Viperidae; **B)** Exemplo de *Elapsoidea sundevalli* (redesenhado a partir de Jackson, 2003), ilustrando a condição em Elapidae. Os músculos adutores externos estão coloridos conforme segue: azul,

adductor externus profundus e fibras derivadas; vermelho, *adductor externus superficialis* e fibras derivadas; amarelo, *adductor externus medialis* e fibras derivadas. Estruturas não ilustradas na mesma escala.

Glândulas cefálicas

31 – Glândula de veneno/glândula de Duvernoy: ausente (0); presente (1) (Figura 17)

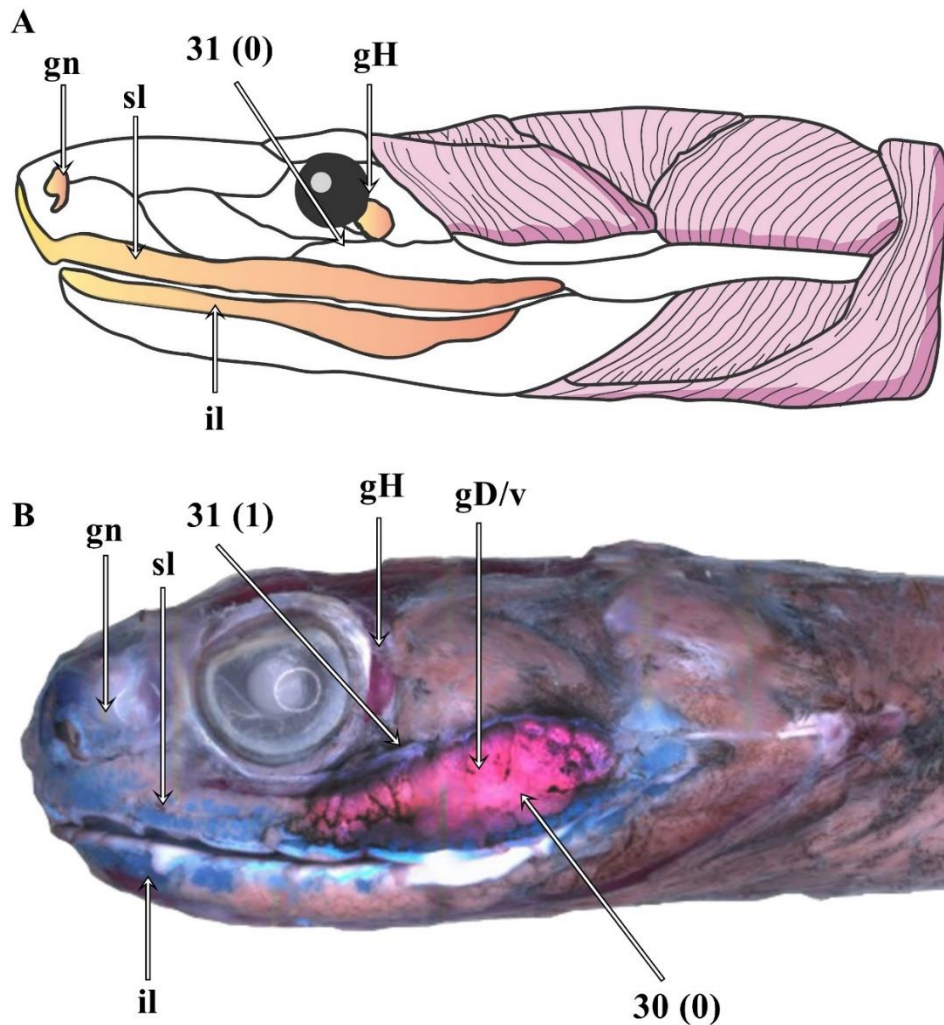


Figura 17. Desenho esquemático e cabeça dissecada de representantes do grupo externo, ilustrando o caráter 31. **A)** *Boa constrictor* (adaptado de Gomes et al., 1989); **B)** *Tomodon dorsatus* (imagem de Leonardo Oliveira). Abreviações: **gn**, glândula nasal; **sl**, glândula supralabial; **il**, glândula infralabial; **gH**, glândula de Harder; **gD/v**, glândula de Duvernoy/veneno. Estruturas não ilustradas na mesma escala.

Osteologia

Complexo palatomaxilar

32 – Posição das cristas dentais nos dentes maxilares: lateral e medial (0); anterior e posterior (1) (Figura 18)

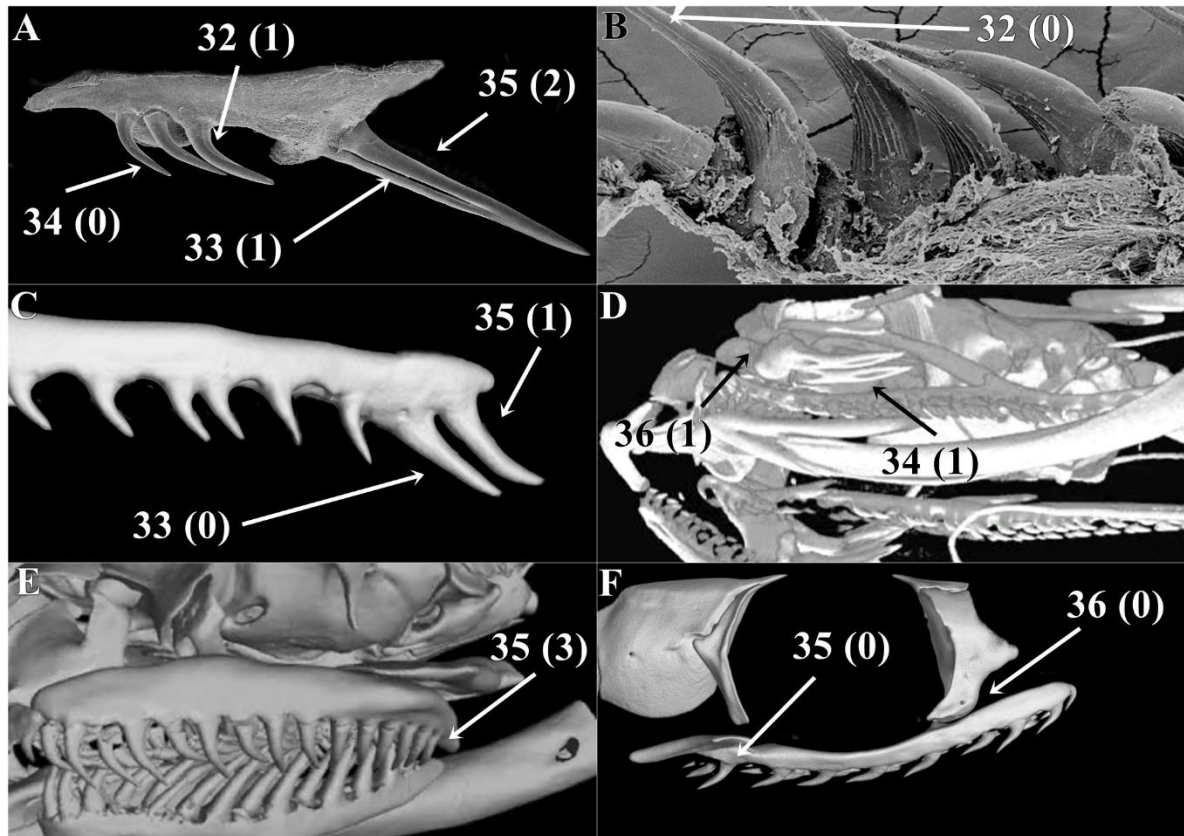


Figura 18. Imagens de microscopia eletrônica de varredura e tomografia computadorizada de regiões do complexo palatomaxilar de representantes do grupo interno e externo, ilustrando os caracteres 32, 33, 34, 35 e 36. **A)** *Tomodon dorsatus* (MZUSP 14591) (imagem de Leonardo Oliveira); **B)** *Achalinus rufescens* (BMNH 1946.1.12.37) (Zaher et al., 2019); **C)** *Echinanthera cyanopleura* (IBSP 81751); **D)** *Causus rhombeatus* (créditos da imagem: Digimorph, www.digimorph.com); **E)** *Acrochordus granulatus* (ZMB 9444) (Zaher et al., 2019); **F)** *Adelphostigma occipitalis* (DZUFRGS 6193). Estruturas não ilustradas na mesma escala.

33 – Sulco no último dente maxilar: ausente (0); presente (1) (Figura 18)

34 – Primeiro dente maxilar canaliculado: ausente (0); presente (1) (Figura 18)

35 – Tamanho do último dente maxilar em relação aos dentes maxilares anteriores: igual ou subigual (0); cerca de duas vezes maior (1); mais que duas vezes maior (2); menor (3) (Figura 18)

Caráter também tratado por Trevine (2017).

36 – Extensão da articulação maxilar-prefrontal: maxilar se estende anteriormente (0); maxilar não se estende anteriormente (1) (Figura 18)

37 – Posição da articulação maxilar-ectopterigóide em relação à articulação palatino-pterigóide: anterior (0); alinhada (1); posterior (2) (Figura 19)

Caráter também tratado por Trevine (2017).

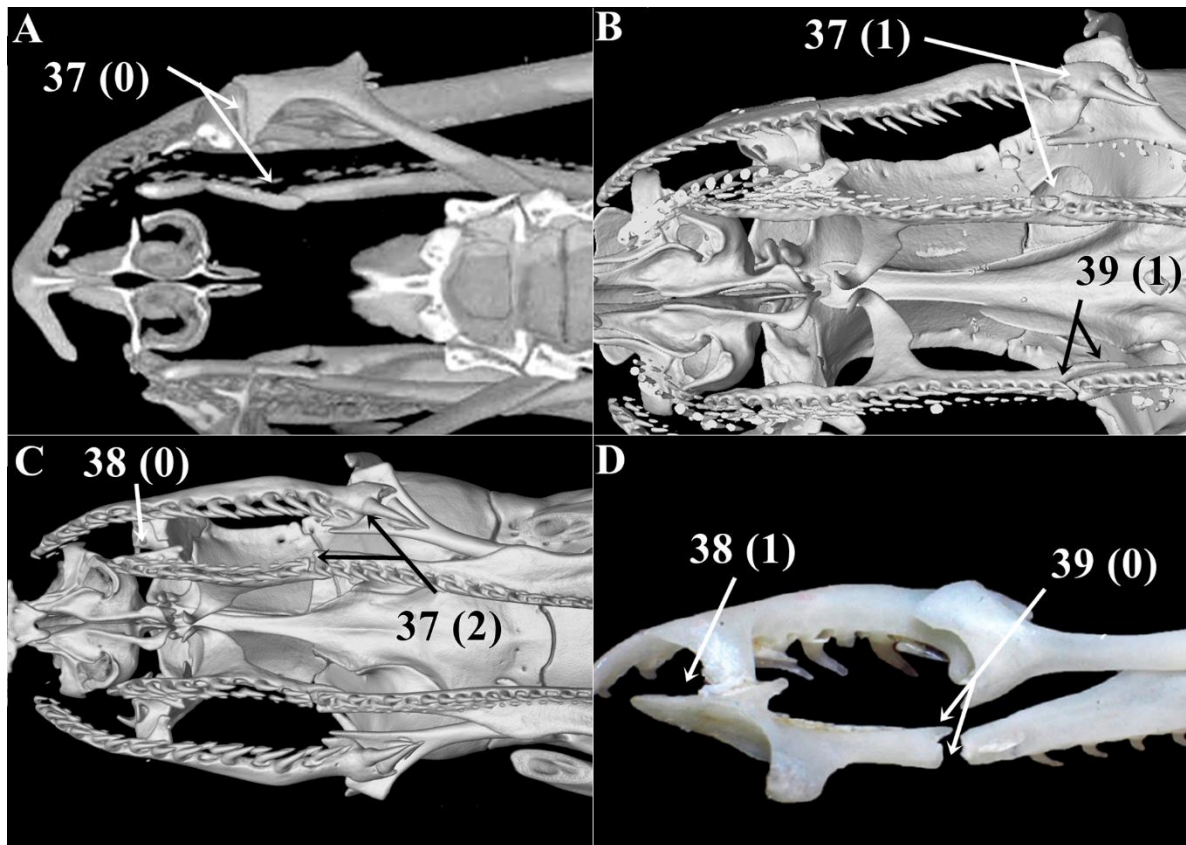


Figura 19. Imagens de tomografia computadorizada e de peças preparadas de regiões do complexo palatomaxilar de representantes do grupo interno e externo, ilustrando os caracteres 37, 38 e 39. **A)** *Causus rhombeatus* (créditos da imagem: Digimorph, www.digimorph.com); **B)** *Echinanthera undulata* (IBSP 22904); **C)** *Dibernardia poecilopogon* (DZUFGRS 7050); **D)** *Sordellina punctata* (IBSP 49404) (adaptado de Miranda & Fernandes, 2012). Estruturas não ilustradas na mesma escala.

38 – Comprimento do ramo vomeriano do palatino: curto, tão largo ou mais largo do que longo (0); longo, mais longo que largo (1) (Figura 19)

Modificado a partir dos caracteres 22 de Nunes (2006) e 62 de Trevine (2017).

39 – Formato dos processos pterigóides do palatino: iguais ou subiguais (0); claramente desiguais (1) (Figura 19)

Caráter também tratado por Trevine (2017).

Complexo nasal

40 – Comprimento do processo transversal do pré-maxilar em relação ao processo vomeriano: menor (0); igual ou subigual (1); maior (2) (Figura 20)

Caráter também tratado por Trevine (2017).

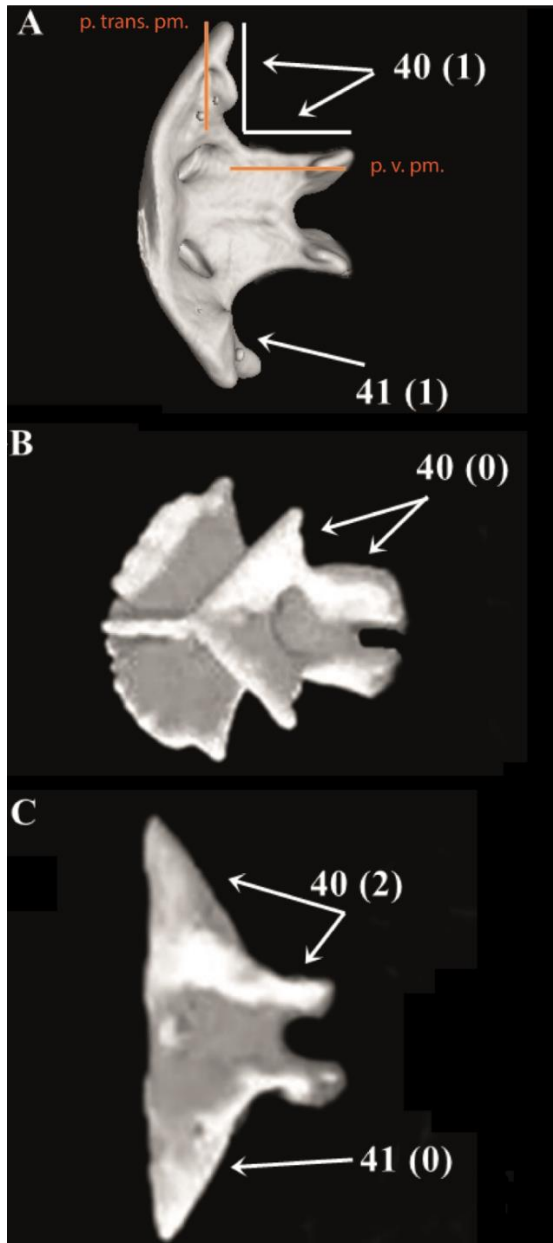


Figura 20. Imagens de tomografia computadorizada de regiões do complexo nasal de representantes do grupo interno e externo, ilustrando os caracteres 40 e 41. **A)** *Echinanthera undulata* (IBSP 22904); **B)** *Heterodon platirhinus* (créditos da imagem: Digimorph, www.digimorph.com); **C)** *Laticauda colubrina* (créditos da imagem: Digimorph, www.digimorph.com). Abreviações: **p. trans. pm.**, processo transverso do pré-maxilar; **p. v. pm.**, processo vomeriano do pré-maxilar. Estruturas não ilustradas na mesma escala.

41 – Projeção posterior de aspecto rombudo no processo transversal do pré-maxilar: presente (0); ausente (1) (Figura 20)

Caráter também tratado por Masiero (2006), Santos Jr. (2009) e Trevine (2017).

42 – Tamanho do anel do vômer, em relação à porção posterior livre de sua lâmina vertical: grande, diâmetro ocupa mais da metade (0); pequeno, diâmetro ocupa menos da metade (1); muito pequeno, diâmetro similar ao de um forâmen (2) (Figura 21)

Modificado a partir dos caracteres 40 e 41 de Trevine (2017).

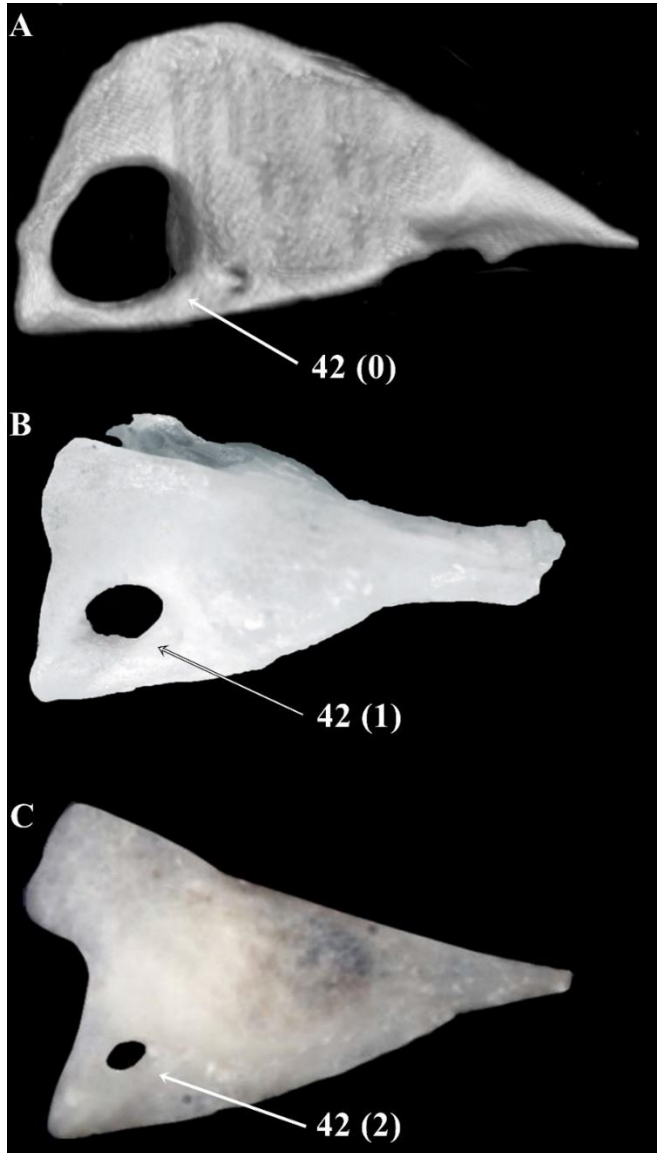


Figura 21. Imagens de tomografia computadorizada e de peças preparadas de regiões do complexo nasal de representantes do grupo interno e externo, ilustrando o caráter 42. **A)** *Echinanthera cephalomaculata* (URCA 6553); **B)** *Sordellina punctata* (IBSP 49404) (adaptado de Miranda & Fernandes, 2012).; **C)** *Helicops angulatus* (MZUSP 14234) (imagem de Pedro M. Sales Nunes. Estruturas não ilustradas na mesma escala.

Caixa craniana

43 – *Presença / condição do processo anterior do pré-frontal: ausente (0); presente / não expandido (1); presente / expandido (2); presente / projetado ântero-dorsalmente (3) (Figura 22)

Modificado a partir dos caracteres 32 de Masiero (2006) e 52 e 53 de Trevine (2017).

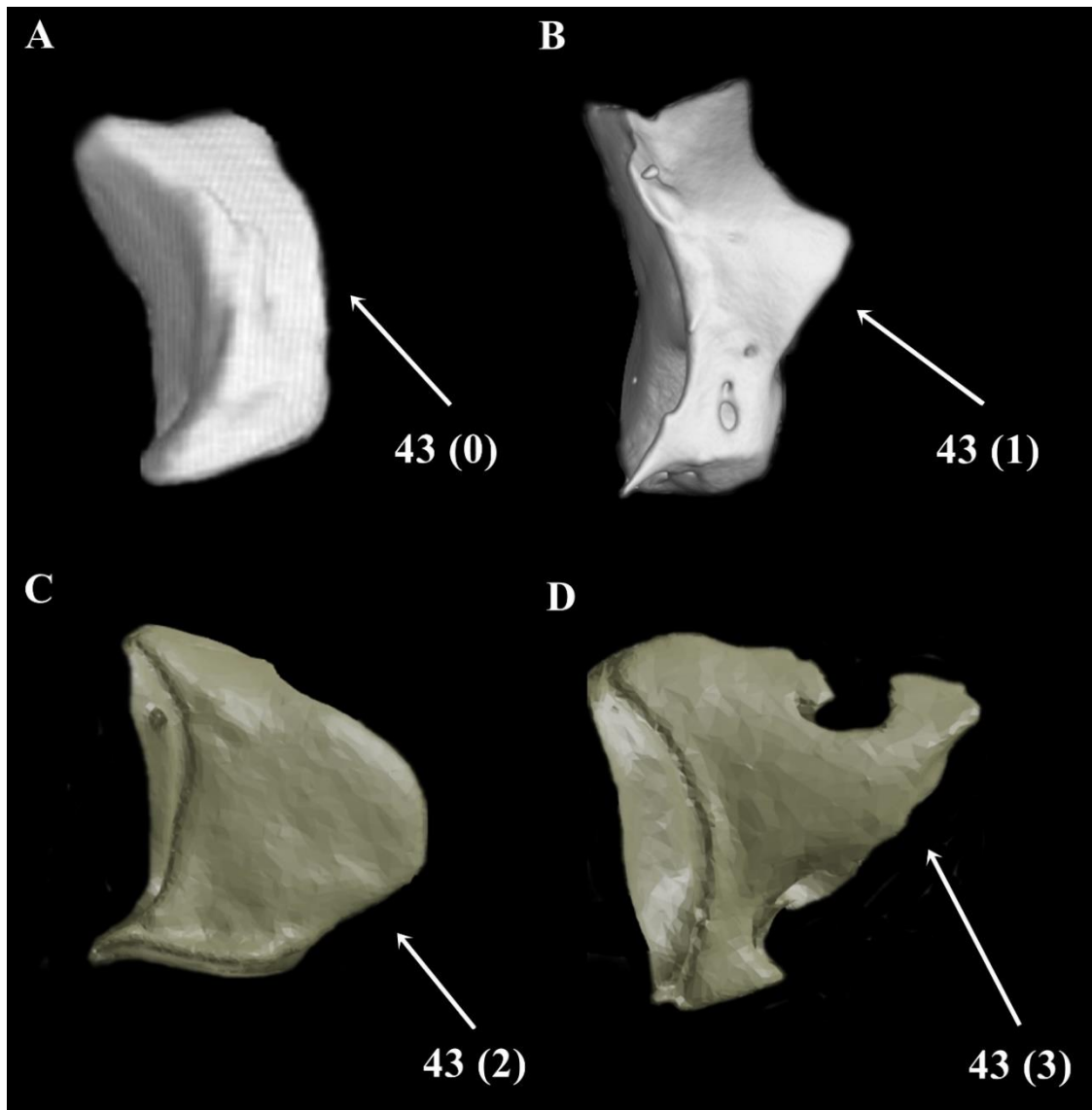


Figura 22. Imagens de tomografia computadorizada de regiões da caixa craniana de representantes do grupo interno e externo, ilustrando o caráter 43. **A)** *Naja naja* (créditos da imagem: Digimorph, www.digimorph.com); **B)** *Echinanthera cephalostriata* (IBSP 84971); **C)** *Philodryas patagoniensis* (créditos da imagem: Morphosource, www.morphosource.com); **D)** *Pseudoboa nigra* (créditos da imagem: Morphosource, www.morphosource.com). Estruturas não ilustradas na mesma escala.

44 – Extensão do processo conchal do pré-frontal em relação ao comprimento da lâmina orbital do pré-frontal: não alcança metade da lâmina (0); alcança ou passa metade da lâmina (1) (Figura 23)

Caráter também tratado por Trevine (2017).

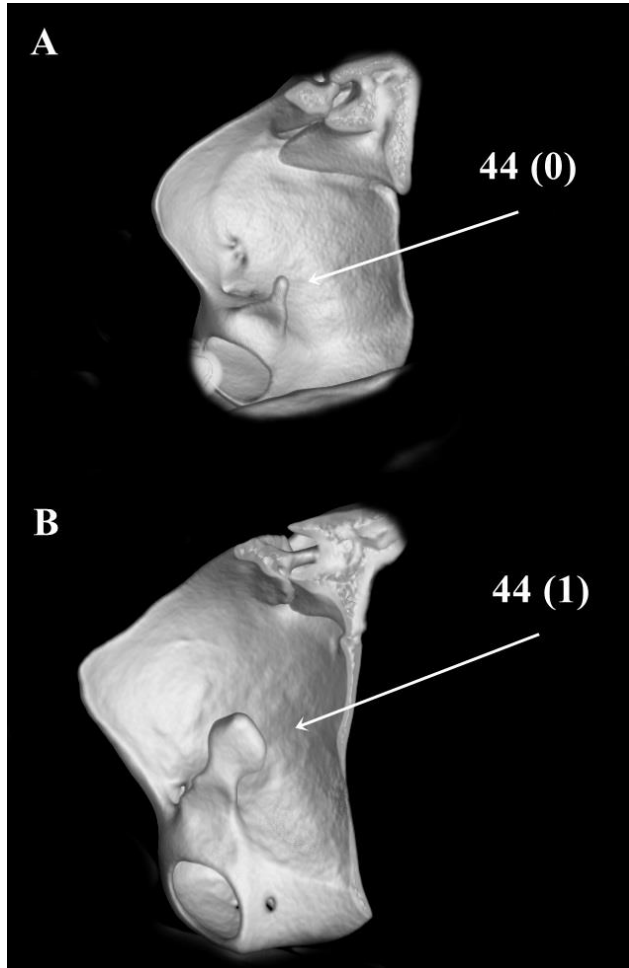


Figura 23. Imagens de tomografia computadorizada de regiões da caixa craniana de representantes do grupo interno, ilustrando o caráter 44. **A)** *Amnisiophis amoenus* (IBSP 25632); **B)** *Echinanthera cephalostriata* (IBSP 84971). Estruturas não ilustradas na mesma escala.

45 – Contato entre o pós-orbital e o frontal: ausente (0); presente (1) (Figura 24)

46 – Posição das margens anteriores laterais do parietal em relação às margens posteriores dos frontais: paralelas (0); margens parietais direcionadas anteriormente (1); margens

parietais bordeiam frontais (2) margens frontais direcionadas sobre parietais (3) (Figura 24)

Modificado a partir do caráter 45 de Trevine (2017).

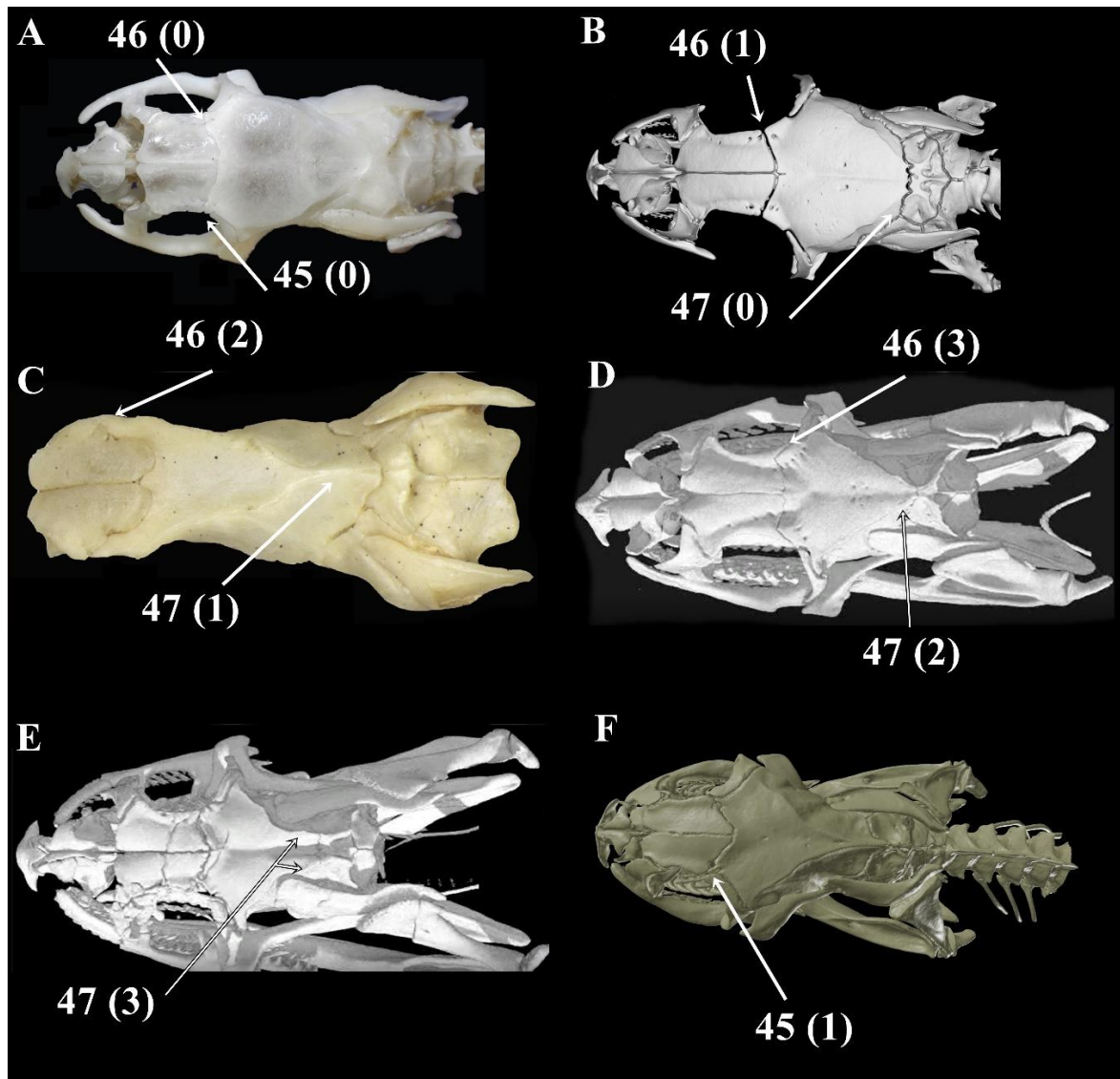


Figura 24. Imagens de tomografia computadorizada e de peças preparadas de regiões da caixa craniana de representantes do grupo interno e externo, ilustrando os caracteres 45, 46 e 47. **A)** *Sordellina punctata* (IBSP 49404) (adaptado de Miranda & Fernandes, 2012; **B)** *Echinanthera cephalostriata* (IBSP 84971); **C)** *Elapomorphus quinquelineatus* (IBSP 21671) (imagem de Vivian Trevine); **D)** *Coluber constrictor* (créditos da imagem: Digimorph, www.digimorph.com); **E)** *Natrix natrix* (créditos da imagem: Digimorph, www.digimorph.com); **F)** *Pseudoeryx plicatilis* (créditos da imagem: Morphosource, www.morphosource.com). Estruturas não ilustradas na mesma escala.

47 – Terminação das cristas dorso-laterais do parietal próximas à sutura com o supraoccipital desaparecem (0); continuam em crista central afilada (1); continuam em crista central alargada (2); continuam em cristas paralelas (3) (Figura 24)

Modificado a partir dos caracteres 39 de Nunes (2006) e 47 de Trevine (2017).

48 – *Presença / condição das cristas póstero-laterais do parabasisfenoide: ausentes (0); presentes / inconspícuas (1); presentes / conspícuas (2) (Figura 25)

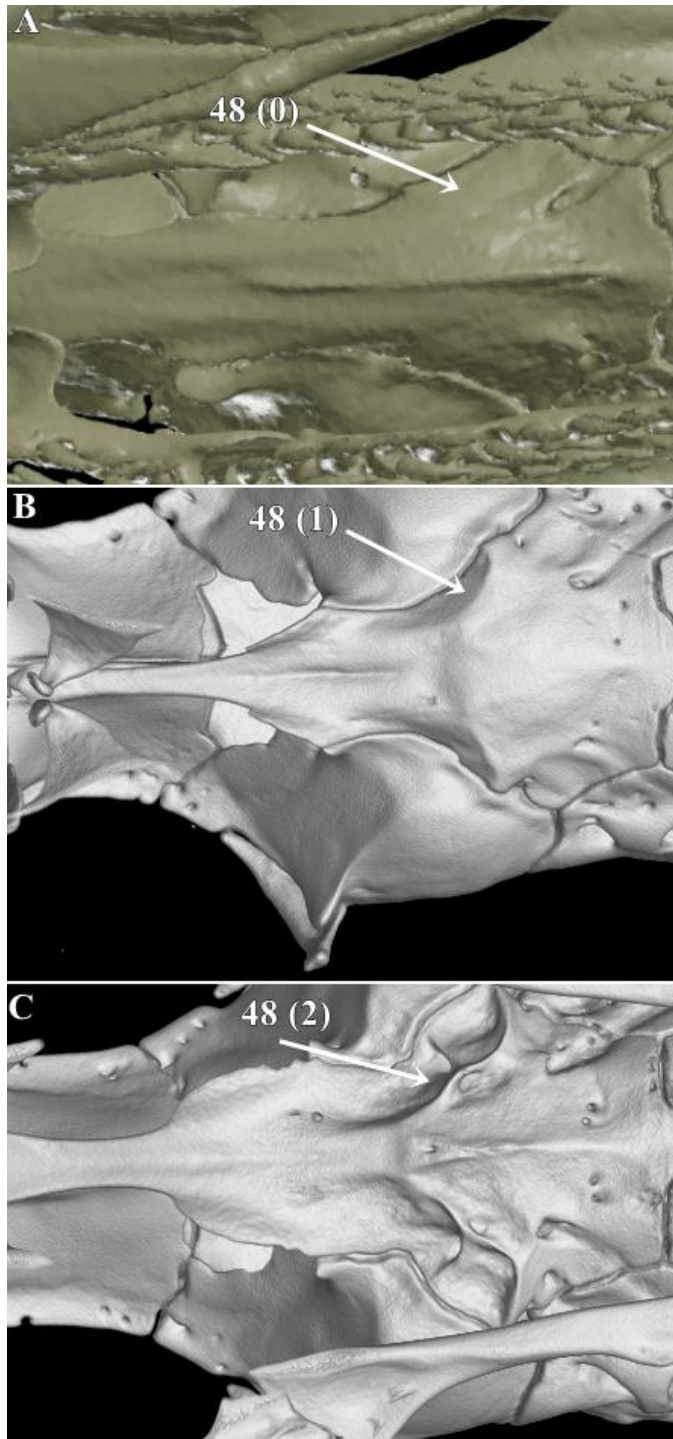


Figura 25. Imagens de tomografia computadorizada de regiões da caixa craniana de representantes do grupo interno e externo, ilustrando o caráter 48. **A)** *Helicops angulatus* (créditos da imagem: Morphosource, www.morphosource.com); **B)** *Dibernardia poecilopogon* (DZUFRGS 6888); **C)** *Amnisiophis amoenus* (IBSP 88359). Estruturas não ilustradas na mesma escala.

49 – Formato da extremidade distal do *rostrum* do parabasisfenóide: único (0); bifurcado (1); trifurcado (2) (Figura 26)

Caráter também tratado por Trevine (2017).

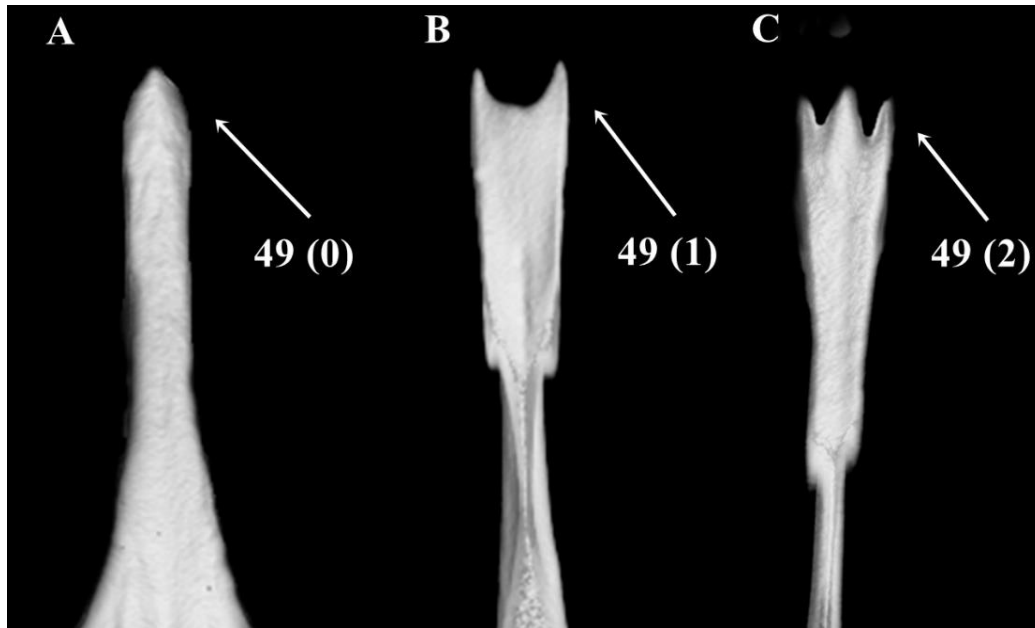


Figura 26. Imagens de tomografia computadorizada de regiões da caixa craniana de representantes do grupo interno, ilustrando o caráter 49. **A)** *Dibernardia poecilopogon* (DZUFRGS 6888); **B)** *Echinanthera cephalostriata* (IBSP 84971); **C)** *Adelphostigma occipitalis* (DZUFRGS 6193). Estruturas não ilustradas na mesma escala.

50 – Forâmen de função desconhecida na superfície dorsal do laterosfenóide: ausente (0); presente (1) (Figura 27)

A presença de um forâmen, de função desconhecida, na superfície dorsal do lateroesfenóide é uma sinapomorfia putativa de acrochordídeos e xenodermídeos (Zaher, 2019).

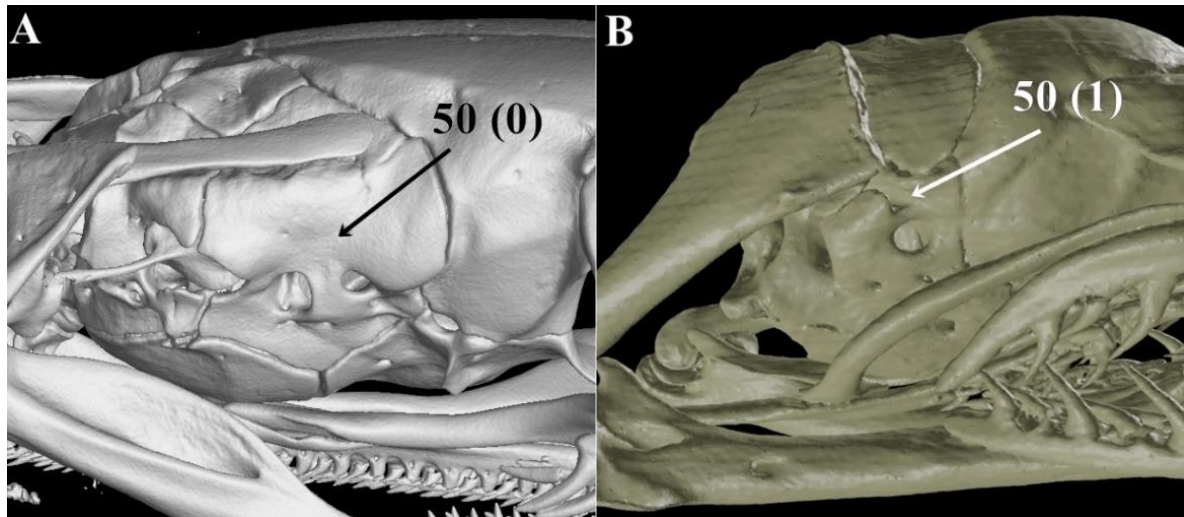


Figura 27. Imagens de tomografia computadorizada de regiões da caixa craniana de representantes do grupo interno, ilustrando o caráter 50. **A)** *Echinanthera melanostigma* (IBSP 56933); **B)** *Acrochordus granulatus* (créditos da imagem: Morphosource, www.morphosource.com). Estruturas não ilustradas na mesma escala.

Suspensorium e mandíbula

51 – *Contato / extensão da margem anterior do supratemporal com a sutura do parietal-proótico: ausente (0); presente / não se estende ao longo do parietal (1); presente / se estende ao longo do parietal (2) (Figura 28)

Modificado a partir dos caracteres 37 de Nunes (2006), 34 de Santos-Jr (2009) e 67 de Trevine (2017).

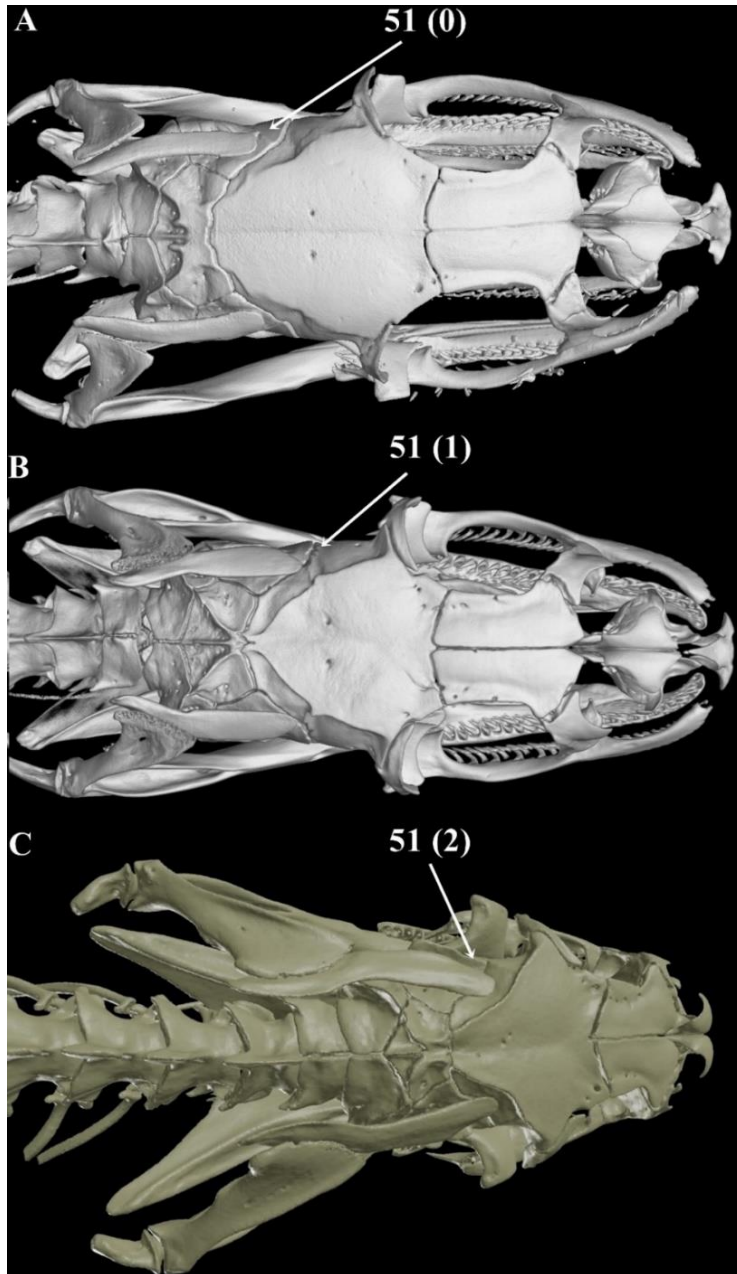


Figura 28. Imagens de tomografia computadorizada de regiões do suspensorium e mandíbula de representantes do grupo interno e externo, ilustrando o caráter 51. **A)** *Echinanthera cephalostriata* (IBSP 84971); **B)** *Amnisiophis amoenus* (IBSP 88359); **C)** *Coluber constrictor* (créditos da imagem: Morphosource, www.morphosource.com). Estruturas não ilustradas na mesma escala.

Vértebras

52 – Hipapófises nas vértebras posteriores do tronco: ausentes (0); presentes (1) (Figura 29)

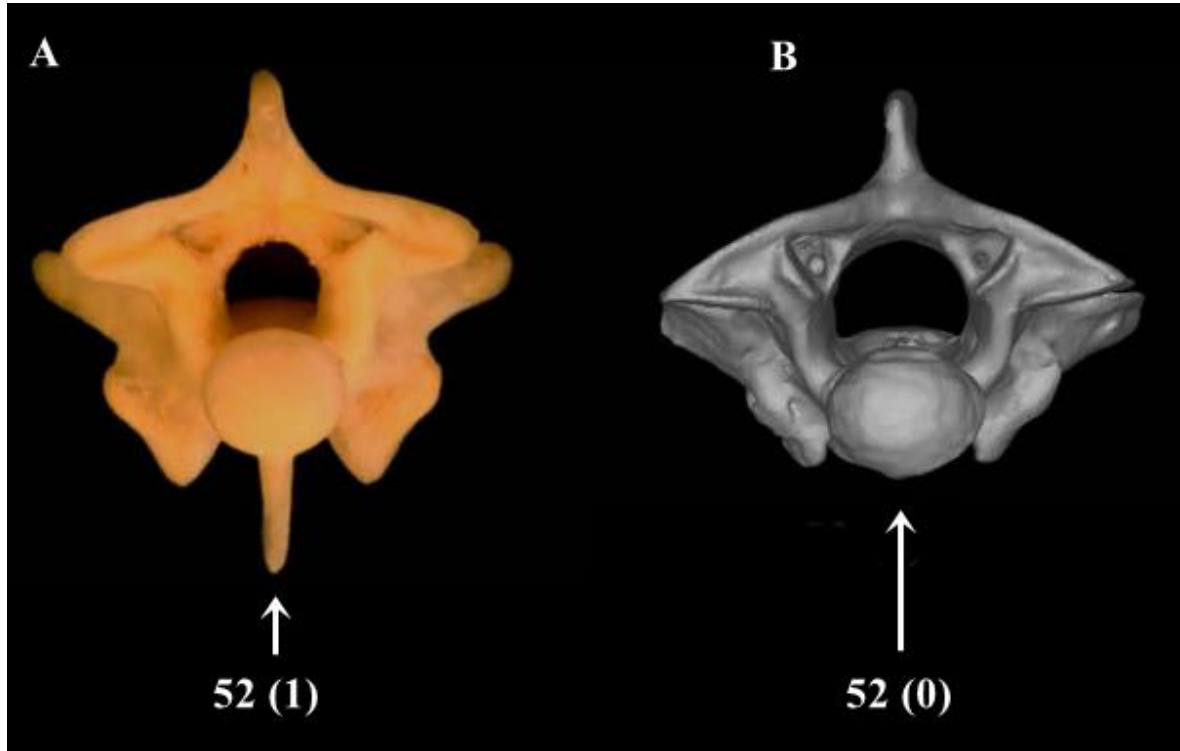


Figura 29. Imagens de tomografia computadorizada e de peças preparadas de vértebras posteriores do tronco de representantes do grupo externo, ilustrando o caráter 52. **A)** *Acrochordus javanicus* (USNM 297404) (adaptado de Zaher et al., 2019); **B)** *Pareas* sp. (MZUSP 12186) (adaptado de Zaher et al., 2019). Estruturas não ilustradas na mesma escala.

História natural

53 – Uso majoritário do hábitat: terrestre (0); arborícola (1); aquático (2)

54 – Modo reprodutivo: ovíparo (0); vivíparo (1)

Apêndice 5.

```

# script to collect stats and trees from TNT analyses
#####
# OBS: run script from "/_scripts/" folder
#####

# Install packages
#####

# install.packages("ape")
#####

# load packages
#####

library(ape)
library(phytools)
library(ggplot2)
#####

# set folder names from each approach
folders<-c("DNA","DNA-xinact","Morpho","TE_EIW-DNA_H-
Morpho_H","TE_EIW-DNA_H-Morpho_H-missing","TE_EIW-DNA_H-Morpho_H-
xinact","TE_EIW-DNA_H-Morpho_IW","TE_EIW-DNA_H-Morpho_IW-
missing","TE_EIW-DNA_H-Morpho_IW-xinact","TE_EIW-DNA_IW-
Morpho_H","TE_EIW-DNA_IW-Morpho_H-missing","TE_EIW-DNA_IW-
Morpho_H-xinact","TE_EIW-DNA_IW-Morpho_IW","TE_EIW-DNA_IW-
Morpho_IW-xinact","TE-EW-IW","TE-EW-IW-xinact")

# set data frame to populate with jackknife values
Jacks<-
data.frame(Approach=folders,Run=rep(NA,length(folders)),Score=rep(0,length(folders)
))
# loop to get infos from jack stat files
for(i in seq(folders)){
  a<-read.csv(paste0("../",folders[i],"/JACK_STATS.csv"))
  Jacks[i,2]<-a[a[,2]==max(a[,2],1)][1]
  Jacks[i,3]<-unique(max(a[,2]))
}
# write table with best values of Jack stat
write.csv(Jacks,"Jack_Best_values.csv")
# correct name
Jacks[,2]<-gsub("_xmult-cons5","",Jacks[,2])
# set list of best trees
best_trees<-list()
# loop to populate list of best trees

```



```

for(i in seq(folders)){
  best_trees[[Jacks[i,1]]]<-read.tree(paste0("../",folders[i],"/",Jacks[i,2],"-
xmult_cons5.tre"))
}
# correct folder names
folders2<-gsub("-", "_",folders)
# set list of unique best trees and consensus trees
so_best_trees<-list()
# loop to populate list of unique best trees and consensus trees
for(i in seq(folders)){
  so_best_trees[[folders2[[i]]]]<-
best_trees[[Jacks[i,1]]][[length(best_trees[[Jacks[i,1]]])]
}
# set matrix for comparisons
a<-matrix(nrow=length(folders),ncol=length(folders))
for(i in seq(folders)){
  for(j in seq(folders)){

    if(length(unique(so_best_trees[[i]]$tip.label=="Myersinia_nebularis"))>1){
      # print(paste("arvre",i,"tem Myersinia"))

      if(length(unique(so_best_trees[[j]]$tip.label=="Myersinia_nebularis"))>1){
        # print(paste("arvre",j,"tem Myersinia"))
        a[i,j]<-
dist.topo(unroot(so_best_trees[[i]]),unroot(so_best_trees[[j]]))
      }else{
        # print(paste("arvre",j,"nao tem Myersinia"))
        a[i,j]<-
dist.topo(unroot(so_best_trees[[j]]),unroot(drop.tip(so_best_trees[[i]],which(so_best_tre
es[[i]]$tip.label=="Myersinia_nebularis"))))
      }
    }else{
      # print(paste("arvre",i,"nao tem Myersinia"))
      a[i,j]<-
dist.topo(unroot(so_best_trees[[i]]),unroot(drop.tip(so_best_trees[[j]],which(so_best_tre
es[[j]]$tip.label=="Myersinia_nebularis"))))
    }
  }
}
my_palette <- colorRampPalette(c("red", "yellow", "green"))
pdf("heatmap.pdf",family="ArialMT", width=6, height=8)
par(mar = c(0, 0, 0, 0) )
heatmap(a,sym=T)

```

```

dev.off()
pdf("trees.pdf",family="Helvetica", width=6, height=8)
  for(i in seq(folders)){
    plot.phylo(ladderize(so_best_trees[[i]]), cex=0.8, no.margin =T)

    text(Nnode(so_best_trees[[i]]),Ntip(so_best_trees[[i]])+1,labels=folders[i])
  }
dev.off()
for(i in seq(folders)){
  write.tree(ladderize(so_best_trees[[i]]),paste0("TNT-",folders[i],".tre"))
}

#####

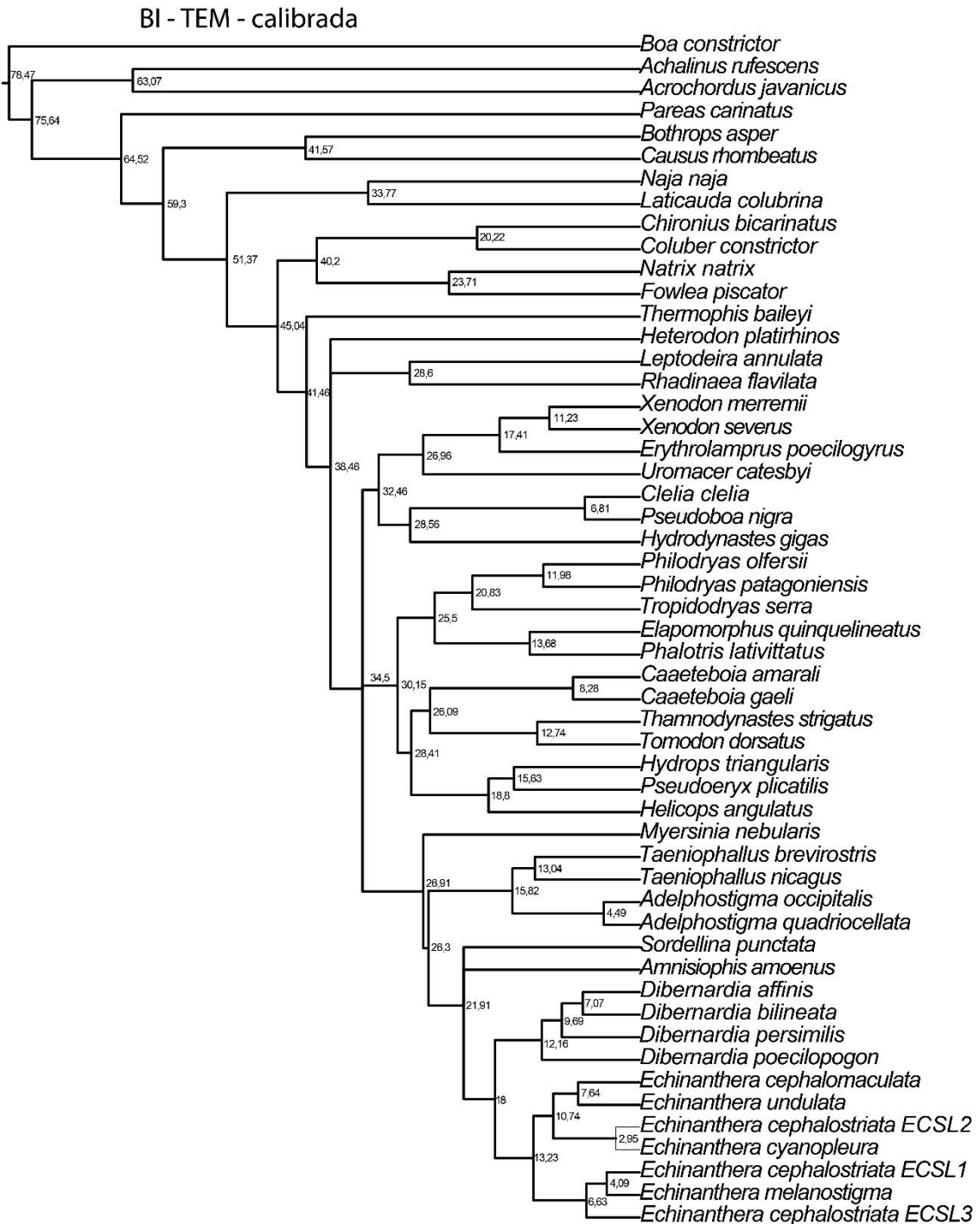
files<-system("ls",intern=TRUE)
# set list of best trees
best_trees<-list()
# loop to populate list of best trees
for(i in seq(files)){
  if(length(grep("BI",files[i]))>0 || length(grep("RAxML",files[i]))>0){
    best_trees[[files[i]]]<-read.nexus(files[i])
  }else{
    best_trees[[files[i]]]<-read.tree(files[i])
  }
}
# set matrix for comparisons
a<-matrix(nrow=length(files),ncol=length(files))
for(i in seq(files)){
  for(j in seq(files)){
    if(length(unique(best_trees[[i]]$tip.label=="Myersinia_nebularis"))>1){
      # print(paste("arvre",i,"tem Myersinia"))

      if(length(unique(best_trees[[j]]$tip.label=="Myersinia_nebularis"))>1){
        # print(paste("arvre",j,"tem Myersinia"))
        a[i,j]<-
dist.topo(unroot(best_trees[[i]]),unroot(best_trees[[j]]))
      }else{
        # print(paste("arvre",j,"nao tem Myersinia"))
        a[i,j]<-
dist.topo(unroot(best_trees[[j]]),unroot(drop.tip(best_trees[[i]],which(best_trees[[i]]$tip.
label=="Myersinia_nebularis"))))
      }
    }else{

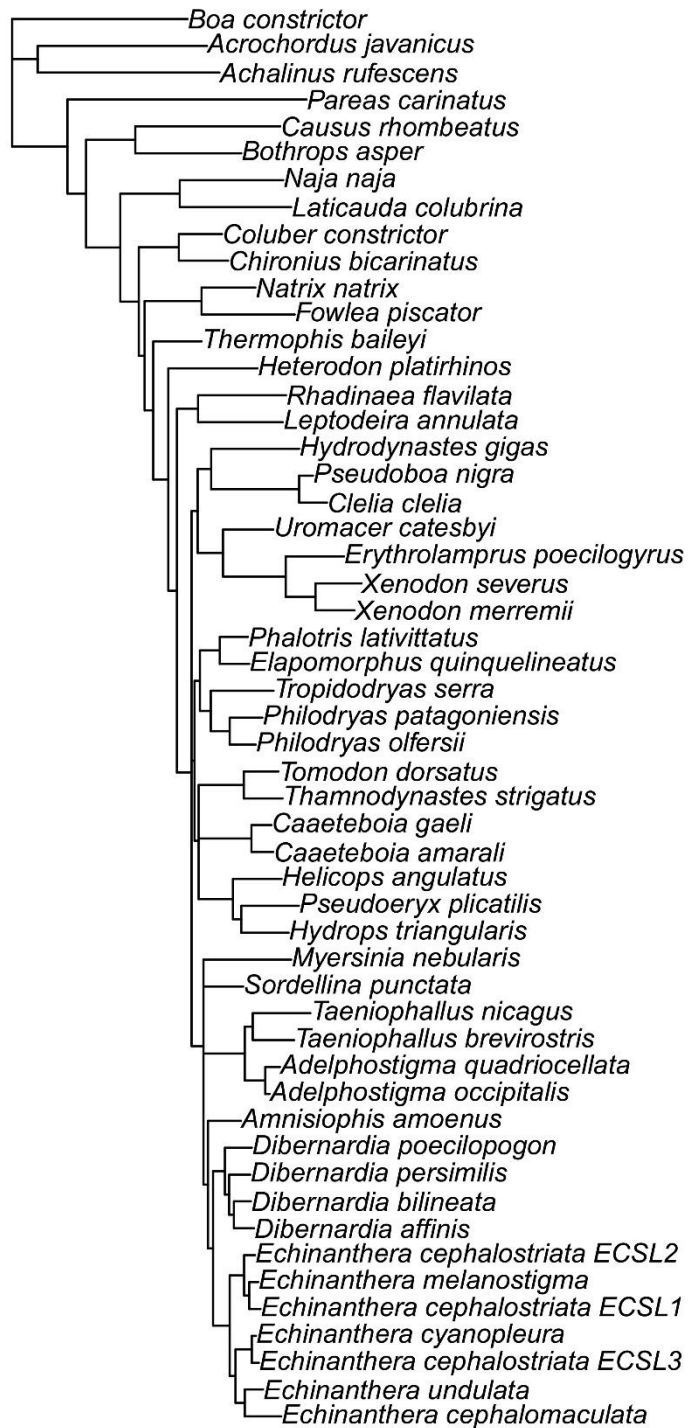
```

```
      # print(paste("arvre",i,"nao tem Myersinia"))
      a[i,j]<-
dist.topo(unroot(best_trees[[i]]),unroot(drop.tip(best_trees[[j]],which(best_trees[[j]]$tip.
label=="Myersinia_nebularis"))))
    }
  }
}
my_palette <- colorRampPalette(c("red", "yellow", "green"))
pdf("heatmap.pdf",family="ArialMT", width=6, height=8)
  par(mar = c(0, 0, 0, 0) )
  heatmap(a,sym=T)
dev.off()
pdf("trees.pdf",family="Helvetica", width=6, height=8)
  for(i in seq(files)){
    plot.phylo(ladderize(best_trees[[i]]), cex=0.8, no.margin =T)
    text(Nnode(best_trees[[i]]),Ntip(best_trees[[i]])+1,labels=files[i])
  }
dev.off()
write.csv(a,file="heatmap_Values.csv")
```

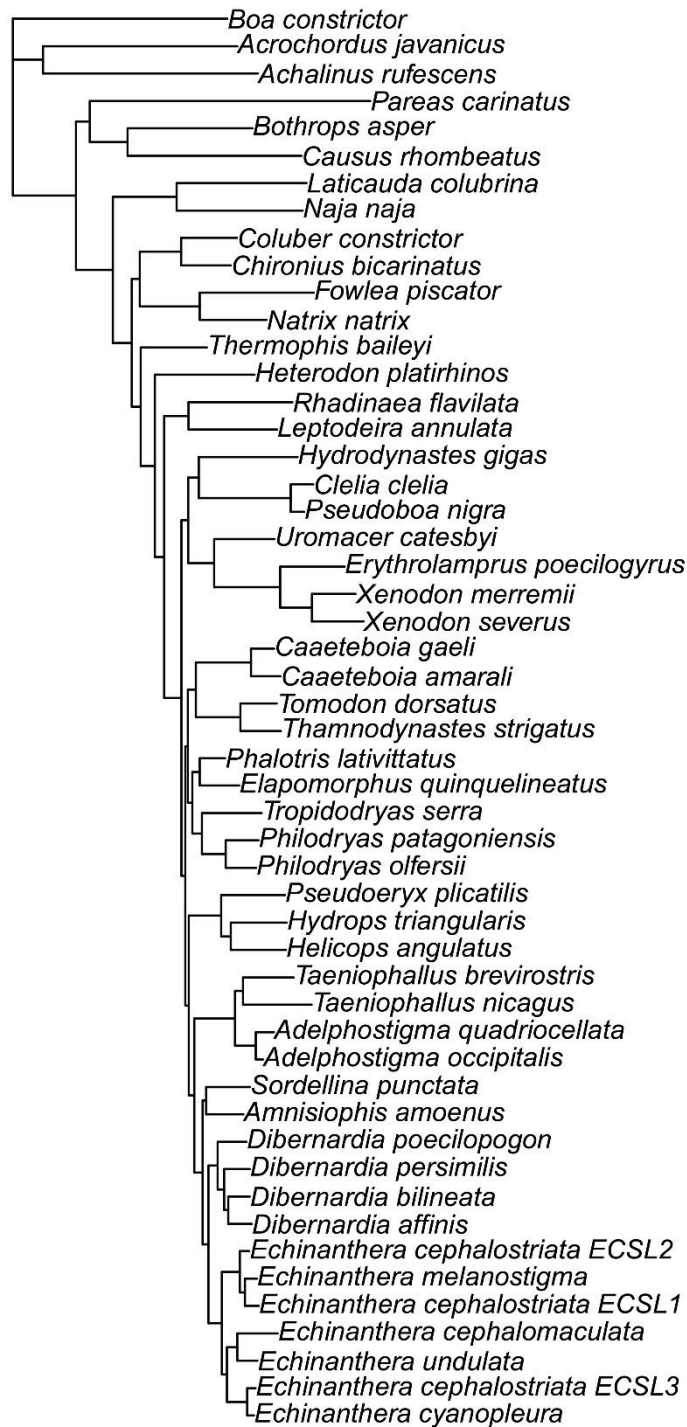
Apêndice 6. Análises filogenéticas realizadas neste estudo. Abreviações: **matrizes:** matriz morfológica (MM); matriz de evidência total (TEM); matriz molecular reduzida (RMM). **Critérios de otimalidade:** Máxima Parcimônia (MP); Máxima Verossimilhança (ML); Inferência Bayesiana (BI). **Parâmetros de buscas:** pesagem igualitária (EW); pesagem implícita (IW); pesagem implícita estendida (EIW); homoplasia média (H); contabilização de entradas faltantes (ME); e desconto de entradas não informativas (DU). Os valores nos nós da abordagem BI - TEM - calibrada correspondem à idade dos nós, em milhões de anos.



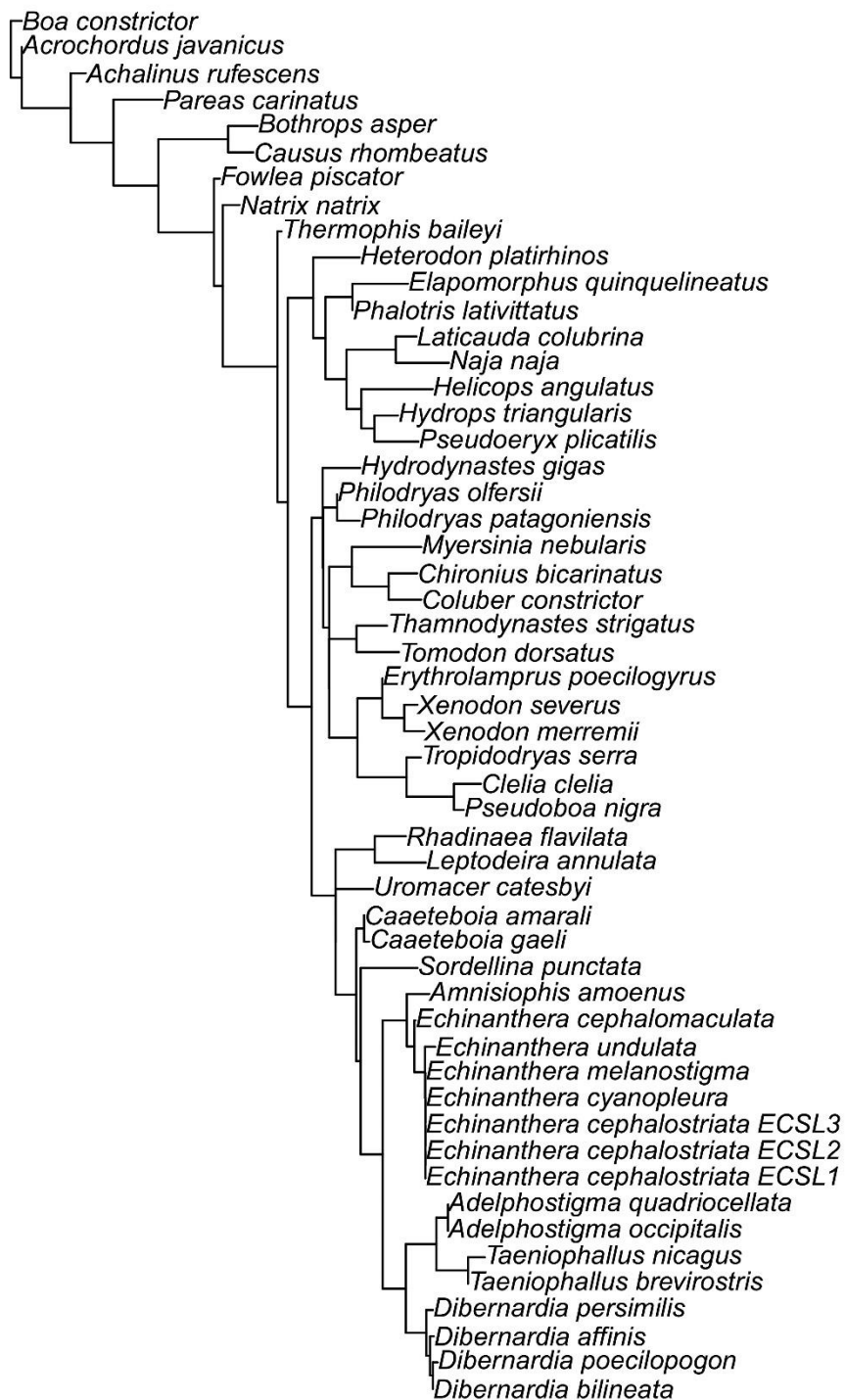
BI – TEM – não calibrada



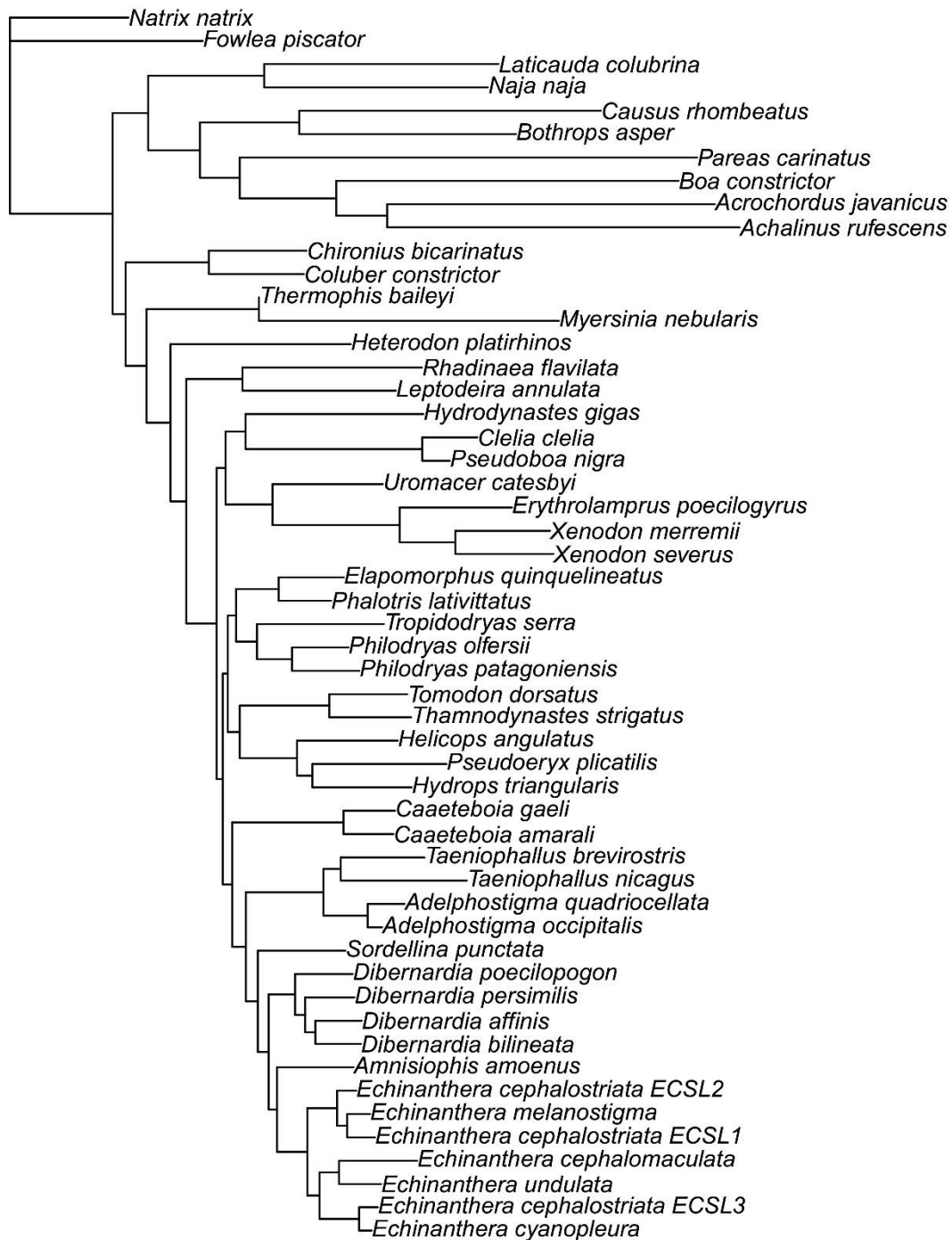
ML - RMM



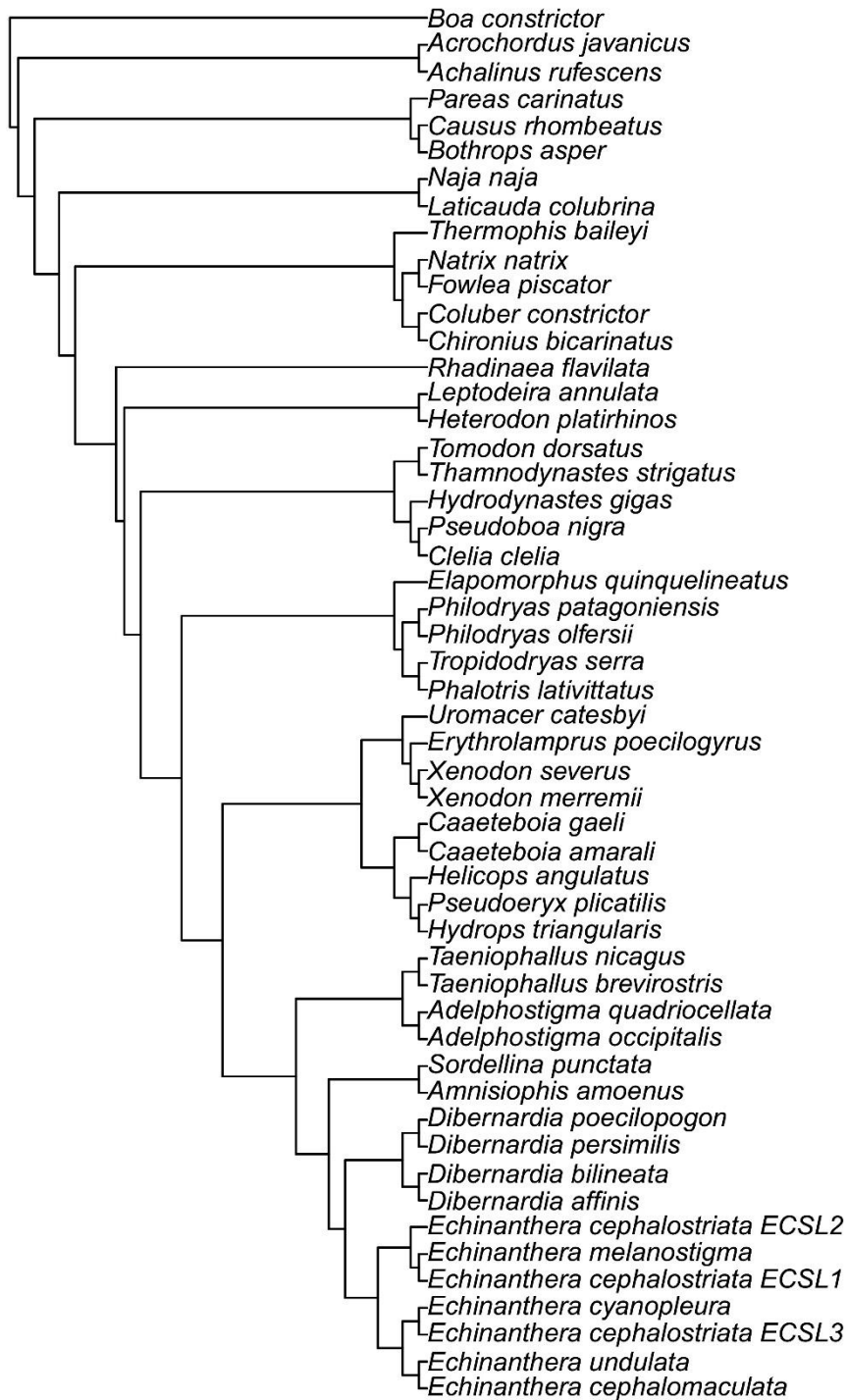
ML - MM



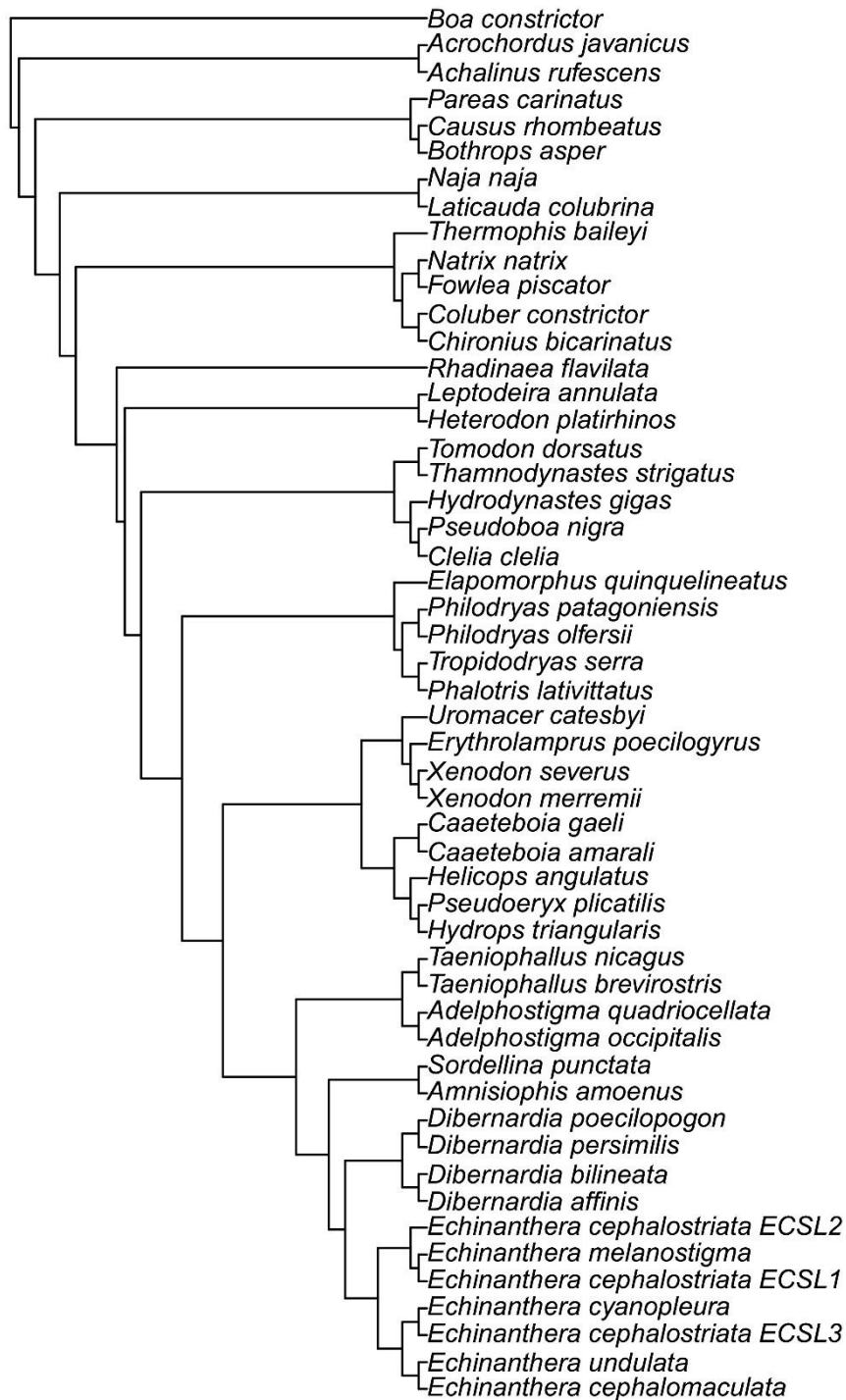
ML - TEM



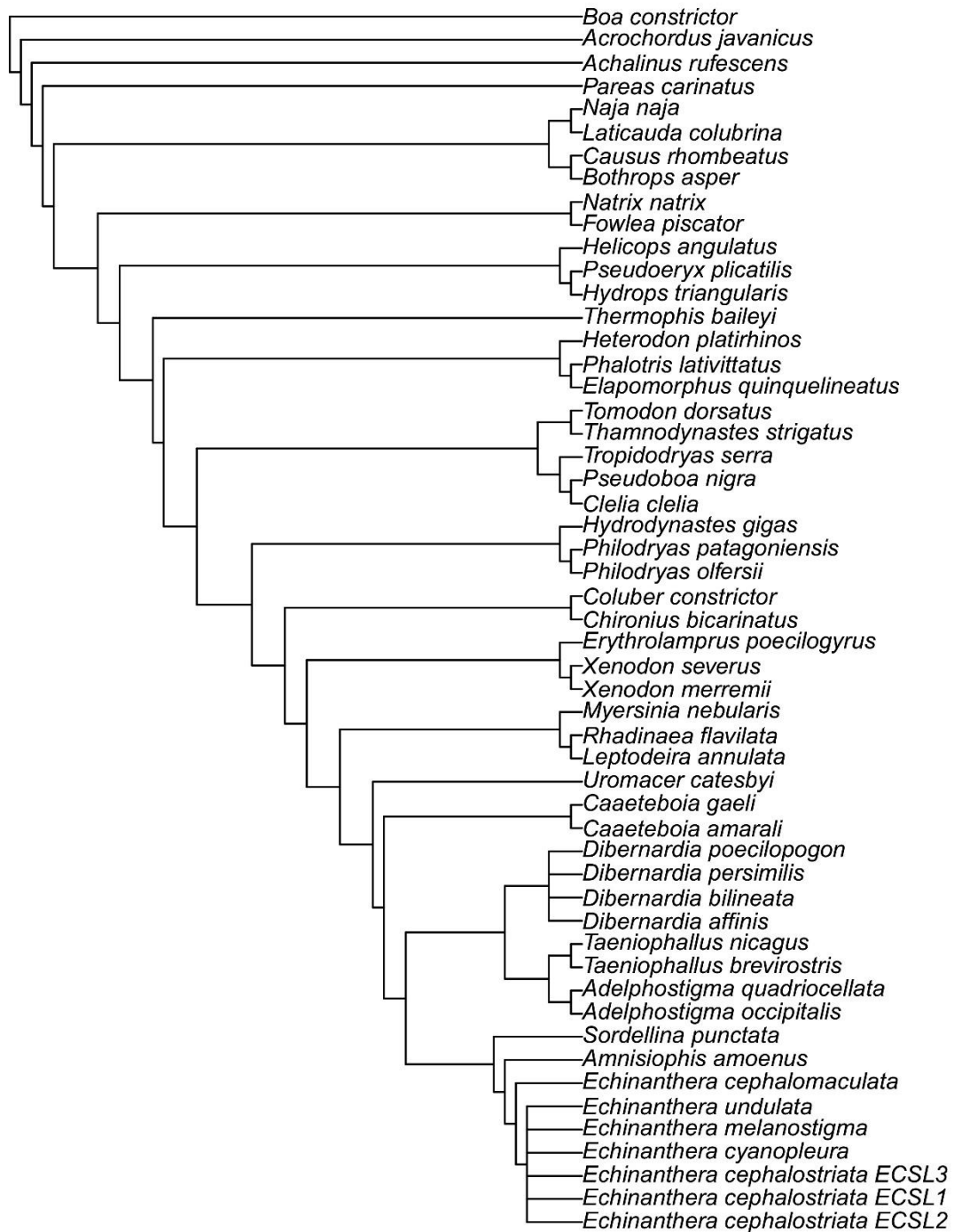
MP - RMM - EW & IW - DU



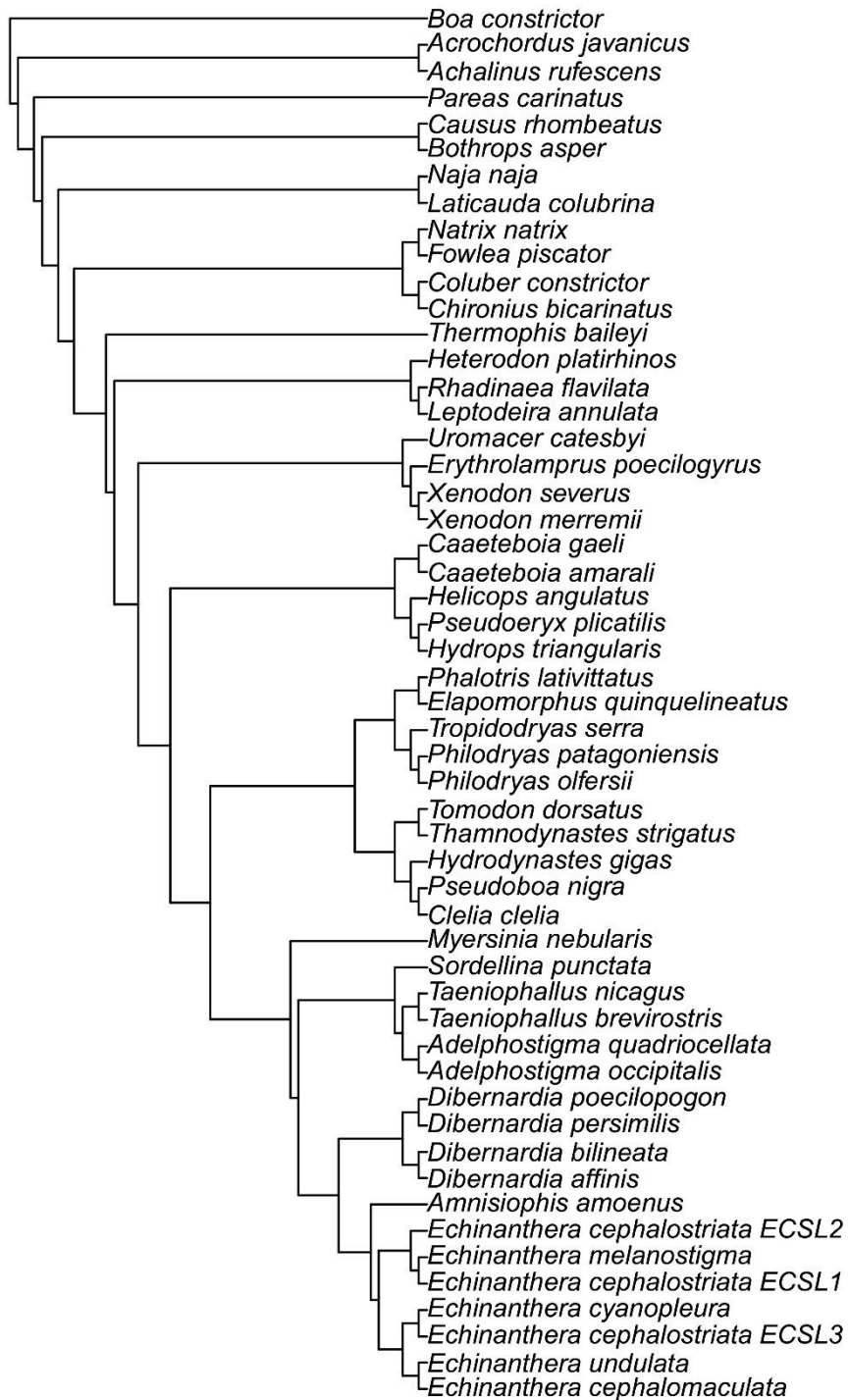
MP – RMM – EW & IW



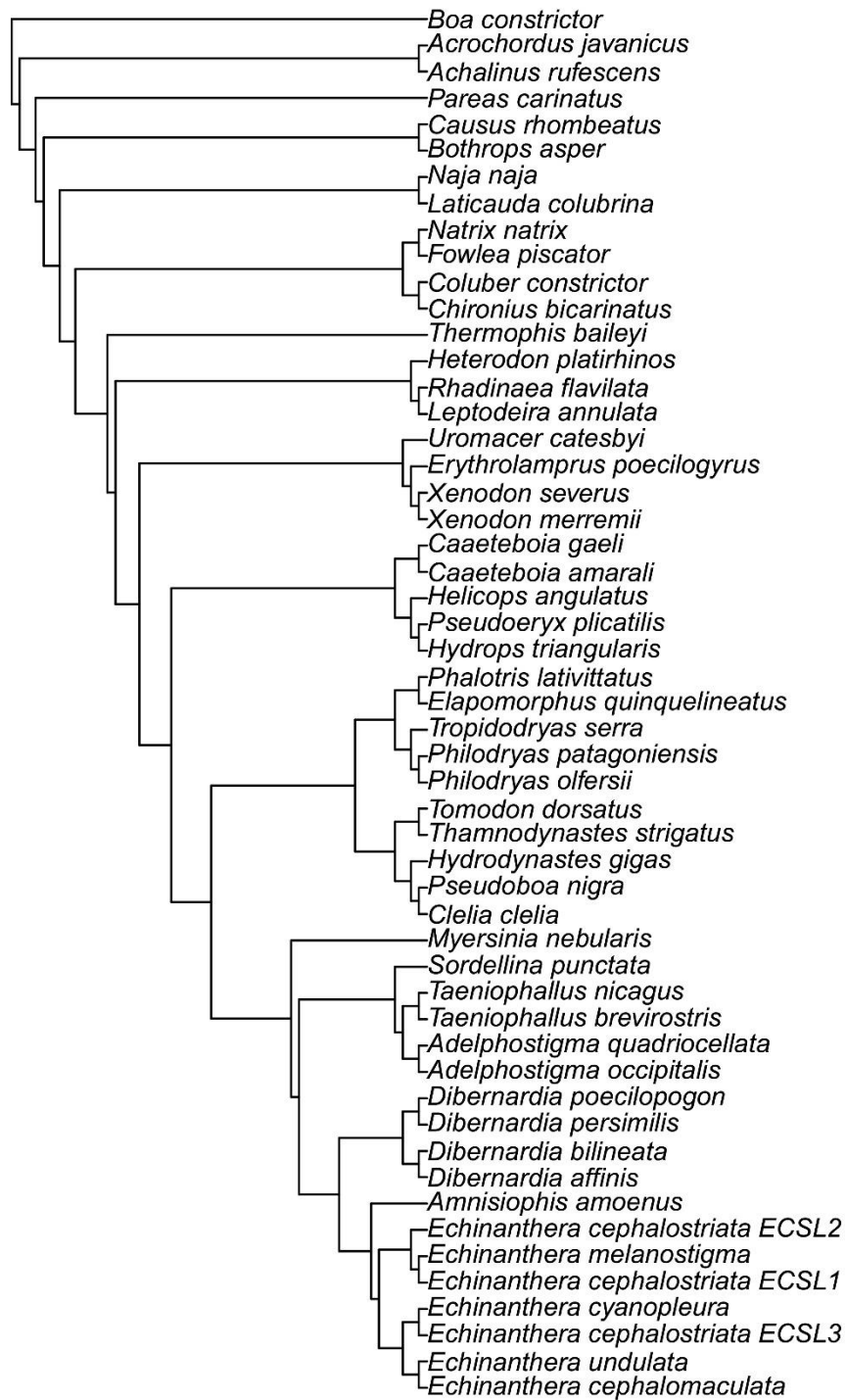
MP – MM – EW & IW



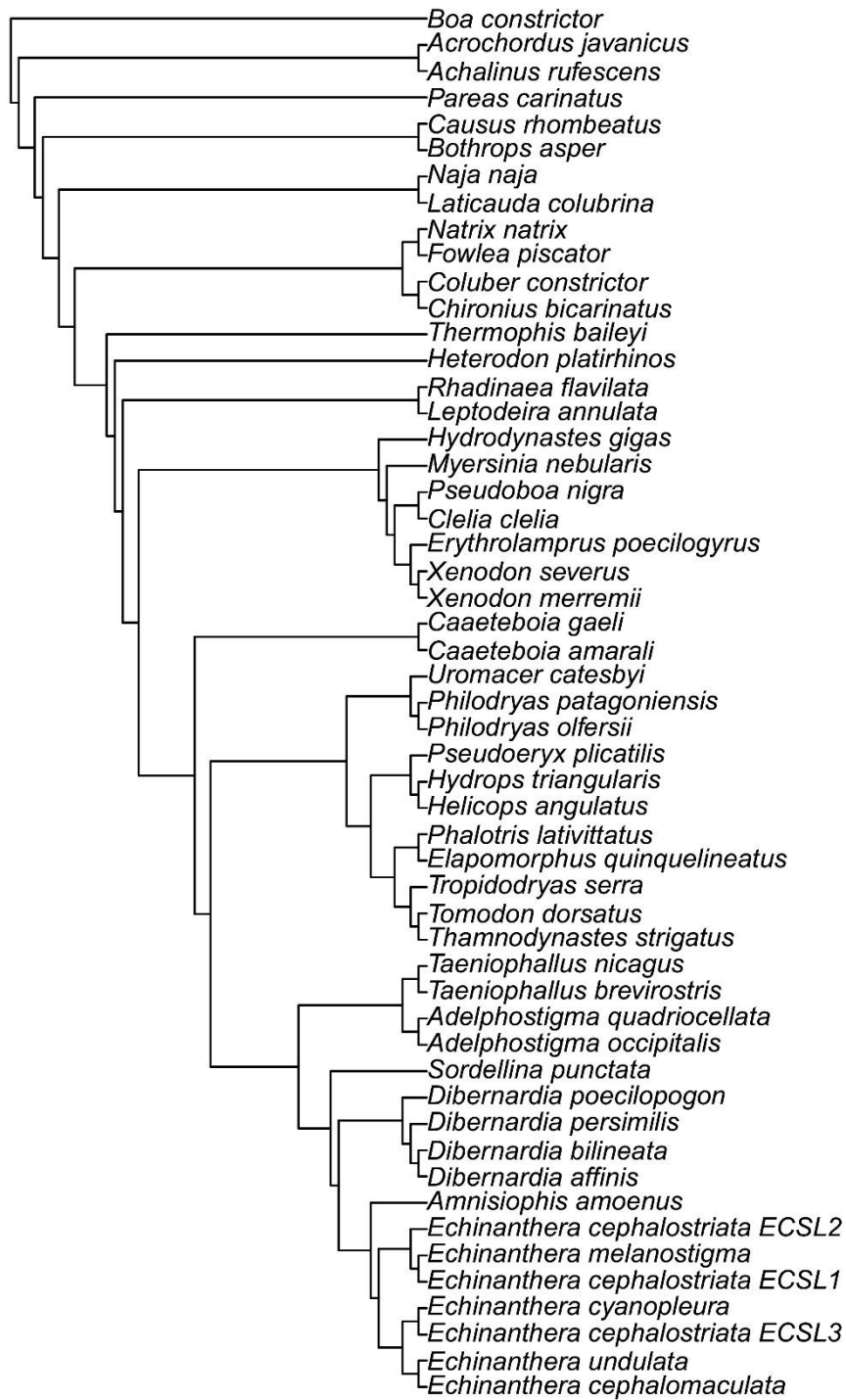
MP – TEM – EW & IW – DU



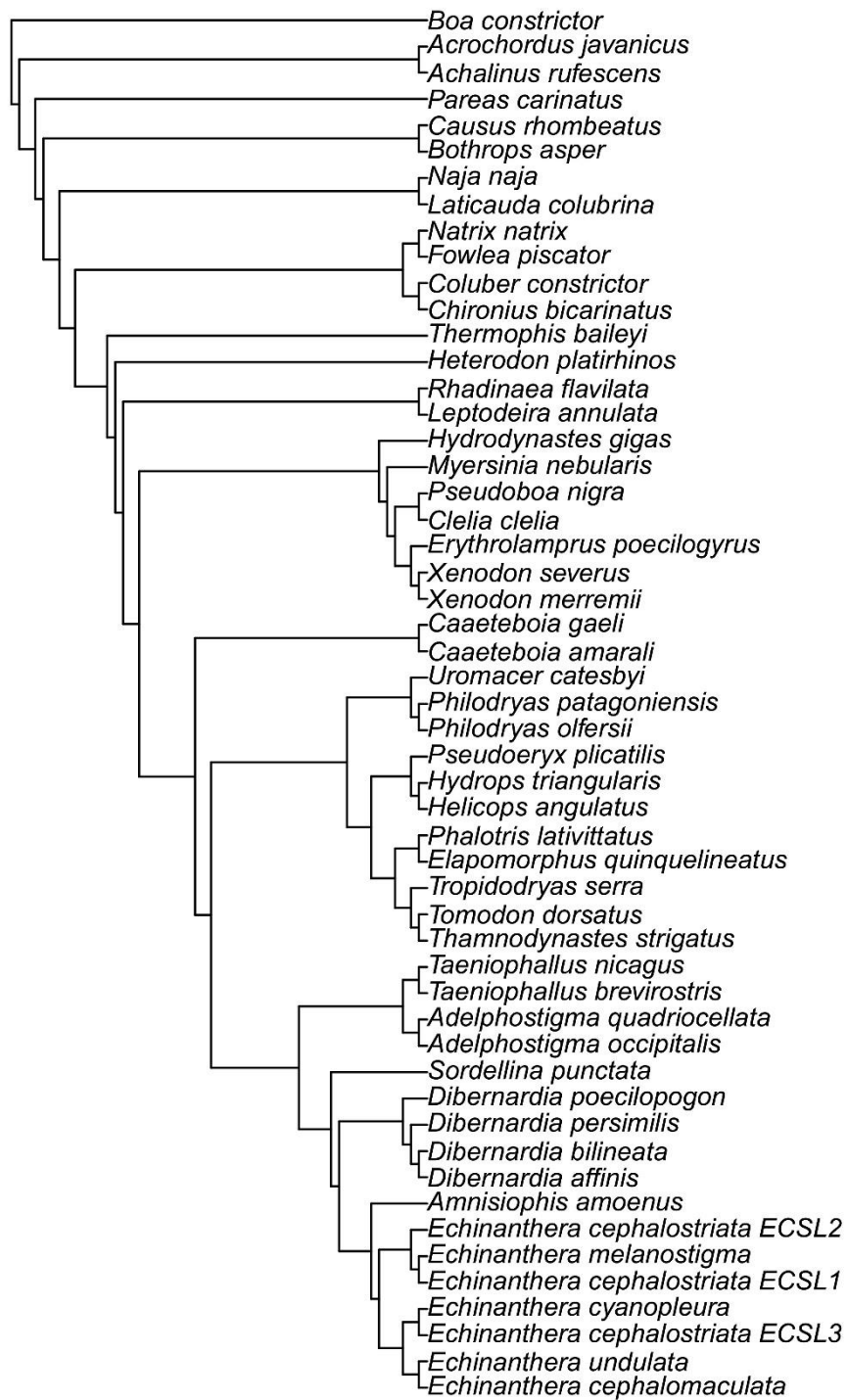
MP – TEM – EW & IW



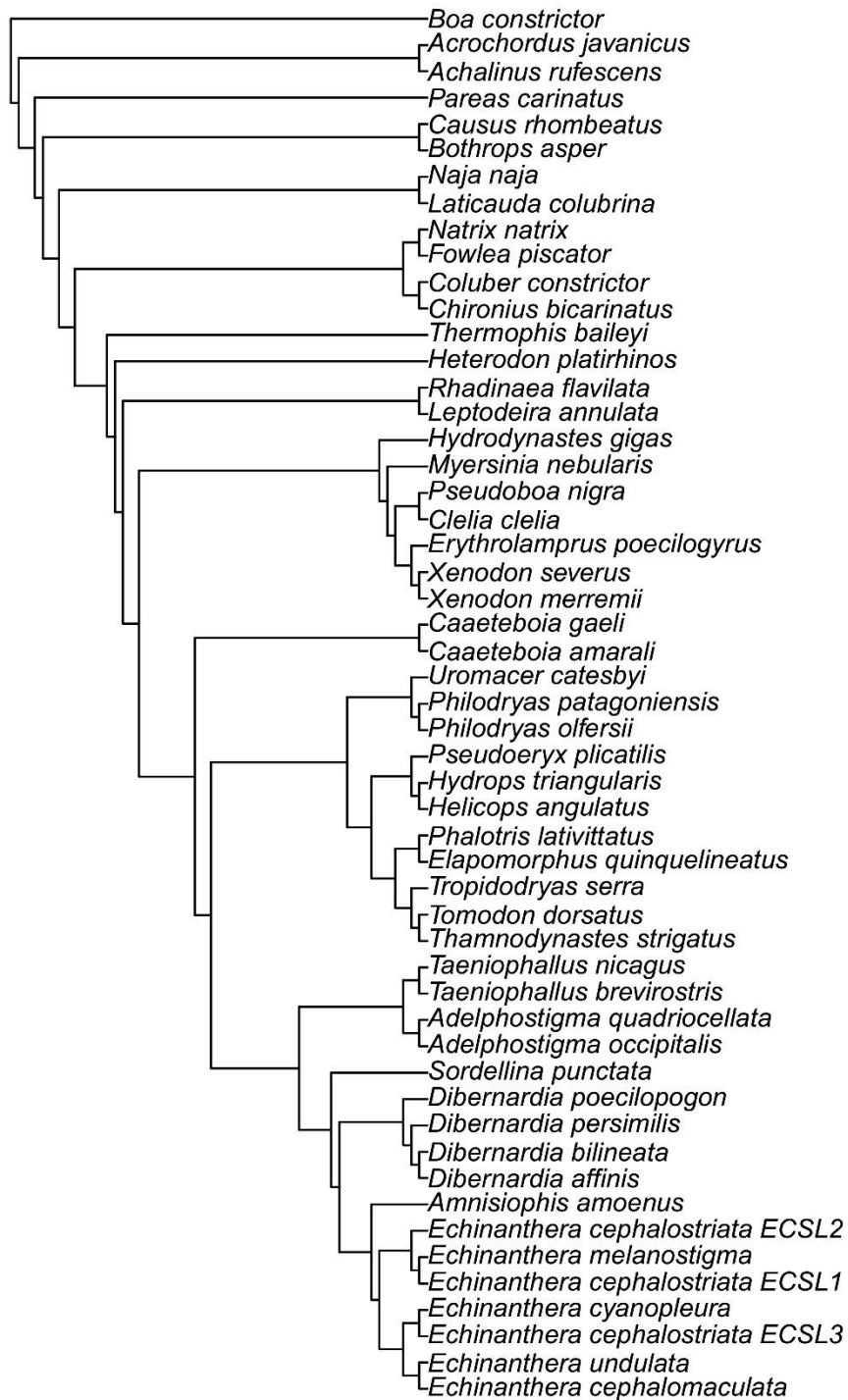
MP – TEM – EIW – H/H – ME



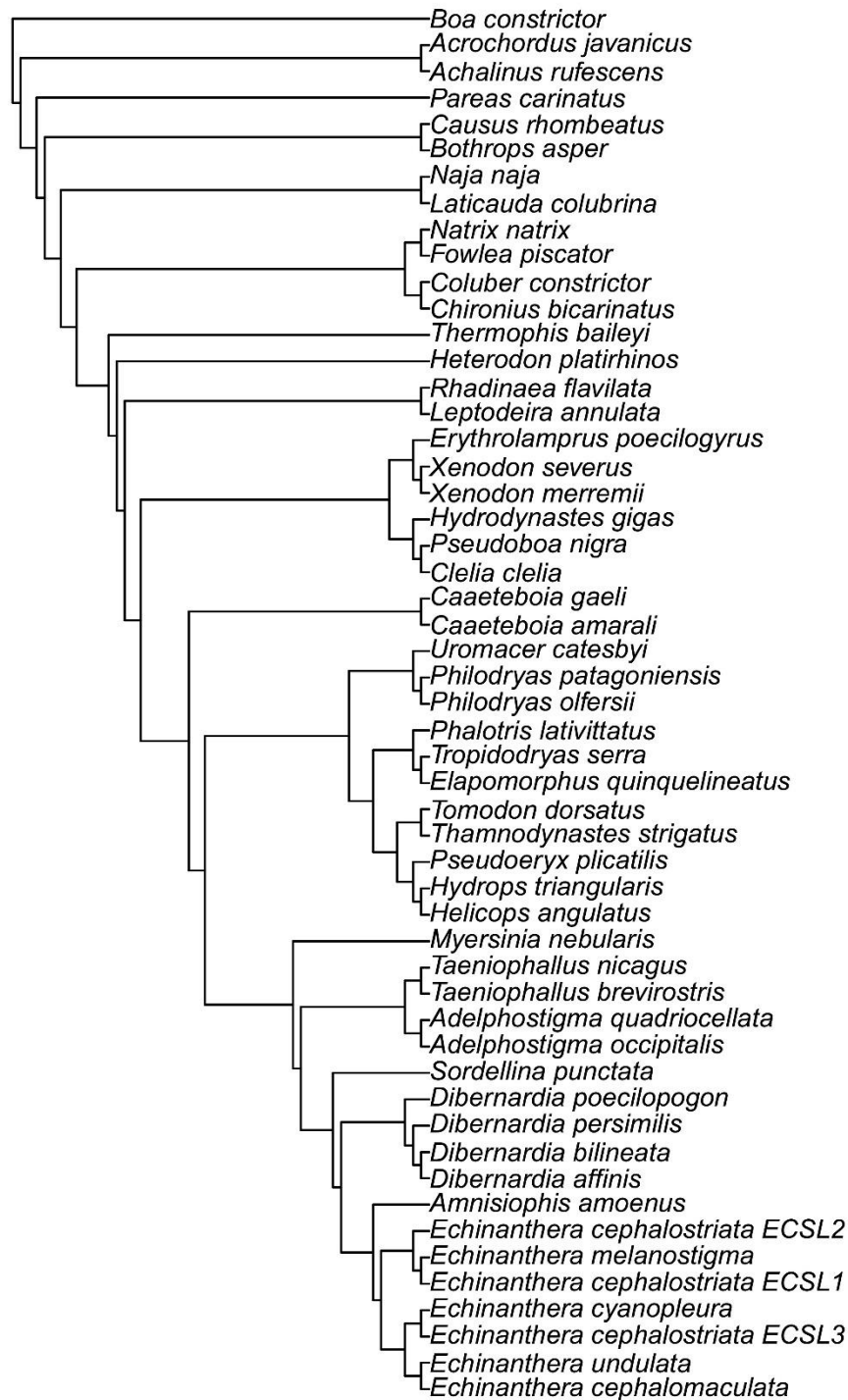
MP – TEM – EIW – H/H – DU



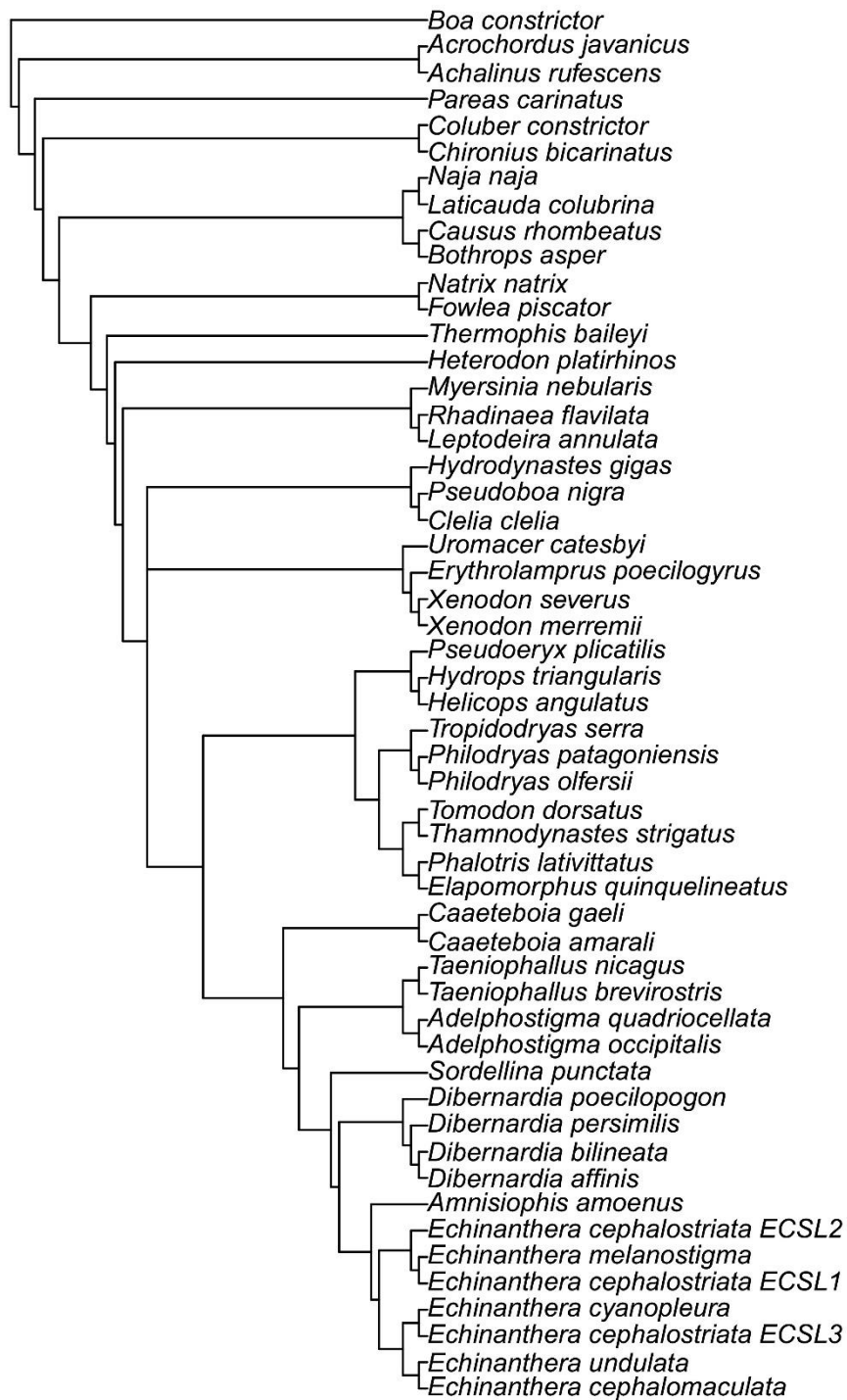
MP - TEM - EIW - H/H



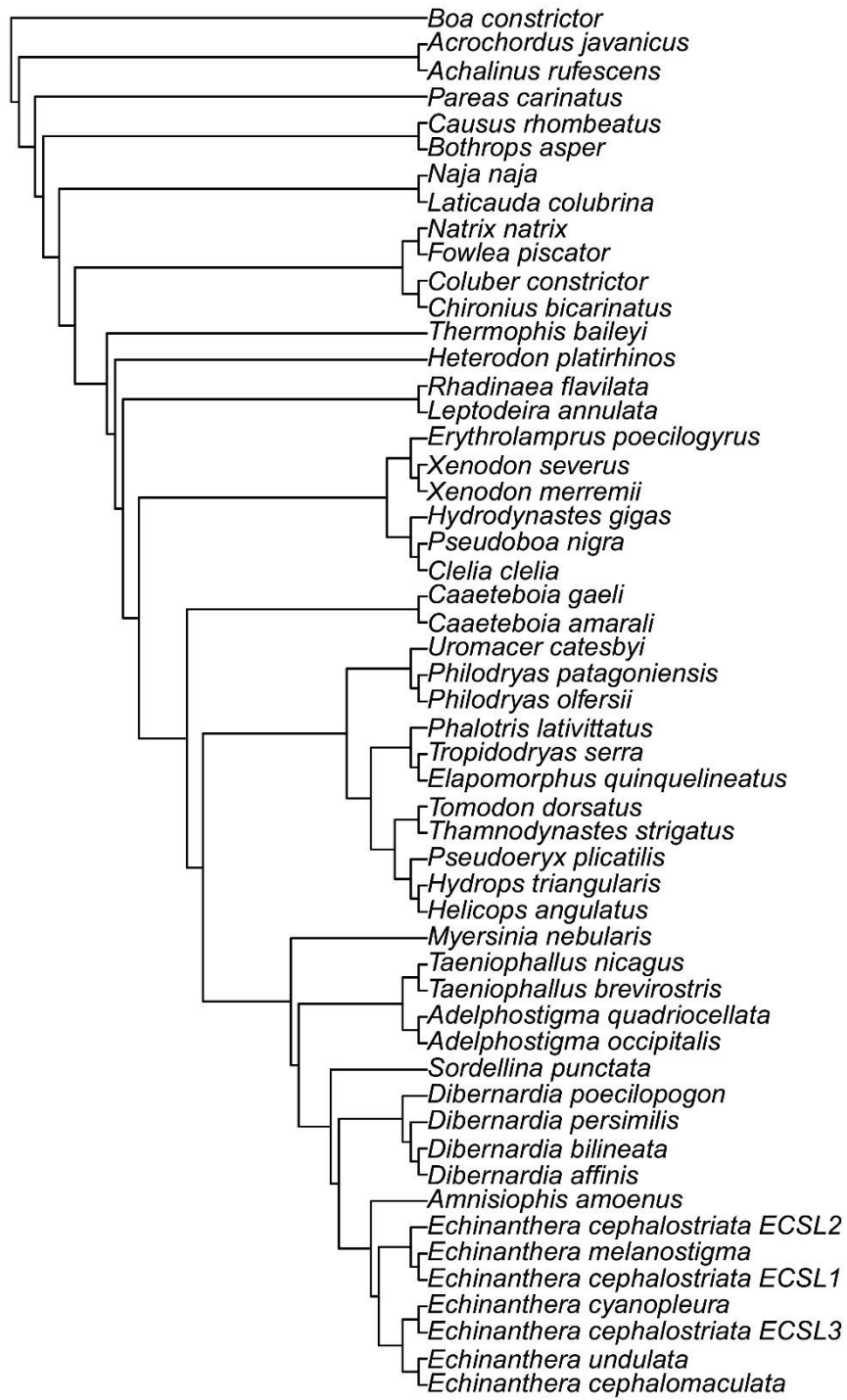
MP – TEM – EIW – H/IW – ME



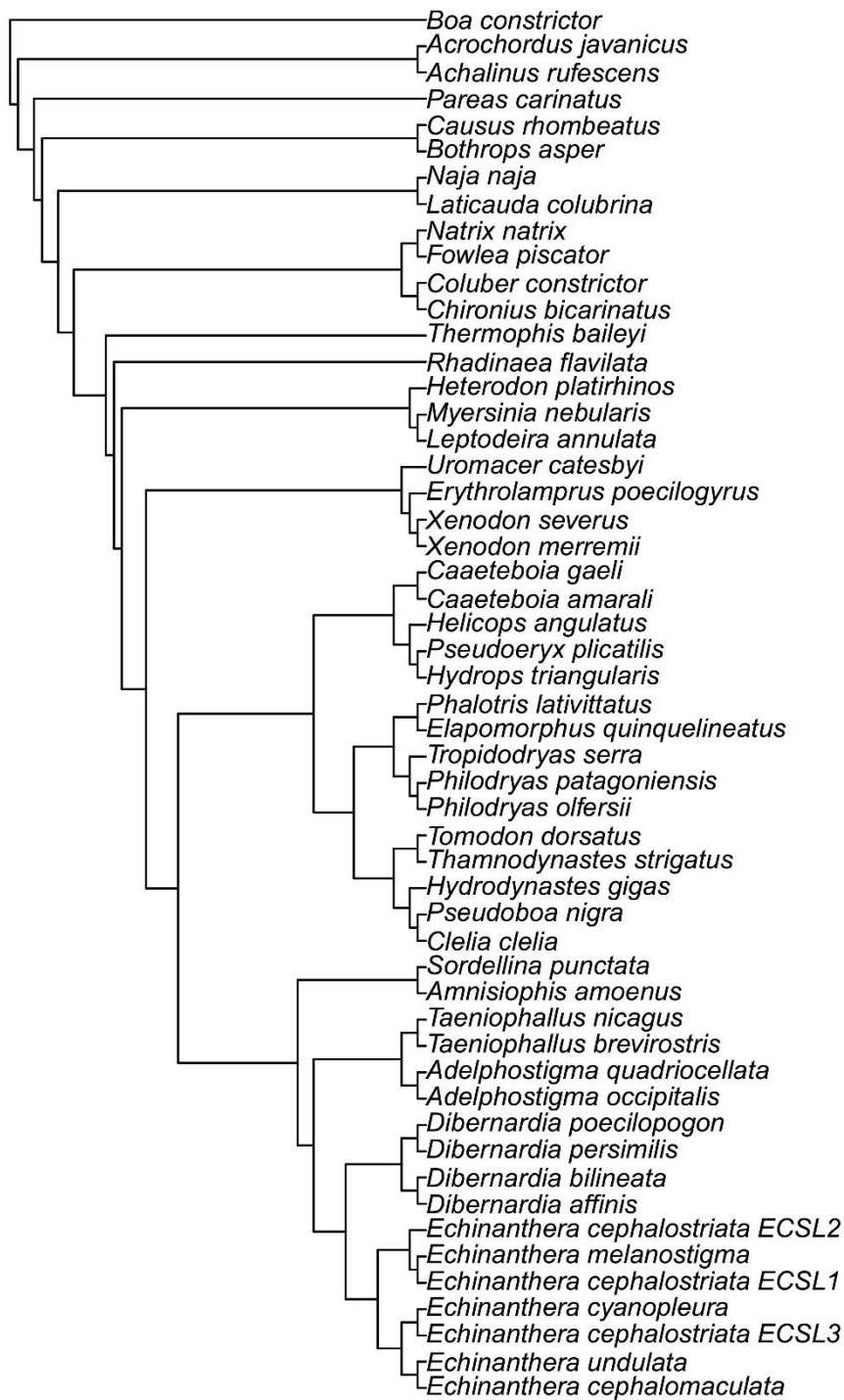
MP – TEM – EIW – H/IW – DU



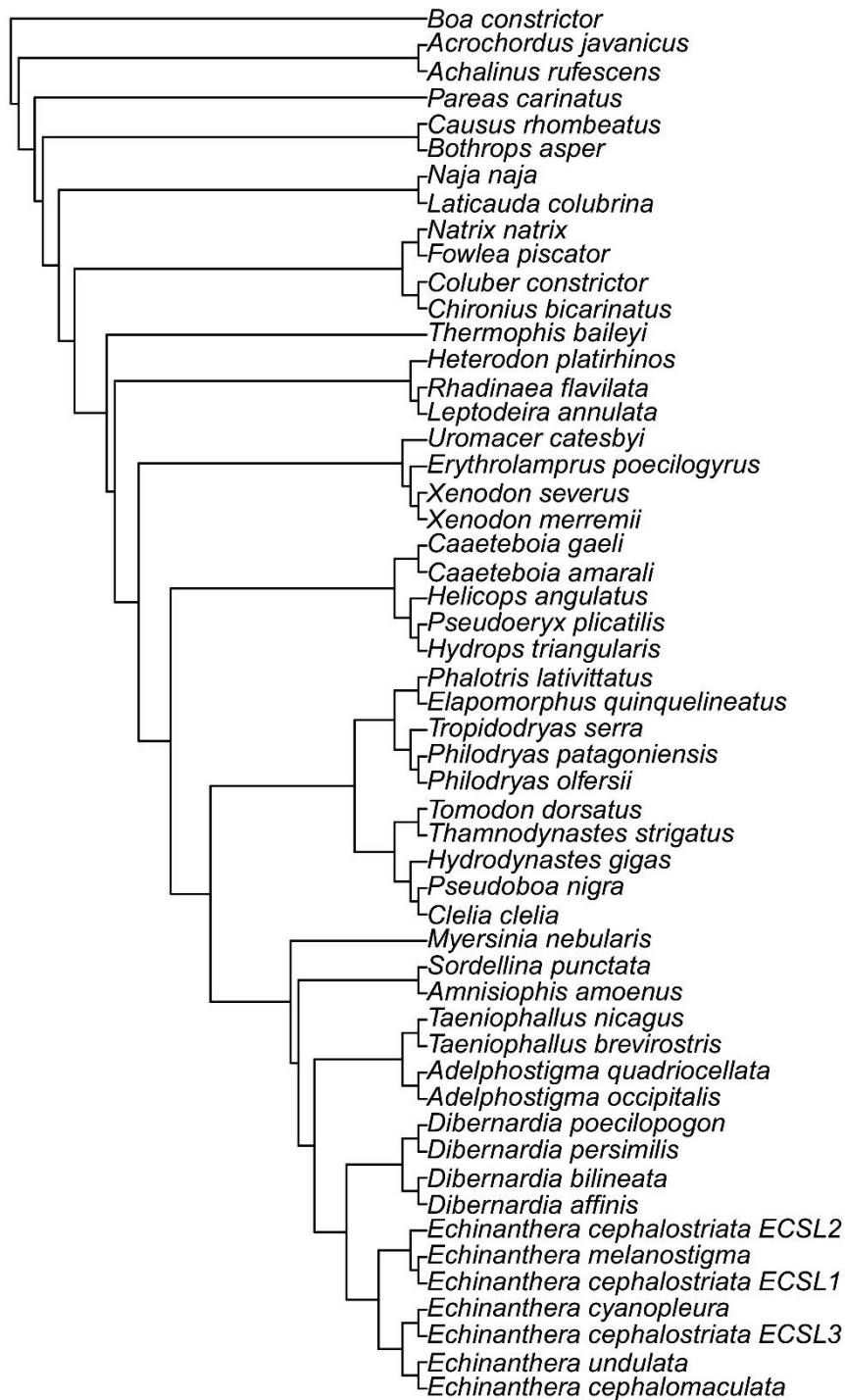
MP - TEM - EIW - H/IW



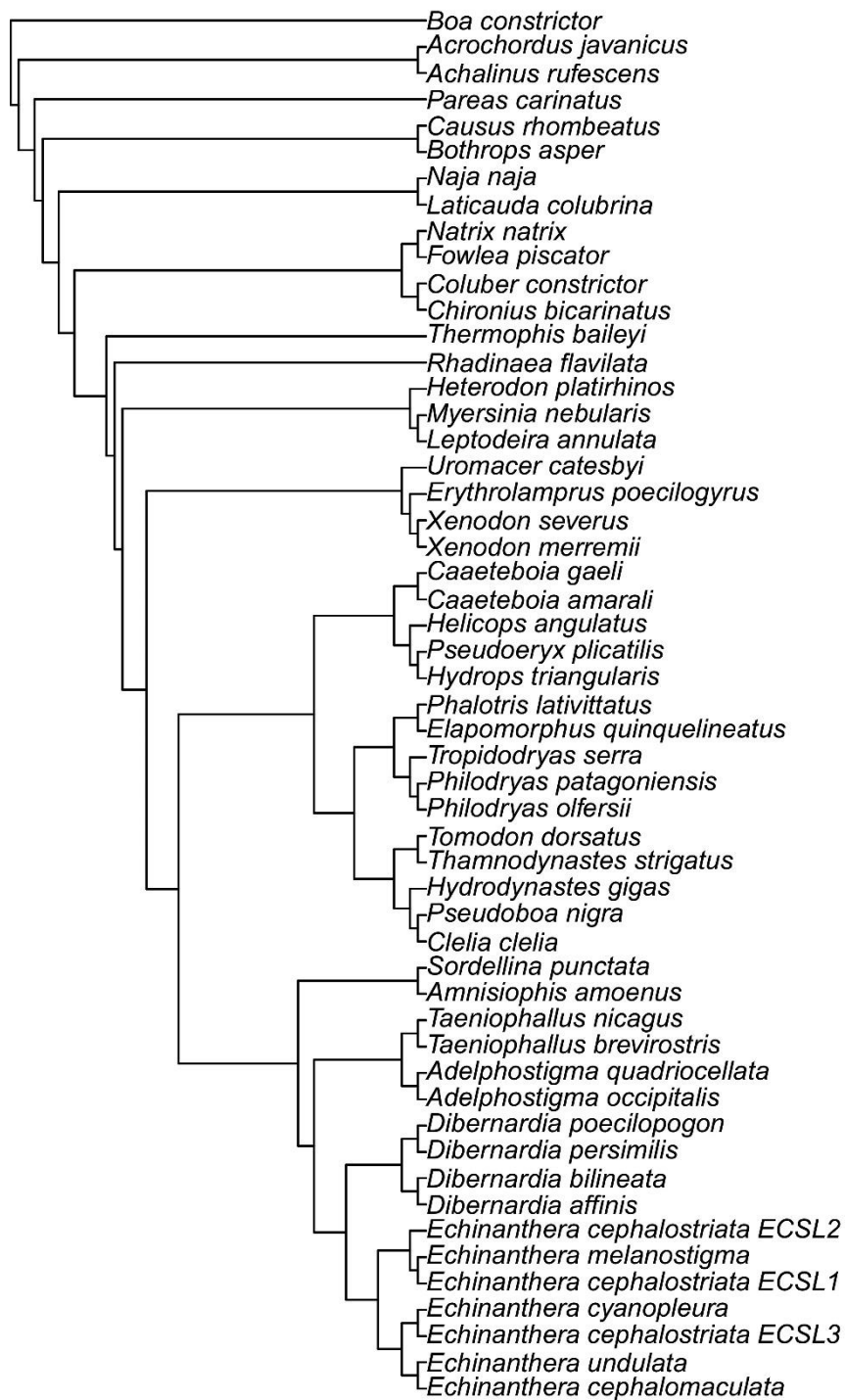
MP – TEM – EIW – IW/H – ME



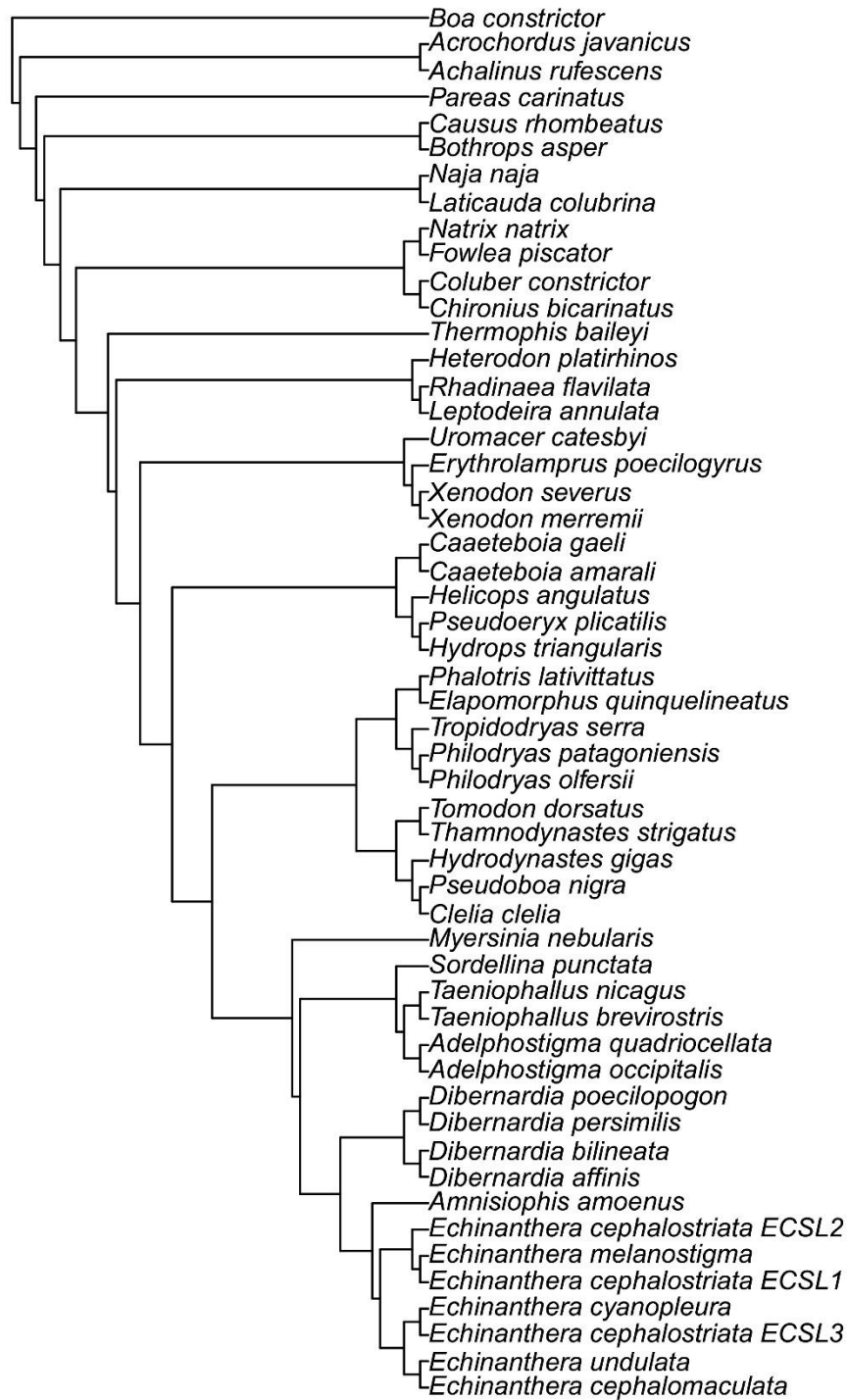
MP – TEM – EIW – IW/H – DU



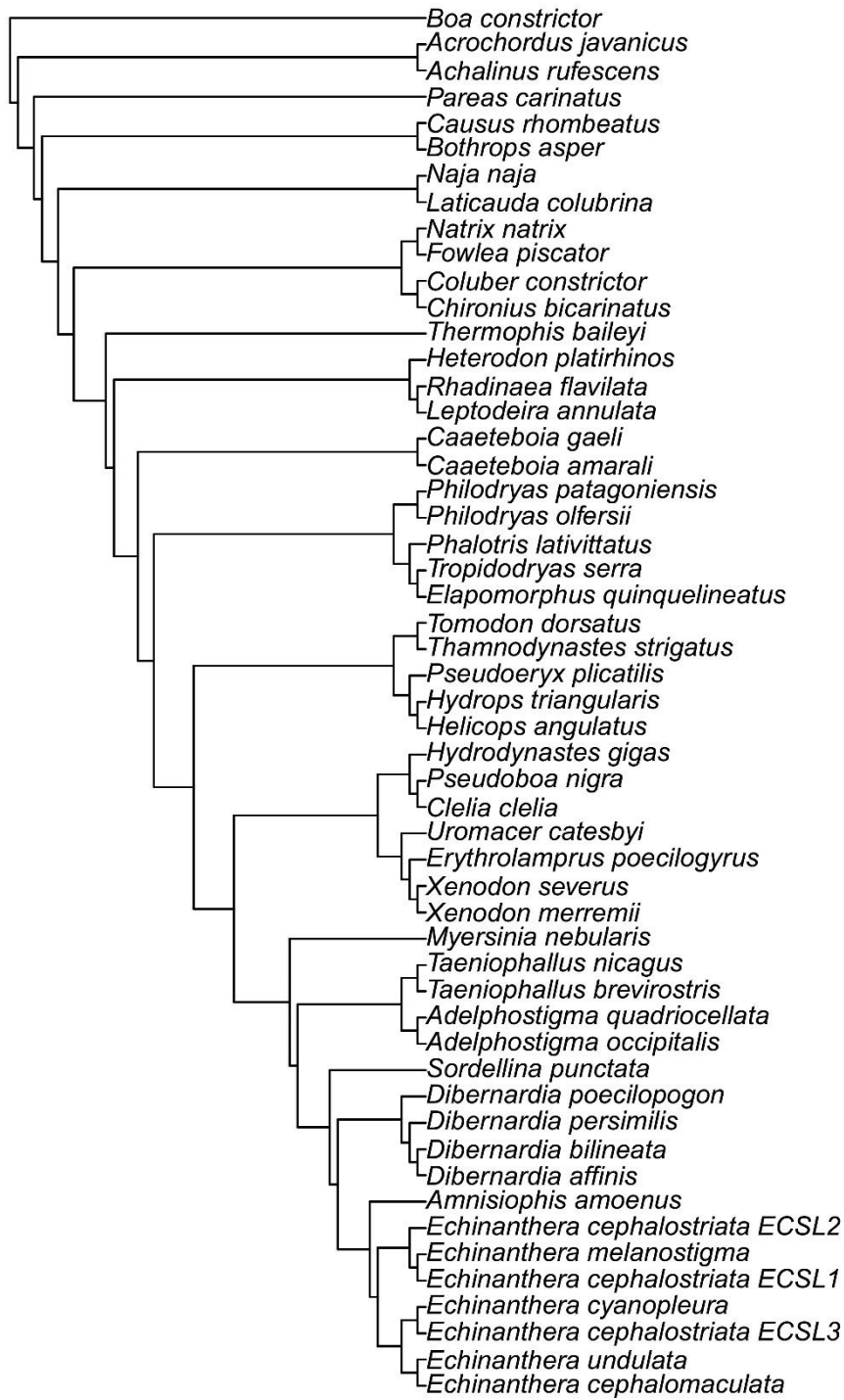
MP - TEM - EIW - IW/H



MP – TEM – EIW – IW/IW – DU



MP - TEM - EIW - IW/IW



5. Conclusões

- Recuperamos a tribo Echinantherini como monofilética, suportada por dados moleculares e morfológicos;
- Para melhor refletir a história evolutiva recuperada e a diversidade morfológica avaliada, remodelamos Echinantherini para incluir a tribo Caeteboini;
- Quatro sinapomorfias morfológicas sustentam o reconhecimento de Echinantherini: (1) 17 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo; (2) par de pontos nas escamas parietais, mais claros que a coloração de fundo; (3) máculas arredondadas na lateral das escamas ventrais; e (4) ausência de contato entre a margem anterior do supratemporal com a sutura do parietal-proótico;
- Os gêneros *Echinanthera* e *Taeniophallus* foram recuperados como parafiléticos entre si;
- Restringimos o gênero *Taeniophallus* para abranger apenas as espécies do grupo *brevirostris* (*T. nicagus* e *T. brevisrostris*);
- Descrevemos um novo gênero para as espécies do grupo *occipitalis* de *Taeniophallus* (*T. occipitalis* e *T. quadriocellatus*);
- Descrevemos um novo gênero para as espécies do grupo *affinis* de *Taeniophallus* (*T. affinis*, *T. bilineatus*; *T. persimilis* e *T. poecilopogon*);
- Descrevemos um novo gênero para a espécie *Echinanthera amoena*;
- Restringimos o gênero *Echinanthera* para abranger as espécies *E. cephalomaculata*, *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura*, *E. melanostigma* e *E. undulata*;
- Descrevemos um novo gênero para a espécie *Taeniophallus nebularis* e o retiramos de Echinantherini, designando-o como Dipsadidae *incertae sedis*;

- Nossa proposta taxonômica resultou em uma nova classificação para Echinantherini, tribo agora composta por sete gêneros e 17 espécies. Seus constituintes são: *Adelphostigma*, **novo gênero**, incluindo *A. occipitalis* **nova combinação** e *A. quadriocellata* **nova combinação**; *Amnisiophis*, **novo gênero**, incluindo *A. amoenus* **nova combinação**; *Caaeteboia*, incluindo *C. amarali* e *C. gaeli*; *Dibernardia*, **novo gênero**, incluindo *D. affinis* **nova combinação**, *D. bilineata* **nova combinação**, *D. persimilis* **nova combinação**, e *D. poecilopogon* **nova combinação**; *Echinanthera*, incluindo *E. cephalomaculata*, *E. cephalostriata*, *E. cyanopleura*, *E. melanostigma*, e *E. undulata*; *Taeniophallus*, incluindo *T. brevirostris* e *T. nicagus*; e *Sordellina* incluindo *S. punctata*;

- Além do novo esquema taxonômico proposto, nossas análises filogenéticas moleculares permitiram reconhecer um complexo de espécies crípticas em Echinantherini: *Echinanthera cephalostriata* foi recuperada como polifilética, com linhagens mais proximamente relacionadas a *E. cyanopleura* e *E. melanostigma* do que com suas contrapartes específicas;

- A espécie de maior distribuição geográfica da tribo, *Taeniophallus occipitalis*, tem sua diversidade genética estruturada em diversos clados. Ao menos dois deles representam linhagens coerentes em termos geográficos e morfológicos, o que sugere que esse táxon também possa representar um complexo de espécies;

- Apesar de monofilética, *Taeniophallus brevirostris* apresenta duas linhagens com elevada divergência genética e, aparentemente, desacopladas de proximidade geográfica, o que pode sugerir a existência de mais de uma entidade taxonômica dentro desse táxon.

6. Referências Bibliográficas

- Aleman G.C. (1953). Contribución al estudio de los reptiles y batracios de la Sierra de Perija. Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle 13, 205–225.
- Amaral, A. (1929). Estudos sobre ophidios neotropicos XVIII. Lista remissiva dos ophidios da região neotropica. Memórias do Instituto Butantan 4, 126–271.
- Amaral, A. (1926). Novos gêneros e espécies de ophidios brasileiros. Archivos do Museu Nacional, 26, 101–121.
- Boulenger G.A. (1894). Catalogue of the Snakes in the British Museum (Natural History). Volume II, Containing the Conclusion of the Colubridae Aglyphae. British Museum (Natural History), London.
- Boulenger G.A. (1896). Catalogue of the Snakes in the British Museum (Natural History). Volume III, Containing the Colubridae (Opisthoglyphae and Proteroglyphae), Amblycephalidae, and Viperidae. British Museum (Natural History), London.
- Cacivio, P., Scrocchi, G., Giraud, A.R. (1999). *Echinanthera occipitalis* (Serpentes, Colubridae) nuevos datos de escamación, hemipenes y distribución. Cuadernos de Herpetología 13, 81–87.
- Cadle, J.E. (1984a). Systematics of Neotropical Xenodontine Snakes: I. South American Xenodontines. Herpetologica 40, 8–20.
- Cadle, J.E. (1984b). Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes: II. Central American xenodontines. Herpetologica 34, 1–20.
- Cadle, J.E., Greene, H.W. (1993). Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. In: Ricklefs, R.E. & Schluter, D. eds. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. Chicago, University of Chicago Press, pp. 281–293.
- Cope, E.D. (1894) The classification of the snakes. American Naturalist 28, 831–844.
- Cope, E.D. (1895). The classification of the Ophidia. Transactions of the American Philosophical Society 18, 186–219.
- Di-Bernardo, M. (1991). Estudo revisivo de *Natrix melanostigma* Wagler, 1824, com a revalidação de *Echinanthera* Cope, 1894 e análise cladística dos táxons afins (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). [dissertation/master's thesis]. [Porto Alegre (RS)]: Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

- Di-Bernardo, M. (1992). Revalidation of the genus *Echinanthera* Cope, 1894, and its conceptual amplification (Serpentes, Colubridae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS* 5, 225–257.
- Di-Bernardo, M. (1994). Uma nova espécie de *Echinanthera* Cope, 1894 (Serpentes, Colubridae) do nordeste do Brasil. *Biociências* 2, 75–81.
- Di-Bernardo, M. (1996). A new species of the Neotropical snake genus *Echinanthera* Cope, 1894 from southeastern Brazil (Serpentes, Colubridae). *The Snake* 27, 120–126.
- Dixon, J.R. (1980). The neotropical colubrid snake genus *Liophis*. The generic concept. *Milw. Contributions in Biology and Geology* 31, 1–40.
- Dunn, E.R. (1944). A revision of the Colombian snakes of the genera *Leimadophis*, *Lygophis*, *Rhadinaea*, and *Pliocercus*, with a note on Colombian *Coniophanes*. *Caldasia* 2, 479–495.
- Figueroa, A., McKelvy, A.D., Grismer, L. L., Bell, C.D., Lailvaux, S.P. (2016). A species-level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *PLoS One* 11(9), e0161070.
- Grazziotin, F.G., Zaher, H., Murphy, R.W., Scrocchi, G., Benavides, M.A., Zhang, Y.P., & Bonatto, S.L. (2012). Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics* 28(5), 437–459.
- Heath, T.A., Hedtke, S.M., Hillis, D.M. (2008). Taxon sampling and the accuracy of phylogenetic analyses. *Journal of Systematics and Evolution* 3, 239–257.
- Hedges, S.B., Couloux, A., Vidal, N. (2009). Molecular phylogeny, classification, and biogeography of West Indian racer snakes of the Tribe Alsophiini (Squamata, Dipsadidae, Xenodontinae). *Zootaxa* 2067, 1–28.
- Hoge, A.R., Romano, S. (1978). Redescription and range of *Sordellina punctata* (Peters) (Serpentes: Colubridae). *Memórias do Instituto Butantan* 40, 63–70.
- Hoge, A.R., Belluomini, H.E. (1960). Serpentes coletadas em Jacareacanga, Estado do Para, Brasil. *Memórias do Instituto Butantan* 29, 15–16.
- Marques, O.A.V., Eterovic, A., Sazima, I. (2001). *Serpentes da Mata Atlântica: guia ilustrado para a Serra do Mar*. Holos Editora, BRA.

- Miranda, B.H.V., Fernandes, D.S. (2012). Morphological variation of *Sordellina punctata* (Peters, 1880) with notes on the phylogenetic position of the genus within the family Dipsadidae (Serpentes). *International Journal of Zoology* 2012, 1–10.
- Myers, C.W., 1974. The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of new world snakes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 153, 1–272.
- Myers, C.W., Cadle, J.E. (1994). A new genus for South American snakes related to *Rhadinaea obtusa* Cope (Colubridae) and resurrection of *Taeniophallus* Cope for the "*Rhadinaea*" *brevirostris* group. *American Museum Novitates* 3102, 1–33.
- Myers, C.W. (2011). A new genus and new tribe for *Enicognathus melanauchen* Jan, 1863, a neglected South American snake (Colubridae: Xenodontinae), with taxonomic notes on some Dipsadinae. *American Museum Novitates* 2011(3715), 1–34.
- Myers, C.W., McDowell, S.B. (2014). New taxa and cryptic species of Neotropical snakes (Xenodontinae), with commentary on hemipenes as generic and specific characters. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 2014(385), 1–113.
- Nogueira, C.C., Argôlo, A.J., Arzamendia, V., Azevedo, J.A., Barbo, F.E., ... Martins, M. (2019). Atlas of Brazilian snakes: verified point-locality maps to mitigate the Wallacean shortfall in a megadiverse snake fauna. *South American Journal of Herpetology* 14, 1–274.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V., Underwood, E.C., ... & Kassem, K.R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience* 51(11), 933–938.
- Parker, H.W. 1935. The frogs, lizards, and snakes of British Guiana. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1935, 505–530.
- Peters, J.A. 1960. The snakes of Ecuador. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 122, 491–541.
- Peters, J.A., Orejas-Miranda, B. (1970). Catalogue of the Neotropical Squamata Part 1. Snakes. *Bulletin of the United States National Museum* 297, 1–347.
- Pinou, T., Vicario, S., Marschner, M., Caccone, A. (2004). Relict snakes of North America and their relationships within Caenophidia, using likelihood-based

- Bayesian methods on mitochondrial sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32(2), 563–574.
- Procter, J.B. (1923). On a new genus and species of colubrine snake from SE Brazil. *Journal of Natural History*, 11(62), 227–230.
- Pyron, R.A., Guayasamin, J. M., Peñafiel, N., Bustamante, L., Arteaga, A. (2015). Systematics of Nothopsini (Serpentes, Dipsadidae), with a new species of *Synopsis* from the Pacific Andean slopes of southwestern Ecuador. *ZooKeys* (541), 109–147.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T., Wiens, J.J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology* 13(1), 93.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T., Colli, G.R., Montes-de-Oca, A.N., Vitt, L.J., Kuczynski, C.A., Wiens, J.J. (2011). The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 58, 329–342.
- Roze, J.A. 1966. La taxonomía y zoogeografía de los ofidios en Venezuela. Caracas, Univ. Central Venezuela, pp. 1–362.
- Santos-Jr, A.F., Di-Bernardo, M., Lema, T. (2008). New species of the *Taeniophallus occipitalis* group (Serpentes, Colubridae) from eastern Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology* 42, 419–426.
- Santos-Jr, A.P., 2009. Revisão taxonômica do grupo de *Taeniophallus occipitalis* e o relacionamento filogenético da tribo Echinantherini (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae). [dissertation/doctorate's thesis]. [Porto Alegre (RS)]: Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.
- Schargel, W.E., Rivas, G.F., Myers, C.W., 2005. An enigmatic new snake from cloud forest of the Península de Paria, Venezuela (Colubridae: Genus *Taeniophallus?*). *American Museum Novitates* 3484 1–24.
- Shreve, B. 1934. Notes on Ecuadorian snakes. *Occas. Papers Boston Soc. Nat. Hist.* 8, 125–131.
- Tonini, J.F.R., Beard, K.H., Ferreira, R.B., Jetz, W., Pyron, R.A. (2016). Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation* 204, 23–31.

- Uetz, P., Freed, P. Hošek, J. (eds.) (2022). The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed [10/06/2022]
- Vidal, N., Hedges, S.B. (2002). Higher-level relationships of caenophidian snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences* 325, 987–995.
- Vidal, N., Dewynter, M., Gower, D. J. (2010). Dissecting the major American snake radiation: a molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). *Comptes Rendus Biologies* 333(1), 48–55.
- Vidal, N., Kindl, S.G., Wong, A., Hedges, S.B. (2000). Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 14(3), 389–402.
- Zaher, H. (1999). Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 240, 1–168.
- Zaher, H., Grazziotin, F.G., Cadle, J.E., Murphy, R.W., Moura-Leite, J.C. Bonatto, S.L. (2009). Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South America xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia* 49, 115–153.
- Zaher, H., Murphy, R.W., Arredondo, J.C., Graboski, R., Machado-Filho, P.R., Mahlow, K., ... Grazziotin, F.G., 2019. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *PloS One* 14, e0216148.
- Zaher, H., Yáñez-Muñoz, M.H., Rodrigues, M.T., Graboski, R., Machado, F.A., Altamirano-Benavides, M., ... & Grazziotin, F.G. (2018). Origin and hidden diversity within the poorly known Galápagos snake radiation (Serpentes: Dipsadidae). *Systematics and Biodiversity* 16(7), 614–642.