

**TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE
LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Biología reproductiva de *Phalotris lemniscatus*
(Duméril, Bibron & Duméril, 1854) (Serpentes,
Colubridae) de Uruguay



Federico Juan Máspoli Suárez

Orientador: *Dr. Raúl Maneyro*

Co-orientador: *MSc. Melitta Meneghel*

*Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados
Facultad de Ciencias*

Marzo 2019

***Este trabajo está dedicado a mi familia y mis amigos,
porque sin ellos nada de esto sería posible.***

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quisiera agradecer profundamente a Raúl Maneyro y Melitta Meneghel por permitirme realizar este trabajo de grado bajo su orientación, pero principalmente por abrirme las puertas del Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados, de la Colección de Zoología de Vertebrados y del Serpentario, siempre con buena cara y la mejor disposición.

A los restantes miembros del tribunal, Ernesto Elgue y José Carlos Guerrero, por aceptar formar parte del mismo, y por sus correcciones y sugerencias que sin duda aportaron en gran medida al contenido de esta tesis.

A Diego Arrieta, curador de la Colección de Reptiles del Museo Nacional de Historia Natural, por permitirme analizar el material allí depositado.

A todos mis compañeros y ex-compañeros del Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados: Eco, Chiche, Joaco, Pauli, Vale, Belén, Nacho, Vane, además de Sabri y Elena por supuesto, por todo el apoyo y recomendaciones mientras llevaba a cabo este trabajo; y además por los momentos de distensión que hacen que el trabajo de laboratorio sea mucho más llevadero y disfrutable.

A todo el equipo de Decanato de la FCien, mi lugar de trabajo en el último año y medio y de donde retengo el recuerdo de tan linda experiencia. Asimismo, a mis compañeros de mi actual trabajo en Consultorio Jurídico, por recibirme de brazos abiertos y crear un ambiente tan ameno que a uno le dé gusto ir a trabajar.

A todos mis amigos, que han sido pilares en mi crecimiento como persona a lo largo de mi vida, y en quienes me detendré a continuación:

Los Juanos. Diego, Gime, Fer, Lulú, Flo, Estefa, Lula y Luli, que siempre me han apoyado y se han interesado en mi carrera, en esta tesis, etc. Pero más que nada, por haberme dado tanto en todos estos años de amistad desde antes que terminara el liceo. A ellos les dedico ¡¡TODA LA TESIS!!

Los Fósiles. Eli, Santi, Bruno P, Bruno da, Pato, Renzo, Lu y Meche, mis amigos y compañeros de carrera, con los que hemos vivido innumerables cosas a lo largo de estos años, desde cursos hasta salidas de campo, y sin los cuales no sé qué haría hoy en día.

La Familia de Noé. Anto, Juan, Andi, Nina, Martín, Vivi y Noé, que fueron mis primeros amigos en la FCien y con los que gracias a Dios y a pesar de todo, hasta el día de hoy conservo una gran amistad, por más que lo único que me oyeron decir por mucho tiempo fue ¡¡QUÉ PORQUERÍA!!

También quiero agradecer a Mati, por estar en un montón de cosas en estos años, compartiendo cancha muchas veces; y a Ceci por esas tardes de fin de semana de Franzini y un montón de charlas.

A algunas personas que quisiera destacar: a Mel, mi hermana de carrera desde el 3er día de clases, que ha estado y me ha bancado en las buenas, malas, lindas y feas y siempre me ha dado su apoyo y consejos en TODAS. A ella, mi hermana de otra familia. A Eli, mi otra hermana de carrera, con quien compartí toda la profundización y un millón de cosas más, y ha estado siempre para mí, en momentos lindos pero también en los muy complicados. A Diego, el único amigo hombre que conservo del liceo y con el que pasamos tantas cosas, por esas charlas hasta las 3 de la mañana

entre semana y por bancarme tanto la cabeza en los últimos tiempos. A Anto, por estar siempre ahí, cuándo no disponible para tomar unos mates, pero además por haber estado siempre al firme en el año y medio que fuimos compañeros de trabajo. A Jeny, no sólo por conseguir un montón de ejemplares, sino por ser como es, que hace que trabajar y pasar tiempo con ella sea un placer, sea en el Serpentario o fuera del mismo; pocas veces he visto alguien tan apasionado y decidido como ella, lo cual es digno de admirar. Además, es un “plus” que compartamos el objeto de estudio.

A toda mi familia, por ser parte de mi vida en estos 26 años: Mi abuela Mima; mis tíos: Carlos, Cristina, Dadá, Daniela, Enrique, Gori, Hortencia, Juan, Luis, Maggie, Miguel, Rosana y Silvana; mis primos: Agustín, Diego, Juan Alciro, Juanchi, Juanse, Majó, Male, Martín, Marcel, Martín, Mauri, Mili, Nacho, Nati, Sole y Viggys; y especialmente a mis hermanas: María y Caro, por haber tenido tanto que ver en que yo sea como soy hoy en día.

También quiero agradecer a los que ya no están: mis abuelos Polaco y Lito y mi madrina Adri; que por esas cosas de la vida tuvieron que irse antes.

Y por último, pero MÁS importante de todos.... A mis padres: Pablo y Susana; porque sin ellos no estaría aquí y nada de esto sería posible. Ellos me dieron la vida y siempre me han apoyado en mis decisiones, transmitiendo día a día sus aprendizajes de vida, inculcándonos sus valores y rompiéndose el lomo para que no nos falte nada, en especial algo tan importante como el afecto de su familia.

A todas estas personas les estoy eterna y profundamente agradecido.

ÍNDICE

LISTADO DE MEDIDAS Y ABREVIATURAS.....	vi
RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
- Objetivos.....	5
- Hipótesis.....	5
MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
- Dimorfismo sexual.....	7
- Madurez sexual, patrón de actividad y ciclo reproductivo. Hembras.....	8
- Madurez sexual, patrón de actividad y ciclo reproductivo. Machos.....	8
RESULTADOS.....	8
- Dimorfismo sexual.....	8
- Madurez sexual, patrón de actividad y ciclo reproductivo. Hembras.....	11
- Madurez sexual, patrón de actividad y ciclo reproductivo. Machos.....	13
- Madurez sexual, patrón de actividad y ciclo reproductivo. Juveniles.....	15
DISCUSIÓN.....	15
- Dimorfismo sexual.....	15
- Madurez sexual y fecundidad. Hembras.....	18
- Madurez sexual y fecundidad. Machos.....	20
- Madurez sexual y fecundidad. Juveniles.....	21
- Ciclo reproductivo.....	22
CONCLUSIONES.....	23
REFERENCIAS.....	25
ANEXO I.....	35
ANEXO II.....	41
ANEXO III.....	42

LISTADO DE MEDIDAS Y ABREVIATURAS

MEDIDAS			
Morfométricas		Merísticas	
LHC	Largo Hocico-Cloaca	G	Gastrostegos
LC	Largo de la Cola	Ur	Urostegos
LCa	Largo de la Cabeza	ACNMx	Ancho Máximo del Collar Nucal
ACa	Ancho de la Cabeza	ACNMn	Ancho Mínimo del Collar Nucal
DI	Distancia Internasal	AACMx	Ancho Máximo del Anillo Caudal
DO	Diámetro ocular	AACMn	Ancho Mínimo del Anillo Caudal
DO-N	Distancia Ojo-Narina	ALI	Ancho Línea Longitudinal Izquierda
Ext.Dist.D	Extremo Distal Derecho	ALM	Ancho Línea Longitudinal Media
Ext.Dist.I	Extremo Distal Izquierdo	ALD	Ancho Línea Longitudinal Derecha
Ext.Prox.D	Extremo Proximal Derecho		
Ext.Prox.I	Extremo Proximal Izquierdo		

OTRAS ABREVIATURAS

ACP	Análisis de Componentes Principales
CP	Componente Principal
DA	Análisis Discriminante
MANOVA	Análisis Multivariado de Varianza
MNHN	Museo Nacional de Historia Natural
PERMANOVA	Análisis permutacional multivariado de varianza
SSD	Índice de Dimorfismo Sexual
ZVC-R	Colección de Reptiles de la Sección Zoología Vertebrados

RESUMEN

La biología reproductiva es uno de los componentes principales de la historia de vida de un organismo y es un elemento central a la hora de elaborar planes de manejo y conservación de especies. Las serpientes, como animales poecilotermos, dependen fuertemente de factores abióticos, los que en combinación con aspectos filogenéticos, generan una gran diversidad de estrategias reproductivas. A pesar de la riqueza de especies que contiene, en la región Neotropical son escasos los estudios sobre reproducción de serpientes. En este trabajo se estudiaron los aspectos reproductivos y patrones de actividad anual de *Phalotris lemniscatus*, una especie de la familia Colubridae que ocurre potencialmente en todo el territorio uruguayo. Se tomaron medidas de variables morfométricas y merísticas de 63 ejemplares provenientes de las colecciones científicas de la Facultad de Ciencias (ZVC-R) y 14 del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN). Se analizó el dimorfismo sexual para ambos conjuntos de variables tanto a través de análisis multivariados como univariados. Un Análisis de Componentes Principales (ACP) y Análisis Discriminante (DA) fueron empleados para visualizar mejor la variación de los datos y determinar qué variables permiten discriminar mejor entre sexos, respectivamente. Utilizando el test no paramétrico U de Mann-Whitney se buscó identificar las variables sexualmente dimórficas. Se consideraron adultos los machos con ductos deferentes enrollados y hembras con oviductos plegados, folículos notoriamente agrandados y/o huevos. Se analizaron adultos y juveniles por separado. Se registró dimorfismo sexual para ambos conjuntos de variables (PERMANOVA). Los dos primeros componentes del ACP (CP) explicaron el 96% y 97,6% de la varianza de variables morfométricas en adultos y juveniles y correlacionaron con el largo de la cola (LC^*) y largo de la cabeza (LCa^*), respectivamente. Por su parte, los dos primeros componentes explicaron un 93,3% de la varianza de las variables merísticas, correlacionando con el número de gastrostegos (G) y urostegos (Ur); y con urostegos, ancho máximo del collar nucal ($AACMx$) y ancho mínimo del collar nucal ($AACMn$), respectivamente. El porcentaje de correcta clasificación en adultos y juveniles fue de 81,8% y 92% para variables morfométricas, mientras que para las merísticas fue de 100%. Las hembras adultas ($n = 21$) fueron más grandes que los machos adultos (LHC: $U = 41,5$; $p < 0,05$); estos últimos presentaron mayor tamaño de la cola (LC^* : $U = 68$; $p < 0,05$). Las hembras ($n = 33$) tuvieron más escamas ventrales (G : $U = 16,5$; $p < 0,05$) y menos subcaudales (Ur : $U = 5,5$; $p < 0,05$) que los machos ($n = 38$). Los juveniles mantuvieron la tendencia para LC^* ($U = 6$; $p < 0,05$), y en LHC no hubo diferencias ($U = 53$, $p = 0,18$). Los mayores tamaños foliculares se observaron en noviembre y diciembre, mientras que no se constataron diferencias significativas en el volumen testicular a lo largo del año. No fue posible establecer con exactitud los tamaños ni la edad a las que se alcanza la madurez sexual, pero sí se observó que los machos la alcanzaron con menor LHC que las hembras y esta diferencia se mantiene en los adultos, respondiendo a dos estrategias distintas de maximizar el esfuerzo reproductivo; la diferencia en G es consistente con la diferencia en LHC. Si bien los resultados no son concluyentes en cuanto al comienzo y duración de la vitelogénesis, sugieren un período de ovulación en noviembre y diciembre, de oviposición entre diciembre y enero, y de nacimientos entre enero y marzo, cuando los registros son más numerosos. El ciclo reproductivo sería estacional, estando determinado por la actividad reproductiva de la hembra, restringida a los meses cálidos, y con los machos presentando producción de esperma continua.

INTRODUCCIÓN

La biología reproductiva es uno de los componentes principales de la historia de vida de un organismo (Shine, 2003; Begon *et al.*, 2006). Su estudio resulta clave en trabajos sobre historia natural de las especies, que constituyen la base para el conocimiento de la biodiversidad y en la conformación de programas de conservación y educación (Shine & Bonnet, 2009; Weatherhead & Madsen, 2009). La extensión de los ciclos reproductivos, el esfuerzo reproductivo y el dimorfismo sexual son algunos de los aspectos reproductivos más estudiados en las serpientes (Seigel & Ford, 1987; Vitt & Caldwell, 2014). Históricamente, la mayoría de los estudios de biología reproductiva se han realizado en especies australianas y del hemisferio norte (ej.: Shine, 1989a; Feriche & Pleguezuelos, 1999; Aldridge *et al.*, 2009), a pesar de la gran diversidad de especies que la región Neotropical presenta (Pizzatto, 2005; Uetz, 2015). Si bien en años recientes se han visto incrementados los estudios en serpientes neotropicales (ej.: López *et al.*, 2009; Pinto *et al.*, 2010; Quintela *et al.*, 2017), hacen falta mayores esfuerzos para comprender mejor los patrones reproductivos y sus determinantes (Pizzatto & Marques, 2002).

Las serpientes son animales poecilothermos, por lo que su actividad depende fuertemente de factores abióticos, los que en combinación con aspectos filogenéticos, generan una gran diversidad de estrategias reproductivas (Vitt & Vangilder, 1983; Seigel & Fitch, 1985; Barron & Andraso, 2001), que pueden variar dentro de la misma especie en áreas relativamente próximas (Shine, 2003; Pizzatto & Marques, 2006). De esta manera, según Saint-Girons (1982), los ciclos reproductivos pueden ser continuos (con producción de gametos continua y cópulas a lo largo del año), o estacionales (con gametos producidos en una época determinada del año). Adicionalmente, puede darse que la producción de gametos coincida con el apareamiento en lo que se denomina ciclo asociado, o bien que no coincida, en cuyo caso el ciclo se dice que es disociado (Crews, 1984; Shine, 2003; Siegel *et al.*, 2009).

En zonas tropicales la temperatura suele ser elevada y tiene poca variación anual, lo que promueve la actividad sostenida de las especies y sus potenciales presas (Maciel *et al.*, 2003). Esto favorece la presencia de especies con ciclos continuos. Sin embargo, otros aspectos como el establecimiento de una temporada seca y una lluviosa pueden incidir sobre la actividad y disponibilidad de alimento, restringiendo algunas especies a un ciclo estacional (Saint-Girons, 1982). Por su parte, en zonas templadas, el clima se caracteriza por fluctuaciones anuales de la temperatura y la pluviosidad, lo que limita la actividad de las serpientes a los meses más cálidos (Maciel *et al.*, 2003). Por consiguiente, a latitudes medias los ciclos reproductivos suelen ser estacionales (Fitch, 1982).

La frecuencia y modo reproductivo, el tamaño corporal al alcanzar la madurez sexual, el tamaño de la puesta o camada y el tamaño corporal de los neonatos, están relacionados con el esfuerzo reproductivo de una especie (Pough *et al.*, 2004; Shine & Bonnet, 2009). A su vez, ambos sexos adoptan diferentes estrategias reproductivas de acuerdo a los costos que afrontan. Éstas están ligadas al dimorfismo sexual,

muy común entre las serpientes, que puede ser observado en rasgos morfológicos (ej.: tamaño y forma de la cabeza), comportamentales (patrones de actividad) y alimentarios (King, 1989; Shine, 1989b; 1990).

En hembras, la fecundidad (tamaño de la puesta o camada y/o de las crías) suele estar correlacionada positivamente con el tamaño corporal (Vitt & Caldwell, 2014) y suele ser inversamente proporcional al tamaño de los huevos (Panzera & Maneyro, 2013). Esto se ha evidenciado bajo condiciones adversas (ej.: escasez de alimento, abundancia de predadores) donde se da un compromiso de estos rasgos (Ford & Seigel, 1989b). Debido a esto, las hembras priorizan la inversión energética en el crecimiento y postergan la reproducción (o maduración sexual) (Begon *et al.*, 2006; Shine, 1978b), con el fin de asegurar la reproducción futura optimizando el éxito reproductivo (Bonnet *et al.*, 2001; Lourdais *et al.*, 2003). Generalmente, en especies cuyas hembras son de pequeño a mediano porte, la reproducción se da anualmente, mientras que en las que poseen hembras de mayor tamaño (o en latitudes altas) es frecuente la bianualidad o incluso la trianualidad, como es el caso de muchos vipéridos (Blem, 1982; Shine & Bonnet, 2009).

Por su parte, los machos, que no afrontan los mismos costos que las hembras (ver Olsson *et al.*, 1997), destinan su energía a un rápido desarrollo gonadal, lo que implica llegar a la madurez sexual a un tamaño menor que las hembras conspecíficas (Shine & Bonnet, 2009; Begon *et al.*, 2006; Bonfiglio, 2007). Esto les confiere más movilidad a menor costo metabólico, lo que resulta ventajoso en la búsqueda de hembras durante el período de apareamiento (Shine, 1988; Rivas & Burghardt 2001), aunque implica mayor exposición a los predadores (Bonnet *et al.*, 1999). Puede darse que la espermatogénesis sea continua o que esté limitada a algunos meses del año (Seigel & Ford, 1987). A su vez, puede estar desfasada con la cópula (en cuyo caso el esperma es almacenado por el macho en la red testicular eferente y ductos deferentes) o con la vitelogénesis (donde la hembra es quien almacena el esperma en la espermateca para su eventual utilización) (Saint-Girons, 1982; Shine & Bonnet, 2009). Si bien este desfasaje es típico de zonas frías, donde la estacionalidad es máxima y las especies disponen de escaso tiempo para la actividad reproductiva (Nilson, 1980; 1981), es muy frecuente en climas templados (Bull *et al.*, 1997).

Phalotris lemniscatus (Duméril, Bibron & Duméril, 1854) es una especie de colúbrido de hábitos fosoriales o semifosoriales y reproducción ovípara (Carreira *et al.*, 2005). Entre otros de sus caracteres, compartidos con otras especies de la tribu Elapomorphini según Ferrarezzi (1993b) (sistemática detallada en Anexo III), se destacan sus hábitos reptilófagos y ponzoña de gran toxicidad para el hombre (Valls-Moraes & Lema, 1997; Carreira, 2002; Lema, 2011). Se distribuye desde las provincias de Corrientes y Entre Ríos en Argentina, pasando por Uruguay y Río Grande do Sul (Golay *et al.*, 1993; Giraudo & Scrocchi, 2002), hasta la costa atlántica de Santa Catarina (Esteves, 2011). En Uruguay, si bien aún no hay registros en algunos departamentos (Figura 1), la especie se encuentra probablemente en todo el territorio ocupando praderas

abiertas con pedregales o zonas de arenas, zonas suburbanas e incluso ambientes urbanizados (Achaval & Olmos, 2007; Carreira & Maneyro, 2013).

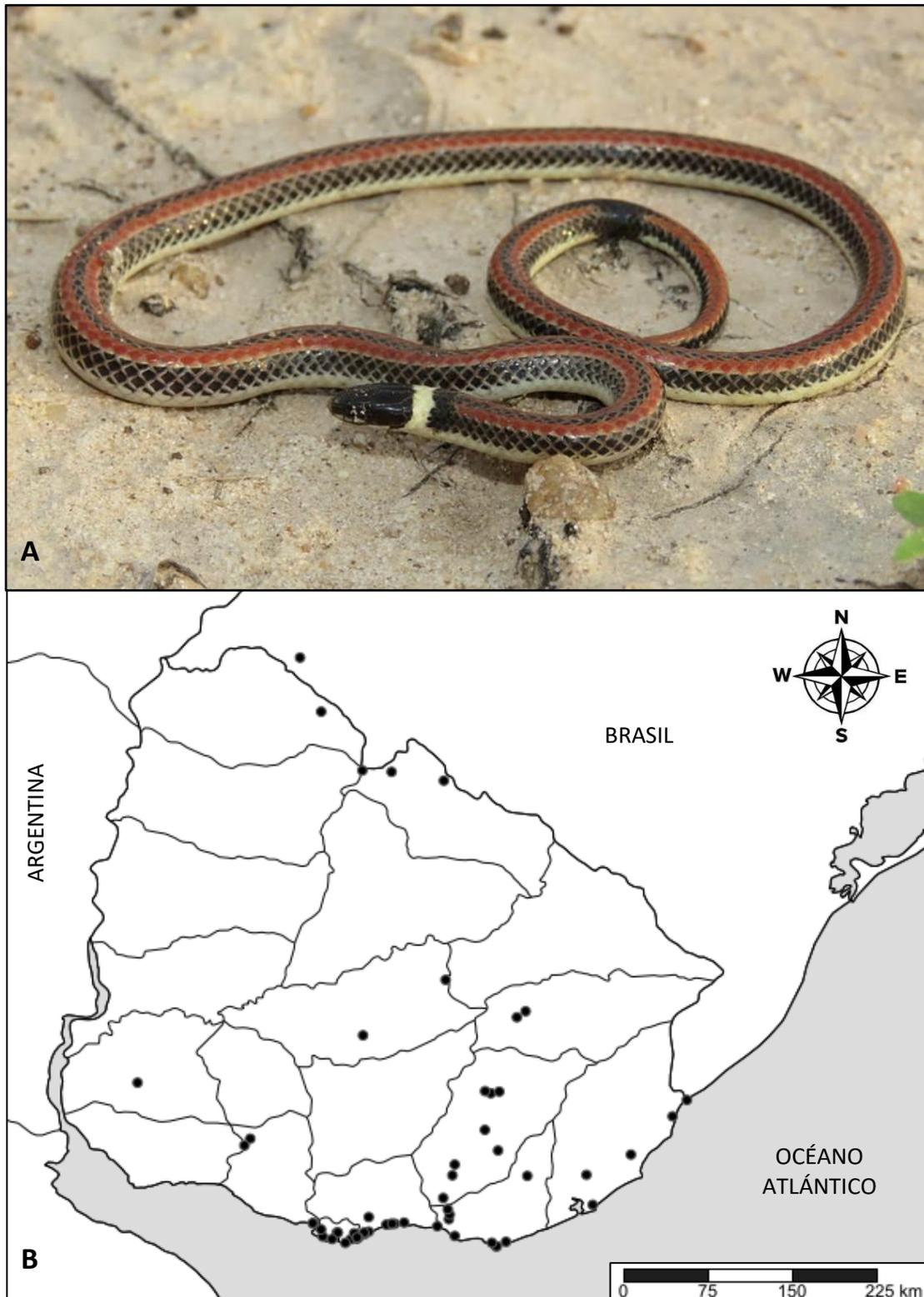


Figura 1. *Phalotris lemniscatus*. A) Detalle de un ejemplar. Foto: Gustavo Casás. B) Registros en base a los ejemplares de la Colección de Zoología de Vertebrados de la Facultad de Ciencias (ZVC-R) y del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN). Mapa realizado en Simplemapp (Shorthouse, 2010).

Las especies fosoriales aún permanecen pobremente estudiadas (Balestrin & Di-Bernardo, 2005; Braz *et al.*, 2014). La mayoría de los estudios en elapomorfinos se han concentrado en aspectos taxonómicos, siendo *Elapomorphus quinquelineatus*, *Apostolepis dimidiata*, *Phalotris lativittatus* y *P. mertensi* las únicas especies cuya biología reproductiva ha sido estudiada (Travaglia-Cardoso *et al.*, 2001; Herédias-Ribas & Sawaya, 2005; Braz *et al.*, 2014; Braz *et al.*, 2015). Se sabe relativamente poco de la biología de *P. lemniscatus*, ya que sólo hay observaciones puntuales acerca de su alimentación (Carreira, 2002) y su biología reproductiva (Vaz-Ferreira *et al.*, 1970; Lema, 1985).

OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es contribuir al conocimiento de la biología reproductiva de *Phalotris lemniscatus* (Serpentes, Colubridae) de Uruguay.

Los objetivos específicos son: **1)** estudiar la posible existencia de dimorfismo sexual y sus características; **2)** estimar aspectos del esfuerzo reproductivo, tales como tamaño de la puesta, frecuencia reproductiva y tamaño al alcanzar la madurez sexual; **3)** caracterizar las etapas del ciclo reproductivo de la especie, evaluando sus determinantes.

HIPÓTESIS

1) En *P. lemniscatus* existe dimorfismo sexual.

Las hembras tendrán mayor tamaño corporal que los machos. En especies de hábitos fosoriales la cola tiende a ser proporcionalmente más corta que en otras especies (King, 1989). De esta manera, según King (1989), el dimorfismo en el largo proporcional de la cola estará sesgado a los machos (King, 1989). En consecuencia, se espera que la diferencia en el tamaño corporal traiga aparejadas diferencias intersexuales de forma corporal y lepidosis.

2) Considerando que las serpientes son animales poeciloterms, el patrón de actividad reproductiva de la especie estará directamente influenciado por la temperatura.

Debido a la estacionalidad de la temperatura en Uruguay, se espera que la actividad reproductiva esté restringida a los meses cálidos. Los registros de adultos serán proporcionalmente más frecuentes en esta época y bajarán en los meses fríos, conforme al período de hibernación. Complementariamente, los registros de neonatos deberían ser altos hacia el fin del verano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se examinó un total de 77 ejemplares de *P. lemniscatus*, 63 de ellos depositados en la Colección de Reptiles de la Sección Zoología Vertebrados de la Facultad de Ciencias (ZVC-R) y 14 en la Colección del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo (MNHN). De esta última se obtuvo autorización para diseccionar diez ejemplares. Los especímenes utilizados en este trabajo representan la totalidad de los depositados en ZVC-R y 78% de MNHN, con fechas de colecta entre 1890 y 2017.

A cada ejemplar se le midió el largo hocico-cloaca (LHC) y largo de la cola (LC), entendidos como la longitud desde la punta del hocico hasta la parte posterior de la escama anal y la longitud desde ésta hasta la punta de la cola, respectivamente. Ambas se midieron con regla milimetrada de precisión 1 mm. Con un calibre digital (precisión 0,01 mm) y una lupa binocular se tomaron medidas del largo de la cabeza (LCa: desde la punta del hocico hasta el proceso retro-articular de la mandíbula (según Moura *et al.*, 2013), ancho máximo de la cabeza (ACa), distancia internasal (DI), diámetro de la órbita (DO) y distancia entre la órbita y la narina (DO-N). Por otro lado, se realizaron conteos de escamas ventrales o gastrostegos (G) y escamas subcaudales o urostegos (Ur), así como de los anchos máximo y mínimo del collar nual (ACNMx y ACNMn), anchos máximo y mínimo del anillo caudal (AACMx y AACMn) y ancho de las líneas longitudinales (ALI, ALM y ALD), conformando así un grupo de variables merísticas (Figura 6 en Anexo I).

Para las disecciones anatómicas se procedió a realizar una incisión medio-ventral y a estaquear los ejemplares a una base fija. Luego de identificar el sexo, se determinó la posición y extensión de las gónadas utilizando como medida el porcentaje de gastrostegos, de acuerdo con Meneghel (1997), debido a que éstos tienen una posición constante con respecto a los órganos internos; su número es variable dentro de una especie (Meneghel, 1997). Esta información se detalla en el Anexo II.

En hembras, se contaron y midieron con calibre digital todos los folículos visibles a simple vista, especificando en qué estructura reproductiva se encontraban (ovario u oviducto, derecho o izquierdo). Cuando esto no fue posible, se utilizó la regla de la lente ocular de la lupa.

En machos, se tomaron medidas del largo y ancho de ambos testículos para calcular el volumen testicular, utilizado en posteriores análisis, según la fórmula del elipsoide (Dunham, 1983):

$$V=4/3.\Pi.(largo/2).(ancho/2)^2$$

En ambos sexos, el estado reproductivo de los especímenes fue estimado utilizando la condición de los tractos reproductivos como indicador. En hembras, la ovulación ocasiona un plegamiento longitudinal de los oviductos (Almeida-Santos *et al.*, 2014). En consecuencia, hembras con oviductos marcadamente plegados, o bien, huevos en oviductos o folículos vitelogénicos secundarios, fueron consideradas maduras (Shine, 1977b). Asimismo, en machos, el pasaje de esperma por los ductos deferentes induce el

enrollamiento y a menudo el opacamiento de los mismos (Shine, 1977a), por lo que estas observaciones fueron consideradas como indicadores de madurez sexual (Shine, 1977a; 1989a).

Dimorfismo sexual

Se realizaron regresiones lineales para comprobar la existencia de isometría o alometría entre LHC (como medida de tamaño) y las demás variables morfométricas. Las pendientes fueron en todos los casos diferentes a 1, por lo que se evidenció alometría. Para quitar el efecto del tamaño a las variables, se utilizó la transformación $Z = X_i (\overline{LHC} / LHC_i)^b$, donde Z es la variable X transformada ya sin el efecto del tamaño (LHC), X_i son los valores de la variable afectada por el tamaño que corresponden a los valores de LHC_i , \overline{LHC} es el promedio del tamaño y b es la pendiente de la regresión lineal de log X vs log LHC (Leonart *et al.*, 2000). Esto se realizó para adultos y juveniles por separado y las variables transformadas se anotaron como "X*".

En cuanto a las variables merísticas, ya que la lepidosis es constante a lo largo de la vida de cada individuo, no se hizo distinción entre adultos y juveniles, ni se estandarizaron los datos.

Para analizar el dimorfismo sexual, los análisis de las variables morfométricas transformadas se hicieron separadamente de los de las merísticas. Un Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA) fue empleado para comprobar diferencias entre los sexos. Este análisis permite evidenciar, para el conjunto de variables de interés, si existen diferencias significativas entre los grupos (Keselman *et al.*, 1998). Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) a partir de una matriz de varianza-covarianza, con el objetivo de visualizar mejor la variación de los datos (Manly & Navarro-Alberto, 2017). Adicionalmente, se llevó a cabo un Análisis Discriminante (DA) para determinar cuáles variables permiten discriminar mejor entre sexos, así como para evaluar el porcentaje de correcta clasificación en los grupos. Dichos análisis se realizaron para adultos y juveniles por separado para variables morfométricas y en conjunto para merísticas. Se evaluó el supuesto de normalidad multivariada a través de los tests de Mardia y Omnibus, considerados adecuados debido a su robustez frente a otros tests (Mardia, 1970; Doornik & Hansen, 2008; Cerron, 2016).

Para cada variable morfométrica transformada y merística, se llevaron a cabo tests U de Mann-Whitney (muchas variables no cumplieron los supuestos para la aplicación de tests paramétricos), con el fin de identificar cuáles son significativamente dimórficas. Se analizaron los supuestos de normalidad de la distribución de los datos y homogeneidad de varianza de todas las variables mediante las pruebas de Shapiro-Wilks y Levene, respectivamente. El Índice de Dimorfismo Sexual (SSD) fue calculado como: $\left[\frac{\overline{LHC} \text{ adultos sexo mayor}}{\overline{LHC} \text{ adultos sexo menor}} \right] - 1$ y fue expresado como positivo si las hembras fueron el sexo de mayor LHC y como negativo en el caso contrario, según Shine (1994).

Madurez sexual, patrón de actividad y ciclo reproductivo

Hembras. Los folículos secundarios son aquellos que serán ovulados en la siguiente temporada reproductiva, por lo que sólo están presentes en hembras maduras, mientras que los primarios están presentes en todo el rango de tamaños (Panzera, 2011). Debido al crecimiento abrupto de los folículos en la vitelogénesis secundaria, el tamaño a partir del cual los folículos se vuelven secundarios puede ser estimado por medio de un gráfico de dispersión (Almeida-Santos *et al.*, 2014). Así, se correlacionó el tamaño del mayor folículo de cada hembra con su LHC, como complemento de la determinación del tamaño en el cual se alcanza la madurez sexual. Se graficó el tamaño del mayor folículo con la estación de colecta (o muerte si correspondiese) de cada hembra para visualizar la distribución de los tamaños a lo largo del año, lo que permite hacer inferencias sobre comienzo, duración y fin de ciertos procesos (vitelogénesis secundaria, ovulación, etc.).

Machos. Se compararon los volúmenes testiculares entre adultos y juveniles. Los mismos fueron logaritmizados para eliminar el efecto del tamaño.

El volumen testicular se puede utilizar como indicador de actividad espermática y permite la descripción del ciclo testicular (Bull *et al.*, 1997; Shine *et al.*, 1999). Para evaluar la variación en el volumen testicular a lo largo del año, se utilizaron los tests no paramétricos de Kruskal-Wallis y Post Hoc de Dunn (Dunn, 1964), utilizando las estaciones y los residuos de la regresión entre el Log del volumen testicular y LHC como variables.

A los efectos de evaluar la estacionalidad del ciclo reproductivo, se analizaron los patrones de actividad anuales de machos, hembras y juveniles, en conjunto con los resultados de la variación del volumen testicular y de la distribución de tamaños foliculares en el año.

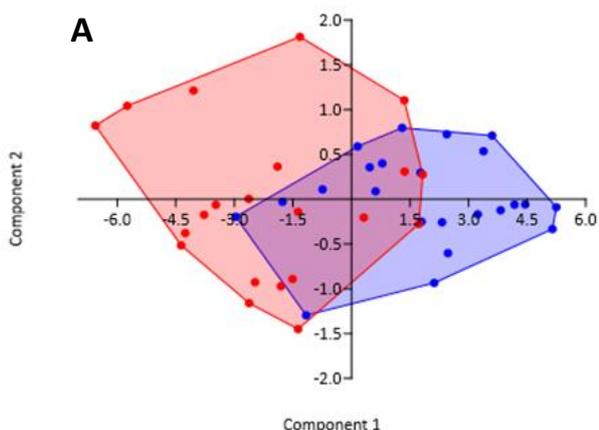
Fueron excluidos de cada análisis, aquellos ejemplares cuyo estado no permitiera la correcta medición de las variables pertinentes. El nivel de significancia (α) fue establecido en 0,05. Todos los análisis fueron realizados mediante el software libre PAST versión 3.16 (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

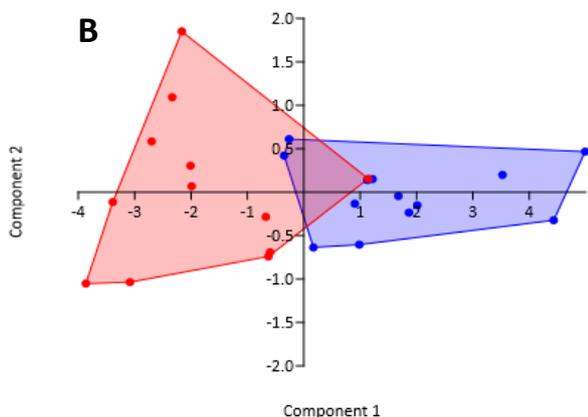
Dimorfismo sexual

El MANOVA arrojó diferencias significativas entre ambos sexos, tanto en adultos ($F = 4,85; p < 0,001$) como en juveniles ($F = 6,26; p < 0,01$). Dado que las variables merísticas no presentaron normalidad, se condujo un Análisis Multivariado de Varianza no paramétrico (PERMANOVA), que también evidenció diferencias entre sexos ($F = 489,1; p = 0,0001$).

Los ACP mostraron que, para las variables morfométricas transformadas, los primeros dos componentes explican el 96% de la varianza en adultos y el 97,6% en juveniles (Figura 2). Sólo el CP1 explica un 91,1% y 90,8%, respectivamente. De los coeficientes de correlación, se desprende que el CP1 correlaciona fuertemente con el largo de la cola (LC), mientras que el CP2 correlaciona con el largo de la cabeza (LCa) y en menor medida con el ancho máximo de la cabeza (ACa); esto se da en adultos y juveniles (Figura 8 en Anexo I). Con respecto a las variables merísticas, un 93,3% de la varianza quedó comprendida en los dos primeros componentes, con CP1 explicando el 86,8% (Figura 3). Éste último se correlacionó fuerte y positivamente con el número de gastrostegos (G) y negativamente y en bastante menor proporción con el número de urostegos (Ur). CP2, por su parte, está relacionado en forma positiva principalmente a Ur y secundariamente al ancho máximo del collar nual (AACMx), al ancho mínimo del collar nual (AACMn) y G (Figura 8 en Anexo I).

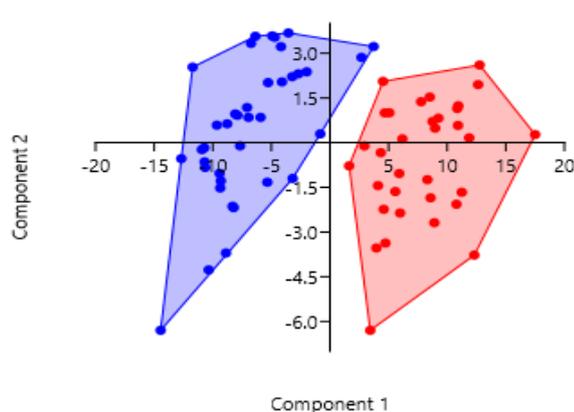


CP	Valor propio	% Varianza
1	8,986	91,14
2	0,480	4,86
3	0,330	3,35
4	0,045	0,45
5	0,012	0,12
6	0,007	0,08



CP	Valor propio	% Varianza
1	5,663	90,77
2	0,425	6,82
3	0,120	1,92
4	0,020	0,32
5	0,006	0,10
6	0,004	0,07

Figura 2. Análisis de Componentes Principales (ACP) para variables morfométricas. A) Adultos: Representación gráfica de los primeros dos componentes principales (CP1 y CP2) y tabla con los valores propios por componente; **B) Juveniles:** Representación gráfica de los primeros dos componentes principales y tabla con los valores propios por componente.



CP	Valor propio	% Varianza
1	68,258	86,78
2	5,118	6,51
3	3,124	3,97
4	1,285	1,63
5	0,547	0,70
6	0,171	0,22
7	0,101	0,13
8	0,054	0,07
9	0,002	0,00

Figura 3. Análisis de Componentes Principales (ACP) para variables merísticas. Representación gráfica de los primeros dos componentes principales (CP1 y CP2) y tabla con los valores propios por componente.

Para las variables morfométricas, el DA logró clasificar de forma correcta el 81,8% de los adultos y 92% de los juveniles. Se obtuvieron las siguientes funciones discriminantes: $D_{\text{Adultos}} = 2,24LC^* + 0,097LCa^* + 0,033DO-N^* + 0,022ACa^* + 0,017DO^* + 0,0038DI^*$ // $D_{\text{Juveniles}} = 1,29LC^* + 0,050ACa^* - 0,040LCa^* + 0,025DI^* + 0,022DO^* - 0,0062DO-N^*$; mostrando que la variable que más aportó fue LC^* para ambos grupos. Para las merísticas, por su parte, el porcentaje de clasificación correcta fue de 100%, siendo G la variable que más contribuyó según la función discriminante $D_{\text{Merísticas}} = -2,27G + 0,93Ur + 0,17AACMn + 0,16ACMx + 0,086ACNMn + 0,020ACNMx - 0,016ALM - 0,015ALI - 0,013ALD$.

Las hembras presentaron mayor LHC que los machos ($U = 41,5$; $z = -4,69$; $p < 0,0001$). LC^* , por su parte, fue proporcionalmente mayor en machos que en hembras ($U = 68$; $z = -4,06$; $p < 0,0001$). La información de estas variables se detalla en la Tabla 1. La hembra con indicios de madurez (pliegues en oviductos) más pequeña midió 219 mm de LHC; sin embargo, todas las hembras tuvieron los oviductos claramente plegados a partir de 263 mm por lo que fueron consideradas adultas y se tomó éste como tamaño de madurez sexual. Por otra parte, el macho adulto más pequeño midió 211 mm de LHC. De estos datos se desprende que los machos alcanzan la madurez sexual con menor tamaño que las hembras. El Índice de Dimorfismo (SSD) fue de 0,48.

No se observaron diferencias significativas entre sexos en las otras variables morfométricas (Tabla 4 en Anexo I). En juveniles, solamente LC^* registró diferencias, siendo mayor en machos que en hembras ($U = 6$; $z = -3,89$; $p < 0,001$) (Tablas en Anexo I). El ejemplar más pequeño midió 128 mm de LHC.

El número de gastrostegos (G) resultó mayor en las hembras, con sólo un 5% ($n = 2$) de solapamiento entre sexos ($U = 16,5$; $z = -7,04$; $p < 0,0001$). Los urostegos (Ur) también fueron un carácter dimórfico, con conteo mayor en machos ($U = 5,5$; $z = -7,17$; $p < 0,0001$). La información se encuentra detallada en la Tabla 1.

Adicionalmente, el ancho mínimo del anillo caudal fue mayor en machos que en hembras (AACMn: $U = 338$; $z = -3,42$; $p < 0,001$). En los primeros midió entre dos y nueve escamas en su mínimo y entre cinco y 11 en su máximo (AACMn: $\bar{x} = 6$; $SD = 1,47$; $n = 38$ / AACMx: $\bar{x} = 7,5$; $SD = 1,65$; $n = 38$); en hembras fue de dos a ocho y de dos a 11, respectivamente (AACMn: $\bar{x} = 5$; $SD = 1,10$; $n = 33$ / AACMx: $\bar{x} = 6,5$; $SD = 2,09$; $n = 33$). El ancho mínimo del collar nugal (ACNMn) también resultó mayor en machos que en hembras ($U = 379$; $z = -2,98$; $p < 0,01$). El resto de las variables no exhibió diferencias intersexuales (Tabla 3 en Anexo I).

Tabla 1. Variables morfométricas (mm) y merísticas (nº escamas) dimórficas. LHC: Largo Hocico Cloaca; LC: Largo de la Cola; G: Gastrostegos o escamas ventrales; Ur: Urostegos o escamas subcaudales; ACNMn: Ancho del Collar Nugal Mínimo; AACMx: Ancho del Anillo Caudal Máximo; AACMn: Ancho del Anillo Caudal Mínimo.

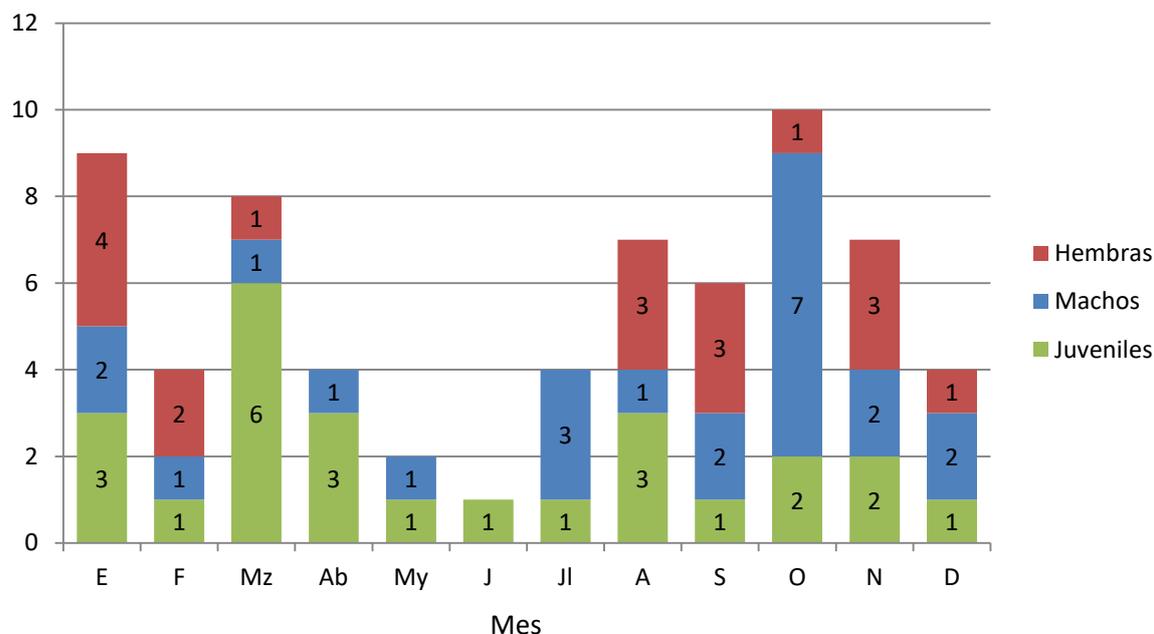
Variable	Adultos				Juveniles			
	Machos (N = 23)		Hembras (N = 21)		Machos (N = 13)		Hembras (N = 12)	
Morfométrica	$\bar{x} \pm SD$	Rango						
LHC	259,3 ± 35,2	211–346	384,9 ± 97,2	263–562	164,6 ± 23,0	128–196	190,8 ± 43,0	133–239
LC	28 ± 3,49	21–36	30,5 ± 7,2	22–49	16,92 ± 2,43	13–22	15,08 ± 3,58	11–20
Merística	Machos (N = 38)		Hembras (N = 33)		Machos (N = 13)		Hembras (N = 12)	
	$\bar{x} \pm SD$	Rango						
G	193 ± 4,27	184 – 204	206,5 ± 3,73	200 – 216	206,5 ± 3,73	200 – 216	206,5 ± 3,73	200 – 216
Ur	28/28 ± 1,49	24/24 – 31/31	22/22 ± 1,49	19/19 – 25/24	22/22 ± 1,49	19/19 – 25/24	22/22 ± 1,49	19/19 – 25/24
ACNMn	0,97 ± 0,75	0 – 2	0,45 ± 0,58	0 – 2	0,45 ± 0,58	0 – 2	0,45 ± 0,58	0 – 2
AACMn	6,10 ± 1,47	2 – 9	5,06 ± 1,03	3 – 8	5,06 ± 1,03	3 – 8	5,06 ± 1,03	3 – 8

Madurez sexual, patrón de actividad y ciclo reproductivo

Hembras. Se analizó un total de 33 hembras, 21 adultas (18 con fecha de colecta) y 12 juveniles (11 con fecha de colecta). Se evidenció que las hembras adultas tienen gónadas significativamente más grandes que las juveniles ($U_{GD} = 22,5$; $z_{GD} = -3,86$; $p_{GD} < 0,001$ / $U_{GI} = 35,5$; $z_{GI} = -3,38$; $p_{GI} < 0,001$) (Ver Anexo II). Se observaron folículos vitelogénicos menores a 3 mm en todo el rango de tamaños (Figura 9 en Anexo I) y la hembra madura más pequeña (MNHN 6224: 263 mm) tuvo un tamaño folicular máximo de 3,78 mm, por lo que quizá podría tomarse esta medida como referencia para determinar el comienzo de la vitelogenénesis secundaria. Sin embargo, en el gráfico mencionado no se nota un aumento marcado del tamaño de los

foliculos para valores de LHC cercanos al tamaño de madurez propuesto (263 mm), por lo que no es clara la transición entre vitelogénesis primaria y secundaria. Debido a esto, no fue posible obtener información con respecto al esfuerzo reproductivo en relación al largo hocico-cloaca.

A



B

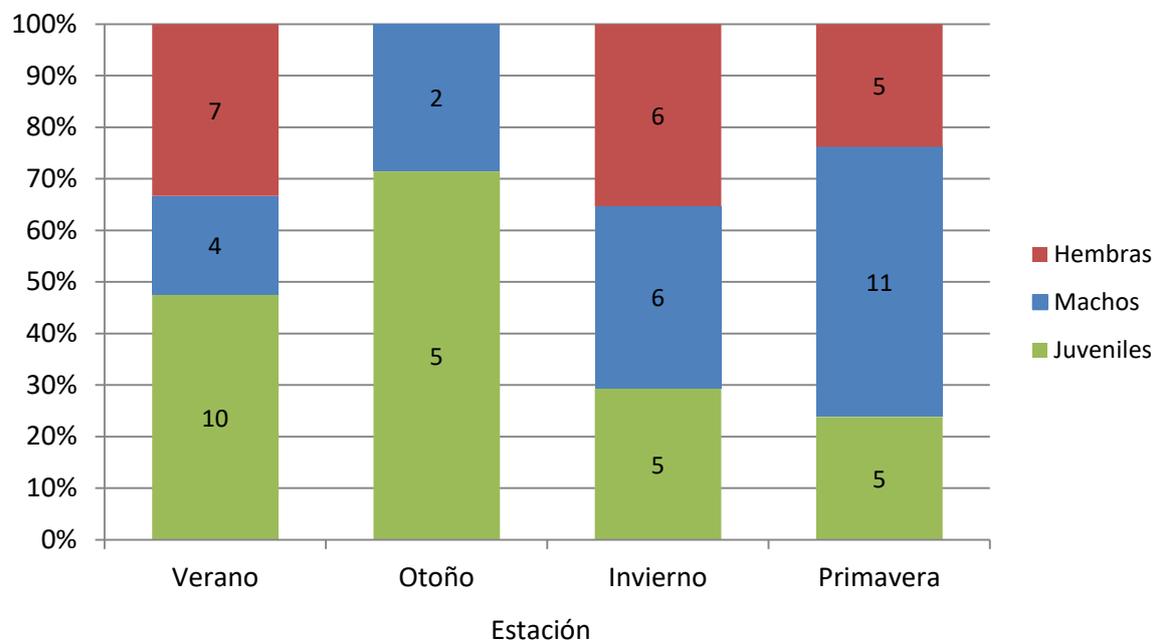


Figura 4. Frecuencia de individuos a lo largo del año. A) Frecuencia mensual medida en n° de registros. **B)** Frecuencia estacional. Se indica en el eje de las ordenadas el porcentaje de representación de cada grupo y en cada barra el número de registros. Verano: enero, febrero y marzo; Otoño: abril, mayo y junio; Invierno: julio, agosto y setiembre; Primavera: octubre, noviembre y diciembre.

Para las hembras adultas, los registros se distribuyeron entre agosto y marzo en una proporción relativamente similar entre las estaciones, aunque algo mayor en verano y menor en primavera (35% en invierno, 24% en primavera y 33% en verano). Ninguna fue registrada en otoño. Asimismo, del total de hembras, 33% fue registrado hacia el fin del invierno, 39% en verano y 28% en primavera (Figura 4).

Las hembras de mayor tamaño se registraron entre noviembre y febrero (Figura 5). Los mayores tamaños foliculares se concentraron en primavera y verano (Figura 9 en Anexo I). Una hembra colectada en diciembre (ZVC-R 3914: 460 mm) contenía dos huevos en el oviducto derecho y seis en el izquierdo. Dos hembras, una colectada a principios de noviembre y otra sin fecha de colecta (ZVC-R 6696: 479 mm; ZVC-R 1623: 535 mm), presentaron folículos muy agrandados ($\bar{x} = 14,8$ mm; $n = 9$ / $\bar{x} = 11,1$ mm; $n = 8$) dispuestos en fila en número de cuatro por ovario, entre los cuales había numerosos folículos más pequeños (≤ 6 mm). Otra hembra sin fecha de colecta (325 mm) contenía un solo huevo de gran tamaño (35,07 x 6,97 mm) alojado en el oviducto izquierdo, además de folículos menores en los ovarios (≤ 4 mm). Adicionalmente, una hembra colectada en el mes de enero presentaba los oviductos realmente estirados y algunos folículos ováricos (≤ 5 mm).

Machos. En 35 individuos analizados (22 adultos y 13 juveniles) se observó que los adultos tienen gónadas significativamente más grandes que los juveniles ($U = 0$; $z = -4,86$; $p < 0,0001$) y que las derechas son anteriores con respecto a las izquierdas para ambos grupos. Los análisis no arrojaron diferencias entre el volumen testicular izquierdo y derecho ni en adultos ni en juveniles ($U_o = 229$; $z_a = -0,29$; $p_o \approx 0,77$ / $U_j = 77$; $z_j = -0,36$; $p_j \approx 0,72$) (ver Anexo II). Según los tests de Kruskal-Wallis y Post Hoc de Dunn, el volumen testicular no varió a lo largo del año en adultos ni en juveniles (Tabla 2).

Tabla 2. Variación del volumen testicular a lo largo del año. Resultados de los tests de Kruskal-Wallis y Post Hoc de Dunn para la comparación de los residuos de la regresión entre el Log del volumen testicular y Largo Hocico-Cloaca, entre las cuatro estaciones. TEST. IZQ.: Testículo izquierdo; TEST. DER.: Testículo derecho; V: Verano (enero, febrero y marzo); O: Otoño (abril, mayo y junio); I: Invierno (julio, agosto y setiembre); P: Primavera (octubre, noviembre y diciembre). Nivel de significancia (α) = 0,05.

		Kruskall-Wallis	Post Hoc de Dunn					
			V-O	V-I	V-P	O-I	O-P	I-P
TEST. IZQ.	Adultos	H = 1,04	z = 0,80	z = 0,91	z = 0,60	z = 0,12	z = 0,44	z = 0,46
		p = 0,79	p = 0,42	p = 0,36	p = 0,55	p = 0,90	p = 0,66	p = 0,65
	Juveniles	H = 0,88	z = 0	z = 0,47	z = 0,61	z = 0,42	z = 0,56	z = 0,94
		p = 0,83	p = 1	p = 0,64	p = 0,54	p = 0,67	p = 0,27	p = 0,35
TEST. DER.	Adultos	H = 2,05	z = 1,33	z = 0,99	z = 0,68	z = 0,63	z = 0,97	z = 0,47
		p = 0,56	p = 0,18	p = 0,32	p = 0,50	p = 0,53	p = 0,33	p = 0,64
	Juveniles	H = 2,2	z = 1,01	z = 0,047	z = 1,14	z = 0,94	z = 0,23	z = 1,08
		p = 0,53	p = 0,31	p = 0,96	p = 0,26	p = 0,34	p = 0,81	p = 0,28

En cuanto a los machos adultos, se trabajó con 23, que son los que contaban con fecha de colecta. Si bien estuvieron presentes a lo largo del año (excepto junio), estuvieron más representados en primavera (52,4% de las colectas), especialmente en el mes de octubre con siete registros. En invierno, verano y otoño el porcentaje de colectas fue de 35%, 19% y 28,6% respectivamente. Por su parte, del total de machos colectados, 47,8% fue en primavera, 26,1% en invierno, 17,4% en verano y 8,7% en otoño (Figura 4). Cabe destacar que los ejemplares colectados en julio fueron hallados bajo piedra, probablemente aletargados.

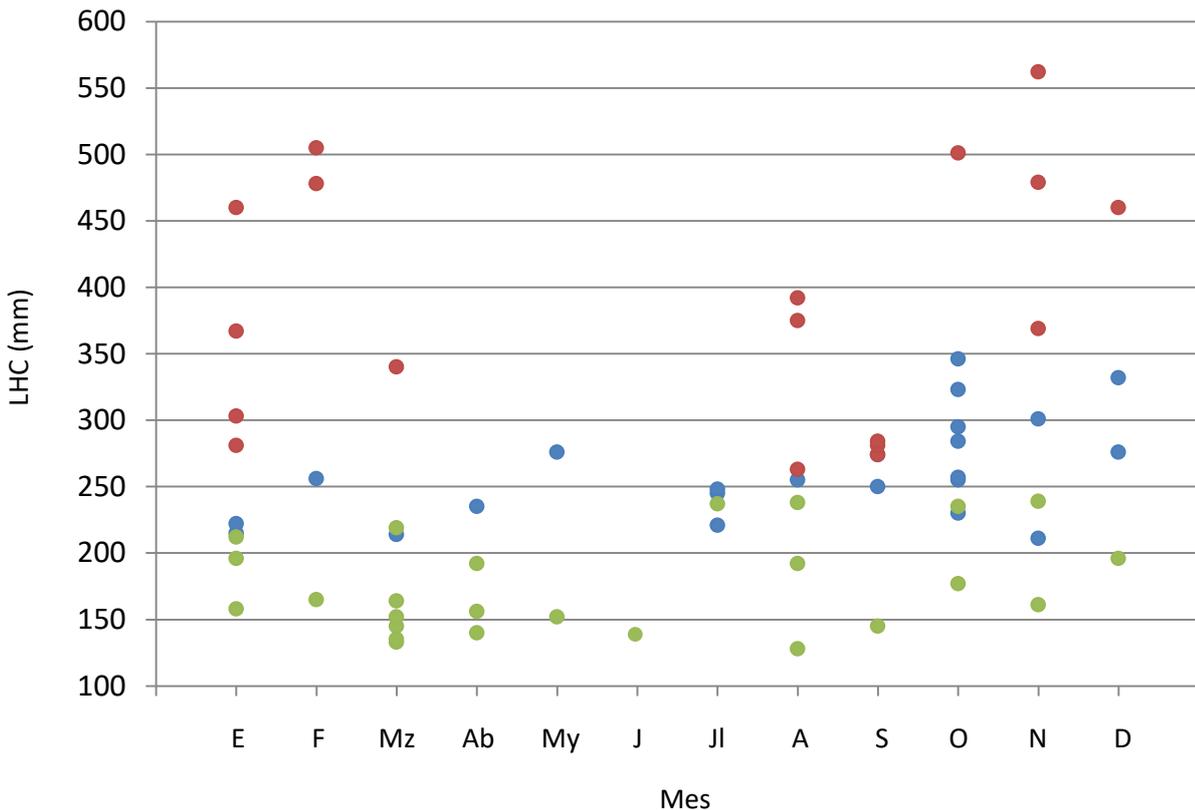


Figura 5. Distribución de los tamaños de los ejemplares colectados según los meses del año. LHC es el largo hocico-cloaca medido en milímetros. El color verde representa a los juveniles, el azul a los machos adultos y el rojo a las hembras adultas.

Todos los machos mayores a 211 mm presentaron los ductos deferentes enrollados, por lo que se consideraron maduros. El macho maduro más pequeño (ZVC-R 6390) resultó particularmente problemático para determinar su estado de madurez y sólo se logró al estirar los ductos bajo lupa binocular. No se pudo determinar el estado reproductivo de un ejemplar menor (ZVC-R 377: 206 mm) por encontrarse las gónadas y tractos reproductivos dañados. Sucedió algo similar con otro espécimen (ZVC-R 4170: 276 mm), pero si bien las gónadas estaban desprendidas y fuera de lugar, los ductos deferentes estaban intactos.

Juveniles. Hay registros de juveniles en todos los meses del año. De los 31 ejemplares (número total de la muestra), seis no fueron incluidos por no tener fecha de colecta.

Un 60% fue colectado en verano y otoño y representa un 55,5% de todos los individuos de la especie colectados en estas estaciones. El restante 40% se dividió equitativamente entre invierno y primavera y representa un 26,3% de todos los individuos en esas estaciones (Figura 4).

El juvenil más pequeño midió 128 mm de LHC (ZVC-R 2882) y resultó ser un macho; el más grande fue una hembra de 239 mm (ZVC-R 696). Dos ejemplares (ZVC-R 4544: 164 mm; ZVC-R 4545: 145 mm), macho y hembra, fueron capturados muertos juntos en la Ruta 9 entre las dos entradas de la ciudad de Castillos en el mes de marzo. Otro ejemplar (ZVC-R 932: 140 mm) no contenía ningún órgano dentro por lo que no se pudo determinar el sexo y solamente se le extrajo información merística.

DISCUSIÓN

Dimorfismo sexual

Tanto el MANOVA como el PERMANOVA sugieren que existe dimorfismo sexual en *P. lemniscatus* a lo largo de su ontogenia y que no estaría restringido a los adultos. Los resultados de los ACP y los DA son consistentes con esto y señalan a LC* como la variable que explica la gran mayoría de la variabilidad de la muestra para el conjunto de variables morfométricas en ambos grupos etarios y a G y Ur para el conjunto de variables merísticas.

En la representación gráfica de los primeros dos componentes se pueden observar distintos grados de superposición de ambos sexos (Figuras 2 y 3). En los datos morfométricos, se distinguen los dos grupos, con los machos agrupados hacia la derecha y las hembras a la izquierda con un poco más de dispersión en el CP2. En adultos se observa un poco más de solapamiento entre los grupos que en juveniles. Este resultado sugiere que los machos tendrían mayor largo relativo de la cola que las hembras y que no habría diferencias intersexuales aparentes en el tamaño de la cabeza (CP2). Por otra parte, para los datos merísticos se observa una separación mucho más marcada entre los grupos, esta vez con los machos agrupados hacia la izquierda y levemente hacia arriba en el gráfico y las hembras hacia la derecha y apenas hacia abajo. Esto se interpreta como que las hembras tienen mayor número de gastrostegos y menor de urostegos que los machos, lo que constituyen patrones comunes entre las serpientes (López & Giraud, 2008).

Los análisis univariados también son consistentes y apoyan los resultados arrojados por los multivariados. El rango de valores de LHC estuvo dentro de lo reportado por Carreira *et al.* (2005) y fue algo menor a lo observado por Lema (1985). Se observó que las hembras adultas tienen significativamente mayor LHC y

alcanzan la madurez sexual con mayor tamaño que los machos adultos. Este constituye un patrón muy común de dimorfismo sexual observado en las serpientes (Shine, 1990; 1994).

Por su parte, en juveniles no se observó dimorfismo sexual en LHC, lo que sugiere que el establecimiento del mismo se da a partir de la madurez sexual. Probablemente, su origen sería a causa de ambas estrategias reproductivas diferentes adoptadas por machos y hembras que inciden sobre las tasas de crecimiento (Shine, 2003). Por un lado, las hembras concentran su energía en el crecimiento para sobrellevar los costos que la reproducción les impone: destino de sus reservas al desarrollo de la descendencia, reducción de la tasa de alimentación por falta de espacio físico durante la gestación y reducción en la movilidad con aumento del riesgo de mortalidad (Gadgil & Bossert, 1970; Seigel *et al.*, 1987; Madsen & Shine, 1999). Contrariamente, los machos se ven favorecidos en cuanto a su éxito reproductivo cuando alcanzan la madurez sexual a menores tamaños debido a una mayor facilidad para calentarse con el aumento de las temperaturas y, por consiguiente, mayor actividad a menores costos metabólicos (Shine, 1978a; Madsen *et al.*, 1993).

Shine (1978a) sostiene que un mayor tamaño en machos resulta ventajoso en los combates por acceso a hembras, por lo que plantea que éstas tienen mayor LHC que los machos cuando no existe este comportamiento. Concordantemente, un mayor tamaño en hembras permite mayor almacenamiento de reservas, mayores puestas y mayor frecuencia reproductiva (Lourdais *et al.*, 2003). Los hábitos de vida fosoriales y la ausencia de registros de combates entre machos en Elapomorhini sugieren que es improbable que se dé en *P. lemniscatus*, lo que es apoyado por estudios en otros elapomorfinos (Herédias-Ribas & Sawaya, 2005; Braz *et al.*, 2014). Sin embargo, sí se ha registrado combate en especies del grupo *Micrurus frontalis* (Aguiar, 2008; Coeti, 2016), que tienen patrones de coloración aposemática y hábitos similares a los de esta especie. Teniendo en cuenta estos factores, cabe la posibilidad de que exista combate y aún no haya sido registrado.

Otra explicación para el dimorfismo sexual en LHC observado sería que hubiese una predación diferencial sesgada hacia los machos debido a su mayor exposición durante la búsqueda de hembras (Andrén, 1985). Si este fuera el caso, debido a la misma razón se podría esperar que también hubiera mayor predación sobre las hembras en la época de oviposición y alimentación posterior a ésta (Shine, 1988; Lorigou *et al.*, 2013; Seigel *et al.*, 1987). Sin embargo, dados los hábitos alimentarios de esta especie y que suele realizar sus puestas en sitios protegidos (Vaz-Ferreira *et al.*, 1970), no parecería probable que se diera este tipo de predación sesgada.

El Índice de Dimorfismo Sexual (SSD) fue de 0,48, lo que representa un valor elevado en comparación con otros dipsadinos: *Xenodon merremi* (0,40), *Erythrolamprus miliaris* (0,19 – 0,26), *Lygophis anomalus* (0,16) (Pizzatto *et al.*, 2008; Pizzatto & Marques, 2006; Panzera & Maneyro, 2013), incluso con otras especies fosoriales: *M. altirostris* (-0,14), *Atractus reticulatus* (0,20), *A. paraguayensis* (0,18) (Aguiar, 2008; Balestrin

& Di-Bernardo, 2005; Zanella & D'Agostini, 2018). Según Shine (1994), altos valores de SSD indicarían ausencia de combate entre machos y viceversa, lo que es apoyado por la literatura disponible sobre el género *Micrurus* (Marques, 2002; Marques *et al.*, 2013; Coeti, 2016). Por otro lado, Pizzato *et al.* (2008) sostienen que, al menos para los Xenodontini, el SSD aumenta en especies grandes, pero en especies pequeñas se espera observar valores bajos. Debido a esto, llama la atención el alto SSD encontrado en *P. lemniscatus*, teniendo en cuenta que Braz *et al.* (2014) registraron un SSD de 0,33 para *P. lativittatus*, una especie considerablemente más grande. Podría darse que el tamaño de la muestra (23 machos y 21 hembras) estuviera afectando este resultado en el caso de que existiera un pequeño sesgo de tamaño hacia las hembras.

El LC representó en promedio 1/10 del largo total en machos y 1/14 en hembras, similar a lo reportado por Carreira *et al.* (2005) (1/13) y a lo predicho por Savitzky (1983) para especies fosoriales. Los machos tuvieron proporcionalmente LC significativamente mayor que las hembras, lo cual también es un patrón común en las serpientes (Webb *et al.*, 2000; Mesquita *et al.*, 2013) y se condice con observaciones previas en *P. lemniscatus*, *P. mertensi* y *P. lativittatus* (Lema, 1985; Herédias-Ribas & Sawaya, 2005; Braz *et al.*, 2014). Adicionalmente, esto fue cierto tanto en adultos como en juveniles, similar a lo observado por López & Giraud (2008) en *P. patagoniensis*.

El dimorfismo en el largo de la cola suele deberse a que los machos requieren de más espacio que las hembras, para alojar los hemipenes y sus músculos retractores (King, 1989). Se ha observado que, dentro de una misma especie, machos más grandes (con mayor LC) obtienen más cópulas (Madsen & Shine, 1993). Sin embargo, al analizar la relación LC/LHC, se encontró que el mayor número de cópulas lo obtienen machos con valores de esta relación cercanos al promedio (Shine *et al.*, 1999). Por su parte, Kaufman & Gibbons (1975) plantean que la cola más larga en machos provee ventajas durante el cortejo de tipo "mating ball", en el cual varios machos se entrelazan a una hembra y buscan desplazar la cola de sus competidores para lograr la cópula (Aleksiuk & Gregory, 1974; Shine, 1994). No obstante, este tipo de cortejo se ha registrado en unas pocas especies que tienden a formar grandes agregaciones de individuos, principalmente en la subfamilia Natricinae (Joy & Crews, 1985; Luiselli, 1996); por tanto es altamente improbable que sea el caso de *P. lemniscatus*. Esto sugiere que el largo de la cola no influye en el éxito reproductivo de los machos y que, por consiguiente, el dimorfismo en LC se debería principalmente al requerimiento de espacio físico para los órganos reproductores.

Una hipótesis alternativa y no excluyente, también planteada por Kaufman & Gibbons (1975), propone que la cola proporcionalmente más larga en machos sería resultado indirecto del dimorfismo existente en LHC, es decir, surgiría secundariamente de la "necesidad" de las hembras de maximizar su capacidad abdominal. De todas formas, la causa exacta de la evolución de colas más largas en machos aún no es clara (Shine *et al.*, 1999).

Las hembras tuvieron un conteo de G significativamente mayor que los machos, con un muy pequeño porcentaje de superposición. En adultos, esta diferencia se explicaría como el resultado del dimorfismo en LHC: un mayor LHC en hembras trae aparejado un aumento en el número de escamas ventrales (como sugiere el ACP). Similarmente, en machos el mayor LC estaría determinando el mayor número de Ur observado con respecto a las hembras. El dimorfismo en ambas variables también es común entre las serpientes (López & Giraudo, 2008). Lema (1985) analizó una muestra de *P. lemniscatus* mayor a la de este estudio y registró rangos de valores de G y Ur más amplios y con mayor grado de superposición entre sexos, sugiriendo que no existiría tal diferenciación. De todas formas, este estudio indica que al menos en poblaciones uruguayas estos caracteres sí serían dimórficos.

El anillo caudal resultó más ancho en machos que en hembras (AACMn). Por su parte, el collar nual (ACNMn) varió entre cero y tres escamas de ancho y concuerda con lo reportado por Carreira *et al.* (2005). Estos caracteres son generalmente utilizados en estudios de tipo taxonómico y no está claro qué implicancia tienen desde el punto de vista biológico. Es posible que el tamaño de la muestra pueda estar incidiendo sobre el resultado.

No se observaron diferencias intersexuales en ninguna otra variable, lo que sugiere que no habría dimorfismo sexual en el patrón de diseño ni en la forma de la cabeza. La ausencia de dimorfismo en la forma de la cabeza está muy extendida en las serpientes (Pizzatto, 2003; Aguiar, 2008), pero cuando se da, suele ser mayor en las hembras (Shine, 1991). Si bien las diferencias en la forma de la cabeza pueden tener varias explicaciones (Panzera, 2011), suelen estar asociadas a una divergencia dietaria (Shine, 1991; Klaczko *et al.*, 2016). Por tanto, hembras y machos de *P. lemniscatus* se alimentarían del mismo tipo de presas, lo que tiene sentido siendo una especie con adaptaciones a un estilo de vida fosorial, que impone una serie de restricciones físicas (Savitzky, 1983). De esta forma, se especializaría en consumir presas delgadas y alargadas (Lema, 2011; Klaczko *et al.*, 2016). En *P. lativittatus*, los machos tienen cabezas más grandes que las hembras (Braz *et al.*, 2014). Los autores descartan la acción de la selección sexual según Shine (1991) y lo atribuyen a una posible mejor habilidad para cavar en hembras. De antemano, no parecería haber un sentido biológico en este rasgo, pero hacen falta estudios con más especies de Elapomorhini para comprender mejor su relevancia.

Madurez sexual y fecundidad

Hembras. Todas las hembras tuvieron los oviductos plegados a partir de los 263 mm (MNHN 6224). Este tamaño de madurez es considerablemente menor que el reportado para otros Elapomorhini (Braz *et al.*, 2014), pero es muy similar al de otros dipsadinos de tamaño similar a *P. lemniscatus* (Frota, 2005; Oliveira, 2005; Marques *et al.*, 2006). Tres hembras menores a 263 mm (ZVC-R 1838, ZVC-R 167 y ZVC-R 3779) tuvieron plegamientos a nivel oviductal, aunque muy suaves y en sus extremos distales, lo que podría deberse a la constitución misma de la región infundibular (Blackburn, 1998). Alternativamente, podría ser

que estuvieran en vitelogénesis secundaria de su primer período reproductivo y ya exhibieran pliegues oviductales (Almeida-Santos *et al.*, 2014), pero este no parece ser el caso debido a los bajos tamaños foliculares que presentaban estos ejemplares (< 3 mm).

Todas las hembras consideradas en este estudio como inmaduras presentaron folículos vitelogénicos menores a 3 mm y la hembra madura más pequeña tuvo folículos cercanos a los 4 mm. Los tamaños foliculares mayores fueron graficados en función de LHC para identificar el tamaño en el que se vuelven secundarios (Almeida-Santos *et al.*, 2014). En el gráfico se esperaría observar, a valores de LHC mayores al tamaño de madurez sexual, tanto tamaños foliculares grandes como pequeños, de acuerdo con el crecimiento folicular abrupto que se da en la vitelogénesis secundaria; sin embargo, solamente se observan algunos puntos aislados y para valores muy altos de LHC. Probablemente el tamaño de la muestra está incidiendo sobre este resultado. Para muchas especies de dipsadinos se han reportado valores algo superiores a 4 mm (Oliveira, 2005; Bonfiglio, 2007; Rebelato *et al.*, 2016), incluso para otras especies fosoriales de tamaño algo menor (Marques & Puerto, 1998; Balestrin & Di-Bernardo, 2005). Contrariamente, Pinto & Fernandes (2004) registraron tamaños foliculares secundarios de 3 mm para *E. poecilogyrus poecilogyrus* del sudeste de Brasil. Considerando que esta especie es ligeramente de mayor porte, sería plausible observar folículos secundarios en el entorno de los 4 mm en *P. lemniscatus*. De todas maneras, son necesarios estudios que incluyan análisis histológicos y/o histoquímicos, a fin de saber esta información con certeza (Aldridge, 1979).

No fue posible obtener información sobre el esfuerzo reproductivo en relación a LHC, pero sí sobre la fecundidad, la cual fue comparada con registros en la literatura (Vaz-Ferreira *et al.*, 1970; Lema, 1985).

El ejemplar ZVC-R 3914, capturado en diciembre, contenía ocho huevos en sus oviductos, que midieron en promedio 14,87 x 7,28 mm, con una relación entre los ejes mayor y menor de 2,04. Las dimensiones de los huevos son algo menores que las reportadas por Vaz-Ferreira *et al.* (1970) (25,6 x 13,6 mm) y similares a las de Lema (1985). Esto probablemente se debe a que tanto en Lema (1985) como en este trabajo, los huevos analizados fueron extraídos de los oviductos, mientras que Vaz-Ferreira *et al.* (1970) midieron una puesta de huevos en avanzado estado de desarrollo, extraída de un hormiguero de *Acromyrmex lobicornis* hacia mediados del verano. Podría darse que al momento de realizar la puesta, los huevos de ZVC-R 3914 llegaran a ser levemente mayores. Sin embargo la diferencia de tamaño observada lleva a pensar que simplemente se traten de huevos de menor tamaño. Adicionalmente, la proporción entre el largo y el ancho de los mismos coincidió con la registrada por Vaz-Ferreira *et al.* (1970).

Otras dos hembras exhibieron resultados similares. Por un lado, ZVC-R 6696 presentó nueve folículos muy agrandados y aún contenidos dentro de los ovarios, cinco en el derecho y cuatro en el izquierdo, que promediaron 14,8 mm de largo. El tamaño muy similar al de los huevos registrados en el ejemplar anterior sugiere que esta hembra, colectada en el mes de noviembre, estaba a punto de ovular al momento de ser

muerta. Por otro lado, en ZVC-R 1623 se registraron cuatro folículos notoriamente agrandados en cada ovario, que midieron en promedio 11,1 x 5,44 mm, manteniendo una relación largo/ancho ya registrada para esta especie (Vaz-Ferreira *et al.*, 1970; Lema, 1985). Esta hembra no contaba con fecha de colecta pero a juzgar por el estado de sus gónadas, es probable que su colecta (y muerte) haya ocurrido a mediados de la primavera.

Las tres hembras mencionadas contenían folículos de entre 4 y 7 mm de largo, además de los huevos o folículos a ser ovulados. Algunas explicaciones para esto son: a) que los folículos vitelogénicos se vuelvan secundarios a tamaños mayores a los surgeridos anteriormente (4 mm); b) que las hembras realicen más de una puesta por temporada reproductiva; c) que se trate de folículos en proceso de reabsorción (Blackburn, 1998; Bonnet *et al.*, 2008). Los estudios en otros dipsadinos ya mencionados sugieren a la primera como la explicación más probable. Los resultados de este estudio y la bibliografía indican que *P. lemniscatus* tiene una baja fecundidad, lo que es consistente con su estilo de vida (Willson & Dorcas, 2004) y con lo observado en otras especies fosoriales (Travaglia-Cardoso *et al.*, 2001; Braz *et al.*, 2015). En contraposición, especies no fosoriales de tamaño similar producen puestas más grandes (Frota, 2005). Por lo tanto, es improbable que se produzcan dos puestas anuales por individuo en *P. lemniscatus*. Por otra parte, se necesitan estudios que aborden la temática de la resorción folicular, a fin de evaluarla como explicación posible.

Llama la atención la diferencia observada en el tamaño y forma de los huevos registrados en esta especie, en comparación con otras especies fosoriales donde tienden a ser pronunciadamente más largos (Aguiar, 2008; Coeti, 2016). En este estudio y anteriores, la relación largo/ancho fue ligeramente superior a 2, en contraposición con lo observado en *P. lativittatus* (3,12) y *Apostolepis dimidiata* (6,23) (Braz *et al.*, 2009; 2015). Sin embargo, la hembra MNHN 1800, de 325 mm de largo, contenía un solo huevo oviductal con relación largo/ancho de 5,03. Esto indica que existe un compromiso entre el tamaño y/o forma de los huevos y el número de los mismos por puesta, lo cual ha sido ampliamente reportado en las serpientes (Ford & Seigel, 1989a). Así, hembras de menor tamaño (y generalmente con menos recursos disponibles para la reproducción o ante condiciones adversas), suelen producir menos cantidad de huevos, aunque proporcionalmente más grandes a fin de favorecer las chances de supervivencia de las crías. Contrariamente, las hembras más grandes (generalmente con más recursos), son capaces de producir puestas más numerosas con neonatos proporcionalmente más pequeños.

Machos. Los testículos derechos se encontraron más anteriores que los izquierdos, lo que es un rasgo típico entre las serpientes (Gribbins & Rheubert, 2011). Si bien se registró una pequeña diferencia de tamaño en favor de los testículos derechos, ésta no fue significativa. Los testículos de los adultos fueron mayores que los de los juveniles, lo que es esperable, ya que la producción de esperma causa un engrosamiento de los túbulos seminíferos y en consecuencia, del propio testículo (Gribbins & Rheubert, 2011).

Debido al enrollamiento que ocasiona el pasaje del esperma por los ductos deferentes a la salida del epidídimo (Shine, 1977b), en muchos estudios se considera a los individuos que los presentan, como maduros (ej.: Pizzatto, 2003; 2005). La observación del estado de los ductos deferentes en *P. lemniscatus* resultó bastante más difícil que en otras especies (Jaim Sivan, com. pers.). En los ejemplares más pequeños fue necesario estirar los ductos a gran aumento; sólo en los más grandes se evidenciaron a simple vista. Esto seguramente se debe al pequeño tamaño impuesto por la fosorialidad.

Al igual que en las hembras, los machos fueron maduros a partir de un tamaño (ZVC-R 6390: 211 mm) bastante menor que en otros Elapomorphini, aunque muy similar que en otras especies de igual porte (Goldberg, 2007; Zanella & D'Agostini, 2018). El ejemplar ZVC-R 6390 tiene fecha de colecta en noviembre, por lo que ese año puede haber sido su primer evento reproductivo. Contrariamente a lo que se observó en las hembras, ningún ejemplar menor a ZVC-R 6390 mostró indicios de madurez sexual. Sin embargo, el estado de los ductos deferentes de un espécimen menor (ZVC-R 377: 206 mm) no permitió determinar su condición reproductiva, por lo que el tamaño de madurez podría ser menor.

Los análisis de Kruskal-Wallis y Pos Hoc de Dunn revelaron que no existen diferencias significativas en el volumen testicular en el año para ninguno de los testículos, lo que sugiere que la producción de esperma es continua (Bull *et al.*, 1997). Adicionalmente, en un análisis preliminar (Jaim Sivan, en prep.), se observó esperma en testículos de individuos colectados en todas las estaciones y no registró variación anual en el diámetro de los túbulos seminíferos, lo que apoya los resultados de este trabajo. No obstante, estudios recientes sugieren la inclusión de análisis microscópicos cuando se trabaja con material de colecciones, debido a distintos factores que pueden afectar la forma y tamaño de las gónadas (Panzera & Maneyro, 2013; Almeida-Santos *et al.*, 2014; Sivan *et al.*, 2016). Por ejemplo, en *P. lativittatus*, un análisis macroscópico gonadal no arrojó diferencias entre estaciones en el volumen testicular ni en el diámetro de los ductos deferentes, pero análisis histológicos revelaron que en realidad la producción de esperma es estacional (Braz *et al.*, 2014). Esto también se ha visto en otras especies como *Crotalus durissus*, *Bothrops lecurus* y *Sibynomorphus mikanii* (Barros *et al.*, 2012; 2014; Rojas *et al.*, 2013).

Juveniles. El rango de tamaños fue entre 128 y 239 mm. Los seis individuos más grandes fueron hembras, del tamaño que Braz *et al.* (2014) reportan para crías de *P. lativittatus*. Los ejemplares ZVC-R 4544 y ZVC-R 4545 fueron capturados juntos hacia fines del verano (marzo), cuando ocurren los nacimientos de la mayoría de las especies de clima templado (Fitch, 1982), lo que lleva a pensar que pueden ser hermanos de camada nacidos muy tempranamente esa misma temporada. Esto se sustentaría por cicatrices de los ombligos aún presentes en ambos ejemplares. Sus tamaños (164 y 145 mm) están dentro de lo esperado según Carreira & Maneyro (2013) y para otras especies (Frota, 2005; Zanella & D'Agostini, 2018). Si bien no pudo determinarse el sexo de los siguientes ejemplares, según datos de G y Ur, ZVC-R 932, MNHN 60 y MNHN 5756 serían hembras mientras que MNHN 72 y MNHN 5943 serían machos.

Ciclo reproductivo

En regiones templadas, las serpientes suelen tener ciclos reproductivos estacionales impuestos por las fluctuaciones de temperatura (Maciel *et al.*, 2003), lo cual es apoyado por los resultados de este estudio para *P. lemniscatus*. Hubo registros tanto de hembras como machos en los meses cálidos, lo que se explica por el aumento de temperatura típico de fines del invierno que ocasiona que retomen la actividad. Ya entrada la primavera, en especial en octubre, se observa que los registros de machos aumentan considerablemente y los de hembras disminuyen. Dado que en esta época suelen ocurrir las cópulas en la mayoría de las especies australes de clima templado (ej. Braz *et al.*, 2014), este resultado se interpreta como un aumento en la búsqueda activa de hembras por parte de los machos. Algunos estudios sostienen que puede haber cópulas también en otoño (ej.: Willson & Dorcas, 2004; Marques *et al.*, 2006; Siegel *et al.*, 2009), pero el bajo número de individuos (ninguna hembra) sugiere que éste no es el caso en *P. lemniscatus*. El número de hembras vuelve a aumentar a fines de la primavera y principios del verano, coincidiendo con la época de oviposición reportada para otros Elapomorphini (Travaglia-Cardoso *et al.*, 2001; Braz *et al.*, 2014). El registro de hembras ovígeras en esta época y un ejemplar (MNHN 1040) en enero con los oviductos realmente distendidos que sugieren una reciente oviposición, apoyan lo anteriormente propuesto.

Si bien se registraron juveniles en todos los meses, se observan más hacia fines del verano y principios del otoño (marzo y abril). Adicionalmente, los juveniles de menor tamaño estuvieron concentrados en esta época (Figura 5), lo que sugiere que los nacimientos se dan entre enero y marzo (a más tardar abril). Éste constituye el patrón más común de reclutamiento entre las serpientes de zonas templadas (Gallardo & Scrocchi, 2006; López *et al.*, 2009) y se lo suele atribuir a la necesidad de altas temperaturas para el correcto desarrollo embrionario y a una mayor disponibilidad de alimento para los neonatos. El tamaño de los juveniles registrados en invierno y primavera estaría dentro de lo esperado para la especie. Dos de estos ejemplares, ZVC-R 2882 (128 mm) y ZVC-R 4310 (145 mm), colectados en agosto y setiembre, tenían cicatrices umbilicales en franca regresión; otro ejemplar, ZVC-R 313 (161 mm), colectado en noviembre, ya no presentaba dichas cicatrices. Esto apoyaría lo anteriormente propuesto sobre el tamaño de los juveniles. Por otra parte, los tamaños mayores en juveniles se registraron entre julio y noviembre (Figura 5). Resulta muy difícil establecer con certeza la edad a la que se alcanza el tamaño de madurez sexual, ya que depende de varios factores. De todos modos, parece improbable que esto ocurra en la primera temporada reproductiva posterior al nacimiento, con lo cual el primer evento reproductivo sería a partir de la siguiente temporada, un año y medio después. El registro de un ejemplar en agosto, ZVC-R 147 (192 mm), sin ningún rastro de cicatriz umbilical, apoyaría esta propuesta. Son necesarios estudios sobre la tasa de crecimiento de los neonatos en ejemplares vivos, o bien estudios de esqueletocronología conjuntamente con biología reproductiva, a fin de evaluar con precisión este aspecto (Fornasiero *et al.*, 2016).

La distribución de registros y tamaños foliculares en el año indican que las hembras presentan un ciclo estrictamente estacional, de acuerdo a lo establecido por Pizzatto *et al.* (2008) (Figuras 4 y 10). Sin embargo, en machos se observan indicios de producción de esperma continua y por tanto ciclos continuos. Este resultado indica que la especie puede haber tenido su origen en una región tropical y que la capacidad de reproducirse de forma continua (o bien, en cualquier momento del año) que exhiben los machos en la actualidad podría ser producto de la inercia filogenética (Cadle & Greene, 1993). Se observan resultados similares para otros dipsáidos neotropicales que apoyan este estudio (Panzera & Maneyro, 2013). Sería interesante comparar lo obtenido en este trabajo con un mayor número de especímenes provenientes del límite norte de la distribución de la especie. Se esperaría que no hubiese mayores diferencias, dado que su distribución no es tan amplia como para modificar significativamente el clima donde ocurre. De todas formas, en lo que a este trabajo respecta, se concluye que el ciclo reproductivo de *Phalotris lemniscatus* en Uruguay es estacional y está determinado por la actividad reproductiva de la hembra.

CONCLUSIONES

De acuerdo a los análisis realizados para el conjunto de siete variables morfométricas y nueve merísticas, existe un claro dimorfismo sexual en *Phalotris lemniscatus*. Si bien los machos, incluso los juveniles, tienen la cola proporcionalmente más larga que las hembras, éstas últimas son significativamente más grandes que los machos. Éste constituye uno de los patrones más comunes de dimorfismo observado entre las serpientes y se lo suele explicar como una forma de aumentar la fecundidad dada la correlación positiva existente entre ésta y el tamaño corporal. En este trabajo se concluye que esta última sería la explicación más probable en esta especie y que el dimorfismo en la cola sesgado a los machos se debería a la presencia de los órganos copuladores. Asimismo, el mayor número de gastrostegos en hembras y de urostegos en machos se explicarían por el dimorfismo ya existente en las variables morfométricas. La ausencia de dimorfismo en las demás variables descarta la divergencia dietaria en *P. lemniscatus* y apoya la fosorialidad como hábito principal.

Los machos alcanzan la madurez sexual con menor tamaño que las hembras, lo que reflejaría ambas estrategias adoptadas de acuerdo con los costos reproductivos de cada sexo. No se definió de forma clara el tamaño al cual los folículos se vuelven secundarios, pero se estima que es por arriba de 5 mm. Se constató una fecundidad baja para la especie y una tendencia al aumento en el largo de los huevos (y no en el ancho) conforme el tamaño de la camada disminuye, resultados que se condicen con la bibliografía y tienen sentido teniendo en cuenta los hábitos fosoriales de la especie.

No se observó una variación en el volumen testicular en el año, sugiriendo una producción continua de esperma y por tanto un ciclo continuo. Sin embargo, los mayores tamaños foliculares en primavera y

principios del verano, junto con una mayor ocurrencia de machos en primavera y juveniles en verano y otoño, y una ausencia de registros de hembras en otoño, indican una actividad estrictamente estacional.

A la luz de los resultados, se concluye que el ciclo reproductivo de *Phalotris lemniscatus* en Uruguay está determinado por la actividad reproductiva de la hembra y es estacional, con cópulas, ovulación y oviposición en la primavera y nacimientos desde mediados de verano hasta el inicio del otoño.

REFERENCIAS

- Achaval, F. & Olmos, A. (2007). Anfíbios y reptiles del Uruguay. 3ª Edición corregida y aumentada. Zonalibro, Montevideo. 160 pp.
- Aguiar, L.F.S. de. (2008). História natural de *Micrurus altirostris* (Cope, 1860) (Serpentes, Elapidae, Elapinae). Tese de Doutorado, Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. xviii + 104 pp.
- Aldridge, R.D. (1979). Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. *Herpetologica*, 35(3): 256–261.
- Aldridge, R.D.; Goldberg, S.R.; Wisniewski, S.S.; Bufalino, A.P. & Dillman, C.B. (2009). The reproductive cycle and estrus in the colubrid snakes of temperate North America. *Contemporary Herpetology*, 4: 1–31.
- Aleksiuk, M. & Gregory, P.T. (1974). Regulation of seasonal mating behavior in *Thamnophis sirtalis parietalis*. *Copeia*, 1974(3): 681–689.
- Almeida-Santos, S.M.; Braz, H.B.; Santos, L.C.; Sueiro, L.R.; Barros, V.A.; Rojas, C.A. & Kasperoviczus, K.N. (2014). Biologia reprodutiva de serpentes: Recomendações para a coleta e análise de dados. *Herpetologia Brasileira*, 3(1): 14–24.
- Andrén, C. (1985). Risk of predation in male and female adders, *Vipera berus* (Linné). *Amphibia-Reptilia*, 6(2): 203-206.
- Balestrin, R.L. & Di-Bernardo, M. (2005). Reproductive biology of *Atractus reticulatus* (Boulenger, 1885) (Serpentes, Colubridae) in southern Brazil. *Herpetological Journal*, 15: 195–199.
- Barron, J.N. & Andraso, G.M. (2001). The influence of fall foraging success on follicle number in the northern water snake, *Nerodia sipedon*. *Journal of Herpetology*, 35(3): 504–507.
- Barros, V.A.; Rojas, C.A. & Almeida-Santos, S.M. (2014). Is rainfall seasonality important for reproductive strategies in viviparous Neotropical pit vipers? A case study with *Bothrops leucurus* from the Brazilian Atlantic Forest. *Herpetological Journal*, 24(2): 69-77.
- Barros, V.A.; Sueiro, L.R. & Almeida-Santos, S.M. (2012). Reproductive biology of the neotropical rattlesnake *Crotalus durissus* from northeastern Brazil: A test of phylogenetic conservatism of reproductive patterns. *Herpetological Journal*, 22(2): 97-104.
- Begon, M.; Townsend, C. R. & Harper, J.L. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems*. 4th Edition. Blackwell Publishing, Hoboken, NJ. xii + 738 pp.
- Blackburn, D.G. (1998). Resorption of oviductal eggs and embryos in squamate reptiles. *Herpetological Journal*, 8: 65-71.
- Blem, C.R. (1982). Biennial reproduction in snakes: An alternative hypothesis. *Copeia*, 1982(4): 961-963.
- Bonfiglio, F. (2007). Biologia reprodutiva e dieta de *Liophis semiaureus* (Serpentes, Colubridae) no Rio Grande do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado, Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. viii + 39 pp.

- Bonnet, X.; Naulleau, G. & Shine, R. (1999). The dangers of leaving home: Dispersal and mortality in snakes. *Biological Conservation*, 89: 39–50.
- Bonnet, X.; Naulleau, G.; Shine, R. & Lourdaís, O. (2001). Short-term versus long-term effects of food intake on reproductive output in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, 92(2): 297–308.
- Bonnet, X.; Akoka, S.; Shine, R. & Pourcelot, L. (2008). Disappearance of eggs during gestation in a viviparous snake (*Vipera aspis*) detected using non-invasive techniques. *Acta Herpetologica*, 3(2): 129-137.
- Braz, H.B.; Araujo, C.O. & Almeida-Santos, S.M. (2009). Life history traits of the snake *Phalotris lativittatus* (Xenodontinae: Elapomorhphini) from the Brazilian Cerrado. *Herpetology Notes*, 2: 163-164.
- Braz, H.B.; Kasperoviczus, K.N. & Almeida-Santos, S.M. (2014). Reproductive ecology and diet of the fossorial snake *Phalotris lativittatus* in the Brazilian Cerrado. *Herpetological Journal*, 24: 49–57.
- Braz, H.B.; Herédias-Ribas, C.M. & Do Valle, R.D.R. (2015). *Apostolepis dimidiata*. Reproduction. *Herpetological Review*, 46(3): 443.
- Bull, K.H.; Mason, R.T. & Whittier, J. (1997). Seasonal testicular development and sperm storage in tropical and subtropical populations of the brown tree snake (*Boiga irregularis*). *Australian Journal of Zoology*, 45: 479–488.
- Cabral, H. & Cacciali, P. (2015). A new species of *Phalotris* (Serpentes: Dipsadidae) from the paraguayan Chaco. *Herpetologica*, 71(1): 72–77.
- Cadle, J.E. & Greene, H.W. (1993). Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. Pp. 281–293. In: Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (Eds.). *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Carreira, S. (2002). Alimentación de ofidios de Uruguay. *Asociación Herpetológica Española, Monografías de Herpetología*, 6: 126 pp.
- Carreira, S. & Maneyro, R. (2013). *Guía de reptiles de Uruguay*. Ediciones de la Fuga, Colección Ciencia Amiga, Montevideo. 285 pp.
- Carreira, S.; Meneghel, M. & Achaval, F. (2005). *Reptiles de Uruguay*. DI.R.A.C. Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo. ix + 639 pp.
- Cerron, J.C.P. (2016). Comparación de pruebas de normalidad. *Anales Científicos*, 77(2): 141–146.
- Coeti, R.Z. (2016). *Biologia reprodutiva da cobra coral verdadeira Micrurus lemniscatus (Linnaeus, 1758) (Squamata: Elapidae)*. Dissertação de Mestrado, Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo. 98 pp.
- Crews, D. (1984). Gamete production, sex hormone secretion, and mating behavior uncoupled. *Hormones and Behavior*, 18: 22–28.
- Doornik, J.A. & Hansen, H. (2008). An omnibus test for univariate and multivariate normality. *Oxford Bulletin of Economics and Statistics*, 70(1): 927–939.

- Dunham, A.E. (1983). Realized niche overlap, resource abundance and intensity of interspecific competition. Pp. 261-280. In: Huey, R.D.; Pianka, E.R. & Schoener, T.W. (Eds.). *Lizard Ecology*, Harvard University Press, London.
- Dunn, O.J. (1964). Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics*, 6(3): 241–252.
- Esteves, G. P. (2011). Filogenia das serpentes do grupo de *Phalotris lemniscatus* (Serpentes, Colubridae) baseada em marcadores moleculares. Trabalho de Conclusão de Curso, Instituto de Biociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 24 pp.
- Ferliche, M. & Pleguezuelos, J.M. (1999). Características de la reproducción de la culebra viperina, *Natrix maura* (Linnaeus, 1758), en la depresión de Granada (Sureste ibérico). *Revista Española de Herpetología*, 13: 37–48.
- Ferrarezzi, H. (1993a). Nota sobre o gênero *Phalotris* com revisão do grupo *nasutus* e descrição de três novas espécies (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). *Memórias Do Instituto Butantan*, 55(1): 21–38.
- Ferrarezzi, H. (1993b). Sistemática filogenética de *Elapomorphus*, *Phalotris* e *Apostolepis* (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade de São Paulo, São Paulo. 276 pp.
- Fitch, H.S. (1982). Reproductive cycles in tropical reptiles. *Occasional papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 96: 1–53
- Ford, N.B. & Seigel, R.A. (1989a). Phenotypic plasticity in reproductive traits: evidence from a viviparous snake. *Ecology*, 70(6): 1768-1774.
- Ford, N.B. & Seigel, R.A. (1989b). Relationships among body size, clutch size, and egg size in three species of oviparous snakes. *Herpetologica*, 45(1): 75–83.
- Fornasiero, S.; Bonnet, X.; Dendi, F. & Zuffi, M.A.L. (2016). Growth, longevity and age at maturity in the European whip snakes, *Hierophis viridiflavus* and *H. carbonarius*. *Acta Herpetologica*, 11(2): 135-149.
- Frota, J.G. (2005). Biologia reprodutiva e dieta de *Liophis jaegeri jaegeri* (Günther, 1858) (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. ix + 43 pp.
- Gadgil, M. & Bossert, W.H. (1970). Life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist*, 104(935): 1–24.
- Gallardo, G.A. & Scrocchi, G.J. (2006). Parámetros reproductivos de ocho especies de culebras ovíparas neotropicales (Serpentes: Colubridae). *Cuadernos de Herpetología*, 20(1): 33-36.
- Giraudo, A.R. & Scrocchi, G.J. (2002). Argentinian snakes: An annotated checklist. *Smithsonian Herpetological Information Service*, (132): 1–53.
- Golay, P.; Smith, H.M.; Broadley, D.G.; Dixon, J.R.; McCarthy, C.; Rage, J.C.; Schätti, B. & Toriba, M. (1993). Endoglyphs and other major venomous snakes of the world. A checklist. *Azemiops SA Herpetological Data Center*, Geneva. xv + 478 pp.

- Goldberg, S.R. (2007). Notes on reproduction of the adorned graceful brown snake, *Rhadinea decorata* (Serpentes, Colubridae), from Costa Rica. *Phyllomedusa*, 6(2): 151–157.
- 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.
- Gribbins, K.M. & Rheubert, J.L. (2011). The ophidian testis, spermatogenesis, and mature spermatozoa. Pp 184-264. In: Aldridge, R.D. & Sever, D.M. (Eds.). *Reproductive biology and phylogeny of snakes*. Science Publishers, Enfield.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4: 1-9.
- Herédias-Ribas, C.M. & Sawaya, R.J. (2005). Ecologia reprodutiva e dimorfismo sexual de *Phalotris mertensi* (Serpentes: Colubridae). Trabalho de conclusão de curso (graduação em Ciências Biológicas), Universidade Metodista de São Paulo, São Paulo. 2 pp.
- Jansen, M. & Koehler, G. (2008). A new species of *Phalotris* from the eastern lowlands of Bolivia (Reptilia, Squamata, Colubridae). *Senckenbergiana Biologica*, 88(1): 103–110.
- Joy, J.E. & Crews, D. (1985). Social dynamics of group courtship behavior in male red-sided garter snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*). *Journal of Comparative Psychology*, 99(2): 145-149.
- Kaufman, G.A. & Gibbons, J.W. (1975). Weight-length relationships in thirteen species of snakes in the southeastern United States. *Herpetologica*, 31(1): 31–37.
- Keselman, H.J.; Huberty, C.J.; Lix, L.M.; Olejnik, S.; Cribbie, R.A.; Donahue, B.; Kowalchuk, R.K.; Lowman, L.L.; Petoskey, M.D.; Keselman, J.C. & Levin, J.R. (1998). Statistical practises of educational researchers: An analysis of their ANOVA, MANOVA and ANCOVA analyses. *Review of Educational Research*, 68(3): 350–386.
- King, R.B. (1989). Sexual dimorphism in snake tail length: Sexual selection, natural selection, or morphological constraint? *Biological Journal of the Linnean Society*, 38: 133–154.
- Klaczko, J.; Sherratt, E. & Setz, E.Z.F. (2016). Are diet preferences associated to skulls shape diversification in xenodontine snakes? *PLoS ONE*, 11(2): 1–12. doi:10.1371/journal.pone.0148375.
- Lema, T. de. (1970). Sobre o status de *Elapomorphus bilineatus* Duméril, Bibron & Duméril, 1854, curiosa serpente subterrânea. *Iheringia. Série Zoologia*, 38: 89–118.
- Lema, T. de. (1979). Sobre a validade dos nomes *Elapomorphus bilineatus* Duméril, Bibron and Duméril, 1854 e *E. lemniscatus* Duméril, Bibron and Duméril, 1854 (Ophidia: Colubridae). *Iheringia*, 54: 77–81.
- Lema, T. de. (1984). Sobre o gênero *Elapomorphus* Wiegmann, 1843 (Serpentes, Colubridae, Elapomorphinae). *Iheringia. Série Zoologia*, 64: 53–86.
- Lema, T. de. (1985). Aspectos biológicos de *Elapomorphus (Phalotris) lemniscatus* Duméril, Bibron et Duméril, 1854 (Serpentes, Colubridae, Elapomorphinae). *Iheringia. Série Zoologia*, 65: 57–64.

- Lema, T. de. (2002). New species of *Phalotris* from northern Brazil with notes on the *nasutus* group (Serpentes: Elapomorphae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia*, 15: 201–214.
- Lema, T. de. (2011). *Phalotris trilineatus* (littoral blackhead). Ophiophagy. *Herpetological Review*, 42(3): 368.
- Lema, T. de; D'Agostini, F.M. & Cappellari, L.H. (2005). Nova espécie de *Phalotris*, redescritção de *P. tricolor* e osteologia craniana (Serpentes, Elapomorphae). *Iheringia. Série Zoologia*, 95(1): 65–78.
- Leynaud, G.C.; Cabrera, M.R. & Carrasco, P. (2005). A survey of the southernmost representatives of the *tricolor* species group, genus *Phalotris* (Serpentes, Colubridae). *Phyllomedusa*, 4(2): 103–110.
- Lleonart, J.; Salat, J. & Torres, G.J. (2000). Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology*, 205: 85–93.
- López, S.M. & Giraudo, A.R. (2008). Ecology of the snake *Philodryas patagoniensis* (Serpentes, Colubridae) from Northeast Argentina. *Journal of Herpetology*, 42(3): 474-480.
- López, S.M.; Giraudo, A.R.; Arzamendía, V. & Chiaraviglio, M. (2009). Biología reproductiva de la serpiente semiacuática *Liophis semiaureus* (Serpentes, Colubridae) en el Nordeste de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82: 233–244.
- Lorion, S.; Lisse, H. & Lourdaux, O. (2013). Dedicated mothers: Predation risk and physical burden do not alter thermoregulatory behaviour of pregnant vipers. *Animal Behaviour*, 86(2013): 401-408.
- Lourdaux, O.; Bonnet, X.; Shine, R. & Taylor, E.N. (2003). When does a reproducing female viper (*Vipera aspis*) 'decide' on her litter size? *The Zoological Society of London*, 259: 123–129.
- Luiselli, L. (1996). Individual success in mating balls of the grass snake, *Natrix natrix*: size is important. *Journal of Zoology*, 239(4): 731-740.
- Maciel, A.; Di-Bernardo, M.; Oliveira, R.; Hartz, S. & Pontes, G. (2003). Seasonal and daily activity patterns of *Liophis poecilogyrus* (Serpentes: Colubridae) on the North coast of Rio Grande do Sul, Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 24(2): 189–200.
- Madsen, T. & Shine, R. (1993). Male mating success and body size in European grass snakes. *Copeia*, 1993(2): 561–564.
- Madsen, T. & Shine, R. (1999). Life history consequences of nest-site variation in tropical pythons (*Liasis fuscus*). *Ecology*, 80(3): 989–997.
- Madsen, T. & Shine, R.; Loman, J. & Håkansson, T. (1993). Determinants of mating success in male adders, *Vipera berus*. *Animal Behaviour*, 45: 491-499.
- Manly, B.F.J. & Navarro-Alberto, J.A. (2017). *Multivariate statistical methods: A primer*. 4th Edition, Chapman & Hall/CRC, New York. 253 pp.
- Mardia, K.V. (1970). Measures of multivariate skewness and kurtosis with applications. *Biometrika*, 57: 519-530.

- Marques, O.A.V. (2002). Natural history of the coral snake *Micrurus decoratus* (Elapidae) from the Atlantic forest in Southeast Brazil, with comments on possible mimicry. *Amphibia-Reptilia*, 23: 228-232.
- Marques, O.A.V. & Puerto, P. (1998). Feeding, reproduction and growth in the crowned snake *Tantilla melanocephala* (Colubridae), from southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 19: 311–318.
- Marques, O.A.V.; Sawaya, R.J.; Stender-Oliveira, F. & Franca, F.G.R. (2006). Ecology of the colubrid snake *Pseudablabes agassizii* in south-eastern South America. *Herpetological Journal*, 16: 37–45.
- Marques, O.A.V.; Pizzatto, L. & Almeida-Santos, S.M. (2013). Reproductive strategies of new world coral snakes, genus *Micrurus*. *Herpetologica*, 69(1): 58-66.
- Meneghel, M. (1997). Anatomía visceral y aparato circulatorio de los Crotalidae de Uruguay. Tesis de Maestría en Biología, Opción Zoología, PEDECIBA, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo. vii + 128 pp.
- Meneghel, M.; Carreira, S. & Achaval, F. (2001). Clave para la determinación de los reptiles del Uruguay. DI.R.A.C. Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo. 26 pp.
- Mesquita, P.C.M.D.; Sá-Polidoro, G.L. & Cechin, S.Z. (2013). Reproductive biology of *Philodryas olfersii* (Serpentes, Dipsadidae) in a subtropical region of Brazil. *Herpetological Journal*, 23: 39–44.
- Moura, M.R.; Costa, H.C. & Pirani, R.M. (2013). Rediscovery of *Phalotris concolor* (Serpentes: Dipsadidae: Elapomorhini). *Zoologia*, 30(4): 430–436.
- Nilson, G. (1980). Male reproductive cycle of the European adder, *Vipera berus*, and its relation to annual activity periods. *Copeia*, 1980(4): 729–737.
- Nilson, G. (1981). Ovarian cycle and reproductive dynamics in the female adder, *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae). *Amphibia-Reptilia*, 2: 63–82.
- Oliveira, R.B. de. (2005). História natural da comunidade de serpentes de uma região de dunas do litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Doutorado, Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. xi + 108.
- Olsson, M.; Madsen, T. & Shine, R. (1997). Is sperm really so cheap? Costs of reproduction in male adders, *Vipera berus*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 264: 455–459.
- Panzer, A. (2011). Historia natural de *Liophis anomalus* (Günther, 1858) (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae). Tesis de Maestría en Biología, Opción Zoología, PEDECIBA, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo. 115 pp.
- Panzer, A. & Maneyro, R. (2013). Reproductive biology of the snake *Liophis anomalus* (Günther, 1858, Dipsadidae, Xenodontinae). *Herpetological Journal*, 23: 81–87.
- Pinto, R.R. & Fernandes, R. (2004). Reproductive biology and diet of *Liophis poecilogyrus poecilogyrus* (Serpentes, Colubridae) from southeastern Brazil. *Phyllomedusa*, 3(1): 9–14.
- Pinto, R.R.; Marques, O.A.V. & Fernandes, R. (2010). Reproductive biology of two sympatric colubrid snakes, *Chironius flavolineatus* and *Chironius quadricarinatus*, from the Brazilian Cerrado domain. *Amphibia Reptilia*, 31: 463–473.

- Pizzatto, L. (2003). Reprodução de *Liophis miliaris* (Serpentes: Colubridae) no Brasil: Influência histórica e variações geográficas. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. xi + 92 pp.
- Pizzatto, L. (2005). Body size, reproductive biology and abundance of the rare Pseudoboini snakes genera *Clelia* and *Boiruna* (Serpentes, Colubridae) in Brazil. *Phyllomedusa*, 4(2): 111–122.
- Pizzatto, L. & Marques, O.A.V. (2002). Reproductive biology of the false coral snake *Oxyrhopus guibei* (Colubridae) from southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 23: 495–504.
- Pizzatto, L. & Marques, O.A.V. (2006). Interpopulational variation in sexual dimorphism, reproductive output, and parasitism of *Liophis miliaris* (Colubridae) in the Atlantic forest of Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 27: 37–46.
- Pizzatto, L.; Jordão, R.S & Marques, O.A.V. (2008). Overview of reproductive strategies in Xenodontini (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae) with new data for *Xenodon newwiedii* and *Waglerophis merremii*. *Journal of Herpetology*, 42(1): 153–162.
- Pough, F.H.; Erews, R.M.; Cadle, J.E.; Crump, M.L.; Savitzky, A.H. & Wells, K.D. (Eds.). (2004). *Herpetology*. Upper Saddle River. Pearson Prentice Hall, New Jersey. vii + 726 pp.
- Puerto, G. & Ferrarezzi, H. (1993). Uma nova espécie de *Phalotris* Cope, 1862, com comentários sobre o grupo *bilineatus* (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). *Memórias do Instituto Butantan*, 55(1): 39–46.
- 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): 1471–2148.
- Quintela, F.M.; Marques, W.C. & Loebmann, D. (2017). Reproductive biology of the green ground snake *Erythrolamprus poecilogyrus sublineatus* (Serpentes: Dipsadidae) in subtropical Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 89(3): 1–9.
- Rebelato, M.M.; Pontes, G.M.F. & Tozetti, A.M. (2016). Reproductive biology of *Thamnodynastes hypoconia* (Serpentes: Dipsadidae) in Brazilian subtemperate wetlands. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 88(3): 1–11.
- Rivas, J. & Burghardt, G.M. (2001). Understanding sexual size dimorphism in snakes: Wearing the snake's shoes. *Animal Behaviour*, 62: F1–F6.
- Rojas, C.A.; Barros, V.A. & Almeida-Santos, S. M. (2013). The reproductive cycle of the male sleep snake *Sibynomorphus mikanii* (Schlegel, 1837) from southeastern Brazil. *Journal of Morphology*, 274: 215–228.
- Saint-Girons, H. (1982). Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. *Herpetologia Brasileira*, 38(1): 5–16.
- Savitzky, A.H. (1983). Coadapted character complexes among snakes: Fossoriality, piscivory, and durophagy. *American Zoologist*, 23(2): 397–409.
- Seigel, R.A. & Fitch, H.S. (1985). Annual variation in reproduction in snakes in a fluctuating environment. *Journal of Animal Ecology*, 54(2): 497–505.

- Seigel, R.A. & Ford, N.B. (1987). Reproductive ecology. Pp. 210-252. In: Seigel, R.A.; Collins, J.T. & Novak, S.S. (Eds.). *Snakes: Ecology and evolutionary biology*. McMillan Publishing Company, New York.
- Seigel, R.A.; Huggins, M.M. & Ford, N.B. (1987). Reduction in locomotor ability as a cost of reproduction in gravid snakes. *Oecologia*, 73: 481–485.
- Shine, R. (1977a). Reproduction in Australian elapid snakes I. Testicular cycles and mating systems. *Australian Journal of Zoology*, 25: 647–653.
- Shine, R. (1977b). Reproduction in Australian elapid snakes II. Female reproductive cycles. *Australian Journal of Zoology*, 25: 655–666.
- Shine, R. (1978a). Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia*, 33: 269–277.
- Shine, R. (1978b). Growth rates and sexual maturation in six species of Australian elapid snakes. *Herpetologica*, 34(1): 73–79.
- Shine, R. (1988). The evolution of large body size in females: A critique of Darwin's 'fecundity advantage' model. *The American Naturalist*, 131(1): 124–131.
- Shine, R. (1989a). Constraints, allometry and adaptation: Food habits and reproductive biology of Australian brown snakes (*Pseudonaja*: Elapidae). *Herpetologica*, 45(2): 195–207.
- Shine, R. (1989b). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64(4): 419–461.
- Shine, R. (1990). Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *The American Naturalist*, 135(2): 278–283.
- Shine, R. (1991). Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *The American Naturalist*, 138: 103–122.
- Shine, R. (1994). Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*, 1994(2): 326–346.
- Shine, R. (2003). Reproductive strategies in snakes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270: 995–1004.
- Shine, R. & Bonnet, X. (2009). Reproductive biology, population viability, and options for field management. Pp. 172 – 200. In: Mullin, S. J. & Seigel, R.A. (Eds.). *Snakes: Ecology and conservation*. 1st Edition. Cornell University Press, Ithaca.
- Shine, R.; Olsson, M.M.; Moore, I.T.; Lemaster, M.P. & Mason, R.T. (1999). Why do male snakes have longer tails than females? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 266: 2147–2151.
- Shorthouse, D.P. (2010). SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps. Accesible en: <http://www.simplemappr.net>. Realizado el 07/10/2018.
- Siegel, D.S.; Server, D.M.; Rheubert, J.L. & Gribbins, K.M. (2009). Reproductive biology of *Agkistrodon piscivorus* Lacépède (Squamata, Serpentes, Viperidae, Crotalinae). *Herpetological Monographs*, 23: 74–107.

- Sivan, J.; Panzera, A. & Maneyro, R. (2016). Male reproductive cycle of a neotropical snake, *Lygophis anomalus* (Dipsadidae), in a temperate geographic distribution. *South American Journal of Herpetology*, 11(2): 114–118.
- Travaglia-Cardoso, S.R.; Rocha, M.M.T. & Puerto, G. (2001). *Elapomorphus quinquelineatus* (Raddis's lizard-eating snake). Reproduction. *Herpetological Review*, 32: 262–263.
- Uetz, P. (2015). The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org/db-info/diversity.html>. Acceso el 25/07/2018.
- Uetz, P.; Freed, P. & Hošek, J. (Eds.). (2018). The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, Acceso 25/07/2018.
- Valls-Moraes, F. & Lema, T. de. (1997). Envenomation by *Phalotris trilineatus* in Rio Grande do Sul state, Brazil: A case report. *Journal of Venomous Animals and Toxins*, 3(1): 106.
- Vaz-Ferreira, R.; Zolessi, L.C. de & Achaval, F. (1970). Oviposición y desarrollo de ofidios y lacertilios en hormigueros de *Acromyrmex*. *Physis*, 29(79): 431-459.
- 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.
- Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. (2014). *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles*. 4th Edition. Elsevier. University of Oklahoma, Norman. xiii + 757 pp.
- Vitt, L.J. & Vangilder, L.D. (1983). Ecology of a snake community in northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 4: 273–296.
- Weatherhead, P.J. & Madsen, T. (2009). Linking behavioral ecology to conservation objectives. Pp. 149-172. In: Mullin, S.J. & Seigel, R.A. (Eds.). *Snakes: Ecology and conservation*. 1st Edition. Cornell University Press, Ithaca.
- Webb, J.K.; Shine, R.; Branch, W.R. & Harlow, P.S. (2000). Life-history strategies in basal snakes: Reproduction and dietary habits of the african thread snake *Leptotyphlops scutifrons* (Serpentes: Leptotyphlopidae). *Journal of Zoology*, 250(3): 321-327.
- Willson, J.D. & Dorcas, M.E. (2004). Aspects of the ecology of small fossorial snakes in the western piedmont of North Carolina. *Southeastern Naturalist*, 3(1): 1–12.
- Zaher, H. (1994). Phylogénie des Pseudoboïni et évolution des Xenodontinae sud-américains (Serpentes, Colubridae). Doctoral Dissertation, Muséum national d'Histoire Naturelle. Paris. 427 pp.
- 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. de & Bonatto, S.L. (2009). Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American xenodontines: A revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo*, 49(11): 115–153.

Zanella, N. & D'Agostini, F. (2018). Ecology of the snake *Atractus paraguayensis* (Dipsadidae) in southern Brazil. *Zoologia*, 35(e12487): 1-6. doi: 10.3897/zoologia.35.e12487.

Zheng, Y. & Wiens, J.J. (2016). Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94: 537–547.

ANEXO I

Listado del material analizado

Facultad de Ciencias, Colección de Zoología de Vertebrados, ZVC-R: 147; 167; 288; 313; 338; 348; 377; 415; 458; 477; 554; 555; 570; 696; 811; 932; 941; 942; 958; 1202; 1588; 1623; 1628; 1735; 1736; 1838; 1893; 2461; 2464; 2778; 2880; 2881; 2882; 3551; 3779; 3914; 4170; 4310; 4424; 4442; 4544; 4545; 4690; 5220; 5431; 5432; 5562; 5671; 5676; 5820; 6000; 6034; 6084; 6534; 6696; 6930; 6931; 6932; 6933; 6937; 6938; 6939; 6949.

Museo Nacional de Historia Natural, MNHN: 53; 60; 72; 79; 120; 1040; 1043; 1470; 1734; 1800; 1801; 2758; 5702; 5756; 5943; 6224.

Figuras y tablas

Tabla 3. Análisis univariados realizados para las variables merísticas. G: Gastrostegos o escamas ventrales; Ur: Urostegos o escamas subcaudales; ACNMx: Ancho del Collar Nucal Máximo; ACNMn: Ancho del Collar Nucal Mínimo; AACMx: Ancho del Anillo Cloacal Máximo; AACMn: Ancho del Anillo Cloacal Mínimo; ALI: Ancho de la Línea longitudinal Izquierda; ALM: Ancho de la Línea longitudinal Media; ALD: Ancho de la Línea longitudinal Derecha. Los valores de *p* significativos se expresan en negrita. Nivel de significancia (α) = 0,05.

	G	Ur	ACNMx	ACNMn	AACMx	AACMn	ALI	ALM	ALD
Shapiro Wilk	W = 0,95	W = 0,95	W = 0,86	W = 0,83	W = 0,97	W = 0,95	W = 0,91	W = 0,61	W = 0,91
	<i>p</i> = 8,8E-3	<i>p</i> = 9,3E-3	<i>p</i> = 1,7E-6	<i>p</i> = 1,8E-11	<i>p</i> = 0,085	<i>p</i> = 6,5E-3	<i>p</i> = 1,2E-4	<i>p</i> = 2,9E-12	<i>p</i> = 9,3E-5
Levene	W = 199	W = 243,3	W = 1,00	W = 10,2	W = 4,59	W = 11,7	W = 1,57	W = 2,15	W = 1,06
	<i>p</i> = 0,55	<i>p</i> = 0,60	<i>p</i> = 0,89	<i>p</i> = 0,11	<i>p</i> = 0,22	<i>p</i> = 3,9E-2	<i>p</i> = 0,12	<i>p</i> = 0,80	<i>p</i> = 5,8E-2
Mann-Whitney	U = 16,5	U = 5,5	U = 510	U = 379	U = 464,5	U = 338,5	U = 525,5	U = 547,5	U = 549
	<i>p</i> = 1,9E-12	<i>p</i> = 7,3E-13	<i>p</i> = 0,15	<i>p</i> = 2,8E-3	<i>p</i> = 0,058	<i>p</i> = 6,2E-4	<i>p</i> = 0,32	<i>p</i> = 0,32	<i>p</i> = 0,48

Tabla 4. Variables morfométricas (mm) y merísticas (nº escamas) no significativamente dimórficas. LCa: Largo de la Cabeza; ACa: Ancho de la Cabeza; DI: Distancia Internasal; DO: Diámetro de la Órbita; DO-N: Distancia del Ojo a la Narina; ACNMx: Ancho del Collar Nucal Máximo; ALI: Ancho de la Línea longitudinal Izquierda; ALM: Ancho de la Línea longitudinal Media; ALD: Ancho de la Línea longitudinal Derecha.

Variable	Adultos				Juveniles			
	Machos (N = 23)		Hembras (N = 21)		Machos (N = 13)		Hembras (N = 12)	
Morfométrica	$\bar{x} \pm SD$	Rango	$\bar{x} \pm SD$	Rango	$\bar{x} \pm SD$	Rango	$\bar{x} \pm SD$	Rango
LCa	8,55±1,02	7,02–10,67	11,33±1,49	7,58–15,55	7,01±0,50	6,06 – 8	7,45±1,03	5,96 – 9,93
ACa	4,53±0,83	3,35–6,72	6,58±1,73	4,07–9,73	3,81±0,57	2,84 – 4,95	3,88±0,45	3,32 – 4,86
DI	1,96±0,30	1,35–2,47	2,55±0,47	1,82–3,57	1,67±0,16	1,42 – 1,91	1,63±0,17	1,36 – 1,87
DO	0,91±0,12	0,70–1,15	1,04±0,16	0,78–1,37	0,80±0,06	0,70 – 0,95	0,73±0,11	0,45 – 0,90
DO-N	1,44±0,22	1,05–1,83	1,93±0,45	1,08–2,65	1,09±0,09	0,95 – 1,30	1,16±0,16	0,92 – 1,16

Variable	Machos (N = 38)		Hembras (N = 33)	
	$\bar{x} \pm SD$ (escamas)	Rango (escamas)	$\bar{x} \pm SD$ (escamas)	Rango (escamas)
ACNMx	2 ± 0,5	0 – 3	1,91 ± 0,47	1 – 3
AACMx	7,50 ± 1,66	5 – 11	6,54 ± 2,09	2 – 11
ALI	1,36 ± 0,26	1 – 2	1,45 ± 0,36	1 – 2,17
ALM	0,98 ± 0,30	0 – 1,5	1,08 ± 0,25	0,5 – 2
ALD	1,36 ± 0,26	1 - 2	1,44 ± 0,37	1 – 2,17

Tabla 5. Análisis univariados realizados para las variables morfométricas. LHC: Largo Hocico Cloaca; LC: Largo de la Cola; LCa: Largo de la Cabeza; ACa: Ancho de la Cabeza; DI: Distancia Internasal; DO: Diámetro de la Órbita; DO-N: Distancia del Ojo a la Narina. Las variables transformadas según Leonart *et al.* (2000) se indican con un asterisco (*). Los valores de *p* significativos se expresan en negrita. Nivel de significancia (α) = 0,05.

	LHC	LC*	LCa*	ACa*	DI*	DO*	DO-N*
Adultos							
Shapiro Wilk	W = 0,86	W = 0,98	W = 0,97	W = 0,98	W = 0,99	W = 0,98	W = 0,99
	<i>p</i> = 6,76E-5	<i>p</i> = 0,53	<i>p</i> = 0,29	<i>p</i> = 0,72	<i>p</i> = 0,90	<i>p</i> = 0,58	<i>p</i> = 0,96
Levene	W = 33,7	W = 25,9	W = 6,65	W = 4,7E-2	W = 1E-2	W = 0,92	W = 1,56
	<i>p</i> = 2,55E-5	<i>p</i> = 0,78	<i>p</i> = 0,049	<i>p</i> = 0,95	<i>p</i> = 0,80	<i>p</i> = 0,12	<i>p</i> = 0,92
Mann-Whitney	U = 41,5	U = 68	U = 208	U = 229	U = 223	U = 204,5	U = 199,5
	<i>p</i> = 2,74E-6	<i>p</i> = 4,8E-6	<i>p</i> = 0,44	<i>p</i> = 0,78	<i>p</i> = 0,67	<i>p</i> = 0,39	<i>p</i> = 0,33
Juveniles							
Shapiro Wilk	W = 0,91	W = 0,97	W = 0,95	W = 0,98	W = 0,93	W = 0,91	W = 0,90
	<i>p</i> = 0,028	<i>p</i> = 0,56	<i>p</i> = 0,33	<i>p</i> = 0,91	<i>p</i> = 0,12	<i>p</i> = 0,034	<i>p</i> = 0,021
Levene	W = 3,69	W = 32,4	W = 0,19	W = 0,85	W = 1,28	W = 2,89	W = 0,17
	<i>p</i> = 9,2E-4	<i>p</i> = 0,69	<i>p</i> = 2,2E-2	<i>p</i> = 0,23	<i>p</i> = 0,97	<i>p</i> = 0,28	<i>p</i> = 0,35
Mann-Whitney	U = 53	U = 6	U = 77	U = 59	U = 55	U = 45	U = 77
	<i>p</i> = 0,18	<i>p</i> = 1,0E-4	<i>p</i> = 0,98	<i>p</i> = 0,31	<i>p</i> = 0,22	<i>p</i> = 0,077	<i>p</i> = 0,98

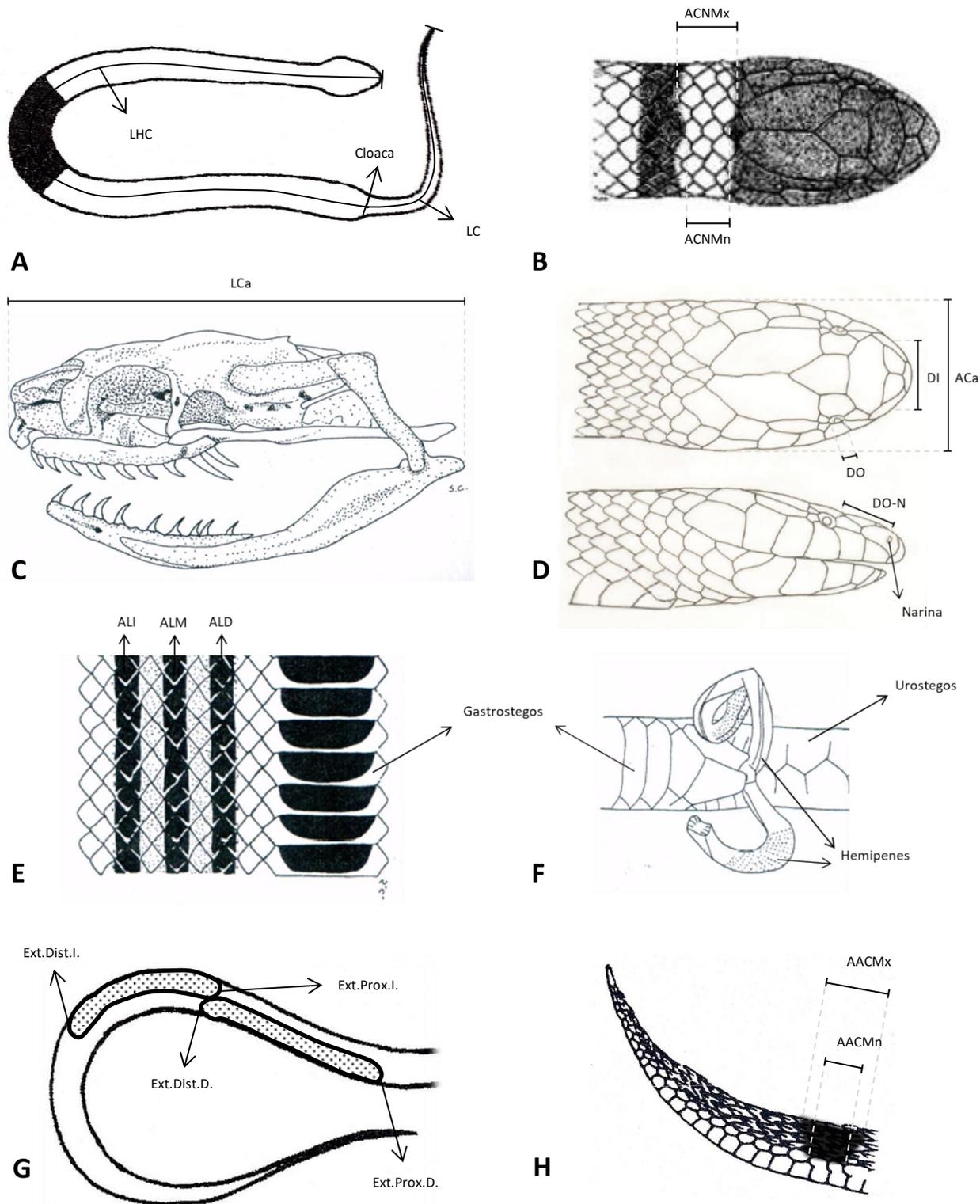


Figura 6. Toma de medidas en *P. lemniscatus*. **A)** Esquema donde se indican el lago hocico-cloaca y de la cola (LHC y LC) (adaptado de Meneghel *et al.*, 2001). **B)** Vista dorsal cefálica de *P. concolor*, señalando los anchos máximo y mínimo del collar nual (tomado de Ferrarezzi, 1993b). **C)** Vista lateral de cráneo de *Philodryas patagoniensis*, con énfasis en el largo de la cabeza (LCa) (imagen tomada de Carreira *et al.*, 2005). **D)** Vistas dorsal y lateral de *P. matogrossensis* donde se explica cómo se miden el ancho de la cabeza (ACa), distancia internasal (DI), diámetro de la órbita (DO), y distancia ojo-narina (DO-N) (imagen tomada de Lema *et al.*, 2005). **E)** Detalle del patrón de coloración de un ejemplar de *P. lemniscatus* (ZVC-R 5431) señalando las líneas longitudinales izquierda, media y derecha (ALI, ALM y ALD), y los gastrostegos (G) (tomado de Carreira *et al.*, 2005). **F)** Vista ventral de la zona cloacal de *P. lemniscatus* mostrando gastrostegos, urostegos (Ur) y hemipenes (tomado de Lema, 1985). **G)** Esquema donde se ilustran las medidas de posición de las gónadas (adaptado de Meneghel *et al.*, 2001). **H)** Esquema de la cola señalando los anchos máximo y mínimo del anillo caudal (AACMx y AACMn) (adaptado de Meneghel *et al.*, 2001).

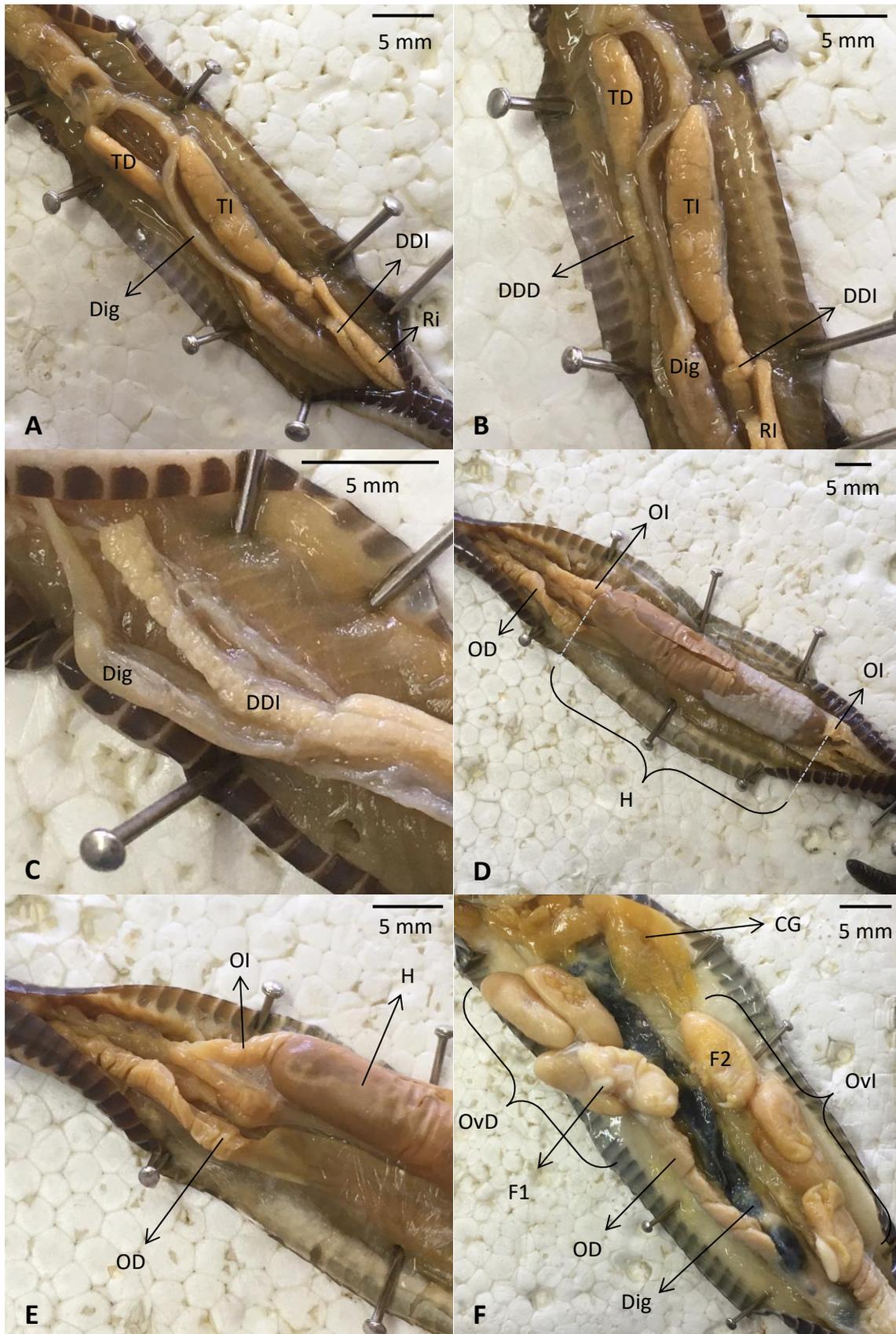


Figura 7. Disecciones anatómicas de *P. lemniscatus*. A y B) Vista ventral de un macho adulto, ejemplar MNHN 1801. C) Detalle de unos de los ductos deferentes del ejemplar ZVC-R 5431, un macho adulto. D y E) Vista ventral de una hembra, ejemplar MNHN 1800, conteniendo un huevo de gran tamaño en el oviducto izquierdo. F) Estructuras reproductivas de una hembra, ejemplar ZVC-R 1623. CG: Cuerpos grasos; DDD: Ducto deferente derecho; DDI: Ducto deferente izquierdo; Dig: Tubo digestivo; F1: Folículos primarios; F2: Folículos secundarios; H: Huevo; OD: Oviducto derecho; OI: Oviducto izquierdo; Ovd: Ovario derecho; Ovl: Ovario izquierdo; Ri: Riñón izquierdo; TD: Testículo derecho; TI: Testículo izquierdo.

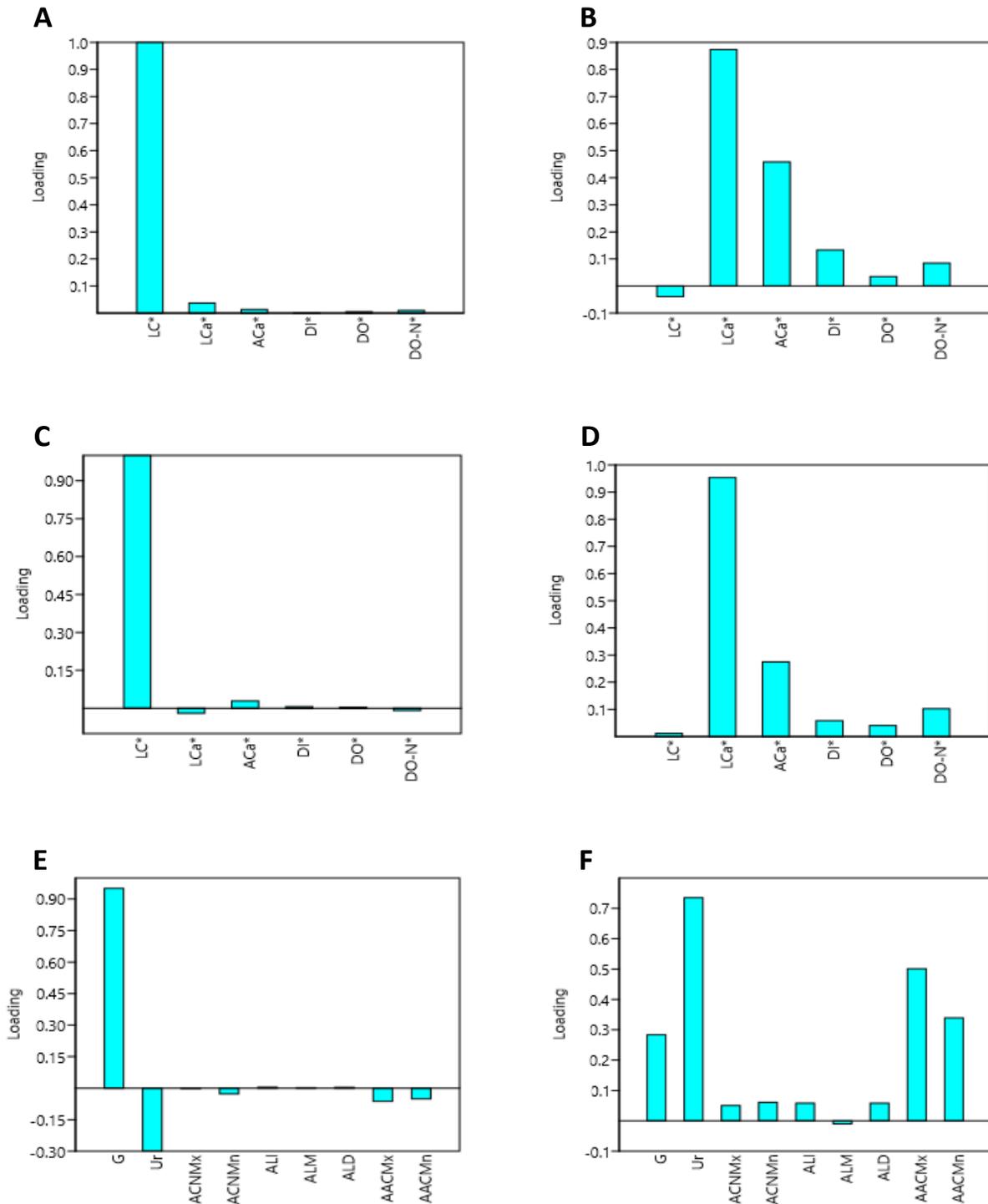


Figura 8. Gráficos de correlaciones de los primeros dos componentes (CP1 y CP2) para variables morfológicas y merísticas de *P. lemniscatus*. Morfológicas: A y B) Correlación para CP1 y CP2 en adultos, respectivamente; C y D) Correlación para CP1 y CP2 en juveniles, respectivamente. Merísticas: E y F) Correlación para CP1 y CP2. LC: Largo de la Cola; LCa: Largo de la Cabeza; ACa: Ancho de la Cabeza; DI: Distancia Internasal; DO: Diámetro de la Órbita; DO-N: Distancia del Ojo a la Narina; G: Gastrostegos o escamas ventrales; Ur: Urostegos o escamas subcaudales; ACNMx: Ancho del Collar Nucal Máximo; ACNMn: Ancho del Collar Nucal Mínimo; AACMx: Ancho del Anillo Cloacal Máximo; AACMn: Ancho del Anillo Cloacal Mínimo; ALI: Ancho de la Línea longitudinal Izquierda; ALM: Ancho de la Línea longitudinal Media; ALD: Ancho de la Línea longitudinal Derecha. Las variables transformadas según Leonart *et al.* (2000) se indican con un asterisco (*).

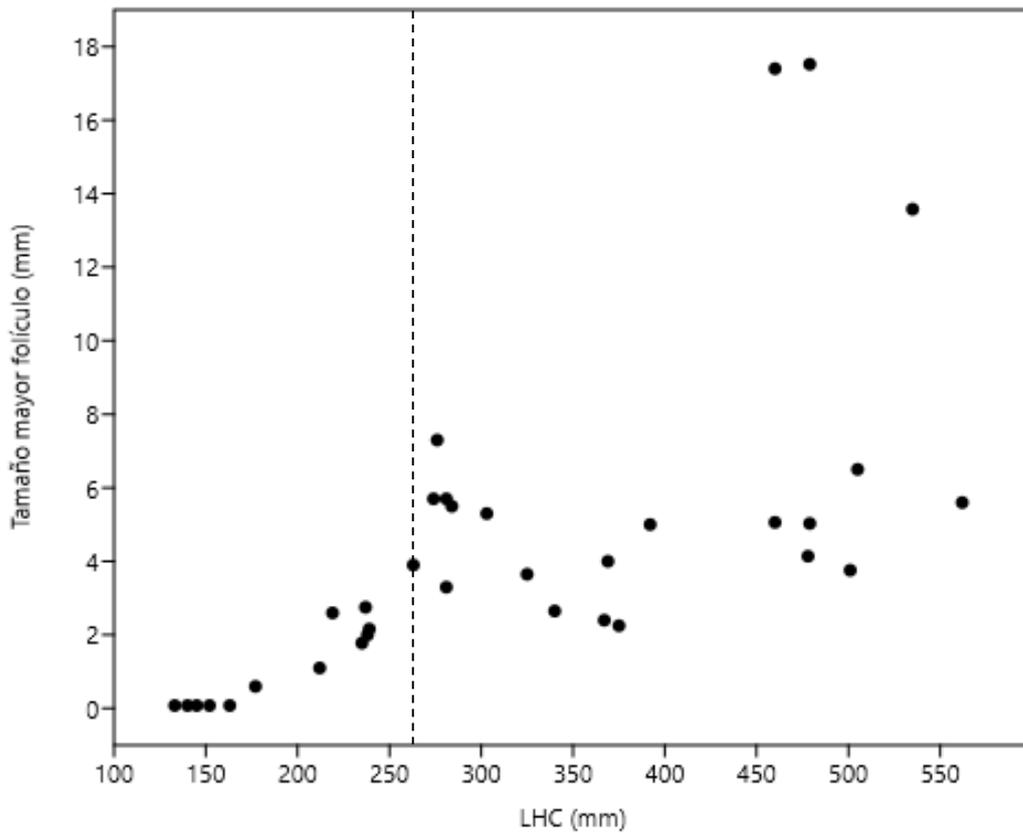


Figura 9. Relación entre el largo hocico-cloaca (LHC) de las hembras y el tamaño del mayor folículo. En línea punteada se señala el LHC a partir del cual las hembras se consideraron adultas. Los dos folículos de mayor tamaño corresponden a ZVC-R 3914 y ZVC-R 6696.

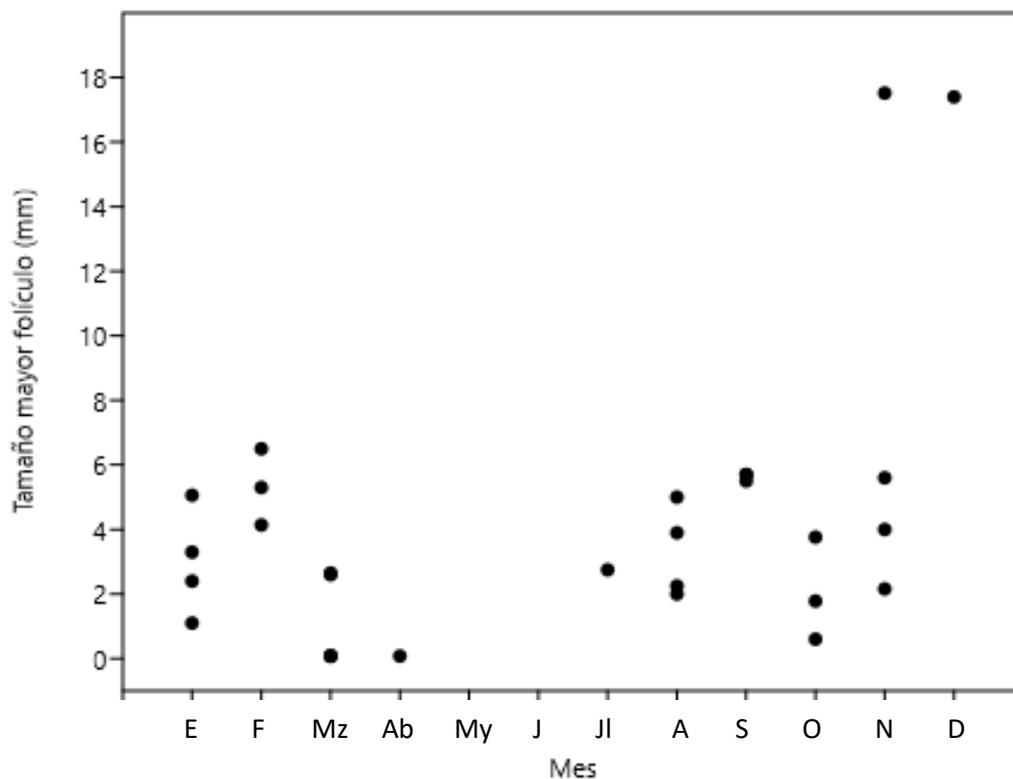


Figura 10. Distribución de mayores tamaños foliculares a lo largo de los meses del año. Los menores tamaños se registraron a fines del verano, en otoño y primavera. No se registraron hembras para los meses de mayo y junio.

ANEXO II

Posición y extensión relativas de las gónadas en *Phalotris lemniscatus*

Se analizó la existencia de diferencias significativas entre la extensión (en porcentaje de gastrostegos) de los ovarios derecho e izquierdo de adultos y juveniles, y entre ambos grupos para la gónada del mismo lado. Se procedió de igual manera con la posición de los ovarios, tomando dos medidas por cada uno: extremo proximal (Ext.Prox.D y Ext.Prox.I) y distal (Ext.Dist.D y Ext.Dist.I). En cuanto a los testículos, el procedimiento fue el mismo. Estas pruebas se realizaron mediante tests U de Mann-Whitney.

Hembras. Se analizó un total de 33 hembras, 21 adultas y 12 juveniles. Los análisis revelan que, si bien no hay diferencias entre adultas y juveniles en el punto de comienzo del ovario de un mismo lado (sea derecho o izquierdo), sí se distingue claramente que en adultas termina más distalmente (Ext.Dist.: $U_d = 64$; $z_d = -2,30$; $p_d \approx 0,021$ / $U_i = 49,5$; $z_i = -2,84$; $p_i < 0,01$). Los ovarios derechos se encuentran ubicados ligeramente más proximales con respecto a los izquierdos para adultas y juveniles. Los primeros comienzan en promedio en 79,6% de G y se extienden hasta un 84,1%, en adultas (SD = 4,40 y 3,25). Por otra parte, los izquierdos van de 84,2% hasta 88,3% (SD = 3,19 y 2,65). En juveniles, los derechos van de 80,4% de G, hasta 82,4%; los izquierdos de 83,9% hasta 85,9% (SD = 1,61 y 1,35). No se encontraron diferencias de tamaño entre ovarios izquierdo y derecho de adultas ni de juveniles ($U_a = 164$; $z_a = -1,41$; $p_a = 0,16$ / $U_j = 70,5$; $z_j = -0,058$; $p_j = 0,95$). Asimismo, se evidenció que las hembras adultas tienen gónadas significativamente más grandes que las juveniles ($U_a = 22,5$; $z_a = -3,86$; $p_a < 0,001$ / $U_j = 35,5$; $z_j = -3,38$; $p_a < 0,001$), representando de 4,3% a 2% de G, respectivamente (SD = 2,60; $n = 21$ / SD = 0,82; $n = 12$).

Machos. El número de machos fue de 35, compuestos por 22 adultos y 13 juveniles. A diferencia de las hembras, no existen diferencias en la posición del extremo distal de las gónadas de un mismo lado entre adultos y juveniles, ni en la posición del extremo proximal del lado izquierdo; no obstante, sí las hay del lado derecho, siendo el de los machos mauros más anterior ($U = 71$; $z = -2,44$; $p < 0,05$). Al igual que los ovarios, los testículos derechos son más anteriores con respecto a los izquierdos para ambos grupos, extendiéndose los primeros en promedio entre 81,4% y 84,8% de G en adultos (SD = 2,35 y 1,79), y entre 83,2% y 85,2% en juveniles (SD = 1,79 y 1,48). Los izquierdos se ubican entre 84,8% y 88% de G en adultos (SD = 1,50 y 1,64), y entre 85,6% y 87,5% en juveniles (SD = 1,41 y 0,88). Los análisis no arrojaron diferencias entre el volumen testicular izquierdo y derecho ni en adultos ni en juveniles ($U_a = 229$; $z_a = -0,29$; $p_a \approx 0,77$ / $U_j = 77$; $z_j = -0,36$; $p_j \approx 0,72$), aunque sí para testículos del mismo lado comparando los dos grupos, resultando los de adultos claramente mayores ($U = 0$; $z = -4,86$; $p < 0,0001$). Se obtiene el mismo resultado utilizando el porcentaje de G.

ANEXO III

Ubicación sistemática de *Phalotris lemniscatus*

La tribu Elapomorphini es un grupo monofilético de serpientes dipsadinas sudamericanas perteneciente a la familia Colubridae (Zaher *et al.*, 2009; Ferrarezzi, 1993b; Vidal *et al.*, 2010; Grazziotin *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013; Zheng & Wiens, 2016). Poseen un conjunto de características poco usuales como fusión de placas cefálicas, reducción de la órbita, y fortalecimiento del cráneo, interpretadas como adaptaciones a una vida subterránea (Savitzky, 1983; Ferrarezzi, 1993b; Klaczko *et al.*, 2016), además de características hemipeniales y de la musculatura cefálica particulares (Zaher, 1994; 1999). La variabilidad morfológica de este grupo ha llevado a problemas en su clasificación interna desde sus orígenes (Esteves, 2011). En el año 1862, Cope creó los géneros *Phalotris* (especies con una placa prefrontal única) y *Apostolepis* (dos placas prefrontales fusionadas a las internasales) para distinguir a *Elapomorphus* Wiegmann 1843, especies con un par de placas prefrontales y un par de internasales distintas (Esteves 2011; Ferrarezzi, 1993a). Este estudio sentó las bases para posteriores cambios nomenclaturales propuestos por varios autores. Según Esteves (2011), Boulenger en 1896 sinonimizó *Elapomorphus* y *Phalotris*, y revalidó *Apostolepis* como género. Lema (1984), por su parte, subdividió *Elapomorphus* en dos subgéneros: *Elapomorphus* y *Phalotris*; hasta que Ferrarezzi (1993b) revalidó este último como género argumentando que es monofilético y que está más emparentado con *Apostolepis* que con *Elapomorphus*, por presentar caracteres derivados compartidos. Ferrarezzi (1993a) y Pyron *et al.* (2013) también apoyan la monofilia del género. Sin embargo, en estudios moleculares, Zaher *et al.* (2009), Vidal *et al.* (2010) y Grazziotin *et al.* (2012) argumentan que *Phalotris* es un taxón parafilético. Adicionalmente, los dos primeros lo colocan como grupo hermano de *Elapomorphus* y *Apostolepis*. Actualmente, la tribu está compuesta por 52 especies pertenecientes a cuatro géneros: *Apostolepis*, *Coronelaps* (Lema & Hofstadler-Deiques, 2010), *Elapomorphus* y *Phalotris* (Uetz *et al.*, 2018).

Las especies de *Phalotris* Cope 1862 suelen presentar carácter tímido, hábitos fosoriales o semifosoriales y reproducción ovípara (Carreira *et al.*, 2005). Entre otros de sus caracteres (compartidos con otros Elapomorphini), se destacan sus hábitos reptilófagos y ponzoña de gran toxicidad para el hombre (Carreira, 2002; Achaval & Olmos, 2007; Lema, 2011). Se compone de 15 especies distribuidas en tres grupos monofiléticos: *tricolor* (*P. tricolor*, *P. matogrossensis*, *P. metensi*, *P. cuyanus*, *P. sansebastiani*); *nasutus* (*P. nasutus*, *P. labiomaculatus*, *P. nigrilatus*, *P. lativittatus*, *P. concolor*) y *bilineatus* (*P. bilineatus*, *P. lemniscatus*, *P. reticulatus*, *P. normanscotti* y *P. multipunctatus*) (Lema, 1984; Ferrarezzi, 1993a,b; Puerto & Ferrarezzi, 1993; Zaher, 1999; Lema, 2002; Lema *et al.*, 2005; Leynaud *et al.*, 2005; Jansen & Köhler, 2008; Moura *et al.*, 2013; Cabral & Cacciali, 2015).

Phalotris lemniscatus (Duméril, Bibron & Duméril, 1854), vulgarmente conocida como Culebra de Collar Blanco, tampoco ha estado exenta de controversias taxonómicas. Según indican Carreira *et al.* (2005), posterior a su descripción fue renombrada como *E. reticulatus* y *P. melanopleurus* por Peters y Cope, respectivamente en los años 1860 y 1885. Boulenger validó en 1896 *E. bilineatus* y *E. lemniscatus* como especies, que 34 años más tarde Amaral sinonimizó en *E. bilineatus*. Lema (1970; 1979) propuso una sola especie (*E. bilineatus*) con varias subespecies, hasta que Lema (1985) terminó reconociendo dos especies separadas: *E. (P.) lemniscatus* (con cuatro subespecies) y *E. (P.) spegazzinii*. Con la revalidación del género *Phalotris*, Ferrarezzi (1993b) reconoció a *P. lemniscatus* como especie independiente pero sugirió que no es monofilética, por encontrarse algunas de sus subespecies más emparentadas con *P. bilineatus* (Esteves, 2011). En la actualidad, se reconocen las cuatro subespecies de *P. lemniscatus* propuestas por Lema (1984): *lemniscatus*, *divittatus*, *iheringii* y *trilineatus* (Uetz *et al.*, 2018). En este trabajo, de acuerdo con Carreira *et al.* (2005), se tomó *P. lemniscatus* como forma única hasta comprender mejor las características de la variación de la especie.