

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO**  
**FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**

**“Anatomia comparada dos Boinae (Serpentes, Boidae) sul-americanos: uma abordagem osteológica para fins aplicativos na paleontologia de vertebrados”.**

**Gabriel José Teixeira**

Monografia apresentada ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

**RIBEIRÃO PRETO – SP**

**2013**

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO**  
**FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**

**“Anatomia comparada dos Boinae (Serpentes, Boidae) sul-americanos: uma abordagem osteológica para fins aplicativos na paleontologia de vertebrados”.**

**Gabriel José Teixeira**

Monografia apresentada ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

**Orientadora: Annie Schmaltz Hsiou**

**RIBEIRÃO PRETO – SP**

**2013**

## AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, ao meu namorado Paulo Mangano, por todo o apoio e ajuda, por ter ficado ao meu lado nos momentos mais críticos, e também pela sua ajuda com a estatística e com uma belíssima ilustração.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo apoio financeiro ao meu projeto de iniciação científica, que culminou nesta monografia.

À minha orientadora Annie Schmaltz Hsiou, por todo apoio e paciência, e por não ter desistido de mim em todo esse tempo.

Aos meus pais, por acreditarem em mim, e por todo apoio em todos esses anos.

A todos os meus amigos, pelos bons momentos.

## RESUMO

Os Boinae são serpentes que se distribuem pelas Américas (*Boa*, *Epicrates*, *Eunectes* e *Corallus*), Madagascar (*Acrantophis* e *Sanzinia*) e algumas nas ilhas do Pacífico ocidental (*Candoia*), e têm uma história evolutiva que data do final da Era Mesozóica, no Cretáceo Superior. A grande maioria do registro fóssil de serpentes, bem como de boídeos, são vértebras isoladas, e sua comparação com as formas recentes torna-se importante na medida em que novos registros fósseis surgem. O presente trabalho apresenta resultados do estudo da morfologia vertebral comparativa de dois gêneros de Boinae sul-americanos: *Epicrates* e *Corallus*, com o intuito de averiguar a variação intracolunar, intraespecífica e interespecífica, bem como a comparação com os outros dois gêneros atuais, *Boa* e *Eunectes*. Quanto à variação intracolunar, foi observado que as vértebras dorsais anteriores de todos os gêneros analisados mantêm um certo padrão, caracterizado pela presença de hipapófise, pré-zigapófises orientadas anteriormente e tamanho comparativamente menor do que nas vértebras dorsais médias. Há uma redução no tamanho das hipapófises nas vértebras dorsais médias, sucessivamente as mesmas tornam-se quilhas hemais, e as pré-zigapófises convergem para uma orientação preferencialmente ântero-lateral. Foi possível reconhecer alguns caracteres variáveis entre os táxons, que podem conter potenciais informações filogenéticas e que permitam uma análise paleontológica mais apropriada de alguns fósseis previamente estudados e/ou daqueles que ainda não foram descritos. Dentre os caracteres analisados, foi observada variação na forma da borda do zigósforo entre os gêneros analisados, variação na presença de forâmens em regiões específicas, além de variação da proporção entre as partes da vértebra, como altura do espinho neural (alto em *Epicrates* e baixo em *Corallus*).

## SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	i
RESUMO.....	ii
SUMÁRIO.....	iii
LISTA DE FIGURAS.....	v
1. INTRODUÇÃO.....	1
OBJETIVOS.....	8
MATERIAL e MÉTODOS.....	9
3.1. Material.....	9
3.1.1. Listagem do material.....	9
3.1.1.1. Material estudado.....	9
3.1.1.2. Material examinado para comparação.....	10
3.1.2. Abreviaturas institucionais.....	10
3.2. Métodos.....	11
3.2.1. Estudo do material.....	11
3.2.1.1. Listagem dos caracteres qualitativos.....	12
3.2.1.2. Listagem dos caracteres quantitativos.....	14
3.2.1.3. Índices/Proporções.....	15
3.2.2. Técnica de maceração em água para preparação dos espécimes a seco.....	16
3.2.3. Análise estatística.....	16
3.2.4. Abreviações anatômicas.....	17
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	18
4.1. Descrição vertebral de <i>Corallus</i> e <i>Epicrates</i> .....	18
4.1.1. <i>Corallus hortulanus</i> .....	18
4.1.2. <i>Corallus batesii</i> .....	23
4.1.3. <i>Epicrates cenchria</i> .....	29

4.1.4. <i>Epicrates crassus</i> .....	35
4.2. Breve descrição vertebral de <i>Eunectes murinus</i> e <i>Boa constrictor</i> .....	42
4.2.1. <i>Eunectes murinus</i> .....	42
4.2.2. <i>Boa constrictor</i> .....	44
4.3. Variação Intracolunar em <i>Epicrates</i> e <i>Corallus</i> .....	46
4.4. Comparações vertebrais.....	47
4.4.1. Comparação entre <i>Corallus hortulanus</i> e <i>C. batesii</i> .....	47
4.4.2. Comparação entre <i>Epicrates cenchria</i> e <i>E. crassus</i> .....	50
4.4.3. Comparação entre os gêneros <i>Epicrates</i> e <i>Corallus</i> .....	52
4.4.4. Comparação do material de <i>Corallus</i> e <i>Epicrates</i> com <i>Eunectes</i> e <i>Boa</i> .....	53
5. CONCLUSÕES.....	57
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	60
Anexos: Tabelas e Gráficos.....	67

## LISTA DE FIGURAS

<b>Fig. 1:</b> Duas hipóteses filogenéticas para Serpentes	2
<b>Fig. 2.</b> Exemplos de Boidae.	4
<b>Fig. 3.</b> Relações filogenéticas entre os gêneros de bóideos, segundo Kluge (1991).	5
<b>Fig. 4.</b> Relações filogenéticas entre os gêneros de bóideos, segundo Noonan & Chippindale (2006).	6
<b>Fig. 5.</b> Metodologia empregada para descrição de vértebras de serpentes.	15
<b>Fig. 6.</b> Vértebras de UFMT-R 02389 <i>Corallus hortulanus</i> .	19
<b>Fig. 7.</b> Vértebras de UFMT-R 05362 <i>Corallus batesii</i> .	24
<b>Fig. 8.</b> Vértebras de MCN-PV DR 0002 <i>Epicrates cenchria</i> .	30
<b>Fig. 9.</b> Vértebras de MCN-PV DR 0003 <i>Epicrates crassus</i> .	36
<b>Fig. 10.</b> Esquema geral de vértebras de <i>Epicrates cenchria</i> , <i>E. crassus</i> , e <i>Corallus hortulanus</i> .	40
<b>Fig. 11.</b> 100 <sup>a</sup> vértebra de UFMT-R 05362 <i>Corallus batesii</i> em vista dorsal e posterior	41
<b>Fig. 12.</b> 100 <sup>a</sup> vértebra em vista anterior de <i>Corallus batesii</i> e <i>Epicrates crassus</i> .	42
<b>Fig. 13.</b> Vértebras de MCN.D.316 <i>Eunectes murinus</i> .	43
<b>Fig. 14.</b> Vértebras de MCN.D.335 <i>Boa constrictor</i> .	45

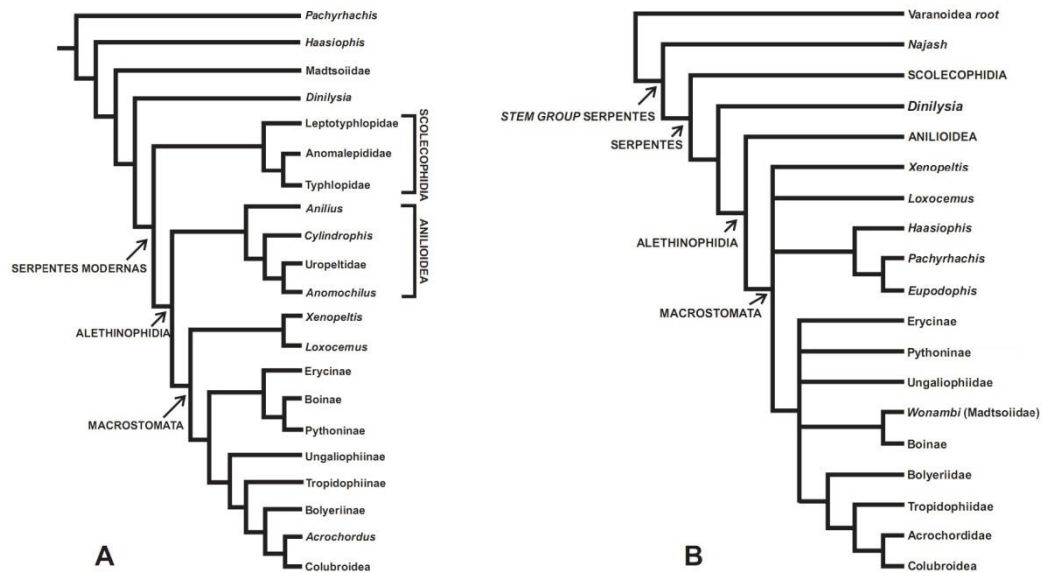
## 1. INTRODUÇÃO

A maioria dos trabalhos cladísticos aloca serpentes dentro dos Mosasauria (escamados extintos aquáticos), embora ainda persistam grandes discussões acerca da ancestralidade de serpentes dentro de algum subgrupo de lagartos (Rieppel, 1988a, b; Caldwell & Lee, 1997; Lee, 1997, 1998; Lee & Caldwell, 1998, 2000; Caldwell, 1999a, b; Lee et al., 1999; Rage & Escuillié, 2000; Coates & Ruta, 2000; Rieppel & Zaher, 2000a, b; Tchernov et al., 2000). Entretanto, para Estes et al. (1988), tanto as Serpentes, quanto os Dibamidae e Amphisbaenia são considerados táxons de posição filogenética incerta dentro de Scleroglossa, e segundo alguns autores, as inter-relações destes três grupos dentro de Squamata ainda não foram resolvidas de forma satisfatória (Rieppel 1994; Rieppel & Zaher, 2000a).

Todavia, em relação à ancestralidade de serpentes, ainda não foram descartadas hipóteses de relação entre serpentes e anfisbênias (Lee 1997; Rieppel & Zaher 2000a, b; Tchernov et al. 2000; Rieppel & Kearney 2001; Lee & Scanlon, 2002; Rieppel et al. 2003), bem como de serpentes com os lagartos varanóideos (Rieppel & Zaher, 2000a; Tchernov et al., 2000; Lee & Scanlon, 2002). Essas distintas propostas de ancestralidade geralmente estão associadas às hipóteses ecológicas, nas quais o ambiente da serpente primitiva teria propiciado a modificação na forma do corpo, podendo ter sido num ambiente marinho (ancestralidade mosassauróidea) ou fossorial/terrestre (afinidade com as anfisbênias e/ou varanóideos).

Apesar da ancestralidade incerta, as Serpentes modernas são consideradas um grupo monofilético e inclui dois clados irmãos: os Scolecophia e os Alethinophidia (Fig. 1).





**Figura 1.** Duas hipóteses filogenéticas para Serpentes principalmente baseadas em dados morfológicos, com a adição de fósseis: **A**, Lee & Scanlon (2002) e **B**, Apesteguía & Zaher, 2006). Retirado de Hsiou (2010).

Os Scolecophidia são pequenas serpentes, de hábitos fossoriais, vulgarmente conhecidas como “cobras cegas”, pela redução dos olhos, que em geral são recobertos por uma escama semitransparente. Inclui três famílias: Leptotyphlodidae, Typhlopidae e Anomalepididae, todas elas com escasso e pobre registro fóssil, devido ao pequeno tamanho e pela fragilidade dos ossos, e encontrados a partir do Eoceno da Europa (Rage, 1987; Hsiou, 2010). Os Alethinophidia são muito mais diversificados na aparência, habitat e número de espécies, além das dimensões maiores do que os Scolecophidia. O grupo é tradicionalmente subdividido em dois clados, Anilioidea e Macrostromata.

Entre os aletinoídeos basais, os anilióideos são representados por *Anilius*, *Anomochilus*, *Cyllindrophis*, e uropeltíneos, um grupo potencialmente parafilético, porque a monofilia do grupo está fracamente sustentada (Lee & Scanlon, 2002). Anilioidéos são caracterizados por se alimentarem de presas relativamente pequenas,

que geralmente não excedem o diâmetro de suas cabeças (Greene 1983). Serpentes avançadas, os Macrostromata (Rieppel, 1988b; Lee & Scanlon, 2002; Rieppel & Zaher, 2000a, b; Vidal & Hedges, 2002, 2004), são caracterizados pela alta capacidade de ingerir presas superiores ao diâmetro de suas cabeças (Greene, 1983). Incluem-se neste grupo os Xenopeltinae (*Loxocemus* + *Xenopeltis*), Booidea (Erycinae, Boinae e Pythoninae), que serão o objeto de estudo deste projeto, e as serpentes avançadas (“*advanced snakes*”), constituídas pelos Ungaliophiinae, Tropicophiinae, Bolyeriinae, e Caenophidia (*Acrocordus*+Colubroidea) (Lee & Scanlon, 2002; Hsiou, 2010).

Boídeos (Serpentes, Macrostromata) são serpentes que têm uma história evolutiva que data do final da Era Mesozóica durante o Cretáceo Superior, sendo registrados por todos os continentes, com exceção da Antártida, onde esses registros são exclusivamente baseados em vértebras isoladas (Rage, 1984; 1987; 2001; Albino, 2007). Tradicionalmente, através de estudos morfológicos prévios (Kluge, 1991, 1993 a,b; Underwood, 1976; Underwood & Stimson, 1990), Boidae inclui três subfamílias: Boinae (região Neotropical, Madagascar, Ilhas do Pacífico); Pythoninae (Australásia e África); e Erycinae (oeste da América do Norte, África, sudeste da Europa, sudoeste da Ásia e Índia) (Fig. 2). De fato, um dos únicos estudos acerca das relações filogenéticas dos Boidae foi primeiramente estabelecido por Kluge (1991) (Fig. 3), onde o autor assume o reconhecimento das três subfamílias (mas com ênfase nas relações entre os Boinae) com base em caracteres morfológicos externos e osteológicos, principalmente baseados em caracteres cranianos e apenas dois caracteres vertebrais, sendo eles a presença de hipapófise restrita à região anterior da coluna e pela presença de forâmens paracotilares. Em Rage (2001), outros caracteres foram testados como característicos de Boidae. Segundo ele, as vértebras dos Boidae são comparativamente



[http://www.biologados.com.br/images/butantan/cobra\\_suacuboa\\_corallus\\_hortulanus\\_boidae\\_01.jpg](http://www.biologados.com.br/images/butantan/cobra_suacuboa_corallus_hortulanus_boidae_01.jpg)



[http://www.biologados.com.br/images/butantan/cobra\\_salamanta\\_epicrates\\_cenchria\\_crassus\\_boidae\\_01.jpg](http://www.biologados.com.br/images/butantan/cobra_salamanta_epicrates_cenchria_crassus_boidae_01.jpg)



<http://www.breeders-expo.de/photos-database/Corallus-batesii-003-m.jpg>



<http://nl.wikipedia.org/wiki/Bestand:EpicratesCenchriaCenchria1.jpg>



<http://www.flickr.com/photos/83066542@N06/7608455320/in/photostream>



<http://territorioselvagem.forumeiros.com/t77-grandes-constrictoras-1-sucuri-verde-eunectes-murinus>



<http://www.breeders-expo.de/photos-database/Python-regius-006-f.jpg>

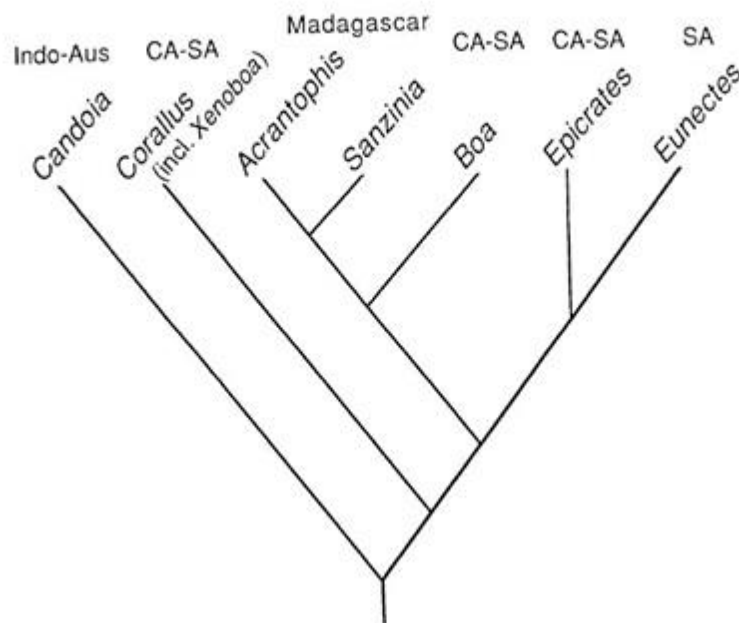


[http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/ff/ff6/Eryx\\_jaculus.jpg](http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/ff/ff6/Eryx_jaculus.jpg)

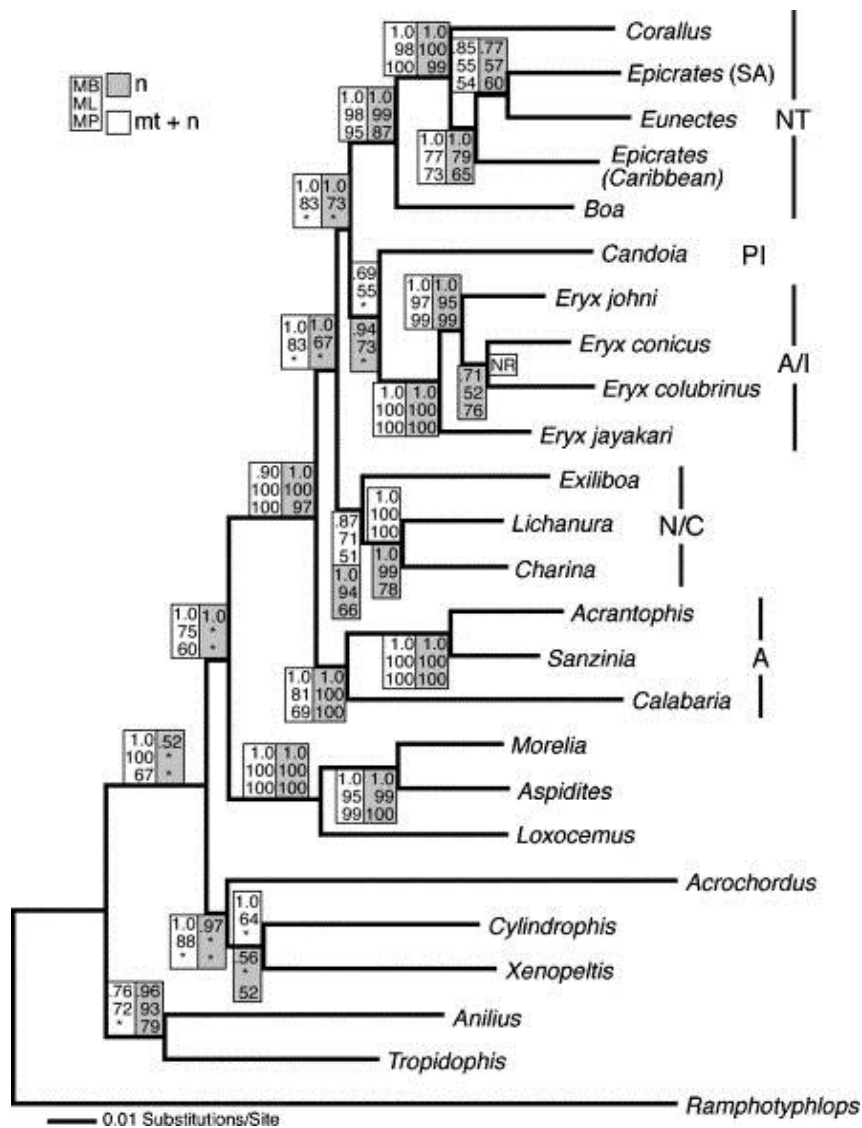
**Figura 2.** Exemplos de Boidae: (A) *Corallus hortulanus*; (B) *Epicrates cenchria*; (C) *Corallus batesii*; (D) *Epicrates crassus*; (E) *Boa constrictor*; (F) *Eunectes murinus*; (G) *Python regius*; (H) *Eryx jaculus*

mais curtas do que largas, seu processo pré-zigapofiseal é curto, e suas paradiapófises são fracamente subdivididas em áreas para e diapofiseal.

Recentemente, com base em dados moleculares, Noonan & Chipindale (2006) sugerem que Boidae não são monofiléticos e a divisão tradicional em três subfamílias (Erycinae, Boinae e Pythoninae) não reflete a história evolutiva do grupo (Fig. 4). Além deste, trabalhos anteriores de Burbrink (2005), com base em dados moleculares, também sugerem inconsistências na filogenia de Kluge (1991); onde este autor sugere que as características morfológicas analisadas por Kluge (1991) são altamente homoplásticas.



**Figura 3.** Relações filogenéticas entre os gêneros de bóideos, segundo Kluge (1991). As abreviações a seguir descrevem a distribuição geográfica de cada táxon terminal: CA=América Central; Indo-Aus = Arquipélago Indoaustraliano; AS = América do Sul.



**Figura 4.** Relações filogenéticas entre os gêneros de boídeos, segundo Noonan & Chippindale (2006). Abreviações: NT, Neotropical; A, África; PI, Ilha do Pacífico; N, América do Norte; C, América Central; A/I, África e Índia.

Boíneos (*sensu* Kluge, 1991) são representados por serpentes distribuídas através das Américas (*Boa*, *Epicrates*, *Eunectes* e *Corallus*), Madagascar (*Acrantophis* e *Sanzinia*) e algumas nas ilhas do Pacífico ocidental (*Candoia*) (Kluge, 1991; Noonan & Chippindale, 2006; Albino & Carlini, 2008). Tal grupo não apresenta caracteres vertebrais autapomórficos. Entretanto, o recente estudo morfológico para serpentes de

Lee & Scanlon (2002), indica que a presença de um conjunto de caracteres pode diagnosticar os Boinae a partir das seguintes características vertebrais: inclinação das zigapófises menor do que  $15^\circ$  em relação ao eixo horizontal; arco neural arqueado; vértebra robusta, alta, curta, e larga; processo espinhoso alto; processo pré-zigapofiseal curto; centro vertebral mais curto que a largura do arco neural; constrição pré-condilar bem definida; presença de quilha hemal nas vertebrais dorsais médias e posteriores; presença de forâmens laterais, subcentrais e paracotilares (Rage, 2001; Lee & Scanlon, 2002; Szyndlar e Rage, 2003; Albino & Carlni, 2008; Hsiou & Albino, 2009).

Cabe ressaltar que a maior parte do registro fóssil de serpentes é representado por vértebras isoladas, embora elementos cranianos sejam encontrados com menor frequência (Hsiou, 2010). Porém, existem grandes dificuldades envolvidas na identificação das vértebras, devido à alta variabilidade morfológica, ontogenética e topográfica ao longo da coluna vertebral, tanto dentro dos táxons quanto entre táxons (LaDuke, 1991a, b). Por esta razão, há uma grande necessidade de analisar detalhadamente a osteologia pós-craniana dos boíneos sul-americanos, com o propósito de reconhecer caracteres variáveis entre os táxons que podem conter potenciais informações filogenéticas e que permitam uma análise morfológica/paleontológica mais apropriada de fósseis já descritos e os que ainda estão em processo de estudo.

## 2. OBJETIVOS

Este trabalho teve como objetivo realizar um estudo da morfologia vertebral comparativa de dois gêneros de Boinae sul-americanos: *Epicrates* e *Corallus*, com o intuito de averiguar a variação intracolunar, intraespecífica e interespecífica, bem como a comparação com os outros dois gêneros atuais, *Boa* e *Eunectes*. O estudo visou reconhecer a variação morfológica das vértebras pré-cloacais de bóineos sul-americanos atuais, com a elaboração de uma lista de caracteres que inclui os enunciados descritivos, bem como detalhes ilustrativos. Estudos posteriores, com a incorporação de materiais osteológicos de grupos relacionados aos Boinae (e.g. Pythoninae e Erycinae), permitirão definir se os caracteres abordados na distinção dos gêneros são fonte de informações filogenéticas e se podem resolver a posição sistemática de espécimes fósseis.

### 3. MATERIAL e MÉTODOS

#### 3.1. Material

Os materiais osteológicos de *Epicrates* e *Corallus* utilizados neste projeto correspondem às espécies *E. cenchria*, *E. crassus*, *C. hortulanus* e *C. batesii*. O material de estudo é proveniente das seguintes coleções: Coleção Didática de Paleovertebrados do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do RS, Porto Alegre; Seção de Répteis da Universidade Federal do Mato Grosso; Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília. Para comparação foram utilizados espécimes dos boíneos *Eunectes murinus* e *Boa constrictor*, da Coleção Científica do Núcleo de Ofidismo de Porto Alegre (NOPA) do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (MCN/FZBRS) e do Museu Dom José, Sobral, estado do Ceará. Tanto o material de estudo, quanto o de comparação, encontram-se sob empréstimo para o Laboratório de Paleontologia da FFCLRP/USP.

##### 3.1.1. Listagem do material

###### 3.1.1.1. Material estudado

MCN-PV DR 0001 *Corallus hortulanus*

MCN-PV DR 0002 *Epicrates cenchria*

MCN-PV DR 0003 *Epicrates crassus*

UFMT-R 02389 *Corallus hortulanus*

UFMT-R 02398 *Corallus hortulanus*



UFMT-R 05362 *Corallus batesii*

CHUNB-15404/1488 *Corallus hortulanus*

CHUNB-29857/18590 *Epicrates cenchria*

### **3.1.1.2. Material examinado para comparação**

MCN.D.319 *Eunectes murinus*

MCN.D.335 *Boa constrictor*

MCN.D.344 *Boa constrictor*

MCN.D.333 *Boa constrictor*

MCN.D.351 *Boa constrictor*

MCN.D.347 *Boa constrictor*

MCN.D.343 *Boa constrictor*

MCN.D.316 *Eunectes murinus*

MCN.D.342 *Eunectes murinus*

MCN.D.306 *Eunectes murinus*

MDJ/R.R.025 *Boa constrictor*

### **3.1.2. Abreviaturas institucionais**

CHUNB, Departamento de Biologia, Instituto de Ciências Biológicas, Coleção Herpetológica da UnB;

MCN.D., Coleção Didática de Répteis do MCN-FZB/RS, NOPA (Núcleo de Ofidismo de Porto Alegre);

MCN-PV DR, Seção de Paleontologia do MCN-FZB/RS, Coleção de Paleontologia de Vertebrados, Coleção Didática de Répteis;

MCN-FZB/RS, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre/RS, Brasil;

MDJ/R.R, Museu Dom José, Sobral/CE, Brasil, Seção de Répteis

UFMT-R, Universidade Federal do Mato Grosso, Seção de Répteis.

## **3.2. Métodos**

### **3.2.1. Estudo do material**

O estudo do material constituiu-se principalmente na observação anatômica, sendo que diversas vezes foi-se necessário o uso de microscópio estereoscópio. O estudo anatômico foi possível através da comparação do material disponível depositado em coleções brasileiras. Foi realizada uma análise comparativa tanto de espécimes dos boíneos *Epicrates* e *Corallus*, bem como de *Eunectes* e *Boa*.

Para a descrição do material seguiu-se a metodologia e terminologia anatômica principalmente utilizada em Auffenberg (1963), Hoffstetter & Gasc (1969), Rage (1984, 1998; 2001), LaDuke (1991 a, b), Lee & Scanlon (2002), Albino & Carlini (2008) e Hsiou & Albino (2009). Os dados qualitativos foram baseados em Rage (1998, 2001), e as medidas para os dados quantitativos foram determinadas através de um paquímetro, e expressadas em milímetros (ver ANEXOS - Tabelas 1 a 8), seguindo-se

LaDuke (1991a, b – Fig. 5). Parte do material foi medido com um paquímetro Digimess® (MCN-PV DR 0001, MCN-PV DR 0002 e MCN-PV DR 0003), e em outra parte, um paquímetro digital Mitutoyo® (UFMT-R 02389, UFMT-R 02398 e UFMT-R 05362). Não foram realizadas medidas nos seguintes materiais de *C. hortulanus* e *E. cenchria*, respectivamente: CHUNB-15404/1488 e CHUNB-29857/18590. As fotografias foram realizadas através do microscópio estereoscópio Leica M125 e editadas com o auxílio dos softwares PhotoShop CS4 e GIMP 2.8. As ilustrações foram confeccionadas com o auxílio de estereomicroscópio.

Para a realização das medidas e análise dos caracteres qualitativos, foi retirada uma vértebra a cada 10, a partir da 10ª vértebra, até a última dezena de vértebras pré-cloacais. Para casos em que a vértebra escolhida estava muito danificada, em parte devido à metodologia aplicada na separação dos tecidos moles, foi selecionada a mais próxima dela na sequência que apresentasse boa integridade estrutural. Entretanto, devido a problemas no material de *Epicrates crassus*, não foi possível realizar uma análise das vértebras posteriores entre a 180 e a 230, sendo esta a última dezena dentre as pré-cloacais. Para o exemplar de *Corallus hortulanus* de número MCN-PV DR 0001 não foram realizadas análises nas 2 últimas dezenas de vértebras pré-cloacais, por problemas semelhantes.

### 3.2.1.1. Listagem dos caracteres qualitativos (baseados em Rage, 1998, 2001)

- Documentar a variação ao longo da coluna.
- Documentar a variação entre indivíduos, entre espécies e entre gêneros.

- Forâmen paracotilar: presença; ausência.
- Regularidade do forâmen paracotilar ao longo da coluna: regular (todas ou quase todas as vértebras); irregular (poucas vértebras).
- Tamanho do forâmen paracotilar: grande; pequeno.
- Forâmen lateral: presença; ausência
- Regularidade do forâmen lateral ao longo da coluna: regular (todas ou quase todas as vértebras); irregular (poucas vértebras).
- Tamanho do forâmen lateral: grande; pequeno
- Forâmen subcentral: presença; ausência
- Regularidade do forâmen subcentral ao longo da coluna: regular (todas ou quase todas as vértebras); irregular (poucas vértebras).
- Tamanho do forâmen subcentral: grande; pequeno.
- Forâmen parazigantral: presença; ausência
- Regularidade do forâmen parazigantral ao longo da coluna: regular (todas ou quase todas as vértebras); irregular (poucas vértebras).
- Tamanho do forâmen parazigantral: grande; pequeno
- Desenvolvimento da quilha hemal: bem definida e proeminente; pouco definida e achatada.
- Profundidade dos sulcos subcentrais em vista ventral: profundos; rasos
- Borda anterior do zigósfeno em vista dorsal: entalhe em “V”; côncavo; retilíneo; com lobo mediano; com tubérculo.
- Teto do zigósfeno em vista anterior: retilíneo; convexo; côncavo.
- Espessura da face anterior do zigósfeno: delgado; espesso
- Arco neural em vista posterior: claramente arqueado; ligeiramente deprimido.
- Orientação das pré-zigapófises em vista dorsal: lateralmente; anterolateralmente
- Inclinação das pré-zigapófises em vista anterior: aproximadamente paralelas ao eixo horizontal; ligeiramente inclinadas acima do eixo horizontal
- Processo pré-zigapofiseal: não visível em vista dorsal; visível em vista dorsal

- Robustez e orientação das paradiapófises
- Formato do canal neural
- Profundidade do Zigântro
- Inclinação do côndilo em vista lateral
- Altura, alongamento anteroposterior e inclinação do processo espinhoso
- Cristas parassagittais
- Formato do centro vertebral

### 3.2.1.2. Listagem dos caracteres quantitativos (baseados em LaDuke, 1991a, b) (Fig. 5)

- Comprimento total da coluna.
- Medidas das vértebras pré-cloacais, cloacais e caudais (obtenção de dados a cada 10 vértebras da coluna).
- H, altura total da vértebra
- LAN, largura do arco neural
- CL, comprimento do centro vertebral
- CNL, largura do canal neural
- CNH, altura do canal neural
- COL, largura do côndilo
- COH, altura do côndilo
- CTL, largura do cótilo
- CTH, altura do cótilo
- CT-CN, altura desde a borda inferior do cótilo até o teto do canal neural
- ENH, altura do espinho neural (processo espinhoso) desde o teto do zigósforo
- PO-PO, distância entre pós-zigapófises
- PR-PR, distância entre pré-zigapófises
- PR-PO, distância entre pré- e pós-zigapófises do mesmo lado
- PRL, largura da faceta articular da pré-zigapófise
- PRC, comprimento da faceta articular da pré-zigapófise
- ZGL, largura do zigósforo
- ZGH, altura do zigósforo

### 3.2.1.3. Índices/Proporções

- CL/LAN

- CTL/CTH

- ZGH/ZGL

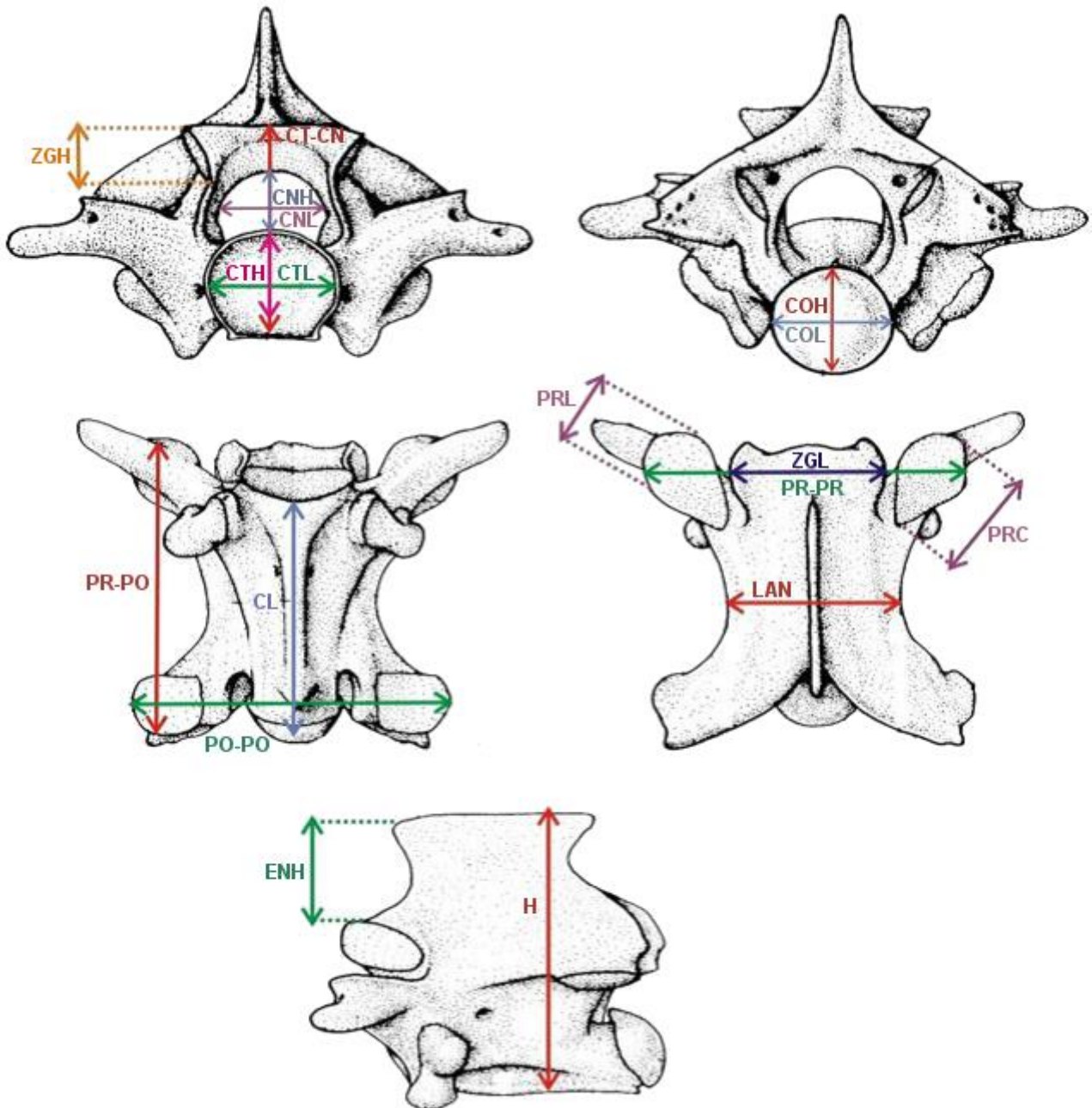
- ZGL/CTL

- PRC/PRL

- ENH/H

- PR-PR/PR-PO

- PR-PR/H



**Figura 5.** Metodologia empregada para as medidas das vértebras de serpentes estudadas neste trabalho, baseado em LaDuke (1991a, b).

### **3.2.2. Técnica de maceração em água para preparação dos espécimes a seco**

Para a preparação do material cedido pela Universidade Federal do Mato Grosso (Instituto de Biociências, Coleção Zoológica, Cuiabá/MT) e pela Universidade de Brasília (Departamento de Biologia, Instituto de Ciências Biológicas, Coleção Herpetológica da UnB), foi utilizada a técnica de maceração bacteriana em água, que gera a total desarticulação do exemplar preparado mediante a decomposição dos tecidos moles, sem produzir nenhuma alteração química ou física dos elementos ósseos, permitindo observar a natureza do contato entre os distintos elementos ósseos. Após a decomposição dos tecidos moles, o material passa por um período de fervura em água para a retirada total dos tecidos que ainda estão em contato com ossos.

Posteriormente, com esqueleto já limpo, o crânio é desassociado da coluna, sendo a última numerada a partir da primeira vértebra (atlas) sucessivamente até a última vértebra dorsal posterior. As regiões cloacal e caudal também são numeradas seguindo a numeração da última vértebra dorsal posterior. A cada região é transpassada (via canal neural) uma corda ou fita, assegurando a sequência vertebral da coluna.

### **3.2.3. Análise estatística**

Para investigação estatística dos dados quantitativos foi realizado um simples teste T bicaudal do tipo 3 para;  $H_0$ : a relação testada entre as espécies 1 e 2 é estatisticamente igual;  $H_1$ : a relação testada entre as espécies 1 e 2 é estatisticamente diferente; sobre os valores apresentados na seção índices/proporções para amostras de cinco vértebras sequenciais de cada região da coluna, sendo estas escolhidas por posicionamento aproximadamente mediano dentro da região que representam, a

análise foi realizada no programa CALC (openoffice.org 3.4.1 AOO341M1-build:9593 – rev. 1372282) e gerou uma tabela de Valores T (Tabelas 9 a 14) para cada comparação entre duas espécies. Foi considerada como significativa de rejeição qualquer relação que apresentasse Valor  $T < 0,05$ . As tabelas foram usadas apenas como confirmação dos caracteres já observados, para confirmar se a diferença era significativa.

#### 3.2.4. Abreviações anatômicas

an – arco neural

c – centro vertebral

cn – canal neural

co – côndilo

cps – crista parassagital

ct – cótilo

en – espinho neural (processo espinhoso)

fl – forâmen lateral

fpc – forâmen paracotilar

fpe – forâmen paraespinal

fpz – forâmen parazigantral

fz – forâmen zigantral

fsc – forâmen subcentral

hp – hipapófise

pa – paradiapófise

po – pós-zigapófise

ppr – processo pré-zigapofiseal

pr – pré-zigapófise

q – quilha hemal

ssc – sulco subcentral

za – zigântro

zg – zigósfeno



## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. Descrição vertebral de *Corallus* e *Epicrates*

#### 4.1.1. *Corallus hortulanus*

Squamata Opperl, 1811

Serpentes Linnaeus, 1758

Alethinophidia Nopcsa, 1923

Macrostromata Müller, 1831

Boidae Gray, 1825

Boinae Gray, 1825

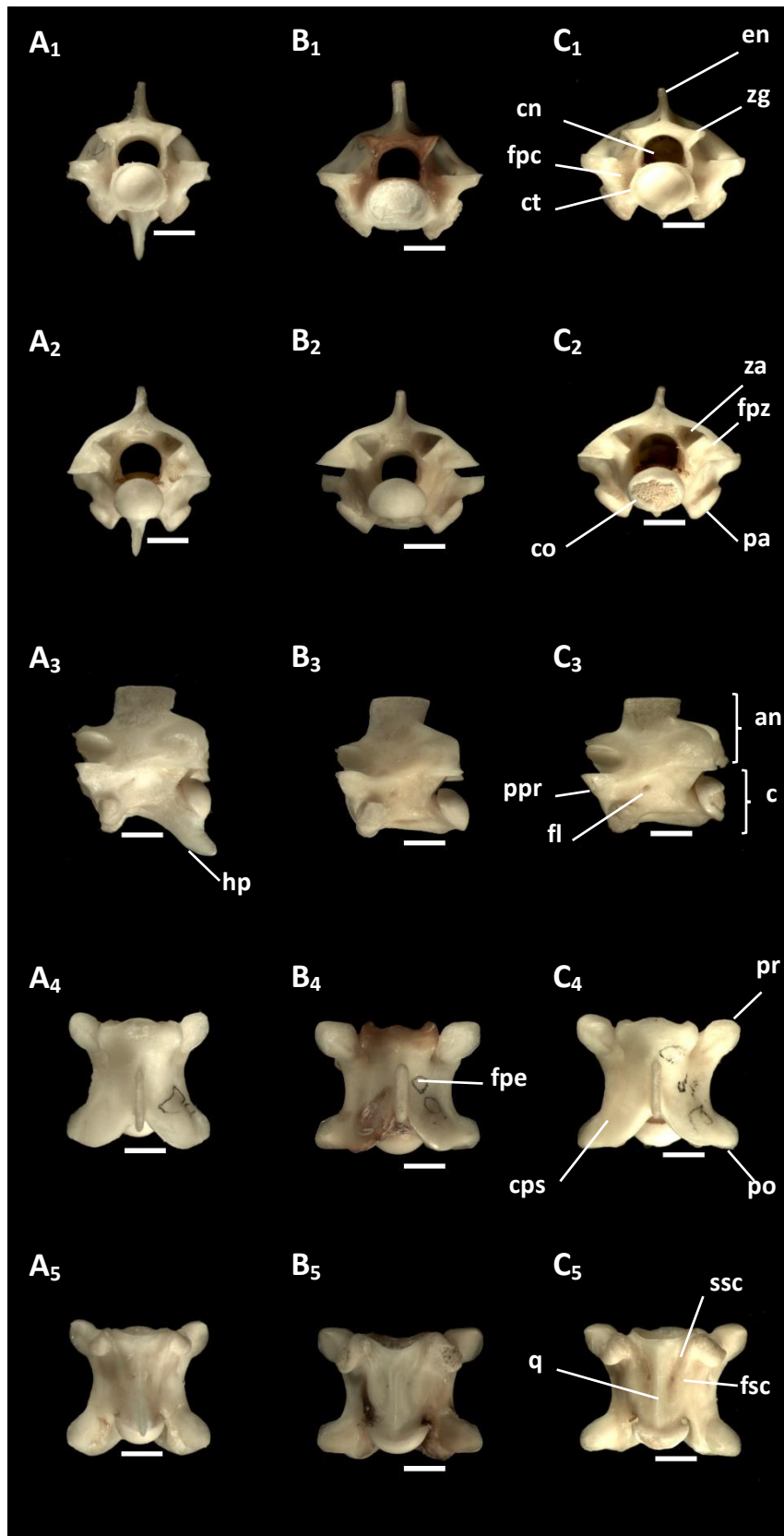
*Corallus* Daudin, 1803

*Corallus hortulanus* (Linnaeus, 1758)

(Figura 6; ANEXOS - Tabelas 1 e 2, Gráfico 1)

**Material de referência.** Quatro colunas vertebrais completas de *Corallus hortulanus* (MCN – PV. DR0001, UFMT-R 02389, UFMT-R 02398, e CHUNB – 15404/1488).

**Descrição.** A coluna vertebral do espécime MCN – PV. DR0001 apresenta 291 vértebras pré-cloacais, enquanto que UFMT-R 02389 apresenta 286, e UFMT-R 02398 apresenta 277 vértebras pré-cloacais, indicando que, apesar de ser variável entre os espécimes, o número de vértebras pré-cloacais é próximo de 280.



**Figura 6.** Vértebras de UFMT-R 02389 *Corallus hortulanus*; (A) vértebra anterior (40<sup>a</sup>); (B) vértebra média(100<sup>a</sup>); (C) vértebra posterior (250<sup>a</sup>); (1) vista anterior; (2) vista posterior; (3) vista lateral; (4) vista dorsal; (5) vista ventral; escalas-barras = 2 mm.

De um modo geral, as vértebras são delicadas e curtas, sendo que as vértebras dorsais médias são as maiores dentre todas as vértebras dorsais. A altura total da vértebra é maior que a largura total do arco neural nas primeiras vértebras anteriores ( $PR-PR < H$ ), alcançando valores cada vez mais próximos posteriormente ( $PR-PR \sim H$ ). Nas vértebras dorsais médias e dorsais posteriores a altura total da vértebra é ligeiramente menor que a largura total do arco neural ( $PR-PR > H$ ). Como pode ser observado na Tabela 2 e Gráfico 1, a razão entre a largura do arco neural e a altura da vértebra ( $PR-PR/H$ ) se altera ao longo da coluna de modo que a vértebra se torna cada vez mais larga do que alta, alcançando o valor máximo de 1,2 nas vértebras médias mais posteriores. Isso significa que uma vértebra anterior é relativamente mais alta que uma média ou posterior.

Em vista anterior, a relação entre a largura do zigósfeno e a largura do cótilo ( $ZGL/CTL$ ) se altera ao longo da coluna. Entretanto, a largura do zigósfeno é sempre maior que a do cótilo. O valor máximo da razão encontra-se na primeira vértebra analisada (vértebra 10), com o valor de 2,1, e seu valor mínimo oscilando de 1,2 a 1,3 entre as vértebras 130 a 220 (Tabela 2 e Gráfico 1). A espessura da face anterior do zigósfeno mantêm-se sempre delgada. Isso pode ser observado através da razão ( $ZGH/ZGL$ ) entre a altura ( $ZGH$ ) e a largura ( $ZGL$ ) do cótilo (Tabela 2 e Gráfico 1), com valores entre 0,1 a 0,2 em todas as vértebras. O zigósfeno apresenta variação intracolunar na forma de seu teto: nas vértebras anteriores, o teto do zigósfeno é levemente convexo, tornando-se cada vez mais retilíneo ao se aproximar das dorsais médias. As facetas articulares do zigósfeno são razoavelmente longas. A inclinação das pré-zigapófises é aproximadamente paralela ao plano horizontal em todas as vértebras. Não foi observada a presença de forâmens paracotilares em nenhuma das

vértebras analisadas, assim como observado por Rage (2001). As paradiapófises são robustas e orientadas lateroventralmente. O tamanho do canal neural aumenta ao longo da coluna, tanto na altura quanto na largura, até as vértebras dorsais médias, onde se mantém aproximadamente constante. Nas vértebras posteriores, ele torna-se cada vez menor novamente, se aproximando do tamanho do canal neural nas vértebras anteriores. Seu formato é levemente triangular e possui três cristas internas: uma localizada no assoalho e duas nas paredes laterais, que juntas produzem um aspecto trilobado. O cótilo é elipsoide e levemente achatado dorso-ventralmente em todas as vértebras ( $CTL > CTH$ ).

Em vista posterior, é possível observar que ocorre um achatamento dorsoventral da vértebra ao longo da coluna, de modo que as vértebras mais anteriores são menos achatadas que as mais posteriores. Do mesmo modo, ocorre um achatamento do arco neural, sendo mais arqueado nas anteriores, e cada vez mais achatado nas médias e posteriores. O zigântro é robusto e profundo, com pequenos forâmens zigantrais localizados de cada lado da linha média da vértebra. A inclinação das pós-zigapófises é aproximadamente paralela ao plano horizontal em todas as vértebras. O côndilo é elipsoide, ligeiramente achatado dorso-ventralmente em todas as vértebras ( $COL > COH$ ), do mesmo modo que o cótilo. A constrição condilar é bem evidente. Foi observada a presença de forâmens parazigantrais em todos os espécimes observados. Entretanto, tal caráter é variável entre eles: em UFMT-R 02389 e UFMT-R 02398 os forâmens ocorrem em todas as vértebras médias e posteriores, de forma irregular, sendo vistos tanto na forma de pequenos “pits” alinhados, quanto um forâmen grande em um ou ambos os lados do zigântro, acompanhado de pequenos “pits”; em MCN – PV. DR0001, foi observada a presença de um par de forâmens de tamanho

relativamente maior em todas as vértebras a partir da vértebra 53, não ocorrendo apenas nas últimas 3 vértebras posteriores analisadas.

Em vista lateral, observa-se que o côndilo é ligeiramente verticalizado. O processo espinhoso é baixo e ântero-posteriormente alongado, ocupando boa parte do arco neural, sendo que seu eixo dorsoventral é ligeiramente inclinado posteriormente. Forâmens laterais grandes estão presentes na forma de um par por vértebra (Fig. 10 C<sub>2</sub>).

Em vista dorsal (Fig. 10 C<sub>1</sub>), as facetas articulares das pré-zigapófises são alongadas (PRL > PRA) e subtriangulares, apresentam variação da orientação do eixo principal ao longo da coluna, partindo da orientação totalmente anterior nas vértebras dorsais anteriores e se tornando cada vez mais anterolateral à medida que se aproxima das vértebras dorsais médias e posteriores, porém não se tornando totalmente lateralizada. O processo pré-zigapofiseal é muito curto e se estende pouco além da faceta articular, não sendo visível em vista dorsal. Em todas as vértebras, foi observada a presença de um par de forâmens localizados próximos à base do processo espinhoso, posteriores ao zigósfeno (aqui chamados de forâmens paraespinais). Tais forâmens são pequenos, mas são maiores que os forâmens parazigantrais, observados em vista posterior. A borda dorsal do zigósfeno apresenta um lobo mediano em todas as vértebras. É possível observar a presença de cristas parassagittais (Albino 2011, Hsiou et al 2013, *in press*) evidentes. A constrição interzigapofiseal é ligeiramente curvada e alongada, e não muito constrita. A razão das distâncias (PR-PR/PR-PO) entre pré-zigapófises (PR-PR) pelas distâncias entre pré e pós-zigapófises do mesmo lado (PR-PO) se alteram ao longo da coluna, com o valor mínimo de 1 nas vértebras anteriores, e o valor máximo de 1,4 na vértebra 150. De um modo geral, ocorre um

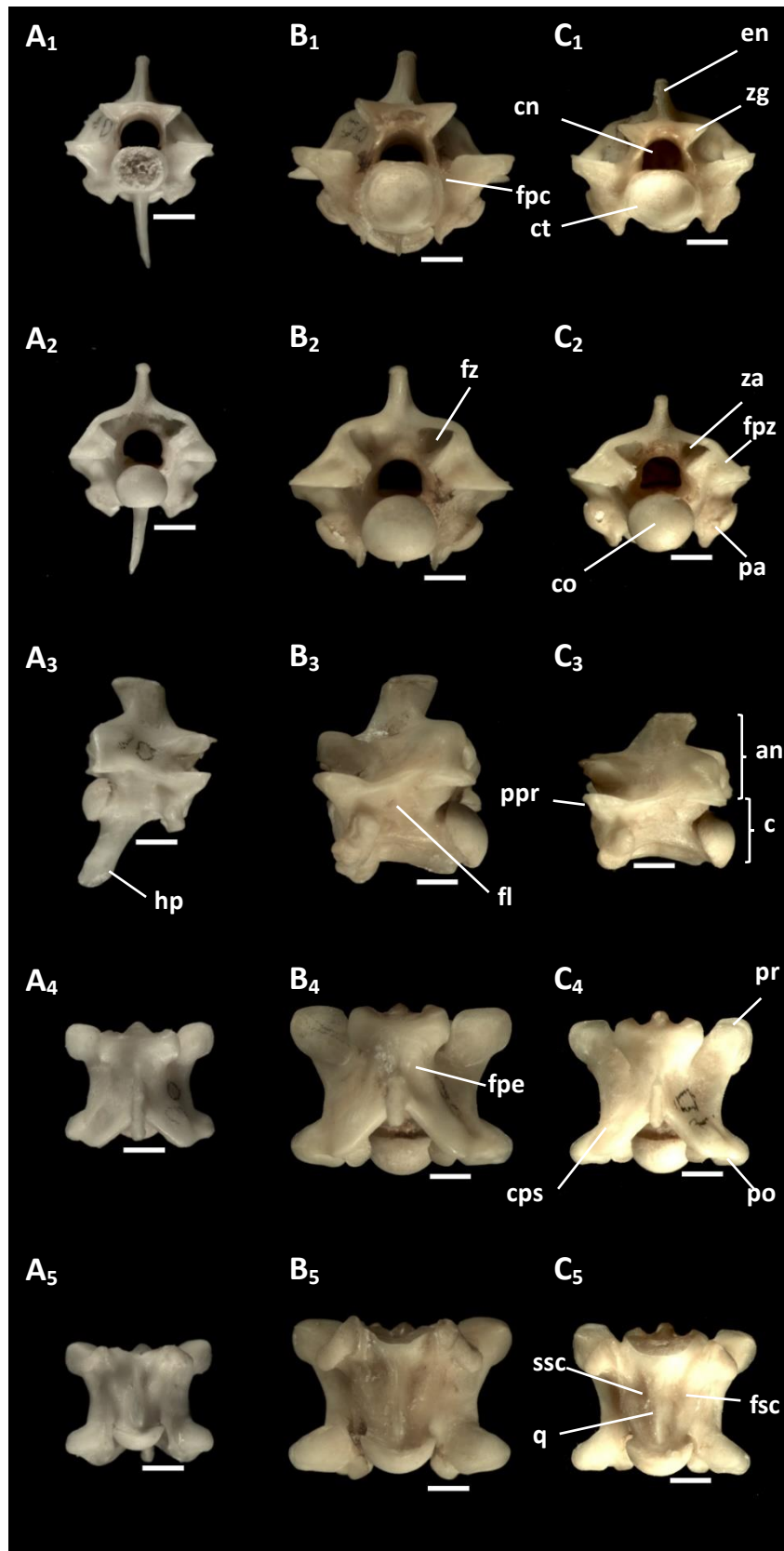
alargamento lateral das vértebras ao longo da coluna, com as vértebras dorsais médias sendo as mais largas, e as vértebras anteriores sendo relativamente mais alongadas ântero-posteriormente. A variação completa pode ser encontrada no Gráfico 1.

Em vista ventral (Fig. 10 C<sub>2</sub>), o centro vertebral é triangular, anteriormente mais largo do que a porção posterior, exibindo cristas subcentrais bem definidas e sulcos subcentrais rasos. A razão entre o comprimento do centro vertebral e a largura do arco neural (CL/LAN) indicam que as vértebras possuem um centro vertebral mais alongado nas vértebras anteriores e posteriores, com valores médios próximos a 1,2 (variando de 1,1 a 1,3), enquanto que nas vértebras médias, o centro vertebral torna-se relativamente mais curto, com valores médios de 0,9 e variação menor que 0,05. A quilha hemal é pouco definida e achatada longitudinalmente na linha média da superfície ventral do centro nas vértebras dorsais médias e posteriores. Ela se origina na borda ventral do cótilo. Nas dorsais anteriores, a quilha hemal se projeta na forma de uma hipapófise. Há um par de forâmens subcentrais pequenos, laterais à quilha hemal em todas as vértebras. As pós-zigapófises possuem facetas articulares alongadas e subtriangulares, assim como as pré-zigapófises.

#### 4.1.2. *Corallus batesii*

*Corallus batesii* (Gray, 1860)

(Figura 7; ANEXOS - Tabelas 3 e 4, Gráfico 2)



**Figura 7.** Vértebras de UFMT-R 05362 *Corallus batesii*; (A) vértebra anterior (30°); (B) vértebra média(100°); (C) vértebra posterior (190°); (1) vista anterior; (2) vista posterior; (3) vista lateral; (4) vista dorsal; (5) vista ventral; escalas-barras = 2 mm.

**Material de referência.** Coluna vertebral completa de *Corallus batesii* (UFMT-R 05362).

**Descrição.** A coluna vertebral do espécime apresenta 214 vértebras pré-cloacais. De um modo geral, as vértebras são delicadas e curtas, sendo que as vértebras dorsais médias são as maiores dentre todas as vértebras dorsais. A altura total da vértebra é maior que a largura total do arco neural nas primeiras vértebras anteriores ( $PR-PR < H$ ), alcançando valores cada vez mais próximos posteriormente ( $PR-PR \sim H$ ). Nas vértebras dorsais médias e dorsais posteriores a altura total da vértebra é ligeiramente menor que a largura total do arco neural ( $PR-PR > H$ ). Como pode ser observado na Tabela 4 e Gráfico 2, a razão entre a largura do arco neural e a altura da vértebra ( $PR-PR/H$ ) se altera ao longo da coluna de modo que a vértebra se torna cada vez mais larga do que alta, alcançando o valor máximo de 1,3 nas vértebras posteriores. Isso significa que uma vértebra anterior é relativamente mais alta que uma média ou posterior. Em vista anterior, a relação entre a largura do zigósfeno e a largura do cótilo ( $ZGL/CTA$ ) se altera ao longo da coluna. Entretanto, a largura do zigósfeno é sempre maior que a do cótilo. O valor máximo da razão encontra-se na primeira vértebra analisada (vértebra 10), com o valor de 2,1, e seu valor mínimo oscilando de 1,2 a 1,3 entre as vértebras 120 a 190 (Tabela 4, Gráfico 2). O zigósfeno apresenta variação intracolunar tanto na forma de seu teto quanto na espessura de sua face anterior.

Nas vértebras anteriores, o teto do zigósfeno é levemente convexo, tornando-se cada vez mais retilíneo ao se aproximar das mais posteriores. Na região da 60<sup>a</sup> vértebra, entretanto, torna-se côncavo, voltando a ser retilíneo apenas a partir da região da 160<sup>a</sup> vértebra. Além disso, ocorre um espessamento de sua face anterior ao



longo da coluna, de modo que nas primeiras vértebras anteriores ele é mais delgado, como pode ser evidenciado pela razão entre a altura do zigósfeno e a largura do mesmo (ZGH/ZGL) (Tabela 4, Gráfico 2), a razão encontra valores médios de 0,1 nas primeiras 40 vértebras anteriores, se tornando cada vez maior até alcançar seu ápice nas vértebras médias, com valores próximos a 0,3. Isso significa que, ao longo da coluna, ocorre um espessamento contínuo da face anterior do zigósfeno, até um ponto máximo nas vértebras dorsais médias, seguido de um afinamento da mesma ao longo da coluna em direção às vértebras dorsais posteriores, se tornando quase tão delgada quanto nas vértebras dorsais anteriores. As facetas articulares do zigósfeno são razoavelmente longas. A inclinação das pré-zigapófises é aproximadamente paralela ao plano horizontal em todas as vértebras. Forâmens paracotilares foram observados a partir da 60<sup>a</sup> vértebra, estando presentes em ambos os lados do cótilo na maioria das vértebras. Em poucas vértebras, porém, foi observada a presença de tais forâmens em apenas um dos lados do cótilo, ou o forâmen estava ausente (Fig. 12 A). As paradiapófises são robustas e orientadas látero-ventralmente. O tamanho do canal neural aumenta ao longo da coluna, tanto na altura quanto na largura, até as vértebras dorsais médias, onde se mantém aproximadamente constante. Nas vértebras posteriores, ele torna-se cada vez menor novamente, se aproximando do tamanho do canal neural nas vértebras anteriores. Seu formato é levemente triangular e possui três cristas internas: uma localizada no assoalho e duas nas paredes laterais, que juntas produzem um aspecto trilobado. O cótilo é elipsoide e levemente achatado dorso-ventralmente em todas as vértebras (CTL > CTH).

Em vista posterior, é possível observar que ocorre um achatamento dorsoventral da vértebra ao longo da coluna, de modo que as vértebras mais anteriores são menos

achatadas que as mais posteriores. Do mesmo modo, ocorre um achatamento do arco neural, sendo mais arqueado nas anteriores, e cada vez mais achatado nas médias e posteriores. O zigântro é robusto e profundo, com pequenos forâmens zigantrais localizados de cada lado da linha média da vértebra (Fi. 11 B). A inclinação das pós-zigapófises é aproximadamente paralela ao plano horizontal em todas as vértebras. O côndilo é elipsoide, ligeiramente achatado dorso-ventralmente em todas as vértebras ( $COL > COH$ ), do mesmo modo que o cótilo. A constrição condilar é bem evidente. Foi observada a presença de forâmens parazigantrais, ocorrendo na forma de pequenos “pits” em praticamente todas as vértebras, sendo visíveis apenas com o auxílio do estereomicroscópio (Fig. 11 B).

Em vista lateral, observa-se que o côndilo é ligeiramente verticalizado. O processo espinhoso é baixo e ântero-posteriormente alongado, ocupando boa parte do arco neural, e é ligeiramente inclinado posteriormente. Forâmens laterais pequenos estão presentes na forma de um par por vértebra.

Em vista dorsal, as facetas articulares das pré-zigapófises são pouco alongadas, e possuem variação intracolunar tanto na sua orientação quanto em seu formato e alongamento. Quanto ao comprimento, as facetas apresentam um alongamento na região dorsal média, seguido de um encurtamento das mesmas na região posterior. Tal encurtamento torna as facetas aproximadamente quadradas nas últimas vértebras. Quanto à orientação do eixo principal ao longo da coluna, as facetas possuem uma orientação totalmente anterior nas vértebras dorsais anteriores, tornando-se cada vez mais ântero-lateral à medida que se aproxima das vértebras dorsais médias e posteriores, porém não se tornando totalmente lateralizada. O processo pré-zigapofiseal é curto e se estende pouco além da faceta articular. Em todas as vértebras,

foi observada a presença de um par de forâmens localizados próximos à base do processo espinhoso, posteriores ao zigósfeno (forâmens paraespinais) (Fig. 11 A). Tais forâmens são pequenos, mas são maiores que os forâmens parazigantrais, observados em vista posterior. A borda do zigósfeno apresenta uma estrutura bem proeminente que, nas primeiras vértebras dorsais anteriores, se projeta na margem dorsal do zigósfeno, de modo semelhante a um lobo mediano. Entretanto, associado ao espessamento do teto do zigósfeno em vista anterior, ocorre uma modificação na forma da estrutura, tornando-a cada vez mais semelhante a um tubérculo, por se projetar do teto do canal neural, a partir da região da 50<sup>a</sup> vértebra, perdurando ao longo de toda a coluna. Como o espessamento do teto do zigósfeno aumenta ao longo da coluna até alcançar seu máximo na região dorsal média, o possível tubérculo torna-se cada vez mais afastado da margem dorsal do zigósfeno. É possível observar a presença de cristas parassagitais (Albino 2011, Hsiou et al 2013, *in press*) evidentes. A constrição interzigapofiseal é ligeiramente curvada e alongada, e não muito constricta. A razão das distâncias (PR-PR/PR-PO) entre pré-zigapófises (PR-PR) pelas distâncias entre pré e pós-zigapófises do mesmo lado (PR-PO) se alteram ao longo da coluna, com o valor mínimo de 1 nas vértebras anteriores, e o valor máximo de 1,4 na região entre as vértebras 50 e 130. De um modo geral, ocorre um alargamento lateral das vértebras ao longo da coluna, com as vértebras dorsais médias sendo as mais largas, e as vértebras anteriores sendo relativamente mais alongadas ântero-posteriormente. Em direção às vértebras posteriores, porém, os valores da razão tornam-se cada vez menores, se tornando próximos a 1,2 nas últimas vértebras, indicando que ocorre um encurtamento lateral das vértebras nessa região. A variação completa pode ser encontrada no Gráfico 2.

Em vista ventral, o centro é triangular, anteriormente mais largo do que a porção posterior, exibindo cristas subcentrais bem definidas e sulcos subcentrais profundos. A razão entre o comprimento do centro vertebral e a largura do arco neural (CL/LAN) indicam que as vértebras possuem um centro vertebral mais alongado nas vértebras anteriores e posteriores, com valores médios próximos a 1 (variando de 0,9 a 1,1), enquanto que nas vértebras médias, o centro vertebral torna-se relativamente mais curto, com valores médios de 0,8 e variação menor que 0,05. A quilha hemal é bem desenvolvida longitudinalmente na linha média da superfície ventral do centro nas vértebras dorsais médias e posteriores. Ela se origina na borda ventral do cótilo, se tornando mais proeminente e mais larga na porção média do centro vertebral (Hsiou et. al., 2009). Nas dorsais anteriores, a quilha hemal se projeta na forma de uma hipapófise. Há um par de forâmens subcentrais pequenos, laterais à quilha hemal em todas as vértebras. As pós-zigapófises apresentam o mesmo padrão descrito para as pré-zigapófises.

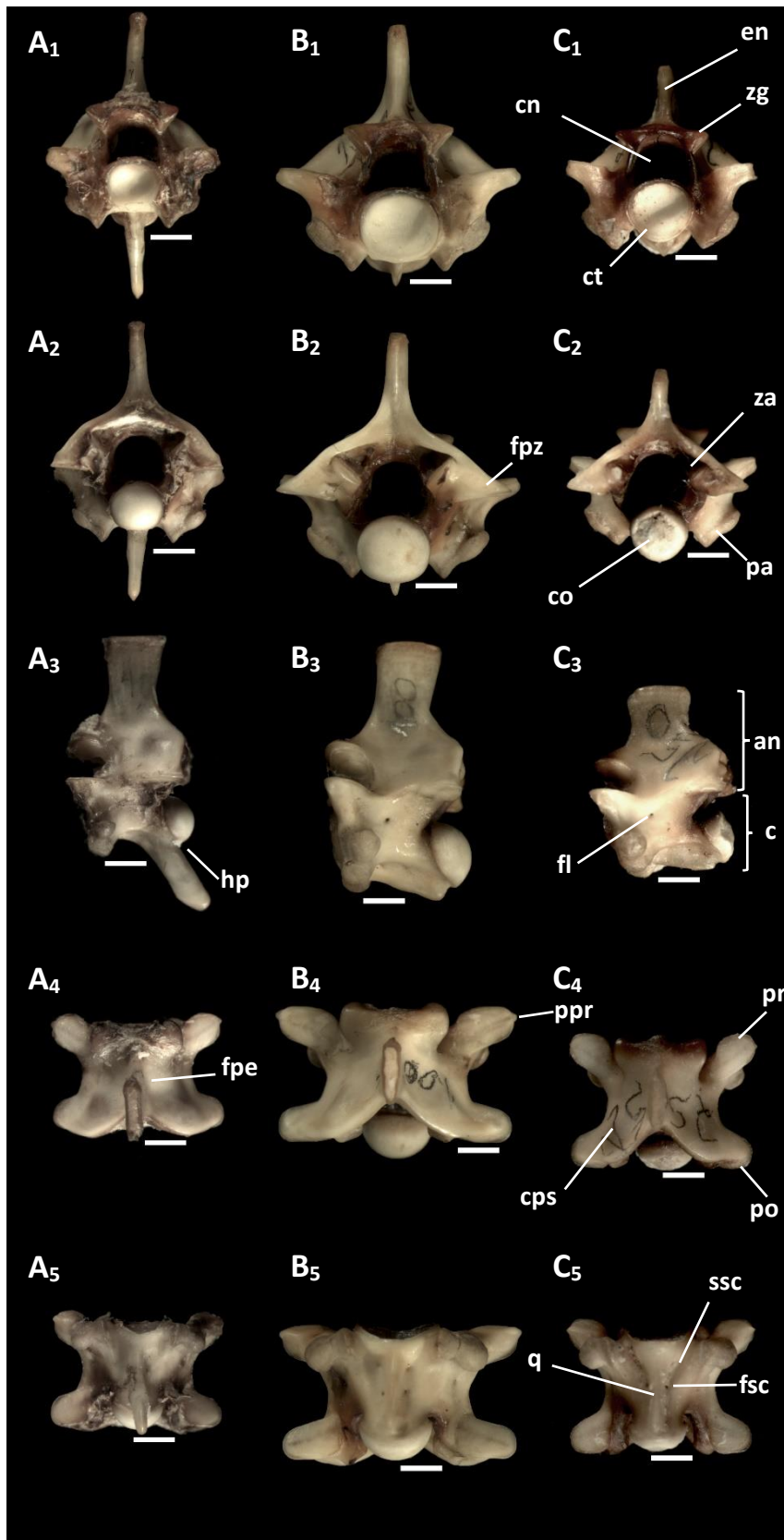
#### 4.1.3. *Epicrates cenchria*

*Epicrates* Wagler, 1830

*Epicrates cenchria* (Linnaeus, 1758)

(Figura 8; ANEXOS - Tabelas 5 e 6, Gráfico 3)

**Material de referência.** Duas colunas vertebrais completas de *Epicrates cenchria* (MCN – PV. DR0002, e CHUNB – 29857/18590).



**Figura 8.** Vértebras de MCN-PV DR 0002 *Epicrates cenchria*; (A) vértebra anterior (40<sup>a</sup>); (B) vértebra média(100<sup>a</sup>); (C) vértebra posterior (250<sup>a</sup>); (1) vista anterior; (2) vista posterior; (3) vista lateral; (4) vista dorsal; (5) vista ventral; escalas-barras = 2 mm.

**Descrição.** A coluna vertebral do espécime apresenta 261 vértebras pré-cloacais. De um modo geral, as vértebras são delicadas e largas, sendo que as vértebras dorsais médias são as maiores dentre todas as vértebras dorsais. A razão entre largura do arco neural e a altura da vértebra se altera continuamente ao longo da coluna (PR-PR/H), de modo que nas vértebras dorsais anteriores a razão possui valores mínimos de 0,7, se tornando cada vez maiores até alcançar o valor de 1,1 nas vértebras médias mais posteriores. Isso significa que, nas vértebras mais anteriores, a altura da vértebra é relativamente maior que a largura da mesma, se tornando cada vez mais relativamente mais baixa, passando por uma região em que a altura e a largura são a mesma. Nas vértebras dorsais médias mais posteriores e dorsais posteriores, a altura total da vértebra é ligeiramente menor que a largura total do arco neural (PR-PR > H). Em vista anterior, a relação entre a largura do zigósfeno e a largura do cótilo (ZGL/CTL) se altera ao longo da coluna. Entretanto, a largura do zigósfeno é sempre maior que a do cótilo. O valor máximo da razão encontra-se nas primeiras vértebras analisadas (vértebras 10 e 20), com o valor de 2,1, e seu valor mínimo oscilando de 1,4 a 1,5 entre as vértebras 120 a 190 (Tabela 6, Gráfico 3). A espessura da face anterior do zigósfeno mantém-se sempre delgada. Isso pode ser observado através da razão (ZGH/ZGL) entre a altura (ZGH) e a largura (ZGL) do cótilo (tabela 6), com valores próximos a 0,2 em todas as vértebras. O teto do zigósfeno é convexo em todas as vértebras, apresentando variação intracolunar na forma de uma tendência a se tornar ligeiramente mais retilíneo nas vértebras dorsais médias. As facetas articulares do zigósfeno são razoavelmente longas. As pré-zigapófises são ligeiramente inclinadas acima do plano horizontal nas vértebras dorsais anteriores e médias, apresentando uma horizontalidade na inclinação das vértebras posteriores. Não foi observada a

presença de forâmens paracotilares em nenhuma das vértebras analisadas. As paradiapófises são robustas e orientadas látero-ventralmente. O tamanho do canal neural aumenta ao longo da coluna, tanto na altura quanto na largura, até as vértebras dorsais médias, onde se mantém aproximadamente constante. Nas vértebras posteriores, ele torna-se cada vez menor novamente, se aproximando do tamanho do canal neural nas vértebras anteriores. Seu formato é levemente triangular e possui três cristas internas: uma localizada no assoalho e duas nas paredes laterais, que juntas produzem um aspecto trilobado. O cótilo é elipsoide e levemente achatado dorso-ventralmente em todas as vértebras ( $CTL > CTH$ ).

Em vista posterior, é possível observar que ocorre um achatamento dorso-ventral da vértebra ao longo da coluna, de modo que as vértebras mais anteriores são menos achatadas que as mais posteriores. Do mesmo modo, ocorre um achatamento do arco neural, sendo mais arqueado nas anteriores, e cada vez mais achatado nas médias e posteriores. Ainda assim, o arqueamento do arco neural é sempre claramente arqueado. O zigântro é robusto e profundo, com pequenos forâmens zigantrais localizados de cada lado da linha média da vértebra. As pós-zigapófises são ligeiramente inclinadas acima do plano horizontal nas vértebras dorsais anteriores e médias, apresentando uma horizontalidade na inclinação das vértebras posteriores. O côndilo é elipsoide, ligeiramente achatado dorsoventralmente em todas as vértebras ( $COL > COH$ ), do mesmo modo que o cótilo. A constrição condilar é bem evidente. Foi observada a presença de forâmens parazigantrais, ocorrendo na forma de pequenos “pits” em todas as vértebras, algumas vezes acompanhados de um forâmen um pouco maior.

Em vista lateral, observa-se que o côndilo é ligeiramente verticalizado. O processo espinhoso é alto e ântero-posteriormente alongado, ocupando boa parte do arco neural, sendo que seu eixo dorsoventral é ligeiramente inclinado posteriormente. Forâmens laterais grandes estão presentes na forma de um par por vértebra (Fig 10 A<sub>2</sub>). A altura do processo espinhoso equivale 0,4 do total da altura da vértebra em quase toda a coluna, sendo um pouco maior nas vértebras anteriores.

Em vista dorsal, as facetas articulares das pré-zigapófises são alongadas (prl > pra) e subtriangulares, apresentam variação da orientação do eixo principal ao longo da coluna, partindo da orientação totalmente anterior nas vértebras dorsais anteriores e se tornando cada vez mais anterolateral à medida que se aproxima das vértebras dorsais médias e posteriores, se tornando altamente lateralizada. O processo pré-zigapofiseal é curto e se estende pouco além da faceta articular. Foi observada a presença de um par de forâmens localizados próximos à base do processo espinhoso, posteriores ao zigósfeno (forâmens paraespinais) em todas as vértebras dorsais anteriores, enquanto que nas vértebras dorsais médias, a presença dos forâmens se torna menos constante, apresentando tanto vértebras com um par de forâmens, quanto vértebras com forâmen apenas em um dos lados e vértebras sem forâmens no processo espinhoso (Fig. 10 A<sub>1</sub>). Nas vértebras dorsais posteriores não foi observada a presença desses forâmens. Tais forâmens são pequenos, mas são maiores que os forâmens parazigantrais.

A borda dorsal do zigósfeno possui um lobo mediano em todas as vértebras observadas. É possível observar a presença de cristas parassagitais (Albino 2011, Hsiou et al 2013, *in press*) muito pouco evidentes, ou em algumas vértebras nem é possível observar tais estruturas. A constrição interzigapofiseal é ligeiramente curvada



e curta, e não muito constricta. A razão das distâncias (PR-PR/PR-PO) entre pré-zigapófises (PR-PR) pelas distâncias entre pré e pós-zigapófises do mesmo lado (PR-PO) se altera ao longo da coluna, com valores médios de 1,35 (variando entre 1,3 a 1,4) nas vértebras anteriores, e valores médios de 1,65, variando de 1,6 a 1,7, nas vértebras dorsais médias. De um modo geral, ocorre um alargamento lateral das vértebras ao longo da coluna, com as vértebras dorsais médias sendo as mais largas, e as vértebras anteriores sendo relativamente mais alongadas ântero-posteriormente. Nas vértebras posteriores, os valores da razão tornam-se próximos a 1,4, indicando que ocorre um encurtamento lateral das vértebras nessa região. A variação completa pode ser encontrada na Tabela 6 e no Gáfico 3.

Em vista ventral (Fig. 10 A<sub>2</sub>), o centro é triangular, anteriormente mais largo do que a porção posterior, exibindo cristas subcentrais bem definidas e sulcos subcentrais profundos. A razão entre o comprimento do centro vertebral e a largura do arco neural (CL/ANA) indicam que as vértebras possuem um centro vertebral mais alongado nas vértebras anteriores e posteriores, com valores médios próximos a 0,9, enquanto que nas vértebras médias, o centro vertebral torna-se relativamente mais curto, com valores médios de 0,8 e variação menor que 0,05. A quilha hemal é bem desenvolvida longitudinalmente na linha média da superfície ventral do centro nas vértebras dorsais médias e posteriores. Ela se origina na borda ventral do cótilo, se tornando mais proeminente e mais larga na porção média do centro vertebral (Hsiou et. al., 2009). Nas dorsais anteriores, a quilha hemal se projeta na forma de uma hipapófise. Há um par de forâmens subcentrais, laterais à quilha hemal, em todas as vértebras. Em algumas vértebras, porém, além do par de forâmens, há também um ou dois

pequenos forâmens não visíveis a olho nu. As pós-zigapófises possuem facetas articulares alongadas e triangulares.

#### 4.1.4. *Epicrates crassus*

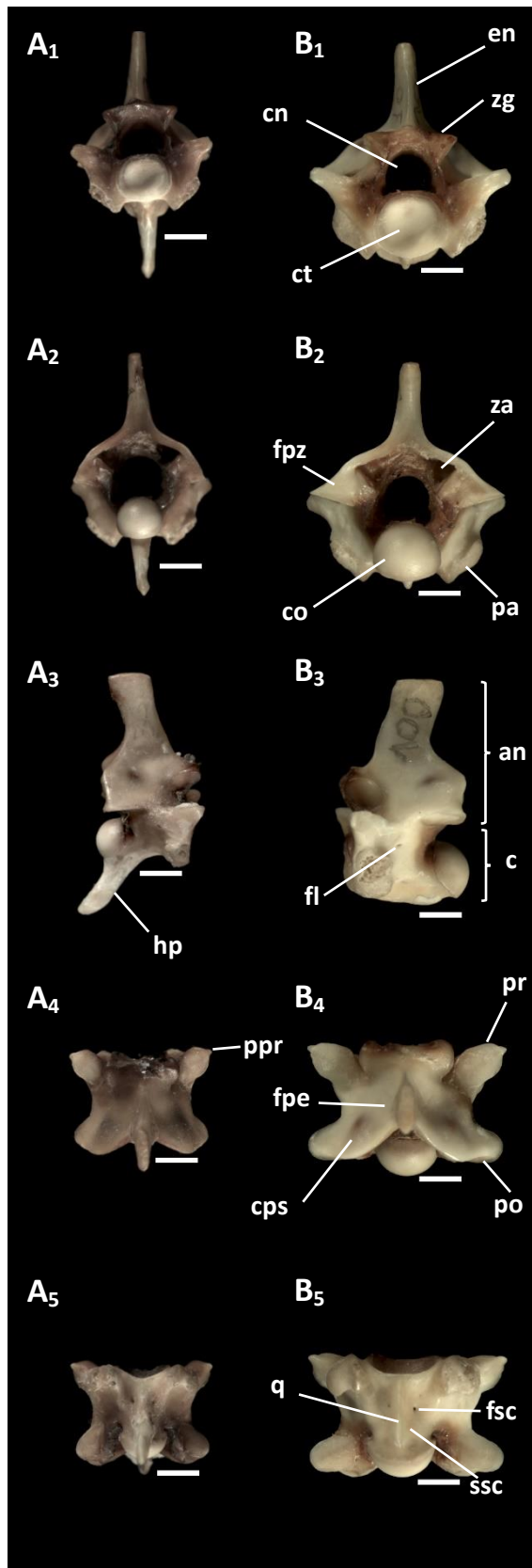
*Epicrates crassus* (Cope, 1862)

(Figura 9; ANEXOS - Tabelas 7 e 8, Gráfico 4)

**Material de referência.** Duas colunas vertebrais completas de *Epicrates crassus* (MCN – PV. DR0003).

**Descrição.** A coluna vertebral do espécime apresenta 230 vértebras pré-cloacais. De um modo geral, as vértebras são delicadas e largas, sendo que as vértebras dorsais médias são as maiores dentre todas as vértebras dorsais. A razão entre largura do arco neural e a altura da vértebra se altera continuamente ao longo da coluna (PR-PR/H), de modo que nas vértebras dorsais anteriores a razão possui valores mínimos de 0,7, se tornando cada vez maiores até alcançar o valor próximos a 1 nas vértebras posteriores. Isso significa que, nas vértebras mais anteriores, a altura da vértebra é relativamente maior que a largura da mesma, se tornando cada vez mais relativamente mais baixa, passando por uma região em que a altura e a largura são a mesma. Nas vértebras dorsais posteriores a altura total da vértebra se torna aproximadamente da mesma dimensão que a largura do arco neural (PR-PR ~ H).

Em vista anterior, a relação entre a largura do zigósfeno e a largura do cótilo (ZGL/CTL) se altera ao longo da coluna. Entretanto, a largura do zigósfeno é sempre maior que a do cótilo. O valor máximo da razão encontra-se na primeira vértebra



**Figura 9.** Vértebras de MCN-PV DR 0003 *Epicrates crassus*; (A) vértebra anterior (36<sup>a</sup>); (B) vértebra média(100<sup>a</sup>); (1) vista anterior; (2) vista posterior; (3) vista lateral; (4) vista dorsal; (5) vista ventral; escalas-barras = 2 mm.

analisada (vértebra 10), com o valor de 2,3, e seu valor mínimo oscilando de 1,4 a 1,5 entre as vértebras 72 a 170. Entretanto, como não foram feitas medidas quantitativas das vértebras dorsais posteriores, não foi observado se há variação entre essas regiões (Tabela 8, Gráfico 4). A espessura da face anterior do zigósfeno mantêm-se sempre delgada. Isso pode ser observado através da razão (ZGH/ZGL) entre a altura (ZGH) e a largura (ZGL) do cótilo (Tabela 8, Gráfico 4), com valores entre 0,2 a 0,3 em todas as vértebras. O zigósfeno apresenta variação intracolunar na forma de seu teto: o teto do zigósfeno é convexo em todas as vértebras, apresentando variação intracolunar na forma de uma tendência a se tornar ligeiramente mais retilíneo nas vértebras dorsais médias. As facetas articulares do zigósfeno são razoavelmente longas. As pré-zigapófises são ligeiramente inclinadas acima do plano horizontal nas vértebras dorsais anteriores e médias, apresentando uma horizontalidade na inclinação das vértebras posteriores. Forâmens paracotilares foram observados nas últimas vértebras dorsais anteriores ocorrendo ocasionalmente, apenas de um dos lados do cótilo (Fig. 12 B). Porém, nas vértebras dorsais médias a presença de tais forâmens torna-se constante, sendo observada em ambos os lados do cótilo. Aproximadamente a partir da 170ª vértebra, quase não foi observada a presença dos forâmens paracotilares, ocorrendo ocasionalmente em um dos lados do cótilo. As paradiapófises são robustas e orientadas látero-ventralmente. O tamanho do canal neural aumenta ao longo da coluna, tanto na altura quanto na largura, até as vértebras dorsais médias, onde se mantém aproximadamente constante. Nas vértebras posteriores, ele torna-se cada vez menor novamente, se aproximando do tamanho do canal neural nas vértebras anteriores. Seu formato é levemente triangular e possui três cristas internas: uma localizada no assoalho e duas nas paredes laterais, que juntas produzem um aspecto

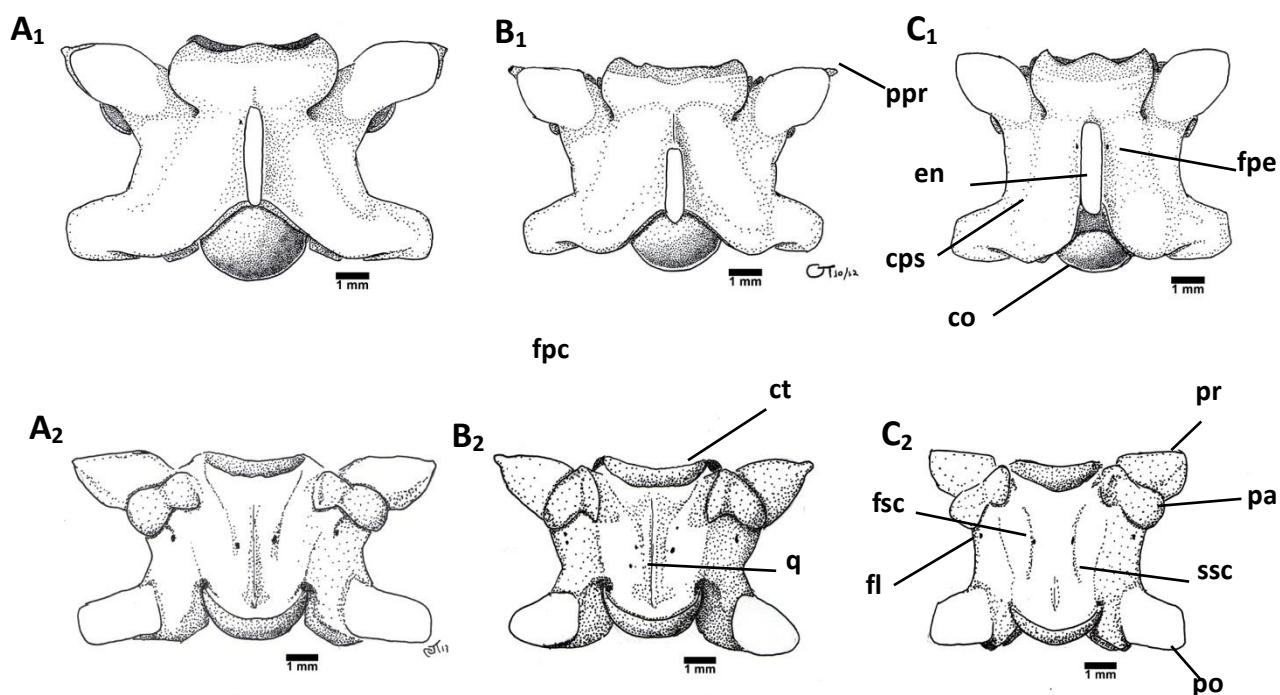
trilobado. O cótilo é elipsoide e levemente achatado dorso-ventralmente em todas as vértebras ( $CTL > CTH$ ).

Em vista posterior, é possível observar que ocorre um achatamento dorsoventral da vértebra ao longo da coluna, de modo que as vértebras mais anteriores são menos achatadas que as mais posteriores. Do mesmo modo, ocorre um achatamento do arco neural, sendo mais arqueado nas anteriores, e cada vez mais achatado nas médias e posteriores. Ainda assim, o arqueamento do arco neural é sempre claramente arqueado. O zigântro é robusto e profundo, com pequenos forâmens zigantrais localizados de cada lado da linha média da vértebra. As pós-zigapófises são ligeiramente inclinadas acima do plano horizontal nas vértebras dorsais anteriores e médias, apresentando uma horizontalidade na inclinação das vértebras posteriores. O côndilo é elipsoide, ligeiramente achatado dorso-ventralmente em todas as vértebras ( $COL > COH$ ), do mesmo modo que o cótilo. A constrição condilar é bem evidente. Foi observada a presença de forâmens parazigantrais, ocorrendo na forma de pequenos “pits” em todas as vértebras, exceto nas primeiras vértebras anteriores. Em alguns dos casos, os “pits” estavam acompanhados de um forâmen um pouco maior.

Em vista lateral, observa-se que o côndilo é ligeiramente verticalizado. O processo espinhoso é alto e ântero-posteriormente alongado, ocupando boa parte do arco neural, sendo que é ligeiramente inclinado posteriormente. Forâmens laterais grandes estão presentes na forma de um par por vértebra (Fig. 10 B<sub>2</sub>). A altura do processo espinhoso equivale a aproximadamente metade da altura total da vértebra na região anterior, enquanto que se torna aproximadamente 0,4 na parte posterior da região dorsal média.

Em vista dorsal, as facetas articulares das pré-zigapófises são alongadas (PRC > PRL) e subtriangulares, apresentam variação da orientação do eixo principal ao longo da coluna, partindo da orientação totalmente anterior nas vértebras dorsais anteriores e se tornando cada vez mais anterolateral à medida que se aproxima das vértebras dorsais médias e posteriores, se tornando altamente lateralizada. O processo pré-zigapofiseal é curto e se estende pouco além da faceta articular. Foi observada a presença de um par de forâmens localizados próximos à base do processo espinhoso, posteriores ao zigósfeno (forâmens paraespinais) em todas as vértebras dorsais anteriores, não sendo observada a presença nas vértebras dorsais médias e posteriores, a partir da 90. Nas primeiras vértebras dorsais médias (vértebras 72 e 80), entretanto, foi observada a presença do forâmen paraespinal apenas de um lado. Isso também foi observado na vértebra 60. Esses forâmens são pequenos, mas são maiores que os forâmens parazigantrais, observados em vista posterior. A borda dorsal do zigósfeno possui um lobo mediano em todas as vértebras observadas (Fig. 10 B<sub>1</sub>). É possível observar a presença de cristas parassagittais (Albino 2011, Hsiou et al 2013, *in press*) muito pouco evidentes, ou em algumas vértebras nem é possível observar tais estruturas. A constrição interzigapofiseal é ligeiramente curvada e curta, e não muito constricta. A razão das distâncias (PR-PR/PR-PO) entre pré-zigapófises (PR-PR) pelas distâncias entre pré e pós-zigapófises do mesmo lado (PR-PO) se altera ao longo da coluna, com o valor mínimo de 1,2 na primeira vértebra analisada (vértebra 10), e valor máximo de 1,6 nas vértebras médias. De um modo geral, ocorre um alargamento lateral das vértebras ao longo da coluna, com as vértebras dorsais médias sendo as mais largas, e as vértebras anteriores sendo relativamente mais alongadas ântero-posteriormente. Não foi possível observar se há variação nas vértebras posteriores, por

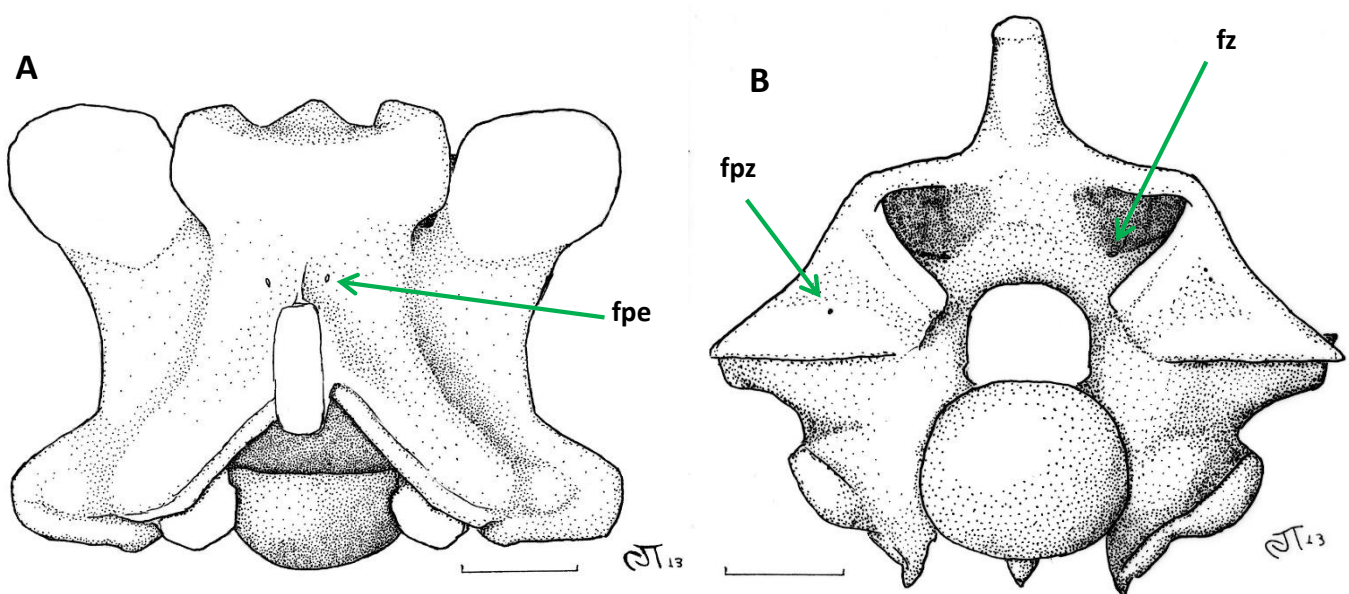
não terem sido feitas medidas quantitativas nessa região. A variação completa pode ser encontrada na Tabela 8, Gráfico 4).



**Figura 10.** Esquema geral da 100<sup>a</sup> vértebra de diferentes espécies de Boineae em vista dorsal (1) e ventral (2). (A) MCN-PV DR 0002 *Epicrates cenchria*; (B) MCN-PV DR 0003 *Epicrates crassus* (C); MCN-PV DR 0001 *Corallus hortulanus*. Em A<sub>1</sub>, e C<sub>1</sub>, note a presença de forâmens localizados nas laterais da base do espinho neural. Em A<sub>2</sub>, B<sub>2</sub> e C<sub>2</sub>, note a presença de forâmens subcentrais e laterais; escalas-barras = 1 mm.

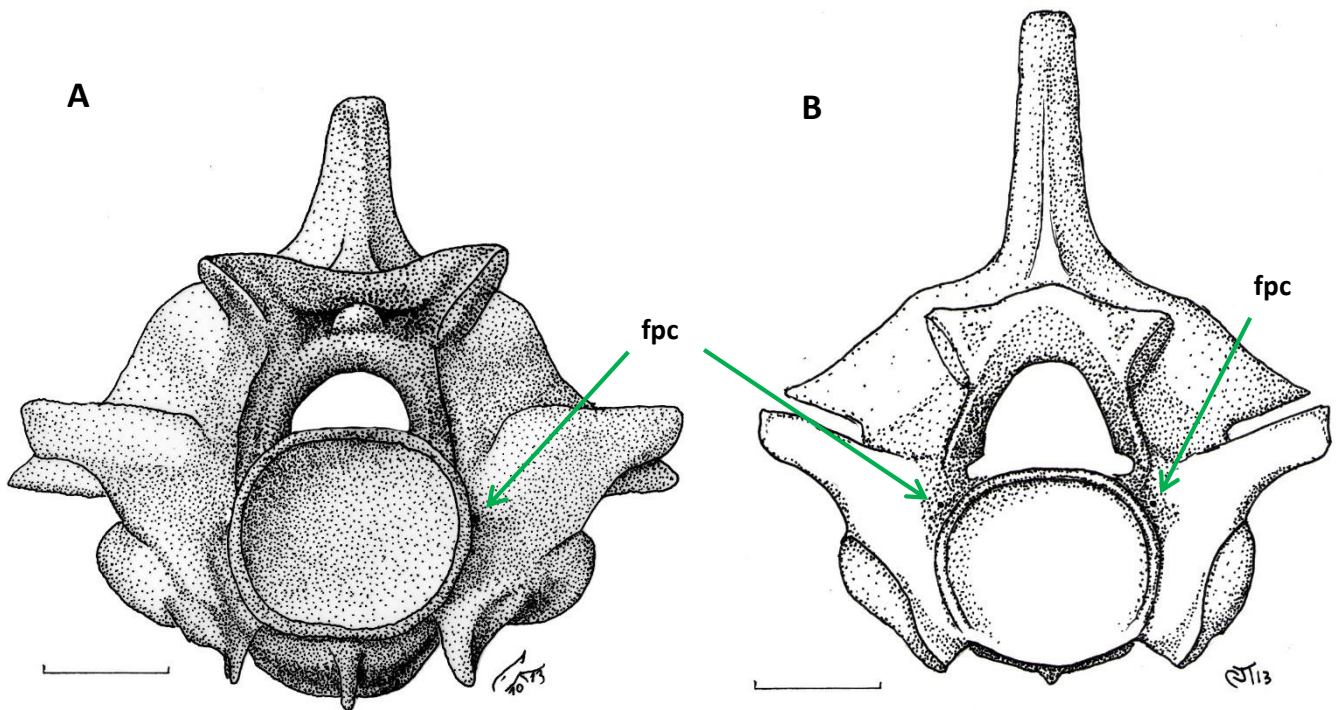
Em vista ventral (Fig. 10 B<sub>2</sub>), o centro vertebral é triangular, anteriormente mais largo do que a porção posterior, exibindo cristas subcentrais bem definidas e sulcos subcentrais profundos. A razão entre o comprimento do centro vertebral e a largura do arco neural (CL/LAN) indicam que as vértebras possuem um centro vertebral mais alongado nas vértebras anteriores e posteriores, com valores médios próximos a 0,9, enquanto que nas vértebras médias, o centro vertebral torna-se relativamente mais curto, com valores médios de 0,8 e variação menor que 0,05. A

quilha hemal é bem desenvolvida longitudinalmente na linha média da superfície ventral do centro nas vértebras dorsais médias e posteriores. Ela se origina na borda ventral do cótilo, se tornando mais proeminente e mais larga na porção média do centro vertebral (Hsiou et. al., 2009). Nas dorsais anteriores, a quilha hemal se projeta na forma de uma hipapófise. Há um par de forâmens subcentrais, laterais à quilha hemal, em todas as vértebras. Em algumas vértebras, porém, além do par de forâmens, há também um ou dois pequenos forâmens não visíveis a olho nu. As pós-zigapófises possuem facetas articulares alongadas e triangulares.



**Figura 11.** 100<sup>a</sup> vértebra de UFMT-R 05362 *Corallus batesii*. (A) Vista dorsal, evidenciando os forâmens paraespinais. (B) Vista posterior, evidenciando os forâmens paracotilares e parazigantrais. escalas-barras = 2 mm.





**Figura 12.** 100<sup>a</sup> vértebra em vista anterior de (A) UFMT-R 05362 *Corallus batesii* e (B) MCN-PV DR 0003 *Epicrates crassus*. Note a presença de forâmens paracotilares em ambos os casos, ocorrendo apenas de um lado em *C. batesii*. escalas-barras = 2 mm

#### 4.2. Breve descrição vertebral de *Eunectes murinus* e *Boa constrictor*

Devido ao fato de terem sido encontradas estruturas que ainda não tinham sido descritas para as espécies *Eunectes murinus* e *Boa constrictor*, fez-se necessária uma pequena descrição do material para fins comparativos.

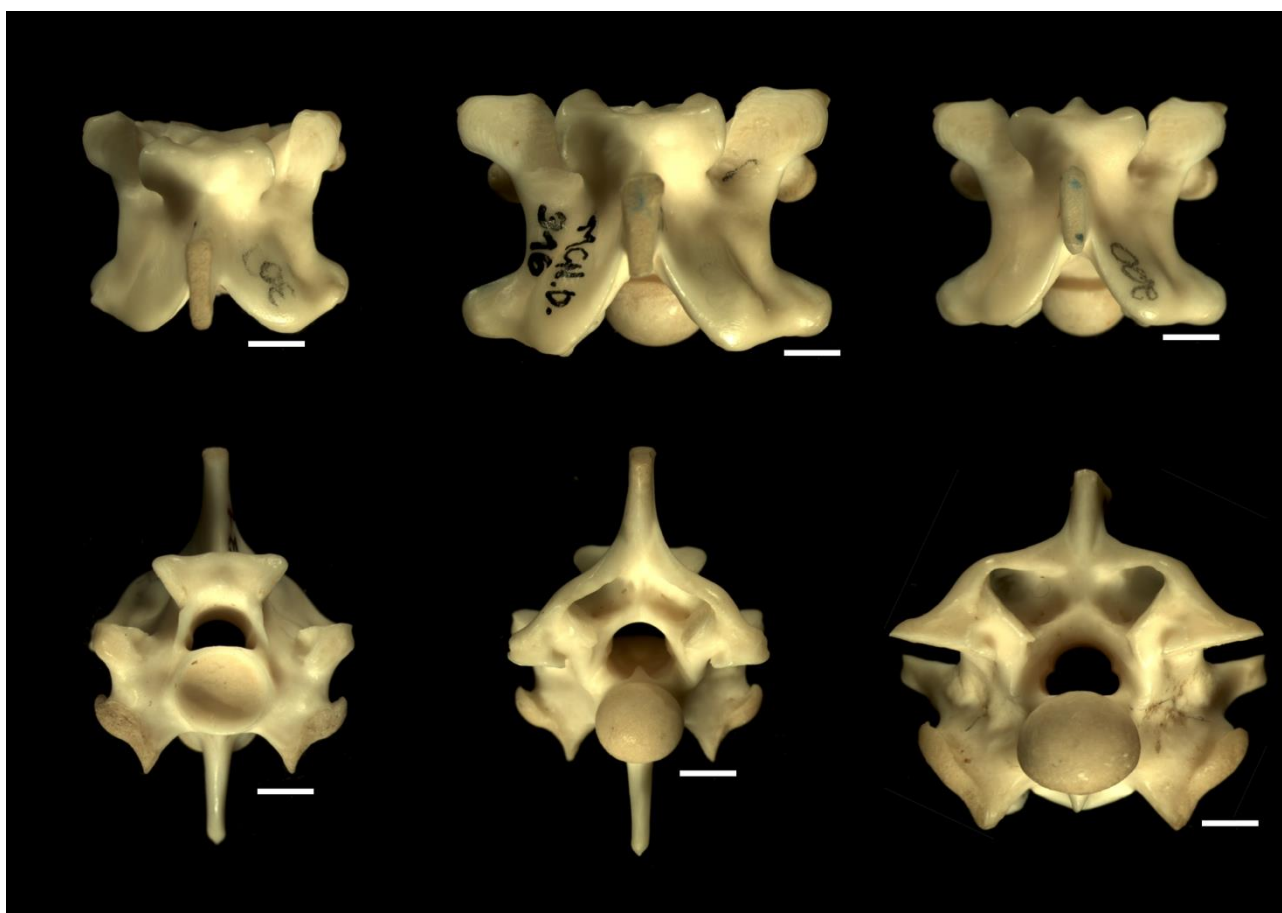
##### 4.2.1. *Eunectes murinus*

*Eunectes* Wagler, 1830

*Eunectes murinus* (Linnaeus, 1758)

(Figura 13)

**Material de referência.** 40<sup>a</sup>, 100<sup>a</sup> e 200<sup>a</sup> vértebras de quatro espécimes (MCN.D.319, MCN.D.316, MCN.D.342, MCN.D.306).



**Figura 13.** Vértebras de MCN.D.316 *Euneectes murinus*; (A) vértebra anterior (40<sup>a</sup>); (B) vértebra média(100<sup>a</sup>); (C) vértebra posterior (200<sup>a</sup>); (1) vista anterior; (2) vista posterior; (3) vista lateral; (4) vista dorsal; (5) vista ventral; escalas-barras = 3 mm.

**Descrição.** Em vista dorsal, o material apresentou a presença de forâmens paraespinais em alguns dos exemplares, podendo ocorrer na forma de um forâmen

pequeno de um ou ambos os lados. Em alguns dos casos, haviam três forâmens menores do mesmo lado.

#### 4.2.2. *Boa constrictor*

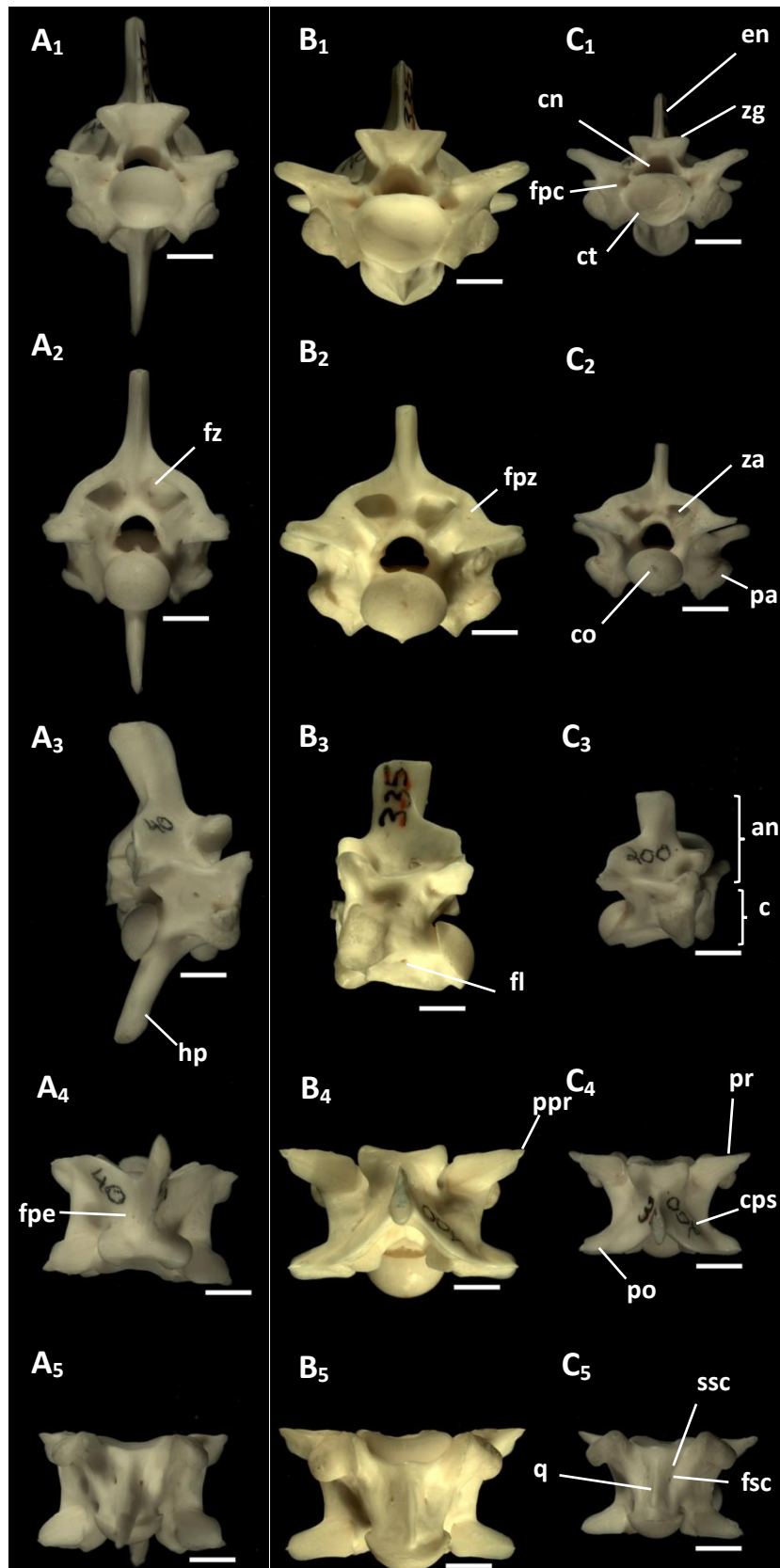
*Boa* Linnaeus, 1758

*Boa constrictor* (Linnaeus, 1758)

(Figura 14)

**Material de referência.** 40<sup>a</sup>, 100<sup>a</sup> e 200<sup>a</sup> vértebras de quatro espécimes (MCN.D.335, MCN.D.344, MCN.D.333, MCN.D.351, MCN.D.347, MCN.D.343, MDJ/R.R.025).

**Descrição.** Em vista dorsal, o material apresentou a presença de forâmens paraespinais em alguns dos exemplares, podendo ocorrer na forma de um forâmen pequeno de um ou ambos os lados. Em alguns dos casos, haviam 3 forâmens menores do mesmo lado.



**Figura 14.** Vértebras de MCN.D.335 *Boa constrictor*; (A) vértebra anterior (40<sup>a</sup>); (B) vértebra média(100<sup>a</sup>); (C) vértebra posterior (200<sup>a</sup>); (1) vista anterior; (2) vista posterior; (3) vista lateral; (4) vista dorsal; (5) vista ventral; escalas-barras = 3 mm.

### 4.3. Variação Intracolunar em *Epicrates* e *Corallus*

Tanto nos espécimes de *Corallus* quanto de *Epicrates*, muitos dos caracteres observados apresentam uma grande variação ao longo da coluna. Essa variação ocorre de forma gradual, delimitando a coluna em três regiões pré-cloacais (vértebras dorsais): dorsal anterior, dorsal média e dorsal posterior. As vértebras cloacais e caudais variam muito em forma e morfologia em relação às pré-cloacais; porém, elas não são objeto do presente estudo. De modo geral, as vértebras apresentam variação intracolunar, marcada por mudanças contínuas na proporção entre as estruturas (Gráficos 1 a 4), ocorrendo de forma semelhante para as quatro espécies estudadas. A variação mais evidente está no tamanho das vértebras, marcada por vértebras maiores na região dorsal média. A razão entre largura do arco neural e a altura da vértebra se altera continuamente ao longo da coluna ( $PR-PR/H$ ), de modo que as vértebras dorsais anteriores são proporcionalmente mais altas do que largas. A característica mais evidente quanto à variação intracolunar é a presença de hipapófise nas vértebras anteriores. Tal estrutura torna-se cada vez mais curta, até que torna-se uma quilha hemal, marcando a passagem entre as vértebras anteriores e médias.

A relação entre a largura do zigósfeno e a largura do cótilo ( $ZGL/CTL$ ) também possui variação ao longo da coluna em todas as espécies estudadas. Entretanto, a largura do zigósfeno é sempre maior que a do cótilo. O zigósfeno possui a sua maior largura, proporcionalmente à largura do cótilo, nas vértebras anteriores, o teto do zigósfeno sofre um achatamento, tornando-se mais retilíneo na região dorsal média. O tamanho do canal neural aumenta ao longo da coluna, tanto na altura quanto na largura, até as vértebras dorsais médias, onde se mantém aproximadamente

constante. Nas vértebras posteriores, ele torna-se cada vez menor novamente, se aproximando do tamanho do canal neural nas vértebras anteriores.

É possível observar que ocorre um achatamento dorsoventral das vértebras ao longo da coluna, de modo que as vértebras mais anteriores são menos achatadas que as mais posteriores. Do mesmo modo, ocorre um achatamento do arco neural, sendo mais arqueado nas anteriores, e cada vez mais achatado nas médias e posteriores. As facetas articulares das pré-zigapófises são alongadas ( $PRC > PRL$ ) e subtriangulares, apresentam variação da orientação do eixo principal ao longo da coluna, partindo da orientação totalmente anterior nas vértebras dorsais anteriores e se tornando cada vez mais anterolateral à medida que se aproxima das vértebras dorsais médias e posteriores, se tornando altamente lateralizada. Comparando-se a distância entre pré-zigapófises (PR-PR) com a distância entre pré- e pós-zigapófises do mesmo lado (PR-PO) ao longo de toda a coluna, é possível observar uma variação entre vértebras mais alongadas ântero-posteriormente na região anterior, para vértebras mais largas lateralmente na região dorsal média.

#### 4.4. Comparações vertebrais

##### 4.4.1. Comparação entre *Corallus hortulanus* e *C. batesii*

Através de análise comparativa, foi possível observar que há diferenças significativas entre os exemplares de *Corallus hortulanus* e *Corallus batesii*. Entretanto, devido ao tamanho reduzido da amostra, não é possível afirmar com certeza se tais caracteres estão presentes em toda a espécie, ou se são variáveis entre os indivíduos da mesma espécie. Também não é possível afirmar se tais caracteres

estão presentes em outros representantes dentro do gênero, o que pode invalidar tais caracteres como diagnósticos. De modo geral, entretanto, as vértebras de ambas as espécies possuem diversas características em comum, que serão discutidas na comparação com outros gêneros.

Em primeiro lugar, o número de vértebras pré-cloacais de *Corallus hortulanus* em todos os espécimes observados foi maior que o de *C. batesii*, com cerca de 280 para *C. hortulanus*, e 210 para *C. batesii*.

De um modo geral, o comprimento do cento vertebral, quando comparado à largura do arco neural (CL/LAN), é maior em *C. hortulanus* do que em *C. batesii*, sendo que em *C. batesii* a distância entre as pré-zigapófises, quando comparada com a distância entre pré e pós-zigapófises é maior em relação à *C. hortulanus*. Isso significa que, de um modo geral, as vértebras de *C. batesii* são mais curtas e largas do que as de *C. hortulanus*. O zigósfeno de ambas as espécies apresenta variação intracolunar no formato de seu teto, sendo levemente convexo nas vértebras dorsais anteriores, tornando-se cada vez mais retilíneo ao longo da coluna. Entretanto, em *C. hortulanus*, o teto do zigósfeno torna-se retilíneo nas vértebras dorsais médias, enquanto que em *C. batesii*, ele torna-se côncavo entre as vértebras 60 e 160, sendo retilíneo da vértebra 160 em diante. Esse formato côncavo do zigósfeno pode estar associado ao espessamento da face anterior do mesmo, uma vez que em *C. batesii* ocorre um espessamento contínuo da face anterior do zigósfeno ao longo da coluna, até um ponto máximo nas vértebras dorsais médias, voltando a diminuir nas vértebras dorsais anteriores, enquanto que em *C. hortulanus*, a espessura da face anterior do zigósfeno mantêm-se sempre delgada. Comparando-se a largura do cótilo com a altura do mesmo, observa-se que ambas as espécies possuem cótilo elipsoide. Entretanto, o cótilo

de *C. hortulanus* é ligeiramente mais achatado dorsoventralmente. Forâmens paracotilares não foram observados em *Corallus hortulanus*, mas estavam presentes em *C. batesi*. De acordo com Kluge (1991), a presença de tais forâmens é variável entre as espécies de *Corallus*. Segundo ele, tais forâmens estão presentes em *C. annulatus*, porém estão ausentes em *C. caninus* e *C. enydris* (Kluge, 1991).

Em vista posterior, devido ao fato dos forâmens parazigantrais de *C. hortulanus* possuírem variação intraespecífica, não é possível afirmar se há variação desse caractere entre as espécies. O tamanho dos forâmens laterais varia entre as espécies, sendo maior em *C. hortulanus*. O processo espinhoso é curto em ambas as espécies, sendo ântero-posteriormente mais alongado em *C. hortulanus*. O processo espinhoso de *C. batesii* é ligeiramente mais inclinado posteriormente.

Em vista dorsal, é possível observar que há variação na forma da borda anterior do zigósfeno: em *C. hortulanus*, a borda do zigósfeno possui um lobo mediano, enquanto que em *C. batesii*, associado ao espessamento da face anterior do zigósfeno, ocorre uma modificação na forma da estrutura, sendo muito semelhante a um lobo mediano nas vértebras anteriores, e tornando-se cada vez mais semelhante a um tubérculo a partir da região da 50<sup>a</sup> vértebra, perdurando ao longo de toda a coluna. Como o espessamento da face anterior do zigósfeno aumenta ao longo da coluna até alcançar seu máximo na região dorsal média, o possível tubérculo torna-se cada vez mais afastado da margem dorsal do zigósfeno.

As facetas articulares das pré e pós-zigapófises são ligeiramente mais alongadas em *C. hortulanus*. Além disso, nas vértebras posteriores de *C. batesii*, as zigapófises assumem um formato aproximadamente quadrado. Os sulcos subcentrais são rasos em *C. hortulanus* e profundos em *C. batesii*. Assim, a quilha hemal é pouco definida e



achatada longitudinalmente na linha média da superfície ventral do cótilo em *C. hortulanus*, enquanto que em *C. batesii*, a quilha hemal é bem desenvolvida

#### 4.4.2. Comparação entre *Epicrates cenchria* e *E. crassus*

Assim como para *Corallus*, foi possível observar que há diferenças significativas entre os exemplares de *Epicrates cenchria* e *Epicrates crassus*. Entretanto, devido ao tamanho reduzido da amostra, não é possível afirmar com certeza se tais caracteres estão presentes em toda a espécie, ou se são variáveis entre os indivíduos da mesma espécie. Também não é possível afirmar se tais caracteres estão presentes em outros representantes dentro do gênero, o que pode invalidar tais caracteres como diagnósticos. De modo geral, entretanto, as vértebras de ambas as espécies possuem diversas características em comum, que serão discutidas na comparação com outros gêneros.

Em primeiro lugar, o número de vértebras pré-cloacais observado nos espécimes de *Epicrates cenchria* foi ligeiramente maior que o de *E. crassus*, com cerca de 260 para *E. cenchria*, e 230 para *E. crassus*.

De um modo geral, a razão entre a largura do arco neural e a altura total da vértebra (PR-PR/H) em *E. cenchria* é ligeiramente maior que essa mesma relação em *E. crassus*. Como a altura do processo espinhoso em relação à altura total da vértebra (ENH/H) difere pouco entre os gêneros, a diferença na razão PR-PR/H pode ser exemplificada pelo fato das pré-zigapófises de *E. cenchria* serem proporcionalmente mais alongadas que as de *E. crassus* (PRC/PRL). O comprimento do centro vertebral, quando comparado à largura do arco neural (CL/LAN), é maior em *E. cenchria* do que

em *E. crassus*. Apesar disso, as vértebras de *E. cenchria* possuem um aspecto mais largo, devido principalmente ao alongamento das facetas das zigapófises.

Em vista anterior, não foi observada a presença de forâmens paracotilares em *E. cenchria*, enquanto que em *E. crassus* eles estão regularmente presentes nas vértebras dorsais médias, e irregularmente presentes nas dorsais posteriores, assim como nas últimas dorsais anteriores. A razão entre a largura do zigósforo e a largura do cótilo (ZGL/CTL) indica que o zigósforo nas vértebras de *E. cenchria* é relativamente mais largo.

Em vista lateral, é possível observar que a altura do processo espinhoso de *E. crassus* é proporcionalmente maior que a do de *E. cenchria*. Em vista posterior, forâmens parazigantrais foram observados em todos os espécimes, na forma de pequenos “pits”. Entretanto, em *E. crassus*, tais forâmens não foram observados nas primeiras vértebras anteriores. Comparando-se a altura do processo espinhoso com a altura total da vértebra (ENH/H), percebe-se que, nas vértebras de *E. crassus*, o processo espinhoso é comparativamente mais alto na maior parte da vértebra, sendo proporcionalmente do mesmo tamanho na parte posterior da região dorsal média.

Em vista dorsal, foi observada a presença de forâmens paraespinais em ambos os espécimes. Porém, em *E. crassus*, esses forâmens ocorrem somente nas vértebras anteriores, não tendo sido observados nas dorsais médias e posteriores, a partir da vértebra 90, enquanto que em *E. cenchria* tais forâmens estavam presentes em comparativamente uma porção maior da coluna, ocorrendo de forma irregular nas dorsais médias, estando ausentes nas posteriores.

Além disso, de um modo geral, as vértebras de *E. cenchria* são mais largas que as de *E. crassus*. Isso pode ser observado através da razão das distâncias entre pré-zigapófises pelas distâncias entre pré e pós-zigapófises do mesmo lado (PR-PR/PR-PO). Esse alargamento pode estar relacionado ao fato das pré-zigapófises de *E. cenchria* possuírem faces proporcionalmente mais alongadas que as de *E. crassus*, o que pode ser observado através da relação entre o comprimento (PRC) e a largura (PRL) das pré-zigapófises. Em *E. cenchria*, foi observado que a razão (PRL/PRA) alcança o valor máximo de 2 nas vértebras anteriores, e de 1,7 nas dorsais médias, enquanto em *E. crassus*, a razão alcança o valor máximo de 1,8 nas anteriores, e 1,6 nas médias.

#### 4.4.3. Comparação entre os gêneros *Epicrates* e *Corallus*

Através de análise comparativa do material de *Epicrates* e *Corallus*, foi possível observar que há diferenças significativas entre os gêneros estudados. Tais diferenças, entretanto, podem não refletir padrões morfológicos, uma vez que não foram estudadas todas as espécies de cada gênero. Em primeiro lugar, o número de vértebras pré-cloacais varia entre os gêneros, e mesmo dentro dos gêneros, sendo que em *Corallus* o número apresentou uma oscilação muito maior, variando entre 280 e 210, enquanto que em *Epicrates* o número variou entre 260 e 230. De um modo geral, a razão entre a largura das pré-zigapófises e a altura da vértebra (PR-PR/H) em ambos os gêneros varia do mesmo modo ao longo da coluna. Entretanto, em *Epicrates* essa relação varia entre 0,7 e 1, enquanto que em *Corallus* a relação varia entre 0,9 e 1,2. Isso indica que as vértebras de *Epicrates* são proporcionalmente mais altas do que largas, principalmente devido à maior altura do processo espinhoso. Em *Epicrates*, as pré-

zigapófises são mais inclinadas acima do plano horizontal do que em *Corallus*, em que a orientação é aproximadamente horizontal.

O arco neural de *Corallus* é relativamente mais achatado em todas as vértebras em relação ao de *Epicrates*, que é claramente arqueado. Assim como as pré-zigapófises, as pós-zigapófises são mais inclinadas acima do plano horizontal em *Epicrates*. O processo espinhoso das vértebras de *Epicrates* é relativamente mais alto do que o de *Corallus*. As facetas articulares das pré-zigapófises adquirem uma orientação aproximadamente lateral nas vértebras dorsais médias. Além disso, a razão da distância entre as pré-zigapófises e a distância entre pré e pós-zigapófises (PR-PR/PR-PO) indicam que as vértebras de *Epicrates* são proporcionalmente mais largas que as de *Corallus*. Forâmens paraespinais foram observados em todos os gêneros. Entretanto, não foram observados nas vértebras posteriores de *Epicrates*, com diferenças quanto à presença na região dorsal média entre os exemplares do gênero, enquanto que em *Corallus* foram observados em toda a coluna vertebral. As cristas parassagitais de *Corallus* são mais evidentes que as de *Epicrates*.

#### 4.4.4. Comparação do material de *Corallus* e *Epicrates* com *Eunectes* e *Boa*.

De um modo geral, as vértebras de *Corallus* e *Epicrates* são muito menores e mais delicadas, enquanto que as de *Boa* e *Eunectes* são maiores e bem mais robustas (Hsiou & Albino, 2009). Apesar de não ter aparecido em todos os espécimes estudados de cada gênero, forâmens paracotilares estão presentes em todos os gêneros estudados, aparecendo principalmente na região dorsal média da coluna, assim como em *Eunectes murinus*, em que tais foramens são descritos para o vértebras isoladas fósseis (Hsiou

& Albino, 2009), e foram observados em algumas das vértebras usadas na comparação. *Boa constrictor*, entretanto, apresenta forâmens paracotilares grandes em todas as vértebras.

Assim como observado em comparações feitas por Camolez (2006), a face anterior do zigósforo é espessa em todos os exemplares de *Boa* e *Eunectes*, enquanto que em *Epicrates* e *Corallus hortulanus* a face é mais delgada. Entretanto, nos trabalhos realizados por Camolez, não foram feitas análises em material de *Corallus batesii*, que apresenta variação intracolunar na forma da face anterior do zigósforo, apresentando um espessamento da mesma na região das vértebras anteriores. O teto do zigósforo varia em todos os gêneros, sendo levemente convexo nas vértebras de *Eunectes* e retilíneo ou côncavo em *Boa*. Em *Epicrates* e *Corallus* foi observada variação intracolunar na forma do teto, sendo mais convexo nas anteriores, e se tornando mais retilíneo nas médias e posteriores, exceto para *C. batesii*, que apresenta teto côncavo em algumas vértebras da região dorsal média. As pré-zigapófises de *Epicrates*, *Boa* e *Eunectes* possuem uma inclinação semelhante, acima do plano horizontal, enquanto que as de *Corallus* são aproximadamente paralelas ao plano horizontal. Todos os exemplares possuem paradiapófises robustas e orientadas látero-ventralmente. O formato do canal neural é levemente triangular em *Epicrates* e *Corallus*, enquanto que em *Eunectes* e *Boa* esse formato é mais evidente.

O arco neural é mais achatado em *Eunectes* e *Corallus*, sendo claramente arqueado em *Epicrates* e *Boa*. Todos os exemplares possuem zigântros profundos com um par de forâmens zigântros. Forâmens parazigântros também estão presentes em todos os exemplares, ocorrendo irregularmente em *Eunectes* e *Boa*, ocorrendo na forma de pequenos “pits”. O côndilo é ligeiramente verticalizado em todos os

exemplares. O processo espinhoso apresenta tamanho variado, sendo baixo em *Eunectes* e *Corallus*, e mais alto em *Epicrates* e *Boa*.

As facetas articulares das pré-zigapófises são mais alongadas nas vértebras de *Boa* e *Eunectes*, seguido pelas vértebras de *Epicrates*. *Corallus* apresenta as facetas mais curtas e quase imperceptíveis. Além disso, apesar do processo pré-zigapofiseal ser curto em todos os exemplares, é bem mais alongado em *Eunectes* e *Boa*, sendo bem visível em vista dorsal. Eles são comparativamente mais alongados que os de *Epicrates*. Os de *Corallus*, porém, são muito menores, não podendo ser observados em vista dorsal, assim como observado nas comparações feitas por Camolez (2006), em que ela afirma que nas demais espécies, o processo exibe uma pequena projeção pontiaguda, ventral à faceta pré-zigapofiseal, sendo visível dorsalmente. A orientação das pré-zigapófises é mais lateralizada nos exemplares de *Eunectes* e *Boa*. Em *Corallus*, as facetas apresentam a orientação menos lateralizada. Foi observada a presença de forâmens paraespinais em todos os exemplares, ocorrendo irregularmente em *Eunectes* e *Boa*, enquanto que em *Epicrates* a presença de tais forâmens foi constante nas vértebras anteriores, podendo ou não ocorrer nas dorsais médias. Em *Corallus*, a presença de tais forâmens foi documentada em todas as vértebras.

Segundo Camolez (2006), as vértebras de *Corallus*, de um modo geral, apresentam um aspecto comparativamente mais alongado anteroposteriormente do que *Eunectes*. Esse alongamento comparativo também foi observado quando comparado às vértebras de *Epicrates* e *Boa*.

A borda dorsal do zigósfeno apresenta um lobo mediano em *Epicrates* e *Corallus hortulanus*, enquanto que em *C. batesii* a estrutura apresenta modificação intracolunar, associada ao espessamento da face anterior do zigósfeno. As cristas

sagitais de *Epicrates* são muito pouco evidentes, enquanto que as de *Corallus*, *Eunectes* e *Boa* são mais marcadas.

A quilha hemal é bem definida em *Epicrates*, *Eunectes* e *Boa*, enquanto que em *Corallus* ocorre variação dentro do gênero. Os sulcos subcentrais são profundos para todos, exceto para *Corallus hortulanus*. Os forâmens subcentrais de *Epicrates* e *Corallus* são comparativamente menores que os de *Eunectes* e *Boa*.

## 5. CONCLUSÕES

Ao longo do trabalho, foram apresentados resultados que corroboram com o conjunto de caracteres diagnósticos do grupo. Isso significa que, ao nível de subfamília, é possível identificar o grupo dos Boinae. Entretanto, ao nível de gênero essa identificação torna-se mais difícil. Trabalhos recentes classificam certos fósseis como representantes dos gêneros *Boa* (Albino & Carlini, 2008) e *Eunectes* (Hsiou & Albino, 2009). Para estes gêneros, é possível se ter certa confiança na identificação dos fósseis, devido a suas características. Para *Epicrates* e *Corallus*, há mais incerteza ao se afirmar que um fóssil faz parte de um desses gêneros. Entretanto, trabalhos recentes sobre *Epicrates* e *Corallus* (Camolez, 2006), que levantava uma série de caracteres para ambos os gêneros, que poderiam ser usados na diagnose. Entretanto, o presente trabalho apresentou uma descrição mais detalhada, através da inclusão de novos caracteres, incluindo a descrição de um caractere não descrito para Boinae, sendo este encontrado em todos os gêneros.

Os Boinae Neotropicais são representados por um conjunto de características que foram observadas dentre os exemplares. Entretanto, alguns dos caracteres descritos para todo o grupo estão ausentes em algumas das espécies, como é o caso dos forâmens paracotilares, descritos como presentes em grande parte dos Boinae (Kluge, 1991; Lee & Scanlon, 2002). Apesar da proximidade entre *Epicrates* e *Eunectes*, evidenciada tanto por estudos baseados em caracteres morfológicos, (Kluge, 1991) quanto por estudos moleculares (Burbrink, 2005; Noonan & Chippindale, 2006), de um modo geral, as vértebras de *Eunectes* se mostraram mais semelhantes às de *Corallus* do que



às de *Epicrates*. É possível que essas diferenças significativas na morfologia vertebral sejam devido a reversões ou homoplasias.

Forâmens paracotilares estão presentes dentro da subfamília de Boinae, ocorrendo em todos os gêneros. Entretanto, a presença de tais foramens não foi observada em todas as espécies de cada gênero. Essas informações, aliadas às informações sobre as diferenças vertebrais entre grupos tão próximos, como *Epicrates* e *Eunectes*, corroboram com as afirmações de Burbrink (2005) e de Noonan & Chippindale (2006) acerca da alta homoplasticidade dos caracteres morfológicos dentro do grupo.

As diferenças entre os gêneros, apesar de tênues, são suficientes para distinguir, até certo ponto, uma vértebra de *Eunectes* ou *Boa* de *Epicrates* e/ou *Corallus*, e mesmo *Epicrates* de *Corallus*. As diferenças a nível de espécie são mais difíceis de analisar, sendo em sua maioria ligeiras mudanças nas proporções. Entretanto, *Corallus batesii* apresentou características marcantes que podem ser usadas para distingui-la de *Corallus hortulanus*, principalmente relacionadas ao zigósfeno da mesma. Faz-se necessário, entretanto, analisar as demais espécies do gênero, para que se possa averiguar se tais características são exclusivas de *C. batesii*, ou se são compartilhadas com outras *Corallus*.

Entre *Epicrates cenchria* e *E. crassus*, porém, a maior parte das diferenças são marcadas por variações nas proporções das estruturas. Entretanto, forâmens paracotilares só foram vistos em *E. crassus*, indicando que tal estrutura pode ser usada como caractere diferenciador entre as espécies. Porém, é necessário que se faça mais análises em outros materiais para se ter certeza de que tais forâmens estão ausentes em *E. cenchria*.

Portanto, conclui-se que é possível distinguir uma vértebra isolada de Boinae dentre os quatro gêneros analisados, seja ela fóssil ou recente. Ao nível de espécie, entretanto, não é possível afirmar, pois, como já foi dito, os caracteres que diferem entre duas espécies do mesmo gênero podem ser semelhantes em outras espécies do mesmo, ou ainda serem variáveis dentro de uma espécie.

Futuramente, é de grande importância que se façam novas análises de materiais recentes de Boidae, para que tais dúvidas sejam sanadas, e para que se possa identificar com mais certeza as vértebras encontradas no registro fóssil.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albino, A.M. 2007. Lepidosauromorpha. In: Gasparini, Z.; Rodolfo, L.; Coria, A (eds.) Patagonian Mesozoic Reptiles-Life of the Past. Bloomington: Indiana University Press, 2007. p. 87-115.
- Albino, A.M. & Carlini, A. 2008: First Record of *Boa constrictor* (Serpentes, Boidae) in the Quaternary of South America. *Journal of Herpetology*, 42: 82-88.
- Albino, A.M. & Montalvo, C.L. 2006: Snakes from the Cerro Azul Formation (Upper Miocene), central Argentina, with a review of fossil viperids from South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 581-587.
- Albino, A.M. 2011. Morfología vertebral de *Boa constrictor* (Serpentes: Boidae) y la validez del género Mioceno *Pseudoepicrates* Auffenberg, 1923. *Ameghiniana* 48: 53-62.
- Apesteguía, S. & Zaher, H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature*, 440(20): 1037-1040.
- Auffenberg, W. 1963. The fossil snakes of Florida. *Tulane Studies in Zoology*, 10: 131-216.
- Burbrink, F.T., 2005. Inferring the phylogenetic position of *Boa constrictor* among the Boinae. *Mol. Phylogenet. Evol.* 34, 167–180.
- Caldwell, M.W. 1999a. Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 125: 115-147.
- Caldwell, M.W. 1999b. Description and phylogenetic relationships of a new species of *Coniasaurus* Owen, 1850 (Squamata). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19: 438–455.

- Caldwell, M.W. & Lee, M.S.Y. 1997. A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East. *Nature*, 386: 705-709.
- Camolez, T. 2006. *Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário brasileiro (Lepidosauria)*. 224f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Camolez, T. & Zaher, H. 2010. Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário brasileiro (Lepidosauria). *Arquivos de Zoologia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo*. Volume 41(1):1-96, 2010
- Coates, M. & Ruta, M. 2000. Nice snake, shame about the legs. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 503-507.
- Estes, R.; De Queiroz, K. & Gauthier, A. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. In: Estes, R. & Pregill, G. (ed.) *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*. California: Stanford University Press, 119-281.
- Greene, H.W. 1983. Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. *American Zoologist*, 23(2): 431-441.
- Henderson, R. W. 1997. A taxonomic review of the *Corallus hortulanus* complex of neotropical tree boas. *Caribbean Journal of Science*, 33 (3-4): 198-221.
- Hsiou, A.S., Albino, A.M., & Ferigolo, J. 2010: Reappraisal of the South American Miocene snakes of the genus *Colombophis*, with description of a new species. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55: 365-379.
- Hsiou, A.S., Albino, A.M., Medeiros, M.A. & Santos, R.A.B., *in press*: The oldest Brazilian snakes from the early Late Cretaceous (Cenomanian). *Acta Polonica*.

- Hsiou, A.S.; Albino, A.M. 2009. Presence of the genus *Eunectes* (Serpentes, Boidae) in the Neogene of Southwestern Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 43(4): 612–619.
- Hoffstetter, R. & Gasc, J.P. 1969. Vertebrae and ribs in modern reptiles. Pp. 201–310, in Gans, C., Bellairs, A. d'A & Parsons, T. (eds.), *Biology of the Reptilia, Vol. 1, Morphology A*. Academic Press, London and New York.
- Holman, A. 2000. *Fossil Snakes of North America*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana.
- Kluge, A.G. 1991. Boine snake phylogeny and research cycles. *Miscellaneous publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 178: 1-58.
- Kluge, A.G., 1993a. Calabaria and the phylogeny of erycine snakes. *Zool. J. Linn. Soc.* 107, 293–351.
- Kluge, A.G., 1993b. Aspidites and the phylogeny of pythonine snakes. *Rec. Aus. Mus.* (Suppl. 19), 77.
- Laduke, T.C. 1991a. *Morphometric variability of the precaudal vertebrae of *Thamnophis sirtalis sirtalis* (Serpentes: Colubridae), and implications for the interpretation of the fossil record*. 235 f. Tese (Doctor of Philosophy), The City University of New York.
- Laduke, T.C. 1991b. The fossil snakes of Pit 91, Rancho La Brea, California. *Contributions in Science, Serial Publications of the Natural History Museum of Los Angeles County*, 424: 1-28.
- Lee, M.S. & Scanlon, J.D. 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. *Biological Reviews*, 77: 333-401.

- Lee, M.S.Y. & Caldwell, M.W. 1998. Anatomy and relationships of *Pachyrhachis problematicus*, a primitive snake with hindlimbs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 353: 1521-1552.
- Lee, M.S.Y. & Caldwell, M.W. 2000. *Adriosaurus* and the affinities of mosasaurs, dolichosaurs, and snakes. *Journal of Paleontology*, 74(5): 915-937.
- Lee, M.S.Y. & Scanlon, J.D. 2002. The Cretaceous marine squamate *Mesoleptos* and the origin of snakes. *Bulletin of the Natural History Museum, Zoology*, 68(2): 131-142.
- Lee, M.S.Y. 1997. The phylogeny of varanoid lizards and the affinities of snakes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 352: 53-91.
- Lee, M.S.Y. 1998. Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles; toward a resolution of squamate phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65: 369-453.
- Lee, M.S.Y.; Bell, G.L.JR. & Scanlon, J.D. 1999. A second primitive marine snake: *Pachyophis woodwardi* from the Cretaceous of Bosnia-Herzegovina. *Journal of Zoology*, 248: 509-520.
- Marques, O.A.V.; Eterovic, A. & Sazima, I. 2001. Serpentes da Mata Atlântica. Guia ilustrado para a Serra do Mar. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Noonan, B. P. & Chippindale, P. T. 2006. Dispersal and vicariance: The complex evolutionary history of boid snakes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40 (2006) 347–358.
- Passos & Fernandes, 2008. Revision of the *Epicrates cenchria* complex (Serpentes: Boidae). *Herpetological Monographs*, 22, 2008, 1–30.

- Rage, J.C. & Escuillié, F. 2000. Un nouveau serpent bipède du Cénomaniien (Crétacé). Implications phylétiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de la Terre et des planètes/Earth and Planetary Sciences*, 330: 513-520.
- Rage, J.C. 1984. Serpentes. Pp. 1-80, in Wellnhofer, P. (ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 11*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart and New York.
- Rage, J.C. 1987. Fossil history. In: SEIGEL, A.R.; COLLINS, J.T. & NOVAK, S.S. (ed.) *Snakes, Ecology and Evolutionary Biology*. New York: McMillan Publishing Co, 51-76.
- Rage, 1998. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part I. Madtsoiidae, Aniliidae. *Palaeovertebrata*, 27: 109-144.
- Rage, J.C. 2001. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part II. Boidae. *Palaeovertebrata*, 30: 111-150.
- Rieppel, O. 1988a. The classification of the Squamata. In: BENTON, M.J. (ed.) *The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. 1. Amphibians, reptiles, birds*. Oxford: Clarendon Press, 261-293. (Systematics Association Special Volume 35A).
- Rieppel, O. 1988b. A review of the origin of snakes. *Evolutionary Biology*. 22: 37-130.
- Rieppel, O. 1994. The Lepidosauromorpha: an overview with special emphasis on the Squamata. In: FRASER, N. & HANS-DIETER, S. (ed.) *In the Shadow of the Dinosaurs – Early Mesozoic Tetrapods*. New York: Cambridge University Press, 23-37.
- Rieppel, O. & Zaher, H. 2000a. The intramandibular joint in squamates, and the phylogenetic relationships of the fossil snake *Pachyrhachis problematicus* Haas. *Fieldiana (Geology)*, 507(43): 1-69.

- Rieppel, O. & Zaher, H. 2000b. The braincases of mosasaurs and *Varanus*, and the relationships of snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 129: 489-514.
- Rieppel, O. & Kearney, M. 2001. The origin of snakes: limits of a scientific debate. *Biologist*, 48: 110–114.
- Rieppel, O. & Zaher, H. & Tchernov, E. & Polcyn, M.J. 2003. The anatomy and relationships of *Haasiophis terrasanctus*, a fossil snake with well-developed hind limbs from the Mid-Cretaceous of the Middle East. *Journal of Paleontology*, 77(3): 536-558.
- Scanlon, J.D. 2005: Australia's oldest known snakes: *Patagoniophis*, *Alamitophis*, and cf. *Madtsoia* (Squamata: Madtsoiidae) from the Eocene of Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum*, 51: 215-235.
- Szyndlar, Z. & Böhme, W. 1996. Redescription of *Tropidonotus atavus* von Meyer, 1855 from the Upper Oligocene of Rott (Germany) and its allocation to *Rottophis* gen. nov. (Serpentes, Boidae). *Palaeontographica Abt. A*, 240: 145-161.
- Szyndlar, Z. & Rage, J.C. 2003. *Non-erycine Booidea from the Oligocene and Miocene of Europe*. Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Science, Kraków.
- Tchernov, E. & Rieppel, O. & Zaher, H. & Polcyn, M. J.; Jacobs, L. L. 2000. A fossil snake with limbs. *Science*, 287: 2010-2012.
- Underwood, G., 1976. A systematic analysis of boid snakes. In: d'Abbeville, A., Cox, C.B. (Eds.), *Morphology and Biology of Reptiles*, Linn. Soc. Symp. Ser., vol. 3. Academic Press, London, pp. 151–175.
- Underwood, G., Stimson, A.F., 1990. A classification of pythons (Serpentes, Pythoninae). *J. Zool. Lond.* 221, 565–603.



Vidal, N. & Hedges, S.B. 2002. Higher-level relationships of snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. *Comptes Rendus Biologies*, 325: 977-985.

Vidal, N. & Hedges, S.B. 2004. Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. *Biology Letters*, 271: 226-229.

ANEXOS

**Tabela 1.** Medidas em MCN - PV. DR 0001 *Corallus hortulanus*.

Vert.	10	20	30	40	53	62	70	80	91	100	112	121	130	140	150	161	170	180	191	201	210	220	230	240	250	260	290
H	4,4	4,8	5,3	5,5	5,8	6,1	6,4	6,7	6,9	7,1	7,3	7,3	7,4	7,5	7,6	7,5	7,4	7,3	7	6,8	6,5	6,3	5,9	5,7	5,4	5,1	4,3
LAN	2,7	2,9	3,2	3,3	3,9	3,9	4,2	4,5	4,9	5,2	5,2	5,3	5,4	5,6	5,8	5,8	5,7	5,6	5,4	5,3	5,3	5,2	4,8	4,6	4,3	4,3	3,7
CL	3,3	3,6	4,1	4,3	4,4	4,4	4,6	4,7	4,9	4,8	5	5	4,8	5	5,2	5,2	5,3	5,1	5	4,8	4,6	4,5	4,4	4,4	4,3	4	3,3
CNL	1,7	1,6	1,7	1,8	1,8	2,1	1,9	2	2	2	2	2	2,1	2	2	2	1,9	1,9	2	2	1,9	1,9	1,8	1,8	1,7	1,7	1,5
CNH	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,4	1,4	1,4	1,4	1,4	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,4	1,5	1,4	1,4	1,3	1,3	1,3	1,2	0,8
COL	1,4	1,5	1,8	2	2,1	2,3	2,5	2,5	2,8	2,9	3	3	3,1	3,2	3,2	3,2	3,3	3,4	3,3	3,1	3	3	2,7	2,6	2,5	2,5	1,8
COH	1,2	1,3	1,6	1,7	1,8	1,9	2	2,2	2,1	2,2	2,5	2,4	2,1	2,2	2,3	2,3	2,3	2,4	2,2	2,1	2,2	2,1	2,1	2,1	1,9	1,8	1,6
CTL	1,3	1,6	1,7	1,8	2	2,1	2,3	2,4	2,7	2,8	2,8	2,8	3	3	3,1	3,3	3,2	3,1	2,9	2,9	2,8	2,7	2,5	2,5	2,4	2,2	1,7
CTH	1,1	1,3	1,4	1,5	1,7	1,8	1,9	2,1	2,1	2,3	2,4	2,4	2,2	2,5	2,6	2,7	2,6	2,6	2,5	2,3	2,3	2,2	2	2	1,8	1,7	1,5
CT-CN	3,3	3,5	3,7	3,6	3,8	4	4,3	4,4	4,6	4,7	4,7	5	5,1	5,1	5	5,2	5,1	5,2	5,1	5	5	4,5	4,2	4,2	4	3,7	3,2
ENH	1,6	1,7	1,7	2	2,1	2,2	2,3	2,4	2,5	2,5	2,6	2,5	2,4	2,5	2,6	2,5	2,5	2,5	2,4	2,3	2,2	2,1	2	2	1,9	1,7	1,2
PO-PO	4,2	4,7	5,1	5,4	5,9	6,3	6,6	7,2	7,7	7,9	8,1	8,2	8,4	8,7	8,7	8,7	8,5	8,4	8,2	7,8	7,6	7,3	7,1	6,8	6,4	6,1	4,9
PR-PR	4,2	4,6	5	5,4	5,7	6,3	6,5	7,1	7,6	7,8	8	8,1	8,4	8,5	8,8	8,6	8,5	8,4	8,2	7,8	7,6	7,4	7,1	6,8	6,5	6,2	4,9
PRPO	4,2	4,5	5	4,9	5,3	5,5	5,7	5,9	6,1	6,1	6,1	6,1	6,3	6,4	6,4	6,6	6,5	6,3	6,3	6,2	6,1	5,8	5,7	5,6	5,5	5,2	3,1
PRL	0,8	0,9	1	1,1	1,2	1,5	1,5	1,6	1,7	1,7	1,6	1,7	1,7	1,8	1,8	1,8	1,9	1,8	1,8	1,7	1,7	1,7	1,6	1,5	1,3	1,3	1
PRC	1,3	1,4	1,5	1,6	1,8	2,1	2,2	2,3	2,4	2,5	2,4	2,5	2,4	2,4	2,5	2,6	2,5	2,5	2,4	2,3	2,2	2,1	2,1	2	1,9	1,7	1,3
ZGL	2,7	2,8	2,9	3	3	3,3	3,4	3,6	3,7	3,7	3,8	3,8	3,9	4	4	4	3,9	3,8	3,8	3,6	3,6	3,4	3,4	3,2	3	3	2,7
ZGH	0,3	0,4	0,4	0,3	0,4	0,3	0,4	0,5	0,5	0,6	0,5	0,4	0,5	0,6	0,5	0,6	0,4	0,4	0,4	0,5	0,5	0,6	0,5	0,5	0,4	0,3	0,2

**Tabela 2.** Índices/Proporções de MCN - PV. DR 0001 *Corallus hortulanus*

CL/LAN	1,2	1,2	1,3	1,3	1,1	1,1	1,1	1	1	0,9	1	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	1	1	0,9	0,9	
CTL/CTH	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,1	1,3	1,2	1,2	1,2	1,4	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,3	1,2	1,2	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,1	
ZGH/ZGL	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	
ZGL/CTL	2,1	1,8	1,7	1,7	1,5	1,6	1,5	1,5	1,4	1,3	1,4	1,4	1,3	1,3	1,3	1,2	1,2	1,2	1,3	1,2	1,3	1,3	1,4	1,3	1,3	1,4	1,3	1,6	
PRC/PRL	1,6	1,6	1,5	1,5	1,5	1,4	1,5	1,4	1,4	1,5	1,5	1,5	1,4	1,3	1,4	1,4	1,3	1,4	1,3	1,4	1,3	1,4	1,3	1,2	1,3	1,3	1,5	1,3	1,3
ENH/H	0,4	0,4	0,3	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,4	0,4	0,3	0,3
PR-PR/PR-PC	1	1	1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,2	1,2	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,4	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,2	1,3	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,6
PR-PR/H	1	1	0,9	1	1	1	1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,2	1,1	1,1	1,2	1,2	1,1	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,1

**Tabela 3.** Medidas em UFMT-R 05362 *Corallus batesii*.

Vert.	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210
H	6,2	6,2	6,4	7,2	7,7	8	8,1	8,4	8,8	8,9	9,1	8,8	8,6	8,1	7,6	6,9	6,5	6	5,5	5	4,5
LAN	3,6	4,2	4,9	5,4	5,7	6,2	6,9	6,8	7,1	7,4	7,3	7,3	7,2	6,7	6,3	6,1	5,9	5,3	4,8	4,6	4,1
CL	3,8	4,4	4,8	4,9	5,2	5,5	5,6	5,8	5,9	6,1	6	6	5,8	5,7	5,5	5,4	5,3	4,8	4,7	4,3	4,1
CNL	1,9	1,9	1,9	2	2	2,1	2	2	2	1,9	2	1,9	2	1,9	1,7	1,7	1,5	1,5	1,5	1,5	1,3
CNH	1,7	1,7	1,7	1,8	1,8	1,7	1,7	1,5	1,5	1,6	1,6	1,4	1,4	1,3	1,3	1,3	1,3	1,2	1,3	1,1	1,1
COL	1,8	2,2	2,5	2,7	2,9	3	3,2	3,3	3,5	3,6	3,7	3,7	3,6	3,6	3,4	3,4	3	2,8	2,5	2,3	2
COH	1,8	1,9	2,2	2,6	2,6	2,8	2,9	3,1	3,1	3,4	3,3	3	3,1	3	2,3	2,8	2,4	2,4	2,2	2,1	1,9
CTL	1,8	2,1	2,4	2,6	2,8	2,9	3,2	3,2	3,5	3,5	3,5	3,5	3,6	3,5	3,3	3,2	3,1	3	2,5	2,3	2,1
CTH	1,6	2	2,1	2,3	2,6	2,7	2,9	3	3,1	3,2	3,2	3,1	3,2	3,1	2,8	2,7	2,4	2,3	2	2	1,9
CT-CN	4,1	4,4	4,4	4,8	5,2	5,3	5,7	5,8	6,1	6,2	6,2	6,1	5,9	5,7	5,4	5,1	4,7	4,4	4,1	3,7	3,5
ENH	2,6	2,2	2,3	2,5	2,7	2,6	2,7	2,9	2,9	2,9	3	3	3	2,7	2,5	2,4	1,9	1,9	1,8	1,7	1,4
PO-PO	5,5	6,4	7,1	7,5	8,2	9,1	9,5	10	10	10	10	10	10	9,4	9,1	8,6	8,2	7,5	6,7	6,3	5,6
PR-PR	5,4	6,4	7,1	7,5	8,1	9,2	9,5	9,9	10	10	10	10	10	9,6	9,2	8,9	8,5	7,6	6,9	6,6	6
PRPO	4,5	5,2	5,6	5,8	5,9	6,6	6,7	7,1	7,3	7,5	7,4	7,3	7,3	7,2	6,9	6,8	6,7	5,9	5,5	5,4	4,8
PRL	1,2	1,5	1,7	1,9	2,1	2,2	2,3	2,5	2,6	2,6	2,7	2,7	2,5	2,5	2,4	2,2	2,3	1,9	1,8	1,8	1,6
PRC	1,8	2,2	2,3	2,4	2,5	2,6	2,8	2,9	3,4	3,4	3,4	3,3	2,8	2,8	2,8	2,8	3	2,3	2,1	1,8	1,6
ZGL	3,6	3,8	3,9	4	4,2	4,2	4,4	4,6	4,6	4,8	4,8	4,6	4,6	4,3	4,2	4	3,8	3,5	3,3	3,3	3
ZGH	0,4	0,4	0,5	0,5	0,7	0,8	0,9	1,1	1,1	1,2	1,3	1,3	1,3	1,3	1,1	1	0,9	0,7	0,6	0,5	0,5

**Tabela 4.** Índices/Proporções de UFMT-R 05362 *Corallus batesii*

Vert.	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210
CL/LAN	1,1	1	1	0,9	0,9	0,9	0,8	0,9	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,9	0,9	0,9	0,9	1	0,9	1
CTL/CTH	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,2	1,2	1,2	1,3	1,3	1,2	1,2	1,1
ZGH/ZGL	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2
ZGL/CTL	2,1	1,8	1,6	1,5	1,5	1,5	1,4	1,4	1,3	1,4	1,4	1,3	1,3	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,3	1,4	1,4
PRC/PRL	1,6	1,4	1,4	1,3	1,2	1,2	1,2	1,2	1,3	1,3	1,3	1,2	1,1	1,1	1,2	1,3	1,3	1,2	1,1	1	1
ENH/H	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3
PR-PR/PR-PC	1,2	1,2	1,3	1,3	1,4	1,4	1,4	1,4	1,4	1,4	1,4	1,4	1,4	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,2
PR-PR/H	0,9	1	1,1	1	1	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3

**Tabela 5.** Medidas em MCN - PV. DR 0002 *Epicrates cenchria*.

Vert.	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260
H	7,2	8,4	8,9	9,9	10	11	11	12	12	12	11	11	11	11	10	10	9,7	9,6	9,2	9	8,6	8,3	7,6	7,3	6,8	5,9
LAN	3,7	4,3	4,9	5,3	5,8	6,2	6,3	6,5	6,8	6,7	6,8	6,7	6,6	6,5	6,5	6,2	6,1	6	5,8	5,6	5,4	5,3	5	4,5	4,1	3,8
CL	3,4	3,9	4,3	4,6	4,9	5	5,6	5,5	5,6	5,6	5,5	5,4	5,5	5,2	5,4	5,4	5,4	5,3	5,1	5,2	5,1	4,9	4,8	4,5	4,1	3,8
CNL	2,2	2,2	2,3	2,2	2,5	2,5	2,6	2,5	2,6	2,6	2,6	2,6	2,6	2,6	2,6	2,5	2,6	2,3	2,3	2,2	2,3	2,4	2,3	2	1,8	1,8
CNH	1,8	2	2,1	2,1	2,1	2,1	2,1	2,2	2,2	2,2	2,1	2,1	2	2,1	2	2	2,1	2,1	2	1,9	1,8	1,8	1,6	1,5	1,4	1,3
COL	1,5	1,8	2,1	2,5	2,8	3	3,3	3,3	3,4	3,4	3,5	3,5	3,6	3,5	3,4	3,4	3,3	3,3	3,2	3	2,9	2,8	2,6	2,4	2,1	1,7
COH	1,3	1,6	2	2,3	2,5	2,7	2,9	3	2,8	3	2,9	3	3,1	2,9	3	2,9	3,1	3	2,7	2,4	2,4	2,4	2,3	2,1	2	1,7
CTL	1,5	1,8	2,1	2,4	2,6	2,8	3	3,3	3,3	3,3	3,3	3,4	3,4	3,4	3,3	3,3	3,3	3,2	3	2,9	2,7	2,5	2,5	2,3	1,8	1,6
CTH	1,3	1,6	1,9	2,2	2,4	2,7	2,9	3	2,8	3,2	3,1	3	3,1	3,1	3,1	3	2,9	3,1	2,6	2,8	2,4	2,4	2,3	2,2	1,2	1,6
CT-CN	3,6	4,3	5,1	5,6	5,9	6,2	6,5	6,7	6,8	6,9	7	6,8	6,9	7,1	6,7	6,7	6,4	6,3	6	5,9	5,6	5,5	5,2	4,9	4,5	4,3
ENH	3,3	3,5	3,8	4	4,5	4,8	4,6	4,7	4,7	4,5	4,6	4,5	4,3	4,1	4	4	3,6	3,5	3,5	3,5	3,3	3,1	2,8	2,8	2,4	2
PO-PO	5,2	6,4	7,1	8,1	9	9,7	10	11	11	11	11	11	11	11	11	11	10	10	9,7	9,5	9,3	8,7	8,2	7,5	6,7	6
PR-PR	5	6,1	7,1	7,9	8,8	9,7	10	11	11	11	11	11	11	11	11	10	10	10	9,8	9,7	9,2	8,8	8,2	7,7	6,9	6,1
PRPO	3,9	4,6	5,1	5,6	5,9	5,9	6,3	6,4	6,4	6,4	6,5	6,6	6,5	6,5	6,4	6,3	6,2	6,3	6	6	5,8	5,7	5,4	5,3	5	4,3
PRL	0,7	1,1	1,4	1,6	1,7	1,8	1,8	1,9	1,9	1,9	1,9	1,9	1,8	1,9	1,9	1,8	1,9	1,9	1,8	1,7	1,7	1,6	1,5	1,5	1,3	1,2
PRC	1,4	2	2,1	2,7	2,7	2,8	2,9	3,2	2,9	3,1	3,1	3,1	3,1	3,1	3	2,8	3	3	2,8	2,6	2,6	2,4	2,3	2,2	2	1,7
ZGL	3,1	3,7	4,1	4,3	4,6	4,9	5	5,1	5,3	5,2	5,2	5,2	5,1	5	4,8	4,8	4,6	4,6	4,5	4,5	4,3	4,2	4	3,8	3,5	3,3
ZGH	0,3	0,6	0,6	0,9	0,8	0,9	0,9	1	1	1	1	1	1,1	1	1	1	1	1	0,8	1	0,8	0,8	0,8	0,8	0,7	0,6





**Tabela 5.** Medidas em MCN - PV. DR 0002 *Epicrates cenchria*.

Vert.	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260
H	7,2	8,4	8,9	9,9	10	11	11	12	12	12	11	11	11	11	10	10	9,7	9,6	9,2	9	8,6	8,3	7,6	7,3	6,8	5,9
LAN	3,7	4,3	4,9	5,3	5,8	6,2	6,3	6,5	6,8	6,7	6,8	6,7	6,6	6,5	6,5	6,2	6,1	6	5,8	5,6	5,4	5,3	5	4,5	4,1	3,8
CL	3,4	3,9	4,3	4,6	4,9	5	5,6	5,5	5,6	5,6	5,5	5,4	5,5	5,2	5,4	5,4	5,4	5,3	5,1	5,2	5,1	4,9	4,8	4,5	4,1	3,8
CNL	2,2	2,2	2,3	2,2	2,5	2,5	2,6	2,5	2,6	2,6	2,6	2,6	2,6	2,6	2,6	2,5	2,6	2,3	2,3	2,2	2,3	2,4	2,3	2	1,8	1,8
CNH	1,8	2	2,1	2,1	2,1	2,1	2,1	2,2	2,2	2,2	2,1	2,1	2	2,1	2	2	2,1	2,1	2	1,9	1,8	1,8	1,6	1,5	1,4	1,3
COL	1,5	1,8	2,1	2,5	2,8	3	3,3	3,3	3,4	3,4	3,5	3,5	3,6	3,5	3,4	3,4	3,3	3,3	3,2	3	2,9	2,8	2,6	2,4	2,1	1,7
COH	1,3	1,6	2	2,3	2,5	2,7	2,9	3	2,8	3	2,9	3	3,1	2,9	3	2,9	3,1	3	2,7	2,4	2,4	2,4	2,3	2,1	2	1,7
CTL	1,5	1,8	2,1	2,4	2,6	2,8	3	3,3	3,3	3,3	3,3	3,4	3,4	3,4	3,3	3,3	3,3	3,2	3	2,9	2,7	2,5	2,5	2,3	1,8	1,6
CTH	1,3	1,6	1,9	2,2	2,4	2,7	2,9	3	2,8	3,2	3,1	3	3,1	3,1	3,1	3	2,9	3,1	2,6	2,8	2,4	2,4	2,3	2,2	1,2	1,6
CT-CN	3,6	4,3	5,1	5,6	5,9	6,2	6,5	6,7	6,8	6,9	7	6,8	6,9	7,1	6,7	6,7	6,4	6,3	6	5,9	5,6	5,5	5,2	4,9	4,5	4,3
ENH	3,3	3,5	3,8	4	4,5	4,8	4,6	4,7	4,7	4,5	4,6	4,5	4,3	4,1	4	4	3,6	3,5	3,5	3,5	3,3	3,1	2,8	2,8	2,4	2
PO-PO	5,2	6,4	7,1	8,1	9	9,7	10	11	11	11	11	11	11	11	11	11	10	10	9,7	9,5	9,3	8,7	8,2	7,5	6,7	6
PR-PR	5	6,1	7,1	7,9	8,8	9,7	10	11	11	11	11	11	11	11	11	10	10	10	9,8	9,7	9,2	8,8	8,2	7,7	6,9	6,1
PRPO	3,9	4,6	5,1	5,6	5,9	5,9	6,3	6,4	6,4	6,4	6,5	6,6	6,5	6,5	6,4	6,3	6,2	6,3	6	6	5,8	5,7	5,4	5,3	5	4,3
PRL	0,7	1,1	1,4	1,6	1,7	1,8	1,8	1,9	1,9	1,9	1,9	1,9	1,8	1,9	1,9	1,8	1,9	1,9	1,8	1,7	1,7	1,6	1,5	1,5	1,3	1,2
PRC	1,4	2	2,1	2,7	2,7	2,8	2,9	3,2	2,9	3,1	3,1	3,1	3,1	3,1	3	2,8	3	3	2,8	2,6	2,6	2,4	2,3	2,2	2	1,7
ZGL	3,1	3,7	4,1	4,3	4,6	4,9	5	5,1	5,3	5,2	5,2	5,2	5,1	5	4,8	4,8	4,6	4,6	4,5	4,5	4,3	4,2	4	3,8	3,5	3,3
ZGH	0,3	0,6	0,6	0,9	0,8	0,9	0,9	1	1	1	1	1	1,1	1	1	1	1	1	0,8	1	0,8	0,8	0,8	0,8	0,7	0,6



<i>E. cenchria/E. crassus</i>				
	Anterior	VALOR T	Média	VALOR T
CL/LAN	DIFERENTE	0,030543458	DIFERENTE	0,010055073
CTL/CTH	IGUAL	0,766680791	DIFERENTE	0,013491042
ZGH/ZGL	DIFERENTE	0,004260027	IGUAL	0,098654245
ZGL/CTL	IGUAL	0,764267466	DIFERENTE	0,002309793
PRC/PRL	IGUAL	0,057919064	DIFERENTE	0,003170785
ENH/H	DIFERENTE	0,003643057	DIFERENTE	2,36623E-05
PR-PR/PR-	IGUAL	0,348161214	DIFERENTE	2,24561E-05
PR-PR/H	IGUAL	0,099581403	DIFERENTE	2,54292E-05

Tabela 9. Comparação dos índices/proporções entre *E. cenchria* e *E. crassus* através de Teste T

<i>E. cenchria/C. hortulanus</i>						
	Anterior	VALOR T	Média	VALOR T	Posterior	VALOR T
CL/LAN	DIFERENTE	0,000876981	DIFERENTE	0,00198502	IGUAL	0,139751503
CTL/CTH	DIFERENTE	0,000205849	DIFERENTE	0,007610289	IGUAL	0,557730929
ZGH/ZGL	DIFERENTE	0,0017839	DIFERENTE	0,000389061	DIFERENTE	0,026929483
ZGL/CTL	DIFERENTE	0,014323646	DIFERENTE	0,000170865	DIFERENTE	0,020305493
PRC/PRL	DIFERENTE	0,012062499	DIFERENTE	0,000204274	DIFERENTE	0,029198722
ENH/H	DIFERENTE	0,000231322	DIFERENTE	6,76877E-06	IGUAL	0,165345832
PR-PR/PR-	DIFERENTE	0,000457213	DIFERENTE	4,19923E-08	IGUAL	0,218828154
PR-PR/H	DIFERENTE	0,001212682	DIFERENTE	0,000179675	DIFERENTE	0,000704215

Tabela 10. Comparação dos índices/proporções entre *E. cenchria* e *C. hortulanus* através de Teste T

<i>E. cenchria/C. batesii</i>						
	Anterior	VALOR T	Média	VALOR T	Posterior	VALOR T
CL/LAN	DIFERENTE	0,011714647	IGUAL	0,118163055	IGUAL	0,253696138
CTL/CTH	IGUAL	0,49034544	IGUAL	0,566703475	IGUAL	0,421742756
ZGH/ZGL	DIFERENTE	0,012354764	DIFERENTE	0,003264871	IGUAL	0,886776398
ZGL/CTL	IGUAL	0,251003873	DIFERENTE	0,001458916	DIFERENTE	0,003532034
PRC/PRL	DIFERENTE	0,018581123	DIFERENTE	1,71328E-05	DIFERENTE	0,00519236
ENH/H	DIFERENTE	0,005573001	DIFERENTE	1,90796E-05	DIFERENTE	0,001354623
PR-PR/PR-	DIFERENTE	0,024611641	DIFERENTE	3,16088E-06	DIFERENTE	0,001626662
PR-PR/H	DIFERENTE	0,003022386	DIFERENTE	6,89202E-05	DIFERENTE	6,99308E-06

Tabela 11. Comparação dos índices/proporções entre *E. cenchria* e *C. batesii* através de Teste T

<i>C. hortulanus/C. batesi</i>						
	Anterior	VALOR T	Média	VALOR T	Posterior	VALOR T
CL/LAN	DIFERENTE	0,001423048	DIFERENTE	0,000649797	IGUAL	0,870329717
CTL/CTH	DIFERENTE	0,000512248	DIFERENTE	0,018396713	IGUAL	0,751712303
ZGH/ZGL	IGUAL	0,976107978	DIFERENTE	1,63947E-05	DIFERENTE	0,011324315
ZGL/CTL	IGUAL	0,550317656	IGUAL	0,095515211	IGUAL	0,463784029
PRC/PRL	IGUAL	0,178998434	DIFERENTE	0,006029916	DIFERENTE	0,035749877
ENH/H	IGUAL	0,302009028	IGUAL	0,83785004	IGUAL	0,305994464
PR-PR/PR-	DIFERENTE	0,000930498	DIFERENTE	0,001578222	IGUAL	0,732138344
PR-PR/H	IGUAL	0,38700866	DIFERENTE	0,012955625	DIFERENTE	0,001580514

Tabela 12. Comparação dos índices/proporções entre *C. hortulanus* e *C. batesii* através de Teste T

<i>E. crassus/C. horulanus</i>				
	Anterior	VALOR T	Média	VALOR T
CL/LAN	DIFERENTE	7,3075E-05	DIFERENTE	0,000165678
CTL/CTH	DIFERENTE	0,029877738	IGUAL	0,432315939
ZGH/ZGL	DIFERENTE	7,05057E-05	DIFERENTE	7,55434E-05
ZGL/CTL	IGUAL	0,089529921	DIFERENTE	0,007496396
PRC/PRL	IGUAL	0,976460697	IGUAL	0,128690678
ENH/H	DIFERENTE	9,88518E-06	DIFERENTE	5,55424E-07
PR-PR/PR-	DIFERENTE	9,49996E-05	DIFERENTE	4,01743E-07
PR-PR/H	DIFERENTE	1,25421E-06	DIFERENTE	3,59128E-08

Tabela 13. Comparação dos índices/proporções entre *E. crassus* e *C. hortulanus* através de Teste T

<i>E. crassus/C. batesi</i>				
	Anterior	VALOR T	Média	VALOR T
CL/LAN	DIFERENTE	0,001886877	DIFERENTE	0,011330162
CTL/CTH	IGUAL	0,82336108	IGUAL	0,146501852
ZGH/ZGL	DIFERENTE	0,00013934	DIFERENTE	0,01078186
ZGL/CTL	IGUAL	0,335457135	IGUAL	0,118071787
PRC/PRL	IGUAL	0,25812156	DIFERENTE	0,001781719
ENH/H	DIFERENTE	6,50356E-05	DIFERENTE	2,81417E-07
PR-PR/PR-	IGUAL	0,071163932	DIFERENTE	9,33266E-08
PR-PR/H	DIFERENTE	0,000740087	DIFERENTE	2,40249E-10

Tabela 14. Comparação dos índices/proporções entre *E. crassus* e *C. batesii* através de Teste T

### Índices/Proporções de MCN - PV. DR 0001 *Corallus hortulanus*

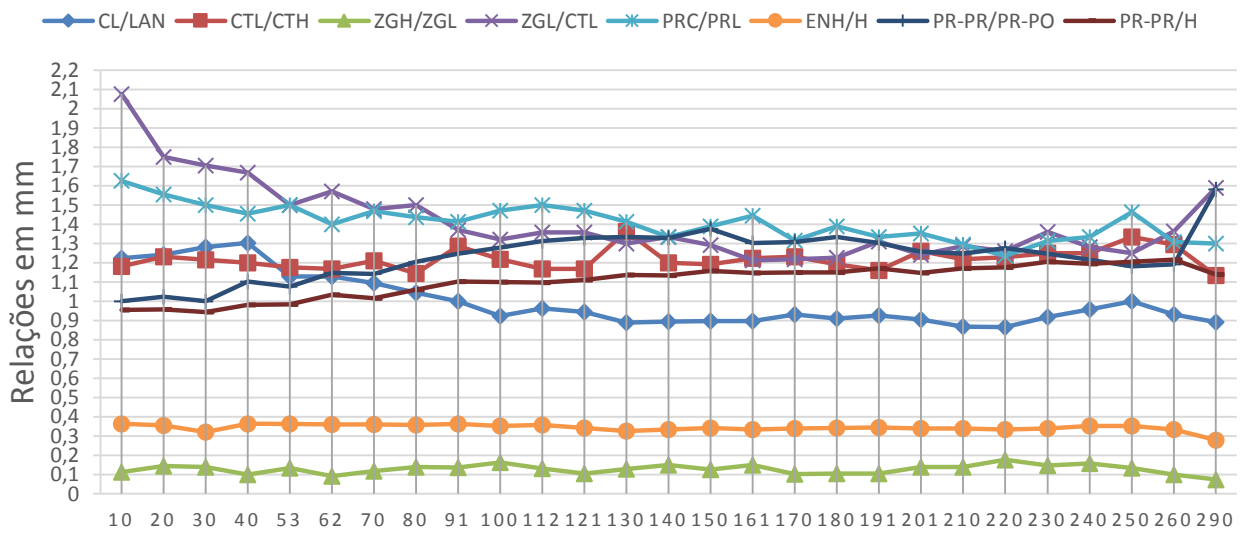


Gráfico 1. Índices e proporções entre as medidas quantitativas de *Corallus hortulanus*.

### Índices/Proporções de UFMT-R 05362 *Corallus batesii*

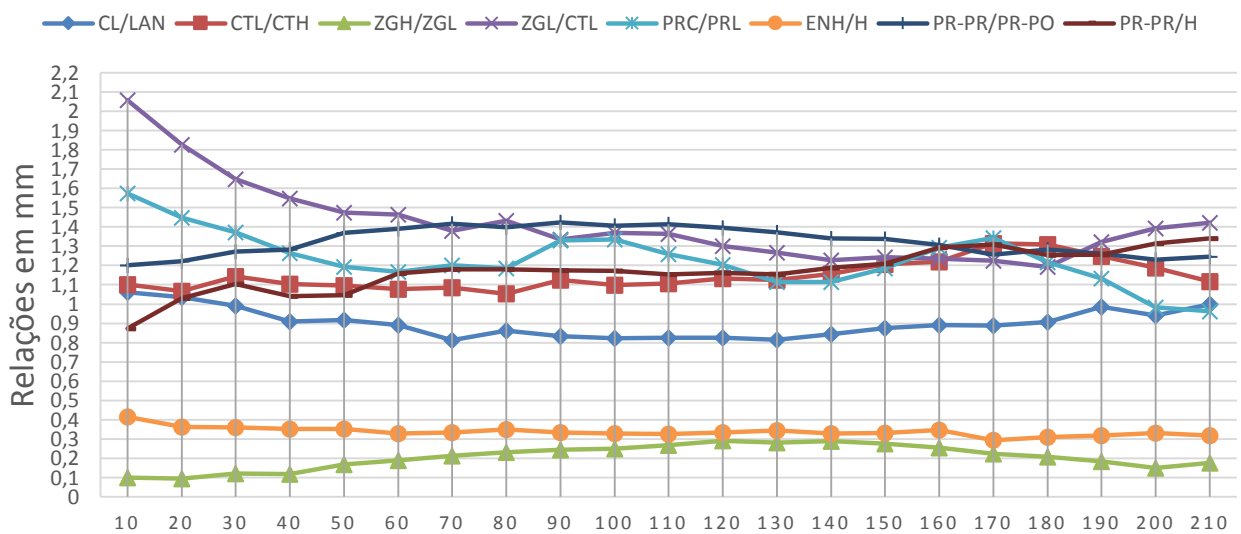


Gráfico 2. Índices e proporções entre as medidas quantitativas de *Corallus batesii*.

### Índices/Proporções de MCN - PV. DR 0002 *Epicrates cenchria*

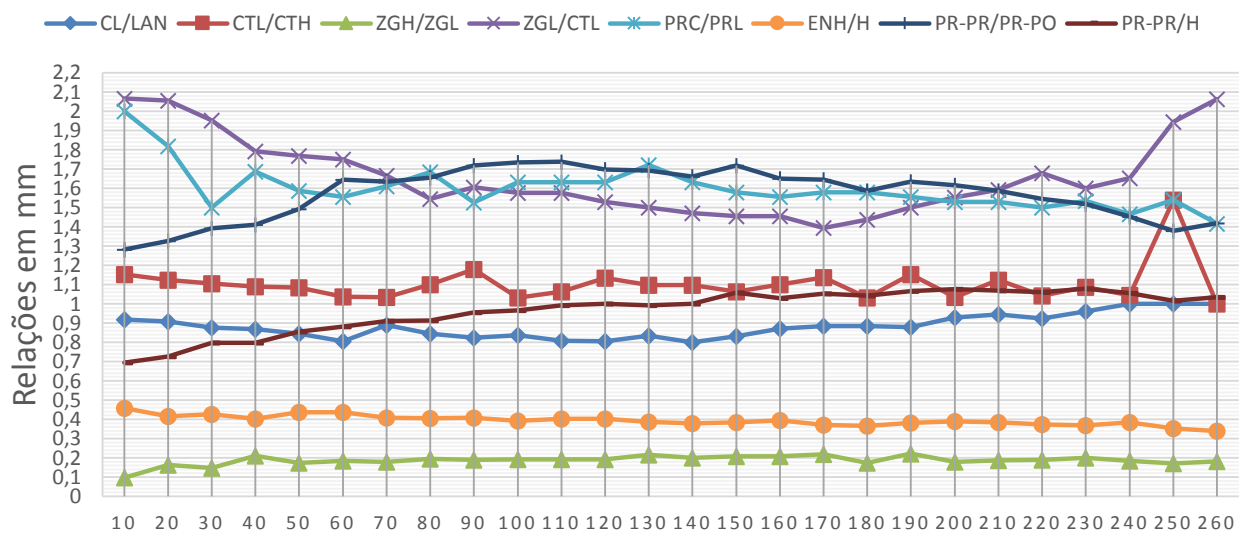


Gráfico 3. Índices e proporções entre as medidas quantitativas de *Epicrates cenchria*.

### Índices/Proporções MCN - PV. DR 0003 *Epicrates crassus*

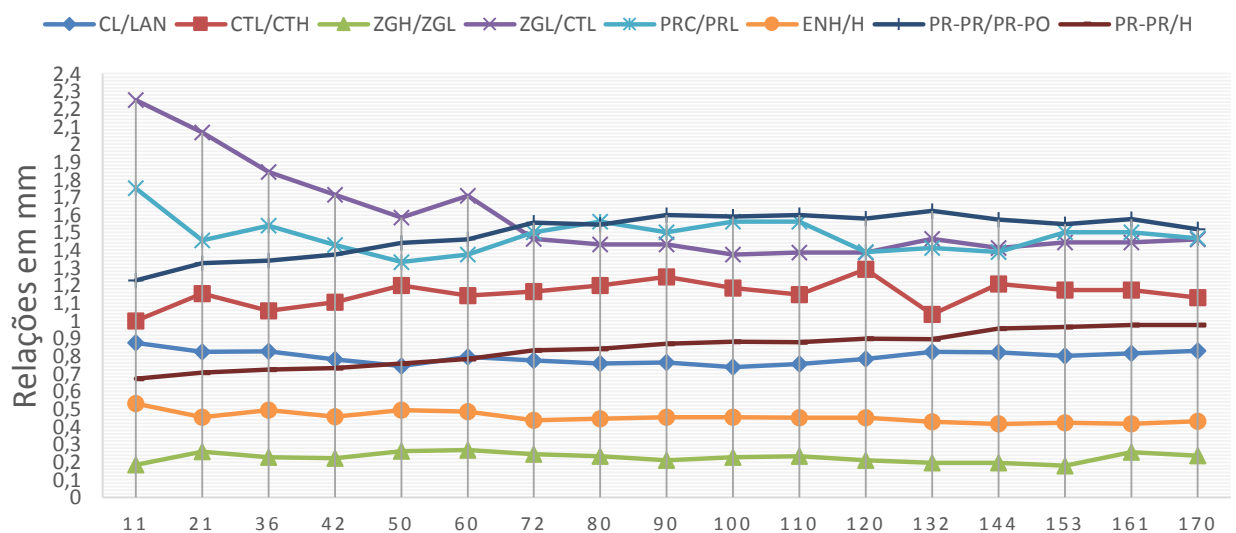


Gráfico 4. Índices e proporções entre as medidas quantitativas de *Epicrates crassus*.



