



**UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO EM ZOOLOGIA**

CICERA SILVILENE LEITE MATIAS

**FILOGEOGRAFIA, ECOLOGIA E PARASITOLOGIA DE *Bothrops erythromelas*
(AMARAL, 1923) (SQUAMATA: VIPERIDAE): SERPENTE ENDÊMICA DA
CAATINGA**



Foto. Herivelto Oliveira, 2024

**João Pessoa
Paraíba, Brasil
2025**

CICERA SILVILENE LEITE MATIAS

FILOGEOGRAFIA, ECOLOGIA E PARASITOLOGIA DE *Bothrops erythromelas*
(AMARAL, 1923) (SQUAMATA: VIPERIDAE): SERPENTE ENDÊMICA DA
CAATINGA

Tese apresentada ao programa de Pós-Graduação em
Ciências Biológicas (Zoologia) da Universidade Federal da
Paraíba, como parte das exigências para a obtenção do título
de Doutora em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Adrian Antonio Garda.

Coorientador: Prof. Dr. Felipe Gobbi Grazziotin.

João Pessoa
Paraíba, Brasil
2025

FICHA CATALOGRÁFICA

Catálogo na publicação Seção de Catalogação e Classificação

M433f Matias, Cicera Silvilene Leite.

Filogeografia, ecologia e parasitologia de *Bothrops erythromelas* (Amaral, 1923) (Squamata: Viperidae) : serpente endêmica da Caatinga / Cicera Silvilene Leite Matias. - João Pessoa, 2025.

195 f. : il.

Orientação: Adrian Antonio Garda.

Coorientação: Felipe Gobbi Grazziotin.

Tese (Doutorado) - UFPB/CCEN.

1. Autoecologia - Serpentes. 2. Diagonal seca. 3. Filogeografia. 4. Helmintos. I. Garda, Adrian Antonio. II. Grazziotin, Felipe Gobbi. III. Título.

UFPB/BC

CDU 574:598.115(043)

Elaborado por GRACILENE BARBOSA FIGUEIREDO - CRB-15/794

**Ata da 180ª Apresentação e Banca de Defesa
de Doutorado de Cicera Silvilene Leite
Matias**

Ao(s) vinte e oito dias do mês de agosto de dois mil e vinte e cinco, às 09:00 horas, no(a) ambiente virtual, da Universidade Federal da Paraíba, reuniram-se, em caráter de solenidade pública, membros da banca examinadora para avaliar a tese de doutorado de **Cicera Silvilene Leite Matias**, candidato(a) ao grau de Doutor(a) em Ciências Biológicas. A banca examinadora foi composta pelos seguintes membros: **Dr. Adrian Antonio Garda (Orientador- UFRN/RN); Dra. Vivian Carlos Trevine (Instituto Butantã/SP); Dr. Fausto Erritto Barbo (Instituto Butantã/SP); Dr. Robson Waldemar Ávila (UFC/CE) e o Dr. Felipe de Medeiros Magalhães (UFPB/PB)**. Compareceram à solenidade, além do(a) candidato(a) e membros da banca examinadora, alunos e professores do PPGCB. Dando início à sessão, a coordenação fez a abertura dos trabalhos, apresentando o(a) discente e os membros da banca. Foi passada a palavra ao(a) orientador(a), para que assumisse a posição de presidente da sessão. A partir de então, o(a) presidente, após declarar o objeto da solenidade, concedeu a palavra a **Cicera Silvilene Leite Matias**, para que dissertasse, oral e sucintamente, a respeito de seu trabalho intitulado **“FILOGEOGRAFIA, ECOLOGIA E PARASITOLOGIA DE Bothrops erythromelas (AMARAL, 1923) (SQUAMATA: VIPERIDAE): SERPENTE ENDÊMICA DA CAATINGA”**. Passando então a discorrer sobre o aludido tema, dentro do prazo legal, o(a) candidato(a) foi a seguir arguido(a) pelos examinadores na forma regimental. Em seguida, passou a Comissão, em caráter secreto, a proceder à avaliação e julgamento do trabalho, concluindo por atribuir-lhe o conceito Aprovado. Perante o resultado proclamado, os documentos da banca foram preparados para trâmites seguintes. Encerrados os trabalhos, nada mais havendo a tratar, eu, orientador(a), como presidente, lavrei a presente ata que, lida e aprovada, assino juntamente com os demais membros da banca examinadora.

João Pessoa, 28/08/2025.

Documento assinado digitalmente
gov.br **ADRIAN ANTONIO GARDA**
Data: 28/08/2025 11:20:57-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Orientador(a)

Documento assinado digitalmente
gov.br **ROBSON WALDEMAR AVILA**
Data: 29/08/2025 08:30:45-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Examinador(a)

Documento assinado digitalmente
gov.br **FAUSTO ERRITTO BARBO**
Data: 28/08/2025 17:09:23-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Examinador(a)

Documento assinado digitalmente
gov.br **FELIPE DE MEDEIROS MAGALHÃES**
Data: 29/08/2025 10:14:37-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Examinador(a)

Examinador(a)

Documento assinado digitalmente
gov.br **VIVIAN CARLOS TREVINE**
Data: 28/08/2025 18:45:14-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Documento assinado digitalmente
gov.br **CICERA SILVILENE LEITE MATIAS**
Data: 29/08/2025 14:23:36-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Cicera Silvilene Leite Matias
(discente ciente do resultado)

Dedico esta tese à mainha e papai. Que sob muito sol e suor,
fizeram-me chegar até aqui, na sombra.

AGRADECIMENTOS

Chegar neste momento acadêmico me fez repensar sobre o caminho, desde o início da minha formação como bióloga até o momento da conclusão de defesa do doutorado. Inicialmente, a concretização da tese só foi possível devido ao apoio financeiro concedido através da bolsa do doutorado (CNPq), a qual me manteve na academia e me abriu um leque de oportunidades, inclusive, ajudando aos meus.

As instituições de ensino superior, Universidade Federal da Paraíba (UFPB) e ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas/Zoologia (PPGCB), em nome de todos os professores, que me receberam com todo respeito e empatia desde o momento da minha inscrição até a reta final da tese, sobretudo, nos momentos de partilharem seus conhecimentos, a Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN) e Laboratório de Anfíbios e Répteis (LAR), onde pude reencontrar e fazer não colegas de profissão, mas sim, amigos de vida. O Instituto Butantan (IB), que parecia um sonho longe e difícil de acessar, mas que no doutorado tive a honra de desenvolver parte da minha pesquisa.

Aos curadores das coleções científicas que cederam material biológico (Tecidos e as serpentes).

Agradeço aos meus orientadores, o professor Dr. Adrian Garda, por quem tenho imensa admiração desde antes de entrar no doutorado. Mesmo sem me conhecer, o senhor abriu as portas não somente do laboratório, mas me concedeu a oportunidade e o privilégio de conhecer pesquisadores renomados da herpetologia e me constituir como pesquisadora. Sou imensamente grata por cada partilha e aprendizado compartilhado comigo.

Também agradeço ao professor Dr. Felipe Grazziotin, meu co-orientador, que com toda tranquilidade parou inúmeras vezes e sentou comigo fazendo e refazendo análises, e discutindo sobre os dados. Obrigada por tanta dedicação e por acreditar em mim. O senhor não transmitiu somente conhecimento acadêmico, mas também de vida. Me permitiu reacreditar e sentir paixão novamente pelo mundo acadêmico. Eu tive muita sorte em ter esse amparo e cuidado quando cheguei a acreditar que esse lugar não seria mais para mim.

No IB três pessoas, além do professor Grazziotin foram especiais nas minhas idas por lá, Seu Val, um herpetólogo excepcional, que tive a oportunidade de tirar muitas dúvidas, Karine, um ser humano que com seu carisma me ensinou que a vida pode ser leve, e em especial, Lívia, que quando imaginei que o doutorado realmente seria difícil e que genética é complicado, me

apoiou e foi meu alicerce não só diante do Pode Começar a Rezar (PCR), mas em várias etapas desse percurso.

Aos professores Dr. Fausto Barbo, Dr. Felipe Magalhães, Dr. Robson Ávila, Dra. Vivian Trevine, Dr. Leandro Alves e Dr. Frederico França membros da banca examinadora. Pela dedicação na leitura do texto e valiosas contribuições no trabalho. Muito obrigada.

Aos colegas e amigos biólogos, Beatriz, Willianilson, Heitor, Aldenir, em especial, Camurugi, Cristiane, Whanderson, Rafael e Zezinho que muitas vezes pararam seus afazeres para contribuírem no meu. Vocês me fazem acreditar que o espaço acadêmico pode e deve não ser doentio ou adoecedor e que as partilhas de conhecimento nos tornam melhores no que fazemos.

Por fim, gostaria de agradecer as pessoas mais importantes da minha vida, minha e papai que como mencionei na seção da dedicatória, que mesmo sob muito sol e suor eles me fizeram chegar até aqui, e hoje, terão mais uma filha com o título de doutora, e isso não é pouco. Agradeço aos meus irmãos, Gildo, Tyta, Bárbara e Eneas que além de irmãos, são os amigos que tenho para tudo e em tudo e as minhas sobrinhas, Maria e Florzinha que são os seres mais importantes da minha vida, que me fazem querer ser cada dia melhor.

A minha esposa Edina, por todo apoio, companheirismo e afeto. Eu sou imensamente grata por você existir e caminhar de mãos dadas comigo. Esse título de doutora é nosso, meu amor.

Ao meu pai Oxóssi, pelos caminhos abertos, proteção e me fazer disparar em direção aos meus sonhos, Okê Arô!

A mata a fez forte e sensível, ainda menina, para reconhecer o movimento do mundo.

Torto Arado.

RESUMO

A região Neotropical abriga a Floresta Amazônica (AM) e a Mata Atlântica (AF), populares pelo seu alto nível de endemismo, rica biodiversidade, e separadas por um corredor de mata seca, conhecido como Diagonal Seca (DD), que atravessa o território brasileiro no sentido nordeste-sudoeste, caracterizado por clima seco e menor densidade vegetacional e formado pelo Chaco, Cerrado e Caatinga. A Caatinga é caracterizada como a maior das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) e um dos maiores hotspots de biodiversidade da América do Sul. Esta região é constituída por florestas tropicais secas decíduais, áreas rochosas abertas e encontros com floresta tropical úmida. A baixa disponibilidade de água e a grande variedade de solos designam a Caatinga, o bioma ainda abriga uma rica diversidade da flora e fauna, com diversos grupos e espécies endêmicas. *Bothrops erythromelas* (Jararaca-da-Caatinga, uma das menores serpentes do gênero CRC~54cm), tem uma ampla distribuição na Caatinga (Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte e Sergipe) e tem notório reconhecimento na medicina e farmacologia. O presente estudo integra taxonomia, evolução, ecologia e parasitismo de *Bothrops erythromelas*. Estudamos um conjunto de dados de mtDNA (COI e CytB) objetificando reconhecer os processos históricos e contemporâneos influentes na evolução da paisagem e na diversificação da espécie, assim como avaliar seus limites de distribuição geográfica. Usamos amostras de seis estados brasileiros para análises moleculares (Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí e Rio Grande do Norte) e de sete estados brasileiros (Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Rio Grande do Norte e Sergipe) para análises morfológicas, em que têm a ocorrência de *Bothrops cf. erythromelas*. Nossa amostragem consta de 112 sequências dos genes mtDNA, e destas, 89 de *B. cf. erythromelas*, 20 sequências da espécie-irmã *Bothrops lutzi* e três sequências utilizadas como grupo externo (*B. jararaca*, *B. diporus* e *B. pubescens*). Realizamos a construção de uma árvore genética concatenada datada e com probabilidade posterior, rede de haplótipos, testamos estruturação populacional, inferimos a origem geográfica pelo espaço-temporal (RRW), áreas de adequabilidade climática e sobreposição de nicho para *Bothrops erythromelas*. O trabalho também resultou na descrição de uma nova espécie de serpente do gênero estudado, onde os resultados indicam uma separação de *Bothrops* sp. nov. e *B. erythromelas* por meio dos genes mitocondriais (COI e CytB) e pela morfologia, diferente em pelo menos dez variáveis discretas, com uma sobreposição baixa (1,5%) dos caracteres, e ainda suportado por uma distância genética de 2.5% para COI e 1.6% para CytB. No total estudamos 247 indivíduos, 107 (63 fêmeas e 44 machos), 200 (116 fêmeas e 84 machos), 225 (124 fêmeas e 101 machos) e 112 (69 fêmeas e 43 machos) espécimes foram

estudados para descrição da dieta, dimorfismo sexual, recrutamento e reprodução, respectivamente. As informações coletadas são cruciais para compreender os aspectos biológicos e ecológicos, servindo como ferramentas para traçar estratégias que visem a conservação das espécies. Por fim, analisamos o trato gastrointestinal de 127 espécimes e encontramos 76 indivíduos infectados com pelo menos um endoparasita, representado por 17 taxas de helmintos: dois Acanthocephala, três Cestoda e 12 Nematoda. Esses resultados representam grande importância na expansão da compreensão sobre a biodiversidade brasileira, suprimindo o lapso de conhecimento ainda presente. Sobre a fauna de helmintos de *B. erythromelas*, descrevemos a ocorrência das espécies *Physaloptera lutzi* e *Parapharyngodon hispidus* pela primeira vez em serpentes.

Palavras-chaves: autoecologia, diagonal seca, filogeografia, helmintos, espécie nova.

ABSTRACT

The Neotropical region encompasses the Amazon Forest (AM) and the Atlantic Forest (AF), both renowned for their high levels of endemism and rich biodiversity. These biomes are separated by a dry forest corridor known as the Dry Diagonal (DD), which traverses Brazilian territory in a northeast-southwest orientation. The Dry Diagonal is characterized by a semi-arid climate, reduced vegetation density, and is formed by the Chaco, Cerrado, and Caatinga biomes. A Caatinga is characterized as the largest of the Seasonally Dry Tropical Forests (SDTFs) and one of the major biodiversity hotspots in South America. This region is characterized by dry deciduous tropical forests, open rocky areas, and interfaces with humid tropical forests. The low availability of water and the high diversity of soils characterize the Caatinga, a biome that nonetheless hosts a rich diversity of flora and fauna, including numerous endemic groups and species. *Bothrops erythromelas*, also known as Jararaca-da-Caatinga, is one of the smallest snakes in its genus, measuring around 54 cm. It has a wide distribution across the Caatinga, including states like Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte, and Sergipe. Additionally, it is notably recognized in medicine and pharmacology. This study integrates taxonomy, evolution, ecology, and parasitism of *Bothrops erythromelas*. We analyze a dataset of mitochondrial DNA (COI and CytB) with the aim of identifying the historical and contemporary processes influencing landscape evolution and species diversification, as well as assessing its geographic distribution limits. We used samples from six Brazilian states (Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, and Rio Grande do Norte) for molecular analyses, and samples from seven Brazilian states (Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Rio Grande do Norte, and Sergipe) for morphological analyses, in which the occurrence of *Bothrops* cf. *erythromelas* was observed. Our sampling includes a total of 112 mtDNA gene sequences, of which 89 belong to *B. cf. erythromelas*, 20 sequences are from the sister species *Bothrops lutzi*, and three sequences are used as an outgroup group (*B. jararaca*, *B. diporus*, and *B. pubescens*). We conducted the construction of a dated concatenated genetic tree with posterior probability, haplotype network analysis, tests of population structure, spatial-temporal inference of geographic origin (RRW), as well as assessments of climatic suitability areas and niche overlap for *Bothrops erythromelas*. The study also resulted in the description of a new snake species within the studied genus, with findings indicating a separation between *Bothrops* sp. nov. and *B. erythromelas* based on mitochondrial genes (COI and CytB) and morphology. The differentiation is evidenced by at least ten discrete

variables, with low overlap (1.5%) of characters, and further supported by a genetic distance of 2.5% for COI and 1.6% for CytB. A total of 247 individuals were studied, including 107 specimens (63 females and 44 males) for diet description, 200 specimens (116 females and 84 males) for sexual dimorphism analysis, 225 specimens (124 females and 101 males) for recruitment and reproductive studies, and 112 specimens (69 females and 43 males) for other related assessments. The collected data are crucial for understanding the biological and ecological aspects, serving as essential tools to develop strategies aimed at the conservation of the species. Finally, we analyzed the gastrointestinal tract of 127 specimens and found that 76 individuals were infected with at least one endoparasite, representing 17 helminth taxa: two Acanthocephala, three Cestoda, and 12 Nematoda. These findings hold significant importance in advancing the understanding of Brazilian biodiversity, addressing existing gaps in knowledge. This is particularly noteworthy as it represents a pioneering study on the helminth fauna of *B. erythromelas*, in which the occurrence of the species *Physaloptera lutzi* and *Parapharyngodon hispidus* is described for the first time in snakes.

Keywords: autoecology, dry diagonal; phylogeography, helminths, new species

LISTA DE FIGURAS

Introdução geral.....	18
Figura 1. Exemplar adulto de <i>Bothrops erythromelas</i>	25
 Filogeografia, taxonomia e evolução de <i>Bothrops erythromelas</i> (Serpente: Viperidae), uma jararaca endêmica da Caatinga.....	42
Figura 1. Distribuição geográfica das serpentes estudadas.....	49
Figura 2. Análise bayesiana de estrutura populacional de <i>B. lutzi</i> e <i>B. erythromelas</i>	56
Figura 3. Árvore bayesiana datada e concatenada de <i>Bothrops lutzi</i> e para as linhagens de <i>B. erythromelas</i>	58
Figura 4. Difusão espaço-temporal de <i>B. erythromelas</i>	60
Figura 5. Gráficos de Skyline realizados para <i>B. lutzi</i> e <i>B. erythromelas</i> ...	61
Figura 6. Modelos de distribuição de espécies e comparação de nichos de <i>Bothrops erythromelas</i>	62
 Evidências integradas revelam uma nova espécie de <i>Bothrops</i> (Squamata: Viperidae) para o Sul da Bahia, Brasil.....	77
Figura 1. Mapa com a distribuição geográfica das duas linhagens de <i>Bothrops erythromelas</i> estudadas.....	88
Figura 2. Árvore bayesiana de probabilidade posterior dos genes COI e CytB.....	90
Figura 3. Estrutura geográfica dos subclados de <i>Bothrops erythromelas</i> e <i>Bothrops</i> sp. distribuídos ao longo da Caatinga.....	92
Figura 4. PCA das populações de <i>Bothrops erythromelas</i> ao longo da Caatinga, com base no conjunto de dados OTUs01.....	94
Figura 5. PCA das populações de <i>Bothrops erythromelas</i> ao longo da Caatinga, com base no conjunto de dados OTUs02.....	95
Figura 6. PLS-DA das populações de <i>Bothrops erythromelas</i> ao longo da Caatinga, com base nos conjuntos de dados OTUs01 e OTUs02.....	96
Figura 7. Bloxplots com as variações nas escamas das populações de <i>Bothrops erythromelas</i>	98

Figura 8. Bloxplots com as variações nas escamas nas linhagens de <i>Bothrops erythromelas</i>	99
Figura 9. Holótipo de <i>Bothrops</i> sp. nov.....	102
Figura 10. Comparação morfológica entre <i>B. erythromelas</i> e <i>Bothrops</i> sp. nov.....	103
Figura 11. Exemplar em vida de <i>Bothrops</i> sp. nov.....	104

Dieta, dimorfismo sexual e biologia reprodutiva de <i>Bothrops erythromelas</i> Amaral, 1923 (Squamata, Viperidae): Serpente endêmica do semiárido brasileiro...	113
--	-----

Figura 1. Volume de itens consumidos.....	122
Figura 2. Índice de Importância Relativa (IIR) dos itens consumidos.....	123
Figura 3. Dimorfismo sexual no comprimento, altura, largura da cabeça, comprimento rostro-cloacal e tamanho da cauda.....	124
Figura 4. Dimorfismo sexual na contagem das escamas subcaudais e ventrais.....	124
Figura 5. Registros de coleta de <i>Bothrops erythromelas</i> ao longo dos meses do ano.....	125
Figura 6. Fecundidade em relação ao CRC das fêmeas e relação entre testículos e tamanho do corpo nos machos de <i>Bothrops erythromelas</i>	126

Biodiversidade parasitária de <i>Bothrops erythromelas</i> Amaral, 1923 (Squamata, Viperidae): serpente peçonhenta endêmica do nordeste brasileiro.....	139
---	-----

Figura 1. Helminth species parasitizing <i>Bothrops erythromelas</i>	145
Figura 2. Species richness of parasites in relation to the body condition index (SVL) of <i>B. erythromelas</i> specimens.....	149
Figura 3. Parasite abundances in relation to the body condition index (SVL) for males and females of <i>B. erythromelas</i> species.....	150

LISTA DE TABELAS

Filogeografia, taxonomia e evolução de <i>Bothrops erythromelas</i> (Serpente: Viperidae), uma jararaca endêmica da Caatinga.....	42
Tabela 1. Estatística sumária para as linhagens recuperadas.....	59
Tabela 2. Distância genética entre as linhagens recuperadas.....	59
Evidências integradas revelam uma nova espécie de <i>Bothrops</i> (Squamata: Viperidae) para o Sul da Bahia, Brasil.....	77
Tabela 1. Distância genética entre as linhagens recuperadas.....	91
Tabela 2. PERMANOVA com as variações e significâncias entre as populações de <i>Bothrops erythromelas</i> ao longo da Caatinga.....	100
Dieta, dimorfismo sexual e biologia reprodutiva de <i>Bothrops erythromelas</i> Amaral, 1923 (Squamata, Viperidae): Serpente endêmica do semiárido brasileiro...	113
Tabela 1. Categoria de presas consumidas por <i>Bothrops erythromelas</i>	121
Tabela 2. Dimorfismo sexual nas contagens e na morfometria de <i>Bothrops erythromelas</i>	125
Biodiversidade parasitária de <i>Bothrops erythromelas</i> Amaral, 1923 (Squamata, Viperidae): serpente peçonhenta endêmica do nordeste brasileiro.....	139
Tabela 1. Parasitological indices of endoparasites in <i>Bothrops erythromelas</i> (equivalent to hosts infected with at least one species of parasite).....	148
Tabela 2. GLM model testing how parasite richness varies as a function of host body condition index (SVL), sex, and their interactions.....	149
Tabela 3. GLM model testing how parasite abundance varies as a function of host body condition index (SVL), sex, and their interactions...	150

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	18
REFERÊNCIAS	27
1 FILOGEOGRAFIA, TAXONOMIA E EVOLUÇÃO DE <i>BOTHROPS ERYTHROMELAS</i> (SERPENTE: VIPERIDAE) UMA JARARACA ENDÊMICA DA CAATINGA	42
INTRODUÇÃO.....	46
MATERIAIS E MÉTODOS.....	49
RESULTADOS	56
DISCUSSÃO.....	63
CONCLUSÃO.....	65
REFERÊNCIAS	66
2 EVIDÊNCIAS INTEGRADAS REVELAM UMA NOVA ESPÉCIE DE <i>BOTHROPS</i> (SQUAMATA: VIPERIDAE) PARA O SUL DA BAHIA, BRASIL.....	77
INTRODUÇÃO.....	81
MATERIAL E MÉTODOS.....	82
RESULTADOS	89
DISCUSSÃO.....	104
REFERÊNCIAS	107
3 DIETA, DIMORFISMO SEXUAL E ASPECTOS DE FERTILIDADE DE <i>BOTHROPS ERYTHROMELAS</i> AMARAL, 1923 (SQUAMATA, VIPERIDAE): SERPENTE ENDÊMICA DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO	113
INTRODUÇÃO.....	116
MATERIAL E MÉTODOS.....	117
RESULTADOS	120
DISCUSSÃO.....	127
CONCLUSÃO.....	130
REFERÊNCIAS	131
4 BIODIVERSIDADE PARASITÁRIA DE <i>BOTHROPS ERYTHROMELAS</i> AMARAL, 1923 (SQUAMATA, VIPERIDAE): SERPENTE PEÇONHENTA ENDÊMICA DO NORDESTE BRASILEIRO	139
INTRODUCTION.....	142
MATERIALS AND METHODS	143
RESULTS.....	144

DISCUSSION..... 151

REFERENCES 156

ANEXOS..... 172

APÊNDICE 177

INTRODUÇÃO GERAL

Compreender e explicar a alta biodiversidade do Neotrópico é desafiador, e entusiastas estudam essa região biogeográfica desde meados do século XIX (Wallace, 1854; Hoorn *et al.*, 2010; Wiens *et al.*, 2011; Carnaval *et al.*, 2014). A Região Neotropical inclui a América Central, ilhas do Caribe e parte da América do Sul, desde o México Central ao sul do Brasil (Murphy and Lugo, 1986; Conservancy, 2005; Antonelli and Sanmartin, 2011). As suas formações naturais vão desde regiões de densas florestas, a áreas alagadas ou totalmente secas, incluindo desertos, regiões semiáridas e savanas (Morrone, 2014; Antonelli *et al.*, 2018). A região abriga a maior biodiversidade do planeta tanto em riqueza, como endemismo (Tundisi and Tundisi, 2008; Da silva, 2011; Morrone 2014; Lima *et al.*, 2018). Por esta razão, trata-se de uma área de relevante interesse de estudos biológicos e biogeográficos (Silva and Santos, 2005; Nogueira *et al.*, 2011; Carmignotto *et al.*, 2012; Valdujo *et al.*, 2012; Azevedo *et al.*, 2016; Silvano *et al.*, 2016; Lima *et al.*, 2018; Segalla *et al.*, 2021).

Nas últimas décadas, devido aos avanço de estudos taxonômicos e biogeográficos na esfera das inovações de técnicas moleculares, várias lacunas de conhecimentos foram solucionadas, sobretudo, incluindo diferentes grupos da fauna, como anfíbios, aves, mamíferos e répteis (Silva and Santos, 2005; Bickford *et al.*, 2006; Beaumont *et al.*, 2010; Metzker, 2010; Nogueira *et al.*, 2011; Carmignotto *et al.*, 2012; Prado *et al.*, 2012; Valdujo *et al.*, 2012; Behjati and Tarpey, 2013; Avise *et al.*, 2016; Azevedo *et al.*, 2016; Silvano *et al.*, 2016; Segalla *et al.*, 2021). Em particular, a união entre diferentes ramos da biologia, fortaleceu o progresso para testar as hipóteses que levaram à alta biodiversidade Neotropical (Funk *et al.*, 2011; Fouquet *et al.*, 2012; Prado *et al.*, 2012; Guarnizo *et al.*, 2015; Gehara *et al.*, 2017).

Diferentes teorias foram utilizadas para explicar a elevada e atual riqueza biológica e a capacidade de dispersão dos organismos na Região Neotropical, tanto em termos ecológicos como: capacidade de dispersão e restrições ao habitat, presença de competição e predação, e características comportamentais (Guisan and Thuiller, 2005; Peterson *et al.*, 2011; Wisz *et al.*, 2013) e geográficos: processos geológicos e climáticos antigos (Terciário) e recentes (Quartenário) (Guisan and Thuiller, 2005; Rull, 2008; Peterson *et al.*, 2011; Wisz *et al.*, 2013; Lima *et al.*, 2018).

A biogeografia histórica surge como um interessante método para avaliar os possíveis eventos que levaram à atual distribuição das espécies Neotropicais, desde eventos mais antigos

como o soerguimento dos Andes e do Escudo Brasileiro durante o Neógeno, ou os mais recentes como as flutuações climáticas do Quaternário (Colli, 2005; Weir, 2006; Batalha-Filho *et al.*, 2013; Lima *et al.*, 2018). Os eventos mais antigos são, em geral, associados à diversificação das linhagens, enquanto os mais recentes estão relacionados à distribuição, demografia e especiação recente de linhagens (Carnaval and Bates, 2007; Santos *et al.*, 2009; Fouquet *et al.*, 2012; Batalha-Filho *et al.*, 2013).

A filogeografia permite testar hipóteses biogeográficas de espécies independentes e espécies co-distribuídas (Avice, 2000; Prado *et al.*, 2012). Assim, através dos avanços em estudos de filogeografia é possível compreender, entre outros, aspectos micro e macroevolutivos, sistemática filogenética, genética de populações, demografia, eventos geográficos, paleogeográficos e paleoclimáticos que moldam a atual diversificação neotropical e história natural das espécies (Avice, 2000).

As características da paisagem também podem atuar na estruturação espacial e genética das populações, através do processo de isolamento pela resistência ao ambiente, o que resulta na diminuição do fluxo gênico (Cooke *et al.*, 2012; Wang and Bradburd, 2014). Assim, o conjunto de diferentes interações históricas ambientais podem levar à diferenciação genética, e consequentemente, pode resultar em especiação (Carnaval *et al.*, 2009; Cooke *et al.*, 2014; McCartney-Melstad and Shaffer, 2015).

A Diagonal de Formações Abertas da América do Sul (DFA) compreende três fitofisionomias principais: Florestas tropicais sazonalmente secas (Caatinga), savanas (Cerrado) e o Chaco (Pennington *et al.*, 2006). Segundo Guillory e colaboradores 2024, a DFA foi moldada através da combinação de fatores do Neógeno e Pleistoceno. A Diagonal de Formações Abertas da América é composta por espécies que apresentam ampla distribuição geográfica nos biomas, espécies endêmicas e diversidade críptica (Cabanne *et al.*, 2011; Caramaschi *et al.*, 2011; Nascimento *et al.*, 2011; Prado *et al.*, 2012; Werneck *et al.*, 2012; Faria *et al.*, 2013; Nascimento *et al.*, 2013; Domingos *et al.*, 2014; Machado *et al.*, 2014; Recoder *et al.*, 2014; Santos *et al.*, 2014; Oliveira *et al.*, 2015; Werneck *et al.*, 2015).

Assim, a ecorregião da Caatinga, no nordeste do Brasil com cerca de 850.00 km² e aproximadamente 10% do território brasileiro, representada por florestas espinhosas semiáridas, florestas tropicais secas decíduais, áreas rochosas abertas e enclaves de floresta

tropical úmida (Santos *et al.* 2011), se destaca quanto aos estudos biogeográficos e ecológicos (Guillory *et al.*, 2024; Andrade-Lima *et al.*, 2024). Nesta região, o Rio São Francisco (um dos maiores rios da América do Sul) pode se comportar como importante barreira geográfica e impedir o fluxo gênico das espécies (Nascimento *et al.*, 2013; Werneck *et al.*, 2015; Oliveira *et al.*, 2018; Coelho *et al.*, 2022). Dada a natureza dos Rios (profundidade, amplitude e velocidade do fluxo de água), estes podem atuar na estruturação de organismos terrestre, seja como barreiras ou corredores (Bittencourt-Silva *et al.*, 2017).

Além disso, os diferentes regimes climáticos ao longo da distribuição da Região das Caatingas parecem ter influência na estruturação e diversificação das espécies (Rull 2011; Gehara *et al.*, 2017; Thomé *et al.*, 2021; Camurugi *et al.*, 2022). Os modelos de distribuição de biomas sugerem que durante o Último Máximo Glacial (há aproximadamente 20 mil anos) ocorreu a expansão de savanas e florestas sazonalmente secas (Costa *et al.*, 2018). As mudanças paleoclimáticas do Pleistoceno alteraram ou estruturaram populações em diferentes períodos, tais efeitos já observados em plantas (Ramos *et al.*, 2007; Bonatelli *et al.*, 2014; Correa Ribeiro *et al.*, 2016), insetos (Franco and Manfrin, 2013), aracnídeos (Bartoleti *et al.*, 2017), e a herpetofauna (Santos *et al.*, 2014; Gehara *et al.*, 2017).

Nesse sentido, a herpetofauna tem sido modelo para entendermos história biológica e diversificação dos organismos, sobretudo, na diagonal de formações abertas (Funk *et al.*, 2011; Wiens *et al.*, 2011; Gehara *et al.*, 2014, 2017; Guarnizo *et al.*, 2015; Thomé and Carstens, 2017). A contribuição dos répteis para esse conhecimento, por sua vez, advém principalmente devido apresentarem taxas de dispersão limitada, ocuparem diferentes micro-hábitats e diversidade de estratégias reprodutivas, sobretudo em estudos que envolvem filogenia molecular, diversidade críptica e biogeografia (Fenwick *et al.*, 2009; Carrasco *et al.*, 2012; Machado *et al.*, 2014; Guarnizo *et al.*, 2015; Ribeiro-Júnior *et al.*, 2019; Grünwald *et al.*, 2021; Martins *et al.*, 2021; Tepos-Ramirez *et al.*, 2021; Cronemberger *et al.*, 2022; Ishihara *et al.*, 2022; Marques-Souza *et al.*, 2022; Uchôa *et al.*, 2022; Gonzáles *et al.*, 2024; Santana *et al.*, 2024).

Desta forma, as populações isoladas geograficamente, e de ampla distribuição geográfica, como *Bothrops erythromelas*, são potenciais chaves para compreender status taxonômico, diversidade biológica e história evolutiva das espécies. Desse modo, através de dados moleculares em adição com a morfologia é possível desvendar quebra-cabeças dentro

das linhagens, evidenciar diversidade críptica e fazer inferências sobre evolução das espécies e suas distribuições geográficas ao longo do tempo e espaço (Morrone and Escalante, 2016).

Outra temática relevante para o conhecimento das espécies são os estudos sobre história natural, que tem como objetivo descrever sobre os organismos, onde eles estão e como interagem no ambiente (Greene, 1994). Através destes levantamentos é possível o reconhecimento de informações básicas sobre a ecologia dos animais (Ricklefs, 1990), como dieta, sazonalidade, dimorfismo sexual, reprodução, distribuição, grau de ameaça e outros aspectos importantes da biologia das espécies (Böhm *et al.*, 2016; Arruda *et al.*, 2024; Carrillo *et al.*, 2024; Firme *et al.*, 2024), sendo também fundamental para a biologia evolutiva e da conservação (Greene and Losos, 1988; Hillis, 1995). Assim, a história natural das serpentes auxilia no conhecimento da biologia dos diferentes táxons e suas inter-relações dentro de comunidades (Zanella and Cechin, 2006). Além disso, em ambiente megadiverso, como a Região Neotropical, os estudos sobre ecologia das espécies, fornecem discussões acerca de estratégias de conservação e manejos, sobretudo, a fim de amenizar declínios populacionais e consequentemente extinções de espécies (Leal *et al.*, 2003; Soberón and Peterson, 2005; Nogueira *et al.*, 2019).

Aspectos gerais sobre as serpentes

O Brasil apresenta o terceiro lugar no ranking de riqueza de espécies de répteis do mundo com 856 spp., estando atrás da Austrália com 1.132 e do México 980 (Uetz *et al.* 2025). São conhecidas 811 espécies que pertencem à ordem Squamata, entre estas 435 são serpentes. Entre as cinco regiões políticas brasileiras, a região Norte apresenta maior riqueza de serpentes com 238, seguida pelo Centro-Oeste com 208 e Nordeste com 201, de acordo com a lista da Sociedade Brasileira de Herpetologia (SBH) organizada por Guedes *et al.*, 2023, considerando apenas táxons ao nível de espécie.

As serpentes supostamente apareceram entre o início do jurássico e final do Triássico (cretáceo inferior 128 - 167 MAA), pertencem ao grupo Lepidosauria e surgiram a partir da linhagem de lagartos, que evoluíram com a perda dos membros locomotores, porém algumas espécies ainda possuem vestígios em forma de esporões (Soerensen, 1996). Estes animais ocupam diversas variedades de nichos ecológicos, podem ser terrícolas, fossoriais, arborícolas e aquáticas e diversos habitats, como desertos, florestas, rios e oceanos, são encontrados em todos os continentes, porém não existe registros para a Antártida (Pough *et al.*, 2008).

Estes animais variam no tamanho, desde pequenos (espécies escavadoras) ou grande porte (principalmente algumas espécies constritoras), chegando até os nove metros de comprimento, porém a maioria das espécies de serpentes não ultrapassam os dois metros de tamanho corporal, a reprodução pode ser dois tipos vivíparas ou ovíparas. Apresentam os órgãos dos sentidos, olfato (quimiorrecepção) e visão ou termo-orientação, que auxiliam na localização de presas (Greene, 1997). Possuem a língua bífida que é colocada para fora da boca a fim de capturar informações do ambiente e levar até o órgão de Jacobson, enquanto a visão é pouco desenvolvida. Os estudos fisiológicos mostram que as serpentes possuem a audição sensível às vibrações do ar e do solo (audição somática), e ouvidos internos (Young, 2003).

Objeto de estudo

A família Viperidae é composta por 396 espécies, destas, 48 pertencem ao gênero *Bothrops*, aproximadamente 30 espécies do gênero são registradas no Brasil (Guedes *et al.*, 2023; Uetz *et al.*, 2025). Essas serpentes são caracterizadas principalmente devido ao tipo de dentição (solenóglifa) e pela letalidade de suas peçonhas, capazes de causarem sérios acidentes ofídicos (Jorge *et al.*, 2015). *Bothrops erythromelas* (jararaca ou jararaca-da-Caatinga, é uma das menores serpentes do gênero (CRC ~ 54 cm) (Jorge *et al.*, 2015) (Figura 1). A ocorrência da espécie é ampla na ecorregião da Caatinga (Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte e Sergipe), com registros em áreas marginais no Cerrado e Mata Atlântica (Campbell and Lamar, 2004; Nogueira *et al.*, 2019). Esta espécie, por estar inserida no grupo dos Viperidae, é importante do ponto de vista médico e farmacológico (Jorge *et al.*, 2015), desempenham funções ecológicas chaves, pois atuam no controle de populações de presas de invertebrados e vertebrados na Caatinga (Martins *et al.*, 2002).

Apesar dos estudos e revisões taxonômicas já existentes para o gênero *Bothrops*, pouco se sabe sobre o status taxonômico, limites de distribuição e populacional de *B. erythromelas* (Wüster *et al.*, 2002; Castoe and Parkinson, 2006; Silva and Rodrigues, 2008; Fenwick *et al.*, 2009; Carrasco *et al.*, 2012). Com o uso de sequências mitocondriais Cytb, ND4 e os genes 12S e 16S rRNA, *B. erythromelas* foi definida como espécie do grupo *Bothrops neuwiedi* (Wüster *et al.*, 2002; Castoe and Parkinson, 2006). Em 2009, Fenwick e colaboradores, utilizaram dados morfológicos e moleculares e estudaram por completo o gênero *Bothrops*, agrupando-o em três novos gêneros: *Bothropoides* (incluindo os grupos *B. neuwiedi* e *B. jararaca*), *Rhinocerothis* (grupo *B. alternatus*) e *Bothrops* (grupo *B. atrox*) e sugeriram *B. erythromelas*, *B. diporus*, *B. neuwiedi* e *B. pauloensis* como clado monofilético. No entanto, essa classificação não resolveu

a parafilia por completo do gênero *Bothrops*, e em 2012 Carrasco e colaboradores reagruparam e propuseram uma filogenia alternativa, os quais sinonimizaram *Bothropoides*, *Bothriopsis* e *Rhinocerothis* com *Bothrops*. Machado e colaboradores 2014, ao analisarem os limites biogeográficos históricos de *Bothrops* gr. *neuwiedi*, verificaram que a monofilia do grupo foi sustentada através de análises de parcimônia e probabilidade posterior bayesiana, e teve como táxon irmão o grupo *B. jararaca*, corroborando com os resultados de Wüester *et al.*, 2002, Fenwick *et al.*, 2009, Carrasco *et al.*, 2012. Também de acordo com Machado *et al.*, 2014, a separação entre os grupos *B. neuwiedi* e *B. jararaca* ocorreu no final do Mioceno 9,56 Mya (CI95% 11,51-7,76). Neste trabalho o clado de *B. neuweidi* foi recuperado com uma divisão em quatro clados geograficamente bem estruturados, com *B. erythromelas* como táxon irmão dos outros representantes do grupo, os quais divergiram durante o Plioceno ca. 4,91 (CI95% 5,98-3,97) Mya. Trabalhos mais recentes, todavia, indicam que *B. erythromelas* é mais próxima filogeneticamente de *B. lutzi* (Barbo *et al.*, 2022).

Os Squamata (lagartos, anfisbaenios e serpentes) apresentam alta diversidade ecológica (Pough *et al.*, 2008). As serpentes são carnívoras, porém, pode ocorrer acidentalmente a ingestão de plantas (Zug, 1993). A filogenia é um dos fatores que determina a escolha da dieta, por exemplo, as espécies de cada família de serpente, consomem principalmente: Boidae (mamíferos), Colubridae (anuros), Dipsadidae (lagartos, moluscos, mamíferos, outras serpentes), Elapidae (anfisbaenios) e Viperidae (mamíferos) (Palmuti, 2009). *Bothrops erythromelas* possui hábito alimentar generalista e variação ontogenética na dieta, jovens se alimentam preferencialmente de centípedes, lagartos e anfíbios, e os indivíduos adultos preferem seres endotérmicos, como roedores e aves (Martins *et al.*, 2002).

Em serpentes, o dimorfismo sexual pode ser expresso em diferentes formas, para dimensões e proporções do corpo, forma e tamanho da cabeça, tamanho de órgãos e glândulas, e podem ser expressos através do dicromatismo sexual (Camilleri and Shine, 1990; Shine, 1993; 1994; 1995; Kissner *et al.*, 1998; Rivas and Burghardt, 2001; Marques and Sazima, 2003; Vincent *et al.*, 2004). Rivas e Burghardt, (2001) sugere que o dimorfismo sexual em relação ao tamanho corpóreo das fêmeas pode influenciar o sucesso reprodutivo, ou seja, quando o corpo é maior, a capacidade de produzir e armazenar os filhotes ou os ovos também se torna maior, o que possibilita maior descendência com maiores chances de sobrevivência. Quando os machos possuem o tamanho do corpo maior ou equivalente ao das fêmeas na mesma espécie ocorre combates rituais durante o período de acasalamento (Shine, 1994). Assim, a seleção natural

favorece as serpentes com maior tamanho corpóreo (Rivas and Burghardt, 2001). O tamanho da cauda maior em machos é uma estratégia para acomodar internamente o hemipênis e músculos retratores, porém, algumas espécies desenvolveram este caractere morfológico para auxiliar durante a cópula, tanto no afastamento de outros machos como na retenção das fêmeas (King, 1989). As fêmeas do gênero *Bothrops* são maiores em tamanho do corpo e os machos no tamanho da cauda (Monteiro *et al.*, 2006; Marques *et al.*, 2013).

A técnica de foliose é uma ferramenta bastante utilizada para distinguir serpentes. A contagem das escamas é a característica morfológica externa relacionado a foliose em serpentes, é utilizado principalmente como elemento básico da sistemática. Desta forma, o padrão das escamas é uma das características na identificação destes animais, podendo apresentar variações intraespecífica, fundamentais em estudos taxonômicos das espécies de serpentes (Gouveia, *et al.*, 2017).

A sazonalidade reprodutiva é um fenômeno recorrente nas discussões acerca de estudos sobre aspectos de reprodução em serpentes. O gênero *Bothrops*, por exemplo, possui ciclo reprodutivo sazonal bienal, inicialmente com uma fase ativa de crescimento folicular, acasalamento (entre os meses de abril e maio), gestação (torno de quatro a cinco meses) e parturição (nos meses de janeiro e fevereiro) em um ano, seguida de inatividade folicular no ano seguinte (Almeida-Santos and Orsi 2002; Almeida-Santos and Salomão 2002; Almeida-Santos *et al.*, 2004). *Bothrops erythromelas* apresenta ciclo reprodutivo sazonal, assim como as demais espécies do gênero, que vivem em diferentes fitofisionomias (Barros *et al.*, 2014; Reis *et al.*, 2015).

Outro importante meio para entender a história natural são estudos de levantamentos de endoparasitos associados a animais silvestres (Silva, 2008). Os estudos parasitológicos em répteis se expandiram nos últimos anos, particularmente aqueles envolvendo serpentes (Ávila *et al.*, 2013; Kuzmin *et al.*, 2016; Mati *et al.*, 2015; Matias *et al.*, 2018; Quirino *et al.*, 2018; Oliveira *et al.*, 2020, 2023; Araújo *et al.*, 2020; Halán and Kottferová, 2021; Conga *et al.*, 2024). Que podem servir como hospedeiros definitivos ou intermediários para vários grupos de parasitos (Araújo *et al.*, 2020; Oliveira *et al.*, 2021; Ferreira-Silva *et al.*, 2022). Entender a fauna parasitária de animais silvestres é crucial para compreender as interações ecológicas de parasitos e seus hospedeiros, incluindo história natural, ciclos de vida e aspectos evolutivos (Matias *et al.*, 2018). Os efeitos prejudiciais dos parasitos na aptidão do hospedeiro incluem,

entre outros, a alteração de padrões de coloração e, conseqüentemente, impactos negativos no sucesso reprodutivo (Schall and Dearing, 1987; Dunlap and Schall, 1995; Levri, 1999).

Figura 1. Exemplar adulto de *Bothrops erythromelas*



Foto Willianilson Pessoa

O que buscávamos saber sobre a espécie?

Nesta perspectiva, a proposta dessa pesquisa foi realizar um estudo completo sobre *Bothrops erythromelas*, inclui o histórico biogeográfico e os aspectos relacionados a ecologia da espécie, através das análises dos caracteres moleculares, morfológicos e autoecológicos, e como resultado, buscamos compreender a história filogeográfica, taxonômica e a evolução da espécie, a fim de compreender a relação filogenética com a espécie-irmã *B. lutzi* e os limites geográficos da espécie. Para isto, nós incluímos os marcadores mitocondriais COI (Citocromo C oxidase subunidade I) e CytB (citocromo b) para diversas populações de *B. erythromelas*, incluímos também nesse estudo outras populações de espécies do táxon-irmão *Bothrops lutzi*. Em conjunto com dados morfológicos e ecológicos, avaliamos o status taxonômico das populações. Além disso, dados ecológicos envolvendo dieta, reprodução e parasitismos foram averiguados para entender sobre os aspectos da história de vida da espécie.

Estrutura da tese

Visando contribuir com esforço para conhecer e reconhecer *Bothrops erythromelas*, o presente estudo abordará aspectos taxonômicos, evolutivos e ecológicos da espécie. Para tal, utilizamos evidências moleculares, morfológica e ecológica.

Desta forma, a presente tese está estruturada em quatro capítulos:

Capítulo 1: “Filogeografia, taxonomia e evolução de *Bothrops erythromelas* (Serpente: Viperidae), uma jararaca endêmica da Caatinga”

Capítulo 2: “Evidências integradas revelam uma nova espécie de *Bothrops* (Squamata: Viperidae) para o Sul da Bahia, Brasil”

Capítulo 3: “Dieta, dimorfismo sexual e aspectos de fertilidade de *Bothrops erythromelas* Amaral, 1923 (Squamata, Viperidae): Serpente endêmica do semiárido brasileiro”

Capítulo 4: “Biodiversidade parasitária de *Bothrops erythromelas* Amaral, 1923 (Squamata, Viperidae): Serpente peçonhenta endêmica do nordeste brasileiro”. *publicado na revista Neotropical Helminthology*.

REFERÊNCIAS

- Almeida-Santos SM and Orsi AM (2002) Ciclo reprodutivo de *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae): Morfologia e função do Oviduto. *Revista Brasileira de Reprodução Animal*, 26 (2), 109-112.
- Almeida-Santos SM and Salomão MG (2002) Reproduction in neotropical pitvipers, with emphasis on species of the genus *Bothrops*,” in *Biology of the Vipers*, G. W. Schuett, M. Höggren, M. E. Douglas, and H. W. Greene, Eds., Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, Calif, USA.
- Almeida-Santos SM, Abdalla FMF, Silveira PF, Yamanouye N, Breno MC and Salomão MG (2004) Reproductive cycle of the Neotropical *Crotalus durissus terrificus*: I. Seasonal levels and interplay between steroid hormones and vasotocinase. *General and Comparative Endocrinology*, 139, 143-150.
Doi:<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2004.09.001>
- Andrade-Lima JH, Novo MJB and Simões PI (2024) Advertisement call variation is related to environmental and geographic distances in two anuran species inhabiting highland forests in northeastern Brazil. *Biotropica*, 00, e13329.
Doi:<https://doi.org/10.1111/btp.13329>
- Antonelli A and Sanmartin I (2011) Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60, 403-414.
- Antonelli A, Zizka A, Carvalho FA, Scharn R, Bacon CD, Silvestro D and Condamine FL (2018) Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *PNAS*, 115 (23), 6034-6039. Doi:<https://doi.org/10.1073/pnas.1713819115>.
- Araújo KC, Silva CS, Machado HTS, Oliveira CR and Ávila RW (2020) Endoparasites of *Philodryas olfersii* (Lichtenstein, 1823) In restinga environments of the Parnaíba River Delta, Northeastern Brazil. *Neotropical Helminthology*, 14(2), 129-141.
Doi:<https://doi.org/10.24039/rnh2020142720>
- Arruda MA, Costa FRF, Sudré V and Gonzalez RC (2024) Predation of *Pristimantis relictus* by *Chironius dracomaris* in the Baturité Massif, state of Ceará, Brazil. *Herpetology Notes*, 17, 441-444.
- Ávila RW, Morais DH, Anjos LA, Almeida WO and Silva RJ (2013) Endoparasites infecting the semiaquatic coral snake *Micrurus surinamensis* (Squamata: Elapidae) in the southern amazonian region, Mato Grosso state, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 73, 645-647.

- Avice JC (2000) *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard Univ. press.
- Avice JC, Bowen BW and Ayala FJ (2016) In the light of evolution X: Comparative phylogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 795-761.
- Azevedo JAR, Valdujo PH and Nogueira CC (2016) Biogeography of anurans and squamates in the Cerrado hotspot: coincident endemism patterns in the richest and most impacted savanna on the globe. *Journal of Biogeography*, 43, 2454–64.
- Barbo FE, Grazziotin FG, Perreira-Filho GA, Freitas MA, Abrantes SHF and Kokubum MNDC (2022) Isolated by dry lands: integrative analyses unveil the existence of a new species and a previously unknown evolutionary lineage of Brazilian Lanceheads (Serpentes: Viperidae: *Bothrops*) from a Caatinga moist-forest enclave. *Canadian Journal of Zoology*, 100, 147-159.
- Barros VA, Rojas CA and Almeida-Santos SM (2014) Reproductive Biology of *Bothrops erythromelas* from the Brazilian Caatinga. *Advances in Zoology*. Doi:<http://dx.doi.org/10.1155/2014/680861>
- Bartoletti LFM, Peres EA, Sobral-Souza T, Fontes FHM, Silva MJ and Solferini VN (2017) Phylogeography of the dry vegetation endemic species *Nephila sexpunctata* (Araneae: Araneidae) suggests recent expansion of the Neotropical Dry Diagonal. *Journal of Biogeography*, 44, 2007-2020. Doi:<https://doi.org/10.1111/jbi.12998>
- Batalha-Filho H, Fjeldsa J, Fabre PH and Miyaki CY (2013) Connections between the Atlantic and the Amazonian Forest avifaunas represent distinct historical events. *Journal of Ornithology*, 154, 41-50.
- Beaumont MA, Nielsen R, Robert C, Hey J, Gaggiotti O, Knowles L, Estoup A, Panchal M, Corander J, Hickerson M, Sisson MA, Fagundes N, Chikhi LS, Beerli P, Vitalis R, Cornuet JM, Huelsenbeck J, Foll M, Yang Z, Rousset F, Balding D and Excoffier L (2010) In defence of model-based inference in phylogeography. *Molecular Ecology*, 19, 436-46.
- Behjati S and Tarpey P (2013) What is next generation sequencing? Archives of Disease in Childhood. *Education and Practice Edition*, 98, 236–38.
- Bickford D, Lohman DJ, Sodhi NS, Ng PKL, Meier R, Winker K, Ingram KK and Das I (2006) Cryptic species as a window on diversity and conservation. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 22 (3), 148–55.
- Bittencourt-Silva GB, Lawson LP, Tolley KA, Portik DM, Barratt CD, Nagel P and Loader SP (2017) Impact of species delimitation and sampling on niche models and

- phylogeographical inference: A case study of the East African reed frog *Hyperolius substriatus* Ahl, 1931. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 114, 261–270.
- Böhm M, Williams R, Bramhall HR, Mcmillan KM, Davidson AD, Garcia A, Bland LM, Bielby J and Collen B (2016) Correlates of extinction risk in squamate reptiles: The relative importance of biology, geography, threat and range size. *Global Ecology and Biogeography*, 25(4), 391–405. Doi:<https://doi.org/10.1111/geb.12419>
- Bonatelli IAS, Perez MF, Peterson AT, Taylor NP, Zappi DC, Machado MC, Koch I, Pires AHC and Moraes EM (2014) Interglacial microrefugia and diversification of a cactus species complex: Phylogeography and palaeodistributional reconstructions for *Pilosocereus aurisetus* and allies. *Molecular Ecology*, 23, 3044–3063. Doi:<https://doi.org/10.1111/mec.12780>
- Cabanne GS, D'Horta FM, Meyer D, Silva JMC and Miyaki CY (2011) Evolution of *Dendrocolaptes platyrostris* (Aves: Furnariidae) between the South American open vegetation corridor and the Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103, 801–820.
- Camilleri C and Shine R (1990) Sexual dimorphism and dietary divergence: differences in trophic morphology between male and female snakes. *Copeia*, 3, 658–665.
- Campbell JA and Lamar WW (2004) The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere, Comstock (Cornell University Press), Ithaca, NY, p. 962.
- Camurugi F, Oliveira EF, Lima GS, Marques R, Magalhães FM, Colli GR, Mesquita DO and Garda AA (2022) Isolation by distance and past climate resistance shaped the distribution of genealogical lineages of a neotropical lizard. *Systematics and Biodiversity*, 20(1). Doi:<https://doi.org/10.1080/14772000.2022.2084470>
- Caramaschi FP, Nascimento FF, Cerqueira R and Bonvicino CR (2011) Genetic diversity of wild populations of the grey short-tailed opossum, *Monodelphis domestica* (Didelphimorphia: Didelphidae), in Brazilian landscapes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104, 251–263.
- Carmignotto AP, Vivo M and Langguth A (2012) Mammals of the Cerrado and Caatinga: distribution patterns of the tropical open biomes of Central South America. In: Patterson BD, Costa LP (Eds.). Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent Neotropical mammals. Chicago, *University of Chicago Press*. p. 307–50.
- Carnaval AC and Bates JM (2007) Amphibian DNA shows marked genetic structure and tracks Pleistocene climate change in northeastern Brazil. *Evolution*, 61, 2942–2957.

- Carnaval AC, Hickerson MJ, Haddad CFB, Rodrigues MT and Moritz C (2009) Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, 323, 785-789.
- Carnaval AC, Waltari E, Rodrigues MT, Rosauer D, Vanderwal J, Damasceno R, Prates I, Strangas M, Spanos Z, Rivera D, Pie MR, Firkowski CR, Bornschein MR, Ribeiro LF and Moritz C (2014) Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proceedings Royal Society B*, 281, 1-8.
- Carrasco PA, Mattoni CI, Leynaud GC and Scrocchi GJ (2012) Morphology, phylogeny and taxonomy of South American bothropoid pitvipers (Serpentes, Viperidae). *Zoologica Scripta*, 41, 109-124.
- Carrillo JFC, Rocha PC, Cabral AAF, Firme MSF, Serafim LL, Mori KY and Santana DJ (2024) Diet, sexual dimorphism, and fertility aspects of *Melanophryniscus fulvoguttatus* (Mertens, 1937) from Central-East Brazil. *Herpetozoa* 37, 141-147. Doi:<https://doi.org/10.3897/herpetozoa.37.e108976>
- Castoe TA and Parkinson CL (2006) Bayesian mixed models and the phylogeny of pitvipers (Viperidae: Serpentes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39, 91-110.
- Coelho FEA, Guillory WX and Gehara M (2022) Coalescent simulations indicate that the São Francisco River is a biogeographic barrier for six vertebrates in a seasonally dry South American forest. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. Doi:<https://doi.org/10.3389/fevo.2022.983134>.
- Colli GR (2005) As origens e a diversificação da herpetofauna do Cerrado. In: A. Scariot A, Sousa-Silva JC and Felfili JM (Eds.), Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação. Brasília, Distrito Federal: *Ministério do Meio Ambiente*. 249-264.
- Conga D, Carlos S, Oliveira G, Bezerra A, Almeida B and Pereira W (2024) New Records of Helminth Infection in *Bothrops Atrox* Linnaeus, 1758 from Marajó Island-Brazil and a Survey of Parasitic Helminths in *Bothrops* Species (Squamata, Viperidae) from Neotropical Region. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports*, 53. Doi:<https://doi.org/10.1016/j.vprsr.2024.101060>
- Conservancy TN (2005) Evaluación ecoregional del Gran Chaco Americano. *Wildlife Conservation Society Bolivia*, Buenos Aires, 24.
- Cooke GM, Chao NL and Beheregaray LB (2012) Marine incursions, cryptic species and ecological diversification in Amazonia: The biogeographic history of the croaker genus *Plagioscion* (Sciaenidae). *Journal of Biogeography*, 39, 724-738. Doi:<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02635.x>

- Cooke GM, Landguth EL and Beheregaray LB (2014) Riverscape genetics identifies replicated ecological divergence across an Amazonian ecotone. *Evolution*, 68, 1947-1960.
- Correa Ribeiro P, Lemos-Filho JP, Oliveira Buzatti RS, Lovato MB and Heuertz M (2016) Species-specific phylogeographical patterns and Pleistocene east-west divergence in *Annona* (Annonaceae) in the Brazilian Cerrado. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 21-36. Doi:<https://doi.org/10.1111/boj.12394>
- Costa GC, Hampe A, Ledru MP, Martinez PA, Mazzochini GG, Shepard DB, Werneck FP, Moritz C and Carnaval AC (2018). Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 285-297. Doi:<https://doi.org/10.1111/geb.12694>
- Cronemberger ÁA, Werneck FP and Ávila-Pires TCS (2022) Phylogeography of a typical forest heliothermic lizard reveals the combined influence of rivers and climate dynamics on diversification in Eastern Amazonia. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. Doi:<https://doi.org/10.3389/fevo.2022.777172>.
- Da silva MB (2011) Áreas de Endemismo: As espécies vivem em qualquer lugar, onde podem ou onde historicamente evoluíram? *Revista da Biologia*, 7, 12-17.
- Domingos FMCB, Bosque RJ, Cassimiro J, Colli GR, Rodrigues MT, Santos MG and Beheregaray LB (2014) Out of the deep: Cryptic speciation in a Neotropical gecko (Squamata, Phyllodactylidae) revealed by species delimitation methods. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 80, 113-124.
- Dunlap KD and Schall JJ (1995) Hormonal alteration and reproductive inhibition in male fence lizards (*Sceloporus occidentalis*) infected with the malarial parasite *Plasmodium mexicanum*. *Physiological Zoology*, 68, 608-621.
- Faria MB, Nascimento FF, de Oliveira JA, Bonvicino CR (2013) Biogeographic determinants of denetic diversification in the mouse opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Journal of Heredity*, 104, 613-626. Doi:<https://doi.org/10.1093/jhered/est039>
- Fenwick AM, Gutberlet RL Jr., Evans JA and Parkinson CL (2009) Morphological and molecular evidence for phylogeny and classification of South American pitvipers, genera *Bothrops*, *Bothriopsis*, and *Bothrocophias* (Serpentes: Viperidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156, 617-640.
- Ferreira-Silva C, Alcantara EP, Ávila RW and Silva RJ (2022). First record of *Cosmocerca podicipinus* (Nematoda: Cosmocercidae) parasitizing *Leptodeira annulata* (Serpentes:

- Dipsadidae) in northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 82. Doi:<https://doi.org/10.1590/1519-6984.265583>.
- Firme MS, Cunha SW, Carrillo JFC, Cavalheri DG, Santana DJ (2024) Biological aspects of *ameivula nigrigula* (Squamata: Teiidae): Feeding habit, sexual dimorphism, reproduction and maturation of females. *Oecologia Australis*, 28(3), 199-209. Doi:<https://doi.org/10.4257/oeco.2024.2803.04>
- Fouquet A, Noonan BP, Rodrigues MT, Pech N, Gilles A and Gemmell NJ (2012) Multiple quaternary refugia in the eastern Guiana Shield revealed by comparative phylogeography of 12 frog species. *Systematic Biology*, 61, 461-489.
- Franco FF and Manfrin MH (2013) Recent demographic history of cactophilic *Drosophila* species can be related to Quaternary palaeoclimatic changes in South America. *Journal of Biogeography*, 40, 142–154.
- Funk WC, Caminer M and Ron SR (2011) High levels of cryptic species diversity uncovered in Amazonian frogs. *Proceedings of the Royal Society*, 1734, 1806-1814.
- Gehara M, Crawford AJ, Orrico VGD, Rodríguez A, Lotters S, Fouquet A, Barrientos LS, Brusquetti F, De La Riva I, Ernst R, Urrutia GG, Glaw F, Guayasamin JM, Holting M, Jansen M, Kok PJR, Kwet A, Lingnau R, Lyra M, Moravec J, Pombal JR. JP, Rojas–Runjaic FJM, Schulze A, Celsa–Señaris J, Solé M, Rodrigues MT, Twomey E, Haddad CHB, Vences M and Kohler J (2014) High levels of diversity uncovered in a widespread nominal taxon: continental phylogeography of the neotropical tree frog *Dendropsophus minutus*. *Plos One*, 9, 1-12.
- Gehara M, Garda AA, Werneck FP, Oliveira EF, Fonseca EM, Camurugi F, Magalhães FM, Lanna FM, Sites Jr. JW, Marques R, Silveira–Filho R, Pedro VAS, Colli GR, Costa GC and Burbrink FT (2017) Estimating synchronous demographic changes across populations using hABC and its application for a herpetological community from northeastern Brazil. *Molecular Ecology*, 26, 4756-4771.
- González RC, Bezerra de Lima LC, Passos P and Silva MJJ (2024) The good, the bad and the boa: An unexpected new species of a true boa revealed by morphological and molecular evidence. *Plos One*, 19 (4). Doi: <https://doi.org/10.1371/ journal.pone.0298159>.
- Gouveia RV, Novelli IA, Vieira FM and Sousa BM (2017) Morphological variation of *Philodryas patagoniensis* (Girard, 1858) (Serpentes, Dipsadidae) from Brazil, based on the study of pholidosis, coloration and morphometric features. *Biota Neotropica*, 17(1) e20160237. Doi: <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2016-0237>

- Greene HW (1994) Systematics and natural history foundations for understanding and conserving biodiversity. *American Zoologist*, 34(1), 48-56.
- Greene HW (1997) Snakes: The Evolution of Mystery in Nature. University of California Press, USA.
- Greene HW and Losos JB (1988) Systematics, Natural History, and Conservation: Field Biologists Must Fight a Public-Image Problem. *BioScience*, 38(7), 458-462.
- Grünwald CI, Toribio-Jiménez S, Montaña-Ruvalcaba C, Franz-Chávez H, Peñaloza-Montaña MA, Barrera-Nava EY, Jones JM, Rodriguez CM, Hughes IM, Strickland JL and Reyes-Velasco J (2021) Two new species of snail-eating snakes of the genus *Tropidodipsas* (Serpentes, Dipsadidae) from southern Mexico, with notes on related species. *Herpetozoa*, 34, 233-257. Doi: <https://doi.org/10.3897/herpetozoa.34e69176>.
- Guarnizo CE, Werneck FP, Giugliano LG, Santos MG, Fenker J, Sousa L, D'Angiolella AB, Dos Santos AR, Strüßmann C, Rodrigues MT, Dorado-Rodrigues TF, Gamble T and Colli GR (2015) Cryptic lineages and diversification of an endemic anole lizard (Squamata, Dactyloidae) of the Cerrado hotspot. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 94, 279-789.
- Guedes TB, Entiauspe-Neto OM and Costa HC (2023) Lista de répteis do Brasil: atualização de 2022. *Herpetologia Brasileira*, 12 (1). Doi:<https://doi.org/10.5281/zenodo.7829013>
- Guillory WX, Magalhães FM, Coelho FCEA, Bonatelli IAS, Palma-Silva C, Moraes EM, Garda AA, Frank T. Burbrink FT and Gehara M (2024) Geoclimatic drivers of diversification in the largest arid and semi-arid environment of the Neotropics: Perspectives from phylogeography. *Molecular Ecology*, 00: e17431. Doi:<https://doi.org/10.1111/mec.17431>
- Guisan A and Thuiller W (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993-1009.
- Halán M and Kottferová L (2021) Parasitic helminths in snakes from the global legal trade. *Helminthology*, 58, 415-419.
- Hillis DM (1995) American molecular naturalist. *Ecology*, 76(3), 1017-1018.
- Hoorn C, Wesselingh FP, Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J, Sanmartín I, Sanchez-Meseguer A, Anderson CL, Figueiredo JP, Jaramillo C, Riff D, Negri FR, Hooghiemstra H, Lundberg J, Stadler T, Särkinen T and Antonelli A (2010) Change, Landscape Evolution, and Biodiversity Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate. *Science*, 330, 927-931.

- Ishihara MA, Domingos FMCB, Gomides SC, Novelli IA, Colli GR and Vargas SM (2022) Genetic structure of *Enyalius capetinga* (Squamata, Leiosauridae) in Central Cerrado and transitional areas between the Cerrado and the Atlantic Forest, with updated geographic distribution. *Genetica*, 150(6), 367-377. Doi:<https://doi.org/10.1007/s10709-022-00170-w>.
- Jorge RJB, Monteiro HSA, Gonçalves-Machado L, Guarnieri MC, Ximenes RM, Borges-Nojosa DM, Luna KPO, Zingali RB, Corrêa-Netto C, Gutiérrez JM, Sanz L, Calvete JJ and Pla D (2015) Venomics and antivenomics of *Bothrops erythromelas* from five geographic populations within the Caatinga ecoregion of northeastern Brazil. *Journal of Proteomics*, 114, 93-111.
- King RS (1989) Sexual dimorphism in snake tail length: sexual selection, natural selection, or morphological constraint? *Biological journal of Linnean Society*, 32, 133-154.
- Kissner KJ, Forbes MR and Secoy DM (1998) Sexual dimorphism in size of cloacal glands of garter snake, *Thamnophis radix haydeni*. *Journal of Herpetology*, 32, 268-270.
- Kuzmin Y, Giese EG, Melo FTV, Costa PAFB, Maschio GF and Santos GNS (2016) Description of *Serpentirhabdias atrox* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae), a parasite of *Bothrops atrox* (Linnaeus) (Reptilia: Serpentes: Viperidae) in Brazilian Amazonia. *Systematic Parasitology*, 93, 37-45.
- Leal IR, Tabarelli M and Silva JMC (2003) Ecologia e Conservação da Caatinga: uma introdução ao desafio. In: Leal IR, Tabarelli M and Silva JMC. [eds.]. *Ecologia e conservação da Caatinga*, Editora Universitária, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 13-16.
- Levri EP (1999) Parasite-induced change in host behavior of a freshwater snail: parasitic manipulation or by product of infection? *Behavioral Ecology*, 10, 234-241.
- Lima NE, Carvalho AA, Lima-Ribeiro MS and Manfrin MH (2018) Artigo de Revisão / Review Paper Caracterização e história biogeográfica dos ecossistemas secos neotropicais Characterization and biogeographic history of neotropical dry ecosystems. *Rodriguésia*, 69(4), 2209-2222. Doi:<https://doi.org/10.1590/2175-7860201869445>.
- Machado T, Silva VX and Silva MJJ (2014) Phylogenetic relationships within *Bothrops neuwiedi* group (Serpentes, Squamata): Geographically highly-structured lineages, evidence of introgressive hybridization and Neogene/Quaternary diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 71, 1-14. Doi:<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.10.003>.

- Marques OAV and Sazima I (2003) *Bothrops jararacuçu* (Jararacussu). Sexual dichromatism. *Herpetological Review*, 34, 62.
- Marques OAV, Kasperoviczus K and Almeida-Santos SM (2013) Reproductive Ecology of the Threatened Pitviper *Bothrops insularis* from Queimada Grande Island, Southeast Brazil. *Journal of Herpetology*, 47(3), 393–399. DOI:<https://doi.org/10.1670/11-267>
- Marques-Souza S, Pellegrino KCM, Brunes TO, Rojas-Runjaic FJM and Rodrigues MT (2022) A molecular perspective on the systematics and distribution of *Loxopholis* lizards in South and Central America, with advances on the biogeography of the tribe Ecpleopodini (Gymnophthalmidae: Squamata). *Systematics and Biodiversity*, 20(1), 2119295. Doi:<https://doi.org/10.1080/14772000.2022.2119295>.
- Martins LF, Choueri EL, Oliveira AFS, Domingos FMCB, Caetano GHO, Cavalcante VHGL, Leite RN, Fouquet A, Rodrigues MT, Carnaval AC, Colli GR and Werneck FP (2021) Whiptail lizard lineage delimitation and population expansion as windows into the history of Amazonian open ecosystems. *Systematics and Biodiversity*, 0(0), 1-19. Doi:<https://doi.org/10.1080/14772000.2021.1953185>.
- Martins M, Marques OAV and Sazima I (2002) Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*. In: *Biology of the Vipers*, Schuett GW, Höggren M, Douglas ME and Greene, HW *Eagle Mountain Publishing, Utah*. 307 - 328.
- Mati VLT, Pinto HA and Melo AL (2015) Helminths of *Liophis miliaris* (Squamata: Dipsadidae): a list of species and new records. *Helminthology*, 52, 159-166.
- Matias CSL, Ferreira-Silva C, Sousa JGG and Ávila RW (2018). Helminths infecting the black false boa *Pseudoboa nigra* (Squamata Dipsadidae) in northeastern Brazil. *Acta Herpetologica*, 13, 171-175.
- McCartney-Melstad E and Shaffer HB (2015). Amphibian molecular ecology and how it has informed conservation. *Molecular Ecology*, 24, 5084-5109.
- Metzker ML (2010) Sequencing technologies - the next generation. *Nature Reviews Genetics*, 11, 31-46.
- Monteiro C, Montgomery CE, Spina F, Sawaya RJ and Martins M (2006) Feeding, reproduction, and morphology of *Bothrops matogrossensis* (Serpentes, Viperidae, Crotalinae) in the Brazilian Pantanal. *Journal of Herpetology*, 40(3), 408-413.
- Morrone JJ (2014) Biogeographic regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782, 1-110.

- Morrone JJ and Escalante T (2016) Introducción a la biogeografía. Primera Edición. México, D.F. UNAM, *Facultad de Ciencias*, 320.
- Murphy PG and Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67-88.
- Nascimento FF, Lazar A, Menezes AN, Durans ADM, Moreira JC, Salazar-Bravo J, D'Andrea PS, and Bonvicino CR (2013) The Role of historical barriers in the diversification processes in Open Vegetation Formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. *Plos One*, 8(4), e61924.
- Nascimento FF, Pereira LG, Geise L, Bezerra AMR, D'Andrea PS and Bonvicino CR (2011) Colonization process of the brazilian common vesper mouse, *Calomys expulsus* (Cricetidae, Sigmodontinae): A biogeographic hypothesis. *Journal of Heredity*, 102, 260-268.
- Nogueira C, Ribeiro S, Costa GC and Colli GR (2011) Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. *Journal of Biogeography*, 38, 1907-1922.
- Nogueira CC, Argôlo AJS, Arzamendia V, Azevedo JA, Barbo FE, Bérnills RS, Bolochio BE, Borges-Martins M, Brasil-Godinho M, Braz H, Buononato MA, Cisneros-Heredia DF, Colli GR, Costa HC, Franco FL, Giraudo A, Gonzalez RC, Guedes T, Hoogmoed MS, Marques OAV, Montingelli GG, Passos P, Prudente ALC, Rivas GA, Sanchez PM, Serrano FC, Silva NJ, Strüssmann C, Vieira-Alencar JPS, Zaher H, Sawaya RJ, and Martins, M (2019) Atlas of Brazilian Snakes: Verified Point-Locality Maps to Mitigate the Wallacean Shortfall in a Megadiverse Snake Fauna. *South American Journal of Herpetology*, 14(sp1), 1-274. Doi:10.2994/SAJH-D-19-00120.1
- Oliveira EF, Gehara M, São-Pedro VA, Chen X, Myers EA, Burbrink FT, Mesquita DO, Garda AA, Colli GR, Rodrigues MT, Arias FJ, Zaher H, Santos RML and Costa GC (2015) Speciation with gene flow in whiptail lizards from a Neotropical xeric biome. *Molecular Ecology* 24, 5957-5975.
- Oliveira EF, Martinez PA, São-Pedro VA, Gehara M, Burbrink FT, Mesquita DO, Garda AA, Colli GR and Costa GC (2018) Climatic suitability, isolation by distance and river resistance explain genetic variation in a Brazilian whiptail lizard. *Journal of Heredity*, 120, 251-265. Doi:<https://doi.org/10.1038/s41437-017-0017-2>

- Oliveira MC, Duarte RG, Araújo-Filho JA, Teles DA and Almeida WO (2021) *Erythrolamprus poecilogyrus* (Green Ground Snake). Endoparasites. *Herpetological Review*, 52, 665–666.
- Oliveira MC, Ferreira-Silva C, Silva RJ, Almeida WO, França FGR and Lourenço-de-Moraes R. (2023). First record of *Sebekia oxycephala* (Pentastomida: Sebekidae) infecting *Helicops angulatus* (Reptilia: Colubridae) in Northeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 83, e275302. Doi:<https://doi.org/10.1590/1519-6984.275302>.
- Oliveira MC, Lima VF, Camilo IS and Almeida WO (2020) *Philodryas olfersii* (Green Snake). Endoparasites. *Herpetological Review*, 51, 357.
- Palmuti CFS, Cassimiro J and Bertoluci J (2009) Food habits of snakes from the RPPN Feliciano Miguel Abdala, an Atlantic Forest fragment of southeastern Brazil. *Biota Neotropical*, 9(1). <http://www.biotaneotropica.org.br/v9n1/en/abstract?short-communication+bn0220901>
- Pennington RT, Lewis GP and Ratter JA (2006) An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests, in: Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA. (Eds.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. CRC Press, Boca Raton, FL, 1–29.
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M and Araujo MB (2011) Ecological niches and geographic distributions. *Princeton University Press*.
- Pough FH, Heiser JB and McFarland WN (2008) A vida dos vertebrados. 4ed. *Atheneu*, São Paulo.
- Prado CPA, Haddad CFB and Zamudio KR (2012) Cryptic lineages and Pleistocene population expansion in a Brazilian Cerrado frog. *Molecular Ecology*, 21, 921-941.
- Quirino TF, Ferreira AJMG, Silva MC, Silva RJ, Morais DH and Ávila RW (2018) New records of Helminths in Reptiles from five states of Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 78(4), 750-754.
- Ramos ACS, Lemos-Filho JP, Ribeiro RA, Santos FR and Lovato MB (2007) Phylogeography of the tree *Hymenaea stigonocarpa* (Fabaceae: Caesalpinioideae) and the influence of quaternary climate changes in the Brazilian Cerrado. *Annals of Botany*, 100, 1219-1228.
- Recoder RS, Werneck FP, Teixeira M, Colli GR, Sites JW and Rodrigues M (2014) Geographic variation and systematic review of the lizard genus *Vanzosaura* (Squamata,

- Gymnophthalmidae), with the description of a new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171, 206-225.
- Reis PMA, Coelho RD, Menezes LM and Ribeiro LB (2015) Contribution to the reproductive biology of *Bothrops erythromelas* (Squamata: Viperidae) in the semiarid region of Brazil. *Herpetological Review*, 46(3), 327-331.
- Ribeiro-Júnior MA, Choueri E, Lobos S, Venegas P, Torres-Carvajal O and Werneck F (2019) Eight in one: morphological and molecular analyses reveal cryptic diversity in Amazonian alopoglossid lizards (Squamata: Gymnophthalmoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society*, XX, 1-44.
- Ricklefs RE (1990) Ecology. Freeman. & and Company, New York.
- Rivas JA and Burghardt GM (2001) Understanding sexual size dimorphism in snakes: wearing the snake's shoes. *Animal Behaviour*, 62, 1-6.
- Rull V (2008) Speciation timing and neotropical biodiversity: The Tertiary-Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology*, 17, 2722-2729. Doi:<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03789.x>
- Rull V (2011) Neotropical biodiversity: Timing and potential drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 508-513. Doi:<https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.05.011>
- Santana DJ, Yves A, Pereira EA, Carvalho PS, Lima LMC, Costa HC and Shepard DB (2024) DNA barcoding reveals a new population of the threatened Atlantic Forest frog *Sphaenorhynchus canga*. *Journal of Threatened Taxa*, 16(4), 25040-25048. Doi:<https://doi.org/10.11609/jott.8694.16.4.25040-25048>
- Santos JC, Leal IR, Almeida-Cortez JS, Fernandes GW and Tabarelli M (2011) Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. *Tropical Conservation Science*, 4, 276-286.
- Santos MG, Nogueira C, Giugliano LG and Colli GR (2014) Landscape evolution and phylogeography of *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae), an endemic lizard of the Brazilian Cerrado. *Journal of Biogeography*, 41, 1506-1519. Doi:<https://doi.org/10.1111/jbi.12291>
- Santos U, Volcker CM, Belei FA, Cioffi MB, Bertollo LAC, Paiva SR and Dergam SR (2009) Molecular and karyotypic phylogeography in the Neotropical *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae) fish in eastern Brazil. *Journal of Fish Biology*, 75, 2326-2343.
- Schall JJ and Dearing MD (1987) Malarial parasitism and male competition for mates in the western fence lizard, *Sceloporus occidetalis*. *Oecologia*, 73, 389-392.

- Segalla MV, Berneck B, Canedo C, Caramaschi U, Cruz CAG, Garcia PCA, Grant T, Haddad CFB, Lourenço ACC, Mângia S, Mott T, Nascimento LB, Toledo LF, Werneck FP and Langone JA (2021) List of Brazilian Amphibians. *Herpetologia Brasileira*, 8(1), 65-96.
- Shine R (1993) Sexual dimorphism in snakes. In: Seigel, R.A. & Collins, J. T. (Eds). *Snakes, Ecology and Behavior*. McGraw-Hill, New York, USA.
- Shine R (1994) Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*, 1994(2), 326-346.
- Shine R (1995) Australian snakes: a natural history. *Cornell University Press, Ithaca, Australia*.
- Silva JMC and Santos MPD (2005) A importância relativa dos processos biogeográficos na formação da avifauna do Cerrado e de outros biomas brasileiros. In: Scariot, A.; Souza-Silva, J.C. & Felfili, J.M. (Eds.), *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, Brasil*, 220-233.
- Silva RJ (2008) Contribuição ao conhecimento da helmintofauna de serpentes da região do Pantanal e entorno, Estado do Mato Grosso do Sul e revisão sobre helmintos parasitas de serpentes no Brasil. [Tese (Livre-docência)]. *Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista, São Paulo, Brazil*.
- Silva VX and Rodrigues MF (2008) Taxonomic revision of the *Bothrops neuwiedi* complex (Serpentes, Viperidae) with description of a new species. *Phyllomedusa*, 7, 45-90.
- Silvano DL, Valdujo PH and Colli GR (2016) Priorities for conservation of the evolutionary history of amphibians in the Cerrado. *Biodiversity Conservation and Phylogenetic Systematics, Topics in Biodiversity and Conservation*, 14, 287-304.
- Soberón J and Peterson AT (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1-10.
- Soerensen B (1996) Animais peçonhentos: reconhecimento, distribuição geográfica, produção de soros, clínica, tratamento de envenenamentos. *Livraria Ateneu Editora, São Paulo*.138.
- Tepos-Raírez M, Flores-Villela O, Velasco JNA, Lara CP, Rubio ORG and Jadin R (2021) Molecular Phylogenetics and Morphometrics Reveal a New Endemic Jumping Pitviper (Serpentes: Viperidae: *Metlapilcoatlus*) from the Sierra Madre Oriental of Mexico. *Journal of Herpetology*, 55(2), 181-191. Doi:<https://doi.org/10.1670/20-028>.
- Thomé MTC and Carstens BC (2017) Phylogeographic model selection leads to insight into the evolutionary history of four-eyed frogs. *PNAS*, 113, 8010-8017.

- Thomé MTC, Carstens BC, Rodrigues MT, Galetti PM, Alexandrino J and Haddad CFB (2021) A role of asynchrony of seasons in explaining genetic differentiation in a Neotropical toad. *Heredity*, 127(4), 363-372. Doi:<https://doi.org/10.1038/s41437-021-00460-7>
- Tundisi JG and Tundisi TM (2008) Biodiversity in the Neotropics: ecological, economic and social values. *Brazilian Journal of Biology*, 68, 913-915.
- Uchôa LR, Delfim FR, Mesquita DO, Colli GR, Garda AA and Guedes TB (2022) Lizards (Reptilia: Squamata) from the Caatinga, northeastern Brazil: Detailed and updated overview. *Vertebrate Zoology*, 72, 599-659. Doi:<https://doi.org/10.3897/vz.72.e78828>.
- Uetz P, Freed P, Aguilar R, Reyes F, Kudera J and Hošek J, (2025) The Reptile Database (Accessed February 21, 2025). Electronic database available at <http://www.reptile-database.org/>.
- Valdujo PH, Silvano DL, Colli G and Martins M (2012) Anuran species composition and distribution patterns in Brazilian Cerrado, a neotropical hotspot. *South American Journal of Herpetology*, 7, 63-78.
- Vincent SE, Herrel A and Irschick DJ (2004) Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Zoology*, 264, 53-59.
- Wallace AR (1854) On the monkeys of the Amazon. *Journal of Natural History*, 14, 451-454.
- Wang IJ and Bradburd GS (2014) Isolation by environment. *Molecular Ecology*, 23, 5649-5662. Doi:<https://doi.org/10.1111/mec.12938>
- Weir JT (2006) Divergent timing and patterns of species accumulation in lowland and highland Neotropical birds. *Evolution*, 60, 842-55.
- Werneck FP, Gamble T, Colli GR, Rodrigues MT and Sites Jr JW (2012) Deep diversification and long-term persistence in the South American “dry diagonal”: Integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. *Evolution*, 66, 3014-3034. Doi:<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01682.x>
- Werneck FP, Leite RN, Geurgas SR and Rodrigues MT (2015) Biogeographic history and cryptic diversity of saxicolous Tropicoduridae lizards endemic to the semiarid Caatinga. *BMC Evolutionary Biology*, 15, 1-24.
- Wiens JJ, Pyron RA and Moen DS (2011) Phylogenetic origins of local-scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters*, 14, 643-52.
- Wisn MS, Pottier J, Kissling WD, Pellissier L, Lenoir J, Damgaard CF, Dormann CF, Forchhammer MC, Grytnes JA, Guisan A, Heikkinen RK, Høye TT, Kuhn I, Luoto M, Maiorano L, Nilsson MC, Normand A, Ockinger E, Schmidt NM, Termansen M,

- Timmermann A, Wardle DA, Aastrup P and Svenning JC (2013) The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, 88, 15-30.
- Wüster W, Salomão MG, Quijada-Mascarenas JA and Thorpe RS (2002) Origins and evolution of the South American pitvipers fauna: evidence from mitochondrial DNA sequence analysis. In G. W. Schuett, M. Hoggren, M. E. Douglas & H. W. Greene (Eds) *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain, UT: Eagle Mountain Publishing, 111-129.
- Young AB (2003) Snake Bioacoustics: Toward a Richer Understanding of the Behavioral Ecology of Snakes. *The Quarterly Review of Biology*, 78(3), 303-325.
- Zanella N and Cechin SZ (2006) Taxocenose de serpentes no Planalto Médio do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(1), 211-217.
- Zug GR (1993) *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press San Diego, 527.

1 FILOGEOGRAFIA, TAXONOMIA E EVOLUÇÃO DE *BOTHROPS ERYTHROMELAS* (SERPENTE: VIPERIDAE) UMA JARARACA ENDÊMICA DA CAATINGA

Filogeografia, taxonomia e evolução de *Bothrops erythromelas* (Serpente: Viperidae), uma
jararaca endêmica da Caatinga

Cicera Silvilene Leite Matias^{1, 2}; Felipe Camurugi Almeida Guimarães³; Livia Márcia
Corrêa⁴; Felipe Gobbi Grazziotin³ & Adrian Antonio Garda²

¹ Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) Universidade Federal da
Paraíba - Via Expressa Padre Zé Jardim, Cidade Universitária, 58051001, João Pessoa, PB,
Brazil;

² Laboratório de Anfíbios e Répteis, Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio
Grande do Norte, Campus Universitário, Lagoa Nova, Av. Senador Salgado Filho, 3000,
59078-900, Natal, RN – Brasil

³ Universidade Federal da Paraíba – Campus Areia

⁴ Laboratório de Coleções Zoológicas, Instituto Butantan, São Paulo, 05503-900, SP, Brazil

***Corresponding Author:** silvilenematias@gmail.com

Resumo

A região Neotropical abriga a Floresta Amazônica (AM) e a Mata Atlântica (AF), reconhecidas por sua biodiversidade e endemismo, separadas atualmente por uma diagonal de formações abertas (DFA) formada pelo Chaco, Caatinga e o Cerrado. Essas formações abertas, bem como as florestas a leste e a oeste das mesmas, responderam de forma dinâmica aos quase 20 episódios de glaciação durante os 2,5 milhões de anos do Pleistoceno. A Caatinga é a maior floresta tropical seca da América do Sul, caracterizada por florestas tropicais sazonalmente secas, áreas rochosas abertas e enclaves de floresta tropical úmida e savanas. A Caatinga, como a conhecemos, atingiu sua forma atual entre o meio do Mioceno e o início do Pleistoceno. Aqui, nós analisamos dados de mtDNA ao longo da distribuição de *B. erythromelas* para: (1) avaliar a estruturação genética de *Bothrops erythromelas* ao longo da Caatinga; (2) avaliar a existência de linhagens que possam corresponder a espécies não descritas; (3) investigar como processos históricos e contemporâneos da evolução da paisagem afetaram a diversificação de *B. erythromelas*, e (4) avaliar os limites de distribuição geográfica da espécie. Nós usamos 89 amostras de tecidos de *B. cf. erythromelas* de seis Estados brasileiros (Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí e Rio Grande do Norte), cobrindo a maior parte da distribuição geográfica da espécie. Indivíduos de *Bothrops cf. lutzi* foram usadas como grupo irmão e *B. jararaca*, *B. diporus* e *B. pubescens* como grupos externos. Nós recuperamos duas populações em *B. erythromelas*, que é espacialmente estruturada em duas linhagens: Uma ao norte e uma ao sul da Caatinga. Nós encontramos forte suporte que indicam ocorrência de isolamento por distância em *B. erythromelas*. Os nossos dados indicam que durante as flutuações climáticas do Pleistoceno, o fluxo gênico entre as linhagens de *B. erythromelas* foram parciais ou completamente interrompidos. Nossos resultados mostram divergência genética recente e complexa para uma espécie de serpente amplamente distribuída na Caatinga, com diversificação durante o último interglacial. O que conhecíamos como *Bothrops erythromelas*, na verdade, corresponde a duas linhagens bem estruturadas, uma com distribuição para o norte e a outra para o sul da Caatinga.

Palavras-chave: Biodiversidade, bayesiana, gene mitocondrial, répteis, Região Neotropical.

Abstract

The Neotropical region harbors the Amazon Rainforest (AM) and the Atlantic Forest (AF), both recognized for their biodiversity and endemism. These two ecosystems are currently separated by a diagonal of open formations (DOF), which includes the Chaco, Caatinga, and the Cerrado. These open formations, as well as the forests to the east and west of them, responded dynamically to the nearly 20 glaciation events that occurred over the 2.5 million years of the Pleistocene epoch. The Caatinga is the largest dry tropical forest in South America, characterized by seasonally dry tropical forests, open rocky areas, and enclaves of humid tropical forest and savannas. The Caatinga, as we know it today, reached its current form between the mid-Miocene and the early Pleistocene. Here, we analyze mtDNA data across the distribution of *B. erythromelas* to: (1) to assess the genetic structuring of *Bothrops erythromelas* across the Caatinga; (2) evaluate the existence of lineages that may correspond to undescribed species; (3) investigate how historical and contemporary landscape evolution processes have affected the diversification of *B. erythromelas*; and (4) assess the geographic distribution limits of the species. We used 89 tissue samples of *B. cf. erythromelas* from six Brazilian states (Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, and Rio Grande do Norte), covering the majority of the species' geographic distribution. *Bothrops cf. lutzi* individuals were used as the sister group, and *B. jararaca*, *B. diporus*, and *B. pubescens* were used as the outgroup species. We identified two populations in *B. erythromelas*, which are spatially structured into two lineages: one to the north and one to the south of the Caatinga. We found strong support indicating the occurrence of isolation by distance in *B. erythromelas*. Our data indicates that during the climatic fluctuations of the Pleistocene, gene flow between the lineages of *B. erythromelas* was partially or completely interrupted. Our results show recent and complex genetic divergence in a snake species widely distributed across the Caatinga, with diversification occurring during the last interglacial period. What we previously knew as *Bothrops erythromelas* corresponds to two well-structured lineages, one distributed to the north and the other to the south of the Caatinga.

Keywords: Biodiversity, Bayesian, mitochondrial gene, reptiles, Neotropical Region.

INTRODUÇÃO

Estudos com foco na distribuição geográfica das linhagens e relações filogenéticas das espécies são essenciais para o conhecimento da biodiversidade Neotropical por permitirem o teste rigoroso de hipóteses de origem e diversificação da biota mais biodiversa do planeta. Para a América do Sul, diversos eventos de diversificação estão associados a processos geológicos de orogenia responsáveis pela formação de cadeias montanhosas e bacias hidrográficas. Tais eventos foram potencialmente responsáveis pela vicariância e subsequente diversificação de linhagens durante o Neógeno (Terciário), entre Mioceno/Plioceno (Rull, 2008; Hoorn *et al.*, 2010). Além disso, os eventos climáticos e eustáticos mais recentes do Quaternário afetaram a distribuição das florestas úmidas e das florestas sazonalmente secas, com a formação de refúgios durante os longos períodos glaciais mais áridos, enquanto os ambientes abertos teriam contraído durante os períodos interglaciais úmidos e quentes (Haffer & Prance, 2002). O clima altamente dinâmico do Pleistoceno, portanto, teria atuado através da promoção de múltiplos ciclos de isolamento e posterior reconexão, deixando marcas evidentes na demografia e diversificação de linhagens recentes na região Neotropical (Turchetto-Zolet *et al.*, 2013).

A região Neotropical abriga a Floresta Amazônica (AM) e a Mata Atlântica (AF), reconhecidas por sua biodiversidade e endemismo e separadas atualmente por uma diagonal de formações abertas (DFA) formada pelo Chaco no sudoeste e pela Caatinga no nordeste, com o Cerrado na região central (Pennington *et al.*, 2006). Essas formações abertas, bem como as florestas a leste e a oeste das mesmas, responderam de forma dinâmica aos quase 20 episódios de glaciação durante os 2,5 milhões de anos do Pleistoceno (Corrêa, 2021). Além de registros palinológicos e fósseis que confirmam essa dinâmica (Werneck *et al.*, 2011), reconstruções com modelos de distribuição potencial também corroboram que durante o Último Máximo Glacial (há aproximadamente 20 mil anos) houve uma expansão das formações abertas como savanas e florestas sazonalmente secas (Werneck *et al.*, 2011; Costa *et al.*, 2018). Com efeito, predições das mudanças paleoclimáticas do Pleistoceno já foram corroboradas para plantas (Ramos *et al.*, 2007; Bonatelli *et al.*, 2014; Correa Ribeiro *et al.*, 2016; Moro *et al.*, 2024), invertebrados (Franco & Manfrin, 2013; Bartoletti *et al.*, 2018), e herpetofauna (Santos *et al.*, 2014; Gehara *et al.*, 2017; Camurugi *et al.*, 2020; 2022).

Mudanças climáticas do Pleistoceno e eventos geológicos do Neógeno têm sido invocados como os principais motores da diversificação da fauna na Diagonal de formações

Abertas (Guillory *et al.*, 2024). No Neógeno, incursões marinhas do Mioceno e o soerguimento do planalto central foram eventos geológicos chave na diversificação da fauna na DFA (Werneck, 2011; Abreu-Jardim, 2023). No Pleistoceno, os ciclos climáticos promoveram a mudança na distribuição das florestas, causando conexões e desconexões entre as florestas tropicais sazonalmente secas (Arcos Pleistocênicos; *sensu* Pennington *et al.*, 2000), entre as florestas tropicais úmidas, isolando de áreas abertas (Hipótese das Conexões Florestais, Thomé *et al.*, 2016), e da demografia das espécies como um todo (Gehara *et al.*, 2017). Durante o Pleistoceno, alguns eventos geológicos, em especial a mudança no curso do Rio São Francisco, na Caatinga, foram chave na diversificação da fauna e da flora na região (Coelho *et al.*, 2022).

A Caatinga é a maior floresta tropical seca da América do Sul (Pennington *et al.*, 2006), caracterizada por florestas tropicais sazonalmente secas, áreas rochosas abertas e enclaves de floresta tropical úmida e savanas (Santos *et al.*, 2011; Moro *et al.*, 2024). Climática e edaficamente a região é marcada por chuvas escassas e imprevisíveis, solos de origens, composições e riquezas de nutrientes diversas que moldaram, e determinaram os componentes da sua rica biodiversidade e endemismo (Gutiérrez & Marinho-Filho 2017; Moro *et al.*, 2024).

A Caatinga, como a conhecemos, atingiu sua forma atual entre o meio do Mioceno e o início do Pleistoceno (Fernandes *et al.*, 2022). O processo de coalescência da Caatinga é temporalmente congruente com a aridificação global resultante da gradativa redução de temperatura, interligados aos ciclos glaciais que diminuíram a umidade e a temperatura global desde o final do Mioceno (Azevedo *et al.*, 2020). A biota da Caatinga tem forte influência de biomas vizinhos, mas os endêmicos são resultado de diversificação *in situ*, tanto para plantas (Fernandes *et al.*, 2022) como para lagartos (Bezerra *et al.*, 2025), muito provavelmente devido a processos de especialização ecológica disparados pelo aumento da heterogeneidade ambiental (Fernandes *et al.*, 2022). Essa biota foi fortemente influenciada por trocas bióticas durante o Plioceno e Pleistoceno com biomas florestais vizinhos, e diretamente influenciada pelos ciclos climáticos durante o Pleistoceno (Gehara *et al.*, 2017).

Apesar dessas generalizações, diversos aspectos idiossincráticos específicos de cada linhagem podem ser observados. Por exemplo, apesar de grande parte das espécies de anfíbios e répteis no bioma apresentarem sinais genéticos de expansão populacional sincrônica no Pleistoceno tardio, algumas espécies, não existem evidências de mudanças no tamanho efetivo populacional, como por exemplo, o lagarto *Polychrus acutirostris* (Gehara *et al.*, 2017).

Igualmente, o Rio São Francisco parece ser uma barreira estrita, semipermeável ou totalmente permeável, dependendo do grupo taxonômico em questão. Dessa forma, mesmo para grupos amplamente estudados na Caatinga, como répteis e anfíbios, trabalhos de filogeografia com grupos funcionais ainda não abordados são chave para a reconstrução dos processos históricos de formação e manutenção dessa biota semiárida.

Apesar de um número substancial de estudos filogeográficos na DOF versar sobre répteis e anfíbios (Guillory *et al.*, 2024), não existem artigos avaliando a estruturação genética e testando as hipóteses descritas anteriormente na Caatinga com serpentes, apesar de mais de 100 espécies serem conhecidas para a região (Guedes *et al.*, 2014). Serpentes são funcionalmente muito distintas de anfíbios e lagartos, consumindo presas muito maiores, sendo mais longevas e, dessa forma, não necessariamente apresentando padrões filogeográficos análogos aos reportados para esses clados. Algumas espécies são, também, de interesse médico e epidemiológico, como *Bothrops erythromelas*, um viperídeo amplamente distribuído na região e o principal responsável por acidentes ofídicos no Bioma (Moraes *et al.*, 2024).

A história de vida pode ser responsável pela dispersão e fluxo gênico das espécies, por outro lado, a evolução da paisagem possui a capacidade de atuar na distribuição de indivíduos e genes (Paz *et al.*, 2015; Camurugi *et al.*, 2020). *Bothrops erythromelas* é amplamente distribuída na Caatinga, se configurando como um excelente modelo para testar os efeitos da paisagem do passado e presente, em padrões espaço-temporais, e entender o papel dos fatores geográficos e ecológicos que procederam diferenciação genética das populações de *B. erythromelas* ao longo da Caatinga.

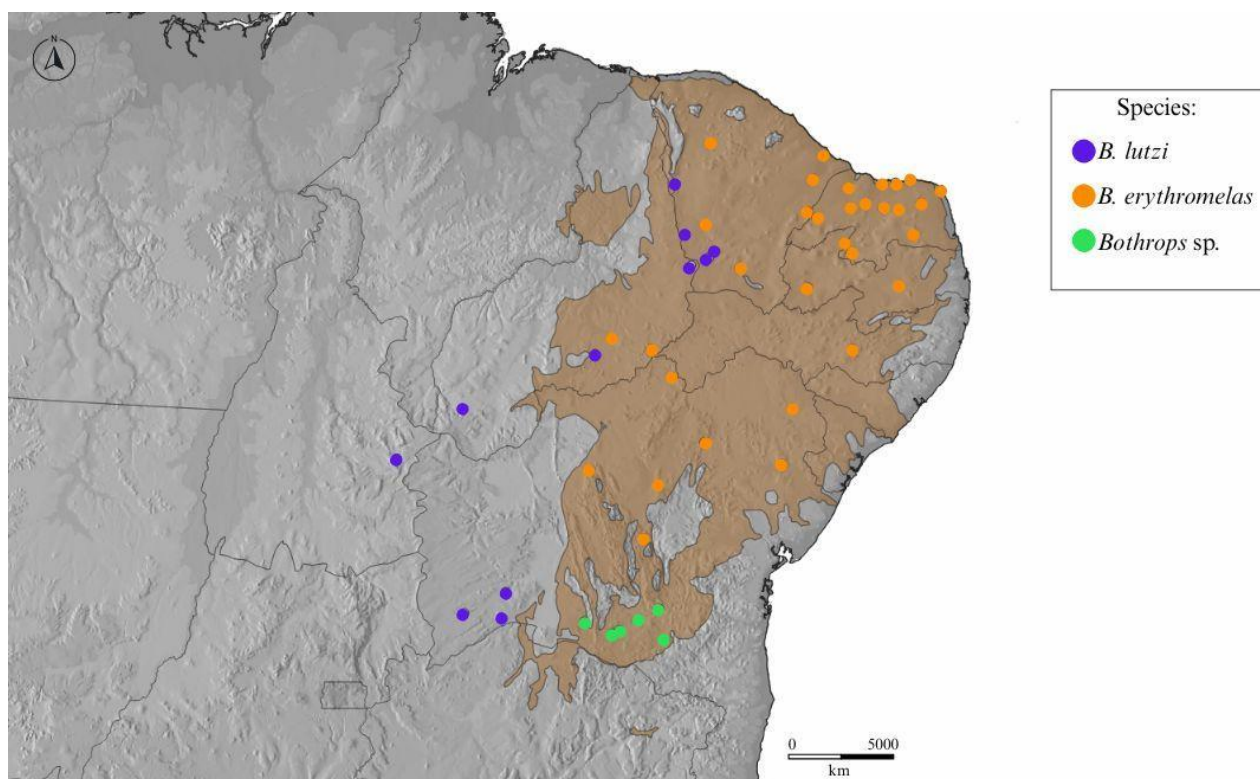
Aqui, nós analisamos dados de mtDNA ao longo da distribuição de *B. erythromelas* para: (1) avaliar a estruturação genética ao longo da Caatinga; (2) avaliar a existência de linhagens que possam corresponder a espécies não descritas; (3) investigar como processos históricos e contemporâneos da evolução da paisagem afetaram a diversificação de *B. erythromelas*, e (4) avaliar os limites de distribuição geográfica da espécie. Especificamente, para o item (3) nós testamos duas hipóteses não mutuamente exclusivas: (A) as flutuações climáticas afetaram a história demográfica e promoveram diversidade genética em *B. erythromelas* através de ciclos de expansão e contração populacional ao longo do tempo, e (B) a divergência genética segue o modelo de isolamento por distância (IBD) em *B. erythromelas*.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta de dados e sequenciamento de amostras

Nós usamos 89 amostras de tecidos de *B. cf. erythromelas* de seis Estados brasileiros (Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí e Rio Grande do Norte; Figura 1), cobrindo a maior parte da distribuição geográfica da espécie. Indivíduos de *Bothrops cf. lutzi* foram usadas como grupo irmão e *B. jararaca*, *B. diporus* e *B. pubescens* como grupos externos. As amostras foram obtidas por meio de coletas (ICMBio/SISBIO #19828; CEUA UFPB: 6438150519) e empréstimos/doações de tecidos de coleções herpetológicas (IBSP 16 amostras, UFC seis amostras, UFERSA 22 amostras, UFPB 11 amostras, UFRN 31, UNB três amostras, URCA seis amostras, USP 11 amostras) e acesso ao banco de dados GenBank Overview (N = 6 amostras), tabela S1. Utilizamos as coordenadas indicadas para o voucher nas coleções quando disponível. No entanto, quando o material não tinha a localização geográfica precisa, usamos o Google Earth para obter coordenadas aproximadas com base nas informações disponíveis na coleção científica.

Figura 1. Distribuição geográfica das serpentes estudadas



Nós extraímos o DNA de amostras do fígado, músculo ou escama por meio do método de extração salina seguindo o protocolo adaptado de Bruford *et al.* (1992) ou Dneasy Blood & Tissue kit (QIAGEN). Em seguida, amplificamos fragmentos de dois genes mitocondriais por meio de a reação em cadeia de polimerase (PCR): Citocromo C Oxidase subunidade I (COI, 710 pb alinhados) e Citocromo b (CytB rRNA, 660 pb alinhados). Para amplificação do COI preparamos um mix com volume final de 22µl com os primers (4 F 5' - GCCCACCACATATTCACYGT - 3'/ 7 R 5' – TAAAGYCTGTCTCTTCTCGG - 3'). O protocolo de PCR foi configurado com uma fase inicial de 94°C por 2 min, seguida por 35 ciclos de 94°C por 30s, 52°C por 45s, 72°C por 45s e uma fase de extensão final de 72°C por 5 min. Para os fragmentos do CytB (primers 7574 F 5' – TCAAAYATCTCAACCTGATGAAAYTTYGG - 3'/ 7575 R 5' – GGCAAATAGGAAGTATCAYTCTGGYTT 3'), utilizamos uma fase inicial de 94°C por 2 min, seguida por 10 ciclos de 94°C por 20s, 60°C por 45s, 72°C por 45s, 35 ciclos de 94°C por 20s, 54°C por 45s, 72°C por 45s e uma fase de extensão final de 72°C por 3 min. Os produtos da PCR foram analisados em géis de agarose a 1% por eletroforese horizontal. A purificação foi feita com os ExoFastAp para remover os dNTPs restantes e iniciadores, e DNA de cadeia simples produzido na PCR. O sequenciamento foi realizado pela MacroGen Inc., Seul, República da Coreia.

Inferências filogenéticas

Nós editamos cromatogramas no Geneious 9.0.5 (<https://www.geneious.com>) e alinhamos sequências usando o algoritmo Muscle (Edgar, 2004). Por fim, estimamos o melhor modelo de substituição de nucleotídeos para o alinhamento concatenado dos genes COI e CytB, com base no critério de informação de bayesiano (BIC) usando o ModelFinder implementado no IQ-TREE 2.4.0 (Nguyen *et al.*, 2015). Os modelos de substituição foram estimados para cada posição dos códons dos genes: CytB posição 1 (modelo K2P), CytB posição 2 (modelo HKY), CytB posição 3 (modelo TIM3+G), COI posição 1 (modelo K2P+I), COI posição 2 (modelo F81) e COI posição 3 (modelo TN+G). Conduzimos a análise filogenética bayesiana com o alinhamento concatenado dos genes COI e CytB no BEAST.v2.6.4 com duas corridas de 50 milhões de gerações amostradas a cada 5 mil gerações, resultando em 10 mil árvores para cada corrida. Para obter uma árvore de máxima credibilidade com base em todas as árvores salvas nós usamos o programa TreeAnnotator v2.6.4, descartando como *burnin* 20% das primeiras árvores. Verificamos a convergência das corridas com base nos tamanhos efetivos

populacionais (*Effective Sample Sizes — ESS*) assumindo como indicativo de convergência $ESS \geq 200$ no programa Tracer v1.7 (Rambaut *et al.*, 2014). Para datar a árvore, usamos como calibração uma taxa de substituição de 0.005 sítio por milhão de anos (intervalo de credibilidade = 0.0034 – 0.0086) como sugerido por Dal Vechio *et al.* (2018) para mtDNA de Crotalinae. Para a calibração do relógio molecular usamos uma distribuição normal e Relaxed Clock Log Normal como *prior*. O *prior* das árvores foi o “Coalescent Constant Population”. Enraizamos as espécies *B. jararaca*, *B. diporus* e *B. pubescens* como grupo externo e *B. lutzi* como espécie filogeneticamente mais próxima de *B. erythromelas*, de acordo com a filogenia proposta por Barbo *et al.*, 2022. Por último, visualizamos a árvore com o programa Figtree v1.4.3 (Rambaut, 2016).

Delimitação molecular

Nós delimitamos as espécies usando dois métodos de locus único: ASAP (Assemble Species by Automatic Partitioning) e mPTP (multi-rate Poisson Tree Processes) (Puillandre *et al.*, 2012). O método ASAP constrói partições de espécies a partir de alinhamentos de sequências de locus únicos a partir de distâncias genéticas pareadas, executado na interface (<https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/asap>) (Puillandre *et al.*, 2021). O método mPTP baseia-se em árvores filogenéticas genealógicas, utilizados para identificar mudanças na diversidade genética e potenciais limites entre espécies, e consequentemente reconhecer especiação e surgimento de novas espécies (Kapli *et al.*, 2017), a análise é inferida no site do mPTP (<https://mptp.hits.org/>).

Nós adicionamos os exemplares de *Bothrops erythromelas* e *B. lutzi* na análise de delimitação de espécies para excluir possíveis erros de identificação fenotípica de indivíduos coletados próximo aos limites de ocorrência dessas espécies, que são justapostos no Sul e Oeste da Caatinga.

Estruturação populacional e estatística sumária

Para avaliar a presença de populações distintas nos nossos grupos, utilizamos um método de assinalamento populacional que considera também as coordenadas geográficas das amostras usadas com o programa BAPS v6.0 (Corander *et al.*, 2008) (Bayesian Analysis of Population Structure). Como os dados concatenados geraram inconsistências, possivelmente devido a dados faltantes, analisamos as sequências separadas por gene (COI e CytB). Essa análise é usada para inferir a estrutura populacional por meio da frequência dos alelos em

diferentes indivíduos, capazes de agrupar e reconhecer se existem diferenciação genética ou se as populações são homogêneas, por fim, essa análise fornece informações sobre a diversidade genética e a organização interna de uma população (Corander & Marttinen, 2006). O BAPS também foi utilizado para detectar possíveis quebras geográficas e/ou áreas de contato entre as possíveis linhagens/populações identificadas. No BAPS usamos o modelo *population mixture* avaliando o k de 1 a 9 e coordenadas geográficas também foram assumidas com a função *Spatial clustering of individuals*.

Nós calculamos as seguintes estatísticas sumárias para os dois *loci* usando o software DnaSP 5.1 (Librado & Rozas 2009): número de sítios polimórficos (S), diversidade de haplótipos (Hd), número de haplótipos (h) e diversidade de nucleotídeos (π). Os objetivos dessas análises foi quantificar e descrever a variabilidade genéticas dentro das populações, e fornecer, informações sobre a saúde genética de *B. erythromelas* e *B. lutzi*, crucial para entender a capacidade de adaptação as mudanças ambientais. Nós também fizemos uma análise hierárquica de variância molecular (AMOVA), onde calculamos diferenciação genética, com 10^4 permutações no ARLEQUIN v.3.5, entre as linhagens e fragmentos de genes de *B. erythromelas* e *B. lutzi* recuperadas (Excoffier & Lischer, 2010). Nós estimamos a distância genéticas entre os grupos recuperados nas análises de delimitação e assinalamento populacional usando o MEGA (Kumar *et al.*, 2016). Para avaliar visualmente a diversidade genética no espaço geográfico, construímos redes de haplótipos para os marcadores COI e CytB com PopArt (Leigh & Bryant, 2015).

A nossa hipótese de Isolamento por distância (IBD) sugere correlação positiva no fluxo gênico entre distância espacial e distância genética para os indivíduos de *Bothrops erythromelas*. Para isso, fizemos um teste de regressão entre as distâncias pareadas entre as localidades considerando uma matriz de distância geográfica (euclidiana) e uma matriz de distância genética (diferença nucleotídica, D_a ; Nei & Li 1979). Essa última foi obtida com o pacote *ape* (Paradis *et al.*, 2004). Com o pacote *ecodist* avaliamos a associação entre essas matrizes de distância pareadas com a função *MRM* e 10.000 permutações. Também usamos a abordagem MAPI (*Mapping Averaged Pairwise Information*) para identificar como a diferenciação genética está estruturada no espaço de forma contínua com base em dados par-a-par (aqui usamos distâncias interindividuais). Com o pacote MAPI (Piry *et al.*, 2016) executamos um total de 10.000 permutações para testar a significância espacial dos padrões

observados ($\alpha = 0,05$). As regiões estatisticamente significativas foram então visualizadas com a função `MAPI_Plot2`.

Reconstrução espaço-temporal e demografia histórica

A reconstrução espaço-temporal com o modelo *Relaxed Random Walk* (RRW) permite inferir e visualizar a difusão das linhagens ao longo do espaço e do tempo (Lemey *et al.*, 2010). Para adicionar ruídos das coordenadas, adicionamos a opção Jitter (= 0.5) em multivariate Trait Likelihood. Para estimar o tamanho efetivo das populações, nós utilizamos o modelo *Coalescent:Constant size* como prior demográfico (Minin *et al.*, 2008; Werneck *et al.*, 2015). Em seguida, fizemos uma corrida de 50 milhões de gerações, amostradas a cada 5 mil no BEAST 1.8.4 (Drummond *et al.*, 2012), verificamos a convergência das mesmas no Tracer v1.7 (ESS > 200) e resumizamos as árvores com o TreeAnnotator 1.8.4 (Drummond *et al.*, 2012). Para visualizar a difusão espaço-temporal de *Bothrops erythromelas* nós usamos o Google Earth via o módulo Continuous Tree no SPREAD v1.0.7 e o Time Slicer, que resumem a taxa de difusão das linhagens ao longo do tempo (Bielejec *et al.*, 2011). Para essa análise, nós usamos somente o fragmento CytB por conter uma melhor representação dos dados e datamos a árvore com a mesma taxa usada para estimar a genealogia mitocondrial (seção Inferência filogenética). Os modelos de substituição para cada posição dos códons foram K2P para CytB1, F81 para Cytb2 e TN para CytB3.

Nós usamos o método Bayesian Skyline Plot (BSP) no BEAST 2.6.4 para avaliar as mudanças no tamanho populacional ao longo do tempo de *B. erythromelas* e da espécie-irmã *B. lutzi*. Usamos um relógio relaxado estrito, com taxa de mutação de 5^{-9} substituições/sítio/ano (CI = $3.4-8.6 \times 10^{-9}$) e estimados para gene mitocondrial de espécies de Crotalinae (Dal Vechio *et al.*, 2018). (CI = $0.6-2.3 \times 10^{-8}$) e usamos somente o CytB e usamos Coalescent Bayesian Skyline no tree prior. Realizamos 20.000.000 milhões de interações MCMC (amostragem a cada 2.000) para cada linhagem. verificamos a convergência de distribuição estacionária (ESS > 200) e plotamos os gráficos no Tracer 1.7.1. Para cada linhagem também verificamos os modelos de substituição de cada posição do códon: *B. erythromelas* CytB1 =JC, CytB2 =F81 e CytB3 =HKY; *Bothrops* sp. CytB1 =JC, CytB2 =F81 e CytB3 =F81; *B. lutzi* CytB1 =K80, CytB2 =F81 e CytB3 =HKY.

Adequabilidade ambiental e sobreposição de nicho

Nós construímos modelos de distribuição de espécies (MDE) para prever adequabilidade climática histórica e contemporânea para o nicho de *Bothrops erythromelas*. Os MDEs foram programados para identificar áreas estáveis nos seguintes períodos: Plioceno (Pliocene: M2 ca. 3.3 ma; Mid-Pliocene Warm period 3.2 ma), Pleistoceno (Pleistocene: MIS19 ca. 790 ka; Pleistocene: LIG ca 130 ka; Pleistocene: LGM ca. 21 ka; Pleistocene: HS1 17.0 – 14.7 ka; Pleistocene: BA 14.7 – 12.9 ka; Pleistocene: YDS 12.9 – 11.7 ka) Holoceno (Late Early Holocene: 11.7 – 8.326 ka; Mid Holocene: 8.326 – 4.2 ka; Holocene: 4.2 – 0.3 ka) e Atual. As referências ambientais foram baixadas do PaleoClim, de aproximadamente 790 mil anos e 3 milhões de anos atrás (disponíveis em <http://www.paleoclim.org/>). Nós extraímos as variáveis bioclimáticas o Paleoclim (<http://paleoclim.org>; Brown *et al.*, 2018) com uma resolução espacial de aproximadamente 5-km². Como para os períodos MIS19, mpwp e M2 não constam as variáveis BIO2, BIO3, BIO5, BIO6 e BIO7, nós as excluimos de todos os períodos, usando apenas as 14 restantes: Temperatura média anual (BIO1), Sazonalidade da temperatura (BIO4), Temperatura média do trimestre mais chuvoso (BIO8), Temperatura média do trimestre mais seco (BIO9), Temperatura média do trimestre mais quente (BIO10), Temperatura média do trimestre mais frio (BIO11), Precipitação anual (BIO12), Precipitação do mês mais chuvoso (BIO13), Precipitação do mês mais seco (BIO14), Sazonalidade da precipitação (BIO15), Precipitação do trimestre mais chuvoso (BIO16), Precipitação do trimestre mais seco (BIO17), Precipitação do trimestre mais quente (BIO18) e Precipitação do trimestre mais frio (BIO19), Recortamos as variáveis com a seguinte extensão: longitude = -62 até -32 e latitude = -26 a 0.

Nós construímos os MDEs para cada período utilizando o pacote ENMTML no R (Andrade *et al.*, 2020). Esse pacote permite a construção automatizada dos modelos, incorporando etapas críticas como filtragem espacial, seleção de variáveis, partição dos dados, e projeções temporais. As ocorrências foram submetidas a um processo de filtragem espacial com base na resolução das camadas ambientais (opção `thin_occ=c(method='CELLSIZE')`), a fim de reduzir a redundância espacial. Para evitar o problema de multicolinearidade das variáveis ambientais usamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) (opção `colin_var = c(method='PCA')`) para as 14 variáveis bioclimáticas. A área acessível foi definida com base em um buffer simples ao redor das ocorrências (opção BUFFER, tipo 1) compreendendo a distância máxima entre pares de ocorrências. A geração de pseudo-ausências foi feita com base no método “restrição ambiental” (opção ENV_CONST), utilizando uma proporção de 0,5

presença:ausência. A avaliação da performance dos modelos foi feita com validação cruzada via partição K-fold (5 partições). Foram usados quatro algoritmos para a modelagem com diferentes abordagens estatísticas e de aprendizado de máquina, sendo eles: GLM (modelo linear generalizado), GAM (modelo aditivo generalizado), Maxent (MXD) e Random Forest (RDF). O critério de limiar utilizado foi o índice de Sørensen. Finalmente, foi realizada uma abordagem de *ensemble* dos modelos, gerando um modelo final com base no desempenho dos modelos individuais, utilizando a métrica de Sørensen como critério de ponderação (opção `method="W_MEAN", metric='Sorensen'`). Usamos o pacote *flexsdm* (Velazco *et al.*, 2022) para executar uma restrição espacial e evitar superestimações nas projeções dos modelos com a função *msdm_posteriori*, método de restrição “*pres*” que considera apenas os pontos de presença como referência e limite de corte para transformar a camada contínua em camada binária sendo o ponto de equilíbrio entre sensibilidade e especificidade (opção `"equal_sens_spec"`). Ao final dessas análises sobrepusemos os mapas, com as possíveis áreas de adequabilidade climática para ocorrência de *B. lutzi* e *B. erythromelas* ao longo do tempo nos últimos 3.3 milhões de anos para identificar áreas climaticamente estáveis desde o último máximo interglacial.

Nós fizemos essas análises considerando dois conjuntos de dados: todos os pontos de *B. erythromelas* (latu sensu), e com pontos de ocorrência somente de *B. erythromelas*. Devido ao baixo número de ocorrências, não realizamos essas análises somente para *Bothrops* sp. Utilizamos 425 coordenadas geográficas de *Bothrops erythromelas* obtidas através de nossa amostragem e disponíveis em banco de dados digitais (Specieslink, <http://splink.cria.org.br/>).

Para verificar se a estrutura filogeográfica de *B. erythromelas* ocorreu com conservadorismo ou divergência de nicho, avaliamos a sobreposição de nicho em um espaço ambiental multivariado com uma abordagem PCA-env (Broennimann *et al.*, 2012) usando o pacote *ecospat* (Di Cola *et al.*, 2017). A sobreposição foi calculada com base na métrica de D de Schoener (Schoener, 1970) que varia de 0 a 1, indicando nenhuma à completa sobreposição. Para cada linhagem dado de presença e de fundo ambiental (background) foram extraídos. Como backgrounds usamos um polígono convexo mínimo com um buffer de 50 Km. O espaço ambiental foi resumido em dois eixos de PCA. Para avaliar se as linhagens ocupam nichos ecológicos mais similares/divergentes que o esperado do que seria esperado ao acaso, realizamos dois testes de similaridade de nicho testando conservadorismo (opção `overlap.alternative = "higher"`) e divergência (opção `overlap.alternative = "lower"`). A

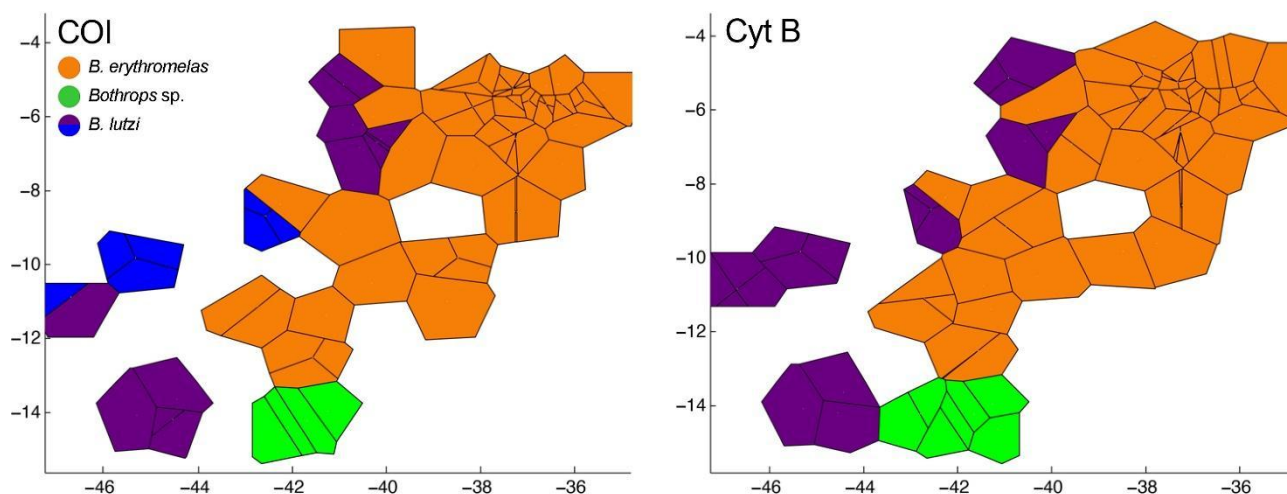
significância dos testes foi obtida por meio de 1.000 permutações aleatórias das ocorrências de uma espécie em relação ao fundo ambiental da outra (significativo quando $P < 0,05$). Se o valor observado de D for significativamente maior que os valores simulados sugere-se conservadorismo de nicho. Por outro lado, se o D for significativamente menor que os simulados sugere-se divergência de nicho. Caso a sobreposição não seja significativamente diferente, a sobreposição pode ser explicada pelo acaso.

RESULTADOS

Amostragem e delimitação molecular

Nosso alinhamento final contém 1.370 pb (após excluir os gaps) de mtDNA (710 pb COI e 660 CytB) para 112 indivíduos (89 *B.cf. erythromelas*, 20 *B. cf. lutzi* e um indivíduo de cada um dos grupos externos *B. jararaca*, *B. diporus* e *B. pubescens*). Com a análise do BAPS do COI nós recuperamos duas populações em *B. erythromelas* e duas em *B. lutzi*. Para o CytB, a análise do BAPS recuperou duas populações para *B. erythromelas*, mas apenas uma população para *B. lutzi* (figura 2).

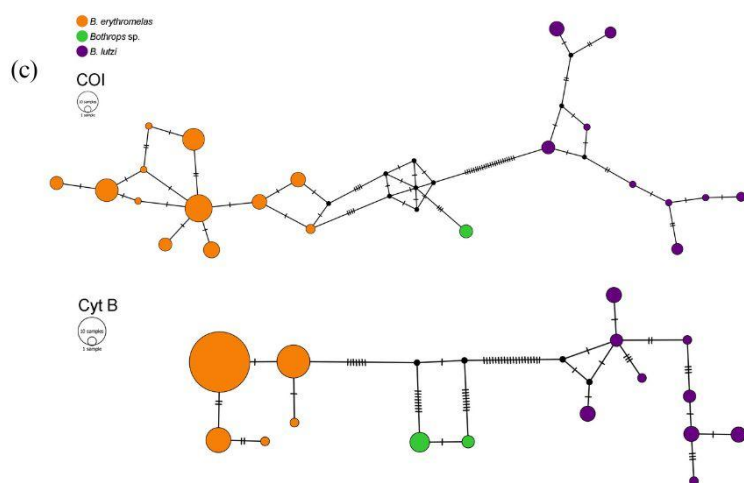
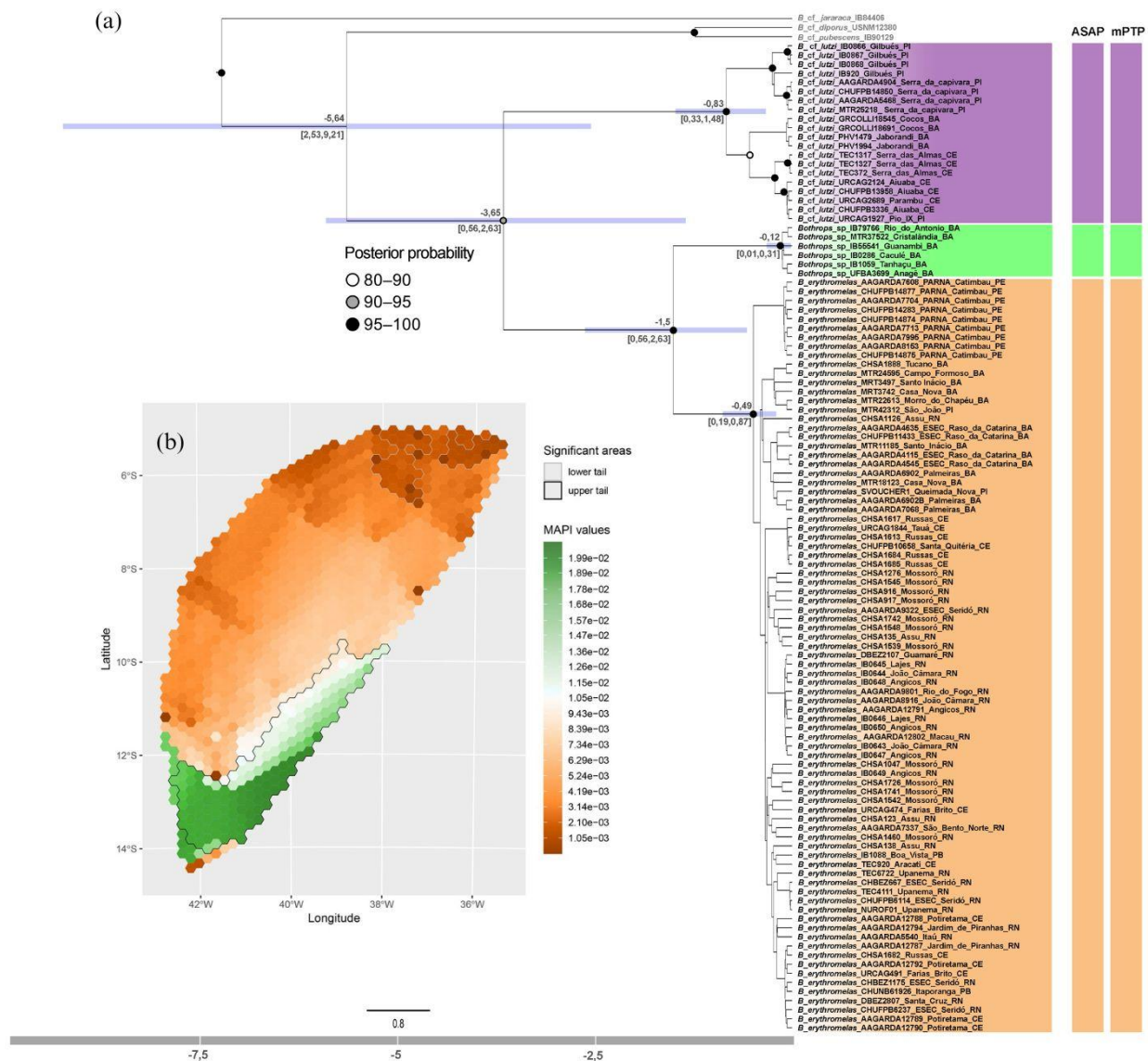
Figura 2. Análise bayesiana de estrutura populacional (BAPS). Genes COI (quebras populacionais de *B. lutzi* e *B. erythromelas* em duas populações) CytB (quebras populacionais de *B. lutzi* em uma população e *B. erythromelas* em duas populações)



A topologia da nossa análise Bayesiana concatenada e datada indica que a separação de *B. erythromelas* e *B. lutzi* ocorreu no Plioceno (3.65 Ma; entre 5.89 e 1.34 Ma), enquanto a divergência entre as duas linhagens de *B. erythromelas* ocorreu no Pleistoceno (1.5 ka; entre 2.63 e 0.56 Ma). Nós também recuperamos de moderado a alto suporte de probabilidade posterior (0.9) entre os clados *B. erythromelas* e *B. lutzi*, e (1) entre os clados *B. erythromelas* (com ampla ocorrência geográfica para o Norte da Caatinga) e *Bothrops* sp. (limitada a

Mesorregião do Centro-Sul Baiano / Planalto da Conquista) (Figura 3a). Os métodos de delimitação de espécie (ASAP e mPTP) também recuperaram duas linhagens de *B. erythromelas*, uma mais para o Norte (*B. erythromelas*) e a outra para o extremo Sul (*Bothrops* sp.) da caatinga, também observados nas quebras espaciais (figura 3b). Também construímos rede de haplótipos para cada gene, para visualizar a história evolutiva das populações estudadas, observamos baixa diversidade haplotípica para *Bothrops* sp. (figura 3c).

Figura 3. (a) Árvore bayesiana datada e concatenada (Genes COI e CytB) para *Bothrops lutzi* e para as linhagens de *B. erythromelas* e *Bothrops* sp. Os valores nos nós indicam a probabilidade posterior. (b) quebras espaciais em *B. erythromelas* e (c) rede de haplótipos



Nós avaliamos expansão populacional para as duas linhagens de *B. erythromelas* e para *B. lutzi* por meio do D de Tajima. Ao analisar *B. erythromelas* como linhagem única, nossos resultados sugerem a ocorrência de expansão populacional através do COI e CytB, ao passo que quando analisados como duas linhagens independentes, a expansão populacional é detectada apenas para a linhagem Norte por meio do CytB. *Bothrops lutzi*, por sua vez, não apresentou indícios de expansão populacional. Obtivemos baixos sítios segregantes (0 - 19), baixa a moderada diversidade haplotípica e baixa diversidade de nucleotídeos para todas as linhagens (tabela 1), também inferimos as distâncias genéticas entre as linhagens (tabela 2).

Tabela 1 - Estatística sumária para as linhagens recuperadas: Pares de base (Pb), Número de sequências (N), Sítios segregantes (S), Haplótipos (H), Diversidade de haplótipos (Dh), Diversidade nucleotídica (π), Tajima's D. Genes COI e CytB

Locus	Lineage	N	S	H	Hd	π	Tajima's D
COI (710 pb)	<i>B. erythromelas</i> (All)	73	17	13	0.882	0.00452	-0.24544(NS)
	<i>B. erythromelas</i>	69	10	12	0.87	0.00313	0.17876
	<i>Bothrops</i> sp.	4	0	1	0	0	NA
	<i>B. lutzi</i>	20	14	9	0.89	0.0075	1.33124
CytB (660 pb)	<i>B. erythromelas</i> (All)	79	19	7	0.606	0.00588	-0.368(NS)
	<i>B. erythromelas</i>	71	6	5	0.517	0.00147	-0.70952(NS)
	<i>Bothrops</i> sp.	8	1	2	0.536	0.00086	1.16650(NS)
	<i>B. lutzi</i>	19	16	9	0.918	0.00748	0.13078(NS)

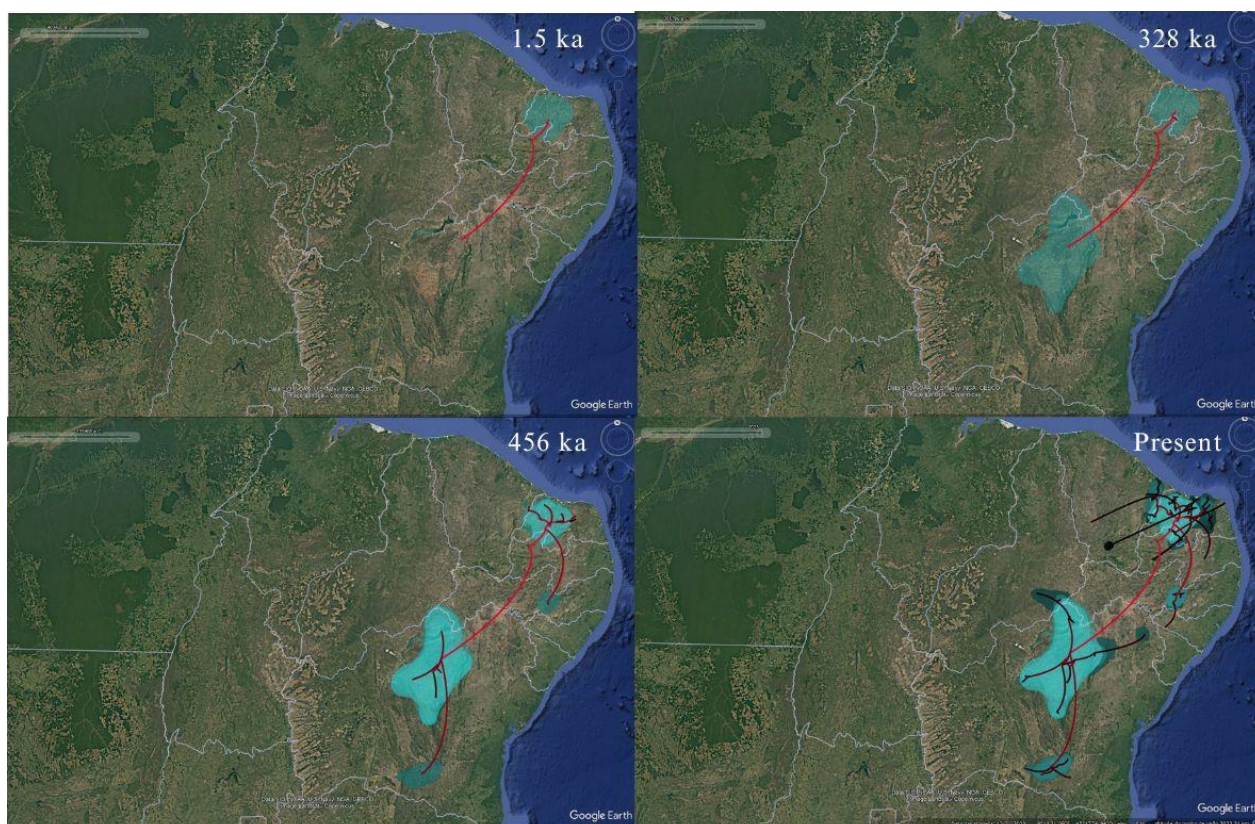
Tabela 2. Distância genética entre as linhagens recuperadas. Genes COI e CytB. Em negrito o erro padrão

Locus	<i>B. erythromelas</i>	<i>Bothrops</i> sp.	<i>B. lutzi</i>
Gene COI	<i>B. erythromelas</i>		0.0045 0.0075
	<i>Bothrops</i> sp.	0.0164	0.0072
	<i>B. lutzi</i>	0.0460	0.0439
Gene CytB	<i>B. erythromelas</i>		0.0058 0.0085
	<i>Bothrops</i> sp.	0.0247	0.0081
	<i>B. lutzi</i>	0.0522	0.0499

Reconstrução espaço-temporal e demografia histórica

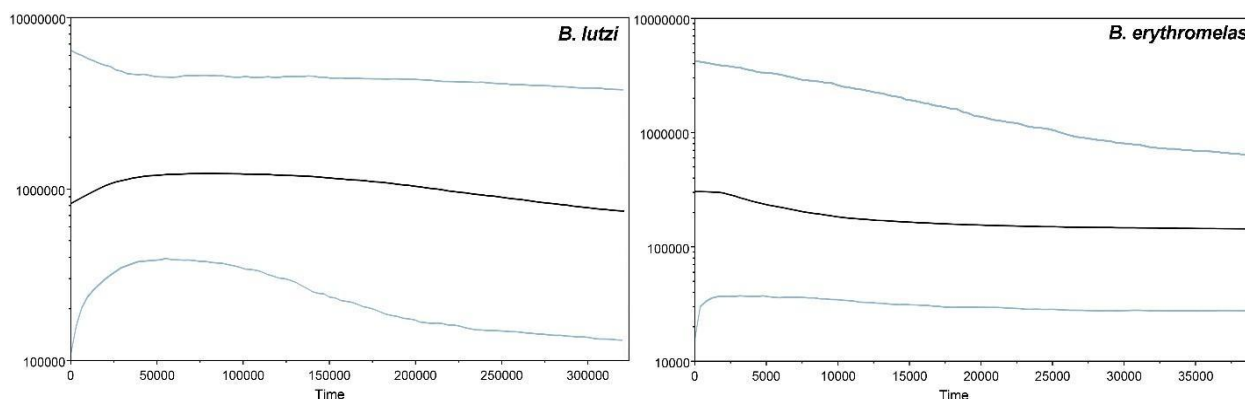
O modelo de reconstrução espaço-temporal (RRW) inferiu a origem geográfica de *Bothrops erythromelas* a aproximadamente 456 mil anos, nos limites dos estados do Rio Grande do Norte e Paraíba, com difusão para o Norte da Bahia e Chapada Diamantina (~328 mil anos) e subsequente migração para o sul da Bahia a aproximadamente 1.5 mil anos (último interglacial), onde teria resultado em divergência entre as populações anteriormente estruturadas e a nova linhagem recuperada da filogenia molecular (figura 4).

Figura 4. Difusão bayesiana espaço-temporal de *B. erythromelas* em 4 fatias temporais. As reconstruções baseiam-se na árvore de credibilidade máxima do clado, estimada com uma abordagem filogeográfica bayesiana de Caminhada Aleatória Relaxada (RRW) heterogênea no tempo. O sombreamento representa uma incerteza de 80%-HPD na localização de ramos ancestrais, com tons mais claros e mais escuros representando eventos de difusão mais antigos e mais recentes, respectivamente.



As análises de Skyline foram realizadas para *B. lutzi* e *B. erythromelas* (*Bothrops* sp. não usamos devido ao baixo número de sequências). *B. lutzi* apresentou estabilidade demográfica nos últimos 300 mil anos, e *B. erythromelas* possui tempo de coalescência mais recente, nos últimos 40 mil anos. Os tamanhos efetivos das populações foram relativamente constantes ao longo do tempo (figura 5).

Figura 5. Gráficos Bayesianos de Skyline (BSP) realizados para *B. lutzi* e *B. erythromelas*, com os tamanhos efetivos das populações ao longo do tempo (em anos). A linha preta mostra o tamanho populacional mediano com probabilidade posterior 95% maior nas linhas verdes



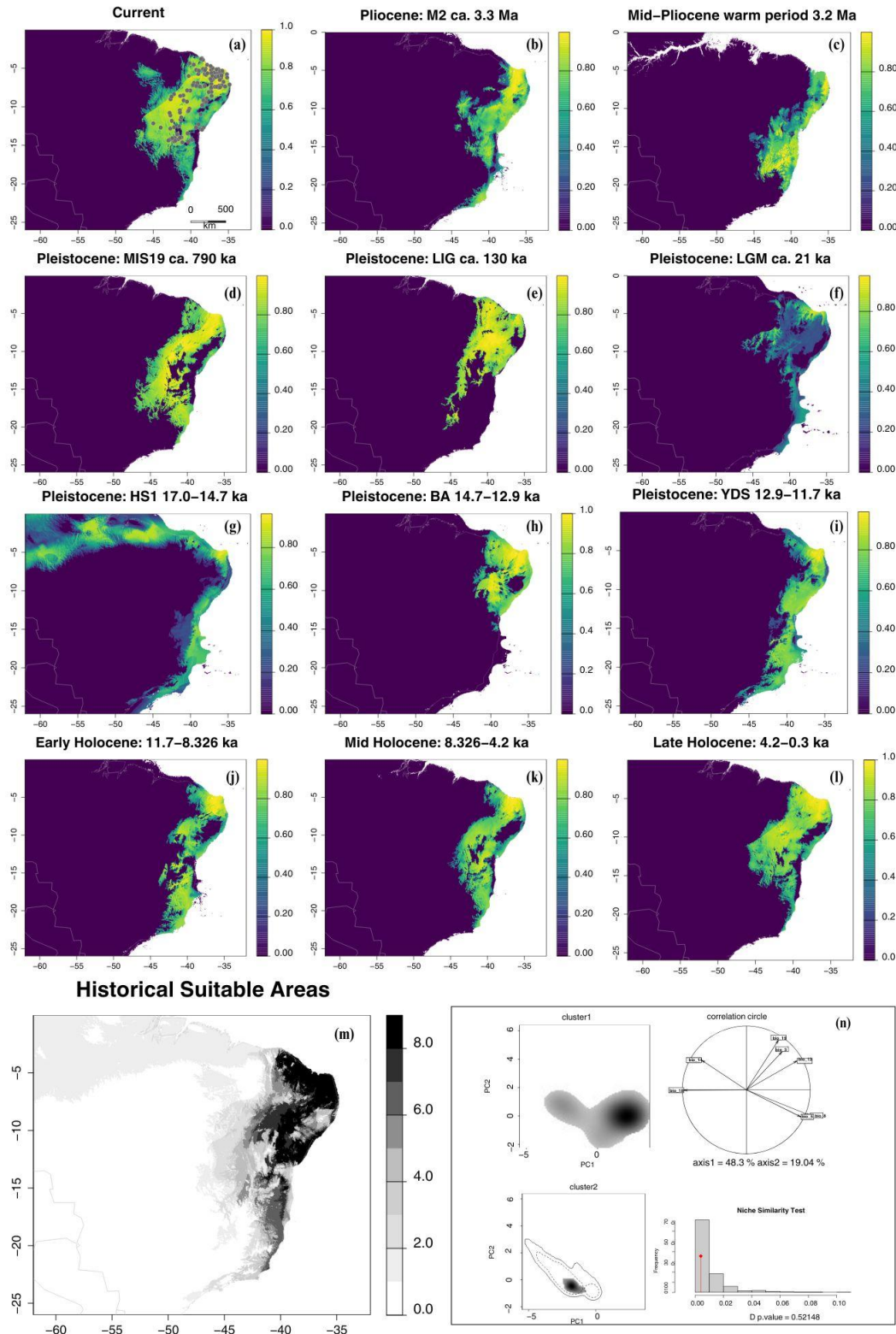
Adequabilidade ambiental e sobreposição de nicho

O modelo de adequabilidade climática previu áreas estáveis para *B. erythromelas* nos últimos 3.3 milhões de anos (figura 6). Durante as flutuações climáticas do Pleistoceno, no LIG (130 ka) observamos tendência a descontinuidade, enquanto, que durante BA (14.7 - 12.9 ka) e no início do Holoceno (Early Holocene 11.7 - 8.326 ka) é possível observar descontinuidade acentuada entre o norte e sul da Caatinga, que coincide com as duas linhagens genéticas recuperadas na filogenia (figura 6e, h, j). Sobreposamos as áreas estáveis dos últimos 130 mil anos (último interglacial ao atual), onde também observamos uma descontinuidade entre o norte e sul da Caatinga (figura 6 m). Esses refúgios teriam diminuído o fluxo gênico entre as populações e consequentemente seriam responsáveis pela separação em duas linhagens de *B. erythromelas* que ocorrem atualmente na Caatinga.

As linhagens de *B. erythromelas* e *Bothrops* sp. apresentam baixa sobreposição de nicho (D de Schoener = 0,004), no entanto, essa diferença não é estatisticamente significativa ($p = 0.521$, figura 6n). Quando testamos Isolamento por distância para as duas populações, aproximadamente 38% da variação é explicada pela distância geográfica ($R^2 = 0.38$, $P=0.0001$), no entanto, considerando apenas a linhagem norte da Caatinga, 12% da variação entre indivíduos é explicada pela distância geográfica ($R^2=0.12$, $P=0.0001$).

Figura 6. Modelos de distribuição de espécies e comparação de nichos de *Bothrops erythromelas*. A projeção de áreas potencialmente adequadas ao longo do tempo é mostrada nos painéis a-l. Cores mais quentes indicam maiores probabilidades de ocorrência baseadas somente em aspectos ambientais, que não levam em conta barreiras ou interações bióticas. O mapa de áreas de estabilidade representa a soma de todos os mapas com estabilidade climática ao longo dos períodos para *B. erythromelas* (painel m). No painel n, os gráficos da esquerda representam o espaço ambiental ocupado pela linhagem, com células mais escuras mostrando a maior

densidade de ocorrências e fundo disponível nas linhas. No canto superior direito, contribuição de cada variável no espaço ambiental, e no canto inferior direito testes de similaridade de nicho ($P = 0,95$), com sobreposição observada em vermelho ($D = 0,52$).



DISCUSSÃO

Filogenia e quebras filogeográficas de Bothrops erythromelas

A nossa análise de filogenia recuperou três linhagens altamente estruturadas e com suportes altos para as relações entre elas, evidenciando a existência de diversidade críptica entre as linhagens.

Bothrops erythromelas é espacialmente estruturada em duas linhagens: Uma linhagem ao norte e uma ao sul da Caatinga. Esses nossos resultados assemelham aos achados da filogenia proposta por Dal Vechio *et al.* 2018, onde, os autores também encontraram essa divergência genética entre as populações de *B. erythromelas* do norte e sul da Caatinga. Além disso, as espécies da herpetofauna que são amplamente distribuídas na diagonal seca, geralmente apresentam pelo menos duas linhagens evolutivas, como por exemplo: *Tropidurus semitaeniatus* (Werneck *et al.*, 2015), *Pithecopus nordestinus* (Bruschi *et al.*, 2019), *Boana raniceps* (Camurugi *et al.*, 2020) e *Leptodactylus troglodytes* (Thomé *et al.*, 2020).

Efeitos da distância geográfica e das mudanças climáticas do Pleistoceno em B. erythromelas

Nós encontramos forte suporte que indicam ocorrência de isolamento por distância em *B. erythromelas*, que é comumente observado para outras espécies da Caatinga (Magalhães *et al.*, 2014; Oliveira *et al.*, 2018 a, b; Thomé *et al.*, 2016; 2021). Também relatamos que as flutuações climáticas quaternárias teriam contribuído com o fluxo gênico entre as linhagens de *B. erythromelas*, que divergiram durante o Pleistoceno (último interglacial). Os nossos resultados filogeográficos divergem de outros grupos estudados na diagonal de formações abertas, que são estruturados com divergências antigas (Werneck *et al.*, 2012; Recoder *et al.*, 2014; Fonseca *et al.*, 2018; Lanna *et al.*, 2018; Oliveira *et al.*, 2018a). Por outro lado, são congruentes com linhagens que diversificaram durante as mudanças climáticas do Pleistoceno (Prado *et al.*, 2012; Bonatelli *et al.*, 2014; Correa Ribeiro *et al.*, 2016; Diniz-Filho *et al.*, 2016; Bartoletti *et al.*, 2018; Camurugi *et al.*, 2020, 2022; Lanna *et al.*, 2020). Embora possamos perceber discordância quanto aos padrões de diversificação da herpetofauna da Caatinga, observamos concordância temporal (eventos vicariantes), pois, os táxons são idiossincráticos, e a diversificação foi moldada tanto pelos eventos geoclimáticos locais como por características individuais dos organismos (Guillory *et al.*, 2024).

A estrutura filogeográfica também pode ser determinada pela capacidade de dispersão, modo reprodutivo, tamanho corporal, habitat de ocorrência e fisiologia (Fouquet *et al.*, 2012;

Papadopoulou e Knowles, 2016; Zamudio *et al.*, 2016). *Bothrops erythromelas*, embora seja uma das menores serpentes do gênero (~540 mm de CRC), possui grande tamanho corpóreo, quando comparado com anuros e lagartos, além disso, a serpente possui ciclo de vida maior (~10 anos), ainda quando comparado com anuros e lagartos que completam seus ciclos de vida em aproximadamente três anos. Encontramos baixa divergência genética interespecíficas entre as duas linhagens de *B. erythromelas* (ver tabela 3), no entanto, as espécies de áreas abertas geralmente apresentam pouca variedade de alelos (Rodríguez *et al.*, 2015).

Durante o Pleistoceno ocorreu diversificação de plantas, vertebrados e invertebrados da América do Sul (Turchetto-Zolet *et al.*, 2013). A divisão das linhagens de *B. erythromelas* datam de aproximadamente 1.5 mil de anos (Pleistoceno Médio), da mesma forma, diferentes espécies da herpetofauna da diagonal seca diversificaram durante o Pleistoceno (Prado *et al.*, 2012; Vasconcellos *et al.*, 2019). As variações climáticas que ocorreram durante o Pleistoceno atuaram na expansão dos biomas abertos e secos (Werneck *et al.*, 2011; Ledo e Colli, 2017; Costa *et al.*, 2018;). Na Caatinga, as mudanças climáticas do Pleistoceno responderam às histórias de diferentes grupos da herpetofauna (Gehara *et al.*, 2017), detectamos expansão demográfica recente para linhagem de *B. erythromelas* do norte da Caatinga (40 mil anos).

Os nossos dados indicam que durante as flutuações climáticas do Pleistoceno, o fluxo gênico entre as linhagens de *B. erythromelas* foram parciais ou completamente interrompidos, e consequentemente, os MDEs indicam contração de áreas climaticamente adequadas para *B. erythromelas*. Assim, é possível que essas flutuações tenham afetado a estrutura genética de *B. erythromelas*, separando as linhagens em duas populações genética e morfologicamente bem estruturadas, que ocupam atualmente nichos ambientais diferentes. Essas populações teriam divergido por meio das alterações da flora, estabelecimento de novas áreas de refúgios e conexões com florestas tropicais através da DD (Guillory *et al.*, 2024).

A estrutura genética de *Bothrops erythromelas* está relacionada com a distância geográfica. Esse achado é importante para outros organismos da diagonal seca (Andrade Lima *et al.*, 2024a, b; Oliveira *et al.*, 2018b; Camurugi *et al.*, 2022;). De certa forma, esse resultado é esperado para espécies de ampla distribuição (Jenkins *et al.*, 2010), embora *B. erythromelas* seja restrita a Caatinga, ela é amplamente distribuída no bioma. Além disso, é esperado que a distância genética aumente com a distância geográfica entre os ectotérmicos (Oliveira *et al.*, 2018b), pois sugere que a base metabólica influencie o fluxo gênico (Jenkins *et al.*, 2010). Além

disso, indivíduos ectotérmicos, em tese, devem limitar a dispersão com base nas temperaturas do ambiente (Janzen 1967; Ghalambor *et al.*, 2006). Desta forma, compreender a dinâmica evolutiva de como a variação geográfica modula fluxo gênico entre as populações ao longo do tempo é necessário para conhecer os estágios iniciais de divergência biológica (Schluter 2001; Wang *et al.*, 2013).

CONCLUSÃO

Nossos resultados mostram divergência genética recente e complexa para uma espécie de serpente amplamente distribuída na Caatinga, com diversificação durante o último interglacial. O que conhecíamos como *Bothrops erythromelas*, na verdade, corresponde a duas linhagens bem estruturadas, uma com distribuição para o norte e a outra para o sul da Caatinga. Essas linhagens estão geograficamente separadas e ocupam nichos espaciais distintos. Assim, as flutuações climáticas do quaternário promoveram diversificação e a diversidade genética segue modelo de isolamento por distância em *B. erythromelas*.

Acrescentamos, que as relações filogenéticas e os padrões biogeográficos em espécies com ampla distribuição na diagonal de formações abertas da América do sul se destacam quanto à complexidade espacial e temporal. Desta forma, destacamos a necessidade de mais estudos para espécies que apresentam ampla distribuição e são restritas na região da diagonal seca, visto que podem revelar diferentes padrões e processos de diversificação, além disso, podem tratar de espécies crípticas para a fauna Neotropical.

REFERÊNCIAS

- Abreu-Jardim TPF, de Lima NE, Jardim L, Maciel NM, de Magalhães RF, Colli GR, Haddad CFB, Collevatti RG. (2023). Neogene–Quaternary tectonic, eustatic and climatic events shaped the evolution of a South American treefrog. *Journal of Biogeography*, 50, 987-999. Doi:10.1111/j.bi.14578
- Almeida D, Kitajima J, Nishiyama Jr MY, Condomitti G, Oliveira U, Setubal J, Junqueira-de-Azevedo I. (2016). The complete mitochondrial genome of *Bothrops jararaca* (Reptilia, Serpentes, Viperidae). *Mitochondrial DNA Part B*, 1(1), 907-908 p. Doi:10.1080/23802359.2016.1149783.
- Andrade AFA, Velazco SJE, De Marco Jr, P. (2020). ENMTML: An R package for a straightforward construction of complex ecological niche models. *Environmental Modelling & Software* 125, 104615. Doi:10.1016/j.envsoft.2019.104615
- Andrade Lima JH, Katzenberger M, Gehara M, Simões P. (2024b). Comparative landscape genetics in two amphibians demonstrates the influence of habitat specialization in a mountain range in Northeastern Brazil. Doi:10.21203/rs.3.rs-4712531/v1.
- Andrade Lima JH, Novo MJKB, Simões P. (2024a). Advertisement call variation is related to environmental and geographic distances in two anuran species inhabiting highland forests in northeastern Brazil. *Biotropica*, 56(2) Doi:10.1111/btp.13329
- Azevedo JAR, Collevatti RG, Jaramillo CA, Strömberg CAE, Guedes TB, Matos-Maraví P, Bacon CD, Carillo JD, Faurby S, Antonelli, A. (2020). On the young savannas in the land of ancient forests. In V. Rull & A. C. Carnaval (Eds.), *Neotropical diversification: Patterns and Processes* (pp. 271–298). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-31167-4_12
- Barbo FE, Grazziotin FG, Perreira-Filho GA, Freitas MA, Abrantes SHF and Kokubum MNDC. (2022). Isolated by dry lands: integrative analyses unveil the existence of a new species and a previously unknown evolutionary lineage of Brazilian Lanceheads (Serpentes: Viperidae: *Bothrops*) from a Caatinga moist-forest enclave. *Canadian Journal of Zoology*, 100, 147-159.
- Bartoletti LFM, Peres EA, Fontes FVHM, Silva JM, Solferini VN. (2018). Phylogeography of the widespread spider *Nephila clavipes* (Araneae: Araneidae) in South America indicates

- geologically and climatically driven lineage diversification. *Journal of Biogeography*, 40(6), 1246-1260p. Doi: 10.1111/jbi.13217.
- Bezerra CH, Ramos AR, Rodrigues JF, Cassemiro FAS, Ávila RW. (2025). Biogeographical origins of Caatinga Squamata fauna. *Journal of Biogeography*, 52, 521-531p. Doi: 10.1111/jbi.15058.
- Bielejec F, Rambaut A, Suchard MA, Lemey P. (2011). SPREAD: spatial phylogenetic reconstruction of evolutionary dynamics. *Bioinformatics* 27(20), 2910–2912p. Doi: 10.1093/bioinformatics/btr481
- Bonatelli IAS, Perez MF, Peterson AT, Taylor NP, Zappi DC, Machado MC, Koch I, Pires AHC and Moraes EM. (2014). Interglacial microrefugia and diversification of a cactus species complex: Phylogeography and palaeodistributional reconstructions for *Pilosocereus aurisetus* and allies. *Molecular Ecology*, 23, 3044-3063p.
- Broennimann O, Fitzpatrick MC, Pearman PB, Petitpierre B, Pellissier L, Yoccoz NG, Thuiller W, Fortin MJ, Randin C, Zimmermann NE, Graham CH, Guisan A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 481–497p. Doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x
- Brown JL, Hill DJ, Dolan AM, Carnaval AC, Haywood AM. (2018). PaleoClim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas. *Nature, Scientific Data*, Doi:10.1038
- Bruford MW, Hanotte O, Brookfield JFY, Burke T. (1992). Single-locus and multilocus DNA fingerprinting. pp. 225–269. In: Hoelzel, A. R. 1 Ed. *Molecular genetic analyses of populations: A Practical Approach*. Oxford: IRL Press, 315 p.
- Bruschi DP, Peres EA, Lourenço LB, Bartoletti LFdM, Sobral-Souza T, Recco-Pimentel SM. (2019). Signature of the Paleo-Course Changes in the São Francisco River as Source of Genetic Structure in Neotropical *Pithecopus nordestinus* (Phyllomedusinae, Anura) Treefrog. *Front. Genet.* 10:728. doi: 10.3389/fgene.2019.00728
- Camurugi F, Gehara, M & Fonseca E, Zamudio K, Haddad C, Colli G, Thomé MT, Prado C, Napoli M, & Garda A. (2020). Isolation by environment and recurrent gene flow shaped the evolutionary history of a continentally distributed Neotropical treefrog. *Journal of Biogeography*, 48. 760-772p. Doi:10.1111/jbi.14035.

- Camurugi F, Oliveira EF, Lima GS, Marques R, Magalhães FM, Colli GR, Mesquita DO, Garda AA. (2022). Isolation by distance and past climate resistance shaped the distribution of genealogical lineages of a neotropical lizard, *Systematics and Biodiversity*, 20(1), Doi:10.1080/14772000.2022.2084470
- Coelho FEA, Guillory WX, Gehara M. (2022). Coalescent simulations indicate that the São Francisco River is a biogeographic barrier for six vertebrates in a seasonally dry South American forest. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. Doi:10.3389
- Corander J, Marttinen P. Bayesian identification of admixture events using multilocus molecular markers. *Molecular Ecology*, 15(10), 2833–2843p. Doi:10.1111/j.1365-294X.2006.02994.x
- Corander J, Pekka M, Siren J, Jing T. (2008). Enhanced Bayesian modelling in BAPS software for learning genetic structures of populations. *Bioinformatics*. 9.
- Corrêa ICS. (2021). *Variações Climáticas no Quaternário/Iran* Carlos Stalliviere Corrêa, E-Book. Porto Alegre: CECO/PGGM/IGEO/UFRGS.102 p.
- Correa Ribeiro P, Lemos-Filho JP, de Oliveira BRS, Lovato MB, Heuertz M. (2016). Species-specific phylogeographical patterns and Pleistocene east-west divergence in *Annona* (Annonaceae) in the Brazilian Cerrado. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 21-36p, Doi:10.1111/boj.12394
- Costa GC, Hampe A, Ledru MP, Martinez PA, Mazzochini GG, Shepard DB, Werneck FP, Moritz C, Carnaval AC. (2018). Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 285–297, Doi:10.1111/geb.12694
- Dal Vechio F, Prates I, Grazziotin FG, Zaher H, Rodrigues MT. (2018). Phylogeography and historical demography of the arboreal pit viper *Bothrops bilineatus* (Serpentes, Crotalinae) reveal multiple connections between Amazonian and Atlantic rain forests. *Journal of Biogeography*, 45, 2415-2426p.
- Di Cola V, Broennimann O, Petitpierre B, Breiner FT, D'Amen M, Randin C, Engler R, Pottier J, Pio D, Dubuis A, Pellissier L, Mateo RG, Hordijk W, Salamin N, Guisan A. (2017). Ecospat: An R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography (Cop.)*, 40, 774–787. Doi:10.1111/ecog.02671

- Diniz-Filho JAF, Barbosa ACOF, Collevatti RG, Chaves LJ, Terribile LC, Lima-Ribeiro MS, Telles MPC. (2016). Spatial autocorrelation analysis and ecological niche modelling allows inference of range dynamics driving the population genetic structure of a Neotropical savanna tree. *Journal of Biogeography*, 43, 167–177. Doi:10.1111/jbi.12622
- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A. (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29, 1969–1973p. Doi:10.1093/molbev/mss075
- Edgar RC. (2004). MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. *BMC Bioinformatics* 5, 113. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-5-113>
- Excoffier L, Lischer HEL. (2010). Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.* 10, 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Fernandes MF, Cardoso D, Pennington RT, de Queiroz LP. (2022). The origins and historical assembly of the Brazilian Caatinga seasonally dry tropical forests. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 10:723286.
- Ferreira JK, Machado LG, Araújo ML, Alves ML, Junqueira-de-Azevedo I, Vieira GA, Prosdocimi F, Graziotin F, Netto CC, Zingali RB. (2020). Brazilian *Bothrops diporus*, in fact a lineage of *Bothrops pubescens*: Mitogenomic, venomomic and ontogenetic studies. *Toxicon* 177: S38. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2019.12.061>
- Fonseca EM, Gehara M, Werneck FP, Lanna FM, Colli GR, Sites JW, Rodrigues MT, Garda AA. (2018). Diversification with gene flow and niche divergence in a lizard species along the South American “diagonal of open formations”. *Journal of Biogeography*, 45(7), 1688–1700. <https://doi.org/10.1111/jbi.13356>
- Fouquet A, Ledoux JB, Dubut V, Noonan BP, Scotti I. (2012). The interplay of dispersal limitation, rivers, and historical events shapes the genetic structure of an Amazonian frog. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106, 356–373. Doi:10.1111/j.1095-8312.2012.01871.x
- Franco FF, Manfrin MH. (2013). Recent demographic history of cactophilic *Drosophila* species can be related to Quaternary palaeoclimatic changes in South America. *Journal of Biogeography*, 40:142–154.

- Gehara M, Garda AA, Werneck FP, Oliveira EF, da Fonseca EM, Camurugi F, Magalhães FM, Lanna FM, Sites JW, Marques R, Silveira-Filho R, São Pedro VA, Colli GR, Costa GC, Burbrink FT. (2017). Estimating synchronous demographic changes across populations using hABC and its application for a herpetological community from northeastern Brazil. *Molecular ecology*, 26, 4756–4771. Doi:10.1111/mec.14239
- Ghalambor CK, Huey RB, Martin PR, Tewksbury JJ, Wang G. (2006). Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, 46(1), 5–17.
- Guedes TB, Nogueira C, & Marques OAV. (2014). Diversity, natural history, and geographic distribution of snakes in the Caatinga, Northeastern Brazil. *Zootaxa*. 1. 001-093. 10.11646/zootaxa.3863.1.1.
- Guillory WX, Magalhães FM, Coelho FCEA, Bonatelli IAS, Palma-Silva C, Moraes EM, Garda AA, Frank T. Burbrink FT and Gehara M. (2024). Geoclimatic drivers of diversification in the largest arid and semi-arid environment of the Neotropics: Perspectives from phylogeography. *Molecular Ecology*, 00: e17431. Doi: <https://doi.org/10.1111/mec.17431>
- Gutiérrez E, Marinho-Filho J. (2017). The mammalian faunas endemic to the Cerrado and the Caatinga. *ZooKeys*. 644. 105-157. 10.3897/zookeys.644.10827.
- Haffer J, Prance GT. (2002). Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. *Estudos Avançados*, 16(46), 175-206. <https://revistas.usp.br/eav/article/view/9894>
- Hoorn C, Wesselingh FP, Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J, Sanmartín I, Sanchez-Meseguer A, Anderson CL, Figueiredo JP, Jaramillo C, Riff D, Negri FR, Hooghiemstra H, Lundberg J, Stadler T, Särkinen T and Antonelli A. (2010). Change, Landscape Evolution, and Biodiversity Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate. *Science*, 330, 927-931.
- Janzen DH. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist*, 101(919), 233–249.
- Jenkins DG, Carey M, Czerniewska J, Fletcher J, Hether T, Jones A. (2010). A meta-analysis of isolation by distance: relic or reference standard for landscape genetics? *Ecography* 33 (2), 315–320.

- Kapli P, Lutteropp S, Zhang J, Kobert K, Pavlidis P, Stamatakis A, Flouri T. (2017). Multi-rate Poisson tree processes for single-locus species delimitation under maximum likelihood and Markov chain Monte Carlo. *Bioinformatics*. 33(11), 1630-1638. Doi:10.1093
- Kumar, S., Stecher, G. and Tamura, K. (2016). MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 33, 1870-1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Lanna FM, Gehara M, Werneck FP, Fonseca EM, Colli GR, Sites JW, Rodrigues MT, Garda AA. (2020). Dwarf geckos and giant rivers: The role of the São Francisco River in the evolution of *Lygodactylus klugei* (Squamata: Gekkonidae) in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. *Biological Journal of the Linnean Society*, 129, 88–98. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz170>
- Lanna FM, Werneck FP, Gehara M, Fonseca EM, Colli GR, Sites JW, Rodrigues MT, Garda AA. (2018). The evolutionary history of *Lygodactylus* lizards in the South American open diagonal. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 127, 638–645p. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.06.010>
- Ledo RMD, Colli GR. (2017). The historical connections between the Amazon and the Atlantic Forest revisited. *Journal Biogeography*. 44, 2551–2563. <https://doi.org/10.1111/jbi.13049>
- Leigh JW, Bryant D. (2015). PopART: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods Ecol Evol* 6(9):1110–1116.
- Lemey P, Rambaut A, Welch JJ, Suchard MA, Phylogeography Takes a Relaxed Random Walk in Continuous Space and Time, *Molecular Biology and Evolution*, Volume 27, Issue 8, August 2010, Pages 1877–1885, <https://doi.org/10.1093/molbev/msq067>
- Librado P, Rozas J. (2009). DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25, 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
- Magalhães ILF, Oliveira U, Santos FR, Vidigal THDA, Brescovit AD, Santos AJ. (2014). Strong spatial structure, Pliocene diversification and cryptic diversity in the Neotropical dry forest spider *Sicarius cariri*. *Molecular Ecology*, 23(21), 5323–5336.

- Minin VN, Bloomquist EW, Suchard MA. (2008). Smooth skyride through a rough skyline: Bayesian coalescent-based inference of population dynamics. *Molecular Biology and Evolution*, 25, 1459–71.
- Moraes ARCS, Venturas LP, Medeiros JS, Soares NSC, Olinda RA, Mariz SR, Fook SML. (2024). Accidentes por *Bothrops erythromelas*: análise dos dados epidemiológicos e clínicos. *Contribuciones a las Ciencias Sociales*. 17. e13777. 10.55905/revconv.17n.13-304.
- Moro MF, Amorim VO, de Queiroz LP, Costa LRF, Maia RP, Taylor NP, Zappi DC. (2024). Biogeographical Districts of the Caatinga Dominion: A Proposal Based on Geomorphology and Endemism. *Botanical Review*, 90, 376–429p. <https://doi.org/10.1007/s12229-024-09304-5>
- Nascimento FF, Lazar A, Menezes AN, Durans ADM, Moreira JC, Salazar-Bravo J, DAndrea PS, Bonvicino CR. (2013). The Role of historical barriers in the diversification processes in Open Vegetation Formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. *PLoS ONE*. 8(4): e61924.
- Nei M, Li W. (1979). Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences from the USA*, v.76, 5269-5273p.
- Nguyen LT, Schmidt HA, Von Haeseler A, Minh BQ. (2015). IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular biology and evolution*, 32(1), 268–274.
- Oliveira EF, Gehara M, São-Pedro VA, Costa GC, Burbrink FT, Colli GR, Rodrigues MT, Garda AA. (2018a). Phylogeography of Muller’s termite frog suggests the vicariant role of the Central Brazilian Plateau. *Journal of Biogeography*, 45, 2508–2519. <https://doi.org/10.1111/jbi.13427>
- Oliveira EF, Martinez PA, São-Pedro VA, Gehara M, Burbrink FT, Mesquita DO, Garda AA, Colli GR, Costa GC (2018b). Climatic suitability, isolation by distance and river resistance explain genetic variation in a Brazilian whiptail lizard. *Heredity*, 120(3), 251–265. <https://doi.org/10.1038/s41437-017-0017-2>

- Papadopoulou A, Knowles LL. (2016). Toward a paradigm shift in comparative phylogeography driven by trait-based hypotheses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 8018–8024. <https://doi.org/10.1073/pnas.1601069113>
- Paradis E, Claude J, Strimmer K. (2004). APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2), 289–90. pmid:14734327
- Paz A, Ibáñez R, Lips KR, Crawford AJ. (2015). Testing the role of ecology and life history in structuring genetic variation across a landscape: A trait-based phylogeographic approach. *Molecular Ecology*, 24, 3723–3737. <https://doi.org/10.1111/mec.13275>
- Pennington RT, Prado DE, Pendry CA. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27:261–273.
- Pennington RT, Richardson JE, Lavin M. (2006). Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytologist*, 172:605–616.
- Piry S, Chapuis MP, Gauffre B, Papaix J, Cruaud A, Berthier K. (2016). In: Building bridges between disciplines for sustainable management of plant virus diseases. Avignon: INRA, p. 41-41. International Plant Virus Epidemiology Symposium. 13, 2016-06-06/2016-06-10, Avignon (France).
- Prado CPA, Haddad CFB, Zamudio KR. (2012). Cryptic lineages and Pleistocene population expansion in a Brazilian Cerrado frog. *Molecular Ecology*, 21, 921–941. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05409.x>
- Puillandre N, Brouillet S, Achaz G. (2021). ASAP: Assemble Species by Automatic Partitioning. *Molecular Ecology Resources*, 21(2), 609-620. doi: 10.1111/1755-0998.13281
- Puillandre N, Lambert A, Brouillet S, Achaz G. (2012). ABGD: Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. *Molecular Ecology*, 21, 1864-1877.
- Rambaut A, Suchard MA, Xie D, Drummond AJ. (2014). Tracer v1.6. Retrieved from <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>.
- Rambaut A. (2016). FigTree v1.4.3 software. Disponível em: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>

- Ramos ACS, Lemos-Filho JP, Ribeiro RA, Santos FR, Lovato MB. (2007). Phylogeography of the tree *Hymenaea stigonocarpa* (Fabaceae: Caesalpinioideae) and the influence of quaternary climate changes in the Brazilian Cerrado. *Annals of Botany*, 100, 1219-1228.
- Recoder RS, Werneck FP, Teixeira M, Colli GR, Sites JW, Rodrigues MT. (2014). Geographic variation and systematic review of the lizard genus *Vanzosaura* (Squamata, Gymnophthalmidae), with the description of a new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171(1), 206–225. <https://doi.org/10.1111/zoj.12128>
- Rodríguez A, Börner M, Pabijan M, Gehara M, Haddad CFB, Vences M. (2015). Genetic divergence in tropical anurans: Deeper phylogeographic structure in forest specialists and in topographically complex regions. *Evolutionary Ecology*, 29, 765–785.
- Rull V (2008) Speciation timing and neotropical biodiversity: The Tertiary-Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology*, 17, 2722-2729. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03789.x>
- Rull V. (2011). Neotropical biodiversity: Timing and potential drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 508-513. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.05.011>
- Santos JC, Leal IR, Almeida-Cortez JS, Fernandes GW, Tabarelli M. (2011). Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. *Tropical Conservation Science*, 4, 276-286.
- Santos MG, Nogueira C, Giugliano LG, Colli GR. (2014). Landscape evolution and phylogeography of *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae), an endemic lizard of the Brazilian Cerrado. *Journal of Biogeography*, 41, 1506–1519. <https://doi.org/10.1111/jbi.12291>
- Schluter D. (2001). Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 372–380. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02198-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02198-X)
- Schoener TW. (1970). Methods for the study of space utilization of ecological resources. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1(1), 45-91.
- Thomé MTC, Carstens BC, Rodrigues MT, Galetti PM, Alexandrino J, Haddad CFB. (2021). A role of asynchrony of seasons in explaining genetic differentiation in a Neotropical toad. *Heredity*, 127(4), 363-372. <https://doi.org/10.1038/s41437-021-00460-7>

- Thomé MTC, Sequeira F, Brusquetti F, Carstens B, Haddad CFB, Rodrigues MT, Alexandrino J. (2016). Recurrent connections between Amazon and Atlantic forests shaped diversity in Caatinga four-eyed frogs. *Journal of Biogeography*, 43, 145–156.
- Turchetto-Zolet AC, Pinheiro F, Salgueiro F, Palma-Silva C. (2013). Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular Ecology*, 22, 1193–1213.
- Vasconcellos MM, Colli GR, Weber JN, Ortiz EM, Rodrigues MT, Cannatella DC. (2019). Isolation by instability: Historical climate change shapes population structure and genomic divergence of treefrogs in the Neotropical Cerrado savanna. *Molecular Ecology*, 28, 1748–1764. <https://doi.org/10.1111/mec.15045>
- Velazco SJE, Rose MB, Andrade AFA, Minoli I, Franklin J. (2022). flexsdm: An R package for supporting a comprehensive and flexible species distribution modelling workflow. *Methods in Ecology and Evolution*, 13(8), 1661–1669. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13874>
- Wang IL, Glor RE, Losos JB. (2013). Quantifying the roles of ecology and geography in spatial genetic divergence. *Ecology Letters*, 16, 175–182. <https://doi.org/10.1111/ele.12025>
- Werneck FP, Costa GC, Colli GR, Prado DE, Sites Jr JW. (2011). Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeo distribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 272–288.
- Werneck FP, Gamble T, Colli GR, Rodrigues MT, Sites Jr JW. (2012). Deep diversification and long-term persistence in the South American “dry diagonal”: Integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. *Evolution*, 66, 3014–3034. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01682.x>
- Werneck FP, Leite RN, Geurgas SR, Rodrigues MT. (2015). Biogeographic history and cryptic diversity of saxicolous Tropicoduridae lizards endemic to the semiarid Caatinga. *BMC Evolutionary Biology*, 15, 1–24.
- Wuster W, Salomão MG, Quijada-Mascarenas JA, Thorpe RS. (2002). Origins and evolution of the South American pitvipers fauna: evidence from mitochondrial DNA sequence analysis. In G. W. Schuett, M. Hoggren, M. E. Douglas & H. W. Greene (Eds) *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain, UT: Eagle Mountain Publishing. p. 111–129.

Zamudio KR, Bell RC, Mason NA. (2016). Phenotypes in phylogeography: Species' traits, environmental variation, and vertebrate diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 8041–8048. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602237113>.

**2 EVIDÊNCIAS INTEGRADAS REVELAM UMA NOVA ESPÉCIE DE *BOTHROPS*
(SQUAMATA: VIPERIDAE) PARA O SUL DA BAHIA, BRASIL**

Evidências integradas revelam uma nova espécie de *Bothrops* (Squamata: Viperidae) para o Sul da Bahia, Brasil

Cicera Silvilene Leite Matias^{1,2*}; Livia Márcia Corrêa³; Felipe Camurugi Almeida Guimarães⁴; José Eduardo Gomes de Oliveira²; Felipe Gobbi Grazziotin³ & Adrian Antonio Garda^{2,5}

¹Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) Universidade Federal da Paraíba - Via Expressa Padre Zé Jardim, Cidade Universitária, 58051001, João Pessoa, PB, Brazil;

²Laboratório de Anfíbios e Répteis, Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Campus Universitário, Lagoa Nova, Av. Senador Salgado Filho, 3000, 59078-900, Natal, RN - Brasil

³Laboratório de Coleções Zoológicas, Instituto Butantan, São Paulo, 05503-900, SP, Brazil

⁴Universidade Federal da Paraíba – Campus Areia

⁵Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás,

*Corresponding Author: silvilenematias@gmail.com

Resumo

A variação ecológica e fisionomia da Caatinga proporciona a existência de uma elevada biodiversidade. Nesse sentido, estudos que visam filogeografia e taxonomia das serpentes da Caatinga tem revelado diversidade críptica e novas espécies são descritas na região. O gênero *Bothrops* é amplamente distribuído na América Central e América do Sul, atualmente composto por aproximadamente 48 espécies, dos quais, pelo menos 30 ocorrem no Brasil. *Bothrops erythromelas* é amplamente distribuída na Caatinga. Nós analisamos minuciosamente os caracteres morfológicos das populações de *B. erythromelas* ao longo da Caatinga, e em adição, incluímos os dados moleculares (mtDNA), gene COI e CytB, aumentando a confiabilidade dos nossos resultados. Nossos resultados indicam a existência de uma nova espécie de *Bothrops* para a Caatinga, desta forma, propomos a descrição da espécie. A nova espécie é filogeneticamente próxima de *B. erythromelas* com distancias genéticas de 1,6 % e 2,5 para os genes COI e CytB. As análises multivariadas de PCA e PLS-DA também reconheceram diferenciação no espaço multivariado entre *B. erythromelas* e *Bothrops* sp. nov. Embora apresente algumas sobreposições, a análise univariada para diversas variáveis também indica que a população do sul é facilmente distinguida de todas as outras populações ao longo da Caatinga, (baixa sobreposição, aproximadamente 1.5%). De modo geral, a população do sul da Caatinga apresenta mais escamas ventrais do que as outras populações de *B. erythromelas*, menor número de escamas infralabiais em contato com a faixa ocular do lado direito do corpo, mais escamas dorsais na região posterior do corpo quando comparada a todas as outras populações. A maior ameaça a conservação de *Bothrops* sp. nov. passa pelos múltiplos desafios que a Caatinga vem enfrentando, como, intensificação da aridez e crescente pressão antrópica, que estão levando à perda de biodiversidade e à degradação dos ecossistemas. Desta forma, proteger o habitat dessa espécie, incluindo a criação de áreas protegidas, monitoramento e incentivos em pesquisa continua sobre a biologia e ecologia da espécie é uma interessante estratégia na preservação a longo prazo de *Bothrops* sp. nov.

Palavras-chaves: biodiversidade, Caatinga, conservação, espécie críptica, taxonomia.

Abstract

The ecological variation and physiognomy of the Caatinga biome support the existence of high biodiversity. In this context, studies focusing on the phylogeography and taxonomy of Caatinga snakes have revealed cryptic diversity, leading to the description of new species in the region. The genus *Bothrops* is widely distributed throughout Central and South America and currently comprises approximately 48 species, of which at least 30 are found in Brazil. *Bothrops erythromelas* is broadly distributed across the Caatinga. We conducted a detailed morphological analysis of *B. erythromelas* populations throughout the biome and additionally incorporated mitochondrial DNA (mtDNA) data specifically the (COI and CytB) genes to enhance the reliability of our results. These data support the existence of a new *Bothrops* species endemic to the Caatinga, for which we propose formal description. The new species is phylogenetically close to *B. erythromelas*, with genetic distances of 1.6% (COI) and 2.5% (CytB). Multivariate analyses (PCA and PLS-DA) also revealed distinct clustering in morphospace between *B. erythromelas* and *Bothrops* sp. nov. While some overlap was observed, univariate analyses of several variables indicate that the southern population is readily distinguishable from all other populations across the Caatinga, with low overlap (~1.5%). In general, individuals from the southern Caatinga exhibit a higher number of ventral scales, fewer infralabial scales in contact with the ocular stripe on the right side of the head, and a greater number of dorsal scales in the posterior body region, compared to other populations. The greatest threat to the conservation of *Bothrops* sp. nov. lies in the multiple challenges currently affecting the Caatinga biome, such as increasing aridity and growing anthropogenic pressures, which are driving biodiversity loss and ecosystem degradation. Therefore, protecting the habitat of this species, through the establishment of protected areas, continuous monitoring, and investment in research on its biology and ecology, represents a crucial long-term conservation strategy for *Bothrops* sp. nov.

Keywords: biodiversity, Caatinga, conservation, cryptic species, taxonomy

INTRODUÇÃO

Por décadas a Caatinga foi considerada empobrecida em biodiversidade (Vanzolini *et al.*, 1980; Andrade-Lima, 1982; Prance, 1987; Lacerda, 2023), no entanto, a maior floresta tropical seca da América do Sul (Pennington *et al.*, 2006) atualmente é reconhecida pela sua rica biodiversidade e endemismo (Gutiérrez and Marinho-Filho 2017; Garda *et al.*, 2018; Moro *et al.*, 2024). Na realidade, a Caatinga trata-se de um mosaico de fitofisionomias, composta por florestas tropicais sazonalmente secas, áreas rochosas abertas e enclaves de floresta tropical úmida e savanas (Santos *et al.*, 2011; Tabarelli *et al.*, 2018; Moro *et al.*, 2024) a variação ecológica e fisionomia da Caatinga proporciona a existência de uma elevada biodiversidade. Nesse sentido, estudos que visam filogeografia e taxonomia das serpentes da Caatinga tem revelado diversidade críptica e novas espécies são descritas na região (Albuquerque *et al.*, 2022; Barbo *et al.*, 2022; Costa *et al.*, 2022).

O gênero *Bothrops* (Wagler 1824) é amplamente distribuído na América Central e América do Sul (Campbell and Lamar 2004; Nogueira *et al.*, 2019), atualmente composto por aproximadamente 48 espécies, dos quais, pelo menos 30 ocorrem no Brasil (Guedes *et al.*, 2023; Uetz *et al.*, 2025). Estudos com evidências moleculares e taxonomia integrativa sugerem a divisão de *Bothrops* em sete grupos principais de espécies intimamente relacionados: *B. gr. atrox* (Linnaeus, 1758), *B. gr. jabrensis* (Barbo *et al.*, 2022), *B. gr. jararaca* (Wied-Neuwied, 1824), *B. gr. jararacussu* (Lacerda, 1884) e *B. gr. taeniatus* (Wagler, 1824), presentes em regiões de áreas florestais, enquanto *Bothrops gr. alternatus* (A.M.C. Duméril, Bibron e A.H.A. Duméril, 1854) e *B. gr. neuwiedi* (Wagler, 1824); estão associados as formações abertas do Cerrado e da Caatinga (Carrasco *et al.*, 2012; Nogueira *et al.*, 2019; Barbo *et al.*, 2022).

O grupo de *B. neuwiedi* é representado pelas menores serpentes do gênero e é composto pelas espécies: *B. diporus* (Cope, 1862), *B. erythromelas* (Amaral, 1923), *B. lutzi* (Miranda-Ribeiro, 1915), *B. mattogrossensis* (Amaral, 1995), *B. marmoratus* (Da Silva and Rodrigues, 2008), *B. neuwiedi* (Wagler, 1824), *B. pauloensis* (Amaral, 1925) e *B. pubescens* (Cope, 1870) (Wüster *et al.*, 2002; Fenwick *et al.*, 2009; Machado *et al.*, 2014).

Bothrops erythromelas é amplamente distribuída na Caatinga (Nogueira *et al.*, 2019). Dal Vechio *et al.* (2018) encontraram diversidade genética entre indivíduos reconhecidas de *B. erythromelas* coletadas em quatro localidades distintas no nordeste do Brasil, semelhante aos resultados que encontramos em nossa filogenia molecular. Partindo desses pressupostos, com

base em dados moleculares e morfológicos nós verificamos se as duas linhagens em questão se tratavam de espécies distintas.

Assim, a taxonomia integrativa, que combina diferentes técnicas, como dados merísticos e moleculares, tornou-se uma abordagem assertiva na revisão e descrição de espécies (Padial *et al.*, 2010), especificamente em estudos de grupos complexos, como com serpentes (Nascimento *et al.*, 2024; Glaw *et al.*, 2013, Albuquerque *et al.*, 2025). Além disso, evidências moleculares, como o uso de mtDNA tem permitido a avaliação de divergências genéticas e compreender as relações filogenéticas entre espécies (Vences *et al.*, 2012). Integrar essas metodologias em táxons morfológicamente semelhantes tem permitido a identificação e descrição de espécies com maior confiabilidade dos resultados (Albuquerque *et al.*, 2025). Nós analisamos minuciosamente os caracteres morfológicos das populações de *B. erythromelas* ao longo da Caatinga, e em adição, incluímos os dados moleculares (mtDNA), aumentando a confiabilidade dos nossos resultados, que indicam a existência de uma nova espécie de *Bothrops* para a Caatinga, desta forma, propomos a descrição da espécie, que descrevemos no presente estudo.

MATERIAL E MÉTODOS

Amostragem de táxons e genes

Nossa matriz de dados compreende 112 terminais (incluindo 89 *B.cf. erythromelas*, 20 *B. cf. lutzi* e um indivíduo de *B. jararaca*, *B. diporus* e *B. pubescens*) sequenciados para dois genes mitocondriais (COI e CytB). Sequenciamos 106 novos fragmentos de DNA para as espécies *B. cf. lutzi*, *B.cf. erythromelas* e quatro para a nova espécie descrita neste estudo, também incluímos sequências do GenBank para *B. jararaca*, *B. diporus*, *B. pubescens* *B. erythromelas* (uma de cada) e duas sequencias de localidades de ocorrência da nova espécie (informações complementares, tabela S1). Enraizamos nossa árvore filogenética com as espécies *B. jararaca*, *B. diporus* e *B. pubescens* e usamos *B. lutzi* como grupo irmão.

Sequenciamento de DNA

Nós extraímos o DNA de amostras do fígado, músculo ou escama por meio do método de extração salina seguindo o protocolo adaptado de Bruford *et al.* (1992) ou Dneasy Blood & Tissue kit (QIAGEN). Em seguida, amplificamos fragmentos de dois genes mitocondriais por meio de a reação em cadeia de polimerase (PCR): Citocromo c (COI, 710 pb alinhados) e Citocromo b (CytB rRNA, 660 pb alinhados). Para amplificação do COI preparamos um mix com volume final de 22µl com os primers (4 F 5' - GCCCACCACATATTCACYGT - 3' / 7 R

5' – TAAAGYCTGTCTCTTCTCGG - 3'). O protocolo de PCR foi configurado com uma fase inicial de 94°C por 2 min, seguida por 35 ciclos de 94°C por 30s, 52°C por 45s, 72°C por 45s e uma fase de extensão final de 72°C por 5 min. Para os fragmentos do CytB (primers 7574 F 5' – TCAAAYATCTCAACCTGATGAAAYTTYGG - 3' / 7575 R 5' – GGCAAATAGGAAGTATCAYTCTGGYTT 3'), utilizamos uma fase inicial de 94°C por 2 min, seguida por 10 ciclos de 94°C por 20s, 60°C por 45s, 72°C por 45s, 35 ciclos de 94°C por 20s, 54°C por 45s, 72°C por 45s e uma fase de extensão final de 72°C por 3 min. Os produtos da PCR foram analisados em géis de agarose a 1% por eletroforese horizontal. A purificação foi feita com os ExoFastAp para remover os dNTPs restantes e iniciadores, e DNA de cadeia simples produzido na PCR. O sequenciamento foi realizado pela Macrogen Inc., Seul, República da Coreia.

Análises moleculares

Nós editamos cromatogramas no Geneious 9.0.5 (<https://www.geneious.com>) e alinhámos sequências usando o algoritmo Muscle (Edgar, 2004). Por fim, estimámos o melhor modelo de substituição de nucleotídeos para o alinhamento concatenado dos genes COI e CytB, com base no critério de informação de bayesiano (BIC) usando o ModelFinder implementado no IQ-TREE 2.4.0 (Nguyen *et al.*, 2015). Os modelos de substituição foram estimados para cada posição dos códons dos genes: CytB posição 1 (modelo K2P), CytB posição 2 (modelo HKY), CytB posição 3 (modelo TIM3+G), COI posição 1 (modelo K2P+I), COI posição 2 (modelo F81) e COI posição 3 (modelo TN+G). Conduzimos a análise filogenética bayesiana com o alinhamento concatenado dos genes COI e CytB no BEAST.v2.6.4 com duas corridas de 50 milhões de gerações amostradas a cada 5 mil gerações, resultando em 10 mil árvores para cada corrida. Para obter uma árvore de máxima credibilidade com base em todas as árvores salvas nós usamos o programa TreeAnnotator v2.6.4, descartando como *burnin* 20% das primeiras árvores. Verificamos a convergência das corridas com base nos tamanhos efetivos populacionais (*Effective Sample Sizes — ESS*) assumindo como indicativo de convergência ESS ≥ 200 no programa Tracer v1.7 (Rambaut *et al.*, 2014). Enraizamos as espécies *B. jararaca*, *B. diporus* e *B. pubescens* como grupo externo e *B. lutzi* como espécie filogeneticamente mais próxima de *B. erythromelas*, de acordo com a filogenia proposta por Barbo *et al.*, 2022. Por último, visualizamos a árvore com o programa Figtree v1.4.3 (Rambaut, 2016).

Espécimes e caracteres examinados para análise morfológica

Para análises morfológicas, avaliamos 207 espécimes de *B. cf. erythromelas* (207 espécimes para foliose; 200 espécimes para morfometria), distribuídos nos estados de Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Rio Grande do Norte e Sergipe, cobrindo a distribuição do clado (informações complementares, tabela S2).

O nosso conjunto de dados foi gerado com 38 caracteres, geralmente avaliados em estudos taxonômicos com *Bothrops* (Carrasco *et al.*, 2019; Barbo *et al.*, 2022). Esses caracteres foram organizados em 25 variáveis discretas e 13 contínuas (a lista completa das variáveis analisadas é apresentada nas informações complementares, tabela S3). As medidas comprimento-rostro-cloacal (SVL) e comprimento da cauda (TL) foram medidos com régua flexível com precisão de milímetros (mm), os restantes das medidas foram aferidos com paquímetro digital com precisão de 0,01 mm. As escamas ventrais foram contadas a partir da primeira escama mais larga do que longa finalizando na última escama antes da placa cloacal, e as subcaudais a partir da primeira escama abaixo da placa anal até o limite inferior da cauda. As fileiras de escamas dorsais foram contadas nas regiões anterior (DSA), média (DSM) e posterior do corpo (DSP). Contamos DSA em uma distância de uma cabeça após a cabeça e DSP a uma distância de uma cabeça atrás da cloaca.

Para detectar e quantificar a variabilidade nos padrões do dorso e laterais da cabeça, contamos as escamas: dorsocefálicas, intersupraoculares, escamas em contatos com a supraocular, suboculares, pré-foveais, escamas gulares, supralabiais, infralabiais, supralabiais e infralabiais em contato com a faixa ocular, Interoculabiais (escamas entre a 4ª escama labial e suboculares). Determinamos o sexo dos indivíduos fazendo uma pequena incisão na base da cauda para avaliar a presença (macho) ou ausência (fêmea) de hemipênis.

Todos os espécimes examinados (informações complementares, tabela S2) estão depositados nas seguintes instituições no Brasil (siglas entre parênteses): Coleção Herpetológica do Núcleo Regional de Ofiologia e Coleção Herpetológica da Universidade Regional do Cariri, depositados na Universidade Federal do Ceará (NUROF e CHURCA), Fortaleza, Ceará, sob os cuidados de Robson Ávila; Coleção Herpetológica da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (CHSA), Mossoró, Rio Grande do Norte, aos cuidados de Daniel Passos; Coleção Herpetológica da Universidade Federal da Paraíba (CHUFPB), João Pessoa, Paraíba, responsabilidade de Daniel Mesquita; Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Pernambuco (CHUFP), Recife, Pernambuco, curadoria de Pedro Nunes; Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (CHUFRN), Natal, Rio Grande

do Norte, cuidados de Elisa Freire; Laboratório de Anfíbios e Répteis, Universidade Federal do Rio Grande do Norte (LAR), Natal, Rio Grande do Norte, sob os cuidados de Adrian Garda; Laboratório Especial de Coleções Zoológicas Instituto Butantan, Herpetologia (LCZ), São Paulo, Felipe Grazziotin.

Análise estatística de diversidade morfológica

Utilizamos dois conjuntos de OTUs (Unidade Taxonômica Operacional) para avaliar a variação morfológica encontrada no estudo, definidas como: OTUs01, categorizado em seis subclados geográfico amostrados ao longo da Caatinga (SC1: Brumado, Caculé, Caitité, Palmas do Monte Alto, Rio do Antônio e Tanhaçu na Bahia; SC3,4,5: Campo Formoso, Casa Nova, Morro do Chapéu, Tucano, Umburanas, Raso da Catarina e Palmeiras na Bahia, e Queimada Nova e São João do Piauí no Piauí; SC6: *Bothrops* sp. e SC7: Vale do Catimbau, Pernambuco), e o conjunto OTUs02, representado pelas linhagens de *B. erythromelas* do norte (SC3,4,5,6,7) e *Bothrops* sp. (SC1) do sul da Caatinga, recuperados em nossa filogenia molecular. Todas as análises foram conduzidas usando R (R Core Team, 2018), nosso script foi baseado em Barbo *et al.*, 2022.

Combinamos variáveis discretas e contínuas na análise multivariada, para analisar os dados morfológicos, usamos métodos estatísticos livres de distribuição. Devido contagens de escamas não ser variáveis contínuas e consequentemente, não devem ser modeladas com distribuições normais, o método estatístico empregado é uma excelente ferramenta, pois evita violar suposições nos modelos (Barbo *et al.*, 2022).

Por meio de análise exploratória, identificamos outliers e possíveis problemas em nosso conjunto de dados, através de inspeção visual de gráficos quantil-quantil, histogramas e bloxplots, em seguida removemos os valores extremos (lista de outliers removidas na tabela S4). Além disso, variáveis não estimadas para todos os indivíduos de um OTUs era completamente removida do conjunto de dados (lista de variáveis removidas na tabela S5). Também removemos do conjunto de dados variáveis que apresentassem variância zero, considerando cada OTUs (lista de variáveis removidas por conjunto de dados na tabela S6). Em nossas análises consideramos usar os resíduos, pois nosso conjunto de dados inclui jovens, subadultos e adultos.

A homocedasticidade dos dados foi testada por meio de Levene com o pacote car R (Fox and Weisberg, 2019). Para testar o dimorfismo sexual, realizamos teste t com correlação P de

Bonferroni para os dados com distribuição normal e teste de Wilcoxon (teste de Mann-Whitney) para os dados com distribuição não normal), usamos o pacote R stats (R Core Team, 2017). Primeiro, avaliamos o dimorfismo sexual considerando todo o conjunto de dados (sem grupos) em seguida, considerando os conjuntos de dados categorizados, OTUs01 e OTUs02 (tabela S7).

Utilizamos as seguintes abordagens: (1) Análise de Componentes Principais (PCA) como abordagem exploratória, e (2) a Análise Discriminante por Mínimos Quadrados Parciais (PLS-DA) para visualizar as diferenças morfológicas entre os grupos. Como o tamanho da amostra para algumas OTUs não foi suficiente para realizar a PCA e a PLS-DA, implementamos um pipeline para simular um conjunto de dados equalizado com 100 indivíduos por OTUs, considerando o tamanho da amostra original para cada OTUs. Geramos o pipeline dos dados simulados pelas seguintes regras: os valores para variáveis discretas e categóricas para cada OTUs foram extraídos de 1) distribuição de Poisson com λ , mediana das variáveis discretas com mais de dois valores; 2) distribuição binomial, proporção do valor mais frequente das variáveis discretas com apenas dois valores; 3) distribuição normal, com média igual a média da OTUs e desvio padrão (DP) igual ao DP da OTUs. Quando a OTUs foi representada por apenas uma amostra no conjunto de dados original, os valores foram extraídos de (4) distribuições binomiais, definidas para uma probabilidade de 0,95. (5) distribuição de Poisson com λ definido como igual ao valor da variável da OTUs; e (6) distribuição normal com média definida como igual ao valor da variável da OTUs e o DP definido como igual ao DP global (considerando todas as OTUs). Com o objetivo de explorar visualmente as diferenças morfológicas entre as OTUs, treinamos os nossos modelos em: (1) usamos o conjunto de dados completo, para obter a melhor estimativa dos componentes latentes (PSL) e dos *scores* de proximidade (RF); e (2) usamos 60% de nossa amostragem como treinamento e 40% como teste para avaliar o comportamento de nossos modelos (evitando usar as mesmas amostras para treinamento e teste). O teste de PLS-DA é interessante em estudos morfométricos com serpentes, pois, (1) a PLS-DA lida com multicolinearidade, e projeta preditores originais em componentes latentes ortogonais, tornando-o robusto quando os preditores são altamente correlacionados; (2) O PLS-DA funciona bem com dados de alta dimensão, como quando temos mais variáveis do que amostras por grupo ($p > n$); (3) O PLS-DA lida bem com conjuntos de dados mistos, incluindo variáveis contínuas e discretas (binárias/multiclasse) e (4) O PLS-DA não requer variância de grupo igual (homocedasticidade) e normalidade multivariada por grupo.

A análise PLS-DA foi realizada no pacote caret (Kuhn, 2008) no R. O conjunto de dados foi escalonado antes da implementação da PCA (PCA de correlação), removemos as variáveis que apresentaram valores de colinearidade superiores a 0,7. A métrica de treinamento para PLS-DA foi definida como "Precisão" e os preditores escalonados foram pré-processados por centralização e escalonamento. O método de validação cruzada repetida foi aplicado, e o conjunto de dados de treinamento foi definido usando três validações cruzadas, com dez repetições para gerar uma estimativa de precisão total de 30%. Aplicamos a regra de "erro padrão único" para selecionar o modelo menos complexo ideal. Os resultados multivariados foram plotados usando os pacotes R ggplot2 (Wickham, 2016) e ggbiplot (Vu, 2011).

Mapa de distribuição de espécies

Após compreendermos a delimitação das espécies construímos um conjunto de dados geográficos. Geramos um mapa com a atual distribuição de *B. erythromelas* e da nova espécie de *Bothrops* que descrevemos aqui (figura1). O mapa foi gerado por meio do software QGIS v.3.40.07 (QGIS Development Team, 2024). Utilizamos as coordenadas indicadas no voucher das coleções, quando disponível, quando o material não tinha a localização geográfica precisa, usamos o Google Earth para obter coordenadas aproximadas com base nas informações disponíveis na coleção científica. Também usamos coordenadas geográficas do “Atlas of Brazilian Snakes: Verified Point-Locality Maps to Mitigate the Wallacean Shortfall in a Megadiverse Snake Fauna” (Nogueira *et al.*, 2019), avaliamos esses registros por meio do contraste com nosso conhecimento atual sobre o grupo.

Figura 1. Mapa com a distribuição geográfica das duas linhagens de *Bothrops erythromelas* estudadas. Os pontos na cor branca são as coordenadas recuperadas no “Atlas of Brazilian Snakes” (Nogueira *et al.*, 2019).



Delimitação de espécies

O nosso principal objetivo nesse estudo foi fornecer evidências de diversidade genotípica e fenotípica em *Bothrops erythromelas*. Para isso, nossa compreensão foi baseada no conceito geral de linhagem, espécies como segmentos de linhagens em evolução separada, proposto por de Queiroz (2005). De acordo com a variação morfológica e os resultados estatísticos, consideramos, que a população norte e sul da Caatinga difere, e cada população, apresenta combinação única de estados de caracteres (sensu Davis and Nixon, 1992).

RESULTADOS

Análise filogenética

Nosso alinhamento concatenado contém 1.370 pb (após excluir os gaps) de mtDNA (710 pb COI e 660 CytB) para 112 indivíduos (83 *B. erythromelas*, 6 *Bothrops* sp., 20 *B. cf. lutzi* e um indivíduo de cada um dos grupos externos *B. jararaca*, *B. diporus* e *B. pubescens*). A topologia da nossa análise bayesiana recuperou alto suporte de probabilidade posterior (100%) entre *Bothrops erythromelas* e *Bothrops* sp. (figura 2), o clado novo que recuperamos é monofilético e foi timidamente recuperado na filogenia molecular de Dal Vechio *et al.*, 2018, quando os autores estudaram a história filogeográfica de *B. bilineatus* e incluíram quatro sequencias de *Bothrops cf. erythromelas*. A nova espécie é filogeneticamente próxima de *B. erythromelas* com distancias genéticas de 1,6 % e 2,5 para os genes COI e CytB, respectivamente. Além disso, apresentamos a distância genética das duas espécies (*Bothrops erythromelas* e *Bothrops* sp.) para *B. lutzi* (ver tabela 1).

Figura 2. Árvore bayesiana concatenada dos Genes COI e CytB. *B. jararaca*, *B. diporus* e *B. pubescens* enraizados como grupo externo e *B. lutzi* como espécie-irmã para as linhagens de *B. erythromelas* e *Bothrops* sp. Os valores nos nós indicam a probabilidade posterior.

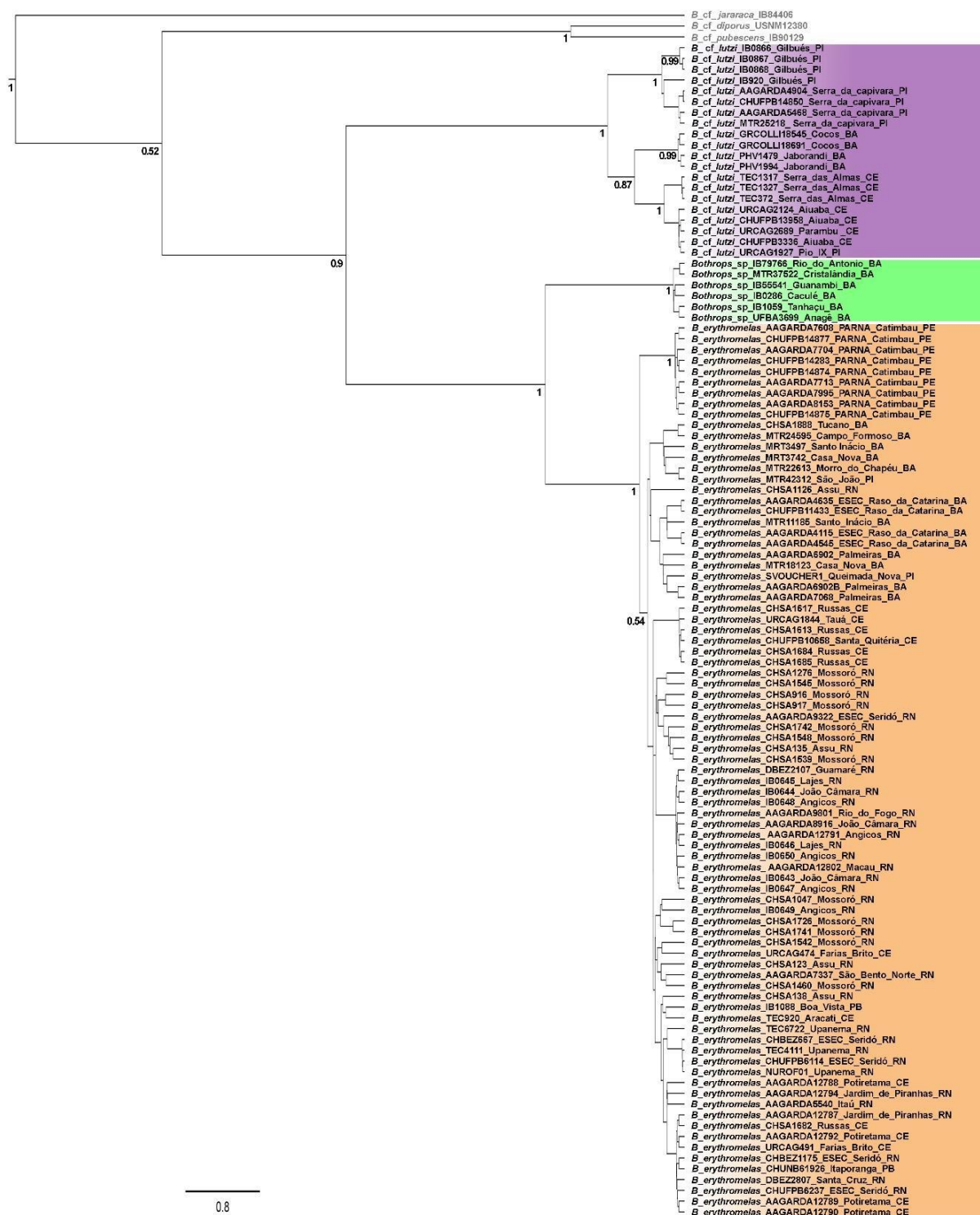


Tabela 1. Distância genética entre as linhagens recuperadas. Genes COI e CytB. Em negrito o erro padrão.

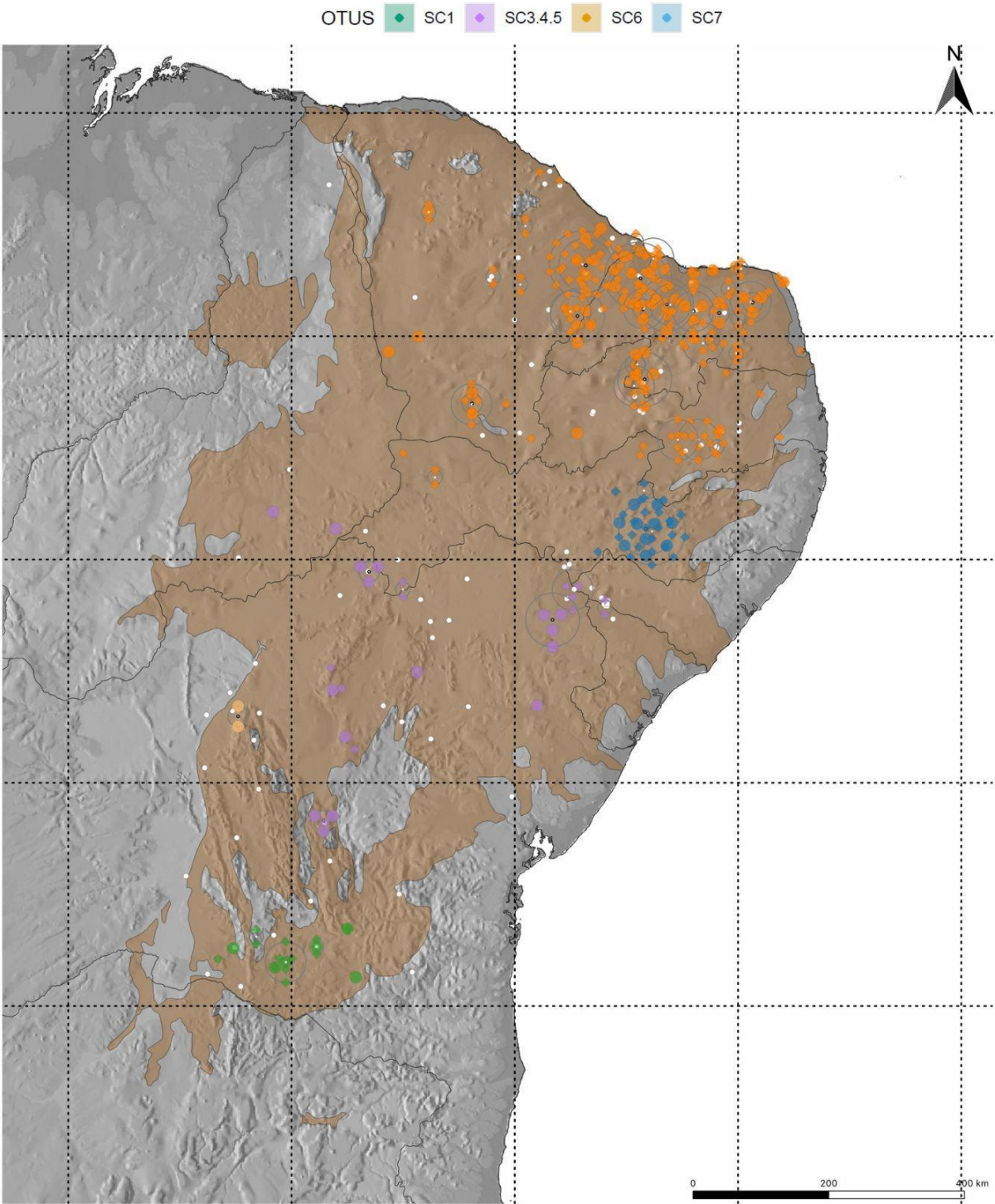
Locus		<i>B. erythromelas</i>	<i>Bothrops</i> sp.	<i>B. lutzi</i>
Gene COI	<i>B. erythromelas</i>		0.0045	0.0075
	<i>Bothrops</i> sp.	0.0164		0.0072
	<i>B. lutzi</i>	0.0460	0.0439	
Gene CytB	<i>B. erythromelas</i>		0.0058	0.0085
	<i>Bothrops</i> sp.	0.0247		0.0081
	<i>B. lutzi</i>	0.0522	0.0499	

Análise morfológica

Um mapa apresentando a distribuição das localidades amostradas e das OTUs testadas nas análises morfológicas é amostrado na figura 3. Neste mapa, os pontos coloridos representam hipótese de estrutura geográfica dos subclados distribuídos ao longo da Caatinga. Essa hipótese, baseia-se nos resultados filogenéticos e na distribuição conhecida de *B. erythromelas*.

Quando quatro OTUs foram consideradas em conjunto (conjunto de dados OTUs01), todas as análises multivariadas indicaram sobreposição entre a variação morfológica apresentada nos subclados geográficos, exceto, o subclados SC1, do sul da Caatinga. Quando consideramos duas OTUs (conjunto de dados OTUs02), as populações do norte e sul da Caatinga também apresentam distribuição distinta no espaço multivariado, assim, a população do sul da caatinga foi consistentemente recuperada como um cluster distinto em todas as análises multivariadas.

Figura 3. Estrutura geográfica dos subclados de *Bothrops erythromelas* e *Bothrops* sp. distribuídos ao longo da Caatinga. O subclados rosa-claro (SC2, Santo Inácio, BA) não entrou em nossas análises morfológicas, apenas na filogenia molecular, pois tínhamos apenas amostra de tecidos dos exemplares. (SC1: Brumado, Caculé, Caitité, Palmas do Monte Alto, Rio do Antônio e Tanhaçu na Bahia; SC3.4.5: Campo Formoso, Casa Nova, Morro do Chapéu, Tucano, Umburanas, Raso da Catarina e Palmeiras na Bahia, e Queimada Nova e São João do Piauí no Piauí; SC6: *Bothrops* sp. e SC7: Vale do Catimbau, Pernambuco)



Na análise de componentes principais (PCA), no OTUs01, os componentes explicam para ambos os sexos: 13.3% e 14.6% para os dados reais, e 7.7% e 8.6% para os simulados; para fêmeas: 12.1% e 14.6% dos dados reais, e 10.7% e 18% dados simulados e machos 13.6% e 19.9 % dados reais e 11.2% e 17.4% dados simulados (figura 4a-c).

Para a OTUs02, considerando, *B. erythromelas* e *Bothrops new sp.*, os componentes explicam para ambos os sexos: 12% e 15.6% para os dados reais, e 7.1% e 11.5% para os simulados; para fêmeas: 11.6% e 15.5% dos dados reais, e 6.9% e 22.7% dados simulados e machos 13.4% e 16 % dados reais e 7.2% e 22.8% dados simulados (figura 5a-c).

Da mesma forma, com base no conjunto de dados simulados, a análise a PLS-DA também reconheceu diferenciação no espaço multivariado na OTUs01 e na OTUs02. Para a OTUs01 os dois primeiros componentes explicam para machos e fêmeas: 80.9% (40.5 e 40.4) e para OTUs02 100% (30.8% e 69.2%), só fêmeas: 82.3% (33.2% e 49.1%) na OTUs01 e 100% (18.7% e 81.3%) para OTUs02 e machos: 83.5% (31.1% e 52.4%) OTUs01 e 100% (13.9% e 86.1%) OTUs02 (figura 6a-c).

Figura 4. Diagramas de dispersão bidimensionais mostrando os resultados das análises multivariadas de PCA (Análise de Componentes Principais) das populações de *Bothrops erythromelas* ao longo da Caatinga, com base no conjunto de dados OTUs01. (a) primeiros dois componentes para machos e fêmeas com os dados reais (esquerda) e dados simulados (direita); (b) para fêmeas com os dados reais (esquerda) e dados simulados (direita) e (c) para machos com os dados reais (esquerda) e dados simulados (direita).

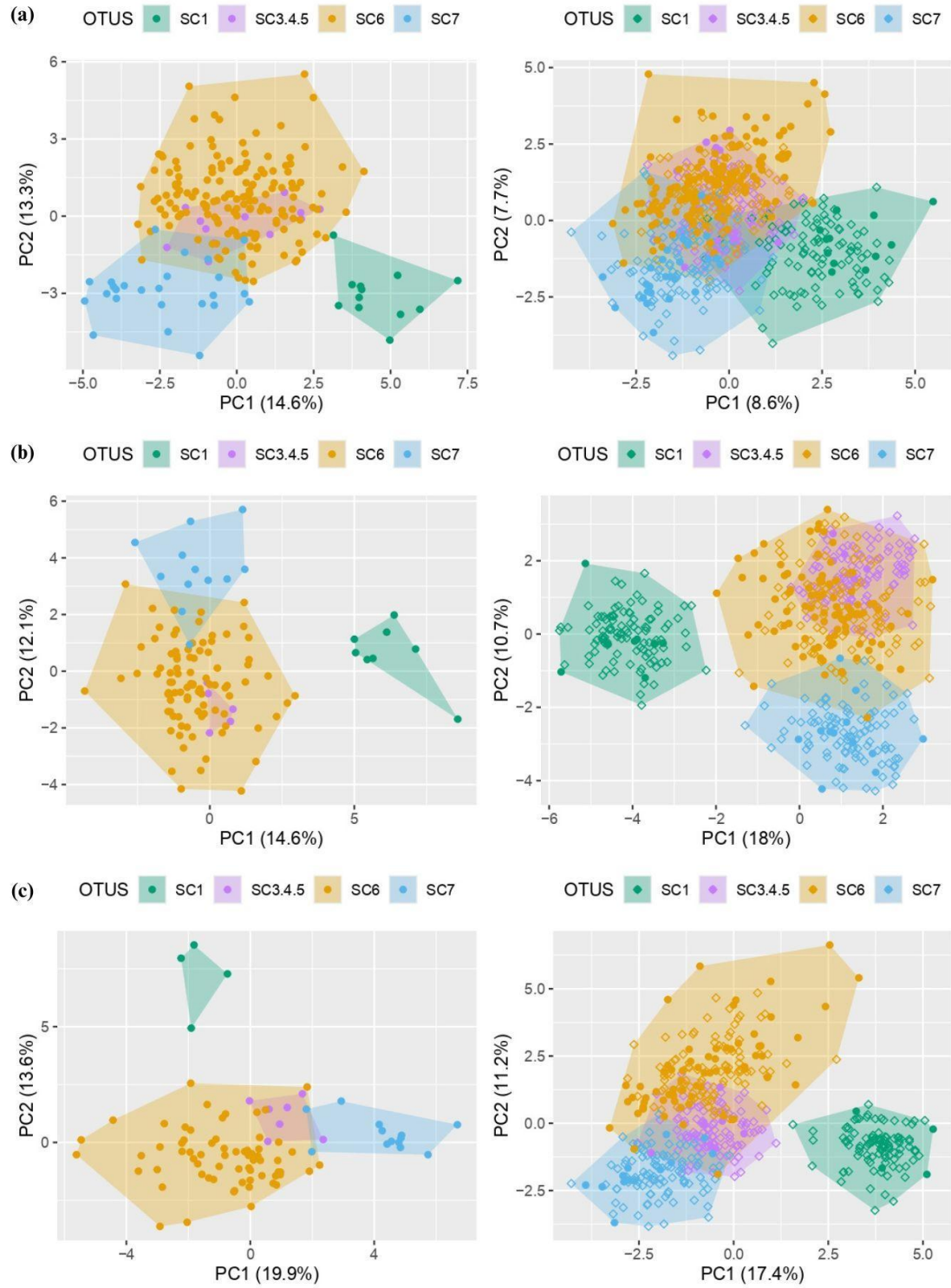


Figura 5. Diagramas de dispersão bidimensionais mostrando os resultados das análises multivariadas de PCA (Análise de Componentes Principais) das populações de *Bothrops erythromelas* ao longo da Caatinga, com base no conjunto de dados OTUs02. (a) primeiros dois componentes para machos e fêmeas com os dados reais (esquerda) e dados simulados (direita); (b) para fêmeas com os dados reais (esquerda) e dados simulados (direita) e (c) para machos com os dados reais (esquerda) e dados simulados (direita).

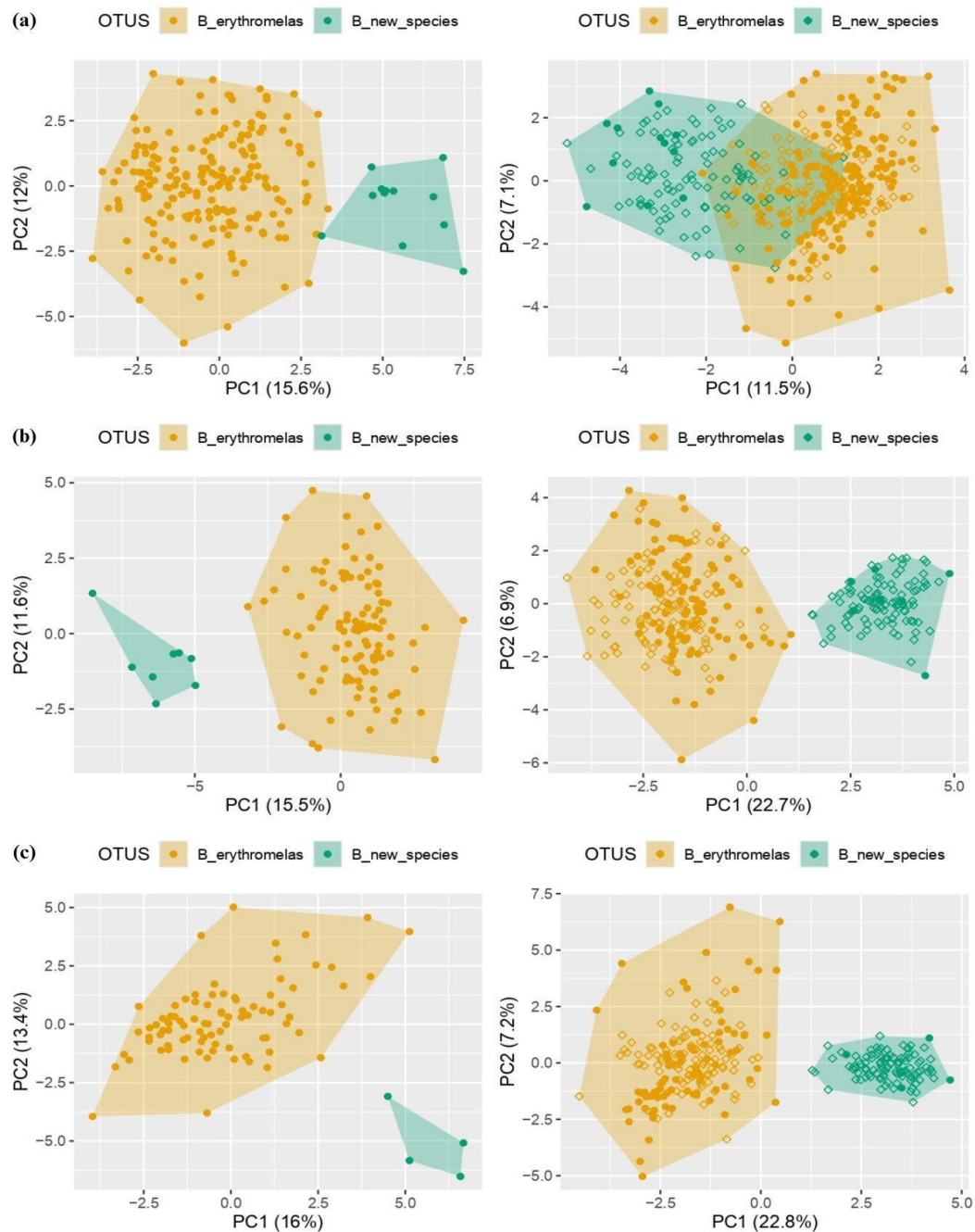
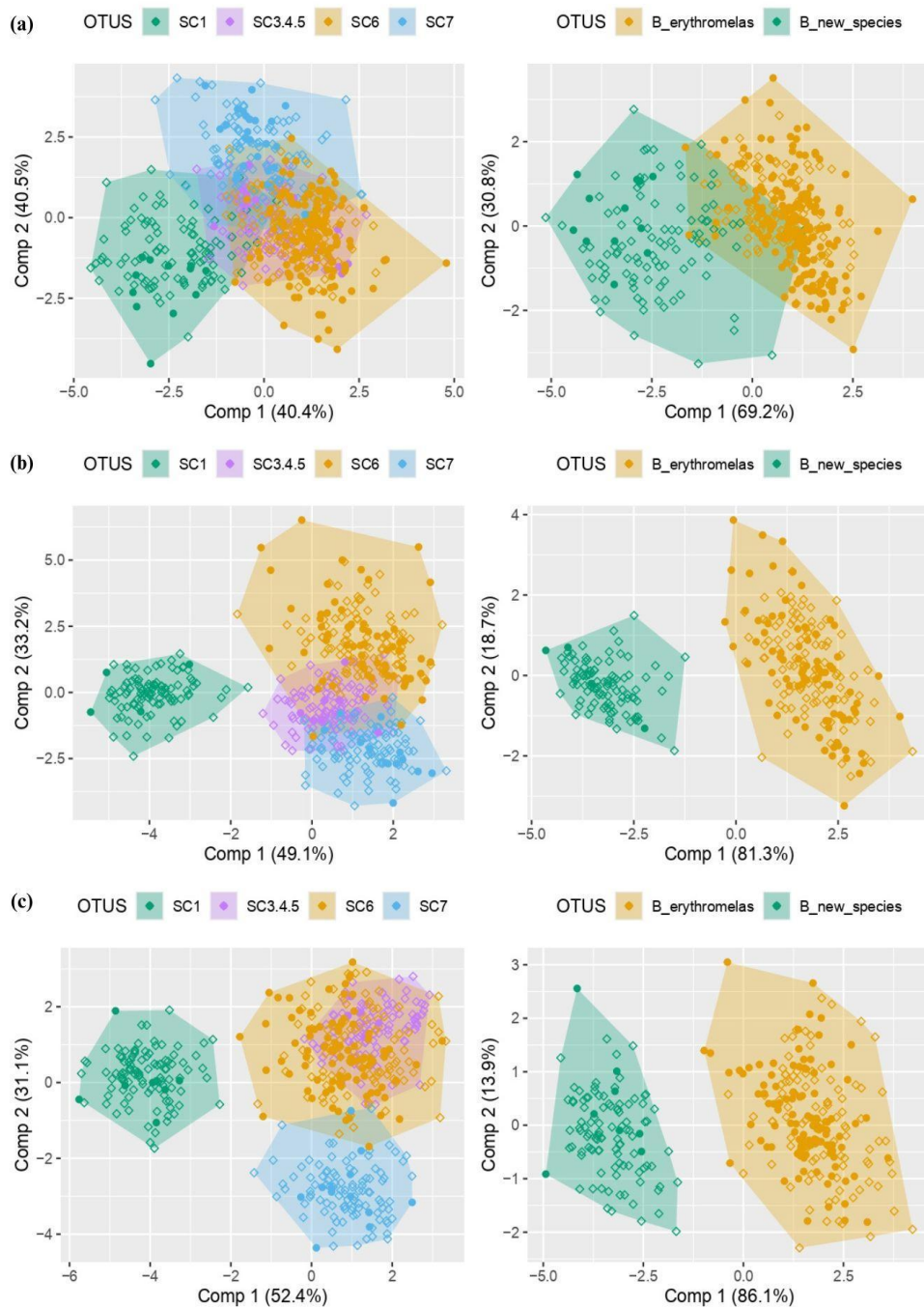


Figura 6. Diagramas de dispersão bidimensionais mostrando os resultados das análises multivariadas de PLS-DA (Análise Discriminante de Mínimos Quadrados Parciais) das populações de *Bothrops erythromelas* ao longo da Caatinga. (a) primeiros dois componentes para machos e fêmeas com os dados de OTUs01 (esquerda) e dados da OTUs02 (direita); (b) para fêmeas com os dados OTUs01 (esquerda) e dados da OTUs02 (direita); e (c) para machos com os OTUs01 (esquerda) e dados da OTUs02 (direita).



Embora apresente algumas sobreposições, a análise univariada para diversas variáveis também indica que a população do sul é facilmente distinguida de todas as outras populações ao longo da Caatinga, (baixa sobreposição, aproximadamente 1.5%). De modo geral, a população do sul da Caatinga apresenta mais escamas ventrais do que as outras populações de *B. erythromelas*, menor número de escamas infralabiais em contato com a faixa ocular do lado direito do corpo, mais escamas dorsais na região posterior do corpo quando comparada a todas as outras populações (Figura 7 e 8).

Figura 7. Bloxplots com as variações nas escamas das populações de *Bothrops erythromelas* (SC1: Brumado, Caculé, Caitité, Palmas do Monte Alto, Rio do Antônio e Tanhaçu na Bahia; SC3,4,5: Campo Formoso, Casa Nova, Morro do Chapéu, Tucano, Umburanas, Raso da Catarina e Palmeiras na Bahia, e Queimada Nova e São João do Piauí no Piauí; SC6: *Bothrops* sp. e SC7: Vale do Catimbau, Pernambuco). Escamas: VeS (número de escamas ventrais), ILSOSR (número de escamas infralabiais em contato com a faixa ocular do lado direito do corpo) e DSP (número de escamas dorsais na região posterior do corpo).

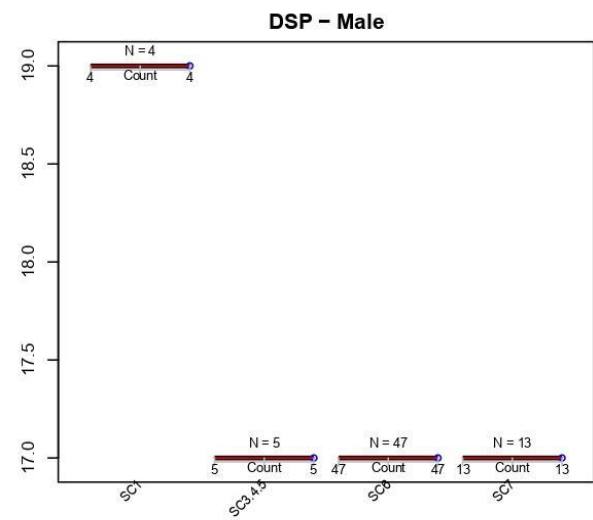
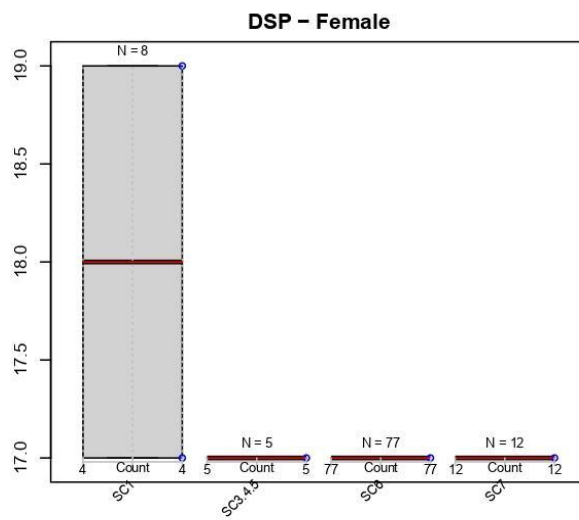
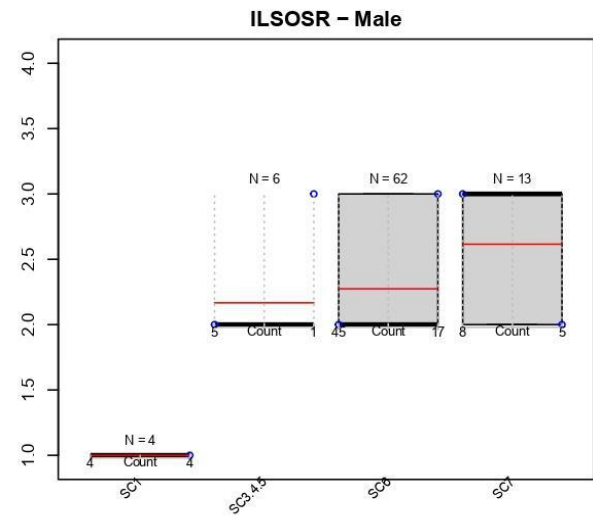
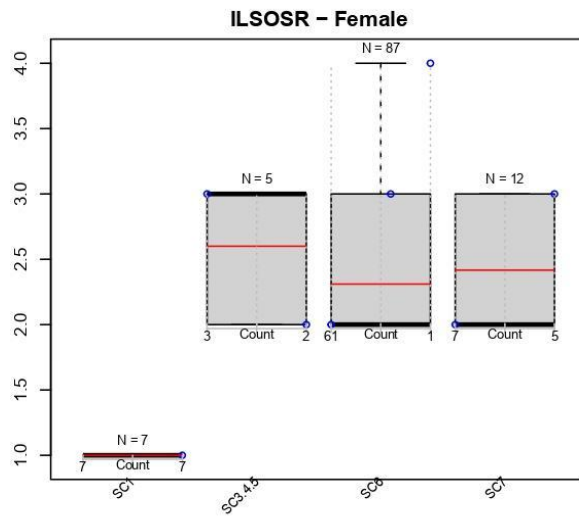
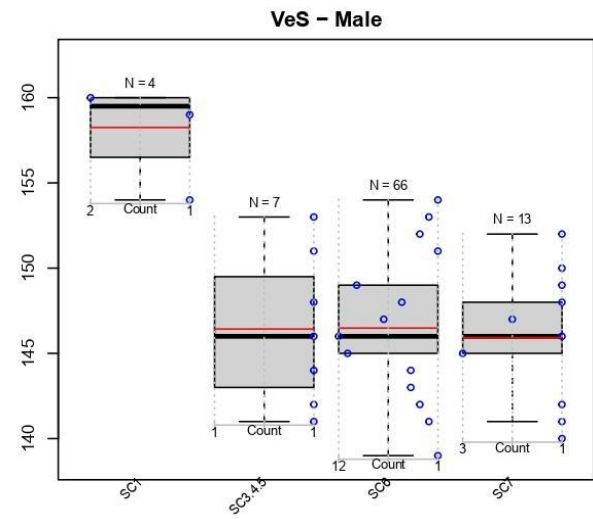
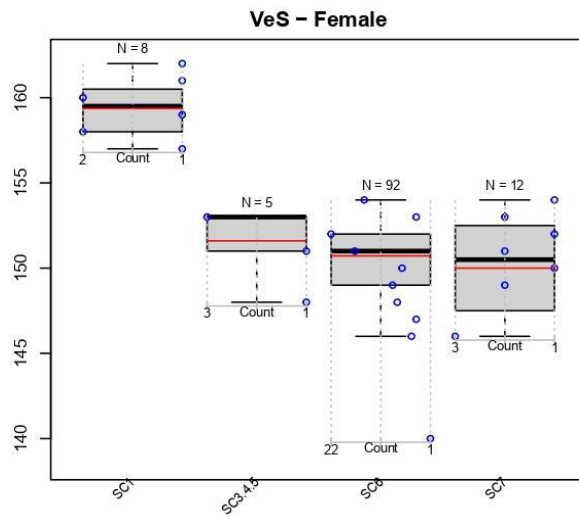
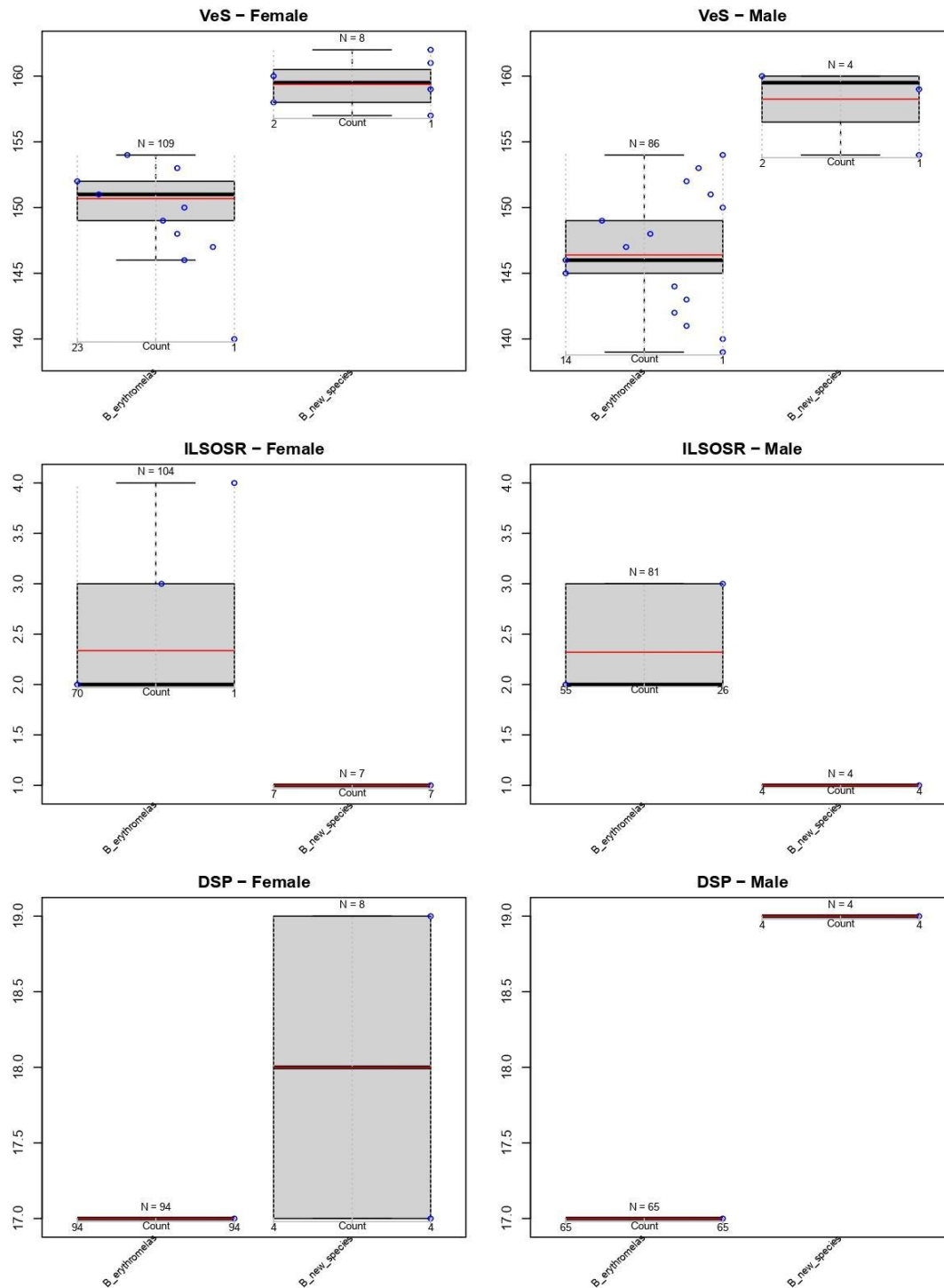


Figura 8. Bloxplots com as variações nas escamas nas linhagens de *Bothrops erythromelas* (norte da Caatinga) e *Bothrops* sp. (sul da Caatinga). Escamas: VeS (número de escamas ventrais), ILSOSR (número de escamas infralabiais em contato com a faixa ocular do lado direito do corpo) e DSP (número de escamas dorsais na região posterior do corpo).



A distinção morfológica demonstrada pela população de *Bothrops* do sul da Caatinga também se reflete nos resultados significativos da PERMANOVA Pareada, indicando que esta população é significativamente diferente de todas as outras espécies e populações de *B. erythromelas* (Tabela 2).

Tabela 2. Resultados da PERMANOVA com as variações e significâncias entre as populações de *Bothrops erythromelas* ao longo da Caatinga (OTUs01) e entre *B. erythromelas* e *Bothrops new species* (OTUs02).

OTUs01 - PERMANOVA - Complete dataset							
pairs	Df	Sums Of Sqs	F. Model	R2	p. value	p. adjusted	sig
SC3.4.5 vs SC6	1	338.9460	2.598580	0.02154735	0.039	0.234	
SC3.4.5 vs SC7	1	822.0062	7.493804	0.05971453	0.001	0.006	*
SC3.4.5 vs SC1	1	4436.2626	48.019015	0.28923804	0.001	0.006	*
SC6 vs SC7	1	695.0830	4.691996	0.03824207	0.014	0.084	
SC6 vs SC1	1	6111.3090	46.709552	0.28358739	0.001	0.006	*
SC7 vs SC1	1	5031.2475	45.700090	0.27916961	0.001	0.006	*
OTUs01 - PERMANOVA - only Females							
SC3.4.5 vs SC6	1	277.0107	4.398712	0.07049364	0.002	0.012	
SC3.4.5 vs SC7	1	635.6465	13.571271	0.18961897	0.001	0.006	*
SC3.4.5 vs SC1	1	2565.8125	68.074651	0.53995510	0.001	0.006	*
SC6 vs SC7	1	259.4646	3.765104	0.06095843	0.002	0.012	
SC6 vs SC1	1	2705.2471	45.263600	0.43833064	0.001	0.006	*
SC7 vs SC1	1	2391.0686	54.804875	0.48583782	0.001	0.006	*
OTUs01 - PERMANOVA - only Males							
SC3.4.5 vs SC6	1	364.0405	4.151605	0.06679803	0.001	0.006	*
SC3.4.5 vs SC7	1	498.8476	7.038129	0.10821543	0.001	0.006	*
SC3.4.5 vs SC1	1	2340.0413	53.042727	0.47767853	0.001	0.006	*
SC6 vs SC7	1	637.1399	6.583693	0.10194049	0.002	0.012	
SC6 vs SC1	1	3677.8781	52.530801	0.47525939	0.001	0.006	*
SC7 vs SC1	1	3212.9331	60.387898	0.51008506	0.001	0.006	*
OTUs02 - PERMANOVA - Complete dataset							
<i>B. erythromelas</i> vs <i>B. new species</i>	1	5073.866	37.7337	0.2422963	0.001	0.001	**
OTUs02 - PERMANOVA - only Females							
<i>B. erythromelas</i> vs <i>B. new species</i>	1	2476.478	40.55901	0.4115201	0.001	0.001	**
OTUs02 - PERMANOVA - only Males							
<i>B. erythromelas</i> vs <i>B. new species</i>	1	2873.758	41.91278	0.4194937	0.001	0.001	**

Desta forma, as serpentes do sul da Caatinga formam um clado monofilético diagnosticáveis, com combinação única de estados de caracteres (sensu Davis and Nixon, 1992), portanto, descrevemos esta população como uma nova espécie para o grupo *B. neuwiedi*.

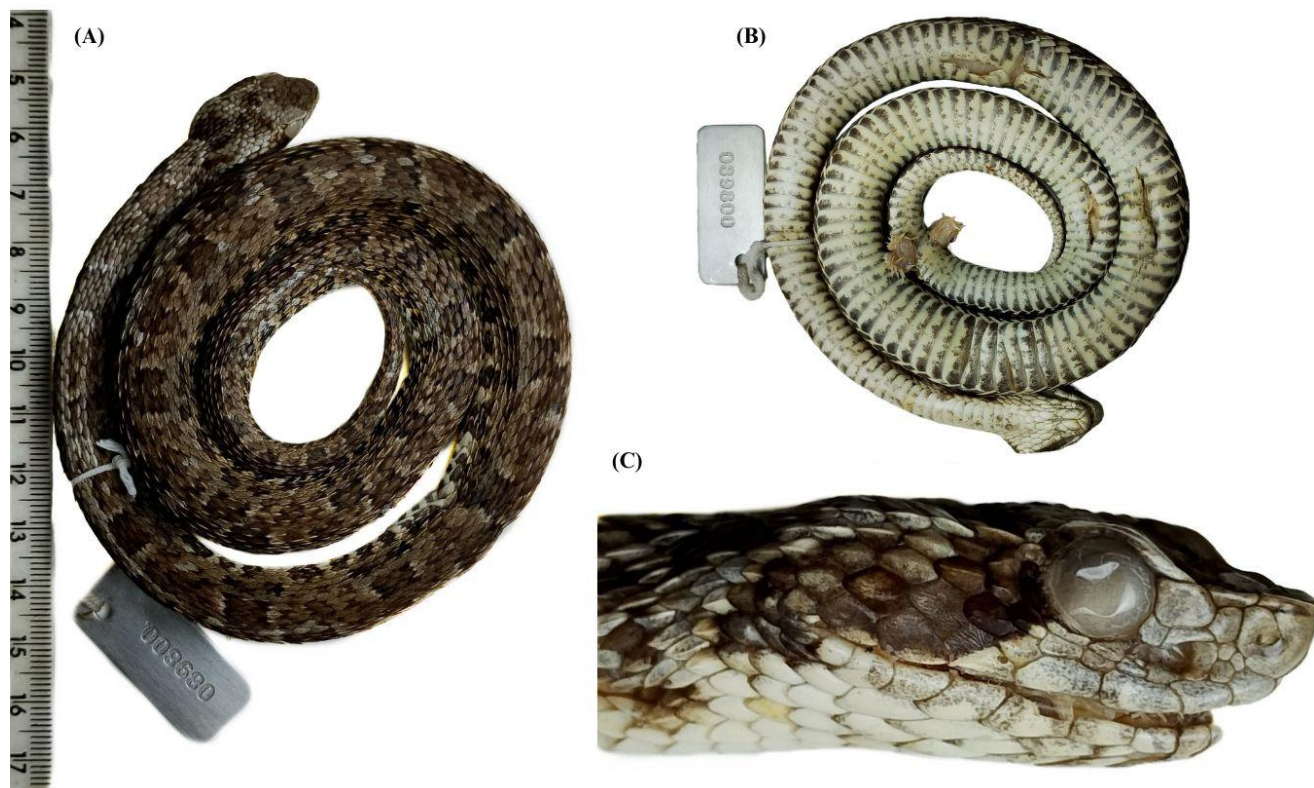
Bothrops sp. nov.

(figuras 9-11)

Holótipo: IBSP089800 (genética IB0286), um macho sub-adulto, exemplar procedente da recepção do Instituto Butantan, sob o número do protocolo da recepção: 20180217899 (por questões legais, o nome da pessoa que fez a entrega não pode ser divulgado). Data de coleta: 18 de fevereiro de 2018, data da entrada da serpente na coleção: 19 de fevereiro de 2018. Localidade: Caculé (lat. -14,484, long. -42,22; entre Brumado e Bom Jesus da Lapa), estado da Bahia, Brazil (figura 9a-c).

Descrição do holótipo: macho sub-adulto; comprimento total 529,42 mm; SVL 454 mm; MBH 12,7; MBW 13,27; TL 75,42 mm (14,3% do comprimento total), TW 7,08; TR 431,99 mm; medidas da cabeça: HL 22,01 mm (5,09% do tronco); HW 12,56 mm; HH 8,62 mm. Sulco mental 6,56 mm de comprimento, escama cantal 0,73 mm, distância internasal 4,18 mm, distância interocular 10,58 mm; distância entre o olho e fosseta 1,47 mm. Número de escamas ventrais 159; subcaudais 45; 25 número de manchas dorsolaterais até a cloaca; 22 escamas dorsocefálicas; uma escama cantal; uma escamas internasais; quatro escamas intersupraocular; escamas em contato com as supraoculares nove (lado direito) e 11 (lado esquerdo); três escamas pré-foveais; três escamas suboculares; duas escamas entre a 4ª escama labial e o olho do lado direito e esquerdo; quatro escamas gulares; oito escamas supralabiais do lado direito e esquerdo; quatro supralabiais em contato com a faixa ocular do lado direito e esquerdo; infralabiais do lado direito (10) e (11) lado esquerdo; uma escama infralabial em contato com a faixa ocular do lado esquerdo e direito. O número de escamas dorsais foi reduzido de 23 na porção anterior, 21 na porção média e 19 na porção posterior.

Figura 9. Holótipo de *Bothrops* sp. nov. (IBSP089800, macho sub-adulto, coletado em Caculé, BA). Em (A) vista dorsal, (B) vista ventral e (C) vista lateral da cabeça.



Fotos: Livia Corrêa

Parátipos: 11 espécimes. Estado da Bahia, nos municípios, Brumado: IBSP046063 e IBSP082790 (fêmeas, adultas); Caetitê: CHSA760-761 (fêmeas, adulta e jovem, respectivamente); Palmas de Monte Alto: CHURCA14577 (macho, adulto); Rio do Antônio: IBSP094953-094955 e 090124 (fêmeas, adultas) IBSP079766 (macho, adulto); Tanhaçu: IBSP091575 (macho, adulto).

Diagnose e comparação: *Bothrops* sp. nov. é colocado no gênero *Bothrops* com base em evidências filogenéticas (figura 2). Por ter o bordo anterior da fosseta loreal separada da 2ª supralabial distingue de pelo menos outras 22 espécies de *Bothrops* (Campbell and Lamar 2004). Por outro lado, compartilha essa característica morfológica juntamente com outras 15 espécies (Silva and Rodrigues 2008). No entanto, a nova espécie faz parte do grupo *B. neuwiedi*, que é representada pelas menores serpentes do gênero, a nova espécie com o tamanho corporal nos adultos (350-826 mm), e é filogeneticamente mais próxima de *Bothrops erythromelas*. A espécie é diagnosticada e distingue de todas as populações de *Bothrops erythromelas* com base

na seguinte combinação de caracteres: (1) número de escamas ventrais nos machos de 139-154 ($n = 86$) em *B. erythromelas* versus 154-160 ($n = 4$) em *Bothrops* sp., nas fêmeas 140-154 ($n = 109$) em *B. erythromelas* versus 157-162 ($n = 8$) em *Bothrops* sp.; (2) número de escamas infralabiais em contato com a faixa ocular do lado direito do corpo, em *B. erythromelas* apresenta de 2-3 ($n = 81$) nos machos e 2-4 ($n = 104$) nas fêmeas, enquanto a nova espécie ($n = 12$) possui apenas uma escama infralabial em contato com a faixa ocular do lado direito do corpo em ambos os sexos, exceto um macho que apresentou duas escamas em contato com faixa ocular do lado esquerdo; (3) a faixa ocular em *B. erythromelas* forma uma curva bem pronunciada e atinge mais de três escamas gulares, e em *Bothrops* sp. nov. a faixa tem um formato mais reto, atingindo de três a nenhuma escamas gulares; (4) número de escamas dorsais na região posterior do corpo nos machos de 15-17 ($n = 81$) em *B. erythromelas* versus 19 ($n = 4$) em *Bothrops* sp., nas fêmeas 15-17 ($n = 104$) em *B. erythromelas* versus 17-19 ($n = 8$) em *Bothrops* sp.; (5) número de manchas dorsolaterais no corpo até a cloaca nos machos de 14-22 ($n = 79$) em *B. erythromelas* versus 21-26 ($n = 4$) em *Bothrops* sp. (Figura 10 (A-C); Tabela S8 e S9).

Figura 10. Comparação morfológica entre *B. erythromelas* (esquerda, CHSA1460, fêmea, adulta, coletada em Mossoró, RN) e *Bothrops* sp. nov. (direita, CHSA760, fêmea, adulta, coletada em Caetité, BA). Em (a) vista dorsal da cabeça, (b) vista ventral da cabeça e (c) vista lateral da cabeça. Escala (10 mm).

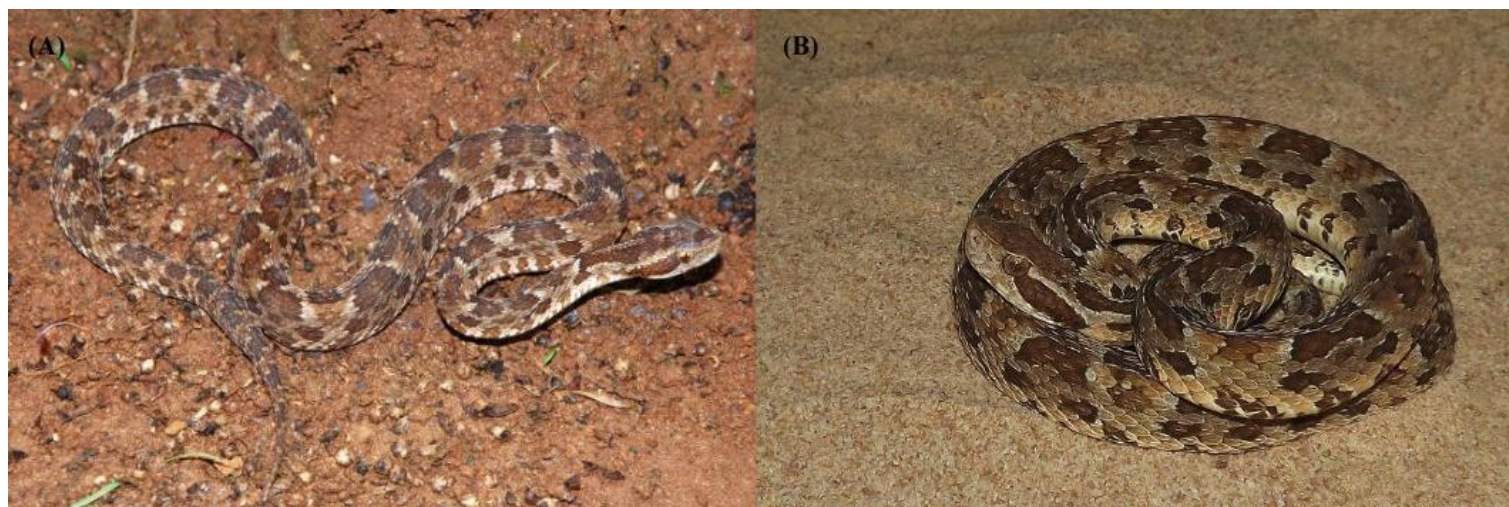


Fotos: José Eduardo

Distribuição e habitat: *Bothrops* sp. nov. é uma serpente com hábito terrestre, com distribuição geográfica endêmica e restrita ao sul da Caatinga, atualmente com registros apenas para os municípios de Brumado, Caculé, Caitité, Palmas do Monte Alto, Rio do Antônio e Tanhaçu na Bahia (figura 1 e 3).

Cor em vida: Fundo do dorso do corpo alaranjado com manchas dorsolaterais irregulares pretas, o dorso da cabeça segue o mesmo padrão. Faixa pós-ocular preta bem definida. O ventre branco salpicado em preto (figura 11).

Figura 11. Exemplar em vida de *Bothrops* sp. nov. (A) Fêmea, adulta, coletada em Rio do Antonio, BA e (B) CHURCA14577, macho, adulto, coletado em Palmas de Monte Alto, BA



Fotos: (A) Marcelo Duarte e (B) Guilherme Gonçalves

Etimologia: em sigilo. Será divulgado após publicação do manuscrito.

DISCUSSÃO

Biodiversidade da Caatinga

O entendimento sobre a biodiversidade é inconstante e dinâmico, uma vez que novas espécies podem ser descobertas por meio de revisões taxonômicas e descrições científicas. Paralelamente, muitas espécies enfrentam o risco de extinção antes mesmo de serem devidamente documentadas e reconhecidas pela comunidade científica, evidenciando a importância de esforços contínuos para a conservação e o estudo da biodiversidade (Puerto *et al.* 2001). Diante de sua localização na Região Neotropical, uma área de elevado interesse biológico, o Brasil configura-se como protagonista no cenário global no que tange à sua biodiversidade, sobretudo, para anfíbios e répteis (Segalla *et al.* 2021; Guedes *et al.* 2023).

A Caatinga, bioma, exclusivo brasileiro, globalmente se constitui como a maior floresta tropical seca sazonal da América do Sul (Silva *et al.*, 2017; Silva *et al.*, 2018), com elevada diversidade de espécies endêmicas (Hauff, 2010; Gutiérrez and Marinho-Filho 2017; Garda *et al.*, 2018; Moro *et al.*, 2024). No que diz respeito à fauna, o bioma abriga mais de 1.400 espécies de vertebrados, das quais aproximadamente 23% são endêmicas (Garda *et al.*, 2018). No total de todas as espécies, 125 encontram-se ameaçadas de extinção; 47 delas endêmicas e 78 não endêmicas, conforme informações do Livro Vermelho (2018). Além disso, a Caatinga tem sido identificada como uma das regiões ecológicas do globo mais suscetíveis às alterações climáticas projetadas para o século XXI (Santos *et al.*, 2014; Seddon *et al.*, 2016). Diante do exposto, planejamento que visem ampliação de áreas de conservação e preservação da Caatinga e suas espécies são urgentes.

Conservação da nova espécie

Como observado por Alfred R. Wallace (1852, 1855), espécies com relação filogenética próxima tendiam a ocorrer em regiões geográficas próximas, mas não sobrepostas. Observamos em *Bothrops* sp. nov., atualmente com registro em apenas seis municípios da Bahia (Brumado, Caculé, Caitité, Palmas do Monte Alto, Rio do Antônio e Tanhaçu), diferentemente de *B. erythromelas* (espécie-irmã), que pela nossa filogenia é amplamente distribuída no restante da região. Além disso, as diferenças populacionais nos fenótipos podem responder à divergência genética e à estrutura filogeográfica em geral, por meio de isolamento por distância, efeitos pleiotrópicos, adaptações locais em resposta a diferentes habitats ou por interações bióticas (Funk *et al.*, 2009; Zamudio *et al.*, 2016; Köhler *et al.*, 2017). Desta forma, a variação ambiental, aliada aos limites de dispersão determinados pela distância geográfica, pode atuar de forma conjunta na modulação da diferenciação fenotípica em pequenos vertebrados (Sun *et al.*, 2013; Engen and Saether, 2016), provavelmente, tenha ocorrido com *B. erythromelas* e *Bothrops* sp. nov.

Bothrops sp. nov. caracteriza-se como uma espécie críptica. No entanto, a nova espécie distingue geograficamente, pela genética e em pelo menos dez variáveis discretas, com baixa sobreposição na morfologia (cerca de 1.5%), quando comparado a espécie-irmã. A maior ameaça a conservação de *Bothrops* sp. nov. passa pelos múltiplos desafios que a Caatinga vem enfrentando, como, intensificação da aridez e crescente pressão antrópica, que estão levando à perda de biodiversidade e à degradação dos ecossistemas. A extinção de espécies, o uso excessivo dos recursos naturais e a fragmentação dos habitats são algumas das consequências

destas pressões (Sá and Sousa 2024). Desta forma, proteger o habitat dessa espécie, incluindo a criação de áreas protegidas, monitoramento e incentivos em pesquisa continua sobre a biologia e ecologia da espécie é uma interessante estratégia na preservação a longo prazo de *Bothrops* sp. nov.

REFERÊNCIAS

- Albuquerque NR, Martins RH, Carvalho PS, Shepard DB, Santana DJ (2025). A new species of parrot snake, *Leptophis* (Serpentes: Colubridae) from the Brazilian Cerrado. PeerJ, 13:e18528. Doi:10.7717/peerj.18528
- Albuquerque NR, Santos FM, Borges-Nojosa DM, Ávila RW (2022). A New Species of Parrot-Snake of the Genus *Leptophis* Bell, 1825 (Serpentes, Colubridae) from the Semi-Arid Region of Brazil. South American Journal of Herpetology, 23:7–24. Doi:10.2994/SAJH-D-19-00113.1.
- Andrade-Lima D (1982). Present-day forest refuges in northeastern Brazil. In: G.T. Prance (ed.). Biological diversification in the tropics, 245-251p., Columbia University Press, Nova York.
- Barbo FE, Grazziotin FG, Pereira-Filho GA, Freitas MA, Abrantes SHF, Kokubum MNC (2022). Isolated by dry lands: integrative analyses unveil the existence of a new species and a previously unknown evolutionary lineage of Brazilian Lanceheads (Serpentes: Viperidae: *Bothrops*) from a Caatinga moist-forest enclave. Canadian Journal of Zoology, 100:147–159. doi:10.1139/cjz-2021-0131.
- Bruford MW, Hanotte O, Brookfield JFY, Burke T (1992). Single-locus and multilocus DNA fingerprinting, 225–269 p. In: Hoelzel, A. R. 1 Ed. Molecular genetic analyses of populations: *A Practical Approach*. Oxford: IRL Press, 315 p.
- Campbell JA, Lamar WW (2004). The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere, Comstock (Cornell University Press), Ithaca, NY, p. 962.
- Carrasco PA, Mattoni CI, Leynaud GC, Scrocchi GJ (2012). Morphology, phylogeny and taxonomy of South American bothropoid pitvipers (Serpentes, Viperidae). Zoologica Scripta, 41, 109-124.
- Costa JCL, Graboski R, Grazziotin FG, Zaher H, Rodrigues MT, Prudente ALC (2022). Reassessing the systematics of *Leptodeira* (Serpentes, Dipsadidae) with emphasis in the South American species. Zoologica Scripta, 51, 415–433. doi: 10.1111/zsc.12534.
- Dal Vechio F, Prates I, Grazziotin FG, Zaher H, Rodrigues MT (2018). Phylogeography and historical demography of the arboreal pit viper *Bothrops bilineatus* (Serpentes, Crotalinae)

- reveal multiple connections between Amazonian and Atlantic rain forests. *Journal of Biogeography*, 45, 2415-2426.
- Davis JJ, Nixon KC (1992). Populations, genetic variation, and the delimitation of phylogenetic species. *Systematic Biology*, 41: 421–435. Doi:10.1093/sysbio/41.4.421.
- Edgar RC (2004). MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. *BMC Bioinformatics* 5, 113. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-5-113>
- Engen S, Sæther B (2016). Phenotypic evolution by distance in fluctuating environments: the contribution of dispersal, selection and random genetic drift. *Theoretical Population Biology*, 109, 16–27. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2016.01.003>
- Fenwick AM, Gutberlet RL Jr., Evans JA, Parkinson CL (2009). Morphological and molecular evidence for phylogeny and classification of South American pitvipers, genera *Bothrops*, *Bothriopsis*, and *Bothrocophias* (Serpentes: Viperidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, (156), 617 – 640.
- Fox J, Weisberg S (2019). *An R companion to applied regression*. Thousand Oaks: Sage.
- Funk WC, Cannatella DC, Ryan MJ (2009). Genetic divergence is more tightly related to call variation than landscape features in the amazonian frogs *Physalaemus petersi* and *P. freibergi*. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 1839–1853. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01795.x>
- Garda AA, Lion MB, Lima SMDQ, Mesquita DO, Araujo HFPD, Napoli MF (2018). Os animais vertebrados do Bioma Caatinga. *Ciência e Cultura*, 70(4), 29-34. Doi:<http://dx.doi.org/10.21800/2317-66602018000400010>.
- Glaw F, Kucharczycki C, Koehler J, Vences M, Nagy ZT (2013). Resolving an enigma by integrative taxonomy: *Madagascarophis fuchsi* (Serpentes: Lamprophiidae), a new *opisthoglyphous* and microendemic snake from northern Madagascar. *Zootaxa*, 3630(2), 317–332 Doi:10.11646/zootaxa.3630.2.7.
- Guedes TB, Entiauspe-Neto OM, Costa HC (2023). Lista de répteis do Brasil: atualização de 2022. *Herpetologia Brasileira*, 12 (1). Doi: <https://doi.org/10.5281/zenodo.7829013>.
- Gutiérrez E, Marinho-Filho J (2017). The mammalian faunas endemic to the Cerrado and the Caatinga. *ZooKeys*, 644, 105-157. Doi:10.3897/zookeys.644.10827.

- Hauff SN (2010). Representatividade do Sistema Nacional de Conservação de Unidades de Conservação na Caatinga. PNUD, Programa das Nações Unidas para o Desenvolvimento, Brasília. p.1-54.
- Köhler J, Jansen M, Rodríguez A, Kok PJR, Toledo LF, Emmrich M, Glaw F, Haddad CFB, Rödel MO, Vences M (2017). The use of bioacoustics in anuran taxonomy: Theory, terminology, methods and recommendations for best practice. *Zootaxa*, 4251, 1–124. Doi:<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4251.1.1>
- Kuhn M (2008). Building predictive models in R using the caret package. *Journal of Statistical Software* 28, 1–26. Doi:[10.18637/jss.v028.i05](https://doi.org/10.18637/jss.v028.i05).
- Lacerda GMC (2023). Redescobrimos tesouros: um olhar sobre a biodiversidade da Caatinga na atualidade. *Revista Macambira, Serrinha (BA)*, 8(1), e081018. Doi:<https://doi.org/10.35642/rm.v8i1.1396>
- Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Volume I, 1. ed. Brasília, DF: ICMBio/MMA, 2018. 492 p.
- Machado T, Silva VX, Silva MJJ (2014). Phylogenetic relationships within *Bothrops neuwiedi* group (Serpentes, Squamata): Geographically highly-structured lineages, evidence of introgressive hybridization and Neogene/Quaternary diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 71, 1-14. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.10.003>.
- Moro MF, Amorim VO, de Queiroz LP (2024). Biogeographical Districts of the Caatinga Dominion: A Proposal Based on Geomorphology and Endemism. *Botanical Review*, 90, 376–429. Doi:<https://doi.org/10.1007/s12229-024-09304-5>.
- Nascimento LRS, Graboski R, Silva JR NJ, Prudente ALC (2024). Integrative taxonomy of *Micrurus ibiboboca* (Merrem, 1820) (Serpentes, Elapidae) reveals three new species of coral snake. *Systematics and Biodiversity* 22(1), 2315958. Doi:[10.1080/14772000.2024.2315958](https://doi.org/10.1080/14772000.2024.2315958).
- Nguyen LT, Schmidt HA, Von Haeseler A, Minh BQ (2015). IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 32(1), 268–274.

- Nogueira CC, Argôlo AJS, Arzamendia V, Azevedo JA, Barbo FE, Bérnils RS, Bolochio BE, Borges-Martins M, Brasil-Godinho M, Braz H, Buononato MA, Cisneros-Heredia DF, Colli GR, Costa HC, Franco FL, Giraudo A, Gonzalez RC, Guedes T, Hoogmoed MS, Marques OAV, Montingelli GG, Passos P, Prudente ALC, Rivas GA, Sanchez PM, Serrano FC, Silva NJ, Strüssmann C, Vieira-Alencar JPS, Zaher H, Sawaya RJ, Martins, M (2019) Atlas of Brazilian Snakes: Verified Point-Locality Maps to Mitigate the Wallacean Shortfall in a Megadiverse Snake Fauna. *South American Journal of Herpetology*, 14(sp1), 1-274. Doi:10.2994/SAJH-D-19-00120.1
- Padial JM, Miralles A, De la Riva I, Vences M (2010). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7(1),1–14 Doi:10.1186/1742-9994-7-16.
- Pennington RT, Richardson JE, Lavin M (2006). Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytologist*, 172, 605–616.
- Prance GT (1987). Vegetation. In: Whitmore TC, Prance GT. (eds.). *Biogeography and quaternary history in tropical America*. p: 28-45, 1987. Oxford Science Publications, Oxford, Reino Unido.
- Puerto G, Salomão MG, Theakston RDG, Thorpe RS, Warrell DA, Wüster W (2001). Combining mitochondrial DNA sequences and morphological data to infer species boundaries: phylogeography of lanceheaded pitvipers in the Brazilian Atlantic Forest, and the status of *Bothrops pradoi* (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 14, 527 – 538.
- Queiroz K (2005). A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings of the California Academy of Science*, 56, 196–215.
- QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System. Version 3.40.07. Open Source Geospatial Foundation Project, 2024.
- R Core Team (2017). R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available at: <https://www.r-project.org>.
- Rambaut A (2016). FigTree v1.4.3 software. Disponível em: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>

- Rambaut A, Suchard MA, Xie D, Drummond AJ (2014). Tracer v1.6. Retrieved from <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>.
- Sá AA, Sousa CRC (2024). Biodiversidade e conservação da Caatinga: um desafio para a ciência. *Revista Contemporânea*, 4(12), e7136. <https://doi.org/10.56083/RCV4N12-258>
- Santos JC, Leal IR, Almeida-Cortez JS, Fernandes GW, Tabarelli M (2011). Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. *Tropical Conservation Science*, 4, 276-286.
- Santos M, Oliveira M, Figueiredo K, Falcão H, Arruda E, Almeida J, Sampaio EVDS, Ometto J, Menezes R, Oliveira A, Pompelli M; Antonino ACD (2014). Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 26. 83-99.
- Seddon AW, Macias-Fauria M, Long PR, Benz D, Willis KJ (2016). Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *10;531(7593)*, 229-32. doi: 10.1038/nature16986
- Segalla MV, Berneck B, Canedo C, Caramaschi U, Cruz CAG, Garcia PCA, Grant T, Haddad CFB, Lourenço ACC, Mângia S, Mott T, Nascimento LB, Toledo LF, Werneck FP, Langone JA (2021). List of Brazilian Amphibians. *Herpetologia Brasileira*, 8(1), 65-96.
- Silva CR, Machado SLD, Araújo AA, Abreu Junior CAM (2018). Analysis of the phenology dynamics of Brazilian Caatinga species with NDVI time series. *Cerne*, Lavras, 24(1), 48-58.
- Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M (2017). Biodiversity, ecosystems services and sustainable development. *In: Silva, J. M. C.; Leal, I. R.; Tabarelli, M. (Eds.). Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America*. Cham: Springer International Publishing, 482p.
- Silva VX, Rodrigues MF (2008). Taxonomic revision of the *Bothrops neuwiedi* complex (Serpentes, Viperidae) with description of a new species. *Phyllomedusa*, 7, 45-90.
- Sun K, Luo L, Kimball RT, Wei X, Jin L, Jiang T, Li G, Feng J (2013). Geographic variation in the acoustic traits of greater horseshoe bats: testing the importance of drift and ecological selection in evolutionary processes. *PLoS ONE* 8, 111. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070368>

- Tabarelli M, Leal IR, Scarano FR, Silva J (2018). Caatinga: legado, trajetória e desafios rumo à sustentabilidade. *Ciência e cultura*, 70(4), 25-29. Doi:<http://dx.doi.org/10.21800/231766602018000400009>.
- Uetz P, Freed P, Aguilar R, Reyes F, Kudera J, Hošek J (2025). The Reptile Database (Accessed July 21, 2025). Electronic database available at <http://www.reptile-database.org/>.
- Vanzolini PE, Ramos-Costa AMM, Vitt LJ (1980). Répteis das Caatingas. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 1980.
- Vences M, Nagy ZT, Sonet G, Verheyen E (2012). DNA barcoding amphibians and reptiles. *Methods in Molecular Biology*, 858, 79–107. Doi:10.1007/978-1-61779-591-6.
- Vu VQ (2011). Ggbiplot: a ggplot2 based biplot. R package. Available at: <https://github.com/vqv/ggbiplot>
- Wallace AR (1852). On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 20, 107–110.
- Wallace AR (1855). XVIII. On the law which has regulated the introduction of new species. *Journal of Natural History Series*, 2, 184–196.
- Wickham H (2016). *Ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York: Springer-Verlag. Doi:10.1007/978-3-319-24277-4_9.
- Wüster W, Salomão MG, Quijada-Mascarenas JA, Thorpe RS (2002). Origins and evolution of the South American pitvipers fauna: evidence from mitochondrial DNA sequence analysis. In G. W. Schuett, M. Hoggren, M. E. Douglas & H. W. Greene (Eds) *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain, UT: Eagle Mountain Publishing, 111-129.
- Zamudio KR, Bell RC, Mason NA (2016). Phenotypes in phylogeography: Species' traits, environmental variation, and vertebrate diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 8041–8048. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602237113>

**3 DIETA, DIMORFISMO SEXUAL E ASPECTOS DE FERTILIDADE DE
BOTHROPS ERYTHROMELAS AMARAL, 1923 (SQUAMATA, VIPERIDAE):
SERPENTE ENDÊMICA DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

**Dieta, dimorfismo sexual e biologia reprodutiva de *Bothrops erythromelas* Amaral, 1923
(Squamata, Viperidae): Serpente endêmica do semiárido brasileiro**

Cicera Silvilene Leite Matias^{1,2,*}, Willianilson Pessoa da Silva^{1,2}, Daniel Passos³, Maria Beatriz de Andrade Sousa^{1,2}, Daniel Oliveira Mesquita¹, Aldenir Ferreira Silva-Neta², Felipe Gobbi Grazziotin⁴ e Adrian Antonio Garda^{1,2}

¹ Programa de pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) da Universidade Federal da Paraíba (UFPB);

² Laboratório de Anfíbios e Répteis da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN);

³ Universidade Federal Rural do Semi-Árido

⁴ Instituto Butantan, Laboratório Especial de Coleções Zoológicas

*Corresponding author: silvilenematias@gmail.com

Resumo

Estudos de história natural documentam aspectos ecológicos fundamentais, como composição da dieta, período reprodutivo e diferenças morfológicas intra e interespecíficas, permitindo inferências sobre adaptações e história de vida. Estudos sobre ecologia das espécies fornecem dados para fomentar estratégias de conservação e manejo de espécies, sobretudo a fim de amenizar declínios populacionais e, consequentemente extinções de espécies. *Bothrops erythromelas* (jararaca ou jararaca-da-Caatinga) é uma das menores serpentes do gênero, com distribuição geográfica ampla (Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte e Sergipe) e com registros em áreas marginais no Cerrado e Mata Atlântica. Nós analisamos 247 espécimes de *Bothrops erythromelas* provenientes de seis estados do nordeste brasileiro: Bahia, N= 12, Ceará, N = 73, Paraíba, N = 22, Pernambuco, N = 47, Piauí, N = 2, Rio Grande do Norte, N = 81, e locais não identificados, N = 10. Dos 247 espécimes estudados, analisamos a dieta de 107 espécimes (63 fêmeas e 44 machos), usamos 200 exemplares (116 fêmeas e 84 machos) na análise de dimorfismo sexual, 225 (124 fêmeas e 101 machos) na

avaliação de recrutamento e 112 (69 fêmeas e 43 machos) nas análises de reprodução. Dos 107 exemplares examinados, 53 exemplares possuíam conteúdo alimentar em seus estômagos. Identificamos 59 itens pertencentes a sete categorias de presas. Entre os itens consumidos, a ordem Scolopendromorpha, espécie *Scolopendra viridicornis*, foi mais abundante. As fêmeas foram em geral maiores que os machos, sobretudo nas medidas da cabeça e no comprimento rosto-cloacal. No entanto, os machos têm caudas maiores. Juvenis e adultos de *Bothrops erythromelas* foram encontrados ao longo de todos os meses do ano. No entanto, o maior número de registros ocorreu no mês de maio, independente da faixa etária. A fecundidade das fêmeas foi relacionada positivamente com o tamanho, e no mês de maio foram registradas as maiores quantidades de fêmeas com folículos primários. Os nossos resultados expandem o conhecimento a respeito da biologia da espécie *Bothrops erythromelas*, sobretudo, no que se refere a dieta, dimorfismo sexual e reprodução. Além disso, esse estudo inclui o maior número de exemplares, o que o torna mais relevante, essas informações são cruciais para compreender os aspectos biológicos e ecológicos, e consequentemente, traçar estratégias que visem a conservação da espécie, que se trata de uma serpente com importância médico-farmacológica e é endêmica da Caatinga.

Palavras-chave: autoecologia, dieta, dimorfismo sexual, reprodução, serpente.

Abstract

Natural history studies document fundamental ecological aspects, such as diet composition, reproductive periods, and intra- and interspecific morphological variations, enabling inferences about adaptations and life history strategies. Species ecology research provides essential data to inform conservation and management strategies, particularly aimed at mitigating population declines and preventing species extinctions. *Bothrops erythromelas* (commonly known as jararaca or jararaca-da-Caatinga) is one of the smallest snakes within its genus, with a broad geographic distribution that includes the states of Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte, and Sergipe, as well as marginal records in the Cerrado and Atlantic Forest biomes. In this study, we analyzed 247 specimens of *Bothrops erythromelas* from six northeastern Brazilian states: Bahia (N=12), Ceará (N=73), Paraíba (N=22), Pernambuco (N=47), Piauí (N=2), and Rio Grande do Norte (N=81), along with 10 specimens of unidentified localities. Of these, diet analysis was conducted on 107 specimens (63 females and 44 males), sexual dimorphism was assessed using 200 specimens (116 females and 84 males), recruitment

was evaluated with 225 specimens (124 females and 101 males), and reproductive parameters were examined in 112 specimens (69 females and 43 males). Among the 107 specimens with stomach contents, 59 prey items belonging to seven categories were identified. The most abundant prey belonged to the order Scolopendromorpha, specifically the species *Scolopendra viridicornis*. Females generally exhibited larger body sizes than males, particularly in head measurements and rostral-ventral length; however, males presented longer tails. Both juvenile and adult individuals of *B. erythromelas* were recorded throughout all months of the year, with the highest number of observations occurring in May, regardless of age class. Female fecundity showed a positive correlation with body size, and the greatest number of females with primary follicles was recorded in May. These findings expand the current understanding of the biology of *Bothrops erythromelas*, especially regarding its diet, sexual dimorphism, and reproductive biology. Moreover, this study, which includes the largest sample size to date, enhances the relevance of the results, providing crucial insights for biological and ecological comprehension. Such information is vital for developing conservation strategies, particularly given the species' medical and pharmacological importance and its endemic status in the Caatinga biome.

Keywords: autoecology, diet, sexual dimorphism, reproduction, snake.

INTRODUÇÃO

Estudos de história natural documentam aspectos ecológicos fundamentais, como composição da dieta, período reprodutivo e diferenças morfológicas intra e interespecíficas, permitindo inferências sobre adaptações e história de vida (Greene & Losos, 1988; Vitt, 1991; Greene, 1994; Greene, 2005). Em serpentes, por exemplo, o tamanho corporal está frequentemente associado ao tipo de presa consumida e ao esforço reprodutivo (Martins *et al.*, 2021; Arruda *et al.*, 2024; Carrillo *et al.*, 2024). Além disso, a história de vida dos animais é influenciada fortemente pela seleção natural, particularmente, quando se trata de estratégias do comportamento alimentar e reprodução das espécies (Adolph & Porter, 1996; Nascimento *et al.*, 2013). Estudos sobre ecologia das espécies fornecem dados para fomentar estratégias de conservação e manejo de espécies, sobretudo a fim de amenizar declínios populacionais e, consequentemente extinções de espécies (Leal *et al.*, 2003; Soberón & Peterson 2005; Nogueira *et al.*, 2019).

As adaptações comportamentais, morfológicas e ecológicas permitem que serpentes se alimentem de diferentes grupos e tamanhos de presas (Alencar *et al.*, 2013). Desta forma, o tipo de micro-habitat, o comportamento de forrageio, o tamanho e a forma do corpo podem estar

estritamente associados à dieta em serpentes (Martins *et al.*, 2001; Kohlsdorf *et al.*, 2008; Alencar *et al.*, 2013). Através do conhecimento das interações entre predadores e presas é possível entender nichos ecológicos e teias alimentares (Van den Burg, 2020) e consequentemente planejar métodos para conservação das espécies (Amir *et al.*, 2022).

A reprodução é um dos aspectos mais importantes da história de vida dos animais (Begon *et al.*, 1990). Diferentes estratégias reprodutivas podem variar de acordo com o habitat, morfologia e ecologia da espécie, por exemplo, o dimorfismo sexual pode ser observado em diferentes linhagens de serpentes (Nascimento *et al.*, 2013). Tamanho de ninhada, época de recrutamento, maturidade sexual e modo reprodutivo são aspectos relacionados ao esforço reprodutivo e integram a história de vida de uma espécie (Pough *et al.*, 1998).

A Caatinga, no nordeste do Brasil com cerca de 850.00 km² e aproximadamente 10% do território brasileiro é representada por florestas espinhosas semiáridas, florestas tropicais secas decíduais, áreas rochosas abertas e enclaves de floresta tropical úmida (Santos *et al.*, 2011).

Nesta ecorregião, com distribuição geográfica ampla (Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte e Sergipe) e com registros em áreas marginais no Cerrado e Mata Atlântica (Campbell & Lamar, 2004; Nogueira *et al.*, 2019) ocorre a espécie *Bothrops erythromelas* (jararaca ou jararaca-da-Caatinga), uma das menores serpentes do gênero (CRC ~ 54 cm) (Jorge *et al.*, 2015). Por se tratar de uma serpente de interesse médico e farmacológico, alguns estudos que envolvem e citam a espécie já foram desenvolvidos, como por exemplo, distribuição geográfica, período reprodutivo, dieta, dimorfismo sexual e parasitismo (Ribeiro *et al.*, 2012; Barros *et al.*, 2014; Reis *et al.*, 2015; Galdino & Torquato, 2019; Oliveira *et al.*, 2018; Silva-Soares *et al.*, 2022; Matias *et al.*, 2025). No entanto, aqui, estudamos o maior número de exemplares e incluímos diferentes populações ao longo da Caatinga.

MATERIAL E MÉTODOS

Material biológico analisado

Nós analisamos 247 espécimes de *Bothrops erythromelas* provenientes das Coleções Zoológicas: Coleção Herpetológica do Laboratório de Anfíbios e Répteis (CHLAR, N = 27); Coleção Herpetológica do Semiárido (CHSAR, N = 27); Coleção Herpetológica da Universidade Estadual de Santa Cruz (CHUESC, N = 1); Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Ceará (CHUFC, N = 49); Coleção Herpetológica da Universidade Federal da Paraíba (CHUFPB, N = 44); Coleção Herpetológica da Universidade Federal de

Pernambuco (CHUFPE, N = 18); Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (CHRN, N = 30); Coleção Herpetológica da Universidade Regional do Cariri (CHURCA, N = 22); Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Vale do São Francisco (CHVSF, N = 29). Os exemplares são provenientes de seis estados do nordeste brasileiro: Bahia, N= 12, Ceará, N = 73, Paraíba, N = 22, Pernambuco, N = 47, Piauí, N = 2, Rio Grande do Norte, N = 81, e locais não identificados, N = 10.

Dieta

Para dieta, nós dissecamos o estômago, intestino delgado e grosso de cada espécime para verificar o conteúdo alimentar, identificando as presas ao menor nível taxonômico possível. Em seguida, nós mensuramos o comprimento e a largura de cada item, com auxílio de paquímetro digital (precisão 0,01mm), e calculamos o volume de cada item (em mm³) pela fórmula da elipsoide:

$$V = 4/3 * \pi(C/2) * (L/2)^2$$

Onde V = volume, C = comprimento e L = largura.

Em seguida, calculamos o índice de importância relativa (IIR) de cada categoria de presa na dieta de *Bothrops erythromelas* seguindo a fórmula de Powell et al., (1990):

$$IIR = (F\% + N\% + V\%)/3,$$

Onde F% corresponde a porcentagem de frequência, N% a porcentagem do número e V% a porcentagem do volume dos itens alimentares.

Para avaliar a correlação entre volume das presas e as variáveis morfométricas de corpo e cabeça em fêmeas e machos adultos nós usamos uma correlação de Spearman. Em seguida, para testar se houve diferenças no volume de presas ingeridas entre machos e fêmeas nós usamos um teste de Mann-Whitney. A análise de correspondência (CA) foi utilizada para avaliar a relação entre o IIR das categorias de presa com fêmeas, machos e juvenis. Por fim, o teste de qui-quadrado (X^2) foi utilizado para avaliar a diferença do IIR entre fêmeas, machos e juvenis.

Dimorfismo sexual

Para cada espécime analisado foram mensuradas, com auxílio de régua e paquímetro digital (precisão de 0,01 mm), as seguintes medidas morfométricas: comprimento rostro-cloacal

(CRC), comprimento da cabeça (CCAB), largura da cabeça (LCAB), altura da cabeça (ACAB) distância interocular (DIO), distância entre o olho e fosseta loreal (DOFL), distância internasal (DIN), altura do meio do corpo (AMC), largura do meio do corpo (LMC), comprimento da cauda (CCAU) e Comprimento do sulco mental (CSM), comprimento da cauda (CCau), largura da base da cauda (LCau). Para análises de foliose, foi realizada a contagem das escamas supra e infra labiais contadas nos dois lados (esquerdo e direito) da cabeça, escamas dorsais em três pontos do corpo da serpente (próximo à cabeça, à placa cloacal e no meio do corpo), escamas ventrais (a partir da primeira escama mais larga, após as escamas gulares se estendendo até a placa cloacal), contagens das escamas ventrais (EVEN) e subcaudais (ESubCau), desde da placa cloacal até a extremidade caudal. A placa cloacal foi observada para verificar sua forma, única ou dividida.

Para o dimorfismo sexual nós usamos apenas espécimes sexualmente maduros. Para isso, consideramos machos reprodutivamente ativos se eles apresentassem testículos túrgidos, epidídimos opacos e enovelados. As fêmeas, por sua vez, foram consideradas ativas reprodutivamente quando apresentavam ovidutos pregueado e folículos ovarianos em vitelogenese primária ou secundária (Shine *et al.*, 1988; Braz *et al.*, 2019).

Biologia reprodutiva (225 para distribuição ao longo dos meses; 69 fêmeas para fecundidade, 43 machos para testículos)

Nós quantificamos a frequência mensal de adultos e juvenis coletados para estimar o período de reprodução (meses com maior frequência de adultos) e recrutamento (meses de maior frequência de jovens). Em seguida, analisamos os traços da biologia reprodutiva de *Bothrops erythromelas* separadamente por sexo. Medimos a largura e o comprimento (em mm) dos testículos direito e esquerdo com paquímetro digital e quantificados o volume através da fórmula:

$$V = 4/3\pi (1/2 L)(1/2W)^2$$

Onde, V corresponde ao volume, L comprimento e W a largura. Seguimos como metodologia Gribbins *et al.*, 2008.

Determinamos a fecundidade das fêmeas pelo número de folículos presentes e, em seguida, usamos uma regressão linear para determinar a relação entre tamanho do corpo e fecundidade. No nosso modelo a fecundidade foi determinada como variável resposta, enquanto

o tamanho do corpo das fêmeas (CRC) foi determinada como variável explicativa. Além disso, foram quantificados os estágios de maturação dos folículos por fêmeas em cada mês amostrado ao longo do estudo. Para os machos, foi utilizado um teste t de Student pareado para investigar a diferença de volume entre os testículos direito e esquerdo. Em seguida, um modelo de regressão linear também foi utilizado para avaliar, separadamente para os testículos direito e esquerdo, a relação entre o volume dos testículos e o tamanho do corpo dos machos (CRC). Neste caso, o modelo teve a variável volume dos testículos como variável resposta e o tamanho do corpo dos machos como variável explicativa. Por fim, utilizamos a ANCOVA para avaliar se existem diferenças na relação entre os testículos direito e esquerdo e o tamanho do corpo dos machos.

Todas as análises estatísticas foram conduzidas usando o R versão 4.3.1 (R Core Team, 2023).

RESULTADOS

Dos 247 espécimes estudados, analisamos a dieta de 107 espécimes (63 fêmeas e 44 machos), usamos 200 exemplares (116 fêmeas e 84 machos) na análise de dimorfismo sexual, 225 (124 fêmeas e 101 machos) na avaliação de recrutamento e 112 (69 fêmeas e 43 machos) nas análises de reprodução. Indivíduos jovens, com medidas comprometidas e ou mês de coleta não identificado foram retirados das análises, para não comprometer os resultados. Juntamente com limitações no uso de espécimes de algumas coleções, essas remoções são a causa das diferenças nos números amostrais entre as análises.

Dieta

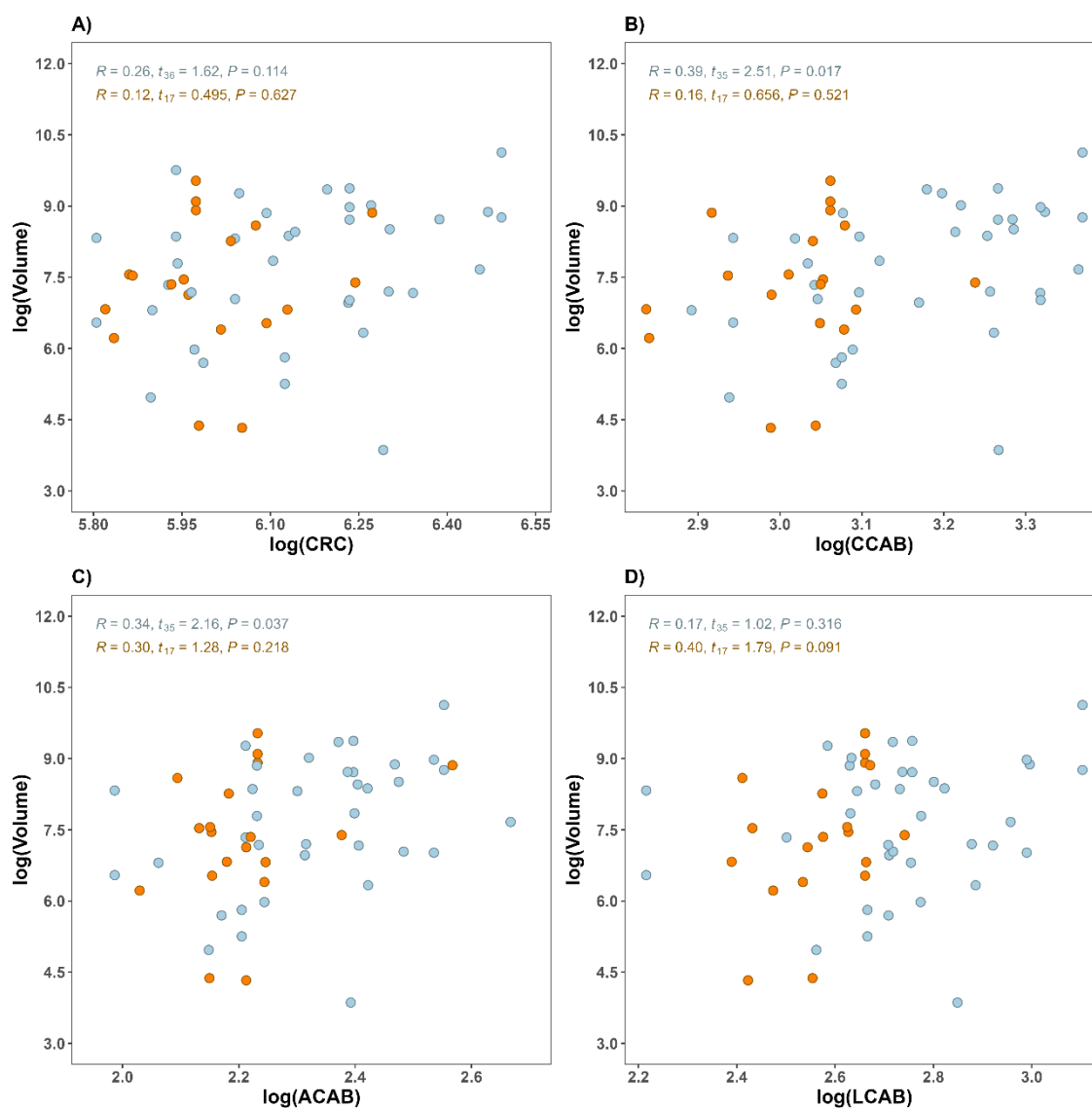
Dos 107 exemplares examinados, 53 exemplares possuíam conteúdo alimentar em seus estômagos. Identificamos 59 itens pertencentes a sete categorias de presas. Entre os itens consumidos, a ordem Scolopendromorpha, espécie *Scolopendra viridicornis*, foi mais abundante (33.9%), seguida por Anura e Arthropoda não identificados a menor grau taxonômico com 18.6% cada. Além disso, a ordem Scolopendromorpha foi também mais representativa em volume (38.7%) e frequência (32.1%). Dessa forma, também foi a presa com o maior índice de importância relativa (34.9%) (Tabela 1).

Tabela 1. Categoria de presas consumidas por *Bothrops erythromelas*. F (frequência), N (número de cada item consumido encontrado), V (volume) e IIR (importância relativa)

Categoria	F	F (%)	N	N (%)	V	V%	IIR
Anura	11	20.75	11	18.64	34961.15	15.05	18.15
<i>Leptodactylus troglodytes</i>	2	-	2	-	-	-	-
Unidentified	9	-	9	-	-	-	-
Orthoptera	1	1.89	1	1.69	695.56	0.30	1.29
Unidentified	1	-	1	-	-	-	-
Lizard eggs	1	1.89	2	3.39	525.89	0.23	1.83
Unidentified	1	-	2	-	-	-	-
Rodentia	3	5.66	4	6.78	42656.87	18.36	10.27
Unidentified	3	-	4	-	-	-	-
Sauria/Lizards	9	16.98	10	16.95	53864.09	23.18	19.04
<i>Ameivula ocellifera</i>	2	-	2	-	-	-	-
<i>Brasiliscincus heathi</i>	1	-	1	-	-	-	-
<i>Phylllopezus pollicaris</i>	5	-	5	-	-	-	-
<i>Tropidurus hispidus</i>	1	-	2	-	-	-	-
Arthropoda	11	20.75	11	18.64	9680.63	4.17	14.52
Unidentified	11	-	11	-	-	-	-
Scolopendromorpha	17	32.08	20	33.90	89954.07	38.72	34.90
<i>Scolopendra viridicornis</i>	17	-	20	-	-	-	-
Geral	53	100	59	100	232338.25	100	100

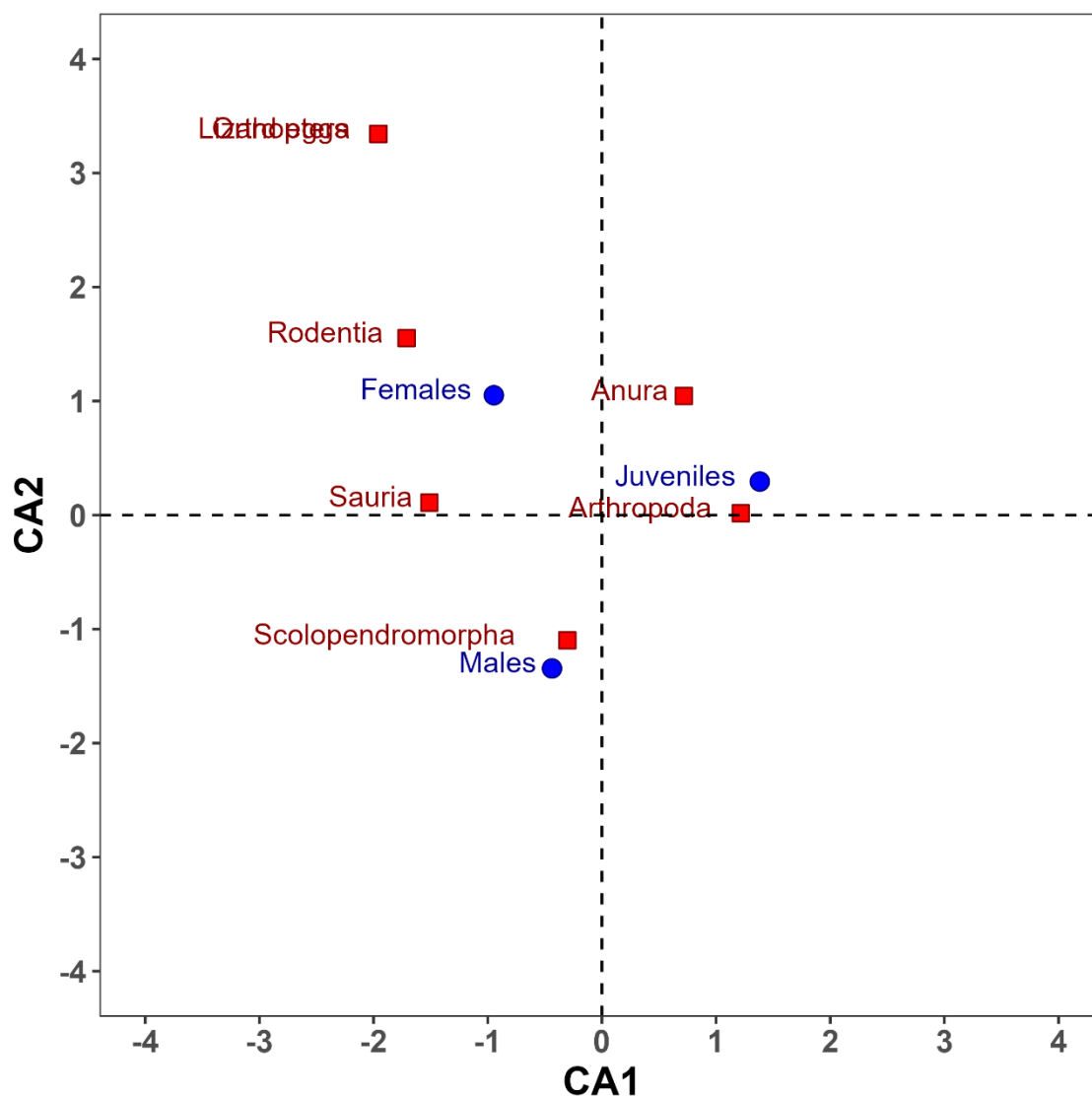
Não houve diferença do volume de presas entre os sexos ($U = 0.795$, $P = 0.426$). Entre machos também não foi observada correlação entre o volume das presas e medidas morfométricas do corpo ou cabeça (Figura 1A-D). Contudo, para as fêmeas o volume de presa é significativamente correlacionado com CCAB (Figura 1B) e ACAB (Figura 1C).

Figura 1. Volume de itens consumidos por machos (azul claro) e fêmeas (laranja). Relação com CRC (A), comprimento da cabeça (B), altura da cabeça (C) e largura da cabeça (D)



Com base nos dados de IIR, a CA indica Scolopendromorpha como item alimentar mais importante em machos (Figura 2), enquanto Arthropoda e Anura parecem ser mais associados à dieta de juvenis (Figura 2). As fêmeas apresentaram um maior número de itens alimentares dentre os grupos analisados (Figura 2), o que pode indicar uma dieta mais generalista do que as de machos e juvenis. Por fim, os resultados de Qui-Quadrado indicam que o IIR é distinto entre fêmeas, machos e juvenis ($\chi^2 = 99.68$, $P < 0,001$).

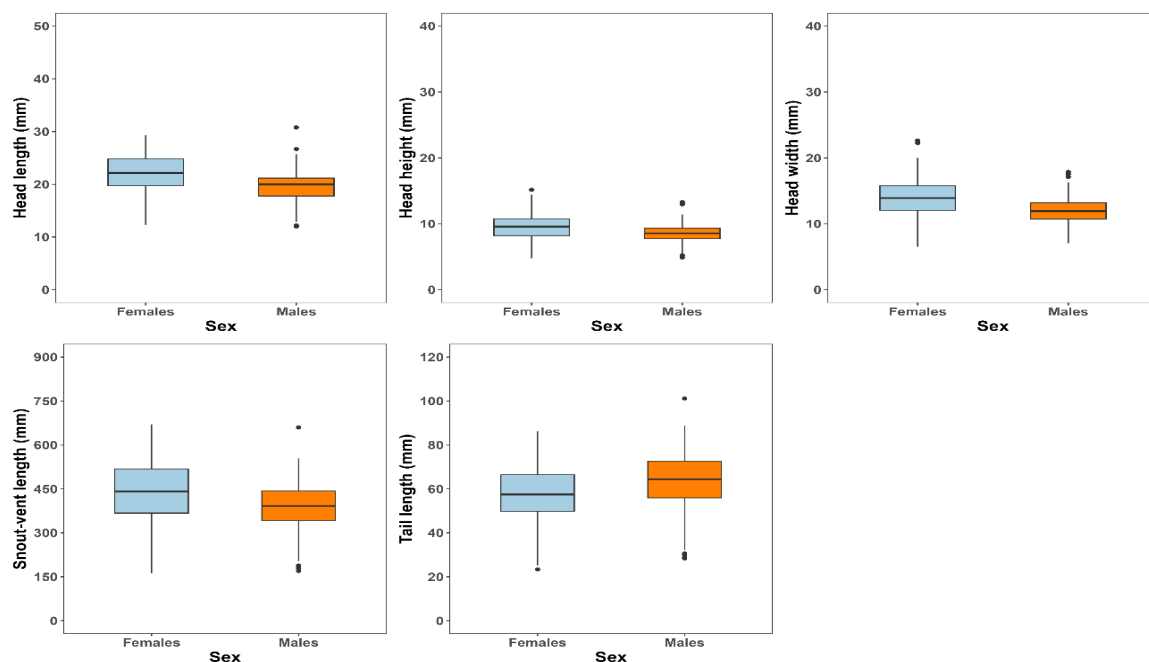
Figura 2. Índice de Importância Relativa (IIR) dos itens consumidos por machos, fêmeas e jovens.



Dimorfismo sexual

O CRC médio de machos foi 382.36 ± 85.65 mm (170—660 mm; N=84) e o das fêmeas 427.19 ± 124.04 mm (162—670 mm; N=116). As fêmeas foram em geral maiores que os machos (Tabela 2, Figura 3), sobretudo nas medidas da cabeça e no comprimento rosto-cloacal. No entanto, os machos têm caudas maiores.

Figura 3. Dimorfismo sexual no comprimento, altura, largura da cabeça, comprimento rostro-cloacal e tamanho da cauda para os indivíduos de *Bothrops erythromelas*.



O dimorfismo sexual também foi observado na contagem de escamas (Figura 4), onde as fêmeas têm mais escamas ventrais, enquanto os machos têm maior número de escamas subcaudais (Tabela 2).

Figura 4. Dimorfismo sexual na contagem das escamas subcaudais e ventrais para os indivíduos de *Bothrops erythromelas*.

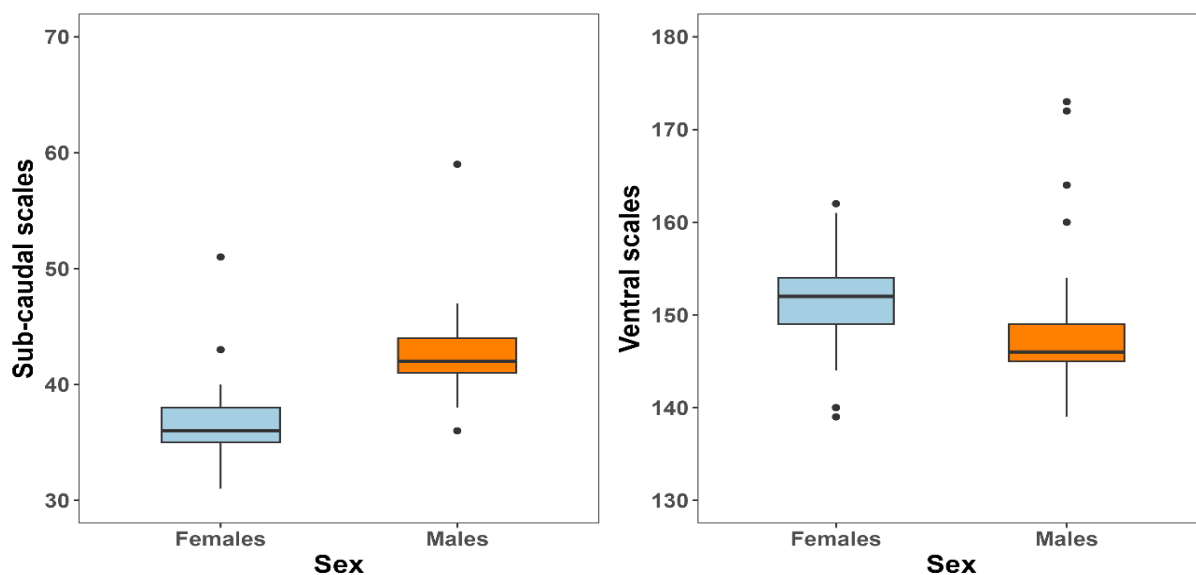


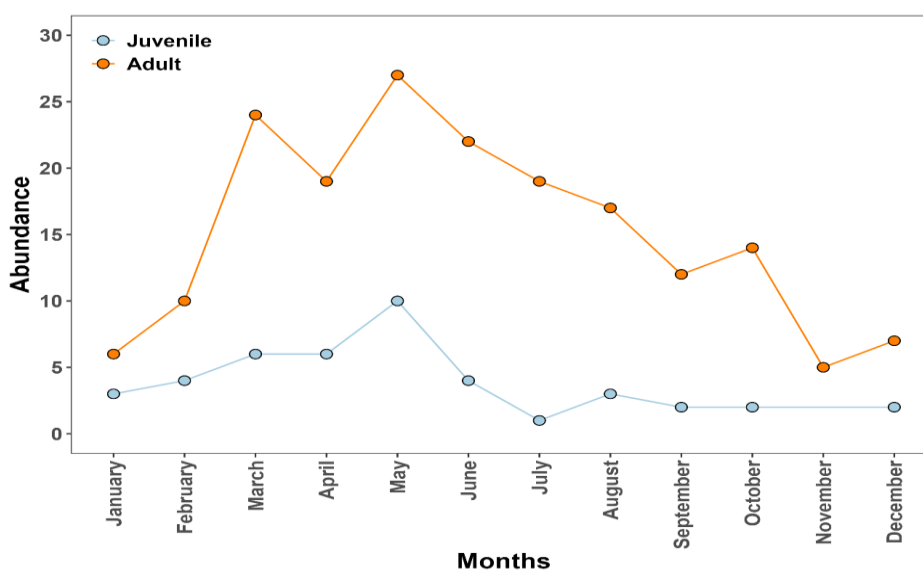
Tabela 2. Dimorfismo sexual nas contagens das escamas subcaudais e ventrais e na morfometria de comprimento, altura, largura da cabeça, comprimento rostro-cloacal e tamanho da cauda para os indivíduos de *Bothrops erythromelas*.

<i>Contagem</i>	Fêmeas				Machos				U	p	Comparação
	mín	méd	dp	máx	mín	méd	dp	máx			
ESubCau	31	36	3	51	36	43	3	59	-11.376	<0.05	F<M
EVen	139	151	4	162	139	148	6	173	7.105	<0.05	F>M
<i>Morfometria</i>											
CCau	23.36	56.17	15.32	86.17	28.39	63.29	14.27	101.17	-3.239	<0.05	F<M
CRC	162.00	427.19	125.04	670.00	170.00	382.36	85.65	660.00	3.438	<0.05	F>M
CCab	12.32	21.70	4.33	29.33	11.99	19.65	3.08	30.78	4.556	<0.05	F>M
ACab	4.75	9.40	2.07	15.16	4.89	8.58	1.53	13.28	3.837	<0.05	F>M
LCab	6.55	13.63	3.19	22.62	7.05	12.10	2.23	17.86	4.094	<0.05	F>M

Biologia reprodutiva

Juvenis e adultos de *Bothrops erythromelas* foram encontrados ao longo de todos os meses do ano. No entanto, o maior número de registros ocorreu no mês de maio, independente da faixa etária (Figura 5).

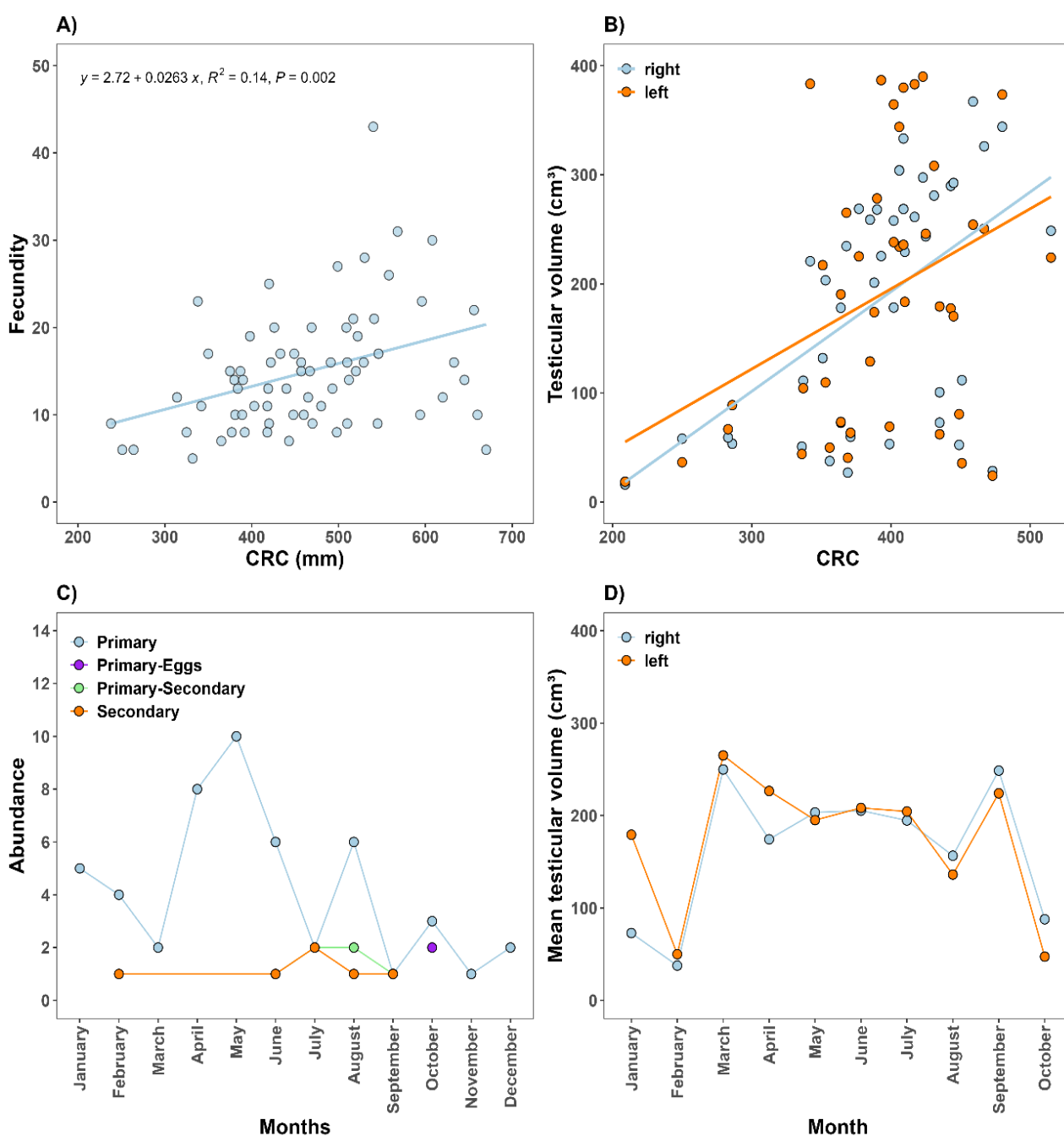
Figura 5. Registros de coleta de *Bothrops erythromelas* ao longo dos meses do ano.



A fecundidade das fêmeas foi relacionada positivamente com o tamanho (Figura 6A), e no mês de maio foram registradas as maiores quantidades de fêmeas com folículos primários (Figura 6C). Nos machos, o volume dos testículos não diferiu o direito e o esquerdo ($t = -0,338$, $P =$

0.736), sendo ambos positivamente relacionados com o tamanho do corpo dos machos (Figura 6B). Além disso, a relação entre o testículo e tamanho do corpo não diferiu estatisticamente entre os testículos direito e esquerdo (ANCOVA, $df = 1$; $F = 0.230$; $P = 0.633$). Por fim, o volume de ambos os testículos apresentou picos nos meses de março e setembro (Figura 6D).

Figura 6. Fecundidade em relação ao CRC (A) para fêmeas e mês do ano com maiores índices de folículos primários, secundários e ovos (C), relação entre testículos e tamanho do corpo (B) e tamanhos dos testículos nos meses do ano (D).



DISCUSSÃO

Dieta

Nossos dados revelaram sete categorias alimentares consumidas por *Bothrops erythromelas*, este padrão com variedades de presas consumidas parece estar associado com a filogenia, visto que, esses resultados já foram observados em diferentes espécies do gênero *Bothrops* (Martins *et al.*, 2002; Nogueira *et al.*, 2003; Valdujo *et al.*, 2002; Monteiro *et al.*, 2006; Palmuti *et al.*, 2009).

A espécie *Scolopendra viridicornis* (Ordem Scolopendromorpha), conhecida como centopeia, foi o item alimentar mais encontrado em *Bothrops erythromelas* (33.90%), com maior abundância, volume e o principal índice de importância relativa. A ordem biológica já foi observada anteriormente, inclusive a nível de espécie, assim como em nosso estudo (Silva-Soares *et al.*, 2022). Martins e colaboradores 2002, sugeriram exclusividade dos jovens de *Bothrops* no consumo dos Centípedes, no entanto, nossos resultados mostram que não existe variação ontogenética em relação a esta presa, como sugerido em Silva-Soares *et al.*, 2022, que relataram *Scolopendra viridicornis* em um espécime sub-adulto de *Bothrops erythromelas*, nós encontramos a mesma presa em 16 indivíduos adultos e em apenas um jovem.

O filo Arthropoda e a ordem Anura, foram os segundos itens mais consumidos (18.64%). A não identificação a menor nível taxonômico se deu devido ao grau de degeneração encontrado. Dos 11 exemplares de anura encontrados, dois indivíduos foram reconhecidos a nível de espécie, *Leptodactylus troglodytes*. Anuros são presas de diferentes espécies de serpentes, e fazem parte da cadeia alimentar do gênero *Bothrops* (Martins *et al.*, 2002; Nogueira *et al.*, 2003). A espécie *Leptodactylus troglodytes* já foi registrada como presa para *Bothrops leucurus* (Dubeux *et al.*, 2020), este é o primeiro relato do anfíbio em *Bothrops erythromelas*.

Sauria (lagartos) foram encontrados em nove serpentes (16.95%), representados por quatro espécies (*Ameivula ocellifera*, *Brasiliscincus heathi*, *Phylllopezus pollicaris*, *Tropidurus hispidus*). Lagartos fazem parte da cadeia alimentar de serpentes, sobretudo, em espécies de dieta generalistas, como, em *Bothrops* (Martins *et al.*, 2002; Nogueira *et al.*, 2003).

Ameivula ocellifera, é um pequeno lagarto terrestre e com hábitos diurnos (Vitt & Caldwell, 2009), esta espécie já foi registrada em diferentes serpentes, como, *Bothrops erythromelas* (Oliveira *et al.*, 2018), *Dryophylax phoenix* (Almeida *et al.*, 2023), *Oxybelis aeneus* (Mesquita *et al.*, 2012; Vivian *et al.*, 2021), *Oxyrhopus trigeminus* (Coelho *et al.*, 2019),

Philodryas nattereri (Delfino *et al.*, 2023), *Rodriguesophis iglesiasi* (Sousa-Silva *et al.*, 2023). *Brasiliscincus heathi* é uma espécie de pequeno porte com hábitos diurnos (Souza *et al.*, 2013). A identificação da presa ocorreu a partir da presença dos cinco dedos nas mãos, quatro dedos na espécie simpátrica *Vanzosaura multiscutata* (Silva-Santos *et al.*, 2022). O lagarto *B. heathi* já foi relatado como presa para *Oxybelis aeneus* (Mesquita *et al.*, 2012; 2013, Oliveira *et al.*, 2020), *Oxyrhopus trigeminus* (Coelho *et al.*, 2019). Este é o primeiro registro de *B. heathi* para a serpente *Bothrops erythromelas*. *Phyllopezus pollicaris* é um lagarto de grande porte, porém com hábitos de vida noturno (Recoder *et al.*, 2012), a espécie já foi relatada na dieta do mamífero *Callithrix jacchus* (Amora *et al.*, 2014) e nas serpentes, *Leptophis ahaetulla* (Leite *et al.*, 2022), *Oxybelis aeneus* (Oliveira *et al.*, 2023). *Tropidurus hispidus* (350 mm) é a maior espécie do gênero, assim, como seus congêneres, exibe hábitos diurnos (Freitas & Silva, 2005). *Tropidurus hispidus* já foi relatado na dieta de diferentes espécies de serpentes, como *Bothrops erythromelas* (Galdino & Torquato, 2019) *Erythrolamprus poecilogyrus* (Oliveira *et al.*, 2021), *Oxybelis aeneus* (Santana & Aphoena Martins, 2020; Sousa *et al.*, 2020), *Oxybelis fulgidus* (Campos *et al.*, 2023), *Oxyrhopus trigeminus* (Alencar *et al.*, 2012; Mikalauskas *et al.*, 2017; Coelho *et al.*, 2019), *Philodryas nattereri* (Menezes *et al.*, 2013; Ferreira-Porto *et al.*, 2022), *P. olfersii* (Silva *et al.*, 2019), *Siphlophis leucocephalus* (Maia-carneiro *et al.*, 2016).

A ordem rodentia é composta por pequenos mamíferos não-voadores (Grazzini *et al.*, 2015). Encontramos 6.78% de rodentia na dieta de *Bothrops erythromelas*, espécies da ordem já foram relatados em diferentes espécies do gênero *Bothrops* (Martins *et al.*, 2002), como por exemplo, *Bothrops erythromelas* (Martins *et al.*, 2002), *Bothrops matogrossensis* (Benício *et al.*, 2018), *Bothrops moojeni* (Nogueira *et al.*, 2003). Não identificamos os exemplares de rodentia a menor nível taxonômico devido ao grau de degeneração que as amostras foram encontradas.

Ovos de lagartos presente em 3.39% das serpentes com conteúdo estomacal, este item alimentar já foi relatado em diferentes espécies de serpentes, inclusive no gênero *Bothrops* (Valdujo *et al.*, 2002). Relatamos pela primeira vez ovos de lagartos em *Bothrops erythromelas*. Em nosso estudo, encontramos orthoptera em apenas uma serpente, representando 1.69%. A ordem já foi relatada em diferentes serpentes (Mizsei *et al.*, 2019), no entanto, acreditamos que o orthoptera encontrado em *Bothrops erythromelas* pode ser resultado de outra presa que a serpente tinha ingerido (*Phyllopezus pollicaris*), trata de uma espécie de lagarto que come orthoptera (Recoder *et al.*, 2012).

Caracteres morfométricos são correlacionados com o volume da dieta das serpentes (Shine *et al.*, 1998). Em nossos dados, não observamos correlação entre as medidas do corpo ou da cabeça de machos em relação ao volume de presas, mas, indicam correlação positiva do volume de presa com o comprimento e altura da cabeça das fêmeas, como observado para *Palusophis bifossatus* (Leite *et al.*, 2007). Quando analisados separadamente, machos, fêmeas e juvenis, observamos que a ordem Scolopendromorpha está mais associada à dieta dos machos, assim como observado no relato de Silva-Soares *et al.*, 2022. Juvenis parecem ter preferência por arthropoda e anura, em algumas espécies de ciclo reprodutivo sazonal, é observado a relação entre o surgimento de jovens e disponibilidade de presas (Valdujo *et al.*, 2002). Fêmeas de *Bothrops erythromelas* têm uma dieta mais generalista, isso pode ser em razão das fêmeas precisarem de maior disponibilidade de alimentos, sobretudo nos períodos reprodutivos. Mudanças ontogenéticas são esperadas para as espécies do gênero *Bothrops* (Martins *et al.*, 2002), observamos que há diferença nos nichos de dieta dos machos, fêmeas e juvenis de *Bothrops erythromelas*, no entanto, não analisamos estatisticamente a ontogenia da espécie, pois teria uma discrepância no número de indivíduos amostrados no estudo. Além disso, observamos também que a espécie apresenta alta plasticidade de forrageamento.

Dimorfismo sexual

Os espécimes de *Bothrops erythromelas* diferem em tamanho e contagem de escamas entre os sexos, assim como em outras espécies do gênero *Bothrops* (Monteiro *et al.*, 2006). As fêmeas possuem CRC maior que os machos, e machos possuem maior cauda, esses nossos resultados já foram relatados em outras serpentes do gênero (Nogueira *et al.*, 2003; Monteiro *et al.*, 2006). O tamanho corporal das fêmeas pode estar associado às características reprodutivas específicas, como a dependência da fecundidade em relação ao tamanho corporal, ou seja, mais espaço para abrigar o aparato reprodutivo além dos embriões dentro da cavidade corporal (Shine, 1994). Nossos resultados também mostraram uma relação positiva entre fecundidade e tamanho de fêmeas, reforçando essa hipótese. Além disso, a cauda maior em machos pode ter relação com restrições morfológicas ligadas ao hemipênis e seus músculos retratores (Shine, 1994). Em nosso estudo também observamos que as fêmeas possuem altura, largura e comprimento da cabeça maiores que os machos. A variação intersexualmente em relação à cabeça é comum em serpentes (Vincent *et al.*, 2004; Coelho *et al.*, 2019; Borczyk *et al.*, 2024), porém, esses autores descreveram que os tamanhos das cabeças eram maiores nos machos. A hipótese mais aceita para o dimorfismo da cabeça é a competição por recursos

alimentares (Shine, 1991), encontramos as fêmeas do nosso estudo com maior volume de presas em seus trato-digestivo e com maior plasticidade na dieta, o que sugere que realmente dimensões da cabeça estejam correlacionados com a dieta.

Biologia reprodutiva

Nossos resultados mostraram a ocorrência de indivíduos adultos e jovens ao longo do ano, entretanto, houve um aumento significativo nos meses de fevereiro, março e abril, com pico em maio, sugerindo que as populações do presente estudo podem estar se reproduzindo continuamente ao longo do ano, esse fato pode ser explicado pela imprevisibilidade pluviométrica da Caatinga, ao concentrar as ninhadas em um único período, em algum momento pode não fornecer as condições adequadas (Reis, 1976, Chiang & Koutavas, 2004; Garda *et al.*, 2012). O aumento do número de jovens no período chuvoso, evidencia uma possível sincronia reprodutiva, o que pode ser resposta a estabilidade e melhores condições ambientais, padrão conhecidos para répteis (Ferreira-Silva *et al.*, 2019; Fitch, 1982). Essa tendência sugere a dependência por recursos, já que nos meses citados, o regime de chuvas na Caatinga é maior, dessa forma, favorece a disponibilidade de presas (Guedes *et al.*, 2014). Somando-se a isso, pode-se dizer que a espécie possui atividade sazonal marcada, por conseguinte, também pode sugerir um requerimento térmico restritivo tanto para adultos quanto para filhotes (Barros *et al.*, 2014).

O gênero *Bothrops* possui um ciclo reprodutivo bienal e sazonal, além de uma fase ativa de crescimento folicular, assim como observado em nosso estudo. O acasalamento e a gestação ocorrem em um ano, com uma fase de partos seguida por quiescência folicular no ano seguinte (Almeida-Santos & Orsi, 2002; Barros *et al.*, 2014). Estudos anteriores, revelaram que há um número maior de nascimentos de *B. erythromelas* na época chuvosa e que essa seja uma característica compartilhada dentro do gênero *Bothrops* (Almeida-Santos & Salomão, 2002). A similaridade no período reprodutivo no gênero, pode ser atribuída à influência filogenética na determinação de eventos reprodutivos das fêmeas (Barros *et al.*, 2014).

CONCLUSÃO

Assim, os nossos resultados expandem o conhecimento a respeito da biologia da espécie *Bothrops erythromelas*, sobretudo, no que se refere a dieta, dimorfismo sexual e reprodução. Além disso, esse estudo inclui o maior número de exemplares, o que o torna mais relevante, essas informações são cruciais para compreender os aspectos biológicos e ecológicos, e consequentemente, traçar estratégias que visem a conservação da espécie, que se trata de uma serpente com importância médico-farmacológica e é endêmica da Caatinga.

REFERÊNCIAS

- Adolph SC, Porter WP (1996). Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos*, 267–278. <https://doi.org/10.2307/3546065>
- Alencar LRV, Gaiarsa MP, Martins M (2013). The evolution of diet and microhabitat use in Pseudoboine Snakes. *South American Journal of Herpetology*, 8(1), 60–66. <https://doi.org/10.2994/SAJH-D-13-00005.1>
- Alencar LRV, Galdino CAB, Nascimento LB (2012). Life history aspects of *Oxyrhopus trigeminus* (Serpentes: Dipsadidae) from two sites in southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 46(1), 9–13. <https://doi.org/10.1670/09-219>
- Almeida MEA, Oliveira PMA, Silva NVN, Nunes PMS, Lima JHA (2023). Notes on the diet and reproduction of *Dryophylax phoenix* in the Catimbau National Park, Pernambuco State, Brazil. *Oecologia Australis*, 27(3), 327–333. <http://doi.org/10.4257/oeco.2023.2703.07>
- Almeida-Santos SM, Orsi AM (2002). Ciclo reprodutivo de *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae): Morfologia e função do Oviduto. *Revista Brasileira de Reprodução Animal*, 26 (2), 109–112.
- Almeida-Santos SM, Salomão MDG (2002). Reproduction in neotropical pitvipers, with emphasis on species of the genus *Bothrops*. *Biology of the Vipers*, 1, 445–462.
- Amir Z, Sovie A, Luskin MS (2022). Inferring predator-prey interactions from camera traps: A Bayesian co-abundance modeling approach. *Ecology and Evolution*, 12(12), e9627. <https://doi.org/10.1002/ece3.9627>
- Amora TD, Silva AO, Conceição BM, Hirakuri VL, Santana DO, Ferrari SF (2014). Predation of *Phyllopezus pollicaris* by the common marmoset *Callithrix jacchus* in the Caatinga scrub of northeastern Brazil. *Herpetology Notes*, 7, 547–549.
- Arruda MO, Costa FRF, Sudré V, Gonzalez RC (2024). Predation of *Pristimantis relictus* by *Chironius dracomaris* in the Baturité Massif, State of Ceará, Brazil. *Herpetology Notes*, 17, 441-444.
- Barros VA, Rojas CA, Almeida-Santos, SM (2014). Reproductive Biology of *Bothrops erythromelas* from the Brazilian Caatinga. *Advances in Zoology*, 1, 680861. <http://dx.doi.org/10.1155/2014/680861>.
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1990). *Ecology: Individuals, Populations and Communities*.

- Benício RA, Ceron K, Moroti MT, Santana JD (2018). A record of *Thrichomys pachyurus* (Rodentia: Echimyidae) as prey of *Bothrops mattogrossensis* (Serpentes: Viperidae). *Herpetology Notes*, 11, 647–649.
- Borczyk B, Puskiewicz P, Bury S (2024). Sexual dimorphism and allometry in the head and body size of two viperid snakes (genus *Vipera*). *Belgian Journal of Zoology*, 154, 31–44. <https://doi.org/10.26496/bjz.2024.117>
- Braz HB, Kasperoviczus KN, Guedes TB (2019). Reproductive biology of the fossorial snake *Apostolepis gaboi* (Elapomorphini): a threatened and poorly known species from the Caatinga Region. *South American Journal of Herpetology*, 14(1), 37–47. <https://doi.org/10.2994/SAJH-D-17-00116.1>
- Campbell JA, Lamar WW (2004). *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere*, Comstock (Cornell University Press), Ithaca, NY.
- Campos SFA, Rebouças ABPS, Lima-Gomes RC, Gomes FBR (2023). *Oxybelis Fulgidus* (Green Vine Snake). *Diet. Herpetological Review*, (3).
- Carrillo JFC, Rocha PC, Cabral AAF, Firme MSF, Serafim LL, Mori KY, Santana DJ (2024). Diet, sexual dimorphism, and fertility aspects of *Melanophryniscus fulvoguttatus* (Mertens, 1937) from Central-East Brazil. *Herpetozoa*, 37, 141–147. doi: 10.3897/herpetozoa.37.e108976
- Chiang JCH, Koutavas A (2004). Tropical Flip-Flop connections. *Nature*, 432, 684–685.
- Coelho RDF, Sales RFD, Ribeiro LB (2019). Sexual dimorphism, diet, and notes on reproduction in *Oxyrhopus trigeminus* (Serpentes: Colubridae) in the semiarid Caatinga of northeastern Brazil. *Phyllomedusa*, 18(1), 89–96. <http://dx.doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v18i1p89-96>
- Delfino JS, Sales RFD, Medeiros JVA, Kokubum MNC (2023). Diet of the snake *Philodryas nattereri* (Steindachner, 1870) suggests a high plasticity of foraging in north-eastern Brazil. *Austral Ecology*, 48(5), p1036. <https://doi.org/10.1111/aec.13318>
- Dubeux MJM, Palmeira CNS, Ubiratan G, Kokubum MNC (2020). *Bothrops Leucurus* (Whitetail Lancehead). *Herpetological Review*, 51(3), p609.
- Ferreira-Porto M, Peres MCL, Travasso ML, Jesus SB (2022). Predation of *Tropidurus hispidus* (Spix, 1825) by *Philodryas nattereri* (Steindachner, 1870) in the Caatinga. *Ciência e Natura*, 44, e50. <https://doi.org/10.5902/2179460X67024>

- Ferreira-Silva C, Ribeiro SC, de Alcantara EP, Ávila RW (2019). Natural history of the rare and endangered snake *Atractus ronnie* (Serpentes: Colubridae) in northeastern Brazil. *Phyllomedusa*, 18(1), 77-87.
- Fitch HS (1982). Reproductive cycles in Tropical Reptiles. Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas, 96, 1–53.
- Freitas MA, Silva TFS (2005). Guia ilustrado: a herpetofauna da Mata Atlântica nordestina. Pelotas. Editora USEB.
- Galdino JYA, Torquato S (2019). *Bothrops Erythromelas* (Jararaca). Diet. *Herpetological Review*, 50(4).
- Garda AA, Costa GC, França FG, Giugliano LG, Leite GS, Mesquita DO, Nogueira C, Tavares Bastos L, Vasconcellos MM, Vieira GHC, Vitt LJ, Werneck FP, Wiederhecker HC, Colli GR (2012). Reproduction, body size, and diet of *Polychrus acutirostris* (Squamata: Polychrotidae) in two contrasting environments in Brazil. *Journal of Herpetology*, 46, 2–8.
- Grazzini G, Mochi-Junior CM, Oliveira H, Pontes JS, Gatto-Almeida F, Tiepolo LM (2015). Identidade, riqueza e abundância de pequenos mamíferos (rodentia e didelphimorphia) de área de floresta com araucária no estado do Paraná, Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 55(15), 217–230. <http://dx.doi.org/10.1590/00311049.2015.55.15>
- Greene HW (1994). Systematics and natural history foundations for understanding and conserving biodiversity. *American Zoologist*, 34 (1), 48–56.
- Greene HW (2005). Organisms in nature as a central focus for biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(1), 23–27. doi: 10.1016/j.tree.2004.11.005
- Greene HW, Losos JB (1988). Systematics, natural history, and conservation: field biologists must fight a public-image problem. *BioScience*, 38 (7), 458–462. <https://doi.org/10.2307/1310949>
- Gribbins KM, Rheubert JL, Collier MH, Sibiel DS, Sever DM (2008). Histological analysis of spermatogenesis and the germ cell development strategy within the testis of the male Western Cottonmouth Snake, *Agkistrodon piscivorus leucostoma*. *Annals Anatomy*, 190 (2008) 461—476
- Guedes TB, Nogueira C, Marques OAV (2014). Diversity, natural history, and geographic distribution of snakes in the Caatinga, Northeastern Brazil. *Zootaxa*, 3863(1), 1–93. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3863.1.1>

- Jorge RJB, Monteiro HSA, Gonçalves-Machado L, Guarnieri MC, Ximenes RM, Borges-Nojosa DM, Luna KPO, Zingali RB, Corrêa-Netto C, Gutiérrez JM, Sanz L, Calvete JJ, Pla D (2015). Venomics and antivenomics of *Bothrops erythromelas* from five geographic populations within the Caatinga ecoregion of northeastern Brazil. *Journal of Proteomics*, 114, 93–111. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2014.11.011>
- Kohlsdorf T, Grizante MB, Navas CA, Herrel A (2008). Head shape evolution in Tropidurinae lizards: does locomotion constrain diet? *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 781–790. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01516.x>
- Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC (2003). Ecologia e Conservação da Caatinga: uma introdução ao desafio. In: Leal, I. R., Tabarelli, M. & Silva, J. M. C. [eds.]. *Ecologia e conservação da Caatinga*, Editora Universitária, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 13–16.
- Leite AK, Fazolato CP, Oliveira MLT, Silva RS, Amorim PS (2022). *Leptophis ahaetulla*. *Herpetological Review*, 53(1), p153.
- Leite PT, Nunes SF, Cechin SZ (2007). Diet and habitat use of swamp racer snake, *Mastigodryas bifossatus* Raddi (Serpentes, Colubridae) in subtropical domains of Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24 (3). <https://doi.org/10.1590/S010181752007000300025>
- Maia-Carneiro T, Goyannes-Araújo P, Duarte CFR (2016). Predation of *Tropidurus hispidus* (Squamata, Tropiduridae) by *Siphlophis leucocephalus* (Squamata, Dipsadidae). *Neotropical Biology & Conservation*, 11 (1), p47. doi:10.4013/nbc.2016.111.06
- Martins M, Alencar LRV, Prado CPA, Rossa-Feres DC (2021). A importância da história natural para a Herpetologia. In: *Herpetologia Brasileira Contemporânea*, p. 177–188. Toledo LF, Org., São Paulo, Brazil, Sociedade Brasileira de Herpetologia.
- Martins M, Marques OAV, Sazima I (2002). Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*. In *Biology of the Vipers* (GW Schuett, M Höggren, ME Douglas, HW Greene, eds.). Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, p. 307–328.
- Martins MS, Araújo RJ, Sawaya, Nunes R (2001). Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). *Journal of Zoology*, 254, 529–538.
- Matias CSL, Ferreira-Silva C, Pessoa-da-Silva W, Sousa MBA, Ferreira Silva-Neta A, Ávila RW, Grazziotin FG, Garda AA (2024). Biodiversidad de parásitos que infectan a

- Bothrops erythromelas* Amaral, 1923 (Squamata, Viperidae): una especie de serpiente venenosa endémica del noreste de Brasil. *Neotropical Helminthology*, 2(18), 157–175. <https://doi.org/10.62429/rnh20242181808>
- Menezes LMN, Reis PMAG, Souza K, Urias IC, Walker FM, Ribeiro LB (2013). Death of a snake *Philodryas nattereri* (Squamata: Dipsadidae) after predation on a large-sized lizard *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae). *Herpetology Notes*, 6, 55–57.
- Mesquita PC, Borges-Nojosa MD, Passos DC, Bezerra CH (2012). Activity patterns of the Brown Vine snake *Oxybelis aeneus* (Wagler, 1824) (Serpentes, Colubridae) in the Brazilian semiarid. *Animal Biology*, 62, 289–299. <https://doi.org/10.1163/157075611X618228>.
- Mesquita PC, Passos DC, Borges-Nojosa DM, Cechin SZ (2013). Ecologia e história natural das serpentes de uma área de Caatinga no nordeste brasileiro. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 53: 99–113. <https://doi.org/10.1590/S0031-10492013000800001>.
- Mikalauskas JS, Santana DO, Ferrari SF (2017). Lizard predation *Tropidurus hispidus* (Squamata, Tropiduridae) by false coral snake *Oxyrhopus trigeminus* (Squamata, Dipsadidae) in the Caatinga, in northeastern Brazil. *Pesquisa e Ensino em Ciências Exatas e da Natureza*, ISSN-e 2526-8236, p. 60–67.
- Mizsei E, Boros Z, Lovas-Kiss Á, Szepesváry C, Szabolcs M, Rák G, Ujszegi J, Gál Z, Lengyel S, Puskás G (2019). A trait-based framework for understanding predator–prey relationships: Trait matching between a specialist snake and its insect prey. *Functional Ecology*, 33, 2354–2368. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13446>
- Monteiro C, Montgomery CE, Spina F, Sawaya RJ, Martins M (2006). Feeding, reproduction, and morphology of *Bothrops matogrossensis* (Serpentes, Viperidae, Crotalinae) in the Brazilian Pantanal. *Journal of Herpetology*, 40(3), 408–413.
- Nascimento FF, Lazar A, Menezes AN, Durans ADM, Moreira JC, Salazar-Bravo J, D’Andrea PS, Bonvicino CR (2013). The Role of historical barriers in the diversification processes in Open Vegetation Formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. *Plos One*, 8(4), e61924. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061924>
- Nogueira C, Sawaya RJ, Martins M (2003). Ecology of the Pitviper, *Bothrops moojeni*, in the Brazilian Cerrado. *Journal of Herpetology*, 37(4), 653–659.
- Nogueira CC, Argôlo AJS, Arzamendia V, Azevedo JA, Barbo FE, Bérnils RS, Bolochio BE, Borges-Martins M, Brasil-Godinho M, Braz H, Buononato MA, Cisneros-Heredia DF,

- Colli GR, Costa HC, Franco FL, Giraudo A, Gonzalez RC, Guedes T, Hoogmoed MS, Marques OAV, Montingelli GG, Passos P, Prudente ALC, Rivas GA, Sanchez PM, Serrano FC, Silva NJ, Strüssmann C, Vieira-Alencar JPS, Zaher H, Sawaya RJ, and Martins, M (2019) Atlas of Brazilian Snakes: Verified Point-Locality Maps to Mitigate the Wallacean Shortfall in a Megadiverse Snake Fauna. *South American Journal of Herpetology*, 14(sp1), 1-274. Doi:10.2994/SAJH-D-19-00120.1
- Oliveira CR, Brasileiro AC, Mascarenhas W (2020). *Oxybelis aeneus* (Brown Vine Snake). Diet. *Herpetological Review*, 51, 876.
- Oliveira CR, Coelho-Lima AD, Brasileiro AC, Meira LPC (2023). *Oxybelis aeneus* (Wagler 1824): new record of predation and updated diet list. *Heringeriana*, 17: e918024. <http://doi.org/10.17648/heringeriana.v17i1.918024>
- Oliveira MC, Duarte RG, Silva EG, Teles DA, Araújo-Filho JA, Almeida WO (2021). First record of *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) predation by *Erythrolamprus poecilogyrus* (Colubridae). *Herpetology Notes*, 14, 133–134.
- Oliveira MC, Silva EG, Lima VF, Teles DA, Araújo Filho JA, Teixeira AAM, Almeida WO (2018). *Bothrops erythromelas* Diet. *Herpetological Review*, 49, 335.
- Palmuti CFDS, Cassimiro J, Bertoluci J (2009). Food habits of snakes from the RPPN Feliciano Miguel Abdala, an Atlantic Forest fragment of southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 9(1), 263–269.
- Pough FH, Andrews RM, Cadle JE, Crump ML, Savitzky AH, Wells KD (1998). *Herpetology, Systematic Biology*, 47(4), 7, 63–764. Prentice Hall, New Jersey.
- Powell JS, Parmelee JR, Rice MA, Smith DD (1990). Ecological observations of *Hemidactylus brookii* haitianus Meerwarth (Sauria: Gekkonidae) from Hispaniola. *Caribbean Journal of Science*, 26, 67–70.
- R Core Team R (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Recoder R, Junior MT, Camacho A, Rodrigues MT (2012). Natural history of the tropical gecko *Phyllopezus pollicaris* (Squamata, Phyllodactylidae) from a sandstone outcrop in Central Brazil. *Herpetology Notes*, 5, 49–58.
- Reis AC (1976). Clima da Caatinga. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 48, 325–335.
- Reis PMA, Coelho RD, Menezes LM, Ribeiro LB (2015). Contribution to the reproductive biology of *Bothrops erythromelas* (Squamata: Viperidae) in the semiarid region of Brazil. *Herpetological Review*, 46(3), 327–331.

- Ribeiro SC, Roberto IJ, Sales DL, Ávila RW, Almeida WDO (2012). Amphibians and reptiles from the Araripe bioregion, northeastern Brazil. *Salamandra*, 48(3), 133-146.
- Santana DO, Teixeira AAM (2020). Predation of the lizard *Tropidurus hispidus* (Squamata, Tropiduridae) by the vine snake *Oxybelis aeneus* (Serpentes: Colubridae) in the Caatinga, northeastern Brazil. *Pesquisa e Ensino em Ciências Exatas e da Natureza*, ISSN-e 2526-8236, 4(1).
- Santos JC, Leal IR, Almeida-Cortez JS, Fernandes GW, Tabarelli M (2011). Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. *Tropical Conservation Science*, 4, 276–286. <https://doi.org/10.1177/194008291100400306>
- Shine R (1991). Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *American Naturalist*, 138, 103–122.
- Shine R, Harlow PS, Keogh JS, Boeadi (1998). The influence of sex and body size on food habits of a giant tropical snake, *Python reticulatus*. *Functional Ecology*, 12(2), 248–258. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00179.x>
- Shine R. (1994). Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*, 326–346.
- Silva FRS, Farias RES, Vogt RC (2019). *Philodryas Olfersii* (Vinesnake). Diet. *Herpetological Review*, 50(3).
- Silva-Santos ML, Coelho-Lima AD, Lima-Alves ME, Oliveira JCF, Passos D (2022). Additions to the trophic ecology and defensive behaviour of the little known *Erythrolamprus mossoroensis* (Serpentes: Dipsadidae). *Herpetology Notes*, 15, 533–537.
- Silva-Soares T, Watanabe LK, Segadilha J (2022). Predation of *Scolopendra viridicornis* (Newport 1844) (Chilopoda, Scolopendridae) by *Bothrops erythromelas* (Amaral 1923) (Squamate, Viperidae) in the Caatinga, Northeast Brazil. *Oecologia Australis*, 26(1), 60–63. <https://doi.org/10.4257/oeco.2022.2601.07>
- Soberón J, Peterson AT (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10.
- Sousa DJ, Lima JHA, Kokubum MNC (2020). Predation of *Tropidurus hispidus* (Squamata, Tropiduridae) by *Oxybelis aeneus* (Squamata, Colubridae) in two biomes in the state of Pernambuco, Northeast of Brazil. *Herpetology Notes*, 13, 171–173.
- Sousa-Silva J, Van-Bastem MTPM, Santana GL, Figueiredo GS, LIMA DP (2023). *Rodriguesophis iglesiasii*. *Herpetological Review*, 54(2), p320.
- Souza K, Coelho RDF, Sobrinho CP, Nascimento JPB, Gogliath M, Ribeiro LB (2013). Fauna de lagartos de habitats de Caatinga do Campus Ciências Agrárias da Universidade

- Federal Do Vale Do São Francisco, Petrolina-PE, Brasil. *Revista Brasileira de Zoociências*, 15 (1, 2, 3).
- Valdujo PH, Nogueira C, Martins M (2002). Ecology of *Bothrops neuwiedi pauloensis* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Cerrado of central and southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 169–176. <https://doi.org/10.2307/1565988>
- Van den Burg MP (2020). How to source and collate natural history information: a case study of reported prey items of *Erythrolamprus miliaris* (Linnaeus, 1758). *Herpetology Notes*, 13, 739–746.
- Vincent SE, Herrel A, Irschick DJ (2004). Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Zoology*, 264(1), 53-59. <https://doi.org/10.1017/S0952836904005503>
- Vitt LJ (1991). Ecology and life history of the wide-foraging lizard *Kentropyx calcarata* (Teiidae) in Amazonian Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 2791–2799. <https://doi.org/10.1139/z91-393>
- Vitt LJ, Caldwell JP (2009). *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. New York: Academic Press.
- Vivian N, Mello AVA, Oliveira PMA, Lima JHA, Ribeiro LRC, Simões PI (2021). Predation of *Ameivula ocellifera* (Squamata, Teiidae) by *Oxybelis aeneus* (Squamata, Colubridae), in the Caatinga, Northeastern Brazil, including a list of saurophagy by this snake. *Heringeriana*, 15(1), 96–100, <http://doi.org/17648/heringeriana.v15i1.917960>

**4 BIODIVERSIDADE PARASITÁRIA DE BOTHROPS ERYTHROMELAS
AMARAL, 1923 (SQUAMATA, VIPERIDAE): SERPENTE PEÇONHENTA
ENDÊMICA DO NORDESTE BRASILEIRO**

Biodiversity of parasites infecting *Bothrops erythromelas* Amaral, 1923 (Squamata, Viperidae): An endemic venomous snake species from the Brazilian Northeast

Biodiversidad de parásitos que infectan a *Bothrops erythromelas* Amaral, 1923 (Squamata, Viperidae): Una especie de serpiente venenosa endémica del noreste de Brasil

Cicera Silvilene Leite Matias^{1,2,*}; Cristiana Ferreira-Silva³; Willianilson Pessoa-da-Silva^{1,2}; Maria Beatriz Andrade de Sousa^{1,2}; Aldenir Ferreira Silva-Neta²; Robson Waldemar Ávila³; Felipe Gobbi Grazziotin⁴ & Adrian Antonio Garda^{1,2}

¹ Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) Universidade Federal da Paraíba - Via Expressa Padre Zé Jardim, Cidade Universitária, 58051001, João Pessoa, PB, Brazil;

² Laboratório de Anfíbios e Répteis, Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Campus Universitário, Lagoa Nova, Av. Senador Salgado Filho, 3000, 59078-900, Natal, RN - Brasil

³ Universidade Federal do Ceará (UFC), Departamento de Biologia, Centro de Ciências, Av. Mister Hull, s/n, CEP 60455-760, Fortaleza, Ceará, Brazil

⁴ Laboratório de Coleções Zoológicas, Instituto Butantan, São Paulo, 05503-900, SP, Brazil

Author for correspondence: Cicera Silvilene Leite Matias, phone: +55 88 9 9233-2912, e-mail: silvilenematias@gmail.com

Abstract

The knowledge of parasitic fauna in wild animals is essential for understanding the ecological conditions that determine the occurrence and prevalence of parasites in their hosts. With the exception of records of one Pentastomida (*Cephalobaena tetrapoda*) and two Nematoda (*Physaloptera* sp. And *Aspiculuris* sp.), detailed information about the helminth fauna associated with the jararaca *Bothrops erythromelas* is lacking. This species has a wide distribution in the Caatinga, with records in marginal areas of the Cerrado and Atlantic Forest. Here, we describe the patterns of richness, abundance, and prevalence of helminths in *B. erythromelas*, a venomous snake from northeastern Brazil. The parasitized snakes were collected from six Brazilian states in the Northeast region: Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, and Rio Grande do Norte. We examined the gastrointestinal tract of 127 specimens and found 76 individuals infected with at least one endoparasite, represented by 17 taxa of helminths: two Acanthocephala, three Cestoda, and 12 Nematoda. With our results, knowledge about hidden biodiversity is expanded, particularly as this is a pioneering study regarding the helminth fauna of *B. erythromelas*. We also describe the occurrence of the species *Physaloptera lutzi* and *Parapharyngodon hispidus* for the first time in snakes.

Keywords. Acanthocephala – Caatinga – Cestoda – Inventory – Nematoda – Parasites.

Resumen

El conocimiento de la fauna parasitaria en animales silvestres es esencial para comprender las condiciones ecológicas que determinan la ocurrencia y prevalencia de parásitos en sus hospedadores. Con la excepción de registros de un Pentastomida (*Cephalobaena tetrapoda*) y dos Nematoda (*Physaloptera* sp. y *Aspiculuris* sp.), falta información detallada sobre la fauna de helmintos asociada con la jararaca *Bothrops erythromelas*. Esta especie tiene una amplia distribución en la Caatinga, con registros en áreas marginales del Cerrado y la Mata Atlántica. Aquí, describimos los patrones de riqueza, abundancia y prevalencia de helmintos en *B. erythromelas*, una serpiente venenosa del noreste de Brasil. Las serpientes parasitadas fueron recolectadas en seis estados brasileños de la región Nordeste: Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí y Rio Grande do Norte. Examinamos el tracto gastrointestinal de 127 especímenes y encontramos 76 individuos infectados con al menos un endoparásito, representado por 17 taxones de helmintos: dos Acanthocephala, tres Cestoda y 12 Nematoda. Con nuestros resultados, se amplía el conocimiento sobre la biodiversidad oculta, especialmente porque este es un estudio pionero sobre la fauna de helmintos de *B. erythromelas*. También

describimos por primera vez la ocurrencia de las especies *Physaloptera lutzi* y *Parapharyngodon hispidus* en serpientes.

Palabras clave: Acanthocephala – Caatinga – Cestoda – Inventario – Nematoda – Parásitos.

INTRODUCTION

Parasitological studies in reptiles have expanded in recent years, particularly those involving snakes (Ávila *et al.*, 2013; Kuzmin *et al.*, 2016; Mati *et al.*, 2015; Matias *et al.*, 2018; Quirino *et al.*, 2018; Oliveira *et al.*, 2020, 2023; Castro-Araújo *et al.*, 2020; Halán & Kottferová, 2021; Conga *et al.*, 2024), which can serve as definitive or intermediate hosts for various groups of parasites (Castro-Araújo *et al.*, 2020; Oliveira *et al.*, 2021; Ferreira-Silva *et al.*, 2022). Understanding the parasitic fauna of wild animals is crucial for comprehending ecological interactions of parasites and their hosts, including natural history, life cycles, and evolutionary aspects of this relationship (Silva, 2008; Matias *et al.*, 2018). Detrimental effects of parasites on host fitness include, among others, the alteration of coloration patterns and, consequently, negative impacts on reproductive success (Schall & Dearing, 1987; Dunlap & Schall, 1995; Levri, 1999).

Given the importance and biological diversity of the genus *Bothrops*, which comprises approximately 63 species worldwide (Uetz *et al.*, 2023), only 14 species of the genus have been studied in the Neotropical Region to understand their helminth fauna: *B. alternatus*, *B. asper*, *B. atrox*, *B. barnetti*, *B. cotiara*, *B. erythromelas*, *B. insularis*, *B. jararaca*, *B. jararacussu*, *B. lanceolatus*, *B. mattogrossensis*, *B. moojeni*, *B. neuwiedi*, *B. pradoi* (Conga *et al.*, 2024), however, these studies are essential for understanding interspecific relationships.

In this study, we present for the first time, a comprehensive analysis of the helminth fauna associated with *Bothrops erythromelas* (Amaral, 1923), the Caatinga lancehead (jararaca-da-seca in Portuguese). *Bothrops erythromelas* is widely distributed in the Caatinga, throughout the Brazilian states of Alagoas, Bahia, Ceará, Maranhão, Minas Gerais, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte, and Sergipe; with records in marginal areas along the Cerrado and Atlantic Forest ecotones (Campbell & Lamar, 2004; Nogueira *et al.*, 2019; Costa *et al.*, 2023). *Bothrops erythromelas* is the most important species from an epidemiological perspective, as it causes most of the life-threatening snake bites in the Brazilian semi-arid region (Lira da Silva *et al.*, 2009). Additionally, the species has a key ecological role, contributing to the population size equilibrium of several small vertebrates in the ecosystem (e.g., rodents, amphibians,

lizards; Martins *et al.*, 2002). Currently, only three records of endoparasites were registered for *B. erythromelas*, one Pentastomida (*Cephalobaena tetrapoda* Heymons, 1922; Oliveira *et al.*, 2015) and two Nematoda (*Physaloptera* sp., Oliveira *et al.*, 2018; *Aspiculuris* sp., Batista *et al.*, 2021). Therefore, a proper appreciation of the species interaction with parasites is crucial for understanding the occurrence and abundance patterns of endoparasites associated with this venomous snake, as well as the resulting medical and ecological implications (Jorge *et al.*, 2015).

MATERIALS AND METHODS

These parasitized snakes were sourced from four northeastern Brazilian states: Bahia (N = 7), Ceará (N = 33), Paraíba (N = 3), Pernambuco (N = 11), Piauí (N = 1), and Rio Grande do Norte (N = 21). Specimens utilized in this investigation were retrieved from Biological Collections: specifically, the Herpetological Collection of the Regional University of Cariri - URCA (N = 20), the Herpetological Collection of the Semiárid - UFERSA (N = 8), the Herpetological Collection of the Federal University of Ceará - NUROF/UFC (N = 23), and the Herpetological Collection of the Federal University of Paraíba - UFPB (N = 25).

We carefully examined the presence of parasites in the gastrointestinal tract (esophagus, stomach, small and large intestines), liver, kidneys, lungs, gallbladder, and celomic cavity of the snakes under a stereomicroscope. Helminths were identified to the lowest possible taxonomic level. To achieve this, we stained Cestodes and Acanthocephala with alcoholic chloride carmine solution, and cleared with eugenol, while species of and Nematoda were cleared in lactic acid (Amato and Amato, 2010). To visualize the internal and external morphological characters of the helminths, we utilized an optical microscope. Following identification, all helminths were deposited in the Parasitological Collection of the Federal University of Ceará (UFC-P).

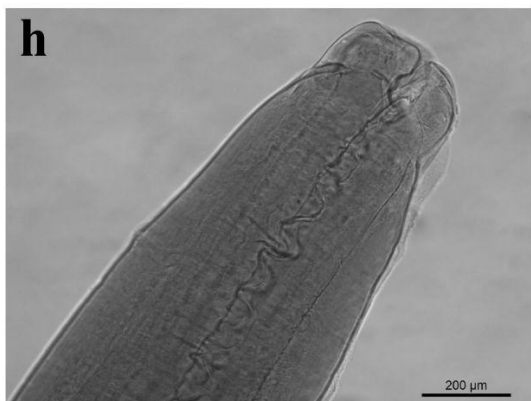
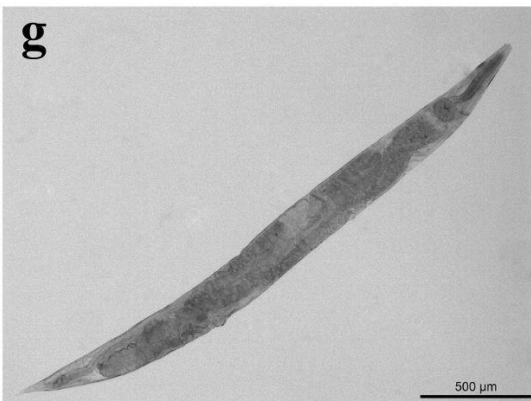
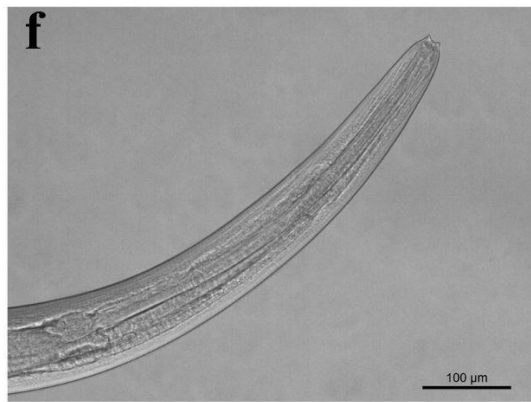
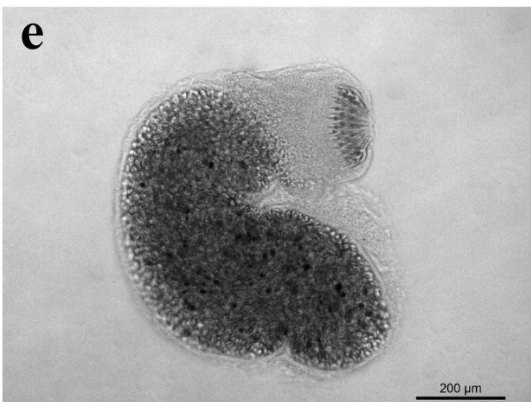
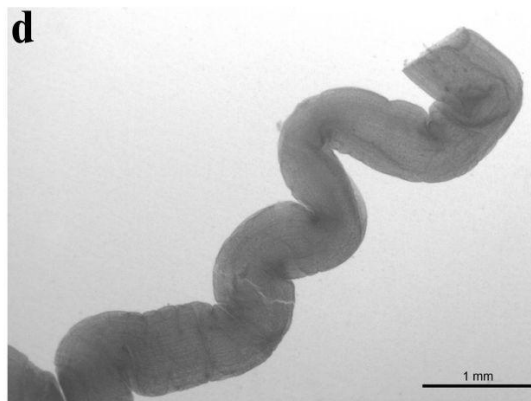
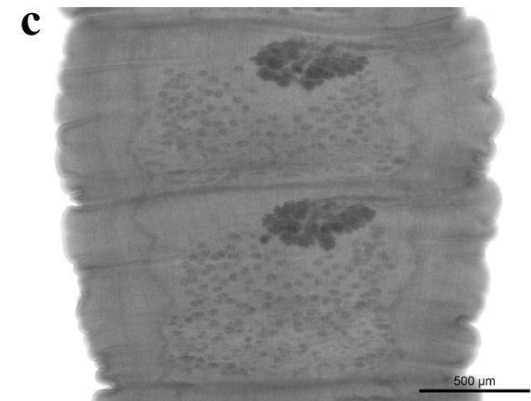
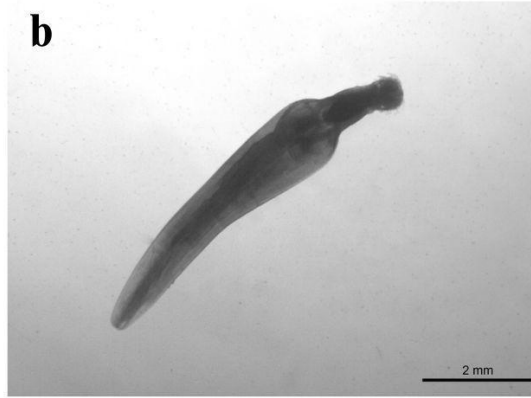
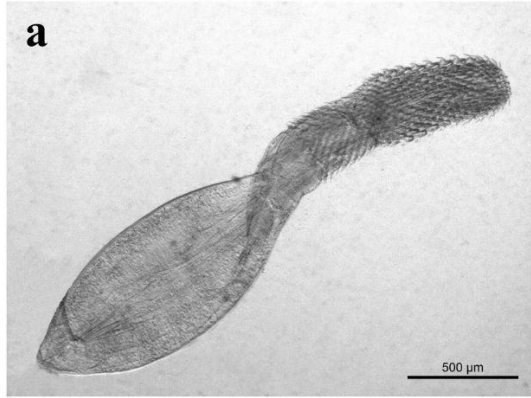
We calculated the parasitological parameters of abundance, richness, and prevalence following the method outlined by Bush *et al.* (1997), using the software Quantitative Parasitology 3.0 (Rózsa *et al.*, 2000). Richness was determined as the total number of parasite species, while abundance represented the total count of parasite individuals found in each of the 76 specimens of *B. erythromelas*. To assess whether parasite richness is influenced by the linear measure of host size (snout-vent length: SVL), sex, and whether abundance is influenced by SVL, sex, and host maturity, we employed a Generalized Linear Model (GLM). In this analysis, predictor variables were included with interaction terms. Given that richness and

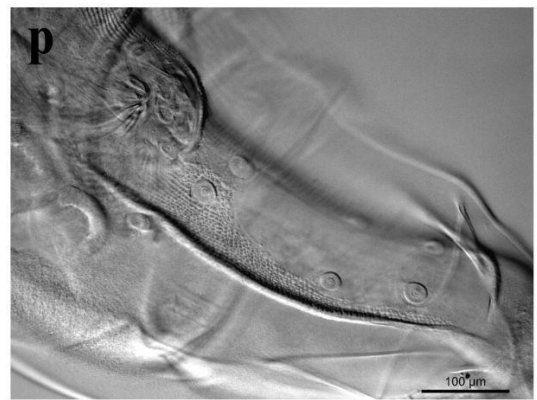
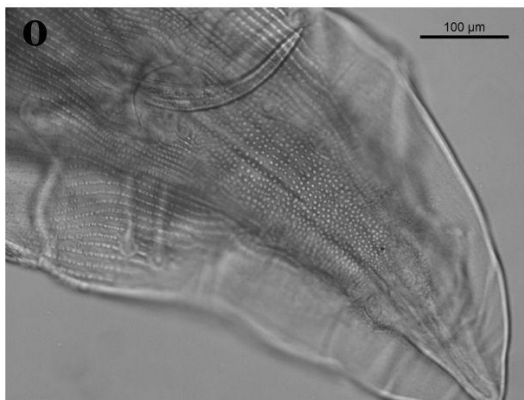
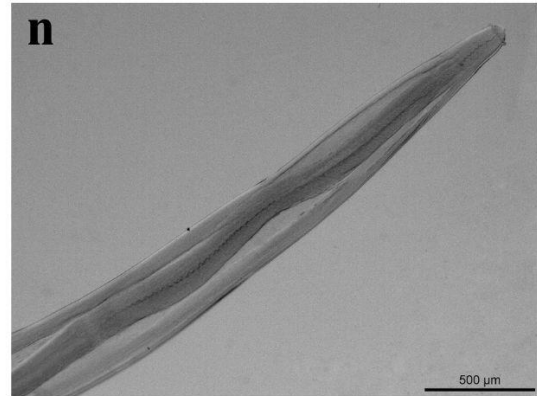
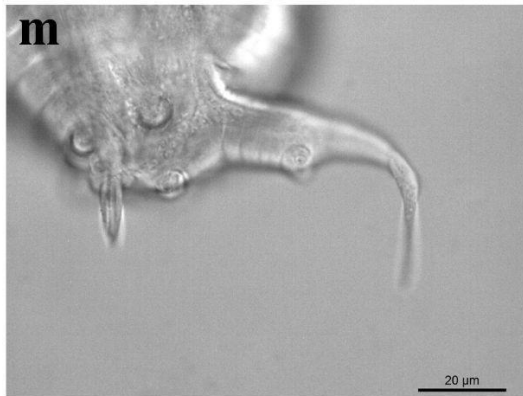
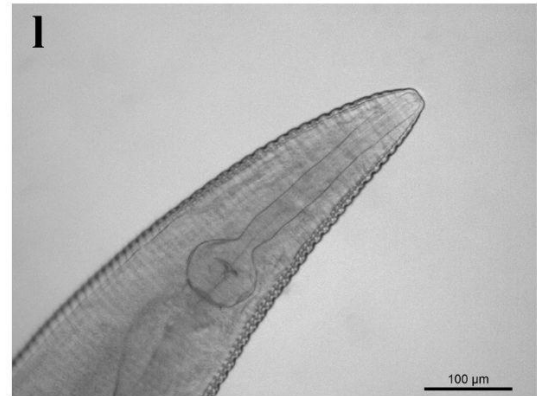
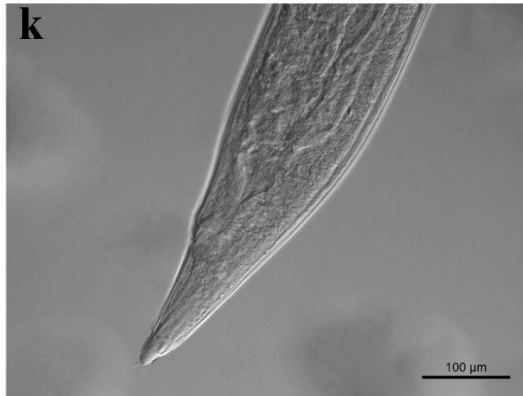
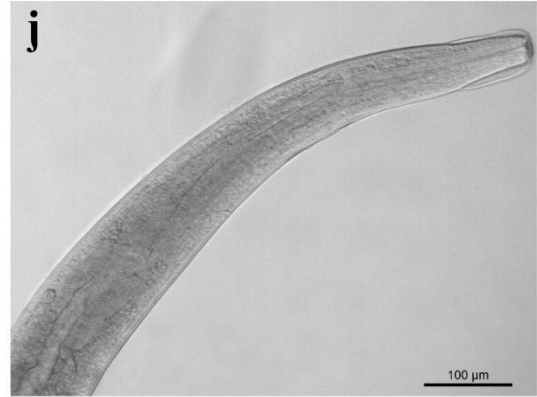
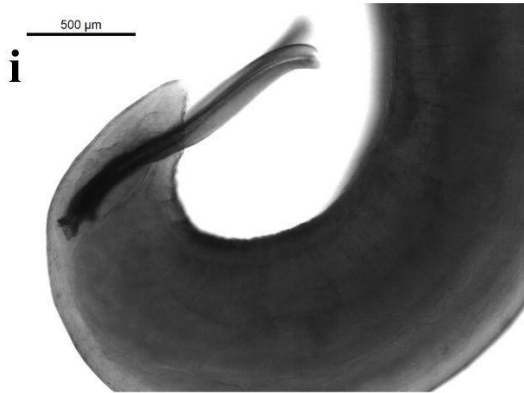
abundance data are count data, we incorporated a Poisson error structure into the model. For data organization, we utilized the 'clean_names()' function from the "Janitor" package to standardize variable names, and for graphical representation, we employed the "ggplot2" package. These statistical analyses were conducted using R version 4.3.1 (R Core Team, 2023).

RESULTS

Out of the 127 snakes analyzed, 76 specimens were found to harbor parasites, comprising 17 helminth taxa: two Acanthocephala (cystacanths of *Centrorhynchus* sp. and Oligacanthorhynchidae gen. sp.) with a prevalence of 46.90%, three Cestoda (specimens of *Oochoristica* sp. and larvae of Plerocercoid and Cysticeroid) with a prevalence of 2.76%, and 12 Nematoda (*Brevimulticaecum* sp., Cosmocercidae gen. sp., *Hexametra boddaertii*, *Oswaldocruzia* sp., *Parapharyngodon hispidus*, *Physaloptera lutzi*, *Physaloptera nordestina*, *Physaloptera* sp., *Physalopteroides venancioi*, *Physocephalus* sp., *Strongyloides ophidiaie*, and unidentified nematode larvae) with a prevalence of 50.34%. The overall parasite prevalence in *B. erythromelas* was 59.84%, with a mean infection intensity of 13.88 ± 7.0 (range: 1–350) (Table 1, Fig. 1).

Figure 1. Helminth species parasitizing *Bothrops erythromelas* - **Acanthocephala:** **a** - *Centrorhynchus* sp., **b** - Oligacanthorhynchidae gen. sp., **Cestoda:** **c** - *Oochoristica* sp. (mature proglottids), **d** - Plerocercoid Larvae, **e** - Cisticeroid Larvae, **Nematoda:** **f** - *Brevimulticaecum* sp. (anterior end of the larvae), **g** - Cosmocercidae gen. sp. (female adult), **h and i** - *Hexametra boddaertii* (anterior end and tail of the male, respectively), **j and k** - *Oswaldocruzia* sp. (anterior end and posterior end of the female, respectively), **l and m** - *Parapharyngodon hispidus* (anterior end and tail of the male, respectively), **n and o** - *Physaloptera lutzi* (anterior end and tail of the male, respectively) and **p** - *Physaloptera nordestina* (male's tail), **q** - *Physaloptera* sp., **r** - *Physalopteroides venancioi* (anterior end of the female), **s and t** - *Physocephalus* sp. (anterior end and posterior end of the larvae, respectively), **u and v** - *Strongyloides ophidiaie* (panoramic view and eggs of the female, respectively), **w and x** - Nematoda not identified (anterior end and posterior end of the larvae, respectively).





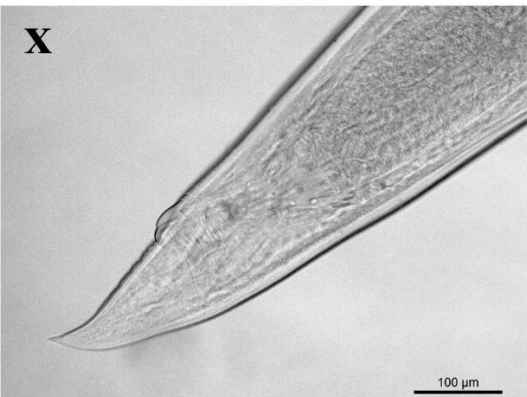
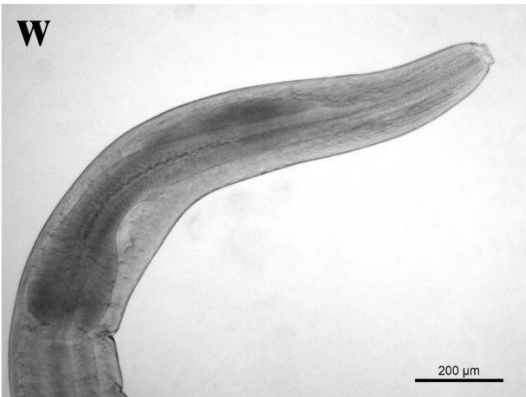
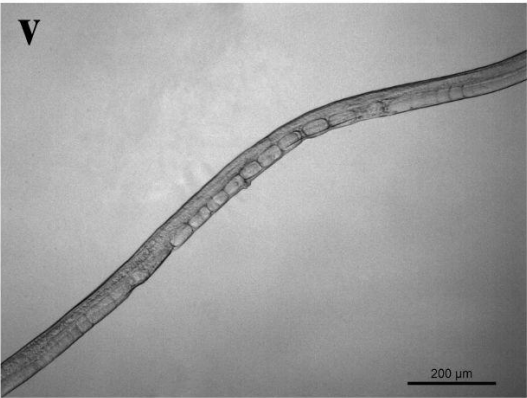
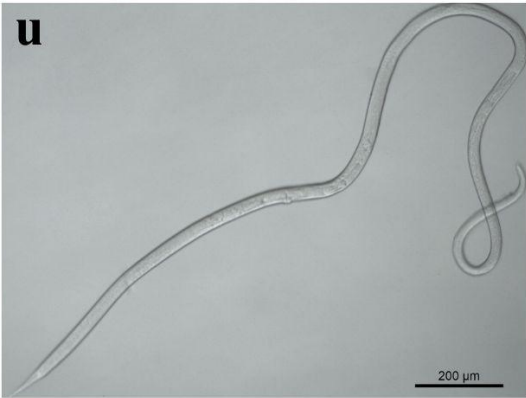
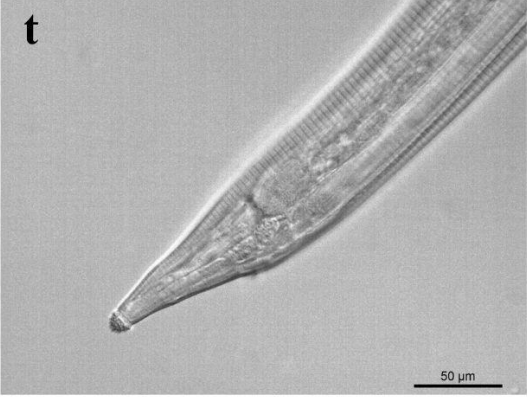
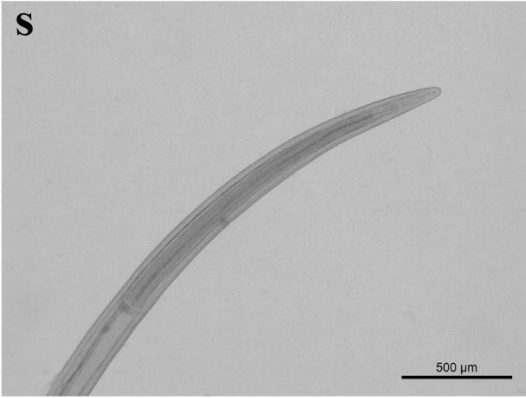
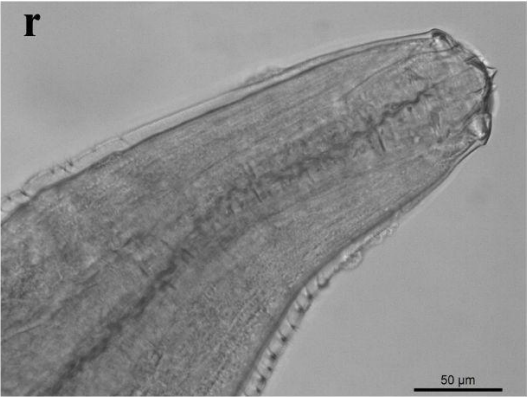
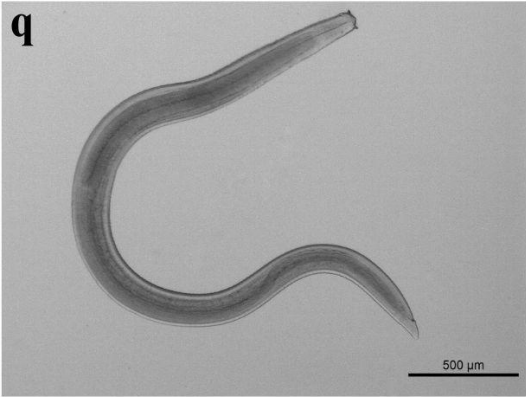


Table 1. Parasitological indices of endoparasites in *Bothrops erythromelas* (equivalent to hosts infected with at least one species of parasite). Development stage (DS), Larvae (L), Adut (A), Prevalence values (P%), number of endoparasites (NE), mean intensity of infection and standard deviation (MII $\pm$ SD), mean abundance (MA), site of infection (SI) Sto= stomach; Igi= large intestine; Smi= small intestine, Per= Peritoneum. Northeastern Brazilian state where the host was collected: Bahia (BA), Ceará (CE), Paraíba (PB), Pernambuco (PE), Piauí (PI), and Rio Grande do Norte (RN). * New record for *B. erythromelas* and ** new record for snakes.

Endoparasites	DS	P%	NE	MI $\pm$ SD	MA	SI	States
Acanthocephala							
<i>Centrorhynchus</i> sp.*	L	13.2	56	5.6 $\pm$ 2.5	25	Per, Sto	CE, PE, RN
Oligacanthorhynchidae gen. sp.*	L	75.0	350	6.1 $\pm$ 4.0	46	Per, Sto, Igi, Smi	BA, CE, PB, PE, PI, RN
Cestoda							
<i>Oochoristica</i> sp.*	A	2.6	3	1.5 $\pm$ 1.5	1	Igi, Smi	BA, CE
Plerocercoid larvae*	L	1.3	2	2.0 $\pm$ 2.0	-	Per	RN
Cisticercoid larvae*	L	1.3	13	13.0 $\pm$ 13.0	-	Sto	CE
Nematoda							
<i>Brevimulticaecum</i> sp.*	L	1.3	1	1.0 $\pm$ 1.0	-	Per	CE
Cosmocercidae gen. sp.*	A	2.6	9	4.5 $\pm$ 4.5	7	Smi, Per	CE, RN
<i>Hexameta boddaertii</i> *	A	9.2	22	3.1 $\pm$ 1.0	9	Per, Sto, Igi	CE, RN
<i>Oswaldocruzia</i> sp.*	A	1.3	1	1.0 $\pm$ 1.0	-	Sto	CE
<i>Parapharyngodon hispidus</i> **	A	1.3	8	8.0 $\pm$ 8.0	-	Sto	CE
<i>Physaloptera lutzi</i> **	A	13.2	41	4.1 $\pm$ 3.5	13	Per, Igi, Sto, Smi	CE, RN
<i>Physaloptera nordestina</i> *	A	2.6	3	1.5 $\pm$ 1.5	1	Per, Sto	PE, RN
<i>Physaloptera</i> sp.	L	22.4	239	14.1 $\pm$ 9.0	65	Smi, Sto, Per, Igi	BA, CE, PE, RN
<i>Physalopteroides venancioi</i> *	A	2.6	16	8.0 $\pm$ 8.0	6	Igi, Sto	BA, CE
<i>Physocephalus</i> sp.*	L	1.3	1	1.0 $\pm$ 1.0	-	Sto	PE
<i>Strongyloides ophidiai</i> *	A	7.9	217	36.2 $\pm$ 30.5	80	Sto, Per, Smi,	CE, RN
Nematoda (not identified)	L	22.4	73	4.3 $\pm$ 2.0	17	Per, Smi, Igi	BA, CE, PE, RN

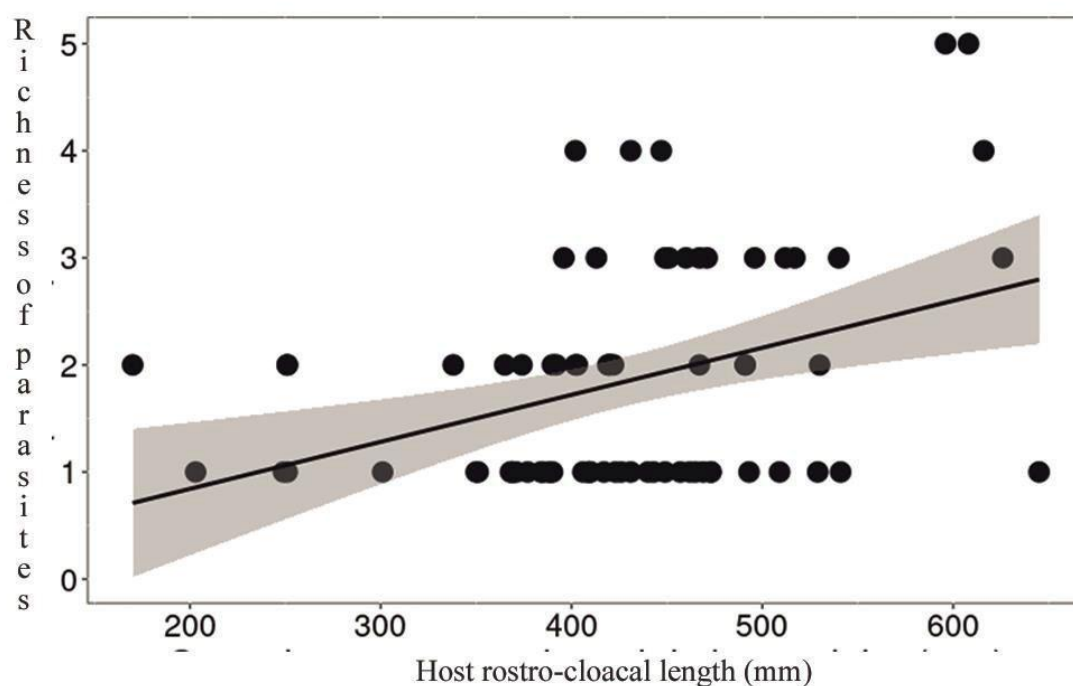
Among the parasites found, the cystacanth of Oligacanthorhynchidae was the most abundant, with 350 individuals, followed by *Physaloptera* sp., with 239. The rarest species,

with only one individual found, were *Brevimulticaecum* sp., *Oswaldocruzia* sp., and *Physocephalus* sp. Parasite richness was positively influenced by the SVL of the hosts, with no effect of sex or interaction between them (Table 2, Fig. 2).

Table 2. GLM model testing how parasite richness varies as a function of host body condition index (SVL), sex, and their interactions.

Variables	Estimate	Standard error	value Z	Value P
Intercepto	-0.468	0.555	-0.844	0.398
SVL	0.003	0.001	2.188	0.028
Sex	0.364	1.009	0.361	0.718
SVL:Sex	-0.001	0.002	-0.446	0.655

Figure 2. Species richness of parasites in relation to the body condition index (SVL) of *B. erythromelas* specimens.

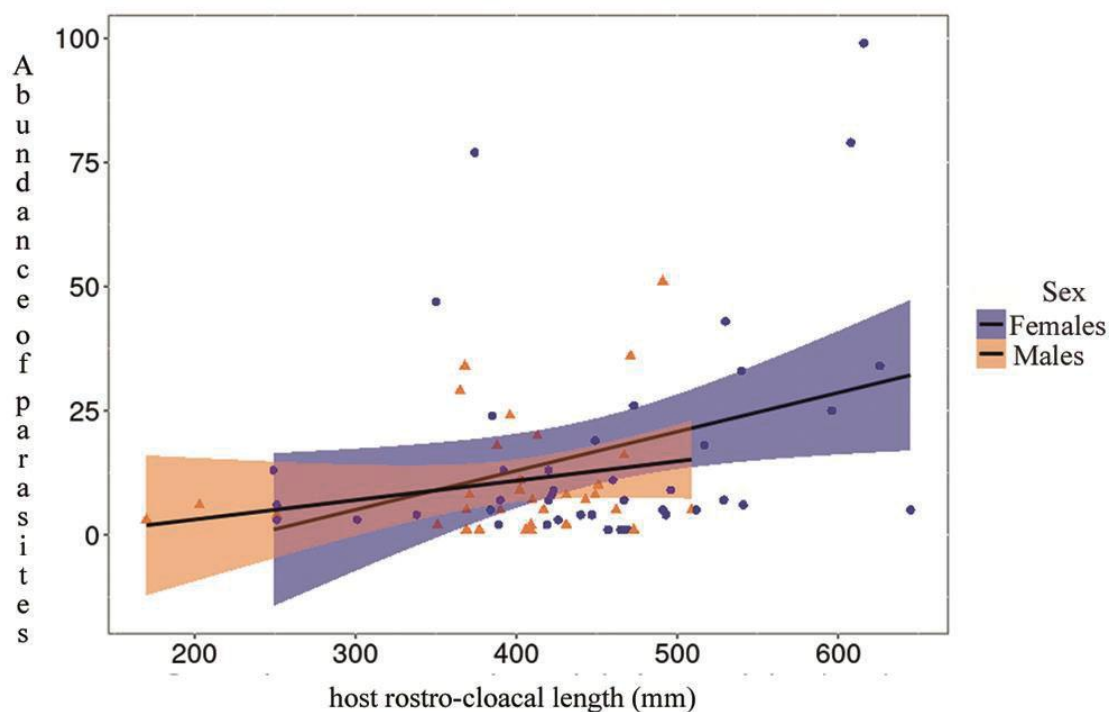


Parasite abundance was also positively influenced by SVL. Additionally, females tended to have higher parasite abundance than males, and both sexes tended to have higher abundance with increasing SVL (Table 3, Fig. 3).

Table 3. GLM model testing how parasite abundance varies as a function of host body condition index (SVL), sex, and their interactions.

Variables	Estimate	Standard error	Value Z	Value P
Intercept	0.564	0.202	2.788	0.005
SVL	0.005	0.000	11.849	<0.001
Sex	-0.034	0.438	-0.078	0.938
SVL: Sex	0.000	0.001	-0.255	0.798

Fig. 3. Parasite abundances in relation to the body condition index (SVL) for males and females of *B. erythromelas* species.



DISCUSSION

Bothrops erythromelas exhibited a high prevalence of helminths (59.84%), similar to other species of snakes in the Viperidae family: *Bothrops moojeni* N = 50 (68%; Barrella & Silva, 2003) and *Crotalus durissus terrificus* N = 12 (66%; Dias *et al.*, 2004), but contrasting with *Crotalus tzabcan* N = 50 (14%; Carbajal-Márquez *et al.*, 2018). These comparative data support the idea that describing the helminths of a particular species is crucial to achieve a more complete comprehension of hidden patterns of parasite biodiversity.

The phylum Acanthocephala exhibits an indirect life cycle, engaging in trophic interactions with both invertebrates and vertebrates (Crompton & Nickol, 1985). Incidentally, snakes act as paratenic hosts for acanthocephalans (Travassos, 1917; Pizzatto & Madi, 2002; Pizzatto & Marques, 2006; Smales, 2007a; Matias *et al.*, 2018). In these cases, encysted larvae reside in the body cavity of snakes until they are ingested by the definitive host (Nickol, 1985). Typically, birds and mammals serve as definitive hosts, arthropods act as intermediate hosts, and snakes serve as paratenic hosts of the family Oligacanthorhynchidae (Schmidt, 1972; Nickol & Dunagan, 1989; Kennedy, 2006). Birds and mammals are potential predators of snakes, (Cardoso & Santos, 2012; Fraga *et al.*, 2013; Marques & Medeiros, 2018), including those of the genus *Bothrops* (Sazima, 1922; Oliveira & Santori, 1999; Martins *et al.*, 2003). Thus, we suggest that parasites may use snakes to reach their definitive hosts. Representatives of Oligacanthorhynchidae are known to infect snakes such as *Boa constrictor*, *Boiga dendrophila*, *Bothrops jararacussu*, *Bothrops neuwiedi*, *Clelia clelia*, *Erythrolamprus aesculapii*, *E. miliaris*, *E. poecilogyrus*, *Macrovipera lebetina obtusa*, *Mastigodryas bifossatus*, *Micrurus corallinus*, *Philodryas olfersii*, *P. patagoniensis*, *Xenodon merremii*, and *X. histricus* (Travassos, 1917; Pizzatto & Madi, 2002; Pizzatto & Marques, 2006; Smales, 2007a; Smales, 2020).

Besides species of Oligacanthorhynchidae, we also found *Centrorhynchus* sp. in *B. erythromelas*, an acanthocephalan from family Centrorhynchidae. The genus *Centrorhynchus* infects birds of the Falconiformes and Strigiformes orders as definitive hosts and has invertebrates as intermediate hosts, with reptiles and amphibians serving as paratenic hosts (Torres & Puga, 1996). Cystacanths of *Centrorhynchus* have been recorded in snakes of the genera *Ahaetulla*, *Bothrops*, *Clelia*, *Chironius*, *Dipsa*, *Echinanthera*, *Imantodes*, *Helicops*, *Leptophis*, *Liophis*, *Mastigodryas*, *Tropidonotus*, and *Philodryas* (Travassos, 1926; Vizcaino, 1993; Smales, 2007a; Smales, 2007b; Lamas & Lunaschi, 2009; Silva & Muller, 2012; Araújo-

Filho *et al.*, 2018; Castro-Araújo *et al.*, 2020; Yudhana *et al.*, 2023; Conga *et al.*, 2024). In the present study, we only found cystacanths, suggesting that *B. erythromelas* acts as paratenic hosts, and the acanthocephalans use them to reach their definitive hosts, since Falconiformes and Strigiformes have already been reported preying on snakes (Martins *et al.*, 2003; Costa *et al.*, 2009; Cardoso & Santos, 2012). Species-level identification of the acanthocephalans was not possible due to the immature condition of the specimens (cystacanths), which have not yet developed the reproductive system that is fundamental for species identification.

For Cestoda, we identified the presence of *Oochoristica* sp. and Plerocercoid larvae and cysticeroid. Different species of snakes have been recognized as hosts of Cestoda, such as *Bothrops alternatus*, *B. jararaca*, *B. moojeni*, *Coluber* sp., *Corallus caninus*, *Erythrolamprus miliaris*, *Micrurus corallinus*, *Philodryas olfersii*, *Pseudoboa nigra*, and *Thamnophis* sp. (Silva *et al.*, 2001; Silva *et al.*, 2006; Chambrier *et al.*, 2010; Matias *et al.*, 2018; Castro-Araújo *et al.*, 2020). The genus *Oochoristica* has been reported in *Echis carinatus*, another Viperidae (Farooq *et al.*, 1983). In *B. erythromelas*, Cestoda were found only in early developmental stages, making species-level identification impossible.

We were able to identify most of the nematodes only at the Phylum level (Nematoda, 17 hosts), excepting one identification at the family level (Cosmocercidae gen. sp., 2 hosts), four at the genus level (*Brevimulticaecum* sp., *Oswaldocruzia* sp., *Physocephalus* sp., and *Physaloptera* sp.), due to the immature stage of the parasites, and six at the species level (*Hexametra boddaertii*, *Parapharyngodon hispidus*, *Physaloptera lutzi*, *Physaloptera nordestina*, *Physalopteroides venancioi*, and *Strongyloides ophidiae*). In terrestrial snakes, the richness of Nematoda tends to be higher, as observed in *Crotalus durissus terrificus* (7 spp.; Dias *et al.*, 2004) and *Crotalus mitchelli* (5 spp.; Goldberg *et al.*, 2013), and *Pseudoboa nigra* (3 spp.; Matias *et al.*, 2018). Our results corroborate this tendency, since the nematode fauna in *B. erythromelas* includes at least 12 nematode taxa, encompassing distinct species and larval stages. These results support previous studies (Brouat *et al.*, 2007), indicating that the dominance of nematodes in terrestrial snakes may be related to the habitat of their hosts.

The family Cosmocercidae is frequently reported infecting species of amphibians and reptiles (Rizvi, 2009; Ávila *et al.*, 2010; Rizvi & Bursey, 2014; Bursey *et al.*, 2015; Castro-Araújo *et al.*, 2020; Draghi *et al.*, 2020). Immature individuals of *Brevimulticaecum* sp. have been reported in fish, amphibians, and reptiles (Sprent, 1979; Moravec & Kaiser, 1994; Moravec *et al.*, 1997; Vieira *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2018; Souza *et al.*, 2020). The genus

Oswaldocruzia is commonly found in amphibians, although it has also been reported in reptiles, with some records for snakes (Durette-Desset *et al.*, 2006; Goldberg & Bursey, 2007; Anderson *et al.*, 2009; Campião *et al.*, 2014; Teles *et al.*, 2015; Oliveira *et al.*, 2017; Oliveira *et al.*, 2019; Flowers & Beane, 2023). *Physocephalus* uses snakes as paratenic hosts, coleopteran insects as intermediate hosts, and mammals as definitive hosts (Ryzhikov, 1952; Kirillov & Kirillova, 2021). The genus *Physocephalus* has been found in the following North American species of Viperidae: *Crotalus atrox*, *C. molossus*, *C. pyrrhus*, *C. scutulatus*, and *Sistrurus tergeminus* (Goldberg *et al.*, 2001; Goldberg *et al.*, 2002; McAllister *et al.*, 2004; Goldberg *et al.*, 2013). Morphologically, it was not possible to identify *Brevimulticaecum* sp. and *Physocephalus* sp. at the species level due to the immature developmental stage of the larvae. Only female specimens were recorded for Cosmocercidae gen. sp. and *Oswaldocruzia* sp., consequently, the identification at species level was not possible because the main morphological characteristics for Cosmocercidae species identification are only present in males.

Nematodes of the genus *Physaloptera* are common in birds, amphibians, mammals, and reptiles (Ortlepp, 1922; Chabaud, 1975; Anderson *et al.*, 2009; Pereira *et al.*, 2012; Maldonado Jr. *et al.*, 2019). Nine species of *Physaloptera* are known to occur in Brazilian reptiles, with four reported for snakes: *P. monodens*, *P. liophis*, *P. obtusissima*, and *P. nordestina* (Matias *et al.*, 2020). Until now, *Physaloptera lutzi* was described only in lizards (Brito *et al.*, 2014; Maia-Carneiro *et al.*, 2018), and this is the first record of the species occurring in a snake. *Bothrops erythromelas* is a generalist in terms of diet, feeding mainly on lizards, frogs, centipedes and mammals (Martins *et al.*, 2002; Silva-Soares *et al.*, 2022). Given that nematodes possess a cuticle resistant to stomach acids, we suggest that these helminths are associated with the ingestion of the host. *Physaloptera nordestina* was already described for the following northeastern Brazilian snakes: *Oxybelis aeneus*, *Xenodon merremii*, and *Pseudoboa nigra* (Matias *et al.*, 2020).

Hexametra boddaertii is a common nematode in Squamata (Ávila & Silva, 2010; Bursey & Brooks, 2011), known to infect *Bothrops* sp., *Crotalus durissus*, *Oxyrhopus trigeminus*, *Philodryas baroni*, *P. patagoniensis*, and *Pseudoboa nigra* (Skrjabin, 1916; Sprent, 1978; Hartdegen & Gamble, 2002; Pinto *et al.*, 2010; Matias *et al.*, 2018). The genus *Parapharyngodon* has a close association with lizards, mainly of the genus *Tropidurus*, with only one species described for amphibians (Ávila & Silva, 2010; Anjos *et al.*, 2013; Araújo-Filho *et al.*, 2015; Ferreira *et al.*, 2021). *Parapharyngodon hispidus* was described in

Tropidurus hispidus (Ferreira *et al.*, 2021), and the present record is the first for snakes. Since only one specimen of *B. erythromelas* was found with *Parapharyngodon hispidus*, we suggest that the infection is accidental, likely due to ingestion during the snake feeding.

Physalopteroides venancioi is the only species of the genus recorded in South America, found mainly in lizards and amphibians (Ávila & Silva, 2010; Campião *et al.*, 2014). We recorded *P. venancioi* in the small intestine of two snakes, suggesting that the infection occurred accidentally, as suggested for the snakes *Platycephalus ventromaculatus*, *Pseudoboa nigrá*, and *Philodryas olfersii* (Al-Moussawi, 2016; Matias *et al.*, 2018; Castro-Araújo *et al.*, 2020).

The genus *Strongyloides* parasitizes birds, mammals, amphibians, and reptiles (Graham *et al.*, 2024). In response to infection, animals may exhibit diarrhea, bronchopneumonia, alveolar hemorrhage, interstitial inflammation, altered breathing, enterocyte hyperplasia, and ulceration or squamous metaplasia of mucosal epithelium, depending on the worm life stage (Uzal *et al.*, 2016; Thamsborg *et al.*, 2017; Graham *et al.*, 2024). In reptiles, including snakes, *Strongyloides* infections cause respiratory difficulties and pneumonia (Walden *et al.*, 2020; Graham *et al.*, 2024). Five species of *Strongyloides* are documented in snakes: *S. gulae*, *S. serpentis*, *S. ophidiae*, *S. natricis*, and *S. mirzai* (Graham *et al.*, 2024). *Strongyloides ophidiae* has been observed in the following Brazilian snakes: *Crotalus durissus*, *Erythrolamprus miliaris*, *Oxyrhopus guibei*, and *Philodryas olfersii* (Pereira, 1929; Santos *et al.*, 2009; Mati & Melo, 2014; Mati *et al.*, 2015; Castro-Araújo *et al.*, 2020). Transmission of *Strongyloides ophidiae* occurs through cutaneous or oral routes, signs of infection are visible after 7 days, and the species has a direct life cycle (Mati & Melo, 2014). This is the first record of *S. ophidiae* acting as a parasite of the species *Bothrops erythromelas*.

The establishment of parasite populations and communities can be influenced by phylogenetic factors or host characteristics (Poulin, 2004; Kamiya *et al.*, 2014a; 2014b). In the present study, the body condition index (SVL) of the snake *Bothrops erythromelas* was positively related to the richness and abundance of helminths. The host's body is considered the habitat of the parasite, such that a larger specimen can provide a greater area for exploration, colonization, and nutrients to endoparasites (Aho, 1990). Another relevant factor is that individuals with greater longevity experience prolonged exposure to parasitic agents (Aho, 1990; Korallo *et al.*, 2007; Pereira *et al.*, 2012). This same pattern has been documented for other reptiles (Brito *et al.*, 2014; Araújo-Filho *et al.*, 2016; Silva-Neta & Ávila, 2018; Amorim & Ávila, 2019; Teixeira *et al.*, 2018; 2021; Silva *et al.*, 2023).

Of the 30 species of the genus *Bothrops* that occur in Brazil (Costa *et al.*, 2023), 12 (40%) species have been studied regarding their parasites (Conga *et al.*, 2024). The most studied species were: *B. jararaca* (10 studies: Pereira, 1929; Rodrigues, 1968; Santos & Rolas, 1973; Fabio, 1979; Correa *et al.*, 1990; Vicente *et al.*, 1993; Scherer *et al.*, 1996; Grego *et al.*, 2004; Silva, 2005; Siqueira *et al.*, 2009), *B. moojeni* (7 studies: Travassos, 1926; Pereira, 1929; Caubisens Poumarau, 1965; Sprent, 1979; Pinto *et al.*, 2012; Müller *et al.*, 2021), and *B. neuwiedi* (6 studies) (Travassos & Freitas, 1941; Ruiz & Leão, 1942; Silva *et al.*, 2001; Barrella & Silva 2003; Pinto *et al.*, 2012; Morais *et al.*, 2017; Müller *et al.*, 2021). This is the third study on the helminth fauna of *B. erythromelas*. Our findings indicate that among all helminth species found in our analysis, only *Physaloptera sp.* is not a new record for *Bothrops erythromelas*, while the species *Physaloptera lutzi* and *Parapharyngodon hispidus* are described for the first time in snakes.

Thus, our results expand the knowledge of parasite hidden biodiversity, particularly as this study represents pioneering research on the helminth fauna of *Bothrops erythromelas*, a venomous snake species endemic to the Caatinga.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thanks Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for granting a doctoral scholarship, modality GD to CSLM (#141143/2021-5). CFS and RWA thank to CNPq (#150125/2023-2; 307722/2021-0) and thank Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP #FC3-0198-00006.01.00/22) for research funding. FGG is supported by grants from CNPq (312016/2021–2 and 405518/ 2021–8) and from Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP 2022/12660–4). The research was permitted under license from the Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation (ICMBio) SISBIO (#82300-1).

REFERENCES

- Aho, J.M. (1990). Helminth communities of amphibians and reptiles: comparative approaches to understanding patterns and processes. In Esch, G. W.; Busch, A. O. and Aho, J. M. (Eds) *Parasite Communities: Patterns and Processes*. New York, Chapman & Hall, pp.157–195.
- Al-Moussawi, A.A. (2016). The Parasitic Nematode *Physalopteroides venancioi* in the Snake *Platycephalus ventromaculatus* (Gray, 1834) in Baghdad City, Central Iraq. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 5: 350–357.
- Amato, J.F.R., & Amato, S.B. (2010). Técnicas gerais para coleta e preparação de helmintos endoparasitos de aves, in S. Von Matter et al. (eds) *Ornitologia e conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento*, 1ª ed. Technical Books, pp. 369–393.
- Amorim, D.M., & Ávila, R.W. (2019). Infection patterns of helminths in *Norops Brasiliensis* (Squamata, Dactyloidae) from a Humid Forest, Northeastern Brazil and their relation with body mass, sex, host size, and season. *Helminthologia*, 56(2): 168–174.
- <http://dx.doi.org/10.2478/helm-2019-0011>. PMID:31662688.
- Anderson, R.C., Chabaud, A.G., & Willmott, S. (eds) (2009). *Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates: archival Volume*. UK.
- Anjos, L.A., Avila, R.W.A., Ribeiro, S.C., Almeida, W.O., & Silva, R.J. (2013). Gastrointestinal nematodes of the lizard *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) from a semi-arid region of north-eastern Brazil. *Journal of Helminthology*, 87: 443–449.
- Araujo-Filho, J.A., Brito, S.V., Almeida, W.D.O., Morais, D.H., & Ávila, R.W. (2015). A new species of *Parapharyngodon* (Nematoda: Pharyngodonidae) infecting *Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae) from Caatinga, Northeastern Brazil. *Zootaxa*, 4012(2): 386–390.
- <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4012.2.10>.
- Araujo Filho, J. A., Brito, S. V., Lima, V. F., Pereira, A. M. A., Mesquita, D. O., Albuquerque, R. L., & Almeida, W. O. (2016). Influence of temporal variation and host condition on

helminth abundance in the lizard *Tropidurus hispidus* from north-eastern Brazil. *Journal of Helminthology*, 91(3): 312–319.

<https://doi.org/10.1017/S0022149X16000225>.

Araújo-Filho, J.A., Teles, D.A., Teixeira, A.A.M., Sakamoto, A.C.F.L., Pinto, C.L.M., Silva, E.G., & Almeida, W.O. (2018). *Philodryas nattereri* (Run - Snake) Endoparasites. *Herpetological Review*, 49: 526.

Araújo, K.C., Silva, C.S., Machado, H.T.S., Oliveira, C.R., & Ávila, R.W. (2020). Endoparasites of *Philodryas olfersii* (Lichtenstein, 1823) In restinga environments of the Parnaíba River Delta, Northeastern Brazil. *Neotropical Helminthology*, 14(2): 129–141.

<https://doi.org/10.24039/rnh2020142720>

Ávila, R.W., Morais, D.H., Anjos, L.A., Almeida, W.O., & Silva, R.J. (2013). Endoparasites infecting the semiaquatic coral snake *Micrurus surinamensis* (Squamata: Elapidae) in the southern amazonian region, Mato Grosso state, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 73: 645–647.

Ávila, R.W., & Silva, R.J. (2010). Checklist of helminths from lizards and amphisbaenians (Reptilia, Squamata) of South America. *Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases*, 16: 543–572.

Barrella, T.H., & Silva, R.J. (2003). Digenetic trematodes infection in a *Bothrops moojeni* (Viperidae) population from a fauna rescue in Porto Primavera, São Paulo State. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 55: 243–245.

Batista, A.I.V., Lucena, G.V.C., Nery, T.F.L., Batista, C.C.N., Batista, J.S., Winkeler, I.E., Rolim, C.M. de M., Coelho, W.A.C., Rocha, E.L.B., Lima, V.F.S., & Pereira, J.S. (2021). Gastrointestinal parasites in wild and exotic animals from a Zoobotanical Park in Northeast of Brazil. *Research, Conservation, Education*, 10: 13, e486101321255. <https://doi.org/10.33448/rsd-v10i13.21255>.

Brito, S.V., Corso, G., Almeida, A.M., Ferreira, F.S., Almeida, W.O., Anjos, L.A., Mesquita, D.O., & Vasconcellos, A. (2014). Phylogeny and micro-habitats utilized by lizards

- determine the composition of their endoparasites in the semiarid Caatinga of Northeast Brazil. *Parasitology Research*, 113: 3963–3972.
- Brouat, C., Kane, M., Diouf, M., Bâ, K., Sall-Drame, R., & Duplantier, J.M. (2007). Host ecology and variation in helminth community structure in *Mastomys* rodents from Senegal. *Parasitology*, 134: 437–450.
- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M., & Shastak, A.W. (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*, 83: 575–583.
- Burse, C.R., Brooks, D.R. (2011): Nematode parasites of Costa Rican snakes (Serpentes) with description of a new species of *Abbreviata* (Physalopteridae). *Comparative Parasitology*, 78: 333–358.
- Burse, C.R., Goldberg, S.R., & Grismer, L.L. (2015). New specie of *Cosmocercoides* (Nematoda: Cosmocercidae) and other helminths in *Gonocephalus liogaster* (Squamata; Agamidae) from Peninsular Malaysia. *Acta Parasitologica*, 60: 631–637.
- Campbell, J.A., & Lamar, W.W. (2004). The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere, Comstock (Cornell University Press), Ithaca, NY.
- Campião, K.M., Morais, D.H., Dias, O.T., Aguiar, A., Toledo, G., Tavares, L.E.R., & Silva, R.J. (2014). Checklist of helminth parasites of amphibians from South America. *Zootaxa*, 3843(1): 1–93.
- <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3843.1>
- Carbajal-Márquez, R.A., González-Solís, D., & Cedeño-Vázquez, J.R. (2018). Endoparasites of *Crotalus tzabcan* (Serpentes: Viperidae), with a checklist in rattlesnakes. *Journal of Parasitic Diseases*, 42(2): 303–314.
- <https://doi.org/10.1007/s12639-018-1001-3>.
- Cardoso, S.R.T. & Santos, S.M.A. (2012). Observações sobre predação da serpente *Philodryas patagoniensis* por aves. *Biologia Geral e Experimental*, 12(2): 7–9.
- Caubisens Poumarau, E.M. (1965). *Catadiscus longicoecalis* nueva especie parasita de ofidios (Trematoda, Paramphistomidae) con una lista de especies del genero *Catadiscus* Cohn, 1904. *Physis*, 25: 277–282.

- Chabaud, A.G. (1975). Keys to genera of the order Spirurida, in Anderson RC, et al. (Eds.) *keys to the nematode parasites of vertebrates: Commonwealth Agricultural Bureaux*, Farnham Royal. UK.
- Chambrier, A., Ammann, M., & Scholz, T. (2010). First species of *Ophiotaenia* (Cestoda: Proteocephalidea) from Madagascar: *O. georgievi* n. sp., a parasite of the endemic snake *Leioheterodon geayi* (Colubridae). *Folia Parasitologica*, 57: 197–205.
- Conga, D., Carlos, S., Oliveira, G., Bezerra, A., Almeida, B., & Pereira, W. (2024). New Records of Helminth Infection in *Bothrops Atrox* Linnaeus, 1758 from Marajó Island-Brazil and a Survey of Parasitic Helminths in *Bothrops* Species (Squamata, Viperidae) from Neotropical Region. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports*, 53: 101060
- <https://doi.org/10.1016/j.vprsr.2024.101060>
- Costa, H.C., Assis, C.L., Werneck, H.A., Nunes, A.V. & Feio, R.N. (2009). Ataque de um falcão acauã (*Herpetotheres cachinnans*) sobre a serpente boipeva (*Xenodon merremii*) na Mata Atlântica de Minas Gerais, sudeste do Brasil. *Revista brasileira de Zoociências*, 11(2): 171–173.
- Costa, H.C., Guedes, T.B., & Bérnils, R.S. (2023). Lista de répteis do Brasil: padrões e tendências. *Herpetologia Brasileira*, 12(1): 1–108.
- [https:// 10.5281/zenodo.7829013](https://10.5281/zenodo.7829013).
- Correa, F.M., Paulino, R.C., Buononato, M.A., & Federsoni, P.A. (1990). *Ochetosoma heterocoelium* (Travassos, 1921) (Trematoda: Digenea: Ochetosomatidae) em novo hospedeiro. *Memórias do Instituto Butantan*, 52: 11–16.
- Crompton, D.W.T., & Nickol, B.B. (1985). *Biology of the Acanthocephala*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Dias, R.J.P., Almeida, S.J.B., Prieto, D.B., & Lima, S.S. (2004). Aspectos ecológicos dos nematoides parasitos de *Crotalus durissus terrificus* Laurenti, 1768 (Ophidia, Viperidae), em Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoociências*, 6: 231–235.

Draghi, R., Drago, F.B., & Lunaschi, L.I. (2020). A new species of *Cosmocercoides* (Nematoda; Cosmocercidae) and other helminths in *Leptodactylus latrans* (Anura; Leptodactylidae) from Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 92(2): 1–14. e20180499

<https://doi.org/10.1590/0001-3765202020180499>

Dunlap, K.D., & Schall, J.J. (1995). Hormonal alteration and reproductive inhibition in male fence lizards (*Sceloporus occidentalis*) infected with the malarial parasite *Plasmodium mexicanum*. *Physiological Zoology*, 68: 608–621.

Durette-Desset, M.C., Anjos, L.A., & Vrcibradic, D. (2006). Three new species of the genus *Oswaldocruzia* Travassos, 1917 (Nematoda, Trichostrongylina, Molineoidea) parasites of *Enyalius* spp. (Iguanidae) from Brazil. *Parasite*, 13: 115–125.

Fabio, S.P. (1979). Considerações sistemáticas sobre algumas espécies do gênero *Styphlodora* Looss, 1899 (Trematoda). *Revista Brasileira de Biologia*, 39: 229–232.

Farooq, M., Khanum, Z., & Ansar, R. (1983). Helminth parasites of fresh water tortoise and poisonous snake from Sind, Pakistan. *Pakistan Journal of Zoology*, 15: 31–37.

Ferreira, A.C.S., Vieira, F.M., Da Silva, D.C.S.N., Ribeiro, L.B., Ferreira, J.A., & Muniz-Pereira, L.C. (2021). *Parapharyngodon hispidus* n. sp. (Nematoda: Pharyngodonidae) in *Tropidurus hispidus* (Spix) (Squamata: Tropiduridae) from Caatinga Biome of the Vale do São Francisco, state of Pernambuco, Brazil with a key for the Neotropical species of the genus *Parapharyngodon* Chatterji. *Zootaxa*, 4980(1): 195200.

<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4980.1.12>. PMID: 34186983.

Ferreira-Silva, C., Alcantara, E.P., Ávila, R.W., & Silva, R.J. (2022). First record of *Cosmocerca podicipinus* (Nematoda: Cosmocercidae) parasitizing *Leptodeira annulata* (Serpentes: Dipsadidae) in northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 82: e265583.

<http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.265583>.

Flowers, J.R., & Beane, J.C. (2023). Endoparasites of the Corn Snake, *Pantherophis guttatus* (Linnaeus) (Squamata: Colubridae) from North Carolina, U.S.A. *Comparative Parasitology*, 90(2): 89–94.

<https://doi.org/10.1654/1525-2647-90.2.89>

Fraga, R., Lima, A.P., Prudente, A.L.C., & Magnusson, W.E. (2013). Guia de cobras da região de Manaus - Amazônia Central = Guide to the snakes of the Manaus region - Central Amazonia / Manaus, Inpa.

Goldberg, S.R., & Bursey, C.R. (2007). *Cercosaura argulus* endoparasites. *Herpetological Review*, 38: 451.

Goldberg, S.R., Bursey, C.R., & Holycross, A.T. (2001). *Sistrurus catenatus edwardsii* (Desert Massasauga). Endoparasites. *Herpetological Review*, 32(4): 265.

Goldberg, S.R., Bursey, C.R., & Painter, C.W. (2002). Helminths of the western diamondback rattlesnake, *Crotalus atrox*, from southeast New Mexico rattlesnake roundups. *Southwestern Naturalist*, 47(2): 307–310.

Goldberg, S.R., Bursey, C.R., & Glaudas, X. (2013). Helminths of the Speckled Rattlesnake, *Crotalus mitchellii* (Squamata: Viperidae). *Western North American Naturalist*, 73(4): 533–535.

<https://doi.org/10.3398/064.073.0407>.

Graham, E.A., Kamp, E.W.L., Thompson, N.M., Tillis, S.B., Childress, A.L., Wellehan, J.F.X., Walden, H.D.S., & Ossiboff, R.J. (2024). Proliferative *strongyloidiasis* in a colony of colubrid snakes. *Veterinary Pathology*, 61(1): 109–118.

<https://doi.org/10.1177/03009858231186391>.

Grego, K.F., Gardiner, C.H., & Catão-Dias, J.L. (2004). Comparative pathology of parasitic infections in free-ranging and captive pit vipers (*Bothrops jararaca*). *Veterinary Record*, 154(18): 559–562.

Halán, M., & Kottferová, L. (2021). Parasitic helminths in snakes from the global legal trade. *Helminthology*, 58: 415–419.

Hartdegen, R.W., & Gamble, K.C. (2002): *Philodryas baroni baroni* (Baron's racer). Endoparasitism. *Herpetological Review* 33: 141.

Jorge, R.J.B., Monteiro, H.S.A., Gonçalves-Machado, L., Guarnieri, M.C., Ximenes, R.M., Borges-Nojosa, D.M., Luna, K.P.O., Zingali, R.B., Corrêa-Netto, C., Gutiérrez, J.M.,

- Sanz, L., Calvete, J.J., & Pla, D. (2015). Venomics and antivenomics of *Bothrops erythromelas* from five geographic populations within the Caatinga ecoregion of northeastern Brazil. *Journal of Proteomics*, 114: 93–111.
- Kamiya, T., O'dwyer, K., Nakagawa, S., & Poulin, R. (2014a). What determines species richness of parasitic organisms. A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. *Biological Reviews*, 89: 123–134.
- Kamiya, T., O'dwyer, K., Nakagawa, S., & Poulin, R. (2014b). Host diversity drives parasite diversity: meta-analytical insights into patterns and causal mechanisms. *Ecography*, 37: 689–697.
- Korallo, N.P., Vinarski, M.V., Krasnov, B.R., Shenbrot, G.I., Mouillot, D., & Poulin, R. (2007). Are there general rules governing parasite diversity? Small mammalian hosts and gamasid mite assemblages. *Diversity and Distributions*, 13: 353–360.
- Kennedy, C.R. (2006). Ecology of the Acanthocephala. Cambridge: Cambridge University Press. 2001: 1–240.
- <https://doi.org/10.1017/CBO9780511541902>.
- Kirillov, A.A., & Kirillova, N.Y. (2021). First finding of spirurid larva (Chromadorea, Spirurida) in the common European viper *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) of the Russian fauna. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 818(1): 012017.
- <https://doi.org/10.1088/1755-1315/818/1/012017>
- Kuzmin, Y., Giese, E.G., Melo, F.T.V., Costa, P.A.F.B., Maschio, G.F., & Santos, G.N.S. (2016). Description of *Serpentirhabdias atrox* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae), a parasite of *Bothrops atrox* (Linnaeus) (Reptilia: Serpentes: Viperidae) in Brazilian Amazonia. *Systematic Parasitology*, 93: 37–45.
- Lamas, M.F., & Lunaschi, L.I. (2009). Primer registro de *Centrorhynchus* sp. (Acanthocephala: Centrorhynchidae) en *Leptophis ahaetulla marginatus* (Colubridae) de Argentina. *Cuadernos de herpetología*, 23(1): 45–49.
- Levri, E.P. (1999). Parasite-induced change in host behavior of a freshwater snail: parasitic manipulation or by product of infection? *Behavioral Ecology*, 10: 234–241.

- Lira-da-Silva, R.M., Mise, Y.F., Casais-e-Silva, L.L., Ulloa, J., Hamdan, B., & Brazil, T.K. (2009). Snakes of medical importance in northeastern of Brazil. *Gazeta Médica da Bahia*, 79(1): 7–20.
- Maia-Carneiro, T., Motta-Tavares, T., Ávila, R.W., & Rocha, C.F.D. (2018). Helminth infections in a pair of sympatric congeneric lizard species. *Parasitology Research*, 117: 89–96.
- Maldonado Jr, A., Simões, R.O., Luiz, J.S., Costa-Neto, S.F., & Vilela, R.V. (2019). A new species of *Physaloptera* (Nematoda: Spirurida) from *Proechimys gardneri* (Rodentia: Echimyidae) from the Amazon rainforest and molecular phylogenetic analyses of the genus. *Journal of Helminthology*, 94 (e68): 1–11.
- <https://doi.org/10.1017/S0022149X19000610>
- Marques, O.A.V. & Medeiros, C.R. (2018). Nossas incríveis serpentes: caracterização, biologia, acidentes e conservação. Cotia: *Ponto A*.
- Martins, M., Marques, O.A.V., & Sazima, I. (2002). Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*, in Schuett, G.W. et al. (eds) *Biology of the Vipers*, Eagle Mountain Publishing, Utah, pp. 307–328.
- Martins, M., Spina, F., Monteiro, C., Sawaya, R.J., & Ariedi-Junior, V.R. (2003): *Bothrops alternatus* (Urutu). Predacion. *Herpetological Review*, 34(2): 147–148.
- Mati, V.L.T., & Melo, A. (2014). Some aspects of the life history and morphology of *Strongyloides ophidia* Pereira, 1929 (Rhabditida: Strongyloididae) in *Liophis miliaris* (Squamata: Dipsadidae). *Neotropical Helminthology*, 8: 203–216.
- Mati, V.L.T., Pinto, H.A., & Melo, A.L. (2015). Helminths of *Liophis miliaris* (Squamata: Dipsadidae): a list of species and new records. *Helminthology*, 52: 159–166.
- Matias, C.S.L., Ferreira-Silva, C., Sousa, J.G.G., & Ávila, R.W. (2018). Helminths infecting the black false boa *Pseudoboa nigra* (Squamata Dipsadidae) in northeastern Brazil. *Acta Herpetologica*, 13: 171–175.
- Matias, C.S.L., Morais, D.H., & Avila, R.W. (2020). *Physaloptera nordestina* n. sp. (Nematoda: Physalopteridae) parasitizing snakes from Northeastern Brazil. *Zootaxa*, 4766: 173–180.

<https://doi.org/10.11646/Zootaxa.4766.1>

- McAllister, C.T., Bursey, C.R., & Roberts, J.F. (2004). *Physocephalus sexalatus* (Nematoda: Spirurida: Spirocercidae) in three species of rattlesnakes, *Crotalus atrox*, *Crotalus lepidus* and *Crotalus scutulatus*, from southwestern Texas. *Journal of Herpetological Medicine and Surgery*, 14(3): 10–12.
- Morais, D., Aguiar, A., Müller, M., Narciso, R., Da Silva, L., & Da Silva, R. (2017). Morphometric and phylogenetic analyses of *Serpentirhabdias viperidicus* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the lancehead snake *Bothrops moojeni* Hoge, 1966 (Reptilia: Serpentes: Viperidae) in Brazil. *Journal of Helminthology*, 91 (3): 360–370.
- Moravec, F., & Kaiser, H. (1994). *Brevimulticaecum* sp. larvae (Nematoda: Anisakidae) from the frog *Hyla minuta* Peters in Trinidad. *Journal of Parasitology*, 80(1): 154–156.
- Moravec, F., Prouza, A., & Royero, R. (1997). Some nematodes of freshwater fishes in Venezuela. *Folia Parasitologica*, 44(1): 33–47.
- Müller, M.I., Emmerich, E., de Alcantara, E.P., Ungari, L.P., Ebert, M.B., Morais, D.H., O'Dwyer, L.H., & Silva, R.J. (2021). First molecular assessment of two digenean parasites of the lancehead snake *Bothrops moojeni* Hoge, 1966 (Serpentes, Viperidae) in Brazil. *Parasitology Research*, 120: 971–977.
- Nickol, B.B. (1985). Epizootiology, in Crompton, D.W.T & Nickol, B.B. *Biology of the Acanthocephala*, (eds), Cambridge: Cambridge University Press, pp. 307–346.
- Nickol, B.B., & Dunagan, T. (1989). Reconsideration of the acanthocephalan genus *Echinopardalis*, with a description of adult *E. atrata* and a key to genera of the Oligacanthorhynchidae. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 56: 8–13.
- Nogueira, C.C., Argôlo, A.J.S., Arzamendia, V., Azevedo, J.A., Barbo, F.E., Bérnils, R.S., & Martins, M.C.M. (2019). Atlas of Brazilian snakes: verified point-locality maps to mitigate the Wallacean shortfall in a megadiverse snake fauna. *South American Journal of Herpetology*, 14(1): 1–274.

<https://doi.org/10.2994>.

- Oliveira, B.H.S., Teixeira, A.A.N., Queiroz, R.N.M., Araújo-Filho, J.A., Teles, D.A., Brito, S.V., & Mesquita, D.O. (2017). Nematodes infecting *Anotosaura vanzolinia* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Caatinga, northeastern Brazil. *Acta Herpetologica*, 12: 103–108.
- Oliveira, M.C., Duarte, R.G., Araújo-Filho, J.A., Teles, D.A., & Almeida, W.O. (2021). *Erythrolamprus poecilogyrus* (Green Ground Snake). Endoparasites. *Herpetological Review*, 52: 665–666.
- Oliveira, M.C., Ferreira-Silva, C., Silva, R.J., Almeida, W.O., França, F.G.R., & Lourenço-de-Moraes, R. (2023). First record of *Sebekia oxycephala* (Pentastomida: Sebekidae) infecting *Helicops angulatus* (Reptilia: Colubridae) in Northeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 83: e275302.
<https://doi.org/10.1590/1519-6984.275302>.
- Oliveira, M.C., Lima, V.F., Camilo, I.S., & Almeida, W.O. (2020). *Philodryas olfersii* (Green Snake). Endoparasites. *Herpetological Review*, 51: 357.
- Oliveira, M.C., Lima, V.F., Pinto, C.L.M., Silva, É.G., Teles, D.A., Silva, C.F., & Almeida, W.O. (2019). New record of *Physaloptera* sp. (Nematoda: Physalopteridae) parasitizing *Philodryas nattereri* (Ophidia: Dipsadidae) in Brazil. *Herpetology Notes*, 12: 1031–1034.
- Oliveira, M.C., Lima, V.F., Teles, D.A., Araújo-Filho, J.A., & Almeida, W.O. (2018). *Bothrops erythromelas* (Caatinga Lancehead). Endoparasites. *Herpetological Review*, 49(3).
- Oliveira, M.C., Martins, A.A., Teles, D.A., Araújo-Filho, J.A., Brito, S.V., & Almeida, W.O. (2015). *Bothrops erythromelas* (Jararaca Dry). Endoparasite. *Herpetological Review*, 46(3).
- Oliveira, M.E., & Santori, R.T. (1992). Predatory Behavior of the Opossum *Didelphis albiventris* on the Pitviper *Bothrops jararaca*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 34: 72–75.
- Ortlepp, R.J. (1922). The nematode genus *Physaloptera* Rudolphi. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 4: 999–1107.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1922.tb07095.x>

- Pereira, C. (1929). *Strongyloides ophidiae*. *Boletim Biológico de São Paulo*, 15: 16–17.
- Pereira, C. (1929). Revisão do gênero *Opisthogonimus* (Trematoda). *Revista do Museu Paulista*, 16: 995–1014.
- Pereira, F.B., Alves, P.V., Rocha, B.M., Souza-Lima, S., & Luque, J.L. (2012). A new *Physaloptera* (Nematoda: Physalopteridae) parasite of *Tupinambis merianae* (Squamata: Teiidae) from southeastern Brazil. *Journal of Parasitology*, 98: 1227–1235.
<https://doi.org/10.1645/GE-3159.1>.
- Pereira, F.B., Sousa, B.M., & Lima, S.S. (2012). Helminth community structure of *Tropidurus torquatus* (Squamata: *Tropidurus*) in a rocky outcrop area of Minas Gerais state, Southeastern Brazil. *Journal of Parasitology*, 98: 6–10.
- Pinto, H.A., Mati, V.L., & Melo, A.L. (2012). New hosts and localities for trematodes of snakes (Reptilia: Squamata) from Minas Gerais state, Southeastern Brazil. *Comparative Parasitology*, 79 (2): 238–246.
- Pinto, R.M., Muniz-Pereira, L.C., Panizzutti, M.H.M., & Noronha, D. (2010). Nematode parasites of the Neotropical Rattlesnake, *Crotalus durissus* Linnaeus, 1758 (Ophidia, Viperidae) from Brazil: new records and general aspects. *Neotropical Helminthology*, 4: 137–147.
- Pizzatto, L., & Madi, R.R. (2002). *Micrurus coralinus* (Coral Snake). Endoparasites. *Herpetological Review*, 33: 215.
- Pizzatto, L., & Marques, O.A.V. (2006). Interpopulational variation in sexual dimorphism, reproductive output, and parasitism of the water snake *Liophis miliaris* (Colubridae), in the Atlantic Forest of Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 27: 37–46.
- Poulin, R. (2004). Macroecological patterns of species richness in parasite assemblages. *Basic and Applied Ecology*, 5: 423–434.
- Quirino, T.F., Ferreira, A.J.M.G., Silva, M.C., Silva, R.J., Morais, D.H., & Ávila, R.W. (2018). New records of Helminths in Reptiles from five states of Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 78(4): 750–754.
<http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.175745>. PMID:29489929.

- Rizvi, A.N. (2009). Two new species of amphibian nematodes from Bhadra Wildlife Sanctuary, Western Ghats, India. *Zootaxa*, 2013: 58–68.
- Rizvi, A.N., & Bursey, C.R. (2014). *Cosmocercoides himalayan* sp. nov. (Nematoda, Cosmocercidae) in *Duttaphrynus himalayanus* (Amphibia, Anura) from Dehradun (Uttarakhand), India. *Acta Parasitologica*, 59: 80–84.
- R, Development Core Team R. (2023). A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: *R Foundation for Statistical Computing*.
- Rodrigues, H.O. (1968). Novos hospedeiros de *Paradistomum parvissimum* (Travassos. 1918) Travassos, 1919 (Trematoda, Dicrocoeliidae). *Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro*, 11 (5): 167–168.
- Ruiz, J.M., & Leão, A.T. (1942). Notas helmintológicas: Três novas espécies de *Opisthogonimus* parasitas de ofídeos brasileiros (Trematoda: Plagiorchiidae). *Memórias do Instituto Butantan*, 16: 171–185.
- Ryzhikov, K.M. (1952). On the question of reservoir parasitism of *Physocephalus sexalatus* (Molin, 1860) – nematode of swines. *Proceedings of Helminthological Laboratory of Academy of Sciences of the USSR*, 6: 139–141.
- Santos, J.C., & Rolas, F.J. (1973). Sobre alguns cestoides de *Bothrops* e de *Liophis miliaris*. *Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro*, 17(1): 35–40.
- Santos, K., Carlos, B., Paduan, K., Kadri, S., Barrella, T., Amarante, M., & Da Silva, R. (2009). Morphological and molecular characterization of *Strongyloides ophidia* (Nematoda, Strongyloididae). *Journal of Helminthology*, 84(2): 136–142.
- <https://doi.org/10.1017/S0022149X09990381>.
- Sazima, I. (1992). Natural History of the Pitviper, *Bothrops jararaca*, in Southeastern Brazil, in: Campbell, J. A., & Brodie, E.D. (Eds.) *Biology of the pitvipers*. 1ed. Tyler, Texas, EUA: Selva.
- Schall, J.J., & Dearing, M.D. (1987). Malarial parasitism and male competition for mates in the western fence lizard, *Sceloporus occidetalis*. *Oecologia*, 73: 389–392.

- Scherer, P.O., Desiderio, M.H., Serra-Freire, N.M., Cristalli, R., & Freire, L. (1996). *Travassosascaris araujoi* (Sprent, 1978): Um novo hospedeiro. *Parasitology*, 66–67.
- Schmidt, G.D. (1972). Revision of the class Archiacanthocephala Meyer, 1931 (Phylum Acanthocephala), with emphasis on Oliganthorhynchidae Southwell et Macfie, 1925. *Journal of Parasitology*, 58: 290–297.
- Siqueira, L.R., Panizzutti, M.H., Muniz-Pereira, L.C., & Pinto, R.M. (2009). Gross lesions induced by nematodes of *Bothrops jararaca* and *Bothrops alternatus* in Brazil with two new records. *Neotropical Helminthology*, 3(1): 29–34.
- Silva-Neta, A. F., & Ávila, R. W. (2018). Helminth of the lizard *Colobosauroides cearensis* (Squamata, Gymnophthalmidae) in an area of Caatinga, northeastern Brazil. *Acta Herpetologica*, 13: 95–100.
- Silva, C.S., Ávila, R.W., & Morais, D.H. (2018). Helminth community dynamics in a population of *Pseudopaludicola pocoto* (Leptodactylidae: Leiuperinae) from Northeast-Brazilian. *Helminthology*, 55(4): 292–305.
- Silva, D.S., & Müller, G. (2012). Primeiro registro de *Opisthogonimus lecithonotus* (Trematoda: Plagiorchiidae) em *Philodryas olfersii* (serpentes: Dipsadidae) e primeiro registro de *P. olfersii* como hospedeiro paratênico de *Centrorhynchus* sp. (Acanthocephala: Centrorhynchidae. *The Biologist (Lima)*, 10(2): 91.
- Silva, G.D., Teixeira, A.A.M., Franzini, L.D., Mesquita, D.O., & Brito, S.V. (2023). A Temporal variation in diet and helminth abundance in the spiny-tailed lizard, *Strobilurus torquatus* Wiegmann, 1834 (Squamata: Tropiduridae) from the Brazilian Atlantic Forest. *Acta Herpetologica*, 18(2): 105–114.
- Silva, R.J., (2005). Copulation of *Opisthogonimus fonsecai* Ruiz & Leão, 1942 (Trematoda, Digenea, Plagiorchiidae), parasite of *Bothrops moojeni* Hoge, 1966 (Serpentes, Viperidae). *Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases*, 11 (1): 68–75.
- Silva, R.J. (2008). Contribuição ao conhecimento da helmintofauna de serpentes da região do Pantanal e entorno, Estado do Mato Grosso do Sul e revisão sobre helmintos parasitas de serpentes no Brasil. [Tese (Livre-docência)]. Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista, São Paulo, Brazil.

- Silva, R.J., Karasawa, A.S., Cherubini, A.L., Barrella, T.H., Lopes, C.A., & Amarante, A.F. (2001). The occurrence of *Crepidobothrium* sp. (Cestoda, Proteocephalidae) in *Bothrops moojeni* (Hoge) (Serpentes, Viperidae). *Brazilian Journal of Biology*, 18(2): 375–379.
- Silva, R.J., Portela, R.C., & Santos, F.J.M. (2006). *Corallus caninus* (Serpentes, Boidae): a new host for *Ophiotaenia* sp. (Cestoda, Proteocephalidae). *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 98: 961–963.
- Silva-Soares, T., Watanabe, L.K., & Segadilha, J. (2022). Predation of *Scolopendra viridicornis* (Newport 1844) (Chilopoda, Scolopendridae) by *Bothrops erythromelas* (Amaral 1923) (Squamata, Viperidae) in the caatinga, northeast Brazil. *Oecologia Australis*, 26(1): 60–63.
- <https://doi.org/10.4257/oeco.2022.2601.07>
- Skrjabin, K.I. (1916). Contribution a l'étude de la faune helminthologique du Paraguay. *Zoologicheskii Vestnik*, 1: 705–757.
- Smales, L.R. (2007a). Acanthocephala in amphibians (Anura) and reptiles (Squamata) from Brazil and Paraguay with description of a new species. *Journal of Parasitology*, 93: 392–398.
- Smales, L.R. (2007b). Acanthocephalans of Amphibians and Reptiles (Anura and Squamata) from Ecuador, with the description of *Pandosentis napoensis* n. sp. (Neoechinorhynchidae) from *Hyla fasciata*. *Zootaxa*, 1445: 49–56.
- Smales, L., El-Emarah, G.Y., Essa, I.A.M., Abdulzahra, H.K., & Al-Azizz, S.A. (2020). First Records of *Oligacanthorhynchus* (Oligacanthorhynchidae) from the Honey Badger, *Mellivora capensis wilsoni* (Mustelidae) and the West-Asian Blunt-Nosed Viper *Macrovipera lebetina obtusa* (Viperiidae) from North Basrah, Iraq. *Comparative Parasitology*, 87(1): 44–48.
- <https://doi.org/10.1654/1525-2647-87.1.44>
- Souza, A.C.F., Gama, C.S., Costa, J.F., Costa, A.L.P., & Viana, D.C. (2020). Índices parasitários de *Brevimulticaecum* sp. (Nematoda: Heterocheilidae) em *Potamotrygon*

motoro (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) capturados no Arquipélago do Bailique, Macapá. *Ensino de Ciências*, 24(5): 511–515.

<https://doi.org/10.17921/1415-6938.2020v24n5-esp.p511-515>.

Sprent, J.F.A. (1979). Ascaridoid nematodes of amphibians and reptiles: *Multicaecum* and *Brevimulticaecum*. *Journal of Helminthology*, 53(1): 91–116.

Sprent, J.F.A. (1978). Ascaridoid nematodes of amphibians and reptiles: *Polydelphis*, *Travassosascaris* n.g. and *Hexametra*. *Journal of Helminthology*, 52: 355–384.

Teixeira, A.A.M., Franzini, L.D., Brito, S.V., Almeida, A.M., & Mesquita, D.O. (2018). Very low prevalence of infection by *Physaloptera lutzi* (Nematoda: Physalopteridae) parasitizing *Kentropyx calcarata* (Squamata: Teiidae), from fragments of Atlantic Forest in Northeast Brazil with a summary of nematodes infecting congeneric species. *Herpetology Notes*, 11: 799–804.

Teixeira, A.A.M., Sampaio, N.K.S., Araujo-Filho, J.A., Teles, D.A., Almeida, W.O., Mesquita, D.O., & Brito, S.V. (2021). Parasitic infection patterns in *Coleodactylus meridionalis* (Squamata: Sphaerodactylidae) from Atlantic Forest fragments, northeast of the Neotropical Region. *Helminthologia*, 58(4): 356.

Teles, D.A., Sousa, J.G.G., Teixeira, A.A.M., Silva, M.C., Oliveira, R.H., Silva, M.R.M., & Ávila, R.W. (2015). Helminths of the frog *Pleurodema diplolister* (Anura, Leiuperidae) from the Caatinga in Pernambuco State, Northeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 75(1): 251–253.

<https://doi.org/10.1590/1519-6984.08513>.

Thamsborg, S.M., Ketzis, J., & Horii, Y. (2017). *Strongyloides* spp. infections of veterinary importance. *Parasitology*, 144: 274–284.

Torres, P., & Puga, S. (1996). Occurrence of cystacanths of *Centrorhynchus* sp. (Acanthocephala: Centrorhynchidae) in toads of the genus *Eupsophus* in Chile. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 91(6): 717–719.

Travassos, L. (1917). Contribuições para o conhecimento da fauna helmintológica brasileira. VI. Revisão dos acantocefalos brasileiros. Parte I. Fam. Gigantorhynchidae Hamman, 1892. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 9: 5–62.

- Travassos, L. (1926). Contribuições para o conhecimento da fauna helminthologica brasileira. XX. Revisão dos Acanthocephalos brasileiros. Parte II. Familia Echinorhynchidae Hamann, 1892, Sub-fam. Centrorhynchinae Travassos, 1919. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 19(1): 33–125.
- Travassos, L., & Freitas, J.F. (1941). Relatório da quarta excursão do Instituto Oswaldo Cruz, realizada a zona da Estrada de Ferro Noroeste do Brasil, em agosto e setembro de 1940 Pesquisas parasitologicas. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 35 (4): 705–721.
- Vicente, J.J., Rodrigues, H.O., Gomes, D.C., & Pinto, R.M. (1993). Nematóides do Brasil III. Nematóides de Répteis. *Revista Brasileira de Zoologia*, 10 (1): 19–168.
- Vieira, K.R.I., Vicentina, A.W., Paiva, F., Pozo, C.F., Borges, F.A., Adriano, E.A., Costa, F.E.S., & Tavares, L.E.R. (2010). *Brevimulticaecum* sp. (Nematoda: Heterocheilidae) larvae parasitic in freshwater fish in the Pantanal wetland, Brazil. *Veterinary Parasitology*, 172(3-4): 350–354.
- Vizcaíno, S.I. (1993). Presencia del género *Centrorhynchus* Lühe, 1911, (Acanthocephala: Centrorhynchidae) en la República Argentina. *Neotropica*, 39: 77–78.
- Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R. & Hošek, J. (2023). The Reptile Database (Accessed July 23, 2023). Electronic database available at <http://www.reptile-database.org/>.
- Uzal, F.A., Plattner, B.L., & Hostetter, J.M. (2016). Alimentary system, in Grant, M, et al. *Pathology of Domestic Animals*. Philadelphia, PA: Saunders, pp. 211–212.
- Walden, H.D., Greiner, E.C., & Jacobson, E.R. (2020). Parasites and parasitic diseases of reptiles, in Jacobson, E.R. et al. *Infectious Diseases and Pathology of Reptiles*, (eds) 2nd. Boca Raton, FL: CRC Press, pp. 859–968.
- Yudhana, A., Praja, R.N., & Edila, R. (2023). First report of acanthocephalan parasite in wild-caught Asian vine snake (*Ahaetulla prasina*) in Indonesia. *Veterinary World*, 16(2): 317–321.
- <https://doi.org/10.14202/vetworld.2023.317-321>.

ANEXOS

Publicações durante o doutorado

NOTAS DE PESQUISA

Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat., Belém, v. 19, n. 1, e2024-e928, jan.-abr. 2024

Death simulation behavior of the lizard *Lygodactylus klugei* of the
Gekkonidae (Reptilia: Squamata) family in northeastern Brazil
Comportamento de simulação de morte no lagarto *Lygodactylus klugei*,
da família Gekkonidae (Reptilia: Squamata), no Nordeste do Brasil

Cicera Silvilene Leite Matias^I  | Danilo Saraiva de Araújo^{II}  | Deborah Praciano de Castro^{III} ^IUniversidade Federal da Paraíba. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. João Pessoa, Paraíba, Brasil^{II}RESCUE. Fortaleza, Ceará, Brasil^{III}Universidade Federal do Oeste do Pará. Campus Oriximiná. Oriximiná, Pará, Brasil

Abstract: Natural selection favors primary defense strategies that reduce the chance of prey being spotted and discovered by a potential predator, such as camouflage, aposematism, and secondary defense strategies that include tail loss and escape, immobility, and thanatosis. The behavior of thanatosis (playing dead) or tonic immobility (body paralysis) is a strategy adopted by the prey, in which the animal simulates immobility to avoid being ingested. This simulation is effective against visually oriented predators or predators that do not feed on dead prey. Belonging to a complex of cryptic species, *Lygodactylus klugei* is a gecko that has a wide distribution in Northeast Brazil, occupying areas of the Caatinga and Cerrado, and that has a diurnal habit. On August 25th and September 2nd, 2021, three individuals of *L. klugei* were observed exhibiting thanatosis behavior during plant suppression work in the Curaçá municipality, Bahia state, Brazil. This behavior is reported for the first time for *L. klugei*, and the species may use it if it is unable to escape from visually oriented predators. However, we suggest that future observations may generate new hypotheses about the benefits of this behavior in the species. Our observation adds important data to the behavioral repertoire of lizards from the Gekkonidae family, providing important natural history data to try to understand the defense mechanisms adopted by lizards in general.

Keywords: Defense strategies. Natural selection. Predation. Reptiles. Thanatosis.

Resumo: A seleção natural favorece estratégias primárias de defesa que diminuem a chance de a presa ser avistada e descoberta por um potencial predador, tais como camuflagem, aposematismo e estratégias de defesa secundárias, que incluem perda da cauda, fuga, imobilidade e tanatose. O comportamento de tanatose (fingir-se de morto) ou imobilidade tônica (paralisação corporal) é uma estratégia adotada pela presa na qual o animal simula imobilidade para evitar ser ingerido. Esta simulação é eficaz contra predadores visualmente orientados ou que não se alimentam de presas mortas. *Lygodactylus klugei* possui ampla distribuição no Nordeste do Brasil, ocupando áreas de Caatinga e Cerrado, tendo hábito diurno. Em 25 de agosto e 02 de setembro de 2021, três indivíduos de *L. klugei* foram observados em comportamento de tanatose, no município de Curaçá, Bahia, Brasil. Tal comportamento é relatado pela primeira vez para a espécie, sugerindo que pode ser utilizado em caso de impossibilidade de fuga frente a predadores visualmente orientados. Entretanto, sugerimos que observações futuras possam gerar novas hipóteses acerca dos benefícios deste comportamento na espécie. Nossa observação acrescenta dados importantes ao repertório comportamental de lagartos da família Gekkonidae, fornecendo informações sobre a história natural para tentar entender os mecanismos de defesa adotados pelos lagartos em geral.

Palavras-chave: Estratégias de defesa. Seleção natural. Predação. Répteis. Tanatose.



Herpetofauna of Nisia Floresta National Forest, Rio Grande do Norte, Brazil: Richness and abundance differences among natural and secondary forests

Maria Beatriz de Andrade Sousa^{1,2}, Marília Bruzzi Lion^{2,3*}, Winicius Mateus Magalhães Costa²,

Bryan André de Lima Egli², Fabiany Herica Figueiredo², Nicolas Vinicius A. A. Leite²,

Daniel Victor Morais Marcos² , Felipe de Medeiros Magalhães² , Cícera Silvilene Leite Matias²,

Aldenir Ferreira da Silva Neta², José Eduardo Gomes de Oliveira², Igor Peres Puertas² , Vitória Godeiro
de Queiroz², Daniel da Costa Silva², Williamilson Pessoa da Silva², Ricardo Rodrigues da Silveira-Filho^{2,5},

Matheus Lucas Azevedo Soares², Daniel Oliveira Mesquita⁴ & Adrian Antonio Garda²

¹Universidade Federal da Paraíba, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Castelo
Branco, 58059-900, João Pessoa, PB, Brazil.

²Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de Biociências, Laboratório de Anfíbios e Répteis, Av.
Senador Salgado Filho, 3000, 59078-900, Natal, RN, Brazil.

³Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Departamento de Ecologia, Av. Senador Salgado Filho, 3000,
59078-900, Natal, RN, Brazil.

⁴Universidade Federal da Paraíba, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Departamento de Sistemática e
Ecologia, Castelo Branco, 58059-900, João Pessoa, PB, Brazil.

⁵Knowledge Center for Biodiversity, 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brazil.

*Corresponding author: marilialion@gmail.com

SOUSA, M.B.A., LION, M.B., COSTA, W.M.M., EGLI, B.A.L., et al. Herpetofauna of Nisia Floresta National Forest, Rio Grande do Norte, Brazil: Richness and Abundance Differences Among Natural and Secondary Forests. *Biota Neotropica* 24(3): e20241643. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2024-1643>

Abstract: In the Atlantic Forest, species distributions are not uniform. The biome has been divided into 8 biogeographic sub-regions, such as the Pernambuco Center of Endemism (PCE), in northeastern Brazil. Nisia Floresta National Forest (Flona) is a protected area situated in the municipality of Nisia Floresta, Rio Grande do Norte state, harboring native vegetation (Atlantic Forest and "Restingas or Tabuleiros") as well regenerating areas, with experimental plots of exotic plants for timber production. Herein, we present, for the first time, a species list of the herpetofauna surveyed at Flona over the past 10 years, using a standardized, long-term sampling design along with visual encounter surveys. We conducted monthly surveys across the area using 84 pitfall traps randomly distributed in 21 arrays throughout the forest's three phytogeographic zones (Restinga, Atlantic Forest, and Regeneration). In addition, we characterized ground-dwelling herpetofauna community diversity across these three zones over the course of an entire year. We collected a total of 39 species of reptiles (among lizards, snakes, chelonians, alligators, and amphisbaenians) and 24 species of frogs. The most frequent family found for reptiles was Dipsadidae, followed by Colubridae. In frogs, Leptodactylidae was the most common, followed by Hylidae. Herpetofaunal diversity in regeneration areas is smaller than forests, which in turn are marginally less diverse than the Restinga. Community descriptors such as equity, presence of exclusive species, and differences in abundances and composition indicate that distinct management strategies for each zone are needed for this protected area. At last, albeit smaller, diversity in regenerating areas is similar to natural areas, a reassuring result considering the significant deforestation the Atlantic Forest has suffered and the urgent need for restoration initiatives.

Keywords: Conservation; Community Structure; Protected Areas; Atlantic Rain Forest.



Neotropical Helminthology



ORIGINAL ARTICLE / ARTÍCULO ORIGINAL

BIODIVERSITY OF PARASITES INFECTING *BOTHROPS ERYTHROMELAS* AMARAL, 1923 (SQUAMATA, VIPERIDAE): AN ENDEMIC VENOMOUS SNAKE SPECIES FROM THE BRAZILIAN NORTHEAST

BIODIVERSIDAD DE PARÁSITOS QUE INFECTAN A *BOTHIROPS ERYTHROMELAS* AMARAL, 1923 (SQUAMATA, VIPERIDAE): UNA ESPECIE DE SERPIENTE VENENOSA ENDÉMICA DEL NORESTE DE BRASIL

Cicera Silvilene Leite Matias^{1,2,*}; Cristiana Ferreira-Silva³; Willianilson Pessoa-da-Silva^{1,2}; Maria Beatriz de Andrade Sousa^{1,2}; Aldenir Ferreira Silva-Neta²; Robson Waldemar Ávila³; Felipe Gobbi Grazziotin⁴ & Adrian Antonio Garda^{1,2}

¹ Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) Universidade Federal da Paraíba - Via Expressa Padre Zé Jardim, Cidade Universitária, 58051001, João Pessoa, PB, Brazil;

² Laboratório de Anfíbios e Répteis, Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Campus Universitário, Lagoa Nova, Av. Senador Salgado Filho, 3000, 59078-900, Natal, RN - Brasil

³ Universidade Federal do Ceará (UFC), Departamento de Biologia, Centro de Ciências, Av. Mister Hull, s/n, CEP 60455-760, Fortaleza, Ceará, Brazil

⁴ Laboratório de Coleções Zoológicas, Instituto Butantan, São Paulo, 05503-900, SP, Brazil

* Corresponding author: silvilenematias@gmail.com

Cicera Silvilene Leite Matias: <https://orcid.org/0000-0002-2812-0106>

Cristiana Ferreira-Silva: <https://orcid.org/0000-0002-3087-2614>

Willianilson Pessoa-da-Silva: <https://orcid.org/0000-0002-4975-5733>

Maria Beatriz de Andrade Sousa: <https://orcid.org/0009-0007-9158-8928>

Aldenir Ferreira Silva-Neta: <https://orcid.org/0000-0003-4245-5233>

Robson Waldemar Ávila: <https://orcid.org/0000-0003-3641-8321>

Felipe Gobbi Grazziotin: <https://orcid.org/0000-0001-9896-9722>

Adrian Antonio Garda: <https://orcid.org/0000-0002-1178-1207>

ABSTRACT

The knowledge of parasitic fauna in wild animals is essential for understanding the ecological conditions that determine the occurrence and prevalence of parasites in their hosts. Except for records of one Pentastomida (*Cephalobaena tetrapoda* Heymons, 1922) and two Nematoda (*Physaloptera* sp. And *Aspiculuris* sp.), detailed information about the helminth fauna associated with the jararaca *Bothrops erythromelas* Amaral, 1923 is lacking. This species has a wide distribution in the Caatinga, with records in marginal areas of the Cerrado and Atlantic Forest. Here, we describe the patterns of

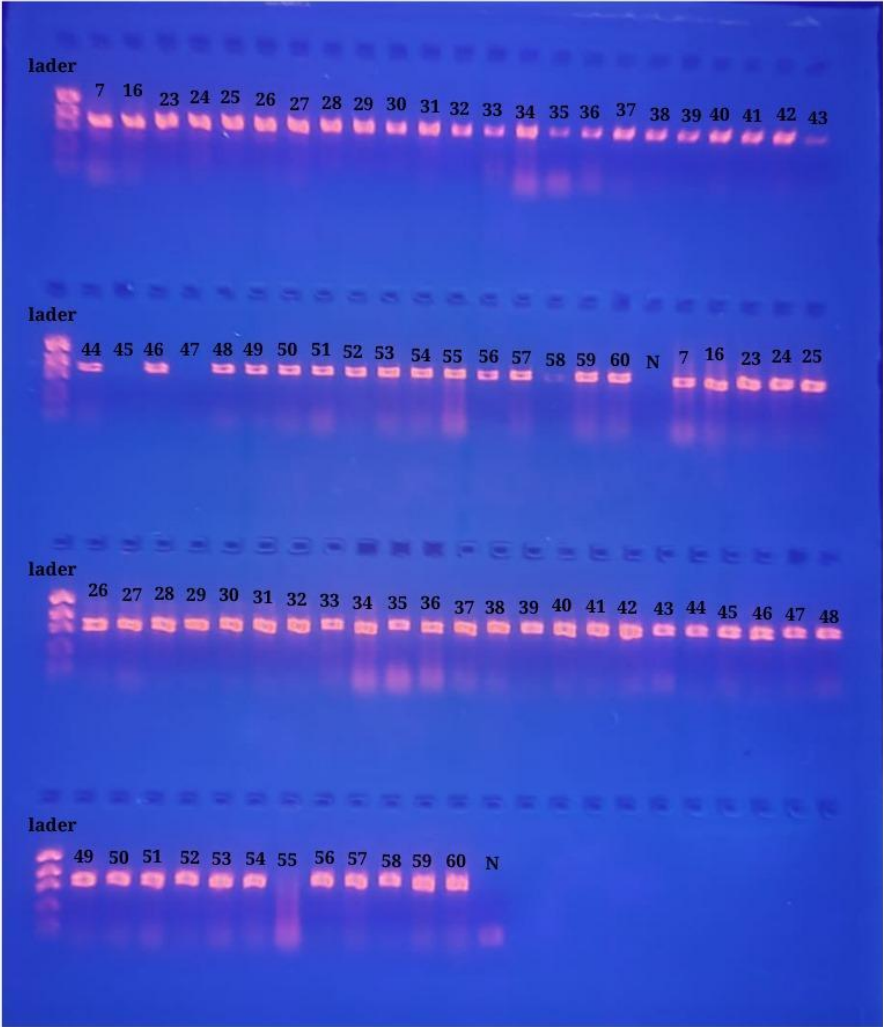
Este artículo es publicado por la revista Neotropical Helminthology de la Facultad de Ciencias Naturales y Matemática, Universidad Nacional Federico Villarreal, Lima, Perú, auspiciado por la Asociación Peruana de Helminthología e Invertebrados Afines (APHIA). Este es un artículo de acceso abierto, distribuido bajo los términos de la licencia Creative Commons Atribución 4.0 Internacional (CC BY 4.0) (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.es>) que permite el uso, distribución y reproducción en cualquier medio, siempre que la obra original sea debidamente citada de su fuente original.

DOI: <https://dx.doi.org/10.62429/rnh20242181808>



Premiação:

Desafio:



7 e 16 (resuspendido), 23-60 PCRs FEITOS NO BUTANTAN (COI);
7 e 16 (resuspendido), 23-60 PCRs FEITOS NO BUTANTAN (CYT_B);

APÊNDICE

Tabela S1. Lista de terminais usados na matriz molecular. Análise de bayesiana.

Species	Institution/Voucher	Genbank accession	Locality	Lat.	Long.	Reference
<i>B. jararaca</i>	IBSP/IB84406	NC030760	Embu das Artes, SP	-23.654	-46.864	Almeida <i>et al.</i> , 2016
<i>B. diporus</i>	USNM/12380	MN379928	-	-	-	Ferreira <i>et al.</i> , 2020
<i>B. pubescens</i>	IBSP/90129	MN379927	-	-	-	Ferreira <i>et al.</i> , 2020
<i>B. cf. lutzi</i>	IBSP/SB0866	-	Gilbués, PI	-9.8225	-45.3292	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	IBSP/SB0867	-	Gilbués, PI	-9.8225	-45.3292	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	IBSP/SB0868	-	Gilbués, PI	-9.8225	-45.3292	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	IBSP/SB0920	-	Gilbués, PI	-9.8225	-45.3292	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	UFRN/AAGARDA4904	-	Serra da Capivara, PI	-8.6828	-42.5761	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	CHUFPB/14850	-	Serra da Capivara, PI	-8.6828	-42.5761	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	UFRN/AAGARDA5468	-	Serra da Capivara, PI	-8.6828	-42.5761	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	USP/MTR25218	-	Serra da Capivara, PI	-8.6828	-42.5761	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	UNB/GRCOLLI18545	-	Cocos, BA	-14.1867	-44.5253	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	UNB/GRCOLLI18691	-	Cocos, BA	-14.1867	-44.5253	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	USP/PHV1479	-	Jaborandi, BA	-14.06	-45.2883	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	USP/PHV1994	-	Jaborandi, BA	-14.06	-45.2883	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	UFC/TEC1317	-	Serra das Almas, CE	-5.1414	-40.9164	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	UFC/TEC1327	-	Serra das Almas, CE	-5.1414	-40.9164	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	UFC/TEC372	-	Serra das Almas, CE	-5.1414	-40.9164	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	URCA/G2124	-	Aiuaba, CE	-6.6786	-40.2097	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	UFPB/CHUFPB13958	-	Aiuaba, CE	-6.6786	-40.2097	This study

<i>B. cf. lutzi</i>	URCA/G2689	-	Parambu, CE	-6.2056	-40.72	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	UFPB/CHUFPB3336	-	Aiuaba, CE	-6.6786	-40.2097	This study
<i>B. cf. lutzi</i>	URCA/G1927	-	Pio IX, PI	-6.838	-40.579	This study
<i>Bothrops</i> sp.	IBSP/IBSP79766	-	Rio do Antonio, BA	-14.411	-42.076	This study
<i>Bothrops</i> sp.	USP/MTR37522	-	Cristalândia, BA	-14.204	-41.665	This study
<i>Bothrops</i> sp.	IBSP/IB55541	AF292588	Guanambi, BA	-14.2233	-42.7814	Wuster <i>et al.</i> , 2002
<i>Bothrops</i> sp.	IBSP/SB0286	-	Caculé, BA	-14.4836	-42.2203	This study
<i>Bothrops</i> sp.	IBSP/SB1059	-	Tanhaçu, BA	-13.9619	-41.2483	This study
<i>Bothrops</i> sp.	UFBA/3699	KF801124	Anagê, BA	-14.612	-41.136	Machado <i>et al.</i> , 2014
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA7608	-	PARNA Catimbau, PE	-8.5889	-37.24	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFPB/CHUFPB14877	-	PARNA Catimbau, PE	-8.5889	-37.24	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA7704	-	PARNA Catimbau, PE	-8.5889	-37.24	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFPB/CHUFPB14283	-	PARNA Catimbau, PE	-8.5889	-37.24	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFPB/CHUFPB14874	-	PARNA Catimbau, PE	-8.5889	-37.24	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA7713	-	PARNA Catimbau, PE	-8.5889	-37.24	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA7995	-	PARNA Catimbau, PE	-8.5889	-37.24	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA8153	-	PARNA Catimbau, PE	-8.5889	-37.24	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFPB/CHUFPB14875	-	PARNA Catimbau, PE	-8.5889	-37.24	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1888	-	Tucano, BA	-10.9658	-38.7019	This study
<i>B.</i>	USP/MTR24595	-	Campo Formoso, BA	-10.5122	-40.31	This study

<i>erythromelas</i>						
<i>B. erythromelas</i>	USP/MRT3497	-	Santo Inácio, BA	-11.1078	-42.7189	This study
<i>B. erythromelas</i>	USP/MRT3742	-	Casa Nova, BA	-9.1653	-40.9578	This study
<i>B. erythromelas</i>	USP/MTR22613	-	Morro do Chapéu, BA	-11.3839	-41.2789	This study
<i>B. erythromelas</i>	USP/MTR42312	-	São João, PI	-8.358	-42.247	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1126	-	Assu, RN	-5.5728	-36.9608	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA4635	-	Esec Raso da Catarina, BA	-9.8114	-38.4925	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFPB/CHUFPB11433	-	Esec Raso da Catarina, BA	-9.8114	-38.4925	This study
<i>B. erythromelas</i>	USP/MTR11185	MH698096	Santo Inácio, BA	-11.1078	-42.7189	Dal Vecchio <i>et al.</i> , 2018
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA4115	-	Esec Raso da Catarina, BA	-9.8114	-38.4925	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA4545	-	Esec Raso da Catarina, BA	-9.8114	-38.4925	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA6902	-	Palmeiras, BA	-12.5119	-41.5681	This study
<i>B. erythromelas</i>	USP/MTR18123	-	Casa Nova, BA	-9.1653	-40.9578	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/SVOUCHER1	-	Queimada Nova, PI	-8.5842	-41.4083	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA6902B	-	Palmeiras, BA	-12.5119	-41.5681	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA7068	-	Palmeiras, BA	-12.5119	-41.5681	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1617	-	Russas, CE	-5.0483	-38.0458	This study
<i>B. erythromelas</i>	URCA/G1844	-	Tauá, CE	-6.003	-40.293	This study

<i>erythromelas</i>						
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1613	-	Russas, CE	-5.0483	-38.0458	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFPB/CHUFPB10658	-	Santa Quitéria, CE	-4.3086	-40.165	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1684	-	Russas, CE	-5.0483	-38.0458	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1685	-	Russas, CE	-5.0483	-38.0458	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1276	-	Mossoró, RN	-5.2203	-37.3092	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1545	-	Mossoró, RN	-5.2203	-37.3092	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA916	-	Mossoró, RN	-5.2203	-37.3092	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA917	-	Mossoró, RN	-5.2203	-37.3092	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA9322	-	Esec Seridó, RN	-6.5792	-37.255	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1742	-	Mossoró, RN	-5.2203	-37.3092	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1548	-	Mossoró, RN	-5.2203	-37.3092	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA135	-	Assu, RN	-5.5728	-36.9608	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1539	-	Mossoró, RN	-5.2203	-37.3092	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/DBEZ2107	-	Guamaré, RN	-5.1153	-36.3394	This study
<i>B. erythromelas</i>	IBSP/SB0645	-	Lajes, RN	-5.6881	-36.2542	This study
<i>B. erythromelas</i>	IBSP/SB0644	-	João Câmara, RN	-5.5464	-35.8025	This study
<i>B. erythromelas</i>	IBSP/SB0648	-	Angicos, RN	-5.6608	-36.5967	This study

<i>erythromelas</i>						
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA9801	-	Rio do Fogo, RN	-5.2744	-35.3869	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA8916	-	João Câmara, RN	-5.5464	-35.8025	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA12791	-	Angicos, RN	-5.6608	-36.5967	This study
<i>B. erythromelas</i>	IBSP/SB0646	-	Lajes, RN	-5.6881	-36.2542	This study
<i>B. erythromelas</i>	IBSP/SB0650	-	Angicos, RN	-5.6608	-36.5967	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA12802	-	Macau, RN	-5.1511	-36.5914	This study
<i>B. erythromelas</i>	IBSP/SB0643	-	João Câmara, RN	-5.5464	-35.8025	This study
<i>B. erythromelas</i>	IBSP/SB0647	-	Angicos, RN	-5.6608	-36.5967	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1047	-	Mossoró, RN	-5.2203	-37.3092	This study
<i>B. erythromelas</i>	IBSP/SB0649	-	Angicos, RN	-5.6608	-36.5967	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1726	-	Mossoró, RN	-5.2203	-37.3092	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1741	-	Mossoró, RN	-5.2203	-37.3092	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1542	-	Mossoró, RN	-5.2203	-37.3092	This study
<i>B. erythromelas</i>	URCA/G474	-	Farias Brito, CE	-6.9025	-39.5736	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA123	-	Assu, RN	-5.5728	-36.9608	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA7337	-	São Bento Norte, RN	-5.07	-36.0317	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1460	-	Mossoró, RN	-5.2203	-37.3092	This study

<i>erythromelas</i>						
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA138	-	Assu, RN	-5.5728	-36.9608	This study
<i>B. erythromelas</i>	IBSP/SB1088	-	Boa Vista, PB	-7.2678	-36.2517	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFC/TEC920	-	Aracati, CE	-4.5511	-37.8411	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFC/TEC6722	-	Upanema, RN	-5.6389	-37.2772	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/CHBEZ667	-	Esec Seridó, RN	-6.5792	-37.255	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFC/TEC4111	-	Upanema, RN	-5.6389	-37.2772	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFPB/FSCHUFPB6114	-	Esec Seridó, RN	-6.5792	-37.255	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFC/NUROF01	-	Upanema, RN	-5.6389	-37.2772	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA12788	-	Potiretama, CE	-5.7283	-38.1583	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA12794	-	Jardim de Piranhas, RN	-6.3844	-37.3756	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA5540	-	Itaú, RN	-5.8442	-37.9853	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA12787	-	Jardim de Piranhas, RN	-6.3844	-37.3756	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFERSA/CHSA1682	-	Russas, CE	-5.0483	-38.0458	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA12792	-	Potiretama, CE	-5.7283	-38.1583	This study
<i>B. erythromelas</i>	URCA/G491	-	Farias Brito, CE	-6.9025	-39.5736	This study
<i>B. erythromelas</i>	UFRN/CHBEZ1175	-	Esec Seridó, RN	-6.5792	-37.255	This study
<i>B. erythromelas</i>	UNB/CHUNB61926	-	Itaporanga, PB	-7.3	-38.1608	This study

<i>erythromelas</i>						
<i>B.</i> <i>erythromelas</i>	UFRN/DBEZ2807	-	Santa Cruz, RN	-6.2269	-35.9758	This study
<i>erythromelas</i>						
<i>B.</i> <i>erythromelas</i>	UFPB/FSCHUFPB6237	-	Esec Seridó, RN	-6.5792	-37.255	This study
<i>erythromelas</i>						
<i>B.</i> <i>erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA12789	-	Potiretama, CE	-5.7283	-38.1583	This study
<i>erythromelas</i>						
<i>B.</i> <i>erythromelas</i>	UFRN/AAGARDA12790	-	Potiretama, CE	-5.7283	-38.1583	This study

Tabela S2. Lista de espécimes usadas nas análises morfológicas.

ID	Voucher	OTUs01	OTUs02	State	Locality	Latitude	Longitude	Collection	Stage	Sex
sil211	IBSP089562	SC3	<i>B_erythromelas</i>	BA	Morro do Chapéu	-11.55	-41.156	LCZIB	Adulto	F
sil133	CHUFC4394	SC3	<i>B_erythromelas</i>	BA	Sento Sé	-10.455	-41.468	CHNUROF	Adulto	F
sil209	IBSP089463	SC3	<i>B_erythromelas</i>	BA	Juaazeiro	-9.412	-40.499	LCZIB	Adulto	M
sil150	CLAR12354	SC3	<i>B_erythromelas</i>	BA	Umburanas	-10.733	-41.326	CLAR	Adulto	M
sil005	CHUFPE486	SC3	<i>B_erythromelas</i>	PE	Petrolina	-9.393	-40.508	CHUFPE	Adulto	M
sil141	CLAR4545	SC4	<i>B_erythromelas</i>	BA	Paulo Afonso	-9.408	-38.222	CLAR	Adulto	F
sil166	CHUFPB11433	SC4	<i>B_erythromelas</i>	BA	Paulo Afonso	-9.408	-38.222	CHUFPB	Adulto	F
sil052	CLAR4115	SC4	<i>B_erythromelas</i>	BA	Paulo Afonso	-9.408	-38.222	CLAR	Adulto	M
sil083	CLAR4635	SC4	<i>B_erythromelas</i>	BA	Paulo Afonso	-9.408	-38.222	CLAR	Jovem	M
sil206	IBSP089164	SC4	<i>B_erythromelas</i>	SE	Canindé de São Francisco	-9.642	-37.788	LCZIB	Adulto	F
sil210	IBSP089163	SC4	<i>B_erythromelas</i>	SE	Canindé de São Francisco	-9.642	-37.788	LCZIB	Adulto	M
sil061	CLAR7042	SC5	<i>B_erythromelas</i>	BA	Palmeiras	-12.529	-41.559	CLAR	Adulto	M
sil149	CLAR12792	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Potiretama	-5.668	-38.251	CLAR	Adulto	F
sil195	CHUFC203	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Tabuleiro do Norte	-5.244	-38.128	CHNUROF	Jovem	M
sil124	CHURCA10659	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Farias Brito	-6.914	-39.581	CHURCA	Adulto	F
sil132	CHUFC816	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Itapiúna	-4.52	-38.857	CHNUROF	Adulto	F
sil081	CHUFC3210	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Banabuiú	-5.305	-38.926	CHNUROF	Jovem	F
sil197	CHUFC3209	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Banabuiú	-5.305	-38.926	CHNUROF	Jovem	F
sil118	CHUFC242	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	F
sil123	CHUFC260	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	F
sil140	CLAR12788	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Potiretama	-5.668	-38.251	CLAR	Adulto	F
sil134	CHUFC2986	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Aquiraz	-3.907	-38.399	CHNUROF	Adulto	F
sil136	CHUFC2734	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Fortaleza	-3.796	-38.661	CHNUROF	Adulto	F
sil111	CHUFC685	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	F
sil114	CHUFC684	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	F
sil192	CHUFC17	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Jovem	F
sil122	CHUFC3811	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Morada Nova	-5.109	-38.388	CHNUROF	Adulto	F
sil135	CHUFC725	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Itapiúna	-4.52	-38.857	CHNUROF	Adulto	F
sil117	CHUFC704	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	F
sil127	CHUFC069	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	F
sil194	CHUFC231	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Jovem	F
sil196	CHUFC200	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Jovem	F
sil126	CHURCA12398	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Mauriti	-7.374	-38.782	CHURCA	Adulto	F
sil137	CHUFC3489	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Quixeramobim	-5.2	-39.291	CHNUROF	Adulto	F
sil095	CHSAR1617	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Russas	-5.045	-38.067	CHSAR	Adulto	F
sil129	CHURCA9413	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Farias Brito	-6.914	-39.581	CHURCA	Adulto	F
sil198	CHUFC2985	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Icapuí	-4.719	-37.371	CHNUROF	Jovem	F
sil116	CHUFC364	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	F
sil119	CHUFC93	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	F
sil145	CLAR12789	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Potiretama	-5.668	-38.251	CLAR	Adulto	F
sil100	CHSAR1686	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Russas	-5.045	-38.067	CHSAR	Adulto	F
sil048	CHUFC241	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	M
sil050	CHUFC3490	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Quixeramobim	-5.2	-39.291	CHNUROF	Adulto	M
sil036	CHUFC56	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	M
sil068	CHUFPB10658	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Santa Quitéria	-4.332	-40.157	CHUPB	Jovem	M
sil042	CHUFC262	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	M
sil160	CHUFPB11855	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Santa Quitéria	-4.332	-40.157	CHUFPB	Adulto	M
sil011	CHSAR1537	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Russas	-5.045	-38.067	CHSAR	Adulto	M
sil033	CHUFC261	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	M
sil040	CHUFC243	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	M
sil078	CHUFC196	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Jovem	M
sil018	CHSAR1682	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Russas	-5.045	-38.067	CHSAR	Adulto	M
sil041	CHURCA4996	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Farias Brito	-6.914	-39.581	CHURCA	Adulto	M
sil053	CLAR12790	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Potiretama	-5.668	-38.251	CLAR	Adulto	M
sil020	CHSAR1684	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Russas	-5.045	-38.067	CHSAR	Adulto	M
sil019	CHSAR1683	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Russas	-5.045	-38.067	CHSAR	Adulto	M
sil035	CHUFC687	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	M
sil079	CHURCA7091	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Farias Brito	-6.914	-39.581	CHURCA	Jovem	M
sil044	CHUFC3722	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Icapuí	-4.719	-37.371	CHNUROF	Adulto	M
sil034	CHUFC689	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Limoeiro do Norte	-5.029	-38.098	CHNUROF	Adulto	M
sil012	CHSAR1613	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Russas	-5.045	-38.067	CHSAR	Adulto	M
sil037	CHURCA13452	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Lavras da Mangabeira	-6.91	-39.114	CHURCA	Adulto	M
sil082	CHURCA4909	SC6	<i>B_erythromelas</i>	CE	Farias Brito	-6.914	-39.581	CHURCA	Jovem	M
sil174	CHUFPB5036	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	Cabaceiras	-7.489	-36.287	CHUFPB	Adulto	F
sil168	CHUFPB6079	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São João Do Cariri	-7.391	-36.533	CHUFPB	Adulto	F
sil179	CHUFPB9251	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São João Do Cariri	-7.391	-36.533	CHUFPB	Adulto	F
sil176	CHUFPB5032	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São João Do Cariri	-7.391	-36.533	CHUFPB	Adulto	F
sil180	CHUFPB5031	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São João Do Cariri	-7.391	-36.533	CHUFPB	Adulto	F
sil181	CHUFPB5035	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São João Do Cariri	-7.391	-36.533	CHUFPB	Adulto	F
sil172	CHUFPB2690	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São José Dos Cordeiros	-7.391	-36.808	CHUFPB	Adulto	F

sil165	CHUFPB10202	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	Cabaceiras	-7.489	-36.287	CHUFPB	Adulto	F
sil169	CHUFPB5034	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São João Do Cariri	-7.391	-36.533	CHUFPB	Adulto	F
sil155	CHUFPB15982	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São José Dos Cordeiros	-7.391	-36.808	CHUFPB	Adulto	F
sil170	CHUFPB15983	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São José Dos Cordeiros	-7.391	-36.808	CHUFPB	Adulto	F
sil173	CHUFPB9248	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São José Dos Cordeiros	-7.391	-36.808	CHUFPB	Adulto	F
sil167	CHUFPB5950	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São João Do Cariri	-7.391	-36.533	CHUFPB	Adulto	F
sil178	CHUFPB5949	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São João Do Cariri	-7.391	-36.533	CHUFPB	Adulto	F
sil205	IBSP092241	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	Boa Vista	-7.268	-36.252	LCZIB	Adulto	F
sil159	CHUFPB12962	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	Salgado De São Félix	-7.357	-35.441	CHUFPB	Adulto	F
sil201	CHUFPB5033	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São João Do Cariri	-7.391	-36.533	CHUFPB	Jovem	F
sil175	CHUFPB9250	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São João Do Cariri	-7.391	-36.533	CHUFPB	Adulto	F
sil182	CHUFPB13153	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	Solânea	-6.778	-35.697	CHUFPB	Jovem	M
sil069	CHUFPB10201	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	Cabaceiras	-7.489	-36.287	CHUPB	Adulto	M
sil164	CHUFPB2691	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	São José Dos Cordeiros	-7.391	-36.808	CHUFPB	Adulto	M
sil070	CHUFPB5037	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PB	Cuité	-6.495	-36.159	CHUPB	Jovem	M
sil087	CHUFPB1033	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PE	São José do Egito	-7.479	-37.274	CHUFPE	Adulto	F
sil158	CHUFPB9349	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PE	Arapipina	-7.576	-40.498	CHUFPB	Adulto	M
sil039	CHURCA2615	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PE	Ouricuri	-7.896	-40.072	CHURCA	Adulto	M
sil076	CHURCA1499	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PE	Ouricuri	-7.896	-40.072	CHURCA	Jovem	M
sil003	CHUFPB999	SC6	<i>B_erythromelas</i>	PE	Tuparetama	-7.602	-37.311	CHUFPE	Adulto	M
sil148	CLAR9801	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Rio do Fogo	-5.273	-35.383	CLAR	Adulto	F
sil187	CHSAR636	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Açu	-5.577	-36.909	CHSAR	Jovem	F
sil094	CHSAR1276	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHSAR	Adulto	F
sil101	CHSAR12	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHSAR	Adulto	F
sil016	CHSAR137	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Açu	-5.577	-36.909	CHSAR	Adulto	F
sil091	UFRNCH05961	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Caiçara do Rio do Vento	-5.764	-35.998	CHUFRN	Adulto	F
sil171	CHUFPB6422	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	João Câmara	-5.538	-35.827	CHUFPB	Adulto	F
sil153	CLAR12838	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Angicos	-5.666	-36.601	CLAR	Adulto	F
sil151	CLAR9281	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	João Câmara	-5.538	-35.827	CLAR	Adulto	F
sil144	CLAR12802	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Macau	-5.115	-36.634	CLAR	Adulto	F
sil112	CHUFC3646	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Upanema	-5.63	-37.262	CHNUROF	Adulto	F
sil142	CLAR12791	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Angicos	-5.666	-36.601	CLAR	Adulto	F
sil163	CHUFPB5038	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Barcelona	-5.951	-35.926	CHUFPB	Adulto	F
sil115	CHUFC244	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHNUROF	Adulto	F
sil138	CHUFC01	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHNUROF	Adulto	F
sil139	CHUFC245	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHNUROF	Jovem	F
sil110	CHUFRN03776	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Santa Cruz	-6.229	-36.023	CHUFRN	Adulto	F
sil161	CHUFPB13428	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Serra Negra do Norte	-6.666	-37.397	CHUFPB	Adulto	F
sil090	UFRNCH03559	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Tenente Laurentino Cruz	-6.148	-36.719	CHUFRN	Adulto	F
sil015	CHSAR218	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Açu	-5.577	-36.909	CHSAR	Adulto	F
sil143	CLAR12813	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Angicos	-5.666	-36.601	CLAR	Adulto	F
sil107	CHUFRN05672	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Areia Branca	-4.956	-37.137	CHUFRN	Adulto	F
sil105	CHUFRN05781	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Cerro Corá	-6.046	-36.346	CHUFRN	Adulto	F
sil146	CLAR5540	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Itaú	-5.843	-37.993	CLAR	Adulto	F
sil092	UFRNCH06025	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Jandaíra	-5.356	-36.128	CHUFRN	Adulto	F
sil103	CHUFRN06488	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Lagoa Nova	-6.096	-36.469	CHUFRN	Adulto	F
sil104	CHUFRN06275	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Lajes	-5.604	-36.189	CHUFRN	Adulto	F
sil097	CHSAR1460	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHSAR	Adulto	F
sil098	CHSAR917	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHSAR	Adulto	F
sil102	CHSAR1488	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHSAR	Adulto	F
sil147	CLAR9322	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Serra Negra do Norte	-6.666	-37.397	CLAR	Adulto	F
sil130	CHUFC3824	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Upanema	-5.63	-37.262	CHNUROF	Adulto	F
sil131	CHUFC4091	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Upanema	-5.63	-37.262	CHNUROF	Adulto	F
sil152	CLAR12834	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Angicos	-5.666	-36.601	CLAR	Adulto	F
sil190	CHUFRN05204	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Lagoa Nova	-6.096	-36.469	CHUFRN	Jovem	F
sil106	CHUFRN01175	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Serra Negra do Norte	-6.666	-37.397	CHUFRN	Adulto	F
sil191	CHUFRN05758	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Touros	-5.199	-35.461	CHUFRN	Jovem	F
sil108	CHUFRN05673	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Areia Branca	-4.956	-37.137	CHUFRN	Adulto	F
sil185	UFRNCH05927	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Caiçara do Rio do Vento	-5.764	-35.998	CHUFRN	Jovem	F
sil189	CHUFRN05780	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Cerro Corá	-6.046	-36.346	CHUFRN	Jovem	F
sil186	UFRNCH06026	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Jandaíra	-5.356	-36.128	CHUFRN	Jovem	F
sil109	CHUFRN04713	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Lagoa Nova	-6.096	-36.469	CHUFRN	Adulto	F
sil099	CHSAR1548	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHSAR	Adulto	F
sil093	UFRNCH00667	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Serra Negra do Norte	-6.666	-37.397	CHUFRN	Adulto	F
sil113	CHUFC3416	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Upanema	-5.63	-37.262	CHNUROF	Adulto	F
sil056	CLAR6540	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	São Bento do Norte	-5.093	-35.959	CLAR	Adulto	M
sil008	UFRNH04131	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	João Câmara	-5.538	-35.827	CHUFRN	Adulto	M
sil084	CLAR8916	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	João Câmara	-5.538	-35.827	CLAR	Jovem	M
sil054	CLAR12819	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Angicos	-5.666	-36.601	CLAR	Jovem	M
sil010	CHSAR916	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHSAR	Adulto	M
sil043	CHUFC3720	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Upanema	-5.63	-37.262	CHNUROF	Adulto	M
sil049	CHUFC214	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Apodi	-5.627	-37.807	CHNUROF	Adulto	M
sil074	CHUFRN3829	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Arês	-6.194	-35.162	CHUFRN	Jovem	M

sil013	CHSAR1726	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHSAR	Adulto	M
sil032	CHUFRN05736	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Areia Branca	-4.956	-37.137	CHUFRN	Adulto	M
sil007	UFRNCH04130	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	João Câmara	-5.538	-35.827	CHUFRN	Adulto	M
sil027	CHUFRN04827	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Jucurutu	-6.034	-37.02	CHUFRN	Adulto	M
sil030	CHUFRN05205	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Lagoa Nova	-6.096	-36.469	CHUFRN	Adulto	M
sil031	CHUFRN05207	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Lagoa Nova	-6.096	-36.469	CHUFRN	Adulto	M
sil014	CHSAR1539	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHSAR	Adulto	M
sil023	CHSAR955	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHSAR	Adulto	M
sil009	UFRNCH02807	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Santa Cruz	-6.229	-36.023	CHUFRN	Adulto	M
sil028	CHUFRN05674	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Areia Branca	-4.956	-37.137	CHUFRN	Adulto	M
sil047	CHURCA1234	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	João Câmara	-5.538	-35.827	CHURCA	Adulto	M
sil075	CHUFRN05206	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Lagoa Nova	-6.096	-36.469	CHUFRN	Jovem	M
sil073	CHSAR915	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHSAR	Jovem	M
sil057	CLAR7337	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	São Bento do Norte	-5.093	-35.959	CLAR	Jovem	M
sil051	CHUFC3712	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Upanema	-5.63	-37.262	CHNUROF	Adulto	M
sil021	CHSAR219	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Açu	-5.577	-36.909	CHUFRN	Adulto	M
sil026	CHUFRN02107	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Guamaré	-5.108	-36.32	CHUFRN	Adulto	M
sil029	CHUFRN05203	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Lagoa Nova	-6.096	-36.469	CHUFRN	Adulto	M
sil059	CLAR13081	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Angicos	-5.666	-36.601	CLAR	Adulto	M
sil055	CLAR12794	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Jardim de Piranhas	-6.379	-37.352	CLAR	Adulto	M
sil022	CHSAR1545	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHSAR	Adulto	M
sil024	CHSAR1542	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHSAR	Adulto	M
sil025	CHUFRN00615	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Serra Negra do Norte	-6.666	-37.397	CHUFRN	Adulto	M
sil038	CHUFC4061	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Upanema	-5.63	-37.262	CHNUROF	Adulto	M
sil060	CLAR13082	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Angicos	-5.666	-36.601	CLAR	Adulto	M
sil058	CLAR12787	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Jardim de Piranhas	-6.379	-37.352	CLAR	Adulto	M
sil017	CHSAR1540	SC6	<i>B_erythromelas</i>	RN	Mossoró	-5.188	-37.344	CHSAR	Adulto	M
sil154	CHUFPB14872	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPB	Adulto	F
sil162	CHUFPB14283	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPB	Adulto	F
sil177	CHUFPB15992	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Sertânia	-8.074	-37.264	CHUFPB	Adulto	F
sil184	CHUFPE843	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPE	Jovem	F
sil183	CHUFPB15993	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Custódia	-8.088	-37.643	CHUFPB	Adulto	F
sil086	CHUFPE971	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPE	Adulto	F
sil085	CHUFPE847	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPE	Adulto	F
sil088	CHUFPE972	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPE	Adulto	F
sil089	CHUFPE849	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPE	Adulto	F
sil157	CHUFPB14875	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPB	Adulto	F
sil193	CHURCA3615	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Inaja	-8.897	-37.883	CHURCA	Jovem	F
sil200	CHUFPB14281	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPB	Jovem	F
sil199	CHUFPB14282	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPB	Jovem	M
sil067	CHUFPB14876	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUPB	Adulto	M
sil062	CHUFPB14871	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUPB	Adulto	M
sil002	CHUFPE846	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPE	Adulto	M
sil004	CHUFPE844	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPE	Adulto	M
sil156	CHUFPB14877	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPB	Adulto	M
sil001	CHUFPE848	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPE	Adulto	M
sil063	CHUFPB14870	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUPB	Adulto	M
sil065	CHUFPB14873	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUPB	Adulto	M
sil066	CHUFPB14869	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUPB	Adulto	M
sil071	CHUFPB9919	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Sertânia	-8.074	-37.264	CHUPB	Adulto	M
sil064	CHUFPB14874	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUPB	Jovem	M
sil006	CHUFPE845	SC7	<i>B_erythromelas</i>	PE	Buíque	-8.623	-37.156	CHUFPE	Adulto	M
sil096	CHSAR760	SC1	<i>B_new_specie</i>	BA	Caetité	-14.069	-42.475	CHSAR	Adulto	F
sil188	CHSAR761	SC1	<i>B_new_specie</i>	BA	Caetité	-14.069	-42.475	CHSAR	Jovem	F
sil212	IBSP094955	SC1	<i>B_new_specie</i>	BA	Rio do Antônio	-14.411	-42.076	LCZIB	Adulto	F
sil208	IBSP082790	SC1	<i>B_new_specie</i>	BA	Brumado	-14.204	-41.665	LCZIB	Adulto	F
sil214	IBSP046063	SC1	<i>B_new_specie</i>	BA	Brumado	-14.204	-41.665	LCZIB	Adulto	F
sil213	IBSP094954	SC1	<i>B_new_specie</i>	BA	Rio do Antônio	-14.411	-42.076	LCZIB	Adulto	F
sil215	IBSP094953	SC1	<i>B_new_specie</i>	BA	Rio do Antônio	-14.411	-42.076	LCZIB	Adulto	F
sil207	IBSP090124	SC1	<i>B_new_specie</i>	BA	Rio do Antônio	-14.411	-42.076	LCZIB	Adulto	F
sil202	IBSP091575	SC1	<i>B_new_specie</i>	BA	Tanhaçu	-13.962	-41.248	LCZIB	Adulto	M
sil203	IBSP089800	SC1	<i>B_new_specie</i>	BA	Caculé	-14.484	-42.22	LCZIB	Adulto	M
sil045	CHURCA14572	SC1	<i>B_new_specie</i>	BA	Palmas do Monte Alto	-14.369	-42.99	CHURCA	Adulto	M
sil204	IBSP079766	SC1	<i>B_new_specie</i>	BA	Rio do Antônio	-14.411	-42.076	LCZIB	Adulto	M

Tabela S3. Variáveis morfológicas avaliadas.

Abreviatura em inglês	Abreviatura em português	Legenda
cont_CSL	CANT	Tamanho da escama cantal
cont_EPD	DOF	Distância entre o olho e a fosseta
cont_HH	ACAB	Altura da cabeça
cont_HL	CCAB	comprimento da cabeça
cont_HW	LCAB	largura da cabeça
cont_InD	DIN	Distância internasal
cont_InOD	DIO	Distância interocular
cont_MBH	AMC	Altura do meio do corpo
cont_MBW	LMC	Largura do meio do corpo
cont_MSL	SMENT	Tamanho do sulco mental
cont_SVL	CRC mm	Comprimento rostro-cloacal
cont_TL	CCAU mm	Comprimento da cauda
cont_TW	LBCAU	Largura da base da cauda
disc_CSR	NºECANTD	Número de escamas cantais do lado direito
disc_DCS	NºDCP	Número de escamas dorso cefálica
disc_DoBR	NºMDLC	Número de manchas dorsolaterais até a cloaca
disc_DSA	DA	Número de escamas na diagonal anterior
disc_DSM	DM	Número de escamas na diagonal meio do corpo
disc_DSP	DP	Número de escamas na diagonal posterior
disc_GuS	NºGUL	Número de escamas gulares
disc_ILSL	ILE	Infralabiais do lado esquerdo
disc_ILSOSL	ILCFOE	Infralabiais em contato com a faixa ocular do lado esquerdo
disc_ILSOSR	ILCFOD	Infralabiais em contato com a faixa ocular do lado direito
disc_ILSR	ILD	Infralabiais do lado direito
disc_InO4SLL	NºEO4ºLE	Número de escamas entre a 4 escama labial e o olho do lado esquerdo
disc_InO4SLR	NºEO4ºLD	Número de escamas entre a 4 escama labial e o olho do lado direito
disc_InSO	NºISO	Número de escamas intersupraocular
disc_NsSOL	NECSOE	Escamas em contato com as supraoculares do lado esquerdo
disc_NsSOR	NºECSOD	Escamas em contato com as supraoculares do lado direito
disc_PFVS	NºPFV	Número de escamas Préfoveais
disc_SLSL	SLE	supralabiais do lado esquerdo
disc_SLSOSL	SLCFE	supralabiais em contato com a faixa ocular do lado esquerdo
disc_SLSOSR	SLCFOD	supralabiais em contato com a faixa ocular do lado direito
disc_SLSR	SLD	Supralabiais do lado direito
disc_SuOS	NºSOC	Número de escamas suboculares
disc_SuS	NºSUBCAU	Número de subcaudais
disc_VeS	nºVEM	Número de ventrais

Tabela S4. Lista de outliers removidos de análise exploratória para cada variável e cada conjunto de dados específico.

Variable	Outlier removed	
	Dataset_OTUS01	Dataset_OTUS02
disc_VeS		
disc_SuS		
disc_ILSOSR	sil212	sil212
disc_ILSOSL	sil212; sil045	sil212; sil045
disc_DSP	sil052; sil210; sil195; sil118; sil111; sil194; sil145; sil048; sil036; sil042; sil011; sil018; sil019; sil044; sil034; sil148; sil016; sil091; sil112; sil115; sil015; sil105; sil097; sil106; sil189; sil099; sil084; sil043; sil007; sil028; sil047; sil075; sil057; sil022; sil024; sil017	sil052; sil210; sil195; sil118; sil111; sil194; sil145; sil048; sil036; sil042; sil011; sil018; sil019; sil044; sil034; sil148; sil016; sil091; sil112; sil115; sil015; sil105; sil097; sil106; sil189; sil099; sil084; sil043; sil007; sil028; sil047; sil075; sil057; sil022; sil024; sil017
disc_DoBR		
disc_DCS		
disc_DSA	sil154; sil085; sil157; sil193; sil200; sil199; sil062; sil066	
disc_DSM	sil052; sil083; sil177; sil085; sil193; sil200; sil062; sil004; sil156; sil001; sil065; sil064	
disc_InSO		
disc_InS		
disc_NsSOR		
disc_NsSOL		
disc_SLSR	sil052; sil083; sil149; sil081; sil192; sil117; sil126; sil036; sil068; sil160; sil041; sil168; sil176; sil180; sil165; sil169; sil170; sil167; sil175; sil164; sil076; sil101; sil016; sil091; sil161; sil015; sil143; sil107; sil103; sil097; sil130; sil108; sil093; sil113; sil008; sil043; sil007; sil058; sil200; sil062; sil004; sil156; sil001; sil064	sil052; sil083; sil149; sil081; sil192; sil117; sil126; sil036; sil068; sil160; sil041; sil168; sil176; sil180; sil165; sil169; sil170; sil167; sil175; sil164; sil076; sil101; sil016; sil091; sil161; sil015; sil143; sil107; sil103; sil097; sil130; sil108; sil093; sil113; sil008; sil043; sil007; sil058; sil200; sil062; sil004; sil156; sil001; sil064
disc_SLSL	sil081; sil197; sil111; sil126; sil068; sil165; sil169; sil170; sil070; sil003; sil101; sil144; sil112; sil015; sil143; sil107; sil098; sil130; sil131; sil109; sil099; sil007; sil057; sil029; sil038; sil177; sil200; sil004; sil071; sil064	sil081; sil197; sil111; sil126; sil068; sil165; sil169; sil170; sil070; sil003; sil101; sil144; sil112; sil015; sil143; sil107; sil098; sil130; sil131; sil109; sil099; sil007; sil057; sil029; sil038; sil177; sil200; sil004; sil071; sil064
disc_ILSR		
disc_ILSL		
disc_SLSOSR	sil081; sil197; sil117; sil126; sil095; sil076; sil187; sil091; sil015; sil107; sil097; sil130; sil108; sil093; sil008; sil013; sil007; sil024; sil004; sil001	sil081; sil197; sil117; sil126; sil095; sil076; sil187; sil091; sil015; sil107; sil097; sil130; sil108; sil093; sil008; sil013; sil007; sil024; sil004; sil001

disc_SLSOSL	sil197; sil126; sil095; sil076; sil187; sil016; sil091; sil015; sil107; sil098; sil130; sil109; sil093; sil007; sil027; sil021; sil024; sil004	sil197; sil126; sil095; sil076; sil187; sil016; sil091; sil015; sil107; sil098; sil130; sil109; sil093; sil007; sil027; sil021; sil024; sil004
disc_CSR	sil118; sil116; sil011; sil033; sil087; sil076; sil003; sil094; sil091; sil090; sil102; sil185; sil099; sil093; sil008; sil010; sil007; sil023; sil047; sil021; sil193; sil002	sil005; sil118; sil116; sil011; sil033; sil087; sil076; sil003; sil094; sil091; sil090; sil102; sil185; sil099; sil093; sil008; sil010; sil007; sil023; sil047; sil021; sil184; sil086; sil085; sil088; sil089; sil004; sil001; sil006
disc_PFVS		
disc_SuOS	sil086; sil193	
disc_InO4SLR	sil195; sil197; sil118; sil135; sil129; sil198; sil119; sil018; sil020; sil082; sil087; sil076; sil003; sil090; sil092; sil008; sil007; sil021; sil026	sil195; sil197; sil118; sil135; sil129; sil198; sil119; sil018; sil020; sil082; sil087; sil076; sil003; sil090; sil092; sil008; sil007; sil021; sil026; sil086; sil088; sil002; sil006
disc_InO4SLL	sil195; sil197; sil118; sil135; sil127; sil194; sil129; sil198; sil119; sil018; sil020; sil019; sil082; sil087; sil076; sil003; sil090; sil008; sil007; sil021; sil026	sil195; sil197; sil118; sil135; sil127; sil194; sil129; sil198; sil119; sil018; sil020; sil019; sil082; sil087; sil076; sil003; sil090; sil008; sil007; sil021; sil026; sil086; sil088; sil002; sil006
disc_GuS		
cont_MSL	sil207; sil102	sil207
cont_CSL	sil094; sil090; sil102; sil099	sil090; sil102
cont_TL	sil083	
cont_TW	sil083	
cont_SVL	sil207; sil083	sil207
cont_InD	sil207	sil207
cont_MBH		
cont_MBW	sil188; sil207	sil179; sil147; sil188; sil207
cont_InOD	sil188; sil207	sil188; sil207
cont_HL	sil207	sil207
cont_HH	sil083	
cont_HW	sil207	sil207
cont_EPD		

Tabela S5. Lista de variáveis não estimadas para todos os indivíduos de um OTUs removida das análises multivariadas para cada conjunto de dados específico.

Variable	Outlier removed	
	Dataset_OTUS01	Dataset_OTUS02
disc_VeS		
disc_SuS		
disc_ILSOSR	sil212	sil212
disc_ILSOSL	sil212; sil045	sil212; sil045
disc_DSP	sil052; sil210; sil195; sil118; sil111; sil194; sil145; sil048; sil036; sil042; sil011; sil018; sil019; sil044; sil034; sil148; sil016; sil091; sil112; sil115; sil015; sil105; sil097; sil106; sil189; sil099; sil084; sil043; sil007; sil028; sil047; sil075; sil057; sil022; sil024; sil017	sil052; sil210; sil195; sil118; sil111; sil194; sil145; sil048; sil036; sil042; sil011; sil018; sil019; sil044; sil034; sil148; sil016; sil091; sil112; sil115; sil015; sil105; sil097; sil106; sil189; sil099; sil084; sil043; sil007; sil028; sil047; sil075; sil057; sil022; sil024; sil017
disc_DoBR		
disc_DCS		
disc_DSA	sil154; sil085; sil157; sil193; sil200; sil199; sil062; sil066	
disc_DSM	sil052; sil083; sil177; sil085; sil193; sil200; sil062; sil004; sil156; sil001; sil065; sil064	
disc_InSO		
disc_InS		
disc_NsSOR		
disc_NsSOL		
disc_SLSR	sil052; sil083; sil149; sil081; sil192; sil117; sil126; sil036; sil068; sil160; sil041; sil168; sil176; sil180; sil165; sil169; sil170; sil167; sil175; sil164; sil076; sil101; sil016; sil091; sil161; sil015; sil143; sil107; sil103; sil097; sil130; sil108; sil093; sil113; sil008; sil043; sil007; sil058; sil200; sil062; sil004; sil156; sil001; sil064	sil052; sil083; sil149; sil081; sil192; sil117; sil126; sil036; sil068; sil160; sil041; sil168; sil176; sil180; sil165; sil169; sil170; sil167; sil175; sil164; sil076; sil101; sil016; sil091; sil161; sil015; sil143; sil107; sil103; sil097; sil130; sil108; sil093; sil113; sil008; sil043; sil007; sil058; sil200; sil062; sil004; sil156; sil001; sil064
disc_SLSL	sil081; sil197; sil111; sil126; sil068; sil165; sil169; sil170; sil070; sil003; sil101; sil144; sil112; sil015; sil143; sil107; sil098; sil130; sil131; sil109; sil099; sil007; sil057; sil029; sil038; sil177; sil200; sil004; sil071; sil064	sil081; sil197; sil111; sil126; sil068; sil165; sil169; sil170; sil070; sil003; sil101; sil144; sil112; sil015; sil143; sil107; sil098; sil130; sil131; sil109; sil099; sil007; sil057; sil029; sil038; sil177; sil200; sil004; sil071; sil064
disc_ILSR		
disc_ILSL		
disc_SLSOSR	sil081; sil197; sil117; sil126; sil095; sil076; sil187; sil091; sil015; sil107; sil097; sil130; sil108; sil093; sil008; sil013; sil007; sil024; sil004; sil001	sil081; sil197; sil117; sil126; sil095; sil076; sil187; sil091; sil015; sil107; sil097; sil130; sil108; sil093; sil008; sil013; sil007; sil024; sil004; sil001
disc_SLSOSL	sil197; sil126; sil095; sil076; sil187; sil016; sil091; sil015; sil107; sil098; sil130; sil109; sil093; sil007; sil027; sil021; sil024; sil004	sil197; sil126; sil095; sil076; sil187; sil016; sil091; sil015; sil107; sil098; sil130; sil109; sil093; sil007; sil027; sil021; sil024; sil004
disc_CSR	sil118; sil116; sil011; sil033; sil087; sil076; sil003; sil094; sil091; sil090; sil102; sil185; sil099; sil093; sil008; sil010; sil007; sil023; sil047; sil021; sil193; sil002	sil005; sil118; sil116; sil011; sil033; sil087; sil076; sil003; sil094; sil091; sil090; sil102; sil185; sil099; sil093; sil008; sil010; sil007; sil023; sil047; sil021; sil184; sil086; sil085; sil088; sil089; sil004; sil001; sil006
disc_PFVS		
disc_SuOS	sil086; sil193	

disc_InO4SLR	sil195; sil197; sil118; sil135; sil129; sil198; sil119; sil018; sil020; sil082; sil087; sil076; sil003; sil090; sil092; sil008; sil007; sil021; sil026	sil195; sil197; sil118; sil135; sil129; sil198; sil119; sil018; sil020; sil082; sil087; sil076; sil003; sil090; sil092; sil008; sil007; sil021; sil026; sil086; sil088; sil002; sil006
disc_InO4SLL	sil195; sil197; sil118; sil135; sil127; sil194; sil129; sil198; sil119; sil018; sil020; sil019; sil082; sil087; sil076; sil003; sil090; sil008; sil007; sil021; sil026	sil195; sil197; sil118; sil135; sil127; sil194; sil129; sil198; sil119; sil018; sil020; sil019; sil082; sil087; sil076; sil003; sil090; sil008; sil007; sil021; sil026; sil086; sil088; sil002; sil006
disc_GuS		
cont_MSL		
cont_CSL	sil188; sil00; sil094; sil090; sil102; sil099; sil093; sil008; sil010; sil007	sil188
cont_TL		
cont_TW		
cont_SVL	sil207; sil037; sil059; sil060	sil037; sil059; sil060; sil207
cont_InD	sil043	sil043
cont_MBH	sil208; sil193; sil001	sil208
cont_MBW		
cont_InOD	sil093	sil037; sil059; sil060
cont_HL	sil037; sil059; sil060	sil207
cont_HH	sil034; sil003	sil034; sil003
cont_HW	sil032	
cont_EPD	sil033	sil033

Tabela S6. Lista de variáveis que apresentam variância zero removidas das análises multivariadas para cada conjunto de dados específico

dataset	Variables removed
OTUs01	disc_InS; disc_SLSR; disc_SLSL; disc_SLSOSR; disc_SLSOSL
OTUs02	disc_InS; disc_SLSR; disc_SLSL; disc_SLSOSR; disc_SLSOSL; disc_CSR; disc_InO4SLR; disc_InO4SLL

Tabela S7. Lista com os resultados dos testes de dimorfismo sexual para cada variável de cada conjunto de dados específico.

variables	Test	P. value	
		Dataset_OTUs01	Dataset_OTUs02
disc_VeS	Wilcoxon	0	0
disc_SuS	Wilcoxon	0	0
disc_ILSOSR	Wilcoxon	0.9114	0.9114
disc_ILSOSL	Wilcoxon	0.638	0.638
disc_DSP	Wilcoxon	0.5729	0.5729
disc_DoBR	Wilcoxon	0	0
disc_DCS	Wilcoxon	0.3269	0.3269
disc_DSA	Wilcoxon	0.002	3e-04
disc_DSM	Wilcoxon	1e-04	0
disc_InSO	Wilcoxon	0.0483	0.0483
disc_NsSOR	Wilcoxon	0.0309	0.0309
disc_NsSOL	Wilcoxon	0.254	0.254
disc_ILSR	Wilcoxon	0.0014	0.0014
disc_ILSL	Wilcoxon	0.0234	0.0234
disc_CSR	Wilcoxon	1	
disc_PFVS	Wilcoxon	0.022	0.022
disc_SuOS	Wilcoxon	0.5792	0.5545
disc_InO4SLR	Wilcoxon	0.8019	
disc_InO4SLL	Wilcoxon	0.7982	
disc_GuS	Wilcoxon	0.059	0.059
cont_MSL	Wilcoxon	0.4616	0.4616
cont_CSL	T	0.9777	0.7204
cont_TL	Wilcoxon	0	0
cont_TW	T	0	0
cont_SVL	T	0.0025	0.0025
cont_InD	T	0.1324	0.1324
cont_MBH	T	0.4953	0.5054
cont_MBW	T	0.0194	0.0194
cont_InOD	T	0.1767	0.1767
cont_HL	T	0.1685	0.1061
cont_HH	T	0.6414	0.6414
cont_HW	T	0.3059	0.2136
cont_EPD	T	0.5438	0.5438

Tabela S8. Lista de estatísticas resumidas para o conjunto de dados da OTUs01

Variables	SC3.4.5		SC6		SC7		SCI	
	female	male	female	male	female	male	female	male
VeS	range=148-153, n=5, x=151.6, s=2.19, m=153	range=141-153, n=7, x=146.43, s=4.5, m=146	range=140-154, n=92, x=150.72, s=2.55, m=151	range=139-154, n=66, x=146.48, s=3.05, m=146	range=146-154, n=12, x=150, s=2.86, m=150.5	range=140-152, n=13, x=145.92, s=3.5, m=146	range=157-162, n=8, x=159.38, s=1.69, m=159.5	range=154-160, n=4, x=158.25, s=2.87, m=159.5
SuS	range=31-39, n=5, x=36.6, s=3.21, m=38	range=38-47, n=7, x=42.57, s=3.21, m=42	range=31-40, n=92, x=36.12, s=1.93, m=36	range=40-48, n=65, x=42.72, s=2.1, m=42	range=32-39, n=12, x=35.33, s=2.06, m=35	range=40-51, n=13, x=42.31, s=2.81, m=42	range=34-42, n=8, x=37.88, s=3.18, m=38.5	range=42-45, n=4, x=43.75, s=1.5, m=44
ILSOSR	range=2-3, n=5, x=2.6, s=0.55, m=3	range=2-3, n=6, x=2.17, s=0.41, m=2	range=2-4, n=87, x=2.31, s=0.49, m=2	range=2-3, n=62, x=2.27, s=0.45, m=2	range=2-3, n=12, x=2.42, s=0.51, m=2	range=2-3, n=13, x=2.62, s=0.51, m=3	range=1-1, n=7, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=4, x=1, s=0, m=1
ILSOSL	range=2-3, n=5, x=2.6, s=0.55, m=3	range=2-3, n=6, x=2.17, s=0.41, m=2	range=2-4, n=87, x=2.31, s=0.49, m=2	range=2-3, n=61, x=2.28, s=0.45, m=2	range=2-3, n=12, x=2.42, s=0.51, m=2	range=2-3, n=13, x=2.69, s=0.48, m=3	range=1-1, n=7, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=3, x=1, s=0, m=1
DSP	range=17-17, n=5, x=17, s=0, m=17	range=17-17, n=5, x=17, s=0, m=17	range=17-17, n=77, x=17, s=0, m=17	range=17-17, n=47, x=17, s=0, m=17	range=17-17, n=12, x=17, s=0, m=17	range=17-17, n=13, x=17, s=0, m=17	range=17-19, n=8, x=18, s=1.07, m=18	range=19-19, n=4, x=19, s=0, m=19
DoBR	range=17-23, n=5, x=20.4, s=2.41, m=21	range=15-21, n=6, x=18.17, s=2.32, m=18.5	range=14-23, n=88, x=19.59, s=2.12, m=20	range=14-22, n=63, x=17.97, s=1.98, m=18	range=19-22, n=12, x=20.92, s=1.24, m=21.5	range=18-22, n=12, x=20, s=1.28, m=20	range=17-24, n=8, x=21.5, s=2.51, m=21.5	range=21-26, n=4, x=24, s=2.16, m=24.5
DCS	range=19-19, n=1, x=19, s=NA, m=19	range=20-21, n=2, x=20.5, s=0.71, m=20.5	range=15-22, n=60, x=18.63, s=1.74, m=19	range=16-21, n=49, x=18.39, s=1.69, m=18	range=17-22, n=6, x=19.67, s=1.97, m=20	range=16-19, n=4, x=17.25, s=1.26, m=17	range=20-23, n=4, x=22, s=1.41, m=22.5	range=20-25, n=4, x=22.5, s=2.08, m=22.5
DSA	range=19-21, n=3, x=20.33, s=1.15, m=21	range=19-22, n=6, x=20, s=1.26, m=19.5	range=16-23, n=92, x=19.99, s=1.14, m=20	range=19-21, n=66, x=19.45, s=0.83, m=19	range=19-19, n=7, x=19, s=0, m=19	range=19-19, n=10, x=19, s=0, m=19	range=21-23, n=4, x=22.5, s=1, m=23	range=21-23, n=4, x=22.5, s=1, m=23
DSM	range=21-21, n=3, x=21, s=0, m=21	range=21-21, n=4, x=21, s=0, m=21	range=18-23, n=92, x=20.43, s=1, m=21	range=17-21, n=66, x=19.67, s=1, m=19	range=21-21, n=8, x=21, s=0, m=21	range=21-21, n=7, x=21, s=0, m=21	range=21-23, n=4, x=22, s=1.15, m=22	range=21-23, n=4, x=21.5, s=1, m=21
InSO	range=5-5, n=1, x=5, s=NA, m=5	range=3-4, n=2, x=3.5, s=0.71, m=3.5	range=3-6, n=60, x=4.48, s=0.91, m=5	range=3-7, n=48, x=4.33, s=0.91, m=5	range=3-7, n=6, x=4.83, s=1.33, m=5	range=3-3, n=4, x=3, s=0, m=3	range=5-6, n=4, x=5.5, s=0.58, m=5.5	range=4-6, n=4, x=5, s=0.82, m=5
InS	range=1-1, n=1, x=1, s=NA, m=1	range=1-1, n=2, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=60, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=50, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=6, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=4, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=4, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=4, x=1, s=0, m=1
NsSOR	range=10-10, n=1, x=10, s=NA, m=10	range=10-10, n=2, x=10, s=0, m=10	range=7-11, n=60, x=9.02, s=0.75, m=9	range=7-12, n=48, x=9.44, s=1.05, m=9	range=9-10, n=6, x=9.33, s=0.52, m=9	range=8-11, n=4, x=9.5, s=1.29, m=9.5	range=10-11, n=4, x=10.25, s=0.5, m=10	range=9-11, n=4, x=9.75, s=0.96, m=9.5
NsSOL	range=10-10, n=1, x=10, s=NA, m=10	range=8-10, n=2, x=9, s=1.41, m=9	range=8-12, n=60, x=9.32, s=0.85, m=9	range=7-12, n=49, x=9.51, s=1.08, m=10	range=8-11, n=6, x=9.67, s=1.21, m=9.5	range=9-11, n=4, x=9.5, s=1, m=9	range=9-11, n=4, x=10, s=0.82, m=10	range=9-11, n=4, x=10.25, s=0.82, m=10

								s=0.96, m=10.5
SLSR	range=8-8, n=3, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=4, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=65, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=54, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=11, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=8, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=4, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=4, x=8, s=0, m=8
SLSL	range=8-8, n=3, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=6, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=73, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=56, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=10, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=10, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=4, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=4, x=8, s=0, m=8
ILSR	range=9-10, n=3, x=9.67, s=0.58, m=10	range=9-10, n=6, x=9.33, s=0.52, m=9	range=8-12, n=91, x=9.87, s=0.81, m=10	range=7-11, n=64, x=9.52, s=0.76, m=9.5	range=10-11, n=12, x=10.58, s=0.51, m=11	range=9-11, n=13, x=10.08, s=0.49, m=10	range=9-10, n=4, x=9.75, s=0.5, m=10	range=9-10, n=4, x=9.75, s=0.5, m=10
ILSL	range=9-10, n=3, x=9.67, s=0.58, m=10	range=9-11, n=6, x=9.67, s=0.82, m=9.5	range=7-11, n=91, x=9.73, s=0.84, m=10	range=8-11, n=63, x=9.44, s=0.71, m=9	range=10-11, n=12, x=10.5, s=0.52, m=10.5	range=8-11, n=13, x=9.85, s=0.8, m=10	range=9-10, n=4, x=9.75, s=0.5, m=10	range=9-11, n=4, x=10.25, s=0.96, m=10.5
SLSOSR	range=4-4, n=1, x=4, s=NA, m=4	range=4-4, n=2, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=47, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=44, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=6, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=2, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=4, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=4, x=4, s=0, m=4
SLSOSL	range=4-4, n=1, x=4, s=NA, m=4	range=4-4, n=2, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=48, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=43, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=6, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=3, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=4, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=4, x=4, s=0, m=4
CSR	range=1-1, n=1, x=1, s=NA, m=1	range=1-2, n=2, x=1.5, s=0.71, m=1.5	range=1-1, n=50, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=39, x=1, s=0, m=1	range=2-2, n=5, x=2, s=0, m=2	range=2-2, n=3, x=2, s=0, m=2	range=1-1, n=4, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=4, x=1, s=0, m=1
PFVS	range=3-3, n=1, x=3, s=NA, m=3	range=2-3, n=2, x=2.5, s=0.71, m=2.5	range=1-5, n=60, x=2.3, s=0.72, m=2	range=1-3, n=49, x=1.88, s=0.7, m=2	range=2-3, n=6, x=2.33, s=0.52, m=2	range=2-3, n=4, x=2.75, s=0.5, m=3	range=2-3, n=4, x=2.75, s=0.5, m=3	range=2-3, n=4, x=2.75, s=0.5, m=3
SuOS	range=1-1, n=1, x=1, s=NA, m=1	range=1-2, n=2, x=1.5, s=0.71, m=1.5	range=1-4, n=60, x=1.72, s=0.85, m=1.5	range=1-4, n=48, x=1.6, s=0.79, m=1	range=2-2, n=4, x=2, s=0, m=2	range=2-2, n=4, x=2, s=0, m=2	range=1-3, n=4, x=2, s=0.82, m=2	range=1-4, n=4, x=2.25, s=1.5, m=2
InO4SLR	range=2-2, n=1, x=2, s=NA, m=2	range=2-2, n=2, x=2, s=0, m=2	range=2-2, n=51, x=2, s=0, m=2	range=2-2, n=38, x=2, s=0, m=2	range=2-3, n=6, x=2.33, s=0.52, m=2	range=2-3, n=4, x=2.5, s=0.58, m=2.5	range=2-2, n=4, x=2, s=0, m=2	range=2-2, n=4, x=2, s=0, m=2
InO4SLL	range=2-2, n=1, x=2, s=NA, m=2	range=2-2, n=2, x=2, s=0, m=2	range=2-2, n=50, x=2, s=0, m=2	range=2-2, n=37, x=2, s=0, m=2	range=2-3, n=6, x=2.33, s=0.52, m=2	range=2-3, n=4, x=2.5, s=0.58, m=2.5	range=2-2, n=4, x=2, s=0, m=2	range=2-2, n=4, x=2, s=0, m=2
GuS	range=3-3, n=1, x=3, s=NA, m=3	range=4-5, n=2, x=4.5, s=0.71, m=4.5	range=3-6, n=60, x=4.03, s=0.69, m=4	range=3-6, n=49, x=4.24, s=0.69, m=4	range=4-6, n=6, x=4.5, s=0.84, m=4	range=4-6, n=4, x=5, s=0.82, m=5	range=4-5, n=4, x=4.25, s=0.5, m=4	range=4-5, n=4, x=4.25, s=0.5, m=4
MSL	range=6.95- 6.95, n=1, x=6.95, s=NA, m=6.95	range=5.78- 9.09, n=2, x=7.44, s=2.34, m=7.44	range=3.01- 9.96, n=59, x=6.22, s=1.69, m=5.9	range=3.57- 7.82, n=48, x=5.79, s=1.05, m=5.89	range=4.11- 9.39, n=6, x=7.16, s=1.88, m=7.57	range=6.12- 8.94, n=4, x=7.03, s=1.31, m=6.54	range=4.68- 7.46, n=3, x=6.43, s=1.53, m=7.16	range=5.28- 7.92, n=4, x=6.73, s=1.12, m=6.87
CSL	range=0.71- 0.71, n=1, x=0.71, s=NA, m=0.71	range=0.82- 2.56, n=2, x=1.69, s=1.23, m=1.69	range=0.29- 2.67, n=56, x=1.21, s=0.54, m=1.12	range=0.48- 2.97, n=48, x=1.26, s=0.65, m=1.01	range=0.62- 3.74, n=6, x=2.7, s=1.09, m=3.03	range=1.05- 3.57, n=4, x=2.23, s=1.06, m=2.16	range=0.74- 1.5, n=4, x=1.07, s=0.36, m=1.02	range=0.66- 1.21, n=4, x=0.92, s=0.26, m=0.9
TL	range=53.79- 65.86, n=3, x=60.88, s=6.31, m=62.99	range=61.33- 72.81, n=5, x=68.21, s=4.29, m=69.62	range=23.36- 86.17, n=92, x=57, s=14.71, m=58.42	range=26.71- 88.9, n=66, x=62.66, s=14.78, m=64.48	range=26.49- 61.59, n=12, x=47.99, s=12.51, m=51.35	range=29.24- 72.53, n=13, x=58.28, s=11.62, m=60.03	range=26.29- 93.37, n=4, x=56.5, s=28.86, m=53.16	range=54.71- 75.42, n=4, x=69.32, s=9.78, m=73.57

TW	range=6.28-7.2, n=2, x=6.74, s=0.65, m=6.74	range=6.18-7.53, n=5, x=6.98, s=0.51, m=7.09	range=2.92-11.72, n=72, x=6.92, s=2.06, m=7.16	range=2.57-9.9, n=59, x=6.85, s=1.73, m=7.28	range=4.09-7.97, n=6, x=6.3, s=1.47, m=6.42	range=5.91-8.46, n=4, x=6.78, s=1.14, m=6.36	range=3.13-13.87, n=4, x=7.35, s=4.6, m=6.2	range=5.51-9.14, n=4, x=7.37, s=1.51, m=7.42
SVL	range=390-512, n=3, x=441.33, s=63.26, m=422	range=369-456, n=5, x=403, s=35.71, m=395	range=162-670, n=92, x=431.32, s=118.61, m=444	range=170-530, n=66, x=377.33, s=85.33, m=397	range=189-522, n=12, x=375.42, s=108.35, m=402.5	range=163-444, n=13, x=360.69, s=73.87, m=377	range=196-449, n=3, x=331.67, s=127.49, m=350	range=351-491, n=4, x=434.75, s=59.49, m=448.5
InD	range=3.73-3.73, n=1, x=3.73, s=NA, m=3.73	range=3.52-4.84, n=2, x=4.18, s=0.93, m=4.18	range=2.21-5.96, n=60, x=3.83, s=0.84, m=3.74	range=1.58-5.45, n=49, x=3.6, s=0.76, m=3.71	range=2.56-5.05, n=6, x=4.06, s=0.88, m=4.1	range=3.63-4.66, n=4, x=4.2, s=0.5, m=4.25	range=2.89-4.12, n=3, x=3.41, s=0.64, m=3.23	range=4.09-4.73, n=4, x=4.39, s=0.31, m=4.38
MBH	range=13.57-17.05, n=3, x=14.93, s=1.86, m=14.18	range=7.46-14.2, n=6, x=11.14, s=2.24, m=11.02	range=5.18-22.89, n=92, x=13.93, s=4.2, m=13.96	range=3.45-20.3, n=66, x=12.03, s=3.34, m=12.27	range=3.21-20.18, n=12, x=13.07, s=5.19, m=14.05	range=6-16.31, n=13, x=11.78, s=3.16, m=12.19	range=4.75-23.15, n=4, x=11.08, s=8.22, m=8.21	range=8.09-14.96, n=4, x=12.42, s=3.03, m=13.31
MBW	range=14.45-21.12, n=3, x=17.63, s=3.35, m=17.31	range=8.99-16.55, n=6, x=13.47, s=3.06, m=14.07	range=6.27-26.9, n=92, x=15.91, s=4.71, m=15.58	range=5.71-23.47, n=66, x=12.95, s=3.3, m=12.99	range=7.37-21.8, n=12, x=13.91, s=4.75, m=13.94	range=7.49-16.16, n=13, x=13.37, s=2.41, m=13.57	range=12.78-12.97, n=2, x=12.88, s=0.13, m=12.88	range=13.27-15.32, n=4, x=14.41, s=0.85, m=14.52
InOD	range=10.44-10.44, n=1, x=10.44, s=NA, m=10.44	range=8.82-11.78, n=2, x=10.3, s=2.09, m=10.3	range=6.41-12.79, n=60, x=9.66, s=1.71, m=9.86	range=5.13-12.39, n=49, x=9.14, s=1.37, m=9.02	range=6.79-11.47, n=6, x=9.34, s=1.59, m=9.54	range=7.9-10.76, n=4, x=9.36, s=1.27, m=9.38	range=9.83-10.57, n=2, x=10.2, s=0.52, m=10.2	range=9.32-10.77, n=4, x=10.14, s=0.66, m=10.25
HL	range=21.69-23.93, n=3, x=22.58, s=1.19, m=22.12	range=14.55-23.43, n=6, x=19.88, s=3.06, m=20.22	range=12.32-29.09, n=91, x=21.69, s=4.17, m=22.13	range=11.99-28.11, n=65, x=19.32, s=3.06, m=19.76	range=13.97-26.12, n=12, x=21.09, s=4.23, m=21.92	range=13.24-24.42, n=13, x=19.74, s=2.83, m=20.3	range=13.76-20.39, n=3, x=17.82, s=3.56, m=19.32	range=18.55-22.09, n=4, x=21.12, s=1.72, m=21.93
HH	range=9.22-11.09, n=3, x=9.88, s=1.05, m=9.34	range=7.28-8.58, n=5, x=8.19, s=0.53, m=8.47	range=4.94-14.4, n=91, x=9.38, s=1.95, m=9.56	range=4.75-13.03, n=63, x=8.47, s=1.52, m=8.51	range=6.11-11.77, n=12, x=9.06, s=1.89, m=9.28	range=5.84-11.4, n=13, x=8.71, s=1.4, m=8.62	range=5.89-13.72, n=4, x=8.75, s=3.44, m=7.7	range=6.75-9.77, n=4, x=8.5, s=1.27, m=8.74
HW	range=12.61-15, n=3, x=14.03, s=1.26, m=14.48	range=9.26-14.37, n=6, x=11.91, s=1.79, m=12.22	range=7.07-22.27, n=91, x=13.64, s=3.03, m=13.92	range=6.55-17.12, n=63, x=11.69, s=2.07, m=11.71	range=8.45-16.82, n=12, x=12.59, s=2.99, m=13.04	range=8.51-17.54, n=13, x=12.73, s=2.43, m=12.73	range=8.35-14.14, n=3, x=11.96, s=3.15, m=13.38	range=11.22-14.33, n=4, x=12.65, s=1.28, m=12.53
EPD	range=1.55-1.55, n=1, x=1.55, s=NA, m=1.55	range=1.75-1.84, n=2, x=1.79, s=0.06, m=1.79	range=0.9-2.6, n=60, x=1.7, s=0.43, m=1.69	range=0.63-2.79, n=48, x=1.63, s=0.44, m=1.62	range=1.19-2.84, n=6, x=2.07, s=0.62, m=1.92	range=1.61-2.21, n=4, x=1.9, s=0.26, m=1.9	range=0.89-2.85, n=4, x=1.7, s=0.82, m=1.54	range=1.47-2.19, n=4, x=1.73, s=0.33, m=1.64

Tabela S9. Lista de estatísticas resumidas para o conjunto de dados da OTUs02

Variables	<i>B. erythromelas</i>		<i>Bothrops</i> sp.	
	female	male	female	male
VeS	range=140-154, n=109, x=150.68, s=2.56, m=151	range=139-154, n=86, x=146.4, s=3.21, m=146	range=157-162, n=8, x=159.38, s=1.69, m=159.5	range=154-160, n=4, x=158.25, s=2.87, m=159.5
SuS	range=31-40, n=109, x=36.06, s=2, m=36	range=38-51, n=85, x=42.65, s=2.29, m=42	range=34-42, n=8, x=37.88, s=3.18, m=38.5	range=42-45, n=4, x=43.75, s=1.5, m=44
ILSOSR	range=2-4, n=104, x=2.34, s=0.49, m=2	range=2-3, n=81, x=2.32, s=0.47, m=2	range=1-1, n=7, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=4, x=1, s=0, m=1
ILSOSL	range=2-4, n=104, x=2.34, s=0.49, m=2	range=2-3, n=80, x=2.34, s=0.48, m=2	range=1-1, n=7, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=3, x=1, s=0, m=1
DSP	range=17-17, n=94, x=17, s=0, m=17	range=17-17, n=65, x=17, s=0, m=17	range=17-19, n=8, x=18, s=1.07, m=18	range=19-19, n=4, x=19, s=0, m=19
DoBR	range=14-23, n=105, x=19.78, s=2.08, m=20	range=14-22, n=81, x=18.28, s=2.03, m=18	range=17-24, n=8, x=21.5, s=2.51, m=21.5	range=21-26, n=4, x=24, s=2.16, m=24.5
DCS	range=15-22, n=67, x=18.73, s=1.75, m=19	range=16-21, n=55, x=18.38, s=1.71, m=18	range=20-23, n=4, x=22, s=1.41, m=22.5	range=20-25, n=4, x=22.5, s=2.08, m=22.5
DSA	range=16-23, n=107, x=20, s=1.17, m=20	range=18-22, n=85, x=19.41, s=0.85, m=19	range=21-23, n=4, x=22.5, s=1, m=23	range=21-23, n=4, x=22.5, s=1, m=23
DSM	range=18-23, n=107, x=20.57, s=1.02, m=21	range=17-21, n=85, x=19.79, s=1.01, m=19	range=21-23, n=4, x=22, s=1.15, m=22	range=21-23, n=4, x=21.5, s=1, m=21
InSO	range=3-7, n=67, x=4.52, s=0.94, m=5	range=3-7, n=54, x=4.2, s=0.94, m=4	range=5-6, n=4, x=5.5, s=0.58, m=5.5	range=4-6, n=4, x=5, s=0.82, m=5
InS	range=1-1, n=67, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=56, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=4, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=4, x=1, s=0, m=1
NsSOR	range=7-11, n=67, x=9.06, s=0.74, m=9	range=7-12, n=54, x=9.46, s=1.04, m=9	range=10-11, n=4, x=10.25, s=0.5, m=10	range=9-11, n=4, x=9.75, s=0.96, m=9.5
NsSOL	range=8-12, n=67, x=9.36, s=0.88, m=9	range=7-12, n=55, x=9.49, s=1.07, m=10	range=9-11, n=4, x=10, s=0.82, m=10	range=9-11, n=4, x=10.25, s=0.96, m=10.5
SLSR	range=8-8, n=79, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=66, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=4, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=4, x=8, s=0, m=8
SLSL	range=8-8, n=86, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=72, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=4, x=8, s=0, m=8	range=8-8, n=4, x=8, s=0, m=8
ILSR	range=8-12, n=106, x=9.94, s=0.8, m=10	range=7-11, n=83, x=9.59, s=0.73, m=10	range=9-10, n=4, x=9.75, s=0.5, m=10	range=9-10, n=4, x=9.75, s=0.5, m=10
ILSL	range=7-11, n=106, x=9.81, s=0.84, m=10	range=8-11, n=82, x=9.52, s=0.74, m=10	range=9-10, n=4, x=9.75, s=0.5, m=10	range=9-11, n=4, x=10.25, s=0.96, m=10.5
SLSOSR	range=4-4, n=54, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=48, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=4, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=4, x=4, s=0, m=4
SLSOSL	range=4-4, n=55, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=48, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=4, x=4, s=0, m=4	range=4-4, n=4, x=4, s=0, m=4
CSR	range=1-1, n=52, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=41, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=4, x=1, s=0, m=1	range=1-1, n=4, x=1, s=0, m=1
PFVS	range=1-5, n=67, x=2.31, s=0.7, m=2	range=1-3, n=55, x=1.96, s=0.72, m=2	range=2-3, n=4, x=2.75, s=0.5, m=3	range=2-3, n=4, x=2.75, s=0.5, m=3

SuOS	range=1-4, n=67, x=1.73, s=0.83, m=2	range=1-4, n=54, x=1.63, s=0.76, m=1	range=1-3, n=4, x=2, s=0.82, m=2	range=1-4, n=4, x=2.25, s=1.5, m=2
InO4SLR	range=2-2, n=56, x=2, s=0, m=2	range=2-2, n=42, x=2, s=0, m=2	range=2-2, n=4, x=2, s=0, m=2	range=2-2, n=4, x=2, s=0, m=2
InO4SLL	range=2-2, n=55, x=2, s=0, m=2	range=2-2, n=41, x=2, s=0, m=2	range=2-2, n=4, x=2, s=0, m=2	range=2-2, n=4, x=2, s=0, m=2
GuS	range=3-6, n=67, x=4.06, s=0.72, m=4	range=3-6, n=55, x=4.31, s=0.72, m=4	range=4-5, n=4, x=4.25, s=0.5, m=4	range=4-5, n=4, x=4.25, s=0.5, m=4
MSL	range=3.01-10.55, n=67, x=6.38, s=1.77, m=6.28	range=3.57-9.09, n=54, x=5.94, s=1.17, m=5.96	range=4.68-7.46, n=3, x=6.43, s=1.53, m=7.16	range=5.28-7.92, n=4, x=6.73, s=1.12, m=6.87
CSL	range=0.29-3.74, n=65, x=1.41, s=0.82, m=1.16	range=0.48-3.57, n=54, x=1.34, s=0.74, m=1.08	range=0.74-1.5, n=4, x=1.07, s=0.36, m=1.02	range=0.66-1.21, n=4, x=0.92, s=0.26, m=0.9
TL	range=23.36-86.17, n=107, x=56.09, s=14.54, m=57.4	range=26.71-88.9, n=85, x=61.96, s=14.3, m=63.76	range=26.29-93.37, n=4, x=56.5, s=28.86, m=53.16	range=54.71-75.42, n=4, x=69.32, s=9.78, m=73.57
TW	range=2.92-11.72, n=80, x=6.86, s=2, m=7.12	range=2.57-9.9, n=69, x=6.81, s=1.67, m=7.13	range=3.13-13.87, n=4, x=7.35, s=4.6, m=6.2	range=5.51-9.14, n=4, x=7.37, s=1.51, m=7.42
SVL	range=162-670, n=107, x=425.33, s=117.01, m=440	range=163-530, n=85, x=374.04, s=83.58, m=390	range=196-449, n=3, x=331.67, s=127.49, m=350	range=351-491, n=4, x=434.75, s=59.49, m=448.5
InD	range=2.21-5.96, n=67, x=3.85, s=0.83, m=3.78	range=1.58-5.45, n=55, x=3.67, s=0.76, m=3.74	range=2.89-4.12, n=3, x=3.41, s=0.64, m=3.23	range=4.09-4.73, n=4, x=4.39, s=0.31, m=4.38
MBH	range=3.21-22.89, n=107, x=13.86, s=4.25, m=13.97	range=3.45-20.3, n=85, x=11.93, s=3.23, m=12.19	range=4.75-23.15, n=4, x=11.08, s=8.22, m=8.21	range=8.09-14.96, n=4, x=12.42, s=3.03, m=13.51
MBW	range=6.27-25.88, n=105, x=15.53, s=4.48, m=15.47	range=5.71-23.47, n=85, x=13.05, s=3.14, m=13.03	range=12.78-12.97, n=2, x=12.88, s=0.13, m=12.88	range=13.27-15.32, n=4, x=14.41, s=0.85, m=14.52
InOD	range=6.41-12.79, n=67, x=9.65, s=1.68, m=9.83	range=5.13-12.39, n=55, x=9.2, s=1.38, m=9.02	range=9.83-10.57, n=2, x=10.2, s=0.52, m=10.2	range=9.32-10.77, n=4, x=10.14, s=0.66, m=10.25
HL	range=12.32-29.09, n=106, x=21.65, s=4.1, m=22.07	range=11.99-28.11, n=84, x=19.42, s=3, m=19.85	range=13.76-20.39, n=3, x=17.82, s=3.56, m=19.32	range=18.55-22.09, n=4, x=21.12, s=1.72, m=21.93
HH	range=4.94-14.4, n=106, x=9.36, s=1.92, m=9.54	range=4.75-13.03, n=82, x=8.45, s=1.5, m=8.5	range=5.89-13.72, n=4, x=8.75, s=3.44, m=7.7	range=6.75-9.77, n=4, x=8.5, s=1.27, m=8.74
HW	range=7.07-22.27, n=106, x=13.53, s=2.99, m=13.88	range=6.55-17.54, n=82, x=11.87, s=2.12, m=11.85	range=8.35-14.14, n=3, x=11.96, s=3.15, m=13.38	range=11.22-14.33, n=4, x=12.65, s=1.28, m=12.53
EPD	range=0.9-2.84, n=67, x=1.73, s=0.46, m=1.73	range=0.63-2.79, n=54, x=1.66, s=0.42, m=1.69	range=0.89-2.85, n=4, x=1.7, s=0.82, m=1.54	range=1.47-2.19, n=4, x=1.73, s=0.33, m=1.64