



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

ANTONIO MORAES DA SILVA

**REVISÃO DAS ESPÉCIES DE DORSO VERDE ESTRIADO DO GÊNERO *HELICOPS*
WAGLER, 1828 (SERPENTES: XENODONTINAE)**

Recife

2022

ANTONIO MORAES DA SILVA

**REVISÃO DAS ESPÉCIES DE DORSO VERDE ESTRIADO DO GÊNERO *HELICOPS*
WAGLER, 1828 (SERPENTES: XENODONTINAE)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de doutor em Biologia Animal.
Área de concentração: Biologia Animal.

Orientador: Dr. Pedro Murilo Sales Nunes

Co-orientador: Dr. Felipe Franco Curcio

Recife

2022

Catálogo na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB4/1788

Silva, Antonio Moraes da

Revisão das espécies de dorso verde estriado do gênero *Helicops* Wagler, 1828
(Serpentes: Xenodontinae) / Antonio Moraes da Silva. – 2022.

254 f. : il.

Orientador: Dr. Pedro Murilo Sales Nunes .

Coorientador: Dr. Felipe Franco Curcio.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de
Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Recife,
2022.

Inclui referências e apêndices.

1. Serpentes. 2. Filogenia. 3. Taxonomia. I. Nunes, Pedro Murilo Sales
(orientador). II. Curcio, Felipe Franco (coorientador). III. Título.

597.96

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2022-150

ANTONIO MORAES DA SILVA

**REVISÃO DAS ESPÉCIES DE DORSO VERDE ESTRIADO DO GÊNERO *HELICOPS*
WAGLER, 1828 (SERPENTES: XENODONTINAE)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Biociências, como requisito para a obtenção do título de doutor em Biologia Animal. Área de concentração: Biologia Animal.

Aprovado em: 14/07/2022.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Pedro Murilo Sales Nunes (Orientador/Membro Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Profa. Dra. Christine Strussmann (Membro Externo)
Universidade Federal de Mato Grosso

Profa. Dra. Daniela Cristina Ferreira (Membro Externo)
Universidade Federal de Mato Grosso

Profa. Dr. Daniel Fernandes da Silva (Membro Externo)
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Paulo Gustavo Homem Passos (Membro Externo)
Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro

Dedico este trabalho ao meu avô João “Paulino” (in memorian), um sábio homem da roça, grato pelos ensinamentos e valores. Aos meus pais, irmãos e sobrinhos, exemplo de união fraterna.

AGRADECIMENTOS

Fim de um ciclo. Hora de refletir sobre a jornada e fazer o exercício da gratidão!

Agradeço às minhas queridas irmãs Aparecida Moraes e Ana Moraes, Tia Maria Félix e a prima Eliane Lima, maiores incentivadoras para que eu retomasse os estudos após quase uma década longe da escola.

Agradeço aos meus pais, irmãos e sobrinhos pelo carinho e por compreenderem os motivos da minha ausência no convívio familiar. Em especial, ao meu sobrinho Euler pela parceria e suporte nesse período de pós-graduação.

Ao meu orientador e amigo Pedro Nunes, a quem tenho profundo respeito e admiração. Serei eternamente grato pelo acolhimento e atenção quando cheguei em Recife e no laboratório de herpetologia da UFPE. Agradeço pelas orientações sempre muito construtivas, por estar sempre disponível para atender de imediato todas as minhas demandas, quer fosse da tese, quer fosse pessoal, não medindo esforços para que esse trabalho fosse realizado com maestria. Obrigação Pedro!

Ao meu coorientador Felipe Curcio “Felipão”, grande amigo e aliado que ganhei nessa caminhada, é um privilégio tê-lo como mentor intelectual. Agradeço teus ensinamentos, a paciência e disposição para explicar e sanar minhas dúvidas, sempre com bom humor e piadas durante as longas discussões. Sou grato pela confiança e cuidado que sempre teve comigo desde o mestrado, indo além das suas responsabilidades para que eu tivesse a melhor formação. Muito obrigado pela oportunidade de poder sonhar com dias melhores.

Aos amigos Diego Santana e à Priscila Carvalho, sempre muito prestativos e disponíveis para me ajudar e tirar minhas dúvidas; obrigado pela parceria e ajuda imprescindível com os dados e discussão das análises moleculares.

Aos membros da banca de avaliação, Dra. Christine Strussmann, Dra. Daniela Ferreira, Dr. Daniel Fernandes, Dr. Paulo Passos e Dr. Pedro Nunes pela disponibilidade e por aceitarem de imediato contribuir com a minha pesquisa.

Aos professores Dr. Leandro Vieira, Dra. Bruna Bezerra e Dr. Henrique Braz pelas importantes contribuições por ocasião do exame de qualificação.

À Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), ao Programa de Pós-Graduação em Biologia (PPGBA) e ao laboratório de Herpetologia da UFPE, pelo acolhimento e suporte institucional, indispensáveis à concretização desse projeto. A todos os servidores do Instituto de Biociências da UFPE, em especial aos professores do PPGBA pelos ensinamentos e contribuições para minha formação.

Ao laboratório de Herpetologia da Universidade Federal de Mato Grosso, ao laboratório Mappinguari da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul e laboratório de Genética da Universidade de São Paulo, pelo suporte, acesso à estrutura e equipamentos para produção de dados e análises.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela liberação de recursos para realização deste projeto.

Agradeço aos curadores, técnicos e demais colaboradores de todas as instituições nacionais e internacionais, por permitirem acesso ao material depositado nos acervos científicos sob suas curadorias (Dra. Ana Lúcia Costa Prudente e Fabrício Sarmento do Museu Paraense Emílio Goeldi; Dr. Hussam Zaher, Dra. Aline Staskowian, Chico e André Braga do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; Dr. Felipe Curcio da Universidade Federal de Mato Grosso; Dr. Santiago Castroviejo e Juliano Romanzini do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS; Dr. Paulo Passos, Dr. Pedro Pina e Dra. Manoela Voitovicz do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro; Dr. Antônio Argôlo e Tadeu Medeiros do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz; Dr. Gustavo Graciolli e Thomaz Sinani da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul; Dra. Giselle Cotta e Flávia Resende da Fundação Ezequiel Dias; Dr. Wilian Vaz e Dr. Darlan Feitosa do Centro de Estudos e Pesquisas Biológicas da Pontifícia Universidade Católica de Goiás; Dr. Robson Ávila da Fundação Universidade Federal do Ceará; Leonardo Ingenito e Francieli Loss do Museu Melo Leitão; Dr. Júlio César de Moura-Leite do Museu de História Natural Capão da Imbuia; Dr. Guarino Colli da Universidade de Brasília; Dr. Felipe Grazziotin e Valdir Germano do Instituto Butantan; Márcio Borges e Gláucia Pontes da Universidade Federal do Rio Grande do Sul; Roberto Oliveira da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul; Dr. Selvino Neckel e Willian Azevedo da Universidade Federal de Santa Catarina; Dra. Luciana Barreto da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais; Paulo Roberto Manzani e Karina Rebelo do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas; Dr. Paulo Garcia da Universidade Federal de Minas Gerais; Dr. Frank Burbrink e David Kizirian do American Museum of Natural History; Dr. Patrick Campbell do British Museum of Natural History; Dr. Jakob Hallermann do Zoological Museum Hamburg; e Dr. Schweiger Silke e Gassner Georg do Naturhistorisches Museum Wien).

Às amigadas construídas por ocasião das visitas às coleções Brasil a fora, em especial, agradeço ao Giuseppe Urrutia, Moisés Escalona, Fernando Runjac, Lourdes Echevarria, Omar Rojas (PUC-RS); Alexandre Cordeiro, Alexandre Missassi, Adriano Maciel, Marina Meireles,

Fabrizio Sarmiento (MPEG); Arthur Abegg, Flora Ortiz e Livia Corrêa (IBSP), Bruno Magalhães (CEPB), pela receptividade e valiosas trocas de experiências.

Ao Marcelo Duarte e ao Valdir Germano pelo suporte e especial atenção que me foi dada durante minha visita à coleção do Instituto Butantan.

Aos amigos do laboratório de Zoologia da UFMT, Nathaly Albuquerque, Ravena Mendonça, Guilherme Nonato, Gabriela do Vale e Lorena Amorim, pela amizade e pelas conversas descontraídas, tornando essa jornada muito mais saudável.

Aos amigos do laboratório de herpetologia da UFPE, Marcos Dubeux, Nathália Vivian, Osmar Reis, Thaís e Tamires Saches. Em especial, agradeço à Anna Mello “Aninha”, Patrícia Marques “Pati”, Bruna Moraes e Camila Nascimento, pela atenção, amizade e por sempre estarem a disposição para me ajudar com o que fosse necessário.

Aos amigos Priscila Carvalho e Renata Fadel (Campo Grande – MS), Vinícius Sudré e Albedi Jr. (Rio Janeiro – RJ), Lama (Florianópolis – SC), Mário Cupello (Curitiba – PR), Nathalie Citeli, Tio Genésio e família (Brasília), Éder e Lilian Teodoro (Porto Alegre – RS), Guilherme Nonato (Cuiabá), Marcos Dubeux (Recife), que gentilmente me receberam em suas casas durante as viagens, pelos passeios e trocas de experiências super construtivas.

Aos amigos Vitor Piacentini e Mahamoud Mehanna pela amizade, paciência e pelas longas conversas, por vezes aleatórias, mas que ajudaram aliviar a tensão e nortear minhas decisões.

À Nathaly Albuquerque, uma amiga querida, agradeço pela especial atenção que tens comigo, pela ajuda com os ajustes finais na reta final da tese.

Aos meus professores da graduação e hoje amigos, Wilian Waz e Darlan Feitosa, agradeço pelo incentivo e conselhos para que seguisse estudando.

Aos amigos Cleiton Santos, Fernandinha Santos, Danubia Carrilho, Ana Paula Almeida, Josiellen Pereira, Jovina Batista e Rosângela Monteiro agradeço o carinho e pelos incontáveis momentos de alegria sempre que nos encontramos em Goiânia.

Agradeço ao amigo/irmão Melk Souza, sua esposa Lilian Sardinha e sua filha Manoela, pelo afeto e por me incluírem como membro da família. Muito obrigado irmão!!

À minha prima/amiga Marileide Moraes, ao Edimar Barros e a meus sobrinhos queridos, agradeço pelo carinho especial e apoio incondicional desde o início.

Ao meu primo Jonata Cunha, ser humano espetacular, a quem tenho grande admiração. Agradeço pelo acolhimento, pelas conversas sempre agradáveis, pelos passeios e tantos momentos lazer durante minha estadia em Belém.

À minha prima Eliane Lima, mulher incrível, uma inspiração. Serei eternamente grato pela tua insistência, por não desistir de mim, mesmo eu não acreditando lá no início, me fez acreditar que esse projeto era possível.

Aos queridos amigos do “Apê da Zoo”, Luan Gabriel, Aline Oliveira, Jhennifer Ribeiro, Livia Ferreira, Régia Mayane e Thaís Feitosa, serei eternamente grato pela amizade fraterna e por compartilharmos os melhores momentos nos almoços de domingo e tantos outros momentos de alegria.

Ao Luan Gabriel e Livia Ferreira, pela amizade fraterna e hospitalidade em diversas vezes em que me recebeu em sua casa, pelo apoio nos momentos de desânimo, pelas conversas sempre produtivas e descontraídas.

À minha querida irmã Ana Moraes, ao meu cunhado Paulo, às sobrinhas Ravla Moraes e Maria Cecília, obrigado pelo carinho, por me ajudarem tantas vezes e de todas as maneiras possíveis, sou imensamente grato pela hospitalidade cinco estrelas nas diversas vezes que estive em São Paulo.

Aos amigos Paulinha Almeida e Felipão Curcio pela amizade, por me acolherem como membro da família e por proporcionar tantos momentos alegres, divertidos, sempre com muitas risadas e bom humor.

À Suellen Waltermann, amiga de todas as horas, sempre amável e à disposição para ouvir minhas inquietações, agradeço muito pelo carinho e especialmente pelo indispensável apoio na fase de conclusão da tese.

A todos os citados, e também aqueles a quem possa ter deixado de mencionar, **meu
muitíssimo obrigado!**

RESUMO

O gênero *Helicops* Wagler, 1828 compreende uma linhagem monofilética de serpentes aquáticas, distribuídas na América do Sul Cis e Trans-Andina, e Ilha de Trinidad. Atualmente são conhecidas 21 espécies para o gênero, facilmente diagnosticadas das espécies dos demais gêneros da tribo pela presença de quilhas nas escamas dorsais. Devido ao forte polimorfismo de coloração, os limites taxonômicos de determinadas espécies de *Helicops* com ampla distribuição são imprecisos, indicando a necessidade de investigação minuciosa. Nesse sentido, as espécies de dorso verde estriado atreladas aos nomes *H. carinicaudus* (Wied, 1824), *H. infrataeniatus* Jan, 1864, *H. modestus* Günther, 1861 e *H. trivittatus* (Gray, 1849), são exemplos de táxons com variações significativas nos aspectos de coloração ventral e nos parâmetros de folidose, o que se reflete em sistemas nomenclaturais confusos. Além disso, filogenias baseadas em dados moleculares e morfológicos sugerem que algumas das espécies *Helicops* *infrataeniatus* e *H. modestus* são filogeneticamente próximas a *H. leopardinus* (Schlegel, 1837), uma espécie de coloração muito discrepante com manchas negras dorsais e ventre xadrezado. As relações de parentesco entre essas espécies ainda são pouco exploradas, e diante desse cenário, esta proposta traz uma ampla revisão das populações pertencentes ao grupo de espécies de dorso verde estriado, empregando dados morfológicos, moleculares e de distribuição. Foram coletados dados morfológicos de 1281 espécimes, enquanto a abordagem genética se valeu de amostras de tecido de 149 terminais das espécies alvo. Adicionalmente, as séries tipo de cada espécie nominal foram cuidadosamente revisadas e as diagnoses originais foram confrontadas com os novos dados dos espécimes examinados. Os resultados corroboram a identidade de *Helicops trivittatus* como espécie plena, com características morfológicas plenamente compatíveis com a descrição original. Já as relações filogenéticas entre os terminais atribuíveis a *H. infrataeniatus*, *H. modestus* e *H. leopardinus* mostram a necessidade de reavaliação dos limites entre as linhagens, que divergem em coloração mas mostram ampla sobreposição de caracteres merísticos e morfométricos e baixa divergência genética entre os terminais. Entretanto, diante da existência de diagnoses morfológicas consistentes com suas respectivas descrições originais, sustentadas por padrões geográficos, decidimos pela manutenção dos nomes tradicionalmente utilizados na taxonomia vigente. Por fim, as evidências genéticas, geográficas e morfológicas reunidas aqui são congruentes para indicar a existência de um complexo com três espécies crípticas sob o nome *H. carinicaudus*, claramente associadas às áreas de endemismos da Serra do Mar e do sul da Bahia, restritas à faixa litorânea da Mata Atlântica. As populações do complexo distribuídas na área de endemismo do Sul da Bahia, apresentam características morfológicas correspondente àquelas encontradas no holótipo de *H. carinicaudus* (Wied, 1824) e, portanto, atreladas à espécie nominal. Por outro lado, as duas populações distribuídas na área de endemismo da Serra do Mar, são alopátricas e aparecem geograficamente isoladas pelas cadeias de montanhas da Serra do Mar e Serra da Bocaina. Para essas duas últimas populações não há nomes disponíveis na literatura, devendo ser descritas como espécies novas. Finalmente, exercícios de otimização por reconstrução indireta dos estados de caracteres de

coloração baseados nas análises moleculares revelam que o padrão dorsal verde estriado pode representar uma simplesiomorfia (retenção ancestral) para no gênero *Helicops* a partir de um ancestral remoto de todas as linhagens de Hydropsini.

Palavras-Chave: Filogenia; Taxonomia Integrativa; Hydropsini; Morfologia; Polimorfismo.

ABSTRACT

The genus *Helicops* Wagler, 1828 comprises a clade of aquatic snakes, distributed in Cis and Trans-Andean South America, with populations also occurring in Trinidad Island. Currently, the genus allocates 21 valid species that differ from the other hydropsine genera by the presence of keels on the dorsal scales. Due to the strong color polymorphism, taxonomic limits among some widespread *Helicops* species remain confused and require careful investigation and comprehensive taxonomic revisions. In this context, the olive green striped dorsum species attributable to the names *H. carinicaudus* (Wied, 1825), *H. infrataeniatus* Jan, 1865, *H. modestus* Günther, 1861, and *H. trivittatus* (Gray, 1849) exhibit complex variations of coloration (mostly in the ventral pattern) and parameters of pholidosis, resulting in poor diagnoses and a convoluted taxonomic system. In addition, recent phylogenies based on molecular and morphological data indicate that terminals of some of the olive green striped species (i.e., *H. infrataeniatus* and *H. modestus*) appear nested within *H. leopardinus* (Schlegel, 1837), a remarkably different congener that exhibits black dorsal spots back along the body. The relationships between these are unclear, rendering the striped patterned *Helicops* a target group to approach the homoplastic origins of particular color patterns in the genus. In this study, we present extensive revision of the populations belonging to the olive green striped dorsum species group employing an integrative approach based on morphological data (color pattern, pholidosis, morphometric data, and hemipenial structure). Our sample comprises of 1281 specimens (types included) and 146 tissue samples from representatives of our target taxa. As a result, we confirmed the validity of *Helicops trivittatus*, as a well-defined morphological entity and report variations associated with pholidosis and coloration. The analyses also revealed conflicting patterns between phenetic parameters and the phylogenetic relationships of the taxa *H. infrataeniatus*, *H. modestus*, and *H. leopardinus*. Besides some striking color discrepancies (dorsal spots in *H. leopardinus* and stripes in *H. infrataeniatus* and *H. modestus*) the three species largely overlap regarding meristic and morphometric characters and exhibit low genetic divergence among our selected terminals. Therefore, as a mean to ensure taxonomic stability, we decided to maintain the names traditionally used in the current taxonomy, calling attention to the need of more comprehensive (phylogeographical) analyses in order to improve the present taxonomic system. In contrast, our analyses demonstrated that the name *H. carinicaudus* comprises three cryptic entities distributed in the endemism areas of the Serra do Mar and southern Bahia, restricted to the coastal range of the Atlantic Forest. The nominal populations (*H. carinicaudus* “stricto sensu”) are those associated the area of endemism of southern Bahia, while the two populations distributed in the area of endemism of Serra do Mar require the designation of new names. These entities – one restricted to southern coast of Rio de Janeiro and the other spreading along coast of São Paulo to the north of Rio Grande do Sul – are allopatric and isolated from each other by the mountain ranges of Serra do Mar and Serra da Bocaina. Finally, we suggest that the topology revealed by our molecular

analyses support the assumption that the green striped dorsal pattern may reflect symplesiomorphy in the genus *Helicops*, instead of multiple origins.

Keywords: Phylogeny; Integrative Taxonomy; Hydropsini; Morphology; Polymorphism.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

TESE

Figura 1 – Localidades das amostras de tecidos sequenciadas por este estudo, incluindo representantes das espécies *H. carinicaudus* (triângulo), *H. infrataeniatus* (círculo), *H. leopardinus* (losango), *H. modestus* (pentágono), *H. nentur* (quadrados), *H. tapajonicus* (cruz) e *H. trivittatus* (X).....26

ARTIGO 1 – EVOLUÇÃO DOS PADRÕES DE COLORAÇÃO E ORNAMENTAÇÃO DAS ESCAMAS NA TRIBO HYDROPSINI, COM ÊNFASE NO GÊNERO *HELICOPS* WAGLER, 1828 (SERPENTES: XENODONTINAE)

Figura 1 – Hipótese filogenética para a tribo Hydropsini baseada na matriz concatenada dos genes 16S, Cmos, Cytb, BDNF, NT3 e R35. Os números antes dos nós indicam os valores de credibilidade da Inferência Bayesiana e bootstrap da Máxima Verossimilhança.....54

Figura 2 – Representação dos estados de caracteres referentes a coloração dorsal (A) e ventral (B) de representantes da tribo Hydropsini, indicando a codificação adotada neste estudo. Os asteriscos indicam as espécies selecionadas como referência para a codificação do grau de proeminência das quilhas dorsais, conforme Moraes-da-Silva et al. (2019) (*Pseudoeryx plicatilis* * = ausência de quilhas; *Helicops leopardinus* ** = quilhas moderadas; *H. angulatus* *** = quilhas fortes).....57

Figura 3 – Topologia simplificada ilustrando as relações entre as linhagens de Hydropsini amostradas neste estudo a partir da otimização do caráter evolução das quilhas dorsais.....58

Figura 4 – Topologia simplificada ilustrando as relações entre as linhagens de Hydropsini amostradas neste estudo a partir da otimização do caráter evolução da coloração ventral.....61

Figura 5 – Topologia simplificada ilustrando as relações entre as linhagens de Hydropsini amostradas neste estudo a partir da otimização do caráter evolução da coloração dorsal.....62

ARTIGO 2 – VARIAÇÃO MORFOLÓGICA E GEOGRÁFICA ENTRE AS POPULAÇÕES DA COBRA D'ÁGUA *HELICOPS TRIVITTATUS* (GRAY, 1849) (SERPENTES: XENODONTINAE: HYDROPSINI)

Figura 1 – Relações filogenéticas da tribo Hydropsini baseada na matriz concatenada dos genes 16S, Cmos, Cytb, BDNF, NT3 e R35, indicando a posição filogenética de *Helicops trivittatus*. Os números antes dos nós indicam os valores de credibilidade da Inferência Bayesiana e bootstrap da Máxima Verossimilhança.....82

Figura 2 – Detalhes do holótipo de <i>Helicops trivittatus</i> (BMNH 1946.1.13.99). A) Vistas dorsal e ventral do corpo. B) Faces dorsal, ventral e laterais da cabeça.....	83
Figura 3 – Aspectos da coloração de um espécime (MPEG 26162) de <i>Helicops trivittatus</i> (Gray, 1849) preservado em álcool (A–B), procedente do município de Belém, estado do Pará, e de um espécime vivo (C) procedente do município de Palmas, estado do Tocantins, Brasil.....	87
Figura 4 – Faces sulcada (à esquerda) e assulcada (à direita) do hemipênis (escala = 10 mm) de um exemplar de <i>Helicops trivittatus</i> (MZUSP 12841), procedente de Formoso do Araguaia, Tocantins, Brasil.....	89
Figura 5 – Imagem dos rótulos dos potes de armazenamento do holótipo (A) e do sintipo (B) de <i>Helicops trivittatus</i>	90
Figura 6 – Distribuição geográfica da amostra analisada das populações de <i>Helicops trivittatus</i> (Gray, 1849) nas bacias Amazônica, Atlântico Nordeste Ocidental e do Tocantins Araguaia.....	91

ARTIGO 3 – REVISÃO TAXONÔMICA E DELIMITAÇÃO DAS ESPÉCIES *HELICOPS INFRATAENIATUS* JAN, 1864 E *HELICOPS MODESTUS* GÜNTHER, 1861 (SERPENTES: XENODONTINAE: HYDROPSINI)

Figura 1 – Representação gráfica da análise de função discriminante, evidenciando ampla sobreposição de caracteres merísticos e morfométricos de espécimes fêmeas e machos dos táxons <i>Helicops infrataeniatus</i> , <i>H. leopardinus</i> e <i>H. modestus</i>	111
Figura 2 – Relações filogenéticas entre membros da tribo Hydropsini baseada na matriz concatenada dos marcadores moleculares mitocondriais (Cytb, 16S) e nucleares (Cmos, NT3, BDNF e R35). As marcações coloridas e as barras finas segmentadas (à esquerda) destacam os subclados composto pelos terminais das espécies <i>Helicops infrataeniatus</i> (cinza), <i>H. leopardinus</i> (azul), <i>H. modestus</i> (amarelo) e <i>H. tapajonicus</i> (vermelho)]. Os números antes dos nós indicam os valores de Credibilidade Bayesiana e de Máxima Verossimilhança. As barras verticais largas pretas (à esquerda) e cinza (à direita) indicam, respectivamente, às linhagens recuperadas pelas análises de delimitação de espécies GMYC e PTP.....	113
Figura 3 – Área de distribuição geográfica de <i>Helicops infrataeniatus</i> e <i>H. modestus</i> . As marcações em cinza ilustram os limites entre as bacias hidrográficas no sul do continente (1 – Bacia do São Francisco, 2 – Bacia do Atlântico Sudeste, 3 – Bacia do Paraná, 4 – Bacia do Atlântico Sul, 5 – Bacia do Uruguai e 6 – Bacia do Prata). Os símbolos em triângulos representam localidades de <i>H. infrataeniatus</i> e os círculos indicam as localidades de <i>H. modestus</i>	115

Figura 4 – A) Representação sumarizada dos morfotipos definidos para <i>Helicops infrataeniatus</i> com base no padrão de manchas ventrais. B) Mapa da distribuição dos morfotipos.....	118
Figura 5 – Detalhes do corpo (A) e da cabeça (B) do lectótipo de <i>Helicops infrataeniatus</i> (ZMH-R 04331), localidade desconhecida [Suriname (erro)].....	120
Figura 6 – Detalhes da conformação das estrias dorsais de exemplares de <i>Helicops infrataeniatus</i> . A – Corguinho-MS, L. Alves; B – Bom Retiro-SC, Pombal Jr.; C – Anaurilândia-MS, M. Duarte; D – São Marcos-RS; E – Viamão-RS; F – Itapeva-RS (D–F, M. Borges).....	123
Figura 7 – Ilustração do sintipo (ZMH-R 04331) de <i>Helicops infrataeniatus</i> Jan, 1864 [prancha III, figura 3 de Jan & Sordelli (1868)].....	125
Figura 8 – Vistas dorsal (esquerda) e ventral (direita) dos sinônimos de <i>Helicops infrataeniatus</i> (A – <i>Helicops trivittatus</i> Cope, 1877, ANSP 11306; B – <i>Calopisma septemvittatum</i> Fischer, 1879, ZMH R 04341; C – <i>Helicops baliogaster</i> Cope, 1885, ANSP 11206).....	126
Figura 9 – Detalhes do dorso e do ventre (A), e das faces dorsal, ventral e lateral (B) da cabeça do holótipo de <i>Helicops modestus</i> (BMNH 1946.1.14.42).....	131
Figura 10 – Detalhes das faces sulcada (esquerda) e assulcada (direita) do hemipênis parcialmente evertido e expandido de espécimes de (A) <i>Helicops infrataeniatus</i> (IBSP 90004) do município de Vicente do Sul, estado do Rio Grande do Sul; (B) <i>H. leopardinus</i> (MPEG 25737) do município de Aveiro, estado do Pará; e (C) <i>H. modestus</i> (IBSP 87329) do município de Luiz Antônio, estado de São Paulo. Escala = 5 mm.....	137

ARTIGO 4 – SISTEMÁTICA E TAXONOMIA DO COMPLEXO DE ESPÉCIES

HELICOPS CARINICAUDUS (WIED, 1824) (SERPENTES: XENODONTINAE)

Figura 1 – Ilustração do holótipo de <i>Coluber carinicaudus</i> (Wied, 1824) [Wied, 1827: fl. 11, pl. 1].....	158
Figura 2 Detalhes do padrão dorsal e ventral de representantes vivos das três UTOs. (A) Padrão geral das manchas ventrais semilunares do complexo <i>H. carinicaudus</i> (exemplar da UTO 3), Sete Barras (Guapiruvu), São Paulo (L. Alves). (B) Representante da UTO 2, Rio de Janeiro (A. Carvalho); (C) representante da UTO 1, APA Itaoca, Campo dos Goytacazes, Rio de Janeiro (H. Nogueira); (D) representante da UTO 3, Santa Catarina (V. Carvalho Rocha).....	173
Figura 3 – Representação gráfica da análise de função discriminante (DFA) aplicada para espécimes machos (à esquerda) e fêmeas (à direita) adultos do complexo <i>Helicops carinicaudus</i> (UTO 1: quadrado; UTO 2: círculos; UTO 3: triângulo). As elipses refletem os intervalos de confiança de 95%.....	175

Figura 4 – Relações filogenéticas de representantes da tribo Hydropsini baseada na matriz concatenada de dois marcadores moleculares mitocondriais (Cytb, 16S) e quatro nucleares (Cmos, NT3, BDNF e R35). As marcações (azul, amarelo e marrom) referem-se a cada uma das UTOs do complexo <i>Helicops carinicaudus</i> . Os números antes dos nós indicam os valores de Credibilidade Bayesiana/Máxima Verossimilhança. As barras verticais largas cinza (à esquerda) e pretas (à direita) indicam, respectivamente, as linhagens recuperadas nas análises de delimitação de espécies pelo método GMYC e PTP.....	177
Figura 5 – Área de distribuição do complexo <i>Helicops carinicaudus</i> . As marcações cinza e amarelo ilustram as áreas de endemismos litorâneas da Mata Atlântica (<i>sensu</i> Peres et al., 2020). Os símbolos representam as localidades dos espécimes analisados de <i>Helicops carinicaudus</i> “stricto sensu” – UTO 1 (quadrados, o símbolo em vermelho indica a localidade tipo), <i>Helicops</i> sp. n. 1 – UTO 2 (círculos) e <i>Helicops</i> sp. n. 2 – UTO 3 (triângulos).....	179
Figura 6 – Vistas ventral (A), dorsal (B) e detalhes da cabeça (C–F) do holótipo de <i>Helicops carinicaudus</i> (AMNH 3365), um espécime adulto (comprimento total = 909 mm), coletado pelo príncipe Maximilian Wied–Neuwied, em 1815, às margens do Rio Itapemirim, estado do Espírito Santo, Brasil.....	182
Figura 7 – Detalhes do dorso (acima), ventre (intermediário) e das faces sulcada e assulcada (abaixo) do hemipênis evertido e parcialmente expandido de representantes do complexo <i>Helicops carinicaudus</i> [A: <i>Helicops carinicaudus</i> “stricto sensu”, MBML 3848 (IBSP 88629, hemipênis); B: <i>Helicops</i> sp. n. 1, MNRJ 13123 (MNRJ 27150, hemipênis); C: <i>Helicops</i> sp. n. 2, IBSP 90428 (IBSP 81628, hemipênis)].....	184

LISTA DE TABELAS

TESE

Tabela 1 – Lista dos espécimes sequenciados incluídos nas análises moleculares [genes mitocondriais (Cytb e 16S) e nucleares (Cmos, NT3, BDNF e R35)].....	27
Tabela 2 – Lista dos marcadores e <i>primers</i> utilizados nas análises moleculares.....	33
Tabela 3 – Melhores esquemas de particionamento e modelos de substituição de nucleotídeos selecionados pelo PartionFinder2 para genes 16S, Cytb, Cmos, NT3, BDNF e R35.....	34

ARTIGO 1 – EVOLUÇÃO DOS PADRÕES DE COLORAÇÃO E ORNAMENTAÇÃO DAS ESCAMAS NA TRIBO HYDROPSINI, COM ÊNFASE NO GÊNERO *HELICOPS* WAGLER, 1828 (SERPENTES: XENODONTINAE)

Tabela 1. Números de acesso das sequências no GenBank de representantes da tribo Hydropsini (<i>Helicops</i> , <i>Hydrops</i> e <i>Pseudoeryx</i>) e táxons do grupo externo, incluídos nas reconstruções filogenéticas e na análise de genética. Os espécimes marcados com “xxxxxx” referem-se às sequências geradas pelo presente trabalho [16S (ribossomal RNA); <i>Cytb</i> (citochrome b); BDNF (brain derived neurotrophic fator); <i>C-mos</i> (oocyte maturation factor Mos), NT3 (Neurotrophin)]. Os números de acesso das sequências geradas neste trabalho serão fornecidos em futuras publicações.....	50
--	----

ARTIGO 2 – VARIAÇÃO MORFOLÓGICA E GEOGRÁFICA ENTRE AS POPULAÇÕES DA COBRA D’ÁGUA *HELICOPS TRIVITTATUS* (GRAY, 1849) (SERPENTES: XENODONTINAE: HYDROPSINI)

Tabela 1 – Números de acesso das sequências no GenBank de representantes da tribo Hydropsini (<i>Helicops</i> , <i>Hydrops</i> e <i>Pseudoeryx</i>) e táxons do grupo externo, incluídos nas reconstruções filogenéticas e nas análises de distância genética. Os espécimes marcados com “xxxxxx” referem-se às sequências geradas pelo presente trabalho [16S (ribossomal RNA); <i>Cytb</i> (citochrome b); BDNF (brain derived neurotrophic fator); <i>C-mos</i> (oocyte maturation factor Mos), NT3 (Neurotrophin)]. Os números de acesso das sequências geradas neste trabalho serão fornecidos em futuras publicações.....	78
Tabela 2 – Distância <i>p</i> não corrigida do fragmento de DNA mitocondrial 16S. Os valores destacados em negrito referem-se à distância genética entre <i>Helicops trivittatus</i> e aos congêneres de dorso verde estriado e uniforme.....	82

ARTIGO 3 – REVISÃO TAXONÔMICA E DELIMITAÇÃO DAS ESPÉCIES *HELICOPS INFRATAENIATUS* JAN, 1864 E *HELICOPS MODESTUS* GÜNTHER, 1861 (SERPENTES: XENODONTINAE: HYDROPSINI)

Tabela 1 – Lista dos marcadores e os respectivos <i>primers</i> utilizados nas análises moleculares.....	108
Tabela 2 – Melhores esquemas de particionamento e modelos de substituição de nucleotídeos selecionados pelo PartionFinder2 para genes 16S, Cytb, Cmos, NT3, BDNF e R35.....	109
Tabela 3 – Distância <i>p</i> não corrigida dos fragmentos do gene mitocondrial 16S (abaixo) e Cytb (acima) para o clado composto pelos táxons <i>Helicops infrataeniatus</i> , <i>H. leopardinus</i> , <i>H. modestus</i> e <i>H. tapajonicus</i> . Os valores destacados em negrito referem-se a distância genética entre as espécies alvo.....	112

ARTIGO 4 – SISTEMÁTICA E TAXONOMIA DO COMPLEXO DE ESPÉCIES *HELICOPS CARINICAUDUS* (WIED, 1824) (SERPENTES: XENODONTINAE)

Tabela 1 – Lista de representantes da tribo Hydropsini e suas respectivas localidades, incluídos nas análises filogenéticas [genes mitocondriais (Cytb e 16S) e nucleares (Cmos, NT3, BDNF e R35)].....	166
Tabela 2 – Lista dos marcadores e respectivos <i>primers</i> utilizados nas análises moleculares.....	170
Tabela 3 – Melhores esquemas de particionamento e modelos de substituição de nucleotídeos selecionados pelo PartionFinder2 para genes 16S, Cytb, Cmos, NT3, BDNF e R35.....	171
Tabela 4 – Comparações dos caracteres quantitativos e qualitativos entre as UTOs 1–3 reconhecidas para o complexo <i>Helicops carinicaudus</i> e respectiva área de distribuição geográfica. Os valores de <i>F</i> correspondem às análises estatísticas dos testes de comparação de médias (ANOVA), acompanhados dos valores de <i>P</i> . Os testes <i>post-hoc</i> Tukey foi aplicado para o teste ANOVA.....	174
Tabela 5 – Distância <i>p</i> não corrigida dos fragmentos dos genes mitocondrial 16S (abaixo) e Cytb (acima) aplicada para as linhagens crípticas do complexo <i>Helicops carinicaudus</i> . Os valores destacados em negrito referem-se a menor e a maior distância genética interespecífica dentro do complexo.....	176

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	20
2 METODOLOGIA GERAL	25
2.1 Material e Métodos (Sistemática molecular).....	25
2.2 Material e Métodos (Revisão Taxonômica).....	35
3 ARTIGO 1 – EVOLUÇÃO DOS PADRÕES DE COLORAÇÃO E ORNAMENTAÇÃO DAS ESCAMAS NA TRIBO HYDROPSINI, COM ÊNFASE NO GÊNERO <i>HELICOPS</i> WAGLER, 1828 (SERPENTES: XENODONTINAE)	43
4 ARTIGO 2 – VARIAÇÃO MORFOLÓGICA E GEOGRÁFICA ENTRE AS POPULAÇÕES DA COBRA D'ÁGUA <i>HELICOPS TRIVITTATUS</i> (GRAY, 1849) (SERPENTES: XENODONTINAE).....	70
5 ARTIGO 3 – REVISÃO TAXONÔMICA E DELIMITAÇÃO DAS ESPÉCIES <i>HELICOPS INFRATAENIATUS</i> JAN, 1864 E <i>HELICOPS MODESTUS</i> GÜNTHER, 1861 (SERPENTES: XENODONTINAE).....	100
6 ARTIGO 4 – SISTEMÁTICA E TAXONOMIA DO COMPLEXO DE ESPÉCIES <i>HELICOPS CARINICAUDUS</i> (WIED, 1824) (SERPENTES: XENODONTINAE).....	153
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	210
REFERÊNCIAS	211
APÊNDICE A - LISTA DE ESPÉCIMES SEQUENCIADOS E UTILIZADOS NAS ANÁLISES MOLECULARES.....	219
APÊNDICE B – LISTA DE ESPÉCIMES OBTIDOS PARA ANÁLISES MOLECULARES (AMOSTRAS DE TECIDOS) E DO MATERIAL EXAMINADO NA REVISÃO TAXONÔMICA.	226
APÊNDICE C – DADOS ADICIONAIS OBTIDOS NAS ANÁLISES MOLECULARES E NOS TESTES DE ESTATÍSTICA MULTIVARIADA UTILIZADOS NA TESE.....	247

1 INTRODUÇÃO GERAL

A subfamília Xenodontinae Bonaparte, 1845 (*sensu* Zaher et al., 2009), compreende uma linhagem de serpentes Neotropicais de origem sul-americana, com representantes amplamente distribuídos por todo o continente, dispersando-se pela América Central e também presentes no Caribe (Zaher et al., 2009, 2019; Grazziotin et al., 2012). Atualmente Xenodontinae acomoda cerca de 330 espécies, alocadas em 14 tribos e 49 gêneros (Zaher et al., 2009, 2019; Vidal et al., 2010; Grazziotin et al., 2012). Os componentes deste clado exibem grande variedade de formas, tamanhos e hábitos (Zug et al., 2003; Vitt & Caldwell, 2014), refletindo adaptações evolutivas convergentes voltadas à exploração dos diferentes tipos de habitats (Zug et al., 2003; Vidal et al., 2010).

Dentre as tribos de Xenodontinae, a tribo Hydropsini Dowling, 1975 é um clado de linhagens essencialmente aquáticas e/ou semiaquáticas que aloca pelos gêneros *Helicops* Wagler, 1828, *Hydrops* Wagler, 1830 e *Pseudoeryx* Fitzinger, 1826. O monofiletismo da tribo é bem consolidado, recebendo suporte de sinapomorfias morfológicas (i.e., músculo mantibular *adductor externus superficialis* bem desenvolvido na sua origem e presença de escama internasal única) e moleculares (Vidal et al., 2000; Zaher, 1999; Zaher et al., 2009; Grazziotin et al., 2012; Moraes-da-Silva et al., 2021).

Os componentes de Hydropsini distribuem-se na América do Sul Cis e Trans-Andina (excetuando-se o Chile) com populações presentes também na ilha de Trinidad (Ford & Ford, 2002; Wallach et al., 2014; Guedes et al., 2018; Nogueira et al., 2019; Citeli et al., 2022; Murphy et al. 2022). A diversidade da tribo conta com 26 espécies conhecidas e destas, 21 espécies estão alocadas no gênero *Helicops*, enquanto *Pseudoeryx* e *Hydrops*, alocam, respectivamente, duas e três espécies (Wallach et al. 2014; Moraes-da-Silva et al., 2021, 2022).

Em termos de morfologia externa, Hydropsini representa um agrupamento polimórfico, muito embora os gêneros possam ser facilmente distinguidos pela conformação do padrão de coloração dorsal. Em suma, *Hydrops* pode ser diagnosticado por exibir anéis corporais semelhantes ao padrão coral, enquanto *Pseudoeryx* apresenta dorso com faixas longitudinais (Scrocchi et al., 2005; Schargel et al., 2007; Albuquerque & Lema, 2008; von May et al., 2020). Já *Helicops*, até pela diversidade muito maior de espécies, exibe grande polimorfismo dorsal com espécies exibindo padrões dorsais em manchas, bandas, selas, estrias longitudinais e uniforme (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019).

O gênero *Helicops* Wagler, 1828

Helicops foi descrito por Wagler (1828) tendo como espécie-tipo *Helicops carinicaudus* (Wied, 1824) [espécie originalmente descrita como *Coluber carinicaudus* Wied, 1824] (Wagler, 1828, 1830; Fitzinger, 1843; Boulenger, 1893; Peters & Orejas-Miranda, 1970; Wallach et al., 2014). Em decorrência do hábito aquático, a morfologia externa das espécies do gênero é marcada por uma série de características que refletem adaptações pertinentes a este modo de vida (i.e., olhos e narinas deslocadas para o dorso da cabeça, presença de quilhas nas escamas dorsais) (Roze, 1952; Ávila et al., 2006; Di Prieto et al., 2014; Costa et al., 2016).

A imensa maioria das espécies de *Helicops* (20) ocorre na América do Sul Cis-Andina (Peters & Orejas-Miranda, 1970; Giraudo, 2001; Wallach et al., 2014; Nogueira et al., 2019) e somente *H. danieli* Amaral, 1937 ocorre a oeste dos Andes, em território colombiano (Guedes et al., 2018; Citeli et al., 2022). Além disso, *H. angulatus* é uma espécie de ampla distribuição no continente sul-americano, porém algumas populações associadas a este nome são encontradas na Ilha de Trinidad (Ford & Ford, 2002; Murphy et al., 2020). Adicionalmente, quase metade da diversidade do gênero está restrita ao Brasil (*H. acangussu* Moraes-da-Silva et al., 2022, *H. apiaka* Kawashita-Ribeiro et al., 2013, *H. boitata* Moraes-da-Silva et al., 2019, *H. carinicaudus*, *H. cyclops* Cope, 1868, *H. gomesi* Amaral, 1921, *H. modestus* Günther, 1861, *H. nentur* Costa et al., 2016, *H. phantasma* Moraes-da-Silva et al., 2021, *H. tapajonicus* Frota, 2005 e *H. trivittatus* Gray, 1849) (Nogueira et al., 2019; Moraes-da-Silva et al., 2022).

Desde a descrição de *Helicops yacu* Rossman & Dixon, 1975, a sistemática e a taxonomia do gênero passaram por pelo menos três décadas sem alterações significativas, faltando estudos de revisão ou mesmo de abordagem filogenética. Contudo, a descrição de seis novas espécies apenas nas duas primeiras décadas do século XXI (Frota, 2005; Kawashita-Ribeiro et al., 2013; Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021, 2022) reacendeu o interesse pela diversidade e pela evolução das linhagens do grupo. Neste contexto, abordagens de cunho filogenético envolvendo dados moleculares (Costa et al., 2016; Murphy et al., 2020; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021, 2022) revelaram problemas complexos envolvendo a evolução convergente de padrões de coloração amplamente disseminados entre as linhagens, além de potenciais complexos de espécies envolvendo diversidade críptica. Os resultados de estudos recentes revelam que *Helicops* detém elevado grau de polimorfismo, refletindo na instabilidade taxonômica de parte dos seus membros (Deiques & Cechin, 1991; Moraes-da-Silva et al., 2021).

As espécies de *Helicops* que apresentam limites taxonômicos questionáveis [e.g., *Helicops angulatus*, *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus* Jan, 1864 e *H. leopardinus* (Schlegel, 1837)], em geral são aquelas descritas durante os séculos XIX e XX, com diagnoses morfológicas imprecisas devido à baixa amostragem, descrição original restrita ao holótipo ou baseada em série tipo com poucos exemplares e que jamais tiveram sua taxonomia revisada (e.g., Linnaeus, 1758; Schlegel, 1837; Günther, 1861; Jan, 1864). Portanto, depreende-se que grande parte dos conflitos taxonômicos em *Helicops*, decorrem da falta de uma compreensão global das variações dos parâmetros de foliose e do policromatismo dorsal e ventral (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021).

A despeito do polimorfismo no padrão de desenho dorsal, as espécies de *Helicops* podem ser agrupadas de forma arbitrária por similaridade fenotípica. O padrão dorsal com manchas é predominante na maioria das espécies (*H. boitata*, *H. danieli*, *H. hagmanni* Roux, 1910, *H. leopardinus*, *H. pastazae* Shreve, 1934, *H. petersi* Rossman, 1976, *H. phantasma*, *H. polylepis* Günther, 1861, *H. scalaris* Jan, 1864 e *H. yacu* Rossman & Dixon, 1975), seguido pelo padrão verde estriado (*H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus*, *H. modestus* e *H. trivittatus*), selas (*H. angulatus*, *H. apiaka* e *H. gomesi*) e dorso uniforme (*H. nentur* e *H. tapajonicus*) (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019).

Em serpentes, a coloração representa um carácter altamente plástico entre as diferentes categorias taxonômicas (Protas & Patel, 2008; Rabosky et al., 2016). A proposta de agrupamento das espécies de *Helicops* com base em similaridades de coloração dorsal, representa apenas uma mera forma de sumarizar a diversidade do gênero, sem qualquer intenção de estabelecer relação de ancestralidade entre as espécies. As evidências disponíveis sugerem múltiplas origens evolutivas do polimorfismo de cor em *Helicops* (Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021; Murphy et al., 2020) e somente entre as espécies com selas dorsais (*H. angulatus* e *H. gomesi*) parece haver indícios de uma história evolutiva comum (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021; Murphy et al., 2020).

Os conflitos taxonômicos e as relações filogenéticas dentro do gênero *Helicops* permanecem fracamente explorados, especialmente naquelas espécies com distribuições muito amplas e com variações explícitas na morfologia externa (e.g., *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*; Moraes-da-Silva et al., 2021). Assim, as populações alocadas sob os nomes *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus*, *H. modestus* e *H. trivittatus* agrupadas por compartilhar dorso verde estriado, representam exemplos claros de táxons com taxonomia confusa e que merecem uma ampla revisão das suas populações (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021).

O complexo de cobras d'água de dorso verde estriado

As espécies de *Helicops* de dorso verde estriado são associadas aos nomes *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus*, *H. modestus* e *H. trivittatus* e a despeito da similaridade de cor, não representam um grupo natural (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021). O padrão coloração dorsal é muito conservado entre estes táxons, com variações muito sutis na conformação das estrias dorsais. Não obstante, a literatura reporta variação intraespecífica acentuada associada à coloração ventral, ao grau de proeminência das quilhas dorsais e a parâmetros de folidose (Yuki & Lema, 2005; Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021).

Do ponto de vista taxonômico, as espécies apresentam limites específicos imprecisos e as relações nomenclaturais de *H. infrataeniatus* com os congêneres *H. carinicaudus* e *H. modestus* é historicamente instável (Boulenger, 1893; Lema, 1958; Deiques & Cechin, 1991; Lema, 1994; Wallach et al., 2014). Portanto, a compreensão acerca das variações intraespecíficas dos táxons de dorso verde estriado ainda é bastante incipiente devido a amostragens pouco abrangentes, muitas vezes restritas às utilizadas nas descrições originais (Wied, 1824; Gray, 1849; Günther, 1861; Jan, 1864) ou em estudos descritivos e/ou comparativos de cunho regional (Lema, 1958; Deiques & Cechin, 1991; Giraudo, 2001; Costa et al., 2016).

As espécies de dorso verde listrado distribuem-se nas áreas de cobertura dos domínios da Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica e Pampas, com áreas de abrangência sugestivas de alopatria (Nogueira et al., 2019). *Helicops carinicaudus*, *H. modestus* e *H. trivittatus* são restritas ao Brasil, enquanto *H. infrataeniatus* se dispersa para o sul, atingindo também os territórios de Argentina, Paraguai e Uruguai (Giraudo, 2001; Wallach et al., 2014; Nogueira et al., 2019). Estas espécies são aparentemente abundantes em áreas geográficas restritas e com limites distribucionais associados a processos históricos, embora os reflexos desses processos na dinâmica climática e paisagística do território sul-americano careçam de investigação (Werneck, 2011; Carnaval et al., 2014; Da Silva et al., 2017; Moura et al., 2017; Brown et al., 2020; Peres et al., 2020).

Dentre as espécies de dorso estriado, *Helicops infrataeniatus* é de longe a mais problemática (Boulenger, 1983; Giraudo, 2001), apresentando polimorfismo complexo na coloração do ventre, que reflete em diagnose muito imprecisa, resultando a sua alocação na sinonímia de *H. carinicaudus* (Boulenger, 1983; Lema, 1958; Deiques & Cechin, 1991; Giraudo, 2001; Yuki & Lema, 2005). *H. carinicaudus* e *H. modestus* são táxons comuns em

coleções científicas do sudeste do Brasil e, não obstante, as variações intraespecíficas ainda são insuficientemente documentadas (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019). Por fim e à diferença dos demais congêneres de dorso listrado, *H. trivittatus* é relativamente rara em coleções científicas e as informações sobre eventuais variações geográficas são escassas (Cunha & Nascimento, 1973; 1994 [1993]; Rossman, 2010).

No que tange à sistemática filogenética, as relações evolutivas entre as espécies de dorso verde estriado ainda não foram diretamente abordadas, uma vez que as topologias disponíveis são direcionadas a elucidar questões taxonômicas pontuais atreladas à identidade de táxons específicos. Não obstante, as topologias recentes confirmam que a presença de estrias dorsais não reflete um grupo monofilético dentro de *Helicops*, assim como acontece com o padrão de manchas, presentes na maioria das espécies do gênero (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021). Nesse sentido, a investigação da evolução dos parâmetros de coloração dorsal entre as linhagens de *Helicops* transcende o interesse estrito da taxonomia alfa, requerendo esforços integrados com estudos filogenéticos baseados em dados de natureza morfológica e molecular. Este estudo pretende trazer contribuições neste sentido, com foco na taxonomia e nas relações filogenéticas das linhagens de dorso verde listrado dentro do gênero *Helicops* como um todo.

2 METODOLOGIA GERAL

2.1 Material e Métodos (Sistemática molecular)

Amostragem

Foram utilizadas amostras de tecido das espécies-alvo preservadas em álcool absoluto, retiradas de fígado, musculo ou escama, contemplando toda a área de distribuição geográfica conhecida para as espécies. Foram obtidas um total de 149 amostras de tecidos de espécimes do grupo de espécies que exibem padrão de coloração dorsal verde estriado e verde uniforme pertencentes ao gênero *Helicops* [*H. carinicaudus* (38), *H. infrataeniatus* (57), *H. modestus* (45), *H. nentur* (3), *H. tapajonicus* (2) e *H. trivittatus* (4)] e mais 48 amostras adicionais do congêner *H. leopardinus*, um táxon com manchas dorsais e filogeneticamente próximo. No entanto, para a topologia final foram sequenciadas um total de 51 amostras, provenientes de 47 localidades (municípios, departamentos ou províncias; Figura 1), das quais foram obtidas sequências inéditas para os seis genes analisados [mitocondriais (16S e Cytb) e nucleares (Cmos, NT3, BDNF, R35)]. Para contemplar o maior número de terminais de membros da tribo Hydropsini (grupo interno), foram incluídas sequências disponíveis no repositório de dados *GenBank* de espécies válidas dos gêneros *Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx*. O grupo externo incluiu amostras de terminais pertencentes a tribos filogeneticamente próximas à tribo Hydropsini (Grazziotin et al., 2012; Zaher et al., 2009): *Coluber constrictor* Linnaeus, 1758 (Colubrinae), *Diadophis punctatus* Linnaeus, 1766 (Carphophiinae; *sensu* Zaher et al., 2019), *Psomophis joberti* (Sauvage, 1884) (Xenodontinae *sensu* Zaher et al., 2009: Psomophiini), *Cubophis cantherigerus* (Bribon, 1840) (Xenodontinae: Alsophiini), *Sordellina punctata* (Peters, 1880) (Dipsadinae; *sensu* Pyron et al., 2013) e *Hydrodynastes gigas* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854) (Xenodontinae: Hydrodynastini) (**Apêndice I**). As amostras de tecidos inéditas foram cedidas pelas coleções do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP/MTR), Coleção Herpetológica do Instituto Butantan (IBSP), Instituto Vital Brasil (IVB), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), Museu de História Natural Capão da Imbuia (MHNCI), Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT-R), Universidade Federal de Mato Grosso do Sul e Laboratório Mapinguari (ZUFMS/MAP), Universidade Federal de Santa Catarina (CHUFSC), Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP), Museu de Zoologia da Universidade Federal da Bahia

(MZUFBA), além de amostras cedidas por diversos pesquisadores que coletaram em seus projetos de pesquisa (Antoine Fouquet, Carla Bessa, Diego Baldo, Hugo Cabral, Miguel Rodrigues e Vanda Ferreira).

Figura 1 – Localidades das amostras de tecidos sequenciadas por este estudo, incluindo representantes das espécies *H. carinicaudus* (triângulo), *H. infrataeniatus* (círculo), *H. leopardinus* (losango), *H. modestus* (pentágono), *H. nentur* (quadrados), *H. tapajonicus* (cruz) e *H. trivittatus* (X).

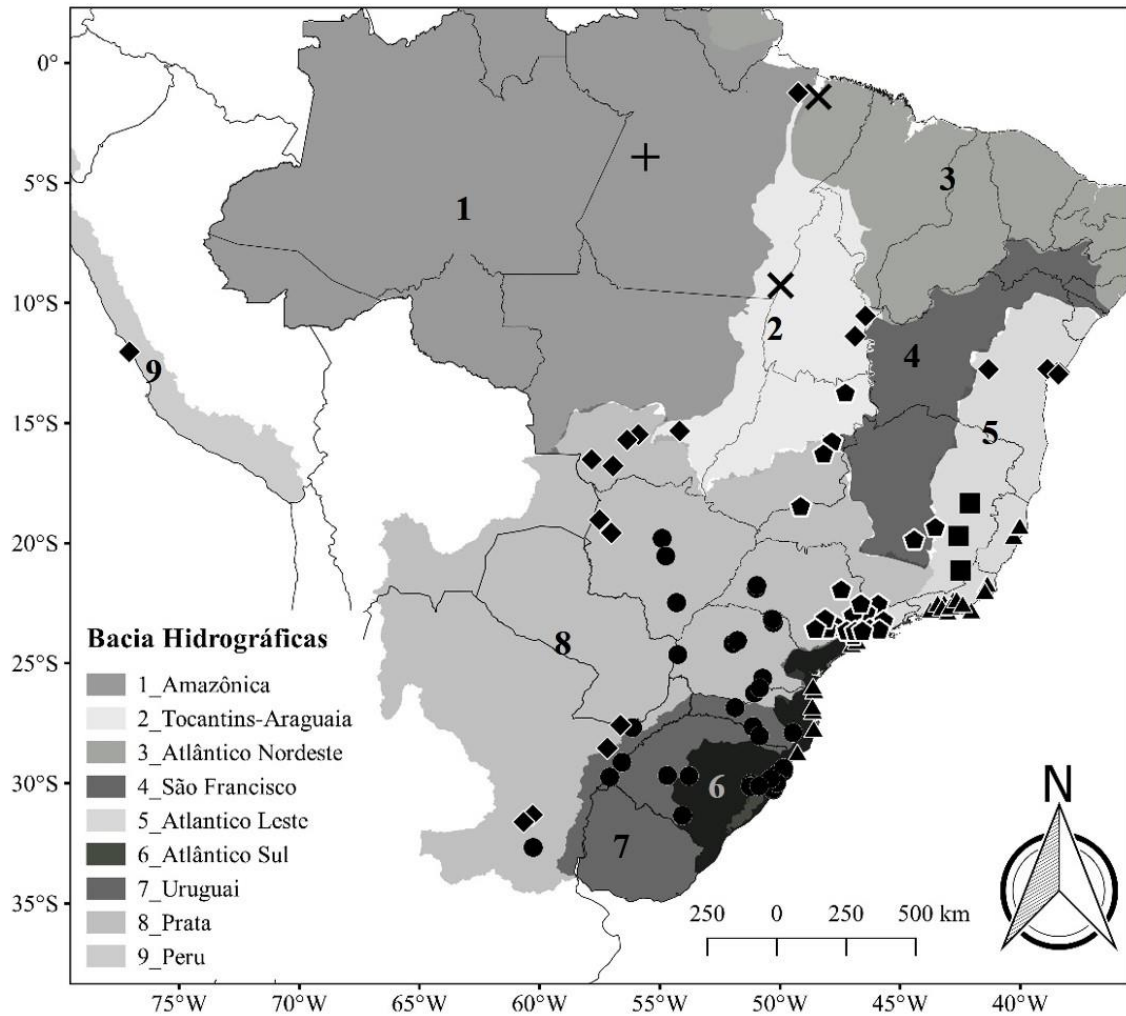


Tabela 1 – Lista dos espécimes sequenciados incluídos nas análises moleculares [genes mitocondriais (Cytb e 16S) e nucleares (Cmos, NT3, BDNF e R35)].

Espécie	Tombo Original	Origem	Localidades	Latitude	Longitude	Referências
<i>Helicops angulatus</i>	CAS 231757	GenBank	Trinidad, Sangre Grande, Nariva Road, Manzanilla Beach (West Indies)	-10,4904	-61,0547	Murphy et al., 2020
<i>Helicops angulatus</i>	KU 214879	GenBank	Peru, Madre de Dios, Puerto Maldonado, Cuzco Amazonico,15km	-12,5833	-69,0833	Zaher et al., 2009
<i>Helicops angulatus</i>	MTR 7588	GenBank	Brasil, Tocantins, Guaraí	-8,8137	-48,5190	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops boitata</i>	UFMT-R 12505	-	Brasil, Mato Grosso, Poconé	-16,4996	-56,7510	Presente estudo
<i>Helicops boitata</i>	UFMT-R 12506	-	Brasil, Mato Grosso, Poconé	-16,4996	-56,7510	Presente estudo
<i>Helicops boitata</i>	UFMT-R 11940	GenBank	Brasil, Mato Grosso, Poconé, Estrada Transpantaneira	-16,4226	-56,6702	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops carinicaudus</i>	HNF 656	-	Brasil, Rio de Janeiro, Campos de Goytacazes	-21,8211	-41,3708	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	CHUFSC 4130	-	Brasil, Santa Catarina, São Francisco do Sul	-26,2532	-48,5619	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	IBSP 86520	-	Brasil, São Paulo, Itanhaém	-24,1789	-46,7956	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	IBSP 88735	-	Brasil, Espírito Santo, Aracruz	-19,8188	-40,2736	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	MNRJ 26295	-	Brasil, Rio de Janeiro, Cabo Frio, Clube Militar, Praia do Foguete	-22,9228	-42,0384	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	MNRJ 26625	-	Brasil, Rio de Janeiro, Duque de Caxias, BR040, (KM97sentido Rio de Janeiro)	-22,8022	-43,2941	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	MNRJ 26893	-	Brasil, Rio de Janeiro, Cachoeiras de Macacu, RJ-122 Km 28	-22,4803	-42,7984	Presente estudo

Tabela 1 – Continuação

Espécie	Tombo Original	Origem	Localidades	Latitude	Longitude	Referências
<i>Helicops carinicaudus</i>	UFRGS 6743	-	Brasil. Santa Catarina, Balneário Rincão	-28,8294	-49,2720	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	IBSP 90428	-	Brasil, Santa Catarina, Itajaí	-26,9138	-48,6528	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	MNRJ 27150	-	Brasil, Rio de Janeiro, Nova Iguaçu, Tinguá	-22,6215	-43,4403	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	MAP 5658	-	Brasil, São Paulo, Sete Barras, Comunidade Guapiruvu	-24,2876	-48,0998	Presente estudo
<i>Helicops gomesi</i>	MZUSP 14186	GenBank	Brasil, São Paulo, São Joaquim da Barra, Rio Sapucaí Mirim	-20,5499	-47,8221	Zaher et al., 2009
<i>Helicops hagmanni</i>	MZUSP 11716	GenBank	Brasil, Amapá, Mazagão, Rio Maracá, Igarapé Camaipi	-0,1157	-51,2862	Moraes-da-Silva et al., 2021
<i>Helicops infrataeniatus</i>	IBSP 85293	-	Brasil, São Paulo, Inúbia Paulista	-21,7637	-50,9618	Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i>	LGE 04818	-	Argentina, Corrientes, Ituzaingó, Establecimiento Santo Domingo	-27,6833	-56,1333	Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i>	MAP 1770	-	Brasil, Mato Grosso do Sul, Corguinho, Serra de Maracaju	-19,8041	-54,9056	Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i>	MCP 15722	-	Brasil, Rio Grande do Sul, Balneário Pinhal, praia do Magistério	-30,2781	-50,2752	Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i>	MCP 19443	-	Brasil, Rio Grande do Sul, Porto Alegre	-30,0213	-51,2193	Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i>	MCP 4818	-	Brasil, Rio Grande do Sul, Tramandaí	-29,9828	-50,1336	Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i>	MNRJ 27133	-	Brasil, Santa Catarina, Bom Retiro, Açude, Fazenda Reunidas Campo Novo	-27,8965	-49,4617	Presente estudo

Tabela 1 – Continuação

Espécie	Tombo Original	Origem	Localidades	Latitude	Longitude	Referências
<i>Helicops infrataeniatus</i>	IBSP 90004	-	Brasil, Rio Grande do Sul, Vicente do Sul	-29,6776	-54,6847	Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i>	IBSP 90403	-	Brasil, Mato Grosso do Sul, Jateí	-22,4792	-54,3051	Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i>	IBSP 90423	-	Brasil, Rio Grande do Sul, Santa Maria, Campus UFSM	-29,6849	-53,7784	Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i>	UFRGS 6299	-	Brasil, Rio Grande do Sul, Caraa	-29,8180	-50,3973	Presente estudo
<i>Helicops leopardinus</i>	UFMT 7611	-	Brasil, Mato Grosso, Primavera do Leste	-15,3332	-54,1746	Presente estudo
<i>Helicops leopardinus</i>	LGE 08896	-	Argentina, Corrientes, Ituzaingó, Ruta Nacional N°121, 700m da Ruta N°12	-27,5764	-56,6376	Presente estudo
<i>Helicops leopardinus</i>	LGE 08898	-	Argentina, Corrientes, Ituzaingó, Ruta Nacional N°121, 700m da Ruta N°12	-27,5764	-56,6376	Presente estudo
<i>Helicops leopardinus</i>	MTR 14523	-	Brasil, Tocantins, Rio da Conceição	-11,3833	-46,8801	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops leopardinus</i>	MTR 19765	-	Brasil, Bahia, Andaraí, Fazenda Marimbus	-12,7618	-41,3232	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops leopardinus</i>	MHNBA 2603	-	Brasil, Bahia, Salvador, Pq. São Bartolomeu	-12,8926	-38,4613	Presente estudo
<i>Helicops leopardinus</i>	IIBP-H 4463	-	Paraguai, Ñeembucú, Laureles, Caminoantes del legara la ciudad	-27,2456	-57,4479	Presente estudo
<i>Helicops leopardinus</i>	DBV 88	-	Paraguai, Concepción, Ea. Gavilan	-22,6106	-56,9017	Presente estudo
<i>Helicops leopardinus</i>	MAP 1548	-	Brasil, Mato Grosso Sul, Corumbá, Base de Estudos do Pantanal (BEPUFMS)	-19,5760	-57,0187	Presente estudo

Tabela 1 – Continuação

Espécie	Tombo Original	Origem	Localidades	Latitude	Longitude	Referências
<i>Helicops leopardinus</i>	UFMT-R 11939	GenBank	Brasil, Mato Grosso, Poconé	-16,4172	-56,6075	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops leopardinus</i>	VLF 1821	-	Brasil, Mato Grosso do Sul, Corumbá	-18,5187	-57,2902	Presente estudo
<i>Helicops modestus</i>	MZUSP 12406	-	Brasil, São Paulo, São Bernardo do Campo	-23,6898	-46,5648	Presente estudo
<i>Helicops modestus</i>	IBSP 82580	-	Brasil, Minas Gerais, Consolação	-22,5648	-45,9111	Presente estudo
<i>Helicops modestus</i>	MAP 811	-	Brasil, Minas Gerais, Araporã, Lagoa do Paranaíba	-18,4942	-49,1408	Presente estudo
<i>Helicops modestus</i>	UFMG-T 7681	-	Brasil, Minas Gerais, Florestal, Campus UFV	-19,8828	-44,4175	Presente estudo
<i>Helicops modestus</i>	IBSP 83589	-	Brasil, São Paulo, Mogi das Cruzes	-23,5946	-46,2625	Presente estudo
<i>Helicops modestus</i>	IBSP 84492	-	Brasil, São Paulo, São Lourenço da Serra	-23,8496	-46,9478	Presente estudo
<i>Helicops modestus</i>	IBSP 88051	-	Brasil, São Paulo, Itapetininga	-23,5875	-48,0280	Presente estudo
<i>Helicops modestus</i>	IBSP 89076	-	Brasil, São Paulo, Porangaba	-23,1686	-48,1178	Presente estudo
<i>Helicops modestus</i>	IBSP 89996	-	Brasil, São Paulo, Jambuí,	-23,2575	-45,6872	Presente estudo
<i>Helicops modestus</i>	MAP 5234	-	Brasil, Goiás, Itaruma, PCH Taboca	-18,5046	-51,6129	Presente estudo
<i>Helicops nentur</i>	UFMG-R 2948	-	Brasil, Minas Gerais, Mariéla, Parque Estadual do Rio Doce	-19,7094	-42,5789	Presente estudo
<i>Helicops nentur</i>	UFMG-R 2486	GenBank	Brasil, Minas Gerais, São José da Safira, Faz. Papa Capim	-18,3294	-42,0920	Costa et al., 2016

Tabela 1 – Continuação

Espécie	Tombo Original	Origem	Localidades	Latitude	Longitude	Referências
<i>Helicops nentur</i>	ZUFMS-REP 2291	-	Brasil, Minas Gerais, Muriaé, Macuco	-21,1453	-42,4934	Presente estudo
<i>Helicops phantasma</i>	IBSP 66089	-	Brasil, Tocantins, Porto Nacional	-10,6988	-48,4122	Presente estudo
<i>Helicops phantasma</i>	MZUSP 14917	-	Brasil, Tocantins, Lajeado, UHE Lajeado	-9,7591	-48,3884	Presente estudo
<i>Helicops phantasma</i>	MZUSP 14906	GenBank	Brasil, Tocantins, Lajeado	-9,7591	-48,3884	Moraes-da-Silva et al., 2021
<i>Helicops polylepis</i>	MTR 12961	GenBank	Brasil, Amazonas São Sebastião, Rio Abacaxis	-4,3089	-58,6364	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops polylepis</i>	MTR 13320	GenBank	Brasil, Amazonas, Maruim, Rio Abacaxis	-2,3573	-63,7714	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops tapajonicus</i>	MPEG 25735	-	Brasil, Pará, Aveiro, Próximo à Brasília Legal	-3,9224	-55,5942	Presente estudo
<i>Helicops trivittatus</i>	CHUNB 45423	-	Brasil, Tocantins, Caseara	-9,2707	-49,9741	Presente estudo
<i>Helicops trivittatus</i>	CHUNB 45427	-	Brasil, Tocantins, Caseara	-9,2707	-49,9741	Presente estudo
<i>Hydrops triangularis</i>	MZUSP 14297	GenBank	Brasil, Tocantins, UHE Luis Eduardo Magalhães	-10,0168	-48,4536	Zaher et al., 2009
<i>Hydrops triangularis</i>	LSUMZH 3105	GenBank	Peru, Loreto	-4,2926	-74,2657	Lawson et al., 2005
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	MZUSP 19497	GenBank	Brasil, Rondônia, Porto Velho, UHE Jirau, Mutum	-8,5508	-63,6992	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	MNHN 1996.7886	GenBank	Guiana Francesa, Petit Saut, RN1 road between Kourouand	-5,0829	-52,9726	Vidal et al., 2000

Tabela 1 – Continuação

Espécie	Tombo Original	Origem	Localidades	Latitude	Longitude	Referências
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	KU 214900	GenBank	Peru, Madre de Dios, Puerto Maldonado, Cuzco Amazônico, 15km E	-12,5833	-69,0833	Pyron et al., 2011
<i>Coluber constrictor</i>		GenBank	-	-	-	Burbrink et al., 2008
<i>Diadophis punctatus</i>		GenBank	-	-	-	Pinou et al., 2004
<i>Psomophis joberti</i>		GenBank	-	-	-	Zaher et al., 2009
<i>Cubophis cantherigerus</i>		GenBank	-	-	-	Vidal et al., 2000
<i>Hydrodynastes gigas</i>		GenBank	-	-	-	Zaher et al., 2009
<i>Sordelina punctata</i>		GenBank	-	-	-	

Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Extração e amplificação de DNA

Para aquisição do DNA, as amostras de tecidos (músculo, fígado ou escama) devidamente conservadas em álcool absoluto foram submetidas ao protocolo de extração com fenol clorofórmio (Sambrook et al., 1989). Após o processo de extração do DNA, as sequências parciais dos genes mitocondriais e nucleares foram amplificadas através da técnica de reação em cadeia de polimerase (PCR), conforme o protocolo utilizado por Moraes-da-Silva et al. (2019), utilizando os *primers* descritos na **Tabela 2**.

Tabela 2 – Lista dos marcadores e *primers* utilizados nas análises moleculares.

Marcador	Nome	Primers/Sequência	Referência
16S	16SF	5'- CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT -3'	Palumbi et al. 2002
	16SBR	5'- CTC CGG TTT GAA CTC AGA TCA -3'	
CYTB	L14910_cytbF	5' -GAC CTG TGA TMT GAA AAC CAY CGT TGT- 3'	Burbrink et al. 2000
	H16064_cytbR	5' -CTT TGG TTT ACA AGA ACA ATG CTT TA- 3'	
C-MOS (squamata)	S77_c-mos	5'-CATGGACTGGGATCAGTTATG-3'	Slowinski & Lawson, 2002
	S78_c-mos	5'-CCTTGGGTGTGATTTTCTCACCT-3'	
NT3	NT3_F3	5'- ATA TTT CTG GCT TTT CTC TGT GGC -3'	Noonan & Chippindale, 2006
	NT3_R4	5'- GCG TTT CAT AAA AAT ATT GTT TGA CCG G -3'	
BDNF	BDNF_F	5'- GAC CAT CCT TTT CCT KAC TAT GGT TAT TTC ATA CTT -3'	Noonan & Chippindale, 2006
	BDNF_R	5'- CTA TCT TCC CCT TTT AAT GGT CAG TGT ACA AAC -3'	
R35	R35_L75F	5'- TCTAAGTGTGGATGATYTGAT - 3'	Fry et al. 2006
	R35_H792R	5'- CATCATTGGRAGCCAAAGAA - 3'	

Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Os procedimentos para purificação dos produtos da PCR foram realizados através do método Acetato de Amônia e em seguida visualizado em gel de agarose 2%. O sequenciamento foi realizado no laboratório de genética da Universidade Federal de Pernambuco (sequenciador Genetic Analyzer 3500 ABI) e pela empresa norte-americana Eurofins Genomics (sequenciador Analyzers of DNA 3730xl ABI). Foram geradas duas fitas de DNA (*forward* e *reverse*) por meio do kit BigDye, seguindo o protocolo do fabricante do sequenciador.

Alinhamento de sequências e análises filogenéticas

As sequências nucleotídicas produzidas para os seis genes foram verificadas e alinhadas utilizando o algoritmo Muscle (Edgar, 2004) no programa Geneious v. R10. As hipóteses filogenéticas foram geradas através dos métodos de otimização de Máxima Verossimilhança (ML) e Inferência Bayesiana. A árvore de Máxima Verossimilhança foi estimada usando

alinhamento concatenado de sequências de mtDNA e nuDNA (3.383pb) de todas as amostras disponíveis para a tribo Hydropsini. A análise foi executada no programa raxmlGUI 2.0 (Edler et al., 2021) utilizando a configuração de ML + bootstrap rápido, com modelo de substituição TIM2+I+G e 1.000 réplicas de bootstrap. O modelo de substituição de nucleotídeos foi selecionado pelo Critério de Informação Bayesiano (BIC), por meio do programa jModeltest 2 (Darriba et al., 2012) em raxmlGUI 2.0.

Foi realizada uma análise de Inferência Bayesiana (BI) implementada no programa BEAST v.2.6.3 (Bouckaert et al., 2019), utilizando o alinhamento concatenado dos genes mtDNA e nuDNA (3.383pb). O software PartitionFinder2 foi utilizado para identificar esquemas de particionamento e os modelos de substituição de nucleotídeos mais adequados (Lanfear et al., 2017), sendo encontrados sete partições avaliadas pelo BIC (**Tabela 3**). Foi executada uma análise para 100 milhões de gerações (MCMC), usando um relógio molecular estrito e a especiação foi modelada através de um processo de Yule (parâmetro de geração da árvore). A verificação da estacionaridade foi realizada no programa Tracer v1.7.1 (Rambaut et al., 2018), com a finalidade de garantir que todos os valores para o tamanho efetivo da amostra estivessem acima de 200 (ISS).

Tabela 3 – Melhores esquemas de particionamento e modelos de substituição de nucleotídeos selecionados pelo PartitionFinder2 para genes 16S, Cytb, Cmos, NT3, BDNF e R35.

Esquemas de particionamento	Modelos
16S, CYTB_pos3	TRN+I+G
R35_pos2, R35_pos3, NT3_pos2, R35_pos1, CYTB_pos1, CMOS_pos2	HKY+G
CYTB_pos2	TRN+G
CMOS_pos3, CMOS_pos1	K80
BDNF_pos3, NT3_pos1	K80+I+G
NT3_pos3	HKY+G
BDNF_pos1, BDNF_pos2	JC

Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Delimitação das linhagens

Para a identificação das linhagens foi realizada uma análise de delimitação de espécies por meio do método PTP (Zhang et al., 2013), usando a árvore de Máxima Verossimilhança (ML). As sequências gênicas foram implementadas no servidor web PTP (<http://species.h-its.org/ptp/>), para uma busca de 500 milhões de gerações, com *thinning* definido em 100 e *burn-in* de 10%. Os primeiros 10% das genealogias amostradas foram descartados (*burn-in*). Adicionalmente, foi executada uma análise *Generalized Mixed Yule Coalescent* (GMYC) para delimitação de espécies (Pons et al., 2006; Fujisawa & Barraclough, 2013), executada no

software R v 4.1.1 (R Core Team, 2022) usando o pacote *Species Limits by Threshold Statistics* “SPLITS”, o qual possibilita calcular o número de *clusters*, classificando as taxas de bifurcação de um filograma como resultantes de processos de ramificações interespecíficas ou intraespecíficas das linhagens (Pons et al., 2006; Ezard et al., 2017). Por fim, a divergência genética (*p-distance* não corrigidas) entre clados/indivíduos foi calculada no programa MEGA v11.0.7, usando as sequências dos marcadores mitocondriais 16s e Cytb (Tamura et al., 2021).

2.2 Material e Métodos (Revisão Taxonômica)

Material examinado

Foram analisados 1281 exemplares pertencentes a espécies que exibem padrão dorsal verde com estrias, atribuíveis aos nomes *Helicops carinicaudus* (228), *H. infrataeniatus* (631), *H. modestus* (305) e *H. trivittatus* (117). O material pertence aos acervos de coleções científicas nacionais e foi analisado *in loco* através de visita técnica às instituições pertinentes, à exceção dos exemplares do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz (MZUESC), que foram cedidos através de empréstimo interinstitucional. O material tipo das espécies alvo encontra-se depositado em museus da Europa (Alemanha, Áustria e Inglaterra) e dos Estados Unidos e os dados destes espécimes foram obtidos por meio de fotografias e dados (medidas e contagens) enviados pelos curadores das respectivas instituições ou cedidas por colegas pesquisadores que tiveram acesso aos acervos dos museus no exterior. Os acrônimos das instituições seguem a padronização proposta por Sabaj (2020). Abaixo estão elencadas as instituições que abrigam o material examinado neste estudo:

- Coleção de Herpetologia do Centro de Estudos e Pesquisas Biológicas da Universidade Católica de Goiás (CEPB), Goiânia, Goiás;
- Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília – CHUNB, Brasília, Distrito Federal;
- Coleção de Herpetologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul – UFRGS, Porto Alegre, Rio Grande do Sul;
- Coleção de Herpetologia da Universidade Federal de Santa Catarina – CHUFSC, Florianópolis, Santa Catarina;
- Coleção Zoológica de Referência da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul – ZUFMS-REP, Campo Grande, Mato Grosso do Sul;
- Coleção Zoológica de Vertebrados da Universidade Federal de Mato Grosso – UFMT-R, Cuiabá, Mato Grosso;
- Fundação Ezequiel Dias – FUNED, Belo Horizonte, Minas Gerais;

- Instituto Butantan, Coleção Herpetológica Alphonse Richard Hoge – IBSP, São Paulo, São Paulo;
- Instituto Vital Brazil – IVB, Niterói, Rio de Janeiro;
- Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul – MCN, Porto Alegre, Rio Grande do Sul;
- Museu de Ciências Naturais, Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais – MCNR, Belo Horizonte, Minas Gerais;
- Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul – MCP, Porto Alegre, Rio Grande do Sul;
- Museu de Biologia Professor Mello Leitão, Coleção Zoológica – MBML, Santa Tereza, Espírito Santo;
- Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas “Adão José Cardoso” – ZUEC-REP, Campinas, São Paulo;
- Museu de História Natural Capão da Imbuia – MHNCI, Curitiba, Paraná;
- Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – MNRJ, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro;
- Museu Paraense Emílio Goeldi – MPEG, Belém, Pará;
- Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – MZUSP, São Paulo, São Paulo;
- Coleção Herpetológica do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz – MZUESC, Ilhéus, Bahia;
- Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG, Belo Horizonte, Minas Gerais;
- Academy of Natural Sciences – ANSP, Philadelphia, USA;
- American Museum of Natural History – AMNH, New York, USA;
- British Museum of Natural History – BMNH, Londres, Inglaterra;
- Naturhistorisches Museum Wien – NMW, Viena, Áustria;
- Zoological Museum Hamburg – ZMH, Hamburg, Alemanha.

Dados geográficos

As coordenadas de localidades de cada exemplar analisado foram obtidas dos catálogos físicos ou da base de dados digitalizados de cada instituição. Na impossibilidade de obter dados precisos das localidades, as coordenadas foram estimadas com base em informações toponímicas disponíveis em *gazetteers* (Paynter & Traylor 1991) e quando necessário, as coordenadas foram refinadas utilizando o software Google Earth Pro versão 7.3.1.4507. A produção dos mapas foi realizada com auxílio do software Quantum GIS 2.18.28 (QGIS Development Team 2018; datum = SIRGAS 2000).

Caracteres Morfológicos Analisados

Foram coletados dados morfológicos qualitativos (coloração, escutelação e morfologia do hemipeniana) e quantitativos merísticos e morfométricos (contagens de escamas e proporções corporais) de todos os exemplares analisados. Para as contagens de escamas ventrais e subcaudais e de escudos cefálicos foram seguidos os parâmetros estabelecidos por Dowling (1951) e Peters (1964), respectivamente. Os parâmetros morfológicos seguiram Moraes-da-Silva et al. (2019). Um paquímetro digital com precisão de 0.01 mm foi utilizado para tomar medidas de proporções cefálicas e diâmetro do tronco (todas as medidas morfométricas se restringiram a espécimes com cabeça e/ou corpo intactos). Para as medidas de comprimento rostro-cloacal e da cauda foi utilizada uma fita métrica flexível com precisão de 1.0 mm, estendida sobre o corpo de cada exemplar (Moraes-da-Silva et al. 2019). Considerando que as espécies estudadas representam linhagens independentes e com polimorfismo intraespecífico, a caracterização do padrão ventral foi feita de forma independente para cada espécie alvo. Segue abaixo a descrição detalhada dos parâmetros dos caracteres analisados.

Escutelação (Qualitativo)

Condição da escama nasal: dividida ou semi-dividida;

Escama loreal: presente ou ausente;

Maior escama supralabial: registra-se, dentre as escamas supralabiais, aquela com maior área;

Condição da escama pré-frontal: dupla ou fusionada;

Condição da escama anal: inteira ou dividida;

Intensidade das quilhas dorsais: classificação das quilhas ao longo das fileiras de escamas dorsais entre os graus de proeminência: ausente, fraca, moderada e forte.

Nota: O grau de proeminências das quilhas dorsais, seguiu os parâmetros definidos na literatura (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019), mas a distinção entre as condições “fraca” e “moderada” requer reavaliação.

Escutelação e Dentição (Quantitativos merísticos)

Número de fileiras de escamas dorsais: contagem realizada na região anterior (imediatamente posterior à articulação quadrato-mandibular, reserva-se um intervalo equivalente ao comprimento da cabeça do espécime e a partir deste se inicia a contagem das escamas), meio do corpo (ponto médio do comprimento rostro-cloacal) e próximo a cloaca (distância equivalente ao comprimento da cabeça do espécime, anterior à cloaca);

Número de escamas ventrais: número total de placas ventrais, exceto o escudo cloacal;

Número de escamas subcaudais: quantidade de escamas na superfície ventral da cauda, contadas entre a cloaca e a escama terminal caudal;

Número de escamas supralabiais: quantidade de escamas que contornam a margem superior da boca (contadas em ambos os lados, a partir da primeira escama após a rostral, até a última escama no canto superior da boca);

Número de escamas supralabiais em contato com a órbita: quantidade e ordem das escamas em contato com limite inferior da órbita ocular;

Número de escamas infralabiais: quantidade de escamas que contornam a margem inferior da boca (contadas em ambos os lados, a partir da primeira escama após a sinfisa, até a última escama no canto inferior da boca);

Número de escamas infralabiais em contato com a mentoniana anterior: número de escamas infralabiais em contato com a margem externa da escama mentoniana anterior;

Número de escamas infralabiais em contato com mentoniana posterior: número de escamas infralabiais em contato medial com a margem externa da escama mentoniana posterior;

Número de escamas pré e pós-oculares: número de escamas posicionadas nos limites anterior (pré-oculares) e posterior (pós-oculares) da órbita ocular, em ambos os lados da cabeça;

Número de escamas temporal primária e secundária: quantidade e sequência (primárias e secundárias) de escamas na região temporal em ambos os lados da cabeça;

Número de dentes maxilares pré-diaستمائس: quantidade de dentes do maxilar direito, anterior ao diastema.

Nota (escudos cefálicos): A notação "lado direito / lado esquerdo" denota contagens de ambos os lados da cabeça, enquanto o sinal "+" é aqui empregado para expressar fórmulas oculares e temporais em um único lado da cabeça (por exemplo, "oculares 1 + 2", "temporais 1 + 2"). No entanto, em casos de assimetria relacionadas a oculares e temporais também podem aparecer usando o sistema "lado direito / lado esquerdo" (por exemplo, "temporais 1 + 1/1 + 2").

Caracteres de Coloração (Qualitativos)

Padrão dorsal: presença ou ausência de estrias dorsais;

Padrão ventral: presença ou ausência de manchas ventrais;

Formato do desenho ventral: bandas ventrais, faixas longitudinais e manchas semilunares;

Variação da condição formato do desenho ventral: três faixas longitudinais, bandas + faixa longitudinal, bandas + 3 faixas longitudinais, bandas irregulares (difusas, esparsas, conectadas ou não nas bordas).

Caracteres de Coloração (Quantitativos)

Número de estrias dorsais no tronco: quantidade de estrias no tronco (contadas transversalmente na região mediana);

Número de estrias dorsais na cauda: quantidade de estrias na cauda (contadas transversalmente na cauda);

Número de escamas presentes em cada estria: quantidade de escamas que compõem cada uma das estrias, contadas transversalmente na região mediana do tronco.

Caracteres Quantitativos Morfométricos

Comprimento rostro-cloacal: medida correspondente à distância entre a extremidade do focinho (escama rostral) até o limite posterior da escama anal;

Comprimento da cauda: medida que compreende a distância entre o limite posterior do escudo cloacal até o final da escama terminal caudal;

Comprimento total: medida correspondente à soma do comprimento rostro-cloacal mais o comprimento da cauda;

Distância entre narinas: distância na linha transversal entre os orifícios nasais direito e esquerdo;

Diâmetro do olho: medida correspondente à distância entre as margens anterior e posterior da órbita, tomada apenas de exemplares com olhos intactos;

Distância entre os olhos: distância tomada na linha transversal entre os olhos direito e esquerdo;

Distância entre a rostral e o olho: medida tomada do lado direito, a partir da extremidade da rostral até a margem anterior da órbita ocular;

Distância entre narina e o olho: medida tomada do lado direito, entre a margem posterior do orifício nasal e o ponto mais anterior da circunferência ocular;

Comprimento da cabeça: medida tomada do lado direito da cabeça, a partir da extremidade da escama rostral até a articulação quadrato-mandibular;

Largura da cabeça: corresponde à maior distância transversal entre as faces laterais da cabeça;

Altura da cabeça: corresponde à medida tomada na vertical, no limite posterior das escamas parietais;

Largura do pescoço: medida tomada transversalmente, na região de maior estreitamento imediatamente às articulações quadrato-mandibulares;

Distância entre loreais: medida tomada transversalmente entre as regiões centrais das duas escamas loreais;

Diâmetro no meio do corpo: medida tomada em orientação transversal na região mediana do tronco.

Morfologia hemipeniana

Foram extraídos e preparados 65 hemipênis de representantes das populações amostradas das espécies *H. carinicaudus* (n = 12), *H. infrataeniatus* (n = 42), *H. modestus* (n =

9) e *H. trivittatus* (n = 2). As características qualitativas consideradas informativas referem-se às variações de forma do órgão, ornamentação (e.g., distribuição e tamanho de espinhos, espículas e presença de cálices), estrutura e orientação do sulco espermático, grau de desenvolvimento e orientação dos lobos em relação ao corpo e capitação. Por se tratar de uma abordagem populacional ampla, é esperado que muitos destes parâmetros sejam conservativos, porém quaisquer variações, ainda que sutis, podem ser informativas para delimitação de espécies, especialmente se combinadas a outros parâmetros intrínsecos (caracteres morfológicos e moleculares) e extrínsecos (distribuição geográfica) (ver Zaher, 1999). A determinação sexual foi previamente verificada através da presença externa do hemipênis, quando os órgãos aparecem semi-evertidos nos espécimes fixados. Na ausência do órgão visível externamente, foi necessário realizar uma incisão superficial na região mediana da cauda, entre as escamas subcaudais, para confirmação do sexo. Quando necessária a extração do hemipênis, foi retirado apenas um único órgão por espécime, com uma incisão feita até a altura da 15ª subcaudal para facilitar a exposição do órgão e do músculo retrator do hemipênis (*retractor penis magnus*).

A preparação de hemipênis de espécimes preservados seguiu o protocolo de Pesantes (1994), com adaptações de Zaher & Prudente (2003), conforme detalhado na sequência. Depois de extraído, o órgão foi imerso em solução de hidróxido de potássio (KOH) concentrado a 2% por um tempo necessário até o completo amolecimento do tecido muscular, para facilitar o processo de eversão manual. O procedimento de eversão foi realizado com o auxílio de lupa e pinças de ponta romba, para evitar perfurações. Em seguida os órgãos foram submetidos a lavagem em água corrente e, posteriormente, preenchidos com solução de vaselina colorida (azul) aquecida em banho-maria. À continuidade, os hemipênis foram imersos por um tempo de até cinco minutos em solução alcoólica do corante Vermelho de Alizarina para destacar as estruturas calcificadas (espinhos e espículas), conforme as técnicas de Nunes et al. (2012, 2014). Finalmente, os hemipênis preparados foram armazenados em recipientes com solução alcoólica a 70%. A terminologia anatômica seguiu as propostas de Dowling & Savage (1960) e Zaher (1999).

Delimitação das Unidades Taxonômicas Operacionais (UTOs)

As Unidades Taxonômicas Operacionais (UTOs) representam agrupamentos hipotéticos baseados em similaridades e parâmetros de distribuição, cuja consistência é testada pela congruência de sua caracterização com conceitos atrelados a entidades evolutivas (espécies plenas). Aqui, as UTOs foram definidas com base na combinação de evidências moleculares e caracteres morfológicos (e.g., padrão ventral e foliose), ao passo que as bacias hidrográficas

serviram como potenciais delimitadores geográficos (i.e., bacias do Atlântico Leste, Sudeste e Sul, São Francisco, Paraguai, Paraná, Tocantins-Araguaia e Uruguai), em associação com os domínios fitogeográficos (i.e., Cerrado; Mata Atlântica e Pampa), bem como as cadeias de montanhas da Serra do Mar e Serra da Bocaina.

Análises estatísticas

Inicialmente todas as variáveis foram submetidas ao teste de normalidade e homocedasticidade, através dos testes de Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente. Quando estes testes foram significativos ($P > 0,05$) as variáveis foram submetidas ao teste paramétrico de comparações de médias da Análise de Variância (ANOVA) e quando houve violação de qualquer dos pressupostos ($P < 0,05$; normalidade e homocedasticidade) foi empregado teste não-paramétrico (Welch's ANOVA) (Sokal & Rohlf, 1995; Lix et al. 1996; Zar, 1999; McDonald, 2008). Quando comparadas mais de duas amostras independentes nestes testes, foi utilizado o teste de *post-hoc* Turkey (ANOVA) ou Games-Howell (Welch's ANOVA), que tem por finalidade expressar as diferenças entre grupos comparados aos pares. Os resultados descritivos foram apresentados conforme a notação “min – máx ($X \pm SD$, n)” onde, X = média; SD = desvio padrão, e n = número da amostra; os valores subscritos ao valor F representam graus de liberdade.

Para avaliar a presença de dimorfismo foram testadas as variáveis do número de escamas ventrais, subcaudais, comprimento da cabeça e razão comprimento da cauda/comprimento total, através dos testes da análise de variância (ANOVA ou Welch ANOVA). Quando detectada a presença de dimorfismo sexual ($P < 0.05$), os dados de machos e fêmeas foram tratados separadamente.

Foram também realizadas análises multivariadas de componentes principais (PCA) e de função discriminante (DFA) para avaliar como as variáveis quantitativas se comportam no espaço multivariado, potencialmente sugerindo a identidade de grupos morfológicos. A PCA consiste na redução das variáveis brutas, sem a necessidade de determinação *a priori* dos grupos e serve como uma abordagem exploratória que pode expressar eventuais diferenças responsáveis por agrupamentos entre UTOs. Já A análise de função discriminante (DFA) compreende uma abordagem marcada pela determinação *a priori* de grupos com a prerrogativa de minimizar as similaridades individuais e realçar as diferenças entre os grupos pré-determinados (Manly, 2000).

Considerando que as variações ontogenéticas podem provocar viés analítico em decorrência de alometria, somente dados morfométricos brutos de indivíduos adultos foram utilizados nas análises de componentes principais e função discriminante. A determinação da

maturidade sexual seguiu os parâmetros estabelecidos na literatura especializada (Aguilar & Di-Bernardo, 2005; Scartozzoni, 2009): *Helicops carinicaudus* (CRC: fêmeas ≥ 435 mm; machos ≥ 305 mm), *H. infrataeniatus* (CRC: fêmeas ≥ 335 mm; machos ≥ 215 mm; *H. modestus* (CRC: fêmeas ≥ 329 mm; machos ≥ 235 mm) e *H. trivittatus* (CRC: fêmeas ≥ 348 mm; machos ≥ 350 mm). As análises de estatística descritiva e multivariadas foram realizadas no software SPSS Statistics 24.0 (SPSS Inc., 2008).

Critério para delimitação de linhagens

Considerando que o objetivo deste estudo foi avaliar as variações geográficas das populações do grupo de espécies de dorso verde estriado do gênero *Helicops*, com a finalidade de reconhecer seus limites taxonômicos, recorreu-se a uma abordagem fundamentada em taxonomia integrativa, sem hierarquização dos critérios utilizados (Padial et al., 2010; Pante et al., 2015). Portanto, o reconhecimento das linhagens hipotéticas, às quais pode ser conferido o *status* de espécie plena, foi baseado no conceito filogenético de espécie, o qual compreende parâmetros de diagnose, presentes em agrupamentos de populações que compartilham combinações únicas de estados de caracteres (Cracraft, 1983) ou ainda, na eventualidade de constatar diversidade críptica (entidades independentes com morfologia indistinguível reunidas sob um mesmo nome), foram empregados os critérios geográficos e genéticos para delimitação das linhagens (Bickford et al., 2007). Adicionalmente, mesmo que tais agrupamentos de populações ocorram em parapatria em determinadas áreas da distribuição, presume-se que estas sejam metapopulações evoluindo separadamente (De Queiroz, 2007). Por fim, reconhecendo que uma amostra global, atribuída a uma espécie possa incluir indivíduos que não contemplam plenamente a diagnose a ela designada, admite-se uma flexibilidade de 5% de variação, ou seja, que no mínimo 95% dos indivíduos de uma mesma amostra populacional, devem ser integralmente concordantes com a diagnose que permita o seu reconhecimento como espécie independente (Wiens & Servedio, 2000).

3 ARTIGO 1 – EVOLUÇÃO DOS PADRÕES DE COLORAÇÃO E ORNAMENTAÇÃO DAS ESCAMAS NA TRIBO HYDROPSINI, COM ÊNFASE NO GÊNERO *HELICOPS* WAGLER, 1828 (SERPENTES: XENODONTINAE)

Antonio Moraes-da-Silva^{1,2}, Felipe Franco Curcio^{2,3}, Pedro M. Sales Nunes¹

¹Departamento de Zoologia/Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, Avenida Professor Moraes Rego, 1235, Cidade Universitária, 50670-901, Recife, Pernambuco, Brazil.

²Departamento de Biologia e Zoologia, Instituto de Biociências/Programa de Pós-Graduação em Zoologia–PPGZOO, Universidade Federal de Mato Grosso, Av. Fernando Corrêa da Costa, 2367, 78060-900, Cuiabá, Mato Grosso, Brazil.

³Instituto Nacional de Áreas Úmidas, Av. Fernando Corrêa da Costa, s/nº, 78060-900, Cuiabá, Mato Grosso, Brazil.

RESUMO

A evolução das variações de cor e de ornamentação das escamas na tribo Hydropsini jamais foi interpretada à luz de cenários filogenéticos representativos da diversidade do grupo. Especialmente dentro do gênero *Helicops*, as similaridades compartilhadas por determinados táxons são sugestivas de grupos fenéticos que não são corroborados pelas filogenias recentes baseadas em dados moleculares. Neste estudo, com base em uma filogenia abrangente da tribo utilizando seis marcadores genéticos (quatro nucleares e dois mitocondriais), realizou-se a reconstrução indireta de estados de caracteres referentes às quilhas dorsais, coloração do dorso e do ventre das linhagens de Hydropsini, com densa amostragem do gênero *Helicops* (14 espécies nominais). Os resultados indicam que a presença e a intensidade das quilhas dorsais sustentam, não só o monofiletismo de *Helicops*, mas também de um clado contendo espécies com selas dorsais (*H. angulatus* e *H. gomesi*) e ao menos duas espécies com manchas no dorso (*H. hagmanni* e *H. polylepis*). Já com relação à coloração dorsal e ventral, a maioria das otimizações mostra ambiguidade, embora alguns estados claramente derivados (autapomórficos ou sinpomórficos) possam se manifestar no clado das espécies de selas dorsais e nos terminais *H. boitata* (dorso e ventre), *H. nentur*, *H. tapajonicus* (dorso) e *H. polylepis* (ventre). A complexidade dos processos atrelados à evolução da coloração no gênero *Helicops*, requer novos esforços com maior amostragem das espécies nominais para ajudar a esclarecer aspectos ainda ambíguos revelados pela reconstrução dos diversos estados de caracteres.

Palavras-chave: Homoplasias; Otimização; Simplesiomorfias; Autapomorfias; Cobras d'água.

ABSTRACT

The evolution of coloration patterns and scale ornaments (keels) in the tribe Hydropsini has never been assessed in the light of taxonomically representative phylogenies. Especially in the genus *Helicops*, most phenetic clusters do not reflect monophyletic groups in the most recent phylogenetic studies based on molecular data. Herein, we provide indirect optimizations of character states associated to color pattern and scale keels of the tribe Hydropsini on an original phylogeny based on four nuclear and two mitochondrial markers containing a dense sample of the genus *Helicops* (14 nominal species). Our results indicate that the presence and strength of scale keels support not only the monophyly of *Helicops*, but also a clade containing the species with dorsal saddles (*H. angulatus* and *H. gomesi*) and at least two spotted patterned taxa (*H. hagmanni* e *H. polylepis*). Regarding color pattern, most reconstructions reveal character ambiguity, although some clearly derived states (synapomorphies or autapomorphies) may characterize a clade of species with dorsal saddles, or corroborate the identity of particular terminals such as *H. boitata* (unique dorsum and venter), *H. nentur*, *H. tapajonicus* (unique dorsum), and *H. polylepis* (unique venter). The highly complex processes associated with the evolution of the different color patterns of *Helicops* require new efforts with more comprehensive taxonomic sampling as a mean to help clarifying ambiguous reconstructions obtained in this study.

Keywords: Homoplasy; Optimization; Sympleisiomorphy; Autapomorphies; Watersnakes.

INTRODUÇÃO

As cobras aquáticas neotropicais dos gêneros *Helicops* Wagler, 1828 (21 spp.), *Hydrops* Wagler, 1830 (três spp.) e *Pseudoeryx* Fitzinger, 1826 (duas spp.) formam um clado bem sustentado dentro da subfamília Xenodontinae Bonaparte, 1845, amplamente reconhecido na categoria de tribo sob o nome Hydropsini Dowling, 1975 (Zaher et al., 2009; Nogueira et al., 2019; Wallach et al., 2014; Moraes-da-Silva et al., 2022). Suas relações filogenéticas têm sido recorrentemente recuperadas na forma de dois componentes recíprocos, um dos quais incluindo *Hydrops* e *Pseudoeryx* como grupos irmãos e o outro aglutinando todos os terminais de *Helicops* amostrados até o momento com altos índices de suporte (Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021; Murphy et al., 2020, mas ver Zaher et al., 2009 e Costa et al., 2016).

Dentre os três gêneros de Hydropsini, a diversidade desproporcional de espécies de *Helicops* se reflete também no polimorfismo de parâmetros amplamente utilizados em taxonomia, tais como a ornamentação de escamas (i.e., quilhas) e os padrões de colorido. Entretanto, os graus de homoplasia e os consequentes níveis de universalidade dos diferentes estados de caráter associados a estes parâmetros dentro do gênero permanecem pouco compreendidos (Moraes-da-Silva et al., 2022).

Com relação à ornamentação das escamas, *Pseudoeryx* e *Hydrops* apresentam dorsais lisas. Já a presença de quilhas dorsais é uma sinapomorfia não ambígua compartilhada pelas 21 espécies conhecidas de *Helicops*, havendo ainda linhagens deste mesmo gênero com quilhas também sobre as escamas subcaudais (Kawashita-Ribeiro et al., 2013; Murphy et al., 2020). Não obstante, a intensidade das quilhas dorsais varia entre as espécies do gênero, refletindo estados de caráter cuja interpretação permanece opaca (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019).

Já no tocante à coloração, a diversidade de padrões de desenho do dorso e do ventre em *Helicops* tem magnitude muito maior do que nos gêneros *Hydrops* (com três espécies de padrão anelado) e *Pseudoeryx* (duas espécies combinando estrias e linhas pontilhadas no dorso e ventre frequentemente apenas com linhas pontilhadas) (Schargel et al., 2007; Albuquerque & Lema, 2008). Dentre as espécies de *Helicops*, são conhecidos pelo menos cinco padrões dorsais (Moraes-da-Silva et al., 2021) e um número comparável de padrões de desenho do ventre, sem contar as variações intraespecíficas ainda não devidamente investigadas (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019).

Especialmente com relação aos padrões de cor, a investigação da evolução dos diferentes estados de caráter dentro de *Helicops* encontra um elemento complicador, a

difficuldade de se realizar testes filogenéticos diretos, já que o estabelecimento de homologias primárias carece de orientação objetiva a partir de grupos externos com morfologia comparável. Considerando as propostas mais recentes de relacionamento, não é possível reconhecer um estado ancestral inequívoco, uma vez que os padrões de cor das principais linhagens recuperadas como grupos externos destoam em muito dos estados presentes no grupo interno, ainda que o enraizamento seja realizado na base de *Hydropsini* (Zaher et al., 2009; Moraes-da-Silva et al., 2021).

Com a publicação de estudos recentes trazendo topologias pautadas em dados moleculares (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021), bem como estudos não publicados baseados em caracteres morfológicos (Nunes, 2006), têm-se sedimentado cenários evolutivos sustentando que, ao menos no gênero *Helicops*, a grande maioria dos agrupamentos fenéticos orientados por padrões de cor não compreendem grupos monofiléticos, denotando diferentes níveis de homoplasia voltados à coloração do dorso e do ventre. Assim sendo, a grande maioria das hipóteses de homologia primária orientadas por cor caem por terra sob testes filogenéticos explícitos (Nunes, 2006). Já no tocante à ornamentação das escamas, a intensidade das quilhas pode sustentar clados internos no gênero *Helicops*, embora a delimitação dos estados de caráter ainda requeira revisão.

Dentre as filogenias mais recentes de *Hydropsini*, a amostragem taxonômica dos terminais do gênero *Helicops* vem sendo continuamente incrementada. Desde o estudo de Zaher et al. (2009), incluindo quatro espécies nominais e utilizando três marcadores moleculares, análises recentes trouxeram aumento progressivo deste contingente para seis (Costa et al., 2016, com dois marcadores), 11 e 12 terminais (Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021, ambas com cinco marcadores; Murphy et al., 2020, com quatro marcadores), atingindo pouco mais de 57% da diversidade atualmente conhecida do grupo. Estas topologias permitiram que a evolução de complexos de caracteres (e.g., modos reprodutivos) fosse explorada através da reconstrução indireta de seus estados, permitindo inferências de processos que até então permaneciam desprovidas de sustentação objetiva (e.g., Braz et al., 2016, 2018; Moraes-da-Silva et al., 2022).

Neste contexto, o presente estudo pretende explorar a evolução dos padrões de coloração e da ornamentação das escamas ao longo do corpo dentro das linhagens de *Hydropsini* com ênfase no gênero *Helicops* através do mapeamento de estados de caráter sobre uma topologia utilizando parcimônia simples. Para tanto, utilizamos uma análise filogenética inédita baseada em seis marcadores moleculares (quatro nucleares e dois mitocondriais) incluindo representantes de 14 espécies nominais de *Helicops*, além de uma espécie de cada um dos

demais gêneros da tribo. Os resultados obtidos foram discutidos em relação aos níveis de universalidade dos parâmetros em tela, bem como de seus sinais filogenéticos potenciais.

MATERIAL E MÉTODOS

Análise filogenética

A topologia foi composta por 31 terminais pertencentes a tribo Hydropsini tratados como grupo interno, incluindo representantes dos gêneros *Hydrops* (1), *Pseudoeryx* (1) e *Helicops* (29). O grupo externo incluiu representantes de táxons próximos de Hydropsini disponíveis no GenBank [*Coluber constrictor* (Colubrinae) Linnaeus, 1758, *Diadophis punctatus* Linnaeus, 1766 (Carphophiinae, *sensu* Zaher et al., 2009), *Psomophis joberti* (Sauvage, 1884) (Xenodontinae: Psomophiini), *Cubophis cantherigerus* (Bibron, 1840) (Xenodontinae: Alsophiini), *Sordellina punctata* (Peters, 1880) (Dipsadinae, *sensu* Pyron et al., 2013) e *Hydrodynastes gigas* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854) (Xenodontinae: Hydrodynastini)], resultando em uma matriz de dados contendo 37 terminais. A árvore filogenética combina 21 sequências geradas por este estudo e mais 16 sequências obtidas na base do GenBank. Os números de acesso no GenBank das sequências utilizadas nas análises aparecem na **Tabela 1** (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Nas análises moleculares foram utilizados dois marcadores mitocondriais [RNA ribossômico 16S (Palumbi et al., 2002) e cytochrome b (Burbrink et al., 2000)] e quatro nucleares [oocyte maturation factor Mos – Cmos (Slowinski & Lawson, 2002), Neurotrophin-3 – NT3 (Noonan & Chippindale, 2006), brain-derived neurotrophic fator – BDNF (Noonan & Chippindale, 2006), R35 (Fry et al., 2006)]. O DNA foi extraído de amostras de músculo, fígado ou escama preservada em álcool absoluto, através do protocolo de extração com Fenol Clorofórmio (Sambrook et al., 1989). A amplificação dos fragmentos de DNA foi realizada através da técnica de Reação em Cadeia da Polimerase (PCR) utilizando *primers* específicos, conforme os protocolos originais: para o gene 16S, 16SF e 16SBR (Palumbi et al. 2002); para o Cytb, L14910_cytbF e H16064_cytbR (Burbrink et al., 2000); para o C-mos, S77_c-mos e S78_c-mos (Slowinski & Lawson, 2002); para o NT3, NT3_F3 e NT3_R4; para o BDNF, BDNF_F e BDNF_F (Noonan & Chippindale, 2006); e para o R35, R35_L75F e R35_H792 (Fry et al., 2006). Os protocolos para amplificação, sequenciamento e edição de sequências de DNA seguiu Moraes-da-Silva et al. (2019, 2021).

Os produtos da PCR foram purificados através do método de Acetato de Amônia e visualizado em gel de agarose a 2%. O sequenciamento foi realizado pelo laboratório de

genética da Universidade Federal de Pernambuco (sequenciador Genetic Analyzer 3500 ABI) e pela empresa norte-americana Eurofins Genomics (sequenciador Analyzers of DNA 3730xl ABI). As fitas consensos (*forward* e *reverse*) foram geradas por meio do kit BigDye, seguindo o protocolo do fabricante do sequenciador. Os alinhamentos foram realizados no programa Geneious v. R10, utilizando o algoritmo Muscle (Edgar, 2004).

A árvore de Máxima Verossimilhança (ML) foi estimada usando alinhamento concatenado das sequências de DNA mitocondrial e nuclear (3.383pb) das amostras disponíveis para a tribo Hydropsini. A análise (ML) foi executada no programa raxmlGUI 2.0 (Edler et al., 2021) utilizando a configuração de ML + bootstrap rápido com modelo de substituição TIM2+I+G e 1.000 réplicas de bootstrap. O melhor modelo de substituição de nucleotídeos foi selecionado pelo Critério de Informação Bayesiano (BIC) no programa jModeltest 2 (Darriba et al., 2012) no raxmlGUI 2.0.

A análise de Inferência Bayesiana (BI) foi realizada no programa BEAST v.2.6.3 (Bouckaert et al., 2019), utilizando o alinhamento concatenado dos genes mtDNA e nuDNA (3.383pb). O PartitionFinder2 foi utilizado para identificar esquemas de particionamento e os modelos de substituição de nucleotídeos mais adequados (Lanfear et al., 2017), sendo encontrados sete partições avaliadas pelo Critério de Informação Bayesiano (BIC): TRN+I+G para 16S e Cytb_pos3; HKY+G para R35_pos2, R35_pos3, NT3_pos2, R35_pos1, Cytb_pos1 e Cmos_pos2; TRN+G para Cytb_pos2; K80 para Cmos_pos3 e Cmos_pos1; K80+I+G para BDNF_pos3 e NT3_pos1; HKY+G para NT3_pos3; JC para BDNF_pos1 e BDNF_pos2. Foi executada uma análise para 100 milhões de gerações (MCMC), usando um relógio molecular estrito e a especiação foi modelada através de um processo de Yule (parâmetro de geração da árvore). A verificação da estacionaridade foi realizada no programa Tracer v1.7.1 (Rambaut et al., 2018), com a finalidade de garantir que todos os valores para o tamanho efetivo da amostra estivessem acima de 200 (ISS). A divergência genética (*p-distance* não corrigidas) entre clados/indivíduos foi calculada no programa MEGA v11.0.7, usando as sequências do marcador moleculares 16S (Tamura et al., 2021).

Estabelecimento de homologias, delimitação de estados e reconstrução de caracteres

Assumindo a coloração do dorso e do ventre como caracteres respectivamente homólogos dentro da tribo Hydropsini, foram delimitados estados referentes aos padrões de desenho dorsal e ventral de cada uma das espécies nominais. Com relação à ornamentação das escamas dorsais, a presença das quilhas foi assumida como homóloga para o gênero *Helicops* e as diferentes manifestações de intensidade entre as espécies foram codificadas em estados de caracteres à luz de interpretações de estudos anteriores (Moraes-da-Silva et al., 2019) e

comparações diretas. A reconstrução dos estados de caráter foi feita através do software Mesquite 3.61 (Maddison & Maddison, 2019), tratando todos os caracteres como não ordenados e utilizando o comando “*trace → character history source → reconstruct ancestral states*”, empregando o método de parcimônia linear.

Tabela 1 – Números de acesso das sequências no GenBank de representantes da tribo Hydropsini (*Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx*) e táxons do grupo externo, incluídos nas reconstruções filogenéticas e na análise de genética. Os espécimes marcados com “xxxxxxx” referem-se às sequências geradas pelo presente trabalho [16S (ribossomal RNA); *Cytb* (cytochrome b); BDNF (brain derived neurotrophic fator); *C-mos* (oocyte maturation factor Mos), NT3 (Neurotrophin)]. Os números de acesso das sequências geradas neste trabalho serão fornecidos em futuras publicações.

Species	16S	<i>Cytb</i>	BDNF	<i>C-mos</i>	NT3	R35	Referências
<i>Helicops angulatus</i> (KU 214879)	GQ457738	-	JQ599027	GQ457857	-	-	Zaher et al., 2009; Grazziotin et al., 2012
<i>Helicops angulatus</i> (MTR 7588)	MN038116	-	MN032459	MN032472	MN032485	-	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops angulatus</i> (CAS 231757)	MT951599	-	-	MT951605	-	-	Murphy et al., 2020
<i>Helicops boitata</i> (UFMT-R 11940)	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops carinicaudus</i> (IBSP 88735)	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i> (IBSP 86520)	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i> (MNRJ 26295)	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i> (MNRJ 27150)	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i> (MNRJ 26893)	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i> (UFRGS 6743)	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	xxxxxxx	Presente estudo
<i>Helicops gomesi</i> (MZUSP 14186)	GQ457739	-	-	GQ457858	-	-	Zaher et al., 2009
<i>Helicops hagmanni</i> (MZUSP 11716)	MW219602	MW218475	-	-	MW218477	-	Moraes-da-Silva et al., 2021

Species	16S	Cytb	BDNF	C-mos	NT3	R35	Referências
<i>Helicops infrataeniatus</i> (IBSP 90403)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i> (IBSP 85293)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i> (UFRGS 6299)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops leopardinus</i> (DBV 88)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops leopardinus</i> (LGE 08896)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops leopardinus</i> (UFMT-R 11939)	MN038121	-	MN032452	MN032465	MN032479	-	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops leopardinus</i> (VLF 1821)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops modestus</i> (IBSP 84492)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops modestus</i> (IBSP 89076)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops nentur</i> (UFMG-R 2948)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops nentur</i> (ZUFMS-REP 2291)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops phantasma</i> (IBSP 66089)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops phantasma</i> (MZUSP 14906)	MW219601	-	MW218474	MW218473	MW218476	-	Moraes-da-Silva et al., 2021
<i>Helicops polylepis</i> (MTR 13320)	MN038119	-	MN032457	MN032466	MN032482	-	Moraes-da-Silva et al., 2019

Species	16S	Cytb	BDNF	C-mos	NT3	R35	Referências
<i>Helicops tapajonicus</i> (MPEG 25735)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops trivittatus</i> (CHUNB 45423)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops trivittatus</i> (CHUNB 45427)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Hydrops triangularis</i> (MZUSP 14297)	GQ457744	-	JQ599032	GQ457864	-	-	Zaher et al., 2009; Grazziotin et al., 2012
<i>Pseudoeryx plicatilis</i> (MZUSP 19457)	MN038115	-	MN032447	MN032460	MN032473	-	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Cubophis cantherigerus</i>	AF158475	AF544669	FJ433999	AF544694	FJ434100	EF144082	Vidal et al., 2000, 2007; Vidal & Hedges, 2002; Hedges & Kumar, 2009
<i>Hydrodynastes gigas</i>	GQ457743	-	JQ599031	GQ457863	-	-	Grazziotin et al., 2012; Zaher et al., 2009
<i>Psomophis joberti</i>	GQ457768	KX694887	KX694755	GQ457889	KX695043	-	Alencar et al., 2016; Zaher et al., 2009
<i>Sordellina punctata</i>	JQ598903	JQ598956	JQ599052	JQ599000	-	-	Grazziotin et al., 2012
<i>Coluber constrictor</i>	-	MF402779	-	MF402186	MF402515	MF402633	Myers et al., 2017
<i>Diadophis punctatus</i>	-	EU193763	EU402637	AF471122	EU390917	JN703085	Fontanella et al., 2008; Lawson et al., 2005; Wiens et al., 2008, 2012

Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

RESULTADOS

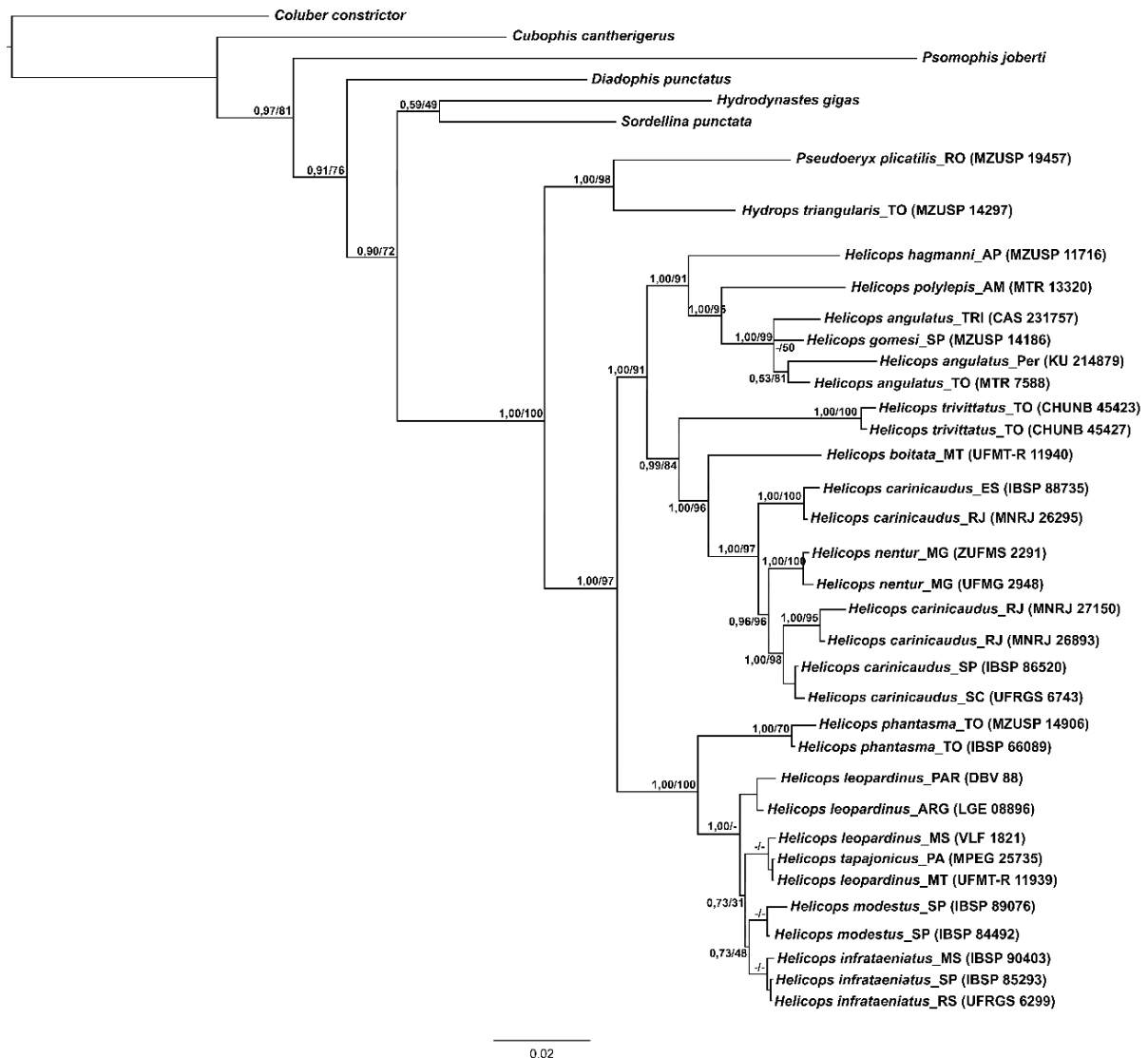
Análise filogenética

Uma vez que o escopo deste estudo se restringe à otimização de caracteres morfológicos sobre topologia pré-concebida, esta seção se concentrará apenas sobre a descrição sucinta da árvore filogenética obtida através das análises descritas na seção de Material e Métodos (**Figura 1**). Os resultados da otimização e a árvore aparecem editados e sem os grupos externos na **Figura 3**, representando estritamente os táxons de *Hydropsini*. As análises de Máxima Verossimilhança e Bayesiana resultaram em topologias idênticas quanto às relações entre os táxons nominais, variando pontualmente quanto à posição de alguns espécimes (terminais) sem desdobramentos de potencial nomenclatural relevante (ver CAP. III).

A tribo *Hydropsini* foi recuperada como um grupo monofilético, constante de dois subclados, um contendo os terminais correspondentes a *Hydrops triangularis* e *Pseudoeryx plicatilis* e o outro reunindo todos os terminais do gênero *Helicops* (ML=100; IB=1,00), corroborando as relações de grandes grupos recuperadas por Moraes-da-Silva et al. (2019, 2021). Internamente ao gênero *Helicops*, aparecem dois grandes componentes, ambos com altos índices de sustentação (ML=97; IB=1,00).

Já a irradiação de *Helicops* inclui três clados. O primeiro traz *H. hagmanni* como grupo-irmão de um componente formado por *H. polylepis*, *H. angulatus* e *H. gomesi* (ML=91; IB=1,00). Neste último componente, o terminal que representa *H. gomesi* está enraizado entre os terminais de *H. angulatus* (aqui recuperado como um grupo parafilético), com *H. polylepis* figurando como sua linhagem irmã. O segundo clado, grupo irmão do componente anterior, inclui *Helicops trivittatus* e *H. boitata* com linhagens sucessivas, esta última representando o grupo irmão de um clado formado por *H. nentur* e *H. carinicaudus* (ML=84; IB=0,99). Entretanto, *H. carinicaudus* compreende duas linhagens distintas, com *H. nentur* enraizada entre os terminais que as representam. Por fim, o terceiro clado (ML=100; IB=1,00), traz *H. phantasma* como grupo irmão de um componente que inclui três clados sucessivos incluindo terminais de *H. leopardinus*, *H. tapajonicus*, *H. modestus* e *H. infrataeniatus*. Entretanto, se por um lado as espécies de dorso estriado *H. modestus* e *H. infrataeniatus* aparecem como grupos irmãos, *H. leopardinus* configura um complexo polifilético com uma linhagem reunindo dois terminais provenientes respectivamente da Argentina e do Paraguai, seguida de um segundo clado incluindo dois terminais do centro-oeste do Brasil (MT e MS) com *H. tapajonicus* figurando como grupo irmão de um deles. Este segundo clado é que aparece como a linhagem irmã do componente formado por *H. modestus* e *H. infrataeniatus*.

Figura 1 – Hipótese filogenética para a tribo Hydropsini baseada na matriz concatenada dos genes 16S, Cmos, Cytb, BDNF, NT3 e R35. Os números antes dos nós indicam os valores de credibilidade da Inferência Bayesiana e bootstrap da Máxima Verossimilhança.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Estabelecimento de homologies e codificação de estados de caracteres

Para efeitos de reconstrução indireta, o padrão de coloração do dorso, o padrão de coloração do ventre, a presença de quilhas dorsais e subcaudais foram considerados caracteres independentes. A codificação dos estados (todos tratados como não ordenados) é apresentada a seguir, com as ilustrações correspondentes na **Figura 2**:

Ornamentação das escamas dorsais (Figura 2A): Quilhas dorsais ausentes (estado 0): condição presente dos gêneros *Hydrops* e *Pseudoeryx*. Quilhas dorsais presentes e moderadas (estado 1): presente na maioria dos terminais do gênero *Helicops*, à exceção de *H. angulatus*

(Linnaeus, 1758), *H. apiaka* Kawashita-Ribeiro et al., 2013, *H. cyclops* Cope, 1868, *H. gomesi* Amaral, 1921, *H. hagmanni* Roux, 1910, *H. pastazae* Shreve, 1934, *H. polylepis* Günther, 1861 e *H. scalaris* Jan, 1865, as quais apresentam Quilhas dorsais fortes (estado 2).

Dentro da tribo Hydropsini, a presença de quilhas nas escamas dorsais é restrita ao gênero *Helicops*, embora haja variação no tocante a sua intensidade entre as diferentes espécies. Moraes-da-Silva et al. (2019) reconheceram três variantes possíveis (quilhas fracas, moderadas e fortes) que foram computadas na diagnose comparativa das espécies conhecidas até então. Segundo estes autores, o reconhecimento de quilhas fortes mostrou-se inequívoco para as espécies *H. angulatus*, *H. apiaka*, *H. cyclops*, *H. gomesi*, *H. hagmanni*, *H. pastazae*, *H. polylepis* e *H. scalaris*. Já a presença de quilhas fracas foi apontada como uma condição restrita a *H. modestus* Günther, 1861, relegando a condição “moderada” para todas as demais espécies do gênero.

A presente análise permanece reconhecendo a condição de quilhas fortes como inequívoca para os mesmos táxons assim como referido por Moraes-da-Silva et al. (2019). Entretanto, o reconhecimento dos estados de quilhas “fracas” e “moderadas” não parece livre de subjetividade sob um olhar mais detalhado. Embora a maioria dos exemplares de *Helicops modestus* apresentem quilhas suaves ao longo de todo o corpo, há uma variação de intensidade das quilhas ao longo do corpo e de determinadas fileiras dorsais em um mesmo indivíduo das demais espécies. Via de regra, as escamas dorsais situadas mais próximas à linha do ventre e nas regiões anterior do corpo apresentam intensidade bem menor do que aquelas da região intermediária e posterior do tronco, impedindo uma definição discreta para que este estado de caráter possa ser objetivamente considerado distinta da condição presente em *H. modestus* (Moraes-da-Silva et al., 2019). Sendo assim, ficam determinados aqui apenas dois estados de caráter no tocante à intensidade das quilhas das escamas dorsais presentes em *Helicops* (estados 1 e 2), além da ausência simples, que caracteriza os gêneros *Hydrops* e *Pseudoeryx*.

Ornamentação das escamas subcaudais: Escamas subcaudais lisas (estado 0): presente nos gêneros *Hydrops* e *Pseudoeryx*, bem como na maioria das espécies do gênero *Helicops*. Escamas subcaudais quilhadas (estado 1): presente em *Helicops angulatus*, *H. apiaka*, *H. gomesi* e *H. scalaris*.

Padrão Dorsal (Figura 2 A): Estrias (estado 0): representado por listras escuras com largura igual ou superior a três fileiras de escamas dorsais percorrendo o dorso com fundo de coloração mais clara em tons variados. Presente no gênero *Pseudoeryx*, *Helicops trivittatus* (Gray, 1849), *H. carinicaudus* (Wied, 1824), *H. modestus* e *H. infrataeniatus* Jan, 1864. Manchas (estado 1): representado por manchas escuras, arredondadas ou irregulares, com

tamanho não excedendo três escamas em diâmetro, distribuídas em fileiras ao longo de todo o dorso. Presente em *H. acangussu* Moraes-da-Silva et al., 2022, *H. danieli* Amaral, 1938, *H. hagmanni*, *H. leopardinus* (Schlegel, 1837), *H. petersi* Rossman, 1976, *H. polylepis*, *H. scalaris* e *H. yacu* Rossman & Dixon, 1975. Selas (estado 2): dorso ornamentado por manchas grandes sequenciais em forma de sela. Presente em *H. angulatus*, *H. apiaka*, *H. cyclops* e *H. gomesi*. Manchas em forma de corrente (estado 3): dorso recoberto por três fileiras de machas conectadas entre si pelas bordas anteriores e posteriores, formando uma estrutura contínua e em forma de corrente, restrito a *H. boitata* Moraes-da-Silva et al., 2019. Uniforme (estado 4): dorso liso, com coloração uniforme em tons castanho ou verde escuro. Presente em *H. nentur* Costa et al., 2016 e *H. tapajonicus* Frota, 2005. Bandas (estado 5): manchas escuras dorsais fusionadas lateralmente formando bandas irregulares. Presente em *H. phantasma* Moraes-da-Silva et al., 2021. Anéis (estado 6): corpo circundado por anéis completos (simétricos ou assimétricos). Presente nas espécies do gênero *Hydrops*.

Padrão do Ventre (Figura 2 B): Linha em pontos (estado 0): ventre ornamentado por uma ou mais linhas sequenciais de pequenos pontos pretos de tamanhos variados. Dentre as espécies amostradas, está presente em *Pseudoeryx plicatilis* (Linnaeus, 1758). Banda anelar (estado 1): bandas formadas pela extensão dos anéis completos do dorso (simétricos ou assimétricos). Presente nas espécies do gênero *Hydrops triangularis* (Wagler, 1824). Xadrezado (estado 2): ventre ornamentado por manchas irregulares e alternadas recobrimdo as escamas ventrais configurando um padrão de desenho em xadrez. Amplamente difundido no gênero *Helicops*, estando presente em *H. acangussu*, *H. angulatus*, *H. apiaka*, *H. cyclops*, *H. gomesi*, *H. hagmanni*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. pastazae*, *H. petersi*, *H. phantasma*, *H. scalaris*, *H. tapajonicus* e *H. yaku*. Manchas semilunares (estado 3): ventre ornamentado por duas ou três fileiras de manchas em formato de meia lua dispostas transversalmente e em sequência. Presente em *H. carinicaudus*, *H. danieli*, *H. nentur* e *H. trivittatus*. Estriado (estado 4): ventre ornamentado por linhas contínuas longitudinais. Presente em *H. infrataeniatus*. Enegrecido (estado 5): Ventre completamente negro, com diminutos pontos levemente mais claros. Presente unicamente em *H. polylepis*. Linhas irregulares alaranjadas (estado 6): ventre ornamentado por manchas alaranjadas irregulares e dispostas em sequência formando linhas interrompidas sobre fundo amarelado ou castanho claro. Presente unicamente em *H. boitata*. Imaculado (estado 7): geralmente em tom creme uniforme, raramente apresentando vestígios esparsos de pigmentação melânica. Presente unicamente em *H. modestus*.

Figura 2 — Representação dos estados de caracteres referentes a coloração dorsal (A) e ventral (B) de representantes da tribo Hydropsini, indicando a codificação adotada neste estudo. Os asteriscos indicam as espécies selecionadas como referência para a codificação do grau de proeminência das quilhas dorsais, conforme Moraes-da-Silva et al. (2019) (*Pseudoeryx plicatilis* * = ausência de quilhas; *Helicops leopardinus* ** = quilhas moderadas; *H. angulatus* *** = quilhas fortes).



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

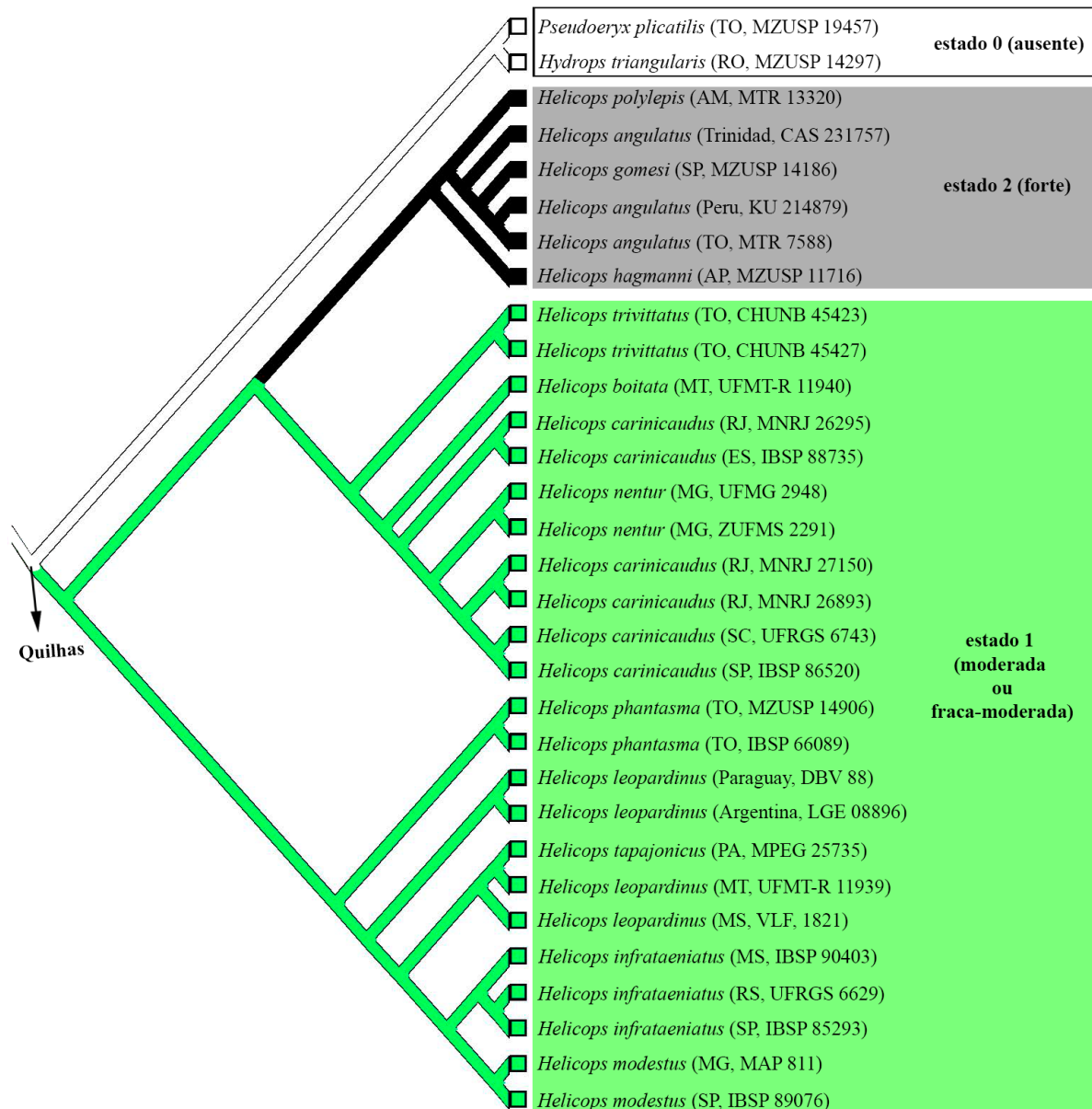
Reconstrução dos estados de caracteres

Ornamentação das escamas dorsais (Figura 3): A ausência de quilhas dorsais (estado 0), com retenção no clado formado por *Hydrops* e *Pseudoeryx* representa a condição plesiomórfica para Hydropsini, uma vez que todos os grupos próximos e tratados como grupos externos funcionais também apresentam escamas lisas (Moraes-da-Silva et al. 2019, 2021). Em contrapartida, a presença de quilhas moderadas (estado 1) é uma sinapomorfia do gênero *Helicops*, com o surgimento de quilhas fortes representando uma sinapomorfia de um clado mais interno, formado pelas espécies *H. angulatus*, *H. gomesi*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*.

Ornamentação das escamas subcaudais: sendo restrita, dentre as espécies amostradas, aos terminais de *H. angulatus* e *H. gomesi*, a presença de quilhas nas escamas

subcaudais aparece como uma sinapomorfia deste grupo, sendo sua ausência a condição plesiomórfica amplamente difundida em *Hydropsini*, bem como em seus grupos externos (Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021).

Figura 3 – Topologia simplificada ilustrando as relações entre as linhagens de *Hydropsini* amostradas neste estudo a partir da otimização do caráter evolução das quilhas dorsais.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Padrão dorsal (Figura 4): Quanto ao padrão dorsal, só podem ser considerados como inequivocamente derivados o padrão de selas (estado 2), que é otimizado como uma sinapomorfia de *Helicops angulatus* e *H. gomesi* (dentre as espécies amostradas), o padrão de manchas em corrente (estado 3), autapomórfico de *H. boitata* e o dorso uniforme (estado 4), convergente e respectivamente autapomórfico em *H. nentur* e *H. tapajonicus*. Já os demais estados codificados para a coloração dorsal são ambíguos e compreendem diversas

possibilidades de reconstrução. Estas possibilidades serão descritas a partir do nó que reúne os todos os três gêneros da tribo, passando subsequentemente para os nós menos inclusivos.

I) Estado ancestral de Hydropsini: os dados indicam ambiguidade para a condição ancestral da tribo entre os estados de (a) estrias (estado 0), (b) manchas (estado 1) e (c) anéis (estado 6).

a) Estrias (estado 0) como condição ancestral de Hydropsini: este cenário implicaria na homologia dos padrões de *Pseudoeryx*, *Helicops carinicaudus*, *H. infrataeniatus*, *H. modestus*, *H. nentur* e *H. trivittatus*, com as estrias representando uma simplesiomorfia dentro de *Helicops*. Alternativamente, a presença de anéis (estado 6) em *Hydrops* seria uma autapomorfia do gênero e a presença de manchas (estado 1) seria uma condição derivada convergente em dois clados de *Helicops*, um contendo *H. hagmanni* e *H. polylepis* e o outro contendo os terminais de *H. leopardinus*.

b) Anéis (estado 6) como condição ancestral de Hydropsini: neste cenário, a presença de estrias (estado 0) representaria uma autapomorfia de *Pseudoeryx* e teria surgido de forma independente no ancestral de dois grandes componentes de *Helicops*, um incluindo as linhagens *H. trivittatus* e as duas linhagens distintas de *H. carinicaudus*, e o outro nos terminais *H. infrataeniatus* e *H. modestus*. Já as manchas, novamente representariam homoplasias dos clados incluindo as espécies *H. hagmanni* e *H. polylepis* (uma origem) e os terminais de *H. leopardinus* (outra origem).

c) Manchas (estado 1) como o estado ancestral de Hydropsini: neste cenário, as estrias (estado 0) representariam condições derivadas e convergentes presentes em *Pseudoeryx* e nos respectivos clados de *Helicops* com dorso listrado; os anéis (estado 6) representariam uma autapomorfia do gênero *Hydrops* e manchas seriam homólogas entre todos os terminais de *Helicops* com este padrão, representando uma simplesiomorfia em níveis internos a este grupo.

II) Estado ancestral de Helicops: as reconstruções indiretas mostram os padrões (a) de estrias e (b) de manchas como possíveis condições ancestrais de *Helicops*.

a) Estrias (estado 0) como a condição ancestral de Helicops: assumindo um ancestral de estrias dorsais para *Helicops*, a presença de estrias em *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus*, *H. modestus* e *H. trivittatus* segue como uma simplesiomorfia, com o padrão em manchas (estado 1) surgindo homoplasticamente em dois clados, um contendo *H. hagmanni* e *H. polylepis* e o outro contendo todos os terminais de *H. leopardinus*.

b) Manchas (estado 1) como a condição ancestral de Helicops: neste cenário, a retenção das manchas nas espécies *H. hagmanni*, *H. polylepis* e *H. leoprdinus* refletiria uma condição

ancestral, ao passo que as estrias (estado 0) seriam homoplasias com origem nos clados das espécies com este padrão. Além disso, as bandas (estado 5) presentes em *H. phantasma* representariam uma modificação das manchas dorsais, que teriam se fundido lateralmente.

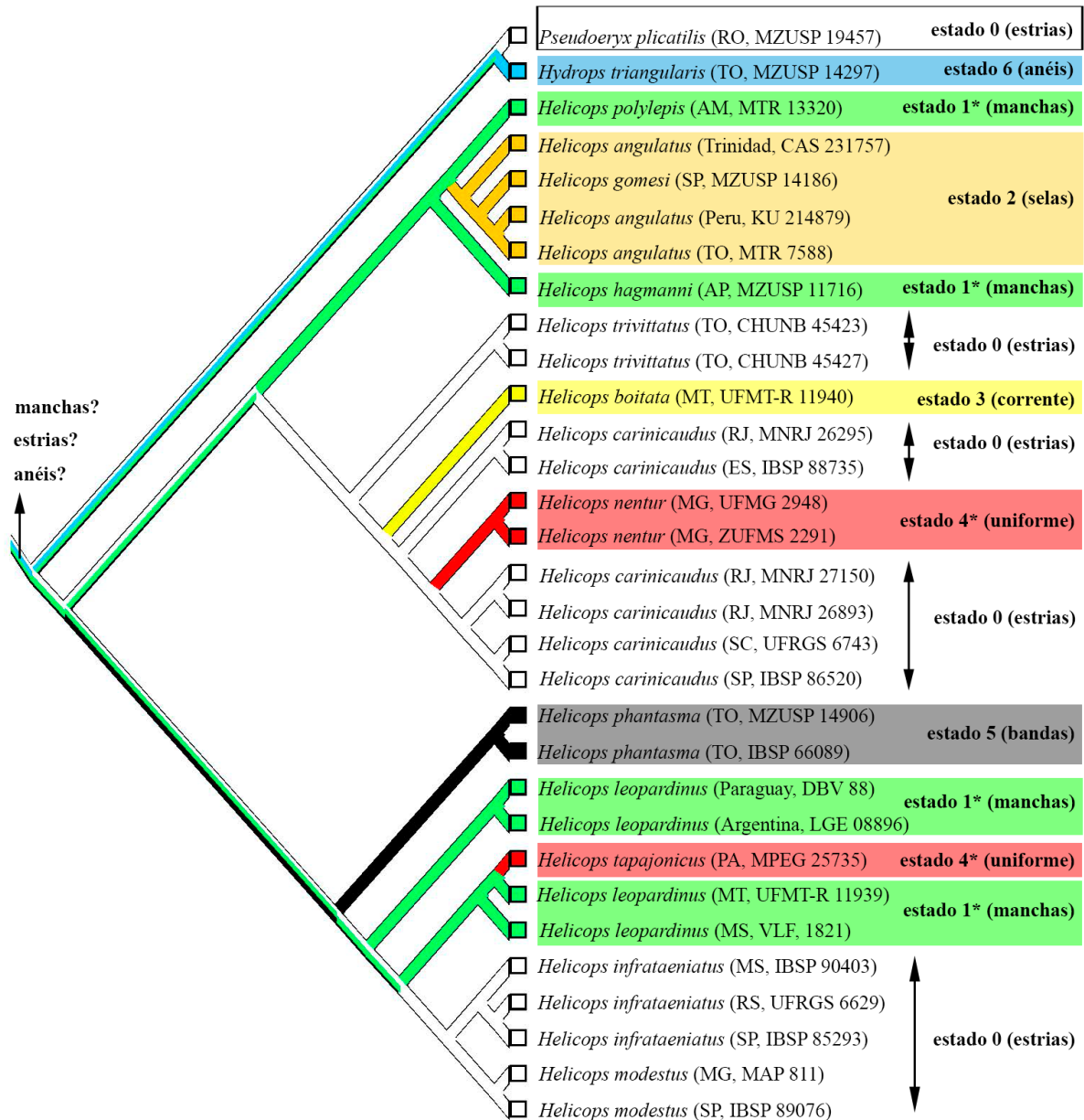
III) Estado ancestral do componente incluindo *Helicops phantasma*, *H. leopardinus*, *H. tapajonicus*, *H. infrataeniatus* e *H. modestus*: A condição ancestral neste componente é ambígua entre os padrões de (a) estrias (estado 0), (b) manchas (estado 1) e (c) bandas (estado 5).

a) Estrias (estado 0) como a condição ancestral deste componente: um ancestral com estrias (estado 0) para estes terminais implica em três eventos distintos. Um deles é o surgimento de bandas como autapomorfia de *H. phantasma*. Os outros dois eventos implicariam em surgimento independente das manchas (estado 1) ao menos duas vezes em clados contendo terminais sabidamente relacionados de *H. leopardinus*, com a perda autapomórfica destas marcações em *H. tapajonicus* (dorso uniforme, estado 4).

b) Manchas (estado 1) como a condição ancestral deste componente: sendo as manchas (estado 1) a condição ancestral do grupo, tanto as bandas (estado 5) de *H. phantasma* quanto as estrias do clado formado por *H. infrataeniatus* e *H. modestus* representariam condições derivadas, respectivamente com *status* de autapomorfia e sinapomorfia.

c) Bandas (estado 5) como a condição ancestral deste componente: se as bandas (estado 5) forem o estado ancestral do grupo, estas permaneceriam restritas a *H. phantasma* e a modificação deste padrão para o dorso em manchas (estado 1) estaria na base do clado que inclui *H. modestus*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. tapajonicus*. Já o padrão em estrias (estado 0) de *H. modestus* e *H. infrataeniatus* representaria uma sinapomorfia deste grupo, a partir da modificação do padrão em manchas de abrangência mais remota.

Figura 4 – Topologia simplificada ilustrando as relações entre as linhagens de Hydropsini amostradas neste estudo a partir da otimização do caráter evolução da coloração dorsal.

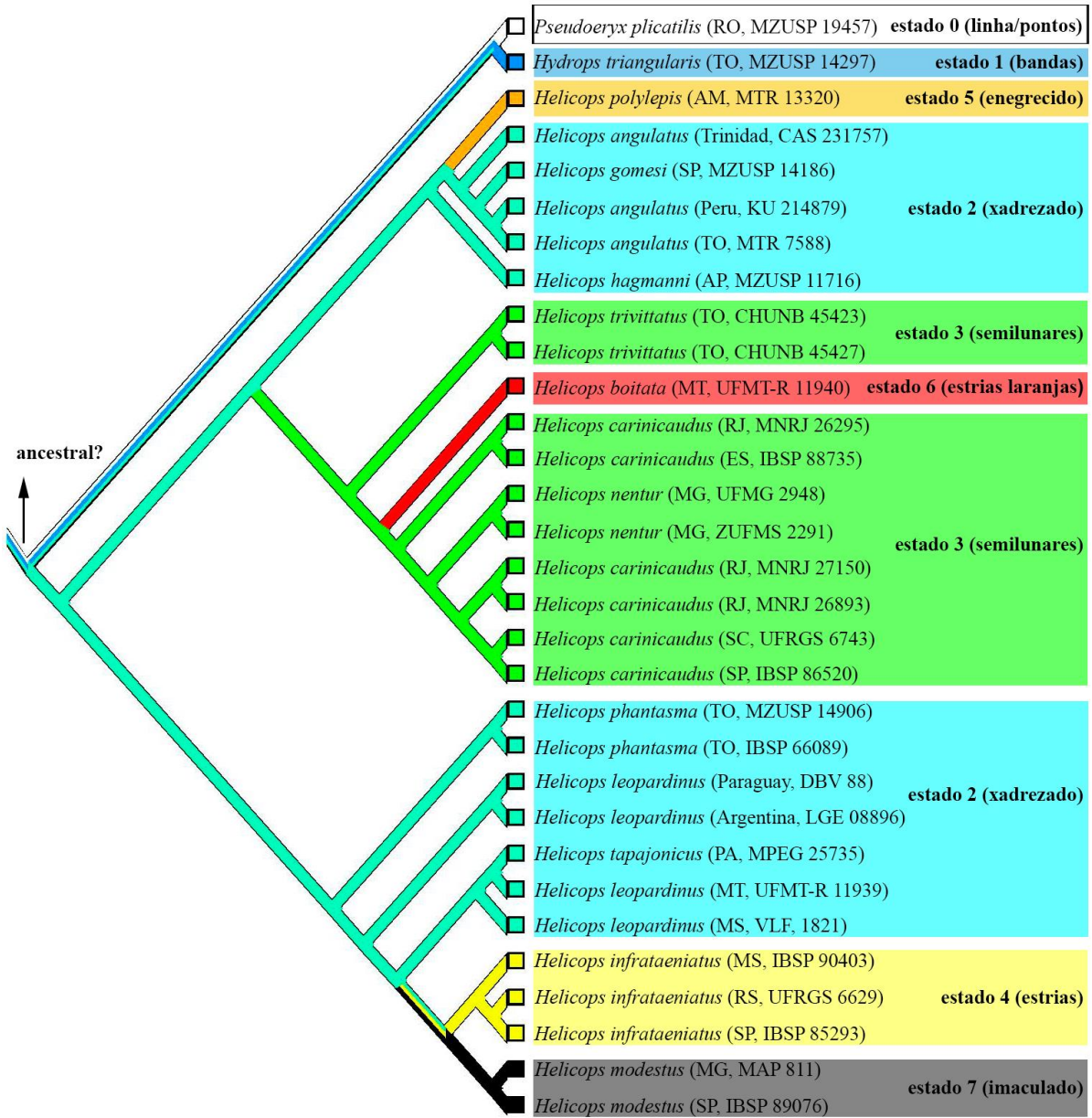


Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Padrão do ventre (Figura 5): a condição hipotética do padrão ventral para a raiz da tribo Hydropsini é ambígua, entre os estados 0 (estrias) e 1 (bandas anelares) presentes nos gêneros *Pseudoeryx* e *Hydrops*, respectivamente. Já para o gênero *Helicops* o padrão em manchas xadrezado aparece otimizado como a condição ancestral e, por consequência, sua presença nos diversos terminais do gênero (um grupo parafilético) representa uma retenção desta característica. O estado 3, expresso pelas manchas semilunares sequenciais, aparece como uma sinapomorfia do clado formado por *H. trivittatus*, *H. carinicaudus* (as duas linhagens independentes), *H. nentur* e *H. boitata*, esta última sofrendo uma modificação de ordem

autapomórfica expressa pelo estado 6 (estrias laranjas). O estado 5, expresso pelo ventre enegrecido com pequenas manchas claras aparece como uma autapomorfia de *H. polylepis*. Finalmente, a condição ancestral do componente composto por *H. modestus* (estado 7 - imaculado) e *H. infrataeniatus* (estado 4 - estrias) dentro do clado que forma com os táxons *H. phantasma* e *H. leopardinus* é ambígua, podendo ser expresso pelo próprio estado 2 amplamente disperso no gênero, pelo estado 4 ou pelo estado 7.

Figura 5 – Topologia simplificada ilustrando as relações entre as linhagens de Hydropsini amostradas neste estudo a partir da otimização do caráter evolução da coloração ventral.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

DISCUSSÃO

A julgar pelos grupos mais próximos de *Hydropsini* (Pyron et al., 2011; Grazziotin et al., 2012; Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2021) utilizados como grupos externos funcionais na presente análise, é possível fazer inferências objetivas quanto ao significado evolutivo dos estados de caráter referentes à ornamentação de escamas. Uma vez que todos os grupos externos funcionais apresentam escamas lisas (estado 0) tanto no dorso, quanto no ventre, a presença de quilhas dorsais (estado 1) surge como uma sinapomorfia de *Helicops*, sustentando esta linhagem como grupo irmão do clado formado por *Hydrops* e *Pseudoeryx*. Já o estado 2, referente à presença de quilhas de intensidade forte, sustenta um clado dentro do gênero *Helicops* cujas espécies amostradas se restringem a *H. hagmanni*, *H. polylepis* e o grupo com “selas dorsais” que inclui *H. angulatus* e *H. gomesi*. Este último grupo, por sua vez, é sustentado nesta análise por ser o único dotado de quilhas subcaudais, que também tem *status* de sinapomorfia na presente análise.

As espécies *Helicops apiaka*, *H. cyclops* e *H. scalaris* não foram amostradas no presente estudo. Entretanto, com base nos resultados aqui obtidos é possível especular que (1) *H. apiaka* e *H. cyclops* muito provavelmente devem estar inseridas no clado formado pelas espécies com “selas dorsais” (ver Murphy et al. 2020, para *H. cyclops*), já que esta característica é altamente sugestiva de uma origem comum para todos os táxons que a compartilham, além do fato de também apresentarem quilhas dorsais fortes e subcaudais quilhadas; e (2) é provável que a espécie de manchas dorsais *H. scalaris* seja próxima ao clado formado pelas espécies de selas dorsais e pelas espécies *H. hagmanni* e *H. polylepis* (ambas com manchas dorsais), já que o dorso em manchas parece ser a condição ancestral deste grupo, e as quilhas dorsais fortes e subcaudais também quilhadas parecem restritas a esta irradiação.

Com base nas filogenias mais recentes que incluem os gêneros de *Hydropsini* (Vidal et al., 2000; Pyron et al., 2011; Grazziotin et al., 2012; Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2021), a evolução dos padrões de cor dentro da tribo e, mais especialmente, no gênero *Helicops* envolve eventos de homoplasia, autapomorfias e/ou retenções ancestrais em diferentes níveis. Por exemplo, assumir o dorso estriado de *Pseudoeryx* como homólogo ao das espécies de *Helicops* com listras dorsais implicaria na presença deste estado de caráter nas espécies *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus*, *H. modestus* e *H. trivittatus* (que em nenhuma hipótese formam um componente à parte) como uma simplesiomorfia. O padrão anelado de *Hydrops*, por sua vez, aparece como uma autapomorfia do gênero, sem nenhuma linhagem comparável na tribo. Qualquer outro estado possível para o ancestral da tribo (manchas ou anéis) implicaria na não-homologia das estrias dorsais entre *Helicops* e *Pseudoeryx*. Mesmo assim a presença de estrias

em *Helicops* poderia decorrer de retenção ancestral a partir de uma origem comum para o gênero ou representar uma convergência entre as espécies *H. trivittatus* e *H. carinicaudus* (duas linhagens distintas) em um clado, e *H. modestus* e *H. infrataeniatus* em outro.

O padrão de manchas dorsais, amplamente difundido em *Helicops* pode representar uma sinapomorfia com consistência máxima (uma única transformação) na tribo, caso seja esta a condição ancestral do gênero. Já na possibilidade de um ancestral de *Helicops* com estrias, o padrão de manchas passa a ser necessariamente homoplástico, com uma origem no ancestral comum a *H. hagmanni*, *H. polylepis* e as espécies com selas dorsais, e outra na base do clado que reúne os terminais de *H. leopardinus*, *H. tapajonicus* e as espécies de estrias *H. modestus* e *H. infrataeniatus*.

Enquanto o padrão de selas é consistente com outros caracteres de ornamentação de escamas (quilhas fortes no dorso e subcaudais quilhadas) sendo, portanto, bem sustentado como uma sinapomorfia, a ausência de manchas em *Helicops tapajonicus* aparece como uma característica isolada (sem corroboração sucessiva por quaisquer outros parâmetros) entre os terminais de *H. leopardinus*, tornando o último táxon polifilético. Portanto, o dorso liso de *H. tapajonicus* pode representar apenas uma variante de algumas populações atribuíveis a *H. leopardinus*, sendo esta uma questão taxonômica a ser explorada mais a fundo com dados genéticos e de morfologia interna. A condição não monofilética de *H. leopardinus* corrobora as indicações de que existam múltiplas linhagens sob esta forma nominal, já que um estudo de revisão tem trazido evidências de que ao menos da Mata Atlântica na Região Nordeste e nas porções mais meridionais do mesmo domínio há morfotipos potencialmente reconhecíveis como linhagens independentes. Sendo assim, a atribuição de nomes a este complexo de espécies requer uma abordagem concentrada de cunho morfológico sobre as populações hoje reunidas sob o nome de *H. leopardinus*.

Embora o processo de otimização associado ao clado das espécies *Helicops phantasma*, *H. leopardinus*, *H. tapajonicus*, *H. modestus* e *H. infrataeniatus* apresentando um ancestral de estrias (estado 0) permita admitir que as manchas dorsais não seriam homólogas entre as linhagens hoje atribuíveis a *H. leopardinus*, a topologia recuperada aqui sustenta outras possibilidades de otimização em que as manchas tenham origem única neste componente. Por exemplo, as manchas (estado 1) como condição ancestral do grupo permitiriam que as bandas de *H. phantasma* refletissem apenas uma modificação sutil deste padrão, ou, ao contrário, as manchas das linhagens de *H. leopardinus* refletiriam uma modificação única do padrão de bandas (estado 5), retido por *H. phantasma*.

O padrão uniforme de *Helicops nentur*, por sua vez, diferente do que foi discutido para *H. tapajonicus*, se justifica como diagnóstico de uma linhagem à parte. Em primeiro lugar, a identidade desta linhagem é também corroborada por ao menos duas outras características morfológicas inequívocas, que se referem às escamas nasais inteiras e ao menor número de dorsais (17) entre as linhagens do mesmo clado (19) (Costa et al., 2016). Adicionalmente, o parafiletismo de *H. carinicaudus*, resultante do enraizamento de *H. nentur* entre seus terminais, parece decorrer da existência de mais de uma linhagem, atualmente alocadas sob o primeiro nome (ver Cap. IV), e não da hipótese de que *H. nentur* não seja um táxon válido.

A coloração dorsal de *Helicops boitata*, única em todo o gênero, é uma clara autapomorfia, corroborada por outras características pouco ou nada exploradas no campo da sistemática do grupo. Dentre elas, destacam-se o formato acuminado da cabeça, o padrão do ventre e o comportamento atípico frente ao que se conhece para os demais congêneres (Moraes-da-Silva et al., 2019).

Com relação à coloração do ventre, a condição ancestral da tribo é ambígua, não sendo possível especular sobre a evolução os níveis de abrangência dos padrões presentes em *Hydrops* e *Pseudoeryx*, que podem igualmente ter origem remota ou autapomórfica em cada um de seus respectivos terminais. Já o padrão xadrezado parece ser a condição ancestral do gênero *Helicops*, estando presente em *H. angulatus*, *H. gomesi*, *H. hagmanni*, *H. leopardinus*, *H. phantasma* e *H. tapajonicus*, dentre os terminais amostrados. Já o ventre marcado por sequências de manchas semilunares aparece como sinapomorfia de um subgrupo composto pelas espécies de dorso estriado *H. carinicaudus* (duas linhagens distintas), *H. trivittatus* e *H. nentur* (dorso uniforme), além de *H. boitata*, que apresenta o ventre com estrias alaranjadas. Finalmente, o surgimento dos padrões imaculado e estriado, respectivamente presentes em *H. modestus* e *H. infrataeniatus* é ambíguo, podendo representar igualmente autapomorfias de seus respectivos terminais, bem como cada um deles pode refletir a condição ancestral do clado que estes compõem.

A grande variação da coloração dorsal e do ventre no gênero *Helicops* reflete sua diversidade muito discrepante frente aos demais integrantes da tribo Hydropsini. As eventuais implicações funcionais e adaptativas dos padrões de cor em Hydropsini são incertas e merecem investigação (Protas & Pantel, 2008; Pizzato & Dubey, 2012; Allen et al., 2013; Duarte et al., 2015). Não obstante, o reconhecimento dos níveis de universalidade dos padrões existentes é um passo importante para compreender suas raízes históricas e, no caso de incidência frequente de homoplasias, que parâmetros seletivos podem atuar no surgimento independente de determinadas características morfológicas. A inclusão de mais terminais das espécies de

Hydropsini em esforços filogenéticos futuros será importante na verificação das inferências realizadas aqui e é fundamental que novas análises mais abrangentes sigam sendo implementadas visando inferências de processos melhor respaldadas.

REFERÊNCIAS

- ALBUQUERQUE, Nelson D.; LEMA, Tales. Taxonomic revision of the Neotropical water snake *Hydrops triangularis* (Serpentes, Colubridae). **Zootaxa**, v. 1685, n. 1, p. 55-66, 2008. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.1685.1.4>
- ALLEN, W. L.; BADDELEY, R.; SCOTT-SAMUEL, N. E.; CUTHILL, I. C. The evolution and function of pattern diversity in snakes. **Behavioral Ecology**, v. 24, n. 5, p. 1237-1250, 2013. <https://doi.org/10.1093/beheco/art058>
- AMARAL, Afrânio. Contribuição para o conhecimento dos ofídios do Brasil. Parte I. Quatro novas espécies de serpentes brasileiras. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 1, p. 1-37, 1921. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.10927>
- AMARAL, Afrânio. Estudos sobre ophídios neotropicos 34. Novas notas sobre a fauna da Colombia e descrição de uma espécie nova de colubrideo aglypho. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 11, p. 232-240, 1937.
- COPE, Edward D. Sixth contribution to the herpetology of tropical America. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, p. 305-313, 1868.
- COSTA, H. C.; SANTANA, D. J.; LEAL, F.; KOROIVA, R.; GARCIA, P. C. A. A New Species of *Helicops* (Serpentes: Dipsadidae: Hydropsini) from Southeastern Brazil. **Herpetologica**, v. 72, p. 157-166, 2016. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-15-00059>
- COX, Christian L.; CHIPPINDALE, Paul T. Patterns of genetic diversity in the polymorphic ground snake (Sonora semiannulata). **Genetica**, v. 142, n. 4, p. 361-370, 2014. <https://doi.org/10.1007/s10709-014-9780-7>
- COX, Christian L.; DAVIS RABOSKY, Alison R. Spatial and temporal drivers of phenotypic diversity in polymorphic snakes. **The American Naturalist**, v. 182, n. 2, p. E40-E57, 2013. <https://doi.org/10.1086/670988>
- DEIQUES, Clarice H.; CECHIN, Sônia Z. O status de *Helicops carinicaudus* (Wied, 1825) (Serpentes: Colubridae). **Acta Biologica Leopoldensia**, v. 12, p. 313-326, 1991.
- DOWLING, Herndon G. A provisional classification of snakes. **Yearbook of Herpetology**, v. 1, p. 167-170, 1975.
- DUARTE, M. O.; FREITAS, T. M. S.; PRUDENTE, A. L. C. Polychromatism of populations of *Corallus hortulanus* (Squamata: Boidae) from the southern Amazon Basin, Brazil. **Acta Amazonica**, v. 45, p. 373-382, 2015. <http://dx.doi.org/10.1590/1809-4392201500603>

FROTA, Jossehan G. New species of *Helicops* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae) from Tapajós river, Amazon region, Brazil. **Phyllomedusa: Journal of Herpetology**, v. 4, n. 1, p. 61-67, 2005. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v4i1p61-67>

GRAY, John E. **Catalogue of the Specimens of Snakes in the Collection of the British Museum**. Order of the Trustees, 1849. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.14873>

GRAZZIOTIN, F. G.; ZAHER, H.; MURPHY, R. W.; SCROCCHI, G., BENAVIDES, M. A.; ZHANG, Y.; BONATO, S. L. Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. **Cladistics**, v. 28, n. 5, p. 437-459, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2012.00393.x>

GÜNTHER, Albert C. L. G. On the ophidian genus *Helicops*. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 3, p. 425-428, 1861.

JAN, Georgio. Enumerazione sistematica degli ofidi appartenenti al gruppo Potamophilidae. **Archivo per la Zoologia, l'Anatomia e la Fisiologia**, v. 3, p. 201-265, 1865. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.52252>

JAN, Giorgio; SORDELLI, Ferdinando. Iconographie générale des ophidiens. Tome 2, trente-tunième livraison. JB. Baillière et Fils. Paris. 6 plates, 1868. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.45246>

KAWASHITA-RIBEIRO, R. A.; ÁVILA, R. W.; MORAIS, D. H. A new snake of the genus *Helicops* Wagler, 1830 (Dipsadidae, Xenodontinae) from Brazil. **Herpetologica**, v. 69, n. 1, p. 80-90, 2013. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-12-00013>

LEMA, Tales. Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. **Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS**, série Zoologia, v. 7, p. 41-150, 1994.

LINNAEUS, Carl. **Systema Naturae per regna tria naturae, secundum clases, ordines, genera, species, cum characteribus, differentis synonymis loci**. Tomus I. Holmiae, Laurentii Salvii, p. 824, 1758. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.542>

MADDISON, Wayne P.; MADDISON David R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, 2021. Version 3.70 <http://www.mesquiteproject.org>

MORAES-DA-SILVA, A.; AMARO, R. C.; NUNES, P. M. S.; STRÜSSMANN, C.; TEIXEIRA Jr., M.; ANDRADE Jr., A.; SUDRÉ, V.; RECODER, R.; RODRIGUES, M. T.; CURCIO, F. F. (2019) MORAES-DA-SILVA, Antonio et al. Chance, luck and a fortunate finding: a new species of watersnake of the genus *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes: Xenodontinae), from the Brazilian Pantanal wetlands. **Zootaxa**, v. 4651, n. 3, p. 445-470, 2019. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.4651.3.3>

MORAES-DA-SILVA, A.; AMARO, R. C.; NUNES, P. M. S.; RODRIGUES, M. T.; CURCIO, F. F. Long known, brand new, and possibly threatened: a new species of watersnake of the genus *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes; Xenodontinae) from the Tocantins-Araguaia River Basin, Brazil. **Zootaxa**, v. 4903, n. 2, p. 2021.–241.

<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4903.2.3>

MORAES-DA-SILVA, A.; WALTERMAN, S.; CITELI, N.; NUNES, P. S. M.; CURCIO, F. F. A new oviparous species of *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes, Xenodontinae) from Brazilian Amazonia with reflections on the evolution of viviparity among hydropsine watersnakes. **Zoologischer Anzeiger**, v. 296, p. 91-109, 2022.

<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2021.12.001>

MURPHY, J. C.; MUÑOZ-MÉRIDA, A.; AUGUSTE, R. J.; LASSO-ALCALÁ, O.; RIVAS, G. A.; JOWERS, M. J. Evidence for cryptic diversity in the Neotropical water snake, *Helicops angulatus* (Linnaeus, 1758)(Dipsadidae, Hydropsini), with comments on its ecology, facultative reproductive mode, and conservation. **Amphibian & Reptile Conservation**, v. 14, n. 3, p. 138-155, 2020.

NOGUEIRA, C. C.; ALENCAR, J. P. S. V.; ARGOLO, A. J. S.; ARREDONDO, J. C.; ARZAMENDIA, V.; AZEVEDO, J. A.; BARBO, F. E.; BERNILS, R. S.; BOLOCHIO, B. E.; BORGES-MARTINS, M.; BRASIL-GODINHO, M.; BRAZ, H.; BUONONATO, M.; CISNEROS-HEREDIA, D. F.; COLLI, G. R.; FRANCO, F. L.; GIRAUDO, A.; GUEDES, T.; HOOGMOED, M. S.; MARQUES, O. A. V.; MONTINGELLI, G. G.; PASSOS, P.; PRUDENTE, A. L. C.; RIVAS, G.; SANCHEZ, P. M.; SERRANO, F. C.; SILVA Jr, N. J.; STRÜSSMANN, C.; UHLIG, V. M.; ZAHER, H.; SAWAYA, R. J.; MARTINS, M. Atlas of Brazilian snakes: verified point-locality maps to mitigate the Wallacean shortfall in a megadiverse snake fauna. **South American Journal of Herpetology**, v. 14, n. sp1, p. 1-274, 2019. <http://doi.org/10.2994/SAJH-D-19-00120.1>

PIZZATTO, Ligia; DUBEY, Sylvain. Colour-polymorphic snake species are older. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 107, n. 1, p. 210-218, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01936.x>

PROTAS, Meredith E.; PATEL, Nipam H. Evolution of coloration patterns. **Annual review of cell and developmental biology**, v. 24, n. 1, p. 425-446, 2008. <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.24.110707.175302>

PYRON, R. A.; BURBRINK, F. T.; COLLI, G. R.; DE OCA, A. N. M.; VITT, L. J.; KUCZYNSKI, C. A.; WIENS, J. J. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 58, n. 2, p. 329-342, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.006>

ROSSMAN, Douglas A. Revision of the South American colubrid snakes of the *Helicops pastazae* complex. **Occasional Papers of the Museum of Natural Science, Louisiana State University**, v. 1, n. 50, p. 1, 1976.

ROSSMAN, Douglas A. Identity of the snake *Calopisma septemvittatum* Fischer, 1879, and redescription of the lectotype of *Helicops infrataeniatus* Jan, 1865. **Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut**, v. 97, p. 123-129, 2000.

ROSSMAN, Douglas A.; DIXON, James R. A new colubrid snake of the genus *Helicops* from Peru. **Herpetologica**, p. 412-414, 1975.

ROUX, Jean. Eine neue *Helicops*-Art aus Brasilien. **Zoologischer Anzeiger**, v. 36, p. 439-440, 1910.

SCHARGEL, W. E.; RIVAS F. G.; BARROS, T. R., PÉFAUR, J. E.; NAVARRETE, L. F. A new aquatic snake (Colubridae: Pseudoeryx) from the Lake Maracaibo Basin, Northwestern Venezuela: A relic of the past course of the Orinoco River. **Herpetologica**, v. 63, n. 2, p. 236-244, 2007. [https://doi.org/10.1655/0018-0831\(2007\)63\[236:ANASCP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1655/0018-0831(2007)63[236:ANASCP]2.0.CO;2)

SCHLEGEL, Hermann. **Essai sur la Physionomie des Serpens**. Text & Atlas. J. Kips, J. Hz. et WP Van Stockum, v. 2, 1837. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4273>

SHREVE, Benjamin. Notes on Ecuadorian Snakes. **Occasional papers of the Boston Society of Natural History**, v. 8, p. 125–131, 1934.

VIDAL, N.; KINDL, S. G.; WONGE, A.; HEDGES, S. B. Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 14, n. 3, p. 389-402, 2000.

WAGLER, Johann G. Serpantum Brasiliensium species novae, ou histoire naturelle des espèces nouvelles de serpens. In: **Jean de Spix, Animalia nova sive species novae**. [*Natrix bahiensis*: 27. Monaco, Typis Franc. Seraph. Hübschmanni, p. 75, 1824.

WAGLER, Johann G. **Descriptiones et icons amphibiorum**. Stuttgartiae et Tubingae, Monachii, 1828. 153 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.101419>

WAGLER, Johann Georg. **Natürliches System der Amphibien: mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vögel: ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie**. JG Cotta, 1830. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.58730>

WALLACH, Van; WILLIAMS, Kenneth L.; BOUNDY, Jeff. **Snakes of the world: a catalogue of living and extinct species**. CRC press, 2014. <https://doi.org/10.1201/b16901>

WIED, Maximilian P. Abbildungen zur Natugerschichte Brasiliens. Weimar: im Verlage des Grossherzogl. Sächs. priv. **Landes-Industrie-Comptoirs**, p. 1822–1831, 1824. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.51486>

ZAHER, H.; GRAZZIOTIN, F. G.; CADLE, J. E.; MURPHY, R. W.; MOURA-LEITE, J. C.; BONATTO, S. L. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 49, p. 115-153, 2009. <https://doi.org/10.1590/S0031-10492009001100001>

4 ARTIGO 2 – VARIAÇÃO MORFOLÓGICA E GEOGRÁFICA ENTRE AS POPULAÇÕES DA COBRA D'ÁGUA *HELICOPS TRIVITTATUS* (GRAY, 1849) (SERPENTES: XENODONTINAE)

Antonio Moraes-da-Silva^{1,2}, Felipe Franco Curcio^{2,3}, Pedro M. Sales Nunes¹

¹Departamento de Zoologia/Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, Avenida Professor Moraes Rego, 1235, Cidade Universitária, 50670-901, Recife, Pernambuco, Brazil.

²Departamento de Biologia e Zoologia, Instituto de Biociências/Programa de Pós-Graduação em Zoologia–PPGZOO, Universidade Federal de Mato Grosso, Av. Fernando Corrêa da Costa, 2367, 78060-900, Cuiabá, Mato Grosso, Brazil.

³Instituto Nacional de Áreas Úmidas, Av. Fernando Corrêa da Costa, s/nº, 78060-900, Cuiabá, Mato Grosso, Brazil.

RESUMO

Helicops trivittatus (Gray, 1849), espécie endêmica da Amazônia brasileira, foi originalmente descrita no gênero *Myron* (hoje restrito a homalopsíneos asiáticos), com base em dois exemplares de procedência desconhecida. Dentre os congêneres, *H. trivittatus* compartilha padrão de coloração verde estriado com *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus* e *H. modestus*, porém as relações filogenéticas entre essas espécies e os níveis de abrangência do padrão estriado entre as linhagens de *Helicops* ainda permanecem pouco compreendidos. Nesse sentido, o objetivo deste estudo foi explorar as variações morfológicas entre as populações de *H. trivittatus* incluindo uma redescrição detalhada com referência ao material tipo, à morfologia hemipênis, baseada em uma amostragem abrangente. A revisão se serviu de dados merísticos e morfométricos de 117 exemplares, dois quais dois tiveram hemipênis evertidos e detalhadamente descritos. Uma abordagem filogenética de apoio foi também realizada com base em sequências de DNA de dois marcadores mitocondriais e quatro nucleares. Com relação à morfologia externa, a presença de três finas estrias dorsais esbranquiçadas na região paravertebral representa a característica mais marcante da diagnose de *H. trivittatus*, seguido por características únicas na morfologia do hemipênis (órgão com corpo cônico repleto de espinhos simétricos e lobos destacados). Na topologia recuperada, *H. trivittatus* aparece como grupo irmão de um clado formado por *H. boitata*, *H. carinicaudus* e *H. nentur*, táxons alopátricos, com ocorrência restrita nos domínios fitogeográficos do Pantanal e Mata Atlântica, respectivamente.

Palavras-Chave: Morfologia; Redescrição; Estrias dorsais; Hemipênis; Bacia Amazônica.

ABSTRACT

Helicops trivittatus (Gray, 1849), an endemic species from the Brazilian Amazonia, was originally described in the genus *Myron* (presently restricted to Asian homalopsines), based on two specimens of unknown localities. Despite the dorsal coloration, *H. trivittatus* shares striped combining different tonalities of green with the congeners *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus*, and *H. modestus*, but the phylogenetic relationships among these phenetically similar taxa remain poorly understood. In this sense, we carried out an analysis of the morphological variations of the populations associated to the name *H. trivittatus* including a detailed reexamination of the type material and assessment of hemipenial morphology. We collected meristic and morphometric data from 117 specimens and analyzed hemipenes from two individuals. A phylogenetic analysis based on DNA sequences from two mitochondrial and four nuclear markers served as support to assess the relationships among the green striped patterned *Helicops* taxa. *Helicops trivittatus* differs from the other three similar congeners by the presence of three thin whitish paravertebral dorsal stripes, as well as a unique hemipenis with a conical body ornamented by symmetrical spines and distinctly pronounced lobes. Our phylogenetic results recovered *H. trivittatus* as the sister group of a clade including by *H. boitata*, *H. carinicaudus*, and *H. nentur*, three allopatric taxa respectively restricted to the phytogeographic domains of the Pantanal and Atlantic Forest.

Keywords: Morphology; Redescription; Dorsal stripes; Hemipenis; Amazon Basin.

INTRODUÇÃO

A tribo Hydropsini Dowling, 1975 compreende uma linhagem Neotropical de serpentes, composta pelos gêneros aquáticos *Helicops* Wagler 1828, *Hydrops* Wagler, 1830, *Pseudoeryx* Fitzinger 1826 (Zaher, 1999; Zaher et al., 2009; Kawashita-Ribeiro et al., 2013), com monofiletismo sustentado por evidências moleculares (Grazziotin et al., 2012; Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2021) e morfológicas (i.e., escama internasal única e músculo adutor da mandíbula *externus superficialis* bem desenvolvido na sua origem; Zaher, 1999; Zaher et al., 2009). Em função do hábito aquático, por convergência adaptativa, os membros de Hydropsini exibem olhos e narinas projetados dorsalmente (Ávila et al., 2006; Costa et al., 2016), em especial a hipertrofia da musculatura adutora.

Dentre os membros de Hydropsini, *Helicops* aloca 21 espécies concentrando a maior diversidade da tribo, se diferenciando dos demais gêneros da tribo (*Hydrops*, com três espécies, e *Pseudoeryx*, com duas espécies) pela presença de quilhas nas escamas dorsais (Uetz et al., 2021; Moraes-da-Silva et al., 2022). O gênero tem ampla ocorrência na América do Sul Cis-Andina (presente do escudo das Guianas até o norte da Argentina; Giraudo, 2001; Wallach et al., 2014; Nogueira et al., 2019), incluindo algumas populações presentes na ilha de Trinidad de são registradas para Ilha de Trinidad [*Helicops angulatus* (Linnaeus, 1758); ver Ford & Ford (2002); Murphy et al., (2020)] e apenas uma espécie ocorrendo a oeste dos Andes [*Helicops danieli* Amaral, 1938; ver Guedes et al. (2017) e Citeli et al. (2022)].

O gênero *Helicops* exhibe acentuado polimorfismo de coloração dorsal, cuja interpretação por parte de determinados autores reflete em instabilidade taxonômica associada a alguns nomes [e.g., *H. angulatus*, *H. infrataeniatus* Jan, 1864, *H. leopardinus* (Schlegel, 1837); Boulenger, 1893; Deiques & Cechin, 1991; Yuki & Lema, 2005; Murphy et al., 2020; Moraes-da-Silva et al., 2021]. Estas variações de cor ainda são pouco compreendidas quanto ao seu significado evolutivo e compreender os eventuais casos de variações intraespecíficas ou poder diagnóstico de determinadas características requer abordagens de cunho taxonômico tradicional, bem como a orientação de ferramentas de natureza filogenética.

Com relação às inconsistências taxonômicas, a maioria das espécies descritas no século XIX carecem de uma análise ampla das variações morfológicas de suas populações, tendo em conta que foram descritas somente com base no holótipo [e.g., *Helicops carinicaudus* (Wied, 1824)] ou em série tipo com pouco exemplares [e.g., *H. infrataeniatus* Jan, 1864; *H. trivittatus* (Gray, 1849)]. Nesse sentido, alguns estudos recentes têm contribuído na resolução de conflitos taxonômicos (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021), inclusive reforçando a

necessidade de ampliar as amostragens e desenvolver novos estudos de revisão em espécies com taxonomia complexa.

Helicops trivittatus é uma espécie conhecida apenas da Amazônia brasileira cujas variações populacionais e seus eventuais reflexos taxonômicos são pouco explorados. Desde sua descrição (Gray, 1849), os estudos que abordaram a taxonomia desta espécie nominal foram baseados em amostras restritas impedindo considerações sobre variações populacionais ao longo de sua distribuição (Cunha & Nascimento, 1978, 1993; Rossman, 2010). Há ainda estudos que abordam a espécie de forma tangencial, fazendo referência a caracteres morfológicos de sua diagnose apenas com finalidade comparativa para a descrição de novas espécies (Frota, 2005; Kawashita-Ribeiro et al., 2013; Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019).

Os registros de localidades indicam que *Helicops trivittatus* está fortemente associada às bacias hidrográficas do sistema hidrológico da Amazônia e do Tocantins-Araguaia, aparentemente sendo mais frequente na região leste da Floresta Amazônica e áreas de transição com o Cerrado (Wallach et al., 2014; Nogueira et al., 2019). Notadamente, *H. trivittatus* tem baixa representatividade em coleções científicas e muitos dos registros têm localidades imprecisas ou não indicam material testemunho (Hoge, 1952; Hoogmoed, 1982). Até o momento, nenhum estudo trouxe um mapeamento abrangente de *H. trivittatus* com referência a material objetivamente revisado em coleções e as informações disponíveis na literatura permitem apenas especular sobre seus limites distribucionais.

Diante disso, o presente estudo realizou uma varredura nos acervos nacionais buscando examinar a maior amostra possível de *Helicops trivittatus* visando (i) descrever as variações interpopulacionais de morfologia externa e de hemipênis, (ii) delimitar a distribuição conhecida para a espécie, e (iii) revisar os parâmetros de sua diagnose em relação aos congêneres de coloração dorsal similar (i.e., *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus* e *H. modestus*). O estudo morfológico teve a orientação de uma análise filogenética com base em dados moleculares a partir de dois marcadores mitocondriais e quatro marcadores nucleares.

MATERIAL E MÉTODOS

Material examinado

Foram examinados 117 espécimes (76 fêmeas e 41 machos) de *Helicops trivittatus* preservados em álcool e depositados em coleções científicas brasileiras. Como material adicional, foram analisados 379 exemplares, incluindo os demais representantes do gênero

Helicops, exceto *H. yacu* Rossman & Dixon, 1975, para os quais as comparações ficaram restritas à descrição original (Rossman & Dixon, 1975): *H. acangussu* Moraes-da-Silva et al., 2022 (N = 27), *H. angulatus* (N = 27), *H. apiaka* Kawashita-Ribeiro et al., 2013 (N = 10), *H. boitata* Moraes-da-Silva et al., 2019 (N = 6), *H. carinicaudus* (N = 30), *H. danieli* (N = 2), *H. gomesi* (N = 4), *H. hagmanni* (N = 51), *H. infrataeniatus* (N = 30), *H. leopardinus* (N = 68), *H. modestus* (N = 30), *H. nentur* Costa et al., 2016 (N = 1), *H. pastazae* Shreve, 1934 (N = 2), *H. petersi* Rossman, 1976 (N = 1), *H. phantasma* (N = 29), *H. polylepis* (N = 56), *H. scalaris* Jan, 1865 (N = 2) e *H. tapajonicus* Frota, 2005 (N = 3) (ver **Apêndice II**). Considerando que a maioria das espécies do gênero apresentam manchas dorsais ou dorso uniforme, as comparações de viés taxonômico estrito se restringiram às espécies feneticamente similares dotadas de estrias dorsais (i.e., *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus* e *H. modestus*). A lista de espécimes examinados e localidades aparecem descritas no Apêndice e as abreviaturas institucionais seguiram Sabaj (2020).

Dados geográficos

Os dados de localidades e respectivas coordenadas geográficas, foram obtidos diretamente dos catálogos ou das bases digitais de dados institucionais. Dados localidades imprecisas foram refinadas com o auxílio de *gazetteers* (e.g., Paynter & Traylor, 1991) e do *software* Google Earth Pro 7.3.3.7699. Os mapas foram produzidos com apoio do *software* QGIS 3.4 “Madeira” (QGIS Development Team, 2019), usando datum SIRGAS 2000.

Padrão de coloração e quilhas dorsais

As definições dos padrões de coloração dorsal e ventral seguiram as descrições de Costa et al. (2016) e Moraes-da-Silva et al. (2019). As características morfológicas qualitativas analisadas incluem aspectos de coloração do dorso e do ventre, bem como o grau de proeminência das quilhas dorsais. Para avaliar este último parâmetro, seguimos Moraes-da-Silva et al. (2019) quanto à definição de quilhas dorsais “fortes” (presentes em *H. angulatus*, *H. apiaka*, *H. cyclops*, *H. gomesi*, *H. hagmanni*, *H. polylepis* e *H. scalaris*) e consideramos as condições expressas em todas as demais espécies do gênero como “moderadas” (proeminência “fraca” ou “moderada”, *sensu* Moraes-da-silva et al., 2019). A caracterização da coloração dorsal considerou o padrão de alternância entre tonalidades, sendo as estrias estreitas (3) em tons creme e estrias largas em tons de marrom oliváceo escuro (4) na região vertebral, progressivamente mais claro nas laterais no sentido ventral.

Contagem de escamas, dentição e dados morfométricos

Quanto à morfologia externa, os caracteres quantitativos analisados se restringem a contagem de escamas (caracteres merísiticos) e proporções corporais (caracteres

morfométricos). A terminologia para escudos cefálicos seguiu Peters (1964) e as contagens de ventrais e subcaudais seguiu Dowling (1951). Seguimos os parâmetros de Moraes-da-Silva et al. (2019, 2021) para a tomada das medidas de proporções corporais e contagens de dentes (maxilar direito). Todas as medidas foram tomadas observando a condição intacta do corpo, cabeça, olhos e escamas dos espécimes preservados. As medidas de proporções cefálicas foram tomadas utilizando um paquímetro digital com precisão de 0.01 mm, com o oportuno auxílio de um estereomicroscópio. As medidas do comprimento rostro-cloacal e comprimento da cauda empregaram uma fita métrica flexível com precisão de 1.0 mm. A notação "lado direito / lado esquerdo" denota contagens de ambos os lados da cabeça, enquanto o sinal "+" é aqui empregado para expressar fórmulas oculares e temporais em um único lado da cabeça (e.g., "oculares 1+2", "temporais 1+2"). Nos casos de assimetria em relação as oculares e temporais também se utilizou o sistema "lado direito / lado esquerdo" (por exemplo, "temporais 1 + 1/1 + 2"). A contagem de fileiras de escamas dorsais foi padronizada da seguinte forma: anterior próximo a cabeça (intervalo equivalente ao comprimento da cabeça, a partir da articulação quadrato-mandibular), meio do tronco e posterior próximo à cloaca (intervalo equivalente ao comprimento da cabeça à frente da cloaca; Moraes-da-Silva et al., 2019).

Determinação sexual e morfologia hemipeniana

A prévia determinação do sexo de cada exemplar foi feita com base na presença do hemipênis; quando não foi possível observar o órgão externamente (semi-evertido nos espécimes fixados), a verificação foi realizada através de uma incisão na base da cauda. A terminologia para descrição da morfologia hemipeniana seguiu Dowling & Savage (1960) e Zaher (1999). A preparação dos hemipênis de espécimes preservados seguiu o protocolo de Pesantes (1994), com adaptações de Zaher & Prudente (2003). Seguimos ainda as técnicas propostas por Uzzell (1973), aprimoradas por Nunes et al. (2012, 2014) proceder a coloração das estruturas calcárias utilizando uma solução alcoólica do corante Vermelho de Alizarina.

Análises estatísticas

As variáveis contínuas foram analisadas para verificar a presença de dimorfismo sexual, bem como para detectar eventuais variações intraespecíficas em *Helicops trivittatus*. Para avaliação do dimorfismo sexual utilizadas contagens de ventrais e subcaudais, e bem como dados de proporção comprimento da cauda/comprimento total. As descrições e comparações quantitativas incluem contagens de ventrais e subcaudais, comprimento rostro-cloacal, comprimento da cauda, comprimento da cabeça, largura da cabeça e altura da cabeça, distância entre narinas, diâmetro do olho, distância entre os olhos, distância entre a rostral e olho, distância entre as loreais e diâmetro no meio do tronco. Para efeito de comparação médias,

todas as variáveis foram submetidas aos testes de normalidade e homocedasticidade, respectivamente, através dos testes de Kolmogorov-Smirnov e Levene. Quando ambos os testes confirmaram os respectivos pressupostos ($P > 0,05$), foi utilizado o teste paramétrico da Análise de Variância (ANOVA); alternativamente, no caso de violação de qualquer um destes pressupostos ($P < 0,05$), recorreu-se ao teste não-paramétrico da ANOVA de Welch (Sokal & Rohlf, 1995; Lix et al. 1996; Zar, 1999; McDonald, 2008).

Os dados de morfometria foram considerados apenas para exemplares adultos, excluindo os juvenis para evitar ruídos analíticos decorrentes de alometria. A determinação da maturidade sexual seguiu os parâmetros propostos por Scartozzoni (2009), que considerou indivíduos sexualmente maduros com CRC > 350 mm (machos) e > 348 mm (fêmeas). Os dados de estatística descritiva foram expressos como mínimo–máximo ($\bar{X} \pm SD, N$)”, onde $\bar{X}$ = valor da média, SD = desvio padrão. Todas as análises estatísticas foram realizadas através do *software* SPSS Statistics 17.0 (SPSS Inc., 2008).

Filogenia Molecular

Foram utilizadas amostras de tecido preservadas em álcool absoluto de dois exemplares de *Helicops trivittatus*, proveniente do município de Caseara, estado do Tocantins, Brasil. A topologia foi composta por 29 terminais de representantes da tribo Hydropsini (grupo interno), dos quais 16 são sequências inéditas. O grupo externo incluiu sequências dos táxons *Coluber constrictor* (Colubrinae) Linnaeus, 1758, *Diadophis punctatus* Linnaeus, 1766 (Carphophiinae; *sensu* Zhaer et al., 2009), *Psomophis joberti* (Sauvage, 1884) (Xenodontinae: Psomophiini), *Cubophis cantherigerus* (Bribon, 1840) (Xenodontinae: Alsophiini), *Sordellina punctata* (Peters, 1880) (Dipsadinae; *sensu* Pyron et al., 2013) e *Hydrodynastes gigas* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854) (Xenodontinae: Hydrodynastini), disponíveis no GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Os números de acesso no GenBank das sequências utilizadas nas análises aparecem elencadas na **Tabela 1**. Nas análises moleculares foram utilizados dois marcadores mitocondriais [RNA ribossômico 16S (Palumbi et al., 2002) e cytochrome b (Burbrink et al., 2000)] e quatro nucleares [oocyte maturation factor Mos – Cmos (Slowinski & Lawson, 2002), Neurotrophin-3 – NT3 (Noonan & Chippindale, 2006), brain-derived neurotrophic factor – BDNF (Noonan & Chippindale, 2006), R35 (Fry et al., 2006)].

O DNA foi extraído de amostras de músculo, fígado ou escama preservada em álcool absoluto, através do protocolo de extração com Fenol Clorofórmio (Sambrook et al., 1989). A amplificação dos fragmentos de DNA foi realizada através da técnica de Reação em Cadeia da Polimerase (PCR) utilizando *primers* específicos, conforme os protocolos originais: para o gene 16S, 16SF e 16SBR (Palumbi et al. 2002); para o Cytb, L14910_cytbF e H16064_cytbR

(Burbrink et al., 2000); para o C-mos, S77_c-mos e S78_c-mos (Slowinski & Lawson, 2002); para o NT3, NT3_F3 e NT3_R4; para o BDNF, BDNF_F e BDNF_F (Noonan & Chippindale, 2006); e para o R35, R35_L75F e R35_H792 (Fry et al. 2006). Os protocolos para amplificação, sequenciamento e edição de sequências de DNA seguiu Moraes-da-Silva et al. (2019, 2021).

Os produtos da PCR foram purificados através do método de Acetato de Amônia e visualizado em gel de agarose a 2%. O sequenciamento foi realizado pelo laboratório de genética da Universidade Federal de Pernambuco (sequenciador Genetic Analyzer 3500 ABI) e pela empresa norte-americana Eurofins Genomics (sequenciador Analyzers of DNA 3730xl ABI). As fitas consensos (*forward* e *reverse*) foram geradas por meio do kit BigDye, seguindo o protocolo do fabricante do sequenciador. Os alinhamentos foram realizados no programa Geneious v. R10, utilizando o algoritmo Muscle (Edgar, 2004).

A árvore de Máxima Verossimilhança (ML) foi estimada usando alinhamento concatenado das sequências de DNA mitocondrial e nuclear (3.383pb) das amostras disponíveis para a tribo Hydropsini. A análise (ML) foi executada no programa raxmlGUI 2.0 (Edler et al., 2021) utilizando a configuração de ML + bootstrap rápido com modelo de substituição TIM2+I+G e 1.000 réplicas de bootstrap. O melhor modelo de substituição de nucleotídeos foi selecionado pelo Critério de Informação Bayesiano (BIC) no programa jModeltest 2 (Darriba et al., 2012) no raxmlGUI 2.0.

A análise de Inferência Bayesiana (BI) foi realizada no programa BEAST v.2.6.3 (Bouckaert et al., 2019), utilizando o alinhamento concatenado dos genes mtDNA e nuDNA (3.383pb). O PartitionFinder2 foi utilizado para identificar esquemas de particionamento e os modelos de substituição de nucleotídeos mais adequados (Lanfear et al., 2017), sendo encontrados sete partições avaliadas pelo Critério de Informação Bayesiano (BIC): TRN+I+G para 16S e Cytb_pos3; HKY+G para R35_pos2, R35_pos3, NT3_pos2, R35_pos1, Cytb_pos1 e Cmos_pos2; TRN+G para Cytb_pos2; K80 para Cmos_pos3 e Cmos_pos1; K80+I+G para BDNF_pos3 e NT3_pos1; HKY+G para NT3_pos3; JC para BDNF_pos1 e BDNF_pos2. Foi executada uma análise para 100 milhões de gerações (MCMC), usando um relógio molecular estrito e a especiação foi modelada através de um processo de Yule (parâmetro de geração da árvore). A verificação da estacionaridade foi realizada no programa Tracer v1.7.1 (Rambaut et al., 2018), com a finalidade de garantir que todos os valores para o tamanho efetivo da amostra estivessem acima de 200 (ISS). A divergência genética (*p-distance* não corrigidas) entre clados/indivíduos foi calculada no programa MEGA v11.0.7, usando as sequências do marcador moleculares 16S (Tamura et al., 2021).

Tabela 1 – Números de acesso das sequências no GenBank de representantes da tribo Hydropsini (*Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx*) e táxons do grupo externo, incluídos nas reconstruções filogenéticas e nas análises de distância genética. Os espécimes marcados com “xxxxxx” referem-se às sequências geradas pelo presente trabalho [16S (ribossomal RNA); *Cytb* (citochrome b); BDNF (brain derived neurotrophic fator); *C-mos* (oocyte maturation factor Mos), NT3 (Neurotrophin)]. Os números de acesso das sequências geradas neste trabalho serão fornecidos em futuras publicações.

[illegible]

[illegible]

Species	16S	Cytb	BDNF	C-mos	NT3	R35	Referências
<i>Helicops trivittatus</i> (CHUNB45427)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Hydrops triangularis</i> (MZUSP14297)	GQ457744	-	JQ599032	GQ457864	-	-	Zaher et al., 2009; Grazziotin et al., 2012
<i>Pseudoeryx plicatilis</i> (MZUSP19457)	MN038115	-	MN032447	MN032460	MN032473	-	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Cubophis cantherigerus</i>	AF158475	AF544669	FJ433999	AF544694	FJ434100	EF144082	Vidal et al., 2000, 2007; Vidal & Hedges, 2002; Hedges & Kumar, 2009
<i>Hydrodynastes gigas</i>	GQ457743	-	JQ599031	GQ457863	-	-	Grazziotin et al., 2012; Zaher et al., 2009
<i>Psomophis joberti</i>	GQ457768	KX694887	KX694755	GQ457889	KX695043	-	Alencar et al., 2016; Zaher et al., 2009
<i>Sordellina punctata</i>	JQ598903	JQ598956	JQ599052	JQ599000	-	-	Grazziotin et al., 2012
<i>Coluber constrictor</i>	-	MF402779	-	MF402186	MF402515	MF402633	Myers et al., 2017
<i>Diadophis punctatus</i>	-	EU193763	EU402637	AF471122	EU390917	JN703085	Fontanella et al., 2008; Lawson et al., 2005; Wiens et al., 2008, 2012

Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

RESULTADOS

A comparação objetiva dos 117 espécimes identificados como *Helicops trivittatus* neste estudo com holótipo da espécie (BMNH 1946.1.13.99) corroborou a eficiência da diagnose morfológica baseada muito especialmente na orientação por caracteres de coloração. Os padrões de cor são conservativos no tocante à presença de três estrias dorsais estreitas e esbranquiçadas. Dentre os espécimes analisados, onze exemplares apresentaram escamas intergeniais, uma variação intraespecífica até o momento não documentada. Com relação à morfologia hemipeniana (com base nos espécimes MZUSP 12841 e MPEG 26162), *H. trivittatus* apresenta hemipênis bilobado, com lobos destacados, curtos, e corpo cônico repleto de espinhos similares em tamanho. As análises estatísticas confirmaram diferenças entre machos e fêmeas com relação às variáveis do número de escamas ventrais: $F_{1, 114} = 15.09$, $P < 0.01$, subcaudais: $F_{1, 96} = 358.68$, $P < 0.01$ e comprimento da cauda/comprimento total: $F_{1, 44} = 245.06$, $P < 0.01$. A reconstrução filogenética baseada nos métodos de otimização de Inferência Bayesiana e Máxima Verossimilhança recuperou os terminais de *Helicops trivittatus* como grupo-irmão de um clado formado por *H. boitata*, *H. carinicaudus* e *H. nentur* (IB= 0,99%; ML=84%), distante de todos os demais congêneres de dorso verde estriado (*H. infrataeniatus* e *H. modestus* (**Figura 1**). A distância genética revela alto grau de diferenciação de *H. trivittatus* em relação aos congêneres de dorso verde estriado (8,5% a 11% no gene 16S; **Tabela 2**).

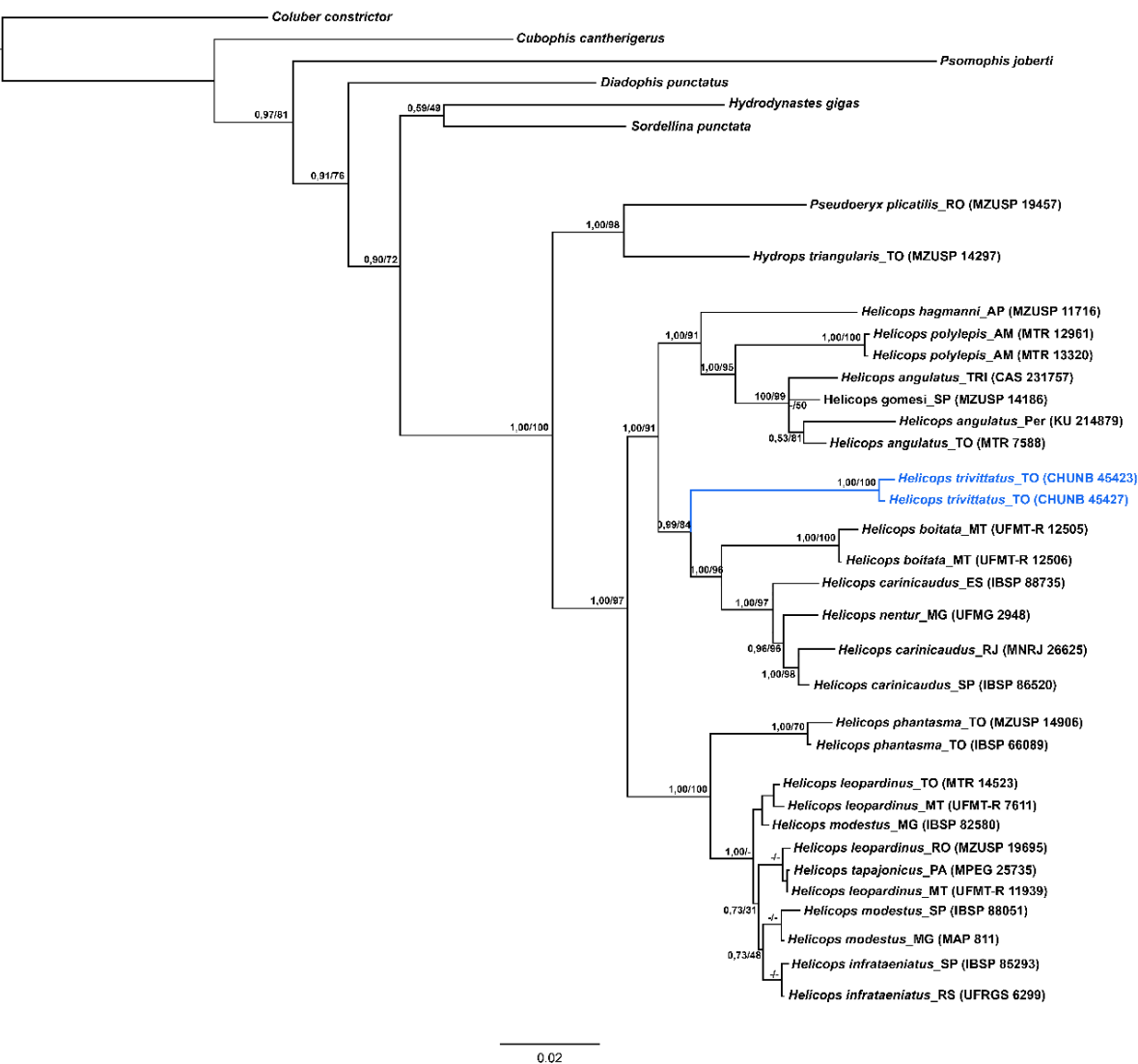
Helicops trivittatus (Gray, 1849)

Myron trivittatus.— Gray (1849: 70).

Helicops trivittata.— Hoge (1952: 184; Araguacema, Tocantins); Amaral (1978: 62; Bacia do Rio Amazonas).

Helicops trivittatus.— Boulenger (1893: 276; Pará); Hoge (1967: Amapá); Peters & Orejas-Miranda (1970: 125; Brasil Equatorial); Hoogmoed (1982: 236, Bacia Amazônica); Rossman (2010: 271; Amapá, Mato Grosso, Pará, Tocantins); Wallach et al. (2014: 323; Amapá, Mato Grosso, Pará, Tocantins); Nogueira et al. (2019: leste da Amazônia, Brasil).

Figura 1 – Relações filogenéticas da tribo Hydropsini baseada na matriz concatenada dos genes 16S, Cmos, Cytb, BDNF, NT3 e R35, indicando a posição filogenética de *Helicops trivittatus*. Os números antes dos nós indicam os valores de credibilidade da Inferência Bayesiana e bootstrap da Máxima Verossimilhança.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Tabela 2 – Distância *p* não corrigida do fragmento de DNA mitocondrial 16S. Os valores destacados em negrito referem-se à distância genética entre *Helicops trivittatus* e aos congêneres de dorso verde estriado e uniforme.

DNA mitocondrial 16S							
Espécies/Linhagens	1	2	3	4	5	6	7
1. <i>Helicops trivittatus</i>	0,009						
2. <i>Helicops boitata</i>	0,085	>0,001					
3. <i>Helicops carinicaudus</i>	0,110	0,065	0,001				
4. <i>Helicops nentur</i>	0,092	0,045	0,031	0,009			
5. <i>Helicops infrataeniatus</i>	0,087	0,075	0,055	0,058	-	0,015	-
6. <i>Helicops modestus</i>	0,094	0,078	0,071	0,068	0,015	-	
7. <i>Helicops tapajonicus</i>	0,090	0,082	0,075	0,075	-	-	-

Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Holótipo: Fêmea adulta (BMNH 1946.1.13.99), localidade desconhecida [depositado no Museu de História de Londres, Patrick Campbell] (**Figura 2**).

Paratype: Espécime macho (BMNH III.23.L.b), localidade, Índia (erro) [depositado no Museu de História de Londres].

Figura 2 – Detalhes do holótipo de *Helicops trivittatus* (BMNH 1946.1.13.99). A) Vistas dorsal e ventral do corpo. B) Faces dorsal, ventral e laterais da cabeça.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Diagnose. *Helicops trivittatus* difere dos demais congêneres por apresentar a combinação única das seguintes características: (1) 21–25/21–23/17–19, fileiras de dorsais com quilhas moderadas; (2) ventrais 111–129 (114–125 em machos, 111–129 em fêmeas); (3) subcaudais 58–80 (68–80 em machos, 58–76 em fêmeas); (4) ausência de quilhas nas subcaudais; (5) supralabiais 8/8, 4ª em contato com a órbita ocular; (6) infralabiais 12/12; (7) intergenial geralmente ausente (raramente presente); (8) nasal semidividida; (9) duas pré-oculares; (10)

duas pós-oculares; (11) temporais 1+2; (12) dentes maxilares 18–21 + 2; (13) hemipênis semicapitado, lobos destacados e curtos, corpo repleto de espinhos similares em tamanho; (14) estrias dorsais largas marrom oliváceo escuro, com destaque para presença de três linhas estreitas e esbranquiçadas; (15) ventre creme amarelado, com duas fileiras paralelas e paraventrals de manchas semilunares.

Comparações. *Helicops trivittatus* compartilha estrias dorsais com as espécies *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus* e *H. modestus*. Em comparação com os congêneres de dorso estriado, *H. trivittatus* pode se distinguir claramente de *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus* e *H. modestus* por apresentar hemipênis com lobos médios (pouco alongados), espinhos simétricos medianos dispersos no corpo do órgão, finas estrias esbranquiçadas alternadas com estrias verde oliváceo escuro e 21–25/21–23/21–19 de fileiras de dorsais (vs. hemipênis com lobos longos e delgado, com espinhos laterais aumentados, coloração dorsal com estrias pouco distinguíveis e 19/19/17 fileiras de dorsais em *H. carinicaudus*; e hemipênis com lobos curto e globoso, corpo cilíndrico, estrias dorsais verde oliváceo escuro, alternando com estrias verde oliváceo pálido em *H. infrataeniatus* e *H. modestus*). *H. trivittatus* difere ainda de *H. infrataeniatus* pela fórmula de fileira de dorsais 21–25/21–23/21–19 e pela presença de uma dupla fileira de manchas semilunares no ventre (vs. fórmula de fileira de dorsais 17–21/17–19/15–19 e ventre ornamentado com três faixas longitudinais, bandas ou combinações entre os dois padrões) e *H. modestus* (vs. fórmula de fileira de dorsais 19/19/17 e ausência de manchas ventrais).

Redescrição do Holótipo. Fêmea adulta; comprimento total = 683 mm (CRC: 493 mm, CC: 190 mm); ventrais: 126; subcaudais: 63; cauda intacta e visivelmente longa; cabeça robusta e elíptica, distinta do pescoço; focinho arredondado; olhos pequenos, projetado dorsalmente; pupila arredondada; rostral pentagonal, visível de cima; internasal única, triangular; internasal em contato com nasal e pré-frontais; pré-frontais pareadas, grosseiramente pentagonal; pré-frontais visivelmente mais longas do que largas, em contato com internasal, nasais, loreais, pré-oculares superiores e supraoculares; frontal pentagonal, claramente mais longa do que larga; frontal em contato com pré-frontais, supraoculares e parietais; supraoculares claramente longas, forma irregular com cinco bordas; supraoculares em contato com pré-oculares superiores, pré-frontais, frontal, parietal, pós-ocular superior e margem dorsal do olho; parietais pareadas, mais longas do que largas, forma irregular; parietais em contato com a frontal, supraoculares, pós-oculares superiores, temporais primária e secundária superior e dorsais anteriores; nasal semidividida, contatando rostral, internasal, pré-frontais, loreal e 1ª e 2ª supralabiais; narina claramente deslocada em direção à margem lateral superior da internasal, com sutura nasal estendendo-se até a margem anterior da 1ª supralabial; loreal grosseiramente trapezoidal,

contatando nasal, pré-frontal, pré-oculares inferior e superior e 2ª e 3ª supralabiais; oculares 2/2; pré-ocular superior pentagonal, forma irregular, ligeiramente mais alta do que comprida, em contato com loreal, pré-frontal, supraocular e margem anterior do olho; pré-ocular inferior grosseiramente pentagonal, ligeiramente mais alta do que comprida, em contato com loreal, pré-ocular superior, margem anterior do olho e 3ª e 4ª supralabiais; pós-ocular superior grosseiramente trapezoidal, em contato com supraocular, parietal, temporal primária, pós-ocular inferior e margem posterior do olho; pós-ocular inferior grosseiramente trapezoidal, em contato com pós-ocular superior, temporal primária, margens superiores da 4ª–6ª supralabiais e margem posterior do olho; temporais 1 + 2 + 3, todos ligeiramente pentagonais; temporal primária em contato com pós-oculares, parietais, temporais secundárias, 5ª e 6ª supralabiais; temporal secundária superior em contato com temporal primária, parietal, temporal secundária inferior e a margem anterior dos três temporais terciárias; temporal secundária inferior em contato com temporal primária, temporal secundária superior, temporais terciárias inferior e intermediária, supralabiais 6ª à 7ª; temporal terciária superior contatando temporal secundário superior, temporal intermediária e parietal; temporal terciária intermediária em contato com as temporais secundárias inferior e superior, temporais terciárias superior e inferior; temporal terciária inferior em contato com as temporais secundárias inferior e superior, temporal terciária intermediária e 7ª–8ª supralabiais; margens posteriores de todos as temporais terciários contatando as primeiras dorsais do flanco; supralabiais 8/8, 4ª em contato com órbita ocular; 6ª–7ª maiores supralabiais; 6ª–8ª supralabiais todos contatando temporais; mental relativamente triangular; dois pares de mentonianas, o par anterior visivelmente mais longo do que o posterior; infralabiais 12/12, primeiro par em contato na linha média posteriormente à mental; maiores infralabiais 6ª–7ª, 1ª–5ª em contato com mentonianas anteriores, 5ª–7ª em contato com mentonianas posteriores. Dorso marrom esverdeado desbotado, com estrias dorsais longitudinais; as estrias alternam-se entre tons de marrom claro e escuro (nas estrias escuras, a base das escamas dorsais apresenta pigmentação preta) e mais três finas estrias (linhas vertebral e paravertebral) esbranquiçadas; ventre creme amarelado, recobrimdo metade da primeira fileira de dorsais; duas fileiras marginais de manchas semilunares ornamentando as escamas ventrais e subcaudais; dorso da cabeça marrom esverdeado, cobrindo totalmente as duas primeiras supralabiais e parcialmente 3ª–8ª supralabiais; margem inferior da 5ª–7ª supralabiais creme amarelado com resquícios de pigmentação marrom; infralabiais e borda do primeiro par de mentonianas creme amarelado com sobreposição de pigmentação marrom esparsa; face da cabeça creme claro com vestígios de pigmentação marrom.

Variação de caracteres merísticos e morfométricos.— Maior fêmea MPEG 8868, comprimento rostro-cloacal = 758 mm, comprimento da cauda: 252 mm, coletado em Belém, estado do Pará e maior macho MZUSP 3815 comprimento rostro-cloacal = 475 mm, comprimento da cauda = 232 mm, coletado em Barra do Tapirapés, Estado do Pará. Ventrals 111–129 [em machos 114–125 (119.32 ± 2.90 , 41), em fêmeas 111–129 (121.79 ± 3.46 , 76)]; subcaudais 58–80 [em machos 68–80 (74.55 ± 2.68 , 38), em fêmeas 58–76 (63.52 ± 2.89 , 60)]; comprimento rostro-cloacal 130–758 mm [em machos 134–482 mm (277.44 ± 107.29 , 41), em fêmeas 130–758 mm (387.76 ± 178.61 , 76)]; comprimento da cauda 78–216 mm [em machos 57–232 mm (123.68 ± 52.11 , 38), em fêmeas 50–252 mm (129.52 ± 61.01 , 60)]; comprimento da cabeça 10.96–32.72 mm [em machos 10.96–21.35 mm (15.14 ± 3.04 , 38), em fêmeas 11.21–32.72 mm (20.29 ± 6.39 , 73)]; distância entre a rostral e o olho 2.78–7.38 mm [em machos 2.78–5.99 mm (3.77 ± 0.80 , 38), em fêmeas 2.86–7.38 mm (4.78 ± 1.44 , 73)]; distância entre a narina e o olho 1.52–4.16 mm [em machos 1.52–3.01 mm (2.05 ± 0.36 , 38), em fêmeas 1.53–4.16 mm (2.61 ± 0.76 , 71)]; largura da cabeça 5.19–23.53 mm [em machos 5.19–13.55 mm (8.31 ± 2.09 , 37), em fêmeas 5.23–23.53 mm (11.61 ± 4.64 , 73)]; altura da cabeça 3.95–15.15 mm [em machos 4.15–9.30 mm (6.02 ± 1.53 , 36), em fêmeas 3.95–15.15 mm (8.26 ± 3.11 , 71)]; largura do pescoço 2.92–14.28 mm [em machos 3.23–8.81 mm (5.61 ± 1.61 , 37), em fêmeas 2.92–14.28 mm (7.84 ± 3.18 , 73)]; distância entre narinas 1.21–3.29 mm [em machos 1.30–2.53 (1.81 ± 0.29 , 37), em fêmeas 1.21–3.29 mm (2.15 ± 0.55 , 70)]; distância entre loreais 2.91–8.03 mm [em machos 3.01–6.00 mm (4.12 ± 0.91 , 36), em fêmeas 2.91–8.03 mm (5.16 ± 1.54 , 73)]; diâmetro do olho 1.51–3.66 mm [em machos 1.63–2.84 mm (2.13 ± 0.34 , 38), em fêmeas 1.51–3.66 mm (2.53 ± 0.58 , 73)]; distância entre os olhos 3.44–8.46 mm [em machos 3.44–5.97 mm (4.56 ± 0.79 , 37), em fêmeas 3.55–8.46 mm (5.55 ± 1.37 , 73)]; diâmetro no meio do corpo 4.27–24.07 mm [em machos 4.51–15.78 mm (9.21 ± 3.51 , 38), em fêmeas 4.27–24.07 mm (12.84 ± 5.66 , 71)]. Fileiras de dorsais 21–25/21–23/17–19; supralabiais 8/8 (n = 105, 90% da amostra) [variantes: 9/9 (n = 2), 7/8 (n = 2) e 8/9 (n = 7)]; supralabiais em contato com órbita ocular 4^a/4^a (n = 107, 91% da amostra), [variantes: 5^a/5^a (n = 2), 7^a/7^a (n = 2), 3^a–4^a/4^a (n = 1), 3^a/4^a (n = 1), 6^a/7^a (n = 1) e 7^a/8^a (n = 2)]; infralabiais 12/12 (n = 85, 73% da amostra) [variantes: 13/13 (n = 9), 12/11–14 (n = 13), 13/14 (n = 1)]; infralabiais com mentoniana anterior 1–5/1–5 (n = 63) e 1–6/1–6 (n = 47), respectivamente 58% e 40% da amostra) [variantes: 1–5 /1–6 (n = 3)] e infralabiais com mentoniana posterior 5–6/5–6 (n = 16), 5–7/ 5–7 (n = 34), 6–7/6–7 (n = 52) [variantes: 5–6/5–7 (n = 1), 5–7/6–8 (n = 6)]; anal dividida; nasal semidividida; loreal presente; intergeniais ausentes (n = 106, 90% da amostra), presentes (n = 11); duas pré-oculares (n = 117); duas pós-oculares (n = 114, 97% da amostra) [variantes: 1+2/2 (n = 1) e 1/2 (n = 1)];

uma temporal primária ($n = 116$, 99% da amostra) [variante: 1/2 ($n = 1$)]; duas temporais secundárias 2/2 ($n = 102$, 87% da amostra) [variantes: 3/3 ($n = 4$), 2/3 ($n = 11$)]; dentes maxilares 18–21 + 2.

Coloração (espécimes preservados em álcool). Dorso da cabeça marrom esverdeado com vestígios de pigmentação enegrecida; região inferior da 4^a–8^a supralabiais marcadas por coloração creme, cobrindo a maior proporção da 6^a–7^a supralabiais; face ventral da cabeça e infralabiais creme; margem superior das infralabiais marcadas por pequenas manchas escuras. Dorso marrom esverdeado estriado, marcado por uma série de pequenos pontos negros; dorso com três estrias longitudinais estreitas e esbranquiçadas (menos de uma escama dorsal de largura), alternadas por quatro estrias largas com tonalidade variável entre marrom escuro e/ou claro esverdeado (cerca de três escamas dorsais de largura); dois pontos brancos na altura da região occipital marcam o início das estrias claras (creme) da região paravertebral. Ventre e a face ventral da cabeça predominantemente creme esbranquiçado; ventre com duas fileiras longitudinais e paralelas de manchas semilunares percorrendo a região paraventral, a região gular, seguindo até final da cauda (**Figura 3**).

Coloração em vida (fotografia). Os padrões de desenho do dorso e do ventre seguem a conformação descrita para os espécimes preservados, com diferenças restritas às tonalidades das estruturas ali mencionadas. As cores das estrias largas do dorso variam entre tons de verde musgo e verde muito escuro, contrastando com as estrias finas de cor creme tendendo ao branco, muito destacadas.

Figura 3 – Aspectos da coloração de um espécime (MPEG 26162) de *Helicops trivittatus* (Gray, 1849) preservado em álcool (A–B), procedente do município de Belém, estado do Pará, e de um espécime vivo (C) procedente do município de Palmas, estado do Tocantins, Brasil.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022 (A-B); Marcelo Duarte (C).

Morfologia hemipeniana. Descrição baseada em hemipênis (MZUSP 12841 e MPEG 26162) completamente evertido e expandido. Hemipênis bilobado, semicapitado e semicaliculado; lobos pronunciados e curtos (cerca e um terço do comprimento do corpo do órgão), sem cálices e ornamentados por espinhos bem desenvolvidos e dispostos em espiral; discos apicais arredondados, e planos; face assulcada dos lobos com franjas ornamentadas com pequenos espinhos; espinhos da face sulcada dos lobos apresenta maiores e mais numerosos; bolsa capitular ausente entre os lobos; corpo hemipênis alongado, levemente cônico, sem cálices, repleto de espinhos de tamanho mediano em toda a sua extensão (inclusive na região intrassulcar); base distinta do corpo, ornamentada por espículas distribuídas uniformemente em ambas as faces; bolsa basal ausente; sulco espermático bifurcado na região mais proximal, orientados centrifugamente, com limite na superfície lateral culminando na área central do ápice lobular (**Figura 4**).

Notas taxonômicas. De forma semelhante à maioria das espécies do gênero, *Helicops trivittatus* foi descrita com base em uma série pequena de espécimes. Gray (1849) descreveu *H. trivittatus* originalmente no gênero *Myron* (= *Myron trivittatus*), com base no holótipo, uma fêmea de origem desconhecida e um parátipo, um exemplar macho de origem duvidosa, supostamente procedente da Índia. Cabe destacar que Gray (1849) não fez referência explícita ao espécime tipo e as interpretações posteriores parecem ter se baseado nas informações disponíveis nos rótulos dos potes (**Figura 5**) (Cunha & Nascimento, 1993; Rossman, 2010; Wallach et al., 2014; Nogueira et al., 2019). A associação inicial Gray (1849), à espécie tipo do gênero *Myron* (i.e., *Myron richardsonii*) pode ter ocorrido devido à presença compartilhada de quilhas dorsais entre os táxons (Gray, 1849: 70–71; Rossman, 2010), dentre outras características homoplásticas decorrentes de adaptações ao hábito aquático.

Boulenger (1893) analisou e comparou a morfologia de dois espécimes procedentes do estado do Pará, com o material tipo de Gray (1849) e transferiu *Myron trivittatus* para o gênero *Helicops* (= *Helicops trivittatus*). Além disso, o autor ilustrou detalhes da cabeça e do padrão de coloração dorsal e ventral de *H. trivittatus* (Boulenger, 1893: 500, Prancha XVIII. Fig. 2). Como informações adicionais, foram elencados caracteres da diagnose, referentes ao número de ventrais (120–130), subcaudais (63–65), fileiras de dorsais no meio do corpo (21–23) e coloração, coincidindo com a diagnose descrita na literatura (Boulenger, 1893: 276–277)]. Amaral (1977) ilustrou um exemplar de *H. trivittatus* e incluiu dados de distribuição e história natural (Amaral, 1977: 62).

Figura 4 — Faces sulcada (à esquerda) e assulcada (à direita) do hemipênis (escala = 10 mm) de um exemplar de *Helicops trivittatus* (MZUSP 12841), procedente de Formoso do Araguaia, Tocantins, Brasil.



Fonte: Pedro Nunes, 2006.

Com relação aos registros distribucionais, Hoge (1952) apresentou dados morfológicos de um exemplar (nº 12012, sic.) de *H. trivittatus* coletado durante uma expedição na Ilha do Bananal (divisa entre os estados de Goiás [atual Tocantins] e Mato Grosso). Posteriormente, Hoge (1967) relatou a ocorrência de *H. trivittatus* para o estado do Amapá, sem fazer qualquer menção a material testemunho. Hoogmoed (1982) sem especificar localidades, citou *H. trivittatus* para a bacia Amazônica e ainda inferiu que a distribuição da espécie pudesse se estender até o sul da Guiana Francesa.

Oliveira et al. (2015) coletaram um exemplar de *H. trivittatus* (CECCAMPOS 1193) no município de Macapá, sendo, portanto, o primeiro registro da espécie com espécime-testemunho coletado no estado do Amapá. Outros trabalhos ainda relataram a ocorrência de *H.*

trivittatus para algumas localidades das bacias Amazônica (Cunha & Nascimento, 1978, 1993; Rossman, 2010; Wallach et al., 2014; Santos-Costa et al., 2015; Prudente et al., 2019) e do Tocantins-Araguaia (Hoge, 1952; Nogueira et al., 2019).

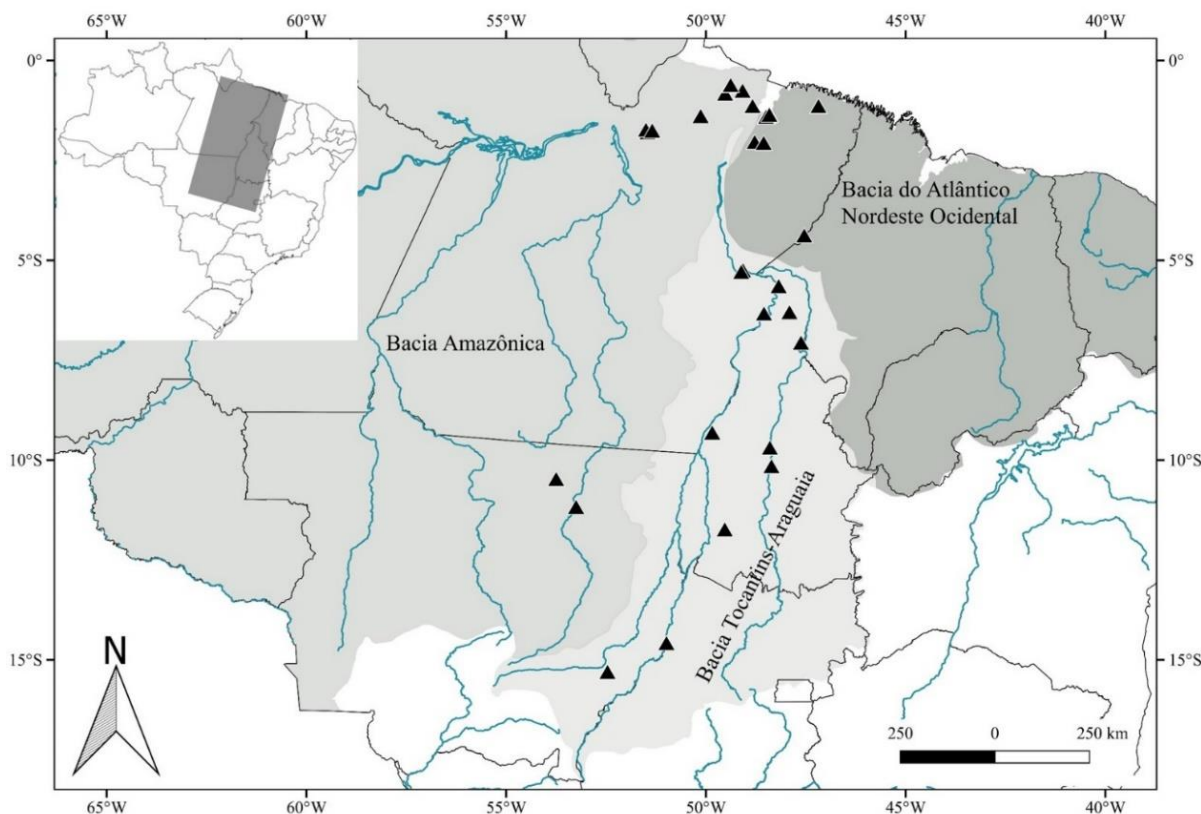
Figura 5 – Imagem dos rótulos dos potes de armazenamento do holótipo (A) e do sintipo (B) de *Helicops trivittatus*.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Distribuição geográfica. *Helicops trivittatus* é endêmica da Amazônia brasileira e zonas de contato entre este bioma e o Cerrado na bacia do Tocantins-Araguaia. Ocorre com maior frequência na vertente leste da Amazônia Ocidental e áreas de transição ou mesmo de predominância de Cerrado nos estados de Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Pará e Tocantins (Figura 6).

Figura 6 – Distribuição geográfica da amostra analisada das populações de *Helicops trivittatus* (Gray, 1849) nas bacias Amazônica, Atlântico Nordeste Ocidental e do Tocantins-Araguaia.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

DISCUSSÃO

O reexame da morfologia externa do holótipo e sua comparação com as amostras deste estudo corrobora de forma consistente a identidade de *Helicops trivittatus* como espécie válida, muito embora a diagnose original tenha enfatizado apenas aspectos de coloração do material tipo (Gray, 1849). Apesar do material restrito da descrição original e posteriormente aportado por Boulenger (1893), a maioria das variações morfológicas observadas em nossa amostra expandida é congruente com os dados apresentados desde as primeiras menções até estudos mais recentes (Cunha & Nascimento, 1978, 1994; Rossman, 2010). A presença de escamas intergeniais aparece aqui como variação intraespecífica de *H. trivittatus*; sendo assim, o poder diagnóstico desta característica merece reavaliação, já que o polimorfismo pode ocorrer, conforme acontece com outros congêneres (Günther, 1861; Reinhardt, 1866; Moraes-da-Silva et al., 2022).

Frequentemente, características morfológicas relacionadas à coloração e à morfologia do hemipênis representam fontes fundamentais para orientar delimitação de espécies em

diferentes grupos de serpentes (e.g., Zaher, 1999; Myers & McDowell, 2014; Curcio et al., 2015). No gênero *Helicops*, mesmo nas espécies com alguma variação nestes complexos de caracteres, sua utilização tem se mostrado eficiente no reconhecimento e delimitação de táxons distintos (e.g., Rossman, 1976; Frota, 2005; Kawashita-Ribeiro et al., 2013; Moraes-da-Silva et al., 2022). Neste sentido, a morfologia do hemipênis de *H. trivittatus* acumula características anatômicas exclusivas atreladas aos lobos pronunciados curtos e ao corpo repleto de espinhos similares e medianos.

A conformação das estrias dorsais difere entre os membros do complexo de espécies de dorso verde estriado. Nos táxons *Helicops carinicaudus* e *H. modestus* as estrias são pouco distinguíveis, já que diferem ao menos na tonalidade do verde ou castanho dorsal (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019). Já *H. trivittatus* apresenta estrias dorsais bem definidas com limites destacados pela presença de três estrias dorsais estreitas esbranquiçadas (Figura 3C) que ocorrem nesta espécie em caráter autapomórfico. Adicionalmente, as evidências filogenéticas demonstram que padrão dorsal estriado em *Helicops* não reflete um grupo monofilético, podendo decorrer de eventos homoplásticos ou mesmo de retenção ancestral dentro do gênero (ver Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021).

O material analisado neste estudo representa a maior amostragem já examinada (117) de *Helicops trivittatus*. Entretanto, deve se considerar que parte dessa amostra, também foi examinada por Cunha & Nascimento, (1978, 1994) (respectivamente, 36 e 38 espécimes) e revisada por Rossman (2010) (45 espécimes). Em termos de distribuição, a maioria dos registros de *H. trivittatus* são de localidades de áreas alagadas (i.e., igarapés, várzeas) do município de Belém e região leste do estado do Pará sendo, portanto, consistentes com registros documentados na literatura histórica (Cunha & Nascimento, 1978; Rossman, 2010) e podem refletir viés de amostragem.

Por representar uma espécie aquática presente em uma região densamente entrecortada por diversos tributários das bacias Amazônica e do Tocantins-Araguaia, seria esperado que a densa malha hidrográfica pudesse favorecer a dispersão de *Helicops trivittatus* para localidades adjacentes interconectadas. No entanto, os dados distribucionais compilados aqui mostram uma abrangência geográfica relativamente restrita de *H. trivittatus*, sugerindo preferências ambientais possivelmente localizadas. Em outras espécies de *Helicops* (e.g., *H. boitata*, *H. modestus* e *H. nentur*; Nogueira et al., 2019), também são observadas associações a bacias hidrográficas específicas, mas a compreensão desses padrões transcende os limites da taxonomia alfa e requer abordagens integrativas (e.g., modelagem de nicho) com foco em

fatores paisagísticos e ambientais que possam explicar a relativa restrição geográfica de diversas espécies do gênero.

Fica aqui ainda confirmada a ocorrência frequente de *Helicops trivittatus* na bacia Amazônica já indicada por estudos anteriores (e.g., Cunha & Nascimento, 1978; Nogueira et al., 2019). No entanto, os registros de *H. trivittatus* para o estado do Amapá são imprecisos, faltando referência explícita às localidades pertinentes (e.g., Hoogmoed, 1982; Rossman, 2010; Wallach et al., 2014); enfraquecem a suposta validade destes registros o fato de que também não há menção objetiva dos espécimes-testemunho que confirmem esta premissa. Dentre os espécimes examinados aqui, nenhum deles é procedente do Amapá e o único registro confirmado (espécime não examinado) como material testemunho, se refere a um exemplar coletado no município de Macapá (Oliveira et al., 2015; Nogueira et al., 2019). De qualquer forma, os registros mais setentrionais documentados aqui permitem supor que a ocorrência de *H. trivittatus* no Amapá é factível, carecendo apenas de confirmação objetiva.

A série tipo de *Helicops trivittatus* é composta por dois espécimes de origem desconhecida e, apesar da descrição sucinta, a análise do holótipo deixa claro que a espécie pertence à fauna brasileira e afasta qualquer associação com os homalopsíneos asiáticos. As informações presentes no rótulo do vidro, indicam que ao menos um exemplar da série original era supostamente de origem indiana. Contudo, essa suposição representa um equívoco e deve ter ocorrido em razão das semelhanças na morfologia externa (i.e., quilhas dorsais) entre os gêneros *Helicops* (sul-americano) e *Homalopsis* (asiático). Por outro lado, essa relação de afinidade entre os dois gêneros é histórica, documentada na lista sinonímica dos congêneres *H. angulatus*, *H. carinicaudus* e *H. leopardinus* (Schlegel, 1837; Fitzinger, 1843; Gray, 1849). As relações de parentesco de *Helicops trivittatus* jamais haviam sido inferidas até o presente estudo, que foi o primeiro a amostrar terminais desta espécie em análises filogenéticas (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021). O resultado das análises realizadas aqui recuperou *H. trivittatus* como grupo-irmão de um clado formado pelos congêneres *H. boitata*, *H. carinicaudus* e *H. nentur*. Estas espécies são alopátricas, com a primeira restrita ao Pantanal e as duas últimas à Mata Atlântica (Nogueira et al., 2019; Moraes-da-Silva et al., 2019), contrastando com *H. trivittatus*, que tem distribuição na Amazônia e áreas transição com o Cerrado. Por outro lado, evidências preliminares sugerem relação de parentesco entre *H. trivittatus* e *H. danieli*, única espécie do gênero com distribuição Transandina (Citeli et al., 2022). Este cenário merece atenção, podendo associar eventos históricos relacionados ao soerguimento da Cordilheira dos Andes à diversificação destas linhagens. Estudos futuros com maior abrangência amostral para *Helicops* auxiliarão a esclarecer estas questões.

REFERÊNCIAS

- AMARAL, Afrânio. Contribuição para o conhecimento dos ofídios do Brazil. Parte I. Quatro novas espécies de serpentes brasileiras. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 1, p. 1-37, 1921. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.10927>
- AMARAL, Afrânio. Estudos sobre ophídios neotropicos 34. Novas notas sobre a fauna da Colombia e descrição de uma espécie nova de colubrideo aglypho. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 11, p. 232-240, 1937.
- AMARAL, Afrânio. Brazilian snakes: a color iconography. **Editora da Universidade de São Paulo**, São Paulo, 1977.
- ÁVILA, R. W.; FERREIRA, V. L.; ARRUDA, J. A. O. Natural history of the South American water snake *Helicops leopardinus* (Colubridae: Hydropsini) in the Pantanal, Central Brasil. **Journal of Herpetology**, n. 40, p. 274-279, 2006. <https://doi.org/10.1670/113-05N.1>
- BOULENGER, George. **A. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History)**. Trustees of the British Museum (Natural History), London, v. 1, 1893. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.8316>
- CITELI, N.; KLACZKO, J.; DE-LIMA, A. K. S.; DE-CARVALHO, M.; NUNES, P. M. S.; PASSOS, P.; BRANDÃO, R. A. Taxonomy, allometry, sexual dimorphism, and conservation of the trans-Andean watersnake *Helicops danieli* Amaral, 1937 (Serpentes: Dipsadidae: Hydropsini). **Canadian Journal of Zoology**, v. 100, n. 999, p. 184-196, 2022. <https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0073>
- COSTA, H. C.; SANTANA, D. J.; LEAL, F.; KOROIVA, R.; GARCIA, P. C. A. A New Species of *Helicops* (Serpentes: Dipsadidae: Hydropsini) from Southeastern Brazil. **Herpetologica**, v. 72, p. 157-166, 2016. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-15-00059>
- CUNHA, Osvaldo, R.; NASCIMENTO, Francisco P. Ofídios da Amazônia. As cobras da região leste do Pará. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Zoologia**, v. 9, 1-191, 1994 (1993).
- CUNHA, Osvaldo, R.; NASCIMENTO, Francisco P. Ofídios da Amazônia.X. As cobras da região leste do Pará. **Publicações Avulsas do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 31, 1-128, 1978.
- CURCIO, F. F.; SCALI, S.; RODRIGUES, M. T. Taxonomic status of *Erythrolamprus bizona* Jan (1863) (Serpentes, Xenodontinae): assembling a puzzle with many missing pieces. **Herpetological Monographs**, v. 29, n. 1, p. 40-64, 2015.
- DEIQUES, Clarice H.; CECHIN, Sônia Z. O status de *Helicops carinicaudus* (Wied, 1825) (Serpentes: Colubridae). **Acta Biologica Leopoldensia**, v. 12, p. 313-326, 1991.

- DOWLING, Herndon G. A proposed standard system of counting ventrals in snakes. **British Journal of Herpetology**, v. 1, p. 97-99, 1951. <https://doi.org/10.2307/1437542>
- DOWLING, Herndon G. A provisional classification of snakes. **Yearbook of Herpetology**, v. 1, p. 167-170, 1975.
- DOWLING, Herndon G.; SAVAGE, Jay M. A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. **Zoologica**, v. 45, n. 1, p. 17-28, 1960.
- FITZINGER, Leopold J. **Neue classification der reptilien nach ihren natürlichen verwandtschaften**: Nebst einer verwandtschafts-tafel und einem verzeichnisse der reptilien-sammlung des KK zoologischen museum's zu Wien. 1826. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4683>
- FORD, Neil B.; FORD, David F. Notes on the ecology of the South American water snake *Helicops angulatus* (Squamata: Colubridae) in Nariva Swamp, Trinidad. **Caribbean Journal of Science**, v. 38, n. 1/2, p. 129-131, 2002.
- FROTA, Jossehan G. New species of *Helicops* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae) from Tapajós river, Amazon region, Brazil. **Phyllomedusa**, v. 4, n. 1, p. 61-67, 2005. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v4i1p61-67>
- GIRAUDO, Alejandro Raúl. **Diversidad de serpientes de la selva Paranaense y del Chaco húmedo**. Taxonomía, biogeografía y conservación. Literature of Latin America, Buenos Aires, 2001. 285 p.
- GRAY, John E. **Catalogue of the Specimens of Snakes in the Collection of the British Museum**. Order of the Trustees, 1849. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.14873>
- GRAZZIOTIN, F. G.; ZAHER, H.; MURPHY, R. W.; SCROCCHI, G.; BENAVIDES, M. A.; ZHANG, Y.; BONATO, S. L. Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. **Cladistics**, v. 28, n. 5, p. 437-459, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2012.00393.x>
- GUEDES, T. B.; SAWAYA, R. J.; ZIZKA, A.; LAFFAN, S.; FAURBY, S.; PYRON, R. A.; BERNILS, R. S.; JANSEN, M.; PASSOS, P.; PRUDENTE, A.; CISNEROS-HEREDIA, D. F.; BRAZ, H. B.; NOGUEIRA, C. C.; ANTONELLI, A.; MEIRI, S. Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of Neotropical snakes. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 1, p. 14-21, 2018. <https://doi.org/10.1111/geb.12679>
- GÜNTHER, Albert C. L. G. On the ophidian genus *Helicops*. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 3, p. 425-428, 1861.
- HOGUE, Alphonse R. Notas erpetológicas. 1a. contribuição ao conhecimento dos ofídios do Brasil Central. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 24, n. 2, p. 179-214, 1952.
- HOGUE, Alphonse R. Serpentes do Território Federal do Amapá. In: **Atas do Simpósio sobre a biota amazônica**, v. 5, p. 217-223, 1967.
- HOOGLMOED, Marinus S. Snakes of the Guianan region. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 46, p. 219-254, 1982.

JAN, Georgio. Enumerazione sistematica degli ofidi appartenenti al gruppo Potamophilidae. **Archivo per la Zoologia, l'Anatomia e la Fisiologia**, v. 3, n. 2, p. 201-265, 1865. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.52252>

KAWASHITA-RIBEIRO, R. A.; ÁVILA, R. W.; MORAIS, D. H. A new snake of the genus *Helicops* Wagler, 1830 (Dipsadidae, Xenodontinae) from Brazil. **Herpetologica**, v. 69, n. 1, p. 80-90, 2013. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-12-00013>

LINNAEUS, Carl. **Systema Naturae per regna tria naturae, secundum clases, ordines, genera, species, cum characteribus, differentis synonymis loci**. Tomus I. Holmiae, Laurentii Salvii, p. 824, 1758. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.542>

LIX, L. M.; KESELMAN, J. C.; KESELMAN, H. J. Consequences of assumption violations revisited: A quantitative review of alternatives to the one-way analysis of variance F test. **Review of educational research**, v. 66, n. 4, p. 579-619, 1996. <https://doi.org/10.2307/1170654>

MCDONALD, John H. **Handbook of biological statistics**. Baltimore, MD: sparky house publishing, 2009.

MORAES-DA-SILVA, A.; AMARO, R. C.; NUNES, P. M. S.; STRÜSSMANN, C.; TEIXEIRA Jr., M.; ANDRADE Jr., A.; SUDRÉ, V.; RECODER, R.; RODRIGUES, M. T.; CURCIO, F. F. Chance, luck and a fortunate finding: a new species of watersnake of the genus *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes: Xenodontinae), from the Brazilian Pantanal wetlands. **Zootaxa**, v. 4651, n. 3, p. 445-470, 2019. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.4651.3.3>

MORAES-DA-SILVA, A.; AMARO, R. C.; NUNES, P. M. S.; RODRIGUES, M. T.; CURCIO, F. F. Long known, brand new, and possibly threatened: a new species of watersnake of the genus *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes; Xenodontinae) from the Tocantins-Araguaia River Basin, Brazil. **Zootaxa**, v. 4903, n. 2, p. 2021.–241. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4903.2.3>

MORAES-DA-SILVA, A.; WALTERMAN, S.; CITELI, N.; NUNES, P. S. M.; CURCIO, F. F. A new oviparous species of *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes, Xenodontinae) from Brazilian Amazonia with reflections on the evolution of viviparity among hydropsine watersnakes. **Zoologischer Anzeiger**, v. 296, p. 91-109, 2022. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2021.12.001>

MURPHY, J. C.; MUÑOZ-MÉRIDA, A.; AUGUSTE, R. J.; LASSO-ALCALÁ, O.; RIVAS, G. A.; JOWERS, M. J. Evidence for cryptic diversity in the Neotropical water snake, *Helicops angulatus* (Linnaeus, 1758)(Dipsadidae, Hydropsini), with comments on its ecology, facultative reproductive mode, and conservation. **Amphibian & Reptile Conservation**, v. 14, n. 3, p. 138-155, 2020.

MYERS, Charles W.; MCDOWELL, Samuel B. New taxa and cryptic species of Neotropical snakes (Xenodontinae), with commentary on hemipenes as generic and specific characters. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 2014, n. 385, p. 1-112, 2014.

NOGUEIRA, C. C.; ALENCAR, J. P. S. V.; ARGOLO, A. J. S.; ARREDONDO, J. C.; ARZAMENDIA, V.; AZEVEDO, J. A.; BARBO, F. E.; BERNILS, R. S.; BOLOCHIO, B. E.; BORGES-MARTINS, M.; BRASIL-GODINHO, M.; BRAZ, H.; BUONONATO, M.; CISNEROS-HEREDIA, D. F.; COLLI, G. R.; FRANCO, F. L.; GIRAUDO, A.; GUEDES, T.; HOOGMOED, M. S.; MARQUES, O. A. V.; MONTINGELLI, G. G.; PASSOS, P.; PRUDENTE, A. L. C.; RIVAS, G.; SANCHEZ, P. M.; SERRANO, F. C.; SILVA Jr, N. J.; STRÜSSMANN, C.; UHLIG, V. M.; ZAHER, H.; SAWAYA, R. J.; MARTINS, M. Atlas of Brazilian snakes: verified point-locality maps to mitigate the Wallacean shortfall in a megadiverse snake fauna. **South American Journal of Herpetology**, v. 14, n. sp1, p. 1-274, 2019. <http://doi.org/10.2994/SAJH-D-19-00120.1>

NUNES, P. M. S.; FOUQUET, A.; CURCIO, F. F.; KOK, P. J. R.; RODRIGUES, M. T. Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 166, n. 2, p. 361-376, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2012.00846.x>

NUNES, P. M. S.; CURCIO, F. F.; ROSCITO, J. G.; RODRIGUES, M. T. Are hemipenial spines related to limb reduction? A spiny discussion focused on gymnophthalmid lizards (Squamata: Gymnophthalmidae). **The Anatomical Record**, v. 297, n. 3, p. 482-495, 2014. <https://doi.org/10.1002/ar.22876>

OLIVEIRA, D. S.; SILVA, A. V.; SANTOS, R. C.; BARRIGA, J. V. M.; GABRIEL, R. C.; COSTA-CAMPOS, C. E. Geographic Distribution: *Helicops trivittatus* (striped water snake). **Herpetological Review**, v. 46, n. 2, pp. 219, 2015.

PAYNTER, Raymond A.; TRAYLOR, Melvin A. Ornithological gazetteer of Brazil. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, 1991. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.14635>

PETERS, James A. **Dictionary of herpetology**. New York: Hafner Publishing Company, 1964.

PETERS, James A.; OREJAS-MIRANDA, Braulio. Catalogue of the Neotropical Squamata. Part I. Snakes. **United States National Museum Bulletin**, p. 1–347, 1970. [https://archive.org/details/cbarchive_50918_catalogueoftheneotropicalsquam1877]

PESANTES, Omar S. A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. **Journal of Herpetology**, v. 28, n. 1, p. 93-95, 1994. <https://doi.org/10.2307/1564686>

PRUDENTE, A. L. C.; RAMOS, L.; SILVA, T. M.; SARMENTO, J.; DOURADO, A.; SILVA, F. M.; ALMEIDA, P.; DOS SANTOS, C.; SOUSA, M. Dataset from the Snakes (Serpentes, Reptiles) collection of the Museu Paraense Emílio Goeldi, Pará, Brazil. **Biodiversity Data Journal**, v. 7, 2019.

QGIS DEVELOPMENT TEAM: Geographic Information System. **Open Source Geospatial Foundation Project**. Available from: <http://qgis.osgeo.org> (accessed 8 June 2020).

REINHARDT, Johannes. To nye Homalopsider. Aftryk. af naturh. Forenings Vidensk. Meddeleser; Naturhist. Foren. *Kjöbenhavn*, v. 10-11, p. 151–161, 1866.

- ROSSMAN, Douglas A. Miscellaneous notes on the South American water snake genus *Helicops*. **HISS News-Journal**, v. 1, n. 6, p. 189-191, 1973.
- ROSSMAN, Douglas A. Identity of the snake *Calopisma septemvittatum* Fischer, 1879, and redescription of the lectotype of *Helicops infrataeniatus* Jan, 1865. **Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut**, v. 97, p. 123-129, 2000.
- ROSSMAN, Douglas A. Morphological variation in the endemic Colombian water snake, *Helicops danieli* Amaral, 1937 (Serpentes: Xenodontidae). **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, v. 26, n. 101, p. 589-595, 2002.
- ROSSMAN, Douglas A. Revision of the South American colubrid snakes of the *Helicops pastazae* complex. **Occasional Papers of the Museum of Natural Science, Louisiana State University**, v. 1, n. 50, p. 1-15, 1976.
- ROSSMAN, Douglas A. Morphological variation in the striped water snake *Helicops trivittatus* (Gray, 1849) (Reptilia: Serpentes: Xenodontidae) of eastern Amazonia. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais**, v. 5, n. 3, p. 271-278, 2010.
- ROSSMAN, Douglas A.; DIXON, James R. A new colubrid snake of the genus *Helicops* from Peru. **Herpetologica**, p. 412-414, 1975. <https://www.jstor.org/stable/3891529>
- ROUX, Jean. Eine neue *Helicops*-Art aus Brasilien. **Zoologischer Anzeiger**, v. 36, p. 439-440, 1910.
- SABAJ, Mark H. Codes for natural history collections in ichthyology and herpetology. **Copeia**, v. 108, n. 3, p. 593-669, 2020. <https://doi.org/10.1643/ASIHCODONS2020>
- SANTOS-COSTA, M. C.; MASCHIO, G.F.; PRUDENTE, A. L. C. Natural history of snakes from Floresta Nacional de Caxiuanã, eastern Amazonia, Brazil. **Herpetology Notes**, v. 8, p. 69-98, 2015.
- SCARTOZZONI, Rodrigo Roveri. **Reproductive strategies and feeding ecology of water snakes of the tribe Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae)**. 2009. Tese (Doutorado em Biotecnologia) Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.
- SCHLEGEL, Hermann. **Essai sur la Physionomie des Serpens**. Text & Atlas. J. Kips, J. Hz. et WP Van Stockum, v. 2, 1837. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4273>
- SHREVE, Benjamin. Notes on Ecuadorian Snakes. **Occasional papers of the Boston Society of Natural History**, v. 8, p. 125-131, 1934.
- SOKAL, Robert R.; ROHLF, James F. **Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research**. 4. ed. WH Freeman and Co. New York, 1995.
- SPSS: **Statistics for Windows**, Version 22.0. SPSS Inc. Chicago, Illinois, 2008.
- UETZ, P.; FREED, P.; HOŠEK, J. **The Reptile Database**. Available from: <http://www.reptile-database.org> (accessed 30 august 2021).

UZZELL, Thomas. A revision of lizards of the genus *Prionodactylus*, with a new genus for *P. leucostictus* and notes on the genus *Euspondylus* (Sauria, Teiidae). **Postilla**, v. 159, p. 1–67, 1973. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.11535>

WAGLER, Johann G. **Descriptiones et icons amphibiorum**. Stuttgartiae et Tubingae, Monachii, 1828. 153 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.101419>

WAGLER, Johann Georg. **Natürliches System der Amphibien: mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vögel: ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie**. JG Cotta, 1830. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.58730>

WALLACH, Van; WILLIAMS, Kenneth L.; BOUNDY, Jeff. **Snakes of the world: a catalogue of living and extinct species**. CRC press, 2014. <https://doi.org/10.1201/b16901>

WIED, Maximilian P. **Abbildungen zur Natugerschichte Brasiliens**. Weimar: im Verlage des Grossherzogl. Sächs. priv. Landes-Industrie-Comptoirs, p. 1822–1831, 1824. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.51486>

YUKI, Rubens N.; LEMA, Tales. Análise comparativa entre as cobras d'água meridionais *Helicops carinicaudus* (Wied, 1825) e *Helicops infrataeniatus* Jan, 1865, com a descrição do crânio e hemipênis (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). **Comunicações do Museu de Ciência e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia**, v. 18, p. 85-128, 2005.

ZAHER, Hussam. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 240, p. 1-168, 1999.

ZAHER, H.; GRAZZIOTIN, F. G.; CADLE, J.E.; MURPHY, R.W.; MOURA-LEITE, J. C.; BONATTO, S. L. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 49, p. 115-153, 2009. <https://doi.org/10.1590/S0031-10492009001100001>

ZAHER, Hussam; PRUDENTE, Ana L. C. Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. **Herpetological review**, v. 34, n. 4, p. 302-306, 2003.

ZAR, Jerrold H. **Biostatistical Analysis**. 4. ed. Prentice-Hall, New Jersey, 1999. 663 p.

5 ARTIGO 3 – REVISÃO TAXONÔMICA E DELIMITAÇÃO DAS ESPÉCIES *HELICOPS INFRATAENIATUS* JAN, 1864 E *HELICOPS MODESTUS* GÜNTHER, 1861 (SERPENTES: XENODONTINAE)

Antonio Moraes-da-Silva^{1,2}, Felipe Franco Curcio^{2,3}, Pedro M. Sales Nunes¹

¹Departamento de Zoologia/Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, Avenida Professor Moraes Rego, 1235, Cidade Universitária, 50670-901, Recife, Pernambuco, Brazil.

²Departamento de Biologia e Zoologia, Instituto de Biociências/Programa de Pós-Graduação em Zoologia–PPGZOO, Universidade Federal de Mato Grosso, Av. Fernando Corrêa da Costa, 2367, 78060-900, Cuiabá, Mato Grosso, Brazil.

³Instituto Nacional de Áreas Úmidas, Av. Fernando Corrêa da Costa, s/nº, 78060-900, Cuiabá, Mato Grosso, Brazil.

RESUMO

Com base em caracteres morfológicos e moleculares, este estudo investiga a taxonomia das serpentes aquáticas com dorso verde estriado *Helicops infrataeniatus* e *H. modestus* (Hydropsini), bem como suas relações com a espécie de manchas dorsais *H. leopardinus*. As evidências morfológicas, baseadas em dados de coloração, merística e morfometria, foram apoiadas em análises de reconstrução filogenética e delimitação de espécies baseadas em dois marcadores mitocondriais (16S e Cytb) e quatro nucleares (BDNF, NT3, Cmos e R35). Os resultados demonstram que *H. infrataeniatus* e *H. modestus* são morfologicamente semelhantes, e ambas apresentam hemipênis e contagens de escamas muito similares aos de *H. leopardinus*. As análises filogenéticas recuperaram os terminais de *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus* e *H. tapajonicus* em uma politomia, tendo *H. phantasma* como seu grupo-irmão. Sendo assim, com base nas diagnoses morfológicas relativamente consistentes para as três formas nominais, bem como dos baixos índices de suporte e distância genética entre estes táxons, concluiu-se que a tomada de qualquer decisão que altere a taxonomia vigente não seria tecnicamente defensável. Em síntese, para além do dorso estriado, *H. modestus* é diagnosticada pelo ventre imaculado, enquanto *H. infrataeniatus* apresenta sempre marcação ventral variando em ao menos cinco morfotipos. Por outro lado, *H. tapajonicus* difere de *H. leopardinus* apenas pelo padrão dorsal, uniforme na primeira e com manchas arredondadas na segunda. A falta de qualquer autapomorfia que sustente a identidade de *H. tapajonicus* como uma entidade à parte sugere que esta possa representar uma variação local de *H. leopardinus*. Uma revisão deste grupo, atualmente em curso, pode resultar na alocação de *H. tapajonicus* na sinonímia de *H. leopardinus*.

Palavras-Chave: Coloração; Delimitação PTP; Filogenia molecular; Morfotipos; Inferência Bayesiana; Hemipênis.

ABSTRACT

Based on morphological and molecular evidence, we assessed the taxonomy and geographic limits of the striped olive green aquatic snakes *Helicops infrataeniatus* and *H. modestus*, with considerations on their phylogenetic affinities with the spotted patterned congener *H. leopardinus*. Our morphological characters included color pattern, scale counts, and hemipenial morphology, while the phylogenetic reconstruction and species delimitation analyses employed gene sequences of two mitochondrial (16S and Cytb) and four nuclear markers (BDNF, NT3, Cmos, and R35). We concluded that *H. infrataeniatus* and *H. modestus* differ mostly regarding ventral pattern, while these two species share important similarities of scale counts and hemipenial structure with *H. leopardinus*, the latter promptly identifiable by remarkably different coloration features. Phylogenetic results show *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus*, and *H. tapajonicus* in a polytomic cluster, with *H. phantasma* as its immediate sister-group. Therefore, given the lack of phylogenetic support and the low genetic distance between the four nominal taxa, we concluded that any nomenclatural changes would lack objective defense toward a more informative system. Despite the similar striped dorsum, the immaculate venter of *H. modestus* allows its distinction from *H. infrataeniatus*, that exhibits an always marked venter herein subdivided into five different morphotypes. Nonetheless, *H. tapajonicus* differs from *H. leopardinus* only by the absence of dorsal spots (vs. dorsal spots), and the lack of any additional autapomorphies in the former weaken its recognition as an independent lineage. An ongoing taxonomic revision of the *H. leopardinus* complex will bring further progress to this subject.

Keywords: Coloration; PTP delimitation; Molecular phylogeny; Morphotypes; Bayesian Inference; Hemipenis.

INTRODUÇÃO

Os padrões de coloração das diversas linhagens de serpentes são frequentemente associados a adaptações evolutivas (termorregulação, camuflagem, aposematismo) decorrentes de pressões seletivas específicas (Protas & Patel, 2008; Cox & Davis Rabosky, 2013; Allen et al., 2013; McLean & Fox, 2014). Em estudos taxonômicos os padrões de cor podem ser muito informativos, frequentemente compreendendo evidência importante na detecção de linhagens independentes, embora sempre pendentes da corroboração de outras fontes de caracteres (p. ex., dados moleculares, morfometria e morfologia do hemipênis).

Nesse sentido, o gênero *Helicops* Wagler, 1828 representa um exemplo contundente de grupo em que o padrão coloração tem contribuído significativamente para o reconhecimento e descrição da diversidade (Kawashita-Ribeiro et al., 2013; Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021, 2022). As 21 espécies do gênero são aquáticas, restritas à América do Sul (Giraudo, 2001; Wallach et al., 2014; Guedes et al., 2018; Nogueira et al., 2019, 2021; Citeli et al., 2022) e exibem diferentes padrões dorsais que podem ser expressos em manchas, bandas, estrias, selas e em coloração uniforme. Além disso, o gênero exibe presença de quilhas nas escamas dorsais, olhos e narinas deslocados para o dorso da cabeça, que representam adaptações morfológicas para a vida em ambiente aquático (Roze, 1957; Ávila et al., 2006; Costa et al., 2016).

Historicamente, estudos relacionados a taxonomia e a sistemática do gênero *Helicops* foram escassos até o início do século XXI e a maioria dos trabalhos realizados foram direcionados à revisão da morfologia externa de populações regionais (Lema, 1958; Deiques & Cechin, 1991; Giraudo, 2001; Rossman, 2010). Embora muitos estudos tenham sido realizados com base em pequenas amostras, a evidente variação do padrão de coloração associada a distribuição geográfica, favoreceu o reconhecimento de diversas espécies no gênero (Amaral, 1921, 1938; Rossman, 1976; Rossman & Dixon, 1975; Frota, 2005; Costa et al., 2016). Em síntese, apenas neste século, seis novas espécies foram descritas como resultado dos esforços recentes para compreender os padrões de diferenciação da morfologia externa de *Helicops* (Frota, 2005; Kawashita-Ribeiro et al., 2013; Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021, 2022).

O polimorfismo de *Helicops* é evidenciado por uma série de características conspícuas, relativas às variações do desenho dorsal e ventral, no grau de proeminência das quilhas dorsais e nas contagens segmentares (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019; Murphy et al., 2020). Além disso, a maioria dos estudos realizados no gênero se concentraram em aspectos da

morfologia externa, refletindo na baixa resolução de problemas taxonômicos em diferentes espécies do gênero, especialmente em táxons com ampla de distribuição [e.g., *Helicops angulatus*, *H. infrataeniatus* Jan, 1864, *H. leopardinus* (Schlegel, 1837); Deiques & Cechin, 1991; Murphy et al., 2020; Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2021].

Dentre os táxons que merecem revisão detalhada, *Helicops infrataeniatus* e *H. modestus* Günther, 1861 se destacam como exemplos de espécies cujos limites taxonômicos são especialmente confusos. Apesar das similaridades morfológicas concernentes ao padrão dorsal verde estriado, a morfologia do hemipênis e das sobreposições em contagens segmentares, ambas as formas nunca foram associadas na literatura, sendo diferenciadas basicamente pelo padrão do ventre (Nunes, 2006; Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2021). Via de regra, enquanto as populações de *H. infrataeniatus* apresentam diferentes combinações de marcação ventral (Boulenger, 1893; Lema, 1958; Deiques & Cechin, 1991), o nome *H. modestus* é associado às populações de ventre imaculado (Reinhardt, 1866; Boulenger, 1893; Wallach et al., 2014).

Os estudos filogenéticos moleculares mais recentes para o gênero *Helicops* têm recuperado *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. modestus* dentro de um mesmo clado, mas como uma politomia (Moraes-da-Silva et al., 2021). Além disso, a literatura fornece indícios de eventos de hibridação entre *H. leopardinus* e *H. infrataeniatus* (Carreira et al., 2005; Carreira-Vidal et al., 2012), especialmente numa área de sobreposição distribucional na bacia do Prata (Giraud, 2001; Arzamendia et al., 2015). Não obstante, uma outra possível zona de tensão existe também entre *H. infrataeniatus* e *H. modestus* na bacia do Paraná (Nogueira et al., 2019), potencializando a ocorrência de hibridação e obscurecendo limites taxonômicos em regiões de parapatria. Quanto à proximidade filogenética de *H. leopardinus* a *H. infrataeniatus* e *H. modestus*, o padrão em manchas dorsais da primeira espécie torna contraintuitiva sua associação taxonômica ao padrão de listras das duas últimas, indicando questões evolutivas importantes a serem abordadas em esforços multidisciplinares.

Este estudo investigou as relações filogenéticas entre as formas associadas aos nomes *Helicops leopardinus*, *H. infrataeniatus* e *H. modestus* através de uma abordagem integrativa (i.e., dados morfológicos e moleculares; Padial et al., 2010), buscando elucidar o poder diagnóstico da coloração do ventre entre os dois últimos táxons, bem como eventuais caracteres que sustentem um sistema taxonômico informativo e condizente com as relações filogenéticas das linhagens envolvidas. Os resultados mostraram que a complexidade do problema transcende a magnitude dos dados e dos métodos empregados aqui, e que os desdobramentos

taxonômicos possíveis poderiam gerar instabilidade, sendo mais prudente optar por uma conduta conservadora e apontar para outras alternativas de investigação.

MATERIAL E MÉTODOS

Material examinado

Foram examinados 631 espécimes atribuíveis a *Helicops infrataeniatus* e 305 a *H. modestus* depositados em acervos de coleções científicas. Para fins de comparações, foram analisados exemplares adicionais contemplando as demais espécies do gênero, com exceção de *H. yacu* Rossman & Dixon, 1975, para a qual as comparações foram feitas com base nas informações da descrição original (Rossman & Dixon, 1975): *H. acangussu* Moraes-da-Silva et al., 2022 (N = 27), *H. angulatus* (N = 27), *H. apiaka* Kawashita-Ribeiro et al., 2013 (N = 10), *H. boitata* Moraes-da-Silva et al., 2019 (N = 6), *H. carinicaudus* (Wied, 1824) (N = 30), *H. danieli* (N = 2), *H. gomesi* Amaral, 1921 (N = 4), *H. hagmanni* Roux, 1910 (N = 51), *H. leopardinus* (N = 68), *H. nentur* Costa et al., 2016 (N = 1), *H. pastazae* Shreve, 1934 (N = 2), *H. petersi* Rossman, 1976 (N = 1), *H. phantasma* Moraes-da-Silva et al., 2021 (N = 29), *H. polylepis* Günther, 1861 (N = 56), *H. scalaris* Jan, 1864 (N = 2), *H. tapajonicus* Frota, 2005 (N = 3) e *H. trivittatus* (Gray, 1849) (N = 30). Considerando que a maioria das espécies apresentam manchas dorsais ou dorso uniforme e, portanto, são claramente distinguíveis das espécies aqui analisadas, as comparações morfológicas se restringiram aos congêneres que exibem estrias dorsais (*H. carinicaudus* e *H. trivittatus*). A lista de espécimes examinados e suas respectivas localidades foram elencados no **Apêndice II**. As abreviaturas institucionais seguiram Sabaj (2020).

Dados geográficos

Os dados de localidades e respectivas coordenadas geográficas, foram obtidas diretamente dos catálogos e das bases de dados institucionais. Em casos de coordenadas imprecisas, as localidades foram estimadas utilizando *gazetteers* (e.g., Paynter & Traylor, 1991) e/ou *software* Google Earth Pro version 7.3.3.7699. Os mapas foram produzidos com auxílio do *software* QGIS 3.4 “Madeira” (QGIS Development Team, 2019) usando datum SIRGAS 2000.

Padrão de coloração e quilhas dorsais

As definições dos padrões coloração dorsal e ventral, seguiram as definições de Costa et al., (2016) e Moraes-da-Silva et al., (2019). Devido à variação cromática no padrão de desenho ventral, as populações de *H. infrataeniatus* foram caracterizadas em diferentes

morfotipos cuja descrição seguiu nomenclatura disponível na literatura (Jan, 1864; Boulenger, 1893; Giraudo, 2001)]. A coloração de fundo ventral foi definida como amarelo, vermelho ou creme amarelado/avermelhado em espécimes vivos (em espécimes preservados a coloração é creme amarelada). Seguimos Moraes-da-Silva et al. (2019) quanto à definição de quilhas dorsais “fortes” (e.g., *H. angulatus*) e consideramos as condições expressas em todas as demais espécies do gênero como “moderadas” (proeminência “fraca” ou “moderada”, *sensu* Moraes-da-silva et al., 2019).

Contagem de escamas, dentição e dados morfométricos

A terminologia para escudos cefálicos seguiu Peters (1964), e para as contagens de ventrais e subcaudais seguimos Dowling (1951). Seguimos Moraes-da-Silva et al. (2019) em todas as medidas de proporções corporais e contagens de dentes (maxilar direito). Todas as medidas foram tomadas do lado direito de cada exemplar, observando a condição intacta do corpo, cabeça, olhos e escamas dos espécimes preservados. As medidas de proporções da cabeça foram tomadas utilizando um paquímetro digital com precisão de 0.01 mm, com auxílio de um estereomicroscópio. As medidas do comprimento rostro-cloacal e comprimento da cauda foram tomadas utilizando uma fita métrica flexível com precisão de 1.0 mm. A notação "lado direito / lado esquerdo" denota contagens de ambos os lados da cabeça, enquanto o sinal "+" é aqui empregado para expressar fórmulas oculares e temporais em um único lado da cabeça (e.g., “oculares 1+2”, “temporais 1+2”). Nos casos de assimetria em relação as oculares e temporais também podem usado o sistema "lado direito / lado esquerdo" (por exemplo, "temporais 1 + 1/1 + 2"). A contagem de fileiras de escamas dorsais foi padronizada da seguinte forma: anterior próximo a cabeça (intervalo equivalente ao comprimento da cabeça, a partir da articulação quadrado-mandibular), meio do tronco e posterior próximo à cloaca (intervalo equivalente ao comprimento da cabeça, anterior à cloaca; Moraes-da-Silva et al., 2019).

Determinação sexual e morfologia hemipeniana

A prévia determinação do sexo de cada exemplar foi feita com base na presença externa no hemipênis e na ausência externa do órgão, a checagem foi realizada através de uma incisão na base da cauda. A terminologia para descrição da morfologia hemipeniana seguiu Dowling & Savage (1960) e Zaher (1999). A preparação dos hemipênis de espécimes preservados seguiu o protocolo de Pesantes (1994) e Zaher & Prudente (2003). Seguimos as técnicas propostas por Uzzell (1973), aprimoradas por Nunes et al. (2012, 2014) para os processos de coloração das estruturas calcárias, utilizando solução alcoólica com Alizarina vermelha e preenchimento com vaselina sólida colorida.

Análises estatísticas

As variáveis contínuas foram utilizadas para avaliar a presença de dimorfismo sexual, bem como para investigar possíveis diferenças morfológicas inter e intraespecíficas das populações reconhecidas como *H. infrataeniatus* e *H. modestus*. Para avaliar a presença de dimorfismo sexual foram selecionadas as variáveis: contagens de ventrais, subcaudais e proporção comprimento da cabeça/comprimento total. Nas análises de estatística descritiva, foram selecionadas as variáveis: contagens de ventrais e subcaudais, comprimento rostro-cloacal, comprimento da cauda, comprimento da cabeça, largura da cabeça e altura da cabeça, distância entre narinas, diâmetro do olho, distância entre os olhos, distância entre a rostral e olho, distância entre as loreais.

Todas as variáveis foram submetidas aos testes de Kolmogorov-Smirnov e Levene para verificar, respectivamente, os pressupostos de normalidade e homocedasticidade. Quando ambos os testes confirmaram os respectivos pressupostos ($P > 0,05$), foi utilizado teste paramétrico da Análise de Variância (ANOVA); alternativamente, quando qualquer um dos pressupostos foi violado ($P < 0,05$), recorreu-se ao teste não paramétrico ANOVA Welch's (Sokal & Rohlf, 1995; Lix et al. 1996; Zar, 1999; McDonald, 2008).

Foi realizada uma análise multivariada de função discriminante para avaliar como as variáveis quantitativas da amostragem se comportam no espaço multivariado. A análise de função discriminante representa uma abordagem analítica marcada pela determinação *a priori* de grupos, tendo como prerrogativa, minimizar as similaridades individuais e realçar as diferenças entre os grupos pré-determinados (Manly, 2000). Nas análises multivariadas, foram utilizadas variáveis como contagem de escamas ventrais, subcaudais e dados morfométricos (proporções cefálicas e do corpo), com a finalidade de acessar variações morfológicas que pudessem segregar as espécies *Helicops infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. modestus*.

Com relação ao tratamento das variáveis morfométricas, indivíduos jovens foram excluídos das análises (para evitar problemas analíticos associados à alometria), bem como dados ausentes de indivíduos adultos de qualquer das variáveis analisadas. A determinação da maturidade sexual seguiu os parâmetros descritos na literatura [*H. infrataeniatus*: comprimento rostro-cloacal > 240 mm (machos) e > 353 mm (fêmeas) e *H. modestus*: comprimento rostro-cloacal > 235 mm (machos) e > 329 mm (fêmeas)] (Aguiar & Di-Bernardo, 2005; Scartozzoni, 2009). Os resultados da estatística descritiva foram expressados como mínimo-máximo ($\bar{X} \pm SD, N$), onde $\bar{X}$ = valor da média, SD = desvio padrão. O *software* SPSS Statistics 17.0 (SPSS Inc., 2008) foi utilizado para as análises de estatísticas descritivas e teste de dimorfismo sexual.

Análises e Protocolos Moleculares

Amostragem

Foram utilizadas amostras de tecido preservadas em álcool absoluto, retiradas do fígado, musculo ou escama de 36 espécimes das espécies alvo do presente estudo [*Helicops infrataeniatus* (12), *H. leopardinus* (12), *H. modestus* (11) e *H. tapajonicus* (1) de 11 localidades, contemplando diferentes populações. O grupo interno (tribo Hydropsini) incluiu 35 amostras de espécies válidas dos gêneros *Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx*. Já o grupo externo contou com seis terminais de representantes de tribos filogeneticamente próximas à tribo Hydropsini com sequências disponíveis no GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>): *Coluber constrictor* (Colubrinae) Linnaeus, 1758, *Diadophis punctatus* Linnaeus, 1766 (Carphophiinae; *sensu* Zhaer et al., 2009), *Psomophis joberti* (Sauvage, 1884) (Xenodontinae: Psomophiini), *Cubophis cantherigerus* (Bribon, 1840) (Xenodontinae: Alsophiini), *Sordellina punctata* (Peters, 1880) (Dipsadinae; *sensu* Pyron et al., 2013) e *Hydrodynastes gigas* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854) (Xenodontinae: Hydrodynastini), resultando em uma matriz de dados contendo 77 terminais (ver **Apêndice I**). Para as análises moleculares foram utilizadas sequências parciais de dois genes mitocondriais [RNA ribossômico 16S (Palumbi et al., 2002) e cytochrome b (Burbrink et al., 2000)] e quatro nucleares [oocyte maturation factor Mos – Cmos (Slowinski & Lawson, 2002), Neurotrophin-3 – NT3 (Noonan & Chippindale, 2006), brain-derived neurotrophic factor – BDNF (Noonan & Chippindale, 2006), R35 (Fry et al., 2006)]. As amostras de tecidos inéditas obtidas por este estudo foram cedidas pelas coleções do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP/MTR), Coleção Herpetológica do Instituto Butantan (IBSP), Instituto Vital Brasil (IVB), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT-R), Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (ZUFMS), Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB), Universidade Federal de Santa Catarina (CHUFSC), Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP), Museu de Zoologia da Universidade Federal da Bahia (MZUFBA).

Extração e amplificação de DNA

As sequências de DNA foram obtidas a partir de amostras de tecidos (músculo, fígado ou escama) conservada em álcool absoluto, as quais foram submetidas ao protocolo de extração com Fenol Clorofórmio (Sambrook et al., 1989). Após o processo de extração do DNA, as sequências parciais dos genes mitocondriais e nucleares foram amplificadas por meio da técnica de Reação em Cadeia de Polimerase (PCR), utilizando os *primers* conforme a **Tabela 1**.

Tabela 1 – Lista dos marcadores e os respectivos *primers* utilizados nas análises moleculares.

Marcador	Nome	Primers/Sequência	Referência
16S	16SF	5'- CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT -3'	Palumbi et al. 2002
	16SBR	5'- CTC CGG TTT GAA CTC AGA TCA -3'	
CYTB	L14910_cytbF	5' -GAC CTG TGA TMT GAA AAC CAY CGT TGT- 3'	Burbrink et al. 2000
	H16064_cytbR	5' -CTT TGG TTT ACA AGA ACA ATG CTT TA- 3'	
C-MOS (Squamata)	S77_c-mos	5'-CATGGACTGGGATCAGTTATG-3'	Slowinski & Lawson, 2002
	S78_c-mos	5'-CCTTGGGTGTGATTTTCTCACCT-3'	
NT3	NT3_F3	5'- ATA TTT CTG GCT TTT CTC TGT GGC -3'	Noonan & Chippindale, 2006
	NT3_R4	5'- GCG TTT CAT AAA AAT ATT GTT TGA CCG G -3'	
BDNF	BDNF_F	5'- GAC CAT CCT TTT CCT KAC TAT GGT TAT TTC ATA CTT -3'	Noonan & Chippindale, 2006
	BDNF_R	5'- CTA TCT TCC CCT TTT AAT GGT CAG TGT ACA AAC -3'	
R35	R35_L75F	5'- TCTAAGTGTGGATGATYTGAT - 3'	Fry et al. 2006
	R35_H792R	5'- CATCATTGGRAGCCAAAGAA - 3'	

Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Os produtos da PCR foram purificados através do método de Acetato de Amônia e em seguida visualizado em gel de agarose 2%. Os produtos da PCR foram sequenciados pelo laboratório de genética da Universidade Federal de Pernambuco (sequenciador Genetic Analyzer 3500 ABI) e pela empresa norte-americana Eurofins Genomics (sequenciador Analyzers of DNA 3730xl ABI). Foram geradas duas fitas de DNA (*forward* e *reverse*) por meio do kit BigDye, seguindo o protocolo do fabricante do sequenciador.

As sequências nucleotídicas produzidas para os seis genes foram alinhadas utilizando o algoritmo Muscle (Edgar, 2004) implementada no programa Geneious v. R10. As hipóteses filogenéticas foram geradas através dos métodos de otimização de Máxima Verossimilhança (ML) e Inferência Bayesiana. A árvore de máxima verossimilhança foi estimada usando alinhamento concatenado de sequências de mtDNA e nuDNA (3.383pb) das amostras disponíveis para a tribo Hydropsini. A análise (ML) foi executada no programa raxmlGUI 2.0 (Edler et al., 2021) utilizando a configuração de ML + bootstrap rápido com modelo de substituição TIM2+I+G e 1.000 réplicas de bootstrap. O modelo de substituição de nucleotídeos foi selecionado pelo Critério de Informação Bayesiano (BIC), por meio do programa jModeltest 2 (Darriba et al., 2012) em raxmlGUI 2.0.

Foi realizada uma análise de Inferência Bayesiana (BI) implementada no programa BEAST v.2.6.3 (Bouckaert et al., 2019), utilizando o alinhamento concatenado dos genes mtDNA e nuDNA (3.383pb). O PartitionFinder2 foi utilizado para identificar esquemas de particionamento e os modelos de substituição de nucleotídeos mais adequados (Lanfear et al.,

2017), sendo encontrados sete partições avaliadas pelo Critério de Informação Bayesiano (BIC) (**Tabela 2**). Foi executada uma análise para 100 milhões de gerações (MCMC), usando um relógio molecular estrito e a especiação foi modelada através de um processo de Yule (parâmetro de geração da árvore). A verificação da estacionaridade foi realizada no programa Tracer v1.7.1 (Rambaut et al., 2018), com a finalidade de garantir que todos os valores para o tamanho efetivo da amostra estivessem acima de 200 (ISS).

Tabela 2 – Melhores esquemas de particionamento e modelos de substituição de nucleotídeos selecionados pelo PartitionFinder2 para genes 16S, Cytb, Cmos, NT3, BDNF e R35.

Esquemas de particionamento	Modelos
16S, CYTB_pos3	TRN+I+G
R35_pos2, R35_pos3, NT3_pos2, R35_pos1, CYTB_pos1, CMOS_pos2	HKY+G
CYTB_pos2	TRN+G
CMOS_pos3, CMOS_pos1	K80
BDNF_pos3, NT3_pos1	K80+I+G
NT3_pos3	HKY+G
BDNF_pos1, BDNF_pos2	JC

Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Delimitação das linhagens

Para a identificação das linhagens, foi realizada uma análise de delimitação de espécies por meio do modelo *Poisson Tree Processes* (PTP) (Zhang et al., 2013) usando a árvore de Máxima Verossimilhança (ML). As sequências gênicas foram implementadas no servidor web PTP (<http://species.h-its.org/ptp/>), para uma busca de 500 milhões de gerações, com *thinning* definido em 100 e *burn-in* de 10%. Os primeiros 10% das genealogias amostradas foram descartados (*burn-in*). Além disso, foi realizada uma análise no modelo *Generalized Mixed Yule Coalescent* (GMYC) para delimitação das espécies (Pons et al., 2006; Fujisawa & Barraclough, 2013), executada no software R v 4.1.1 (R Core Team, 2022) usando o pacote *Species Limits by Threshold Statistics* (SPLITS), o qual possibilita calcular o número de *clusters*, classificando as taxas de bifurcação de um filograma como resultantes de processos de ramificações interespecíficas ou intraespecíficas das linhagens (Pons et al., 2006; Ezard et al., 2017). Finalmente, a divergência genética (*p-distance* não corrigidas) entre clados/indivíduos foi calculada no programa MEGA v11.0.7, usando as sequências dos marcadores moleculares 16s e Cytb (Tamura et al., 2021).

RESULTADOS

Análise morfológica qualitativa e quantitativa

De modo geral, o padrão dorsal verde estriado mostrou-se conservado nas populações analisadas de *Helicops infrataeniatus* e *H. modestus*. Ambas as espécies apresentam dorso verde com sete estrias no tronco, que se alternam entre tons de verde oliváceo escuro e verde oliváceo pálido ou marrom claro esverdeado. Exemplares de algumas populações de *H. infrataeniatus* com ocorrência no estado Rio Grande do Sul apresentaram o corpo total ou parcialmente melânicos, quando as estrias se tornam indiscerníveis.

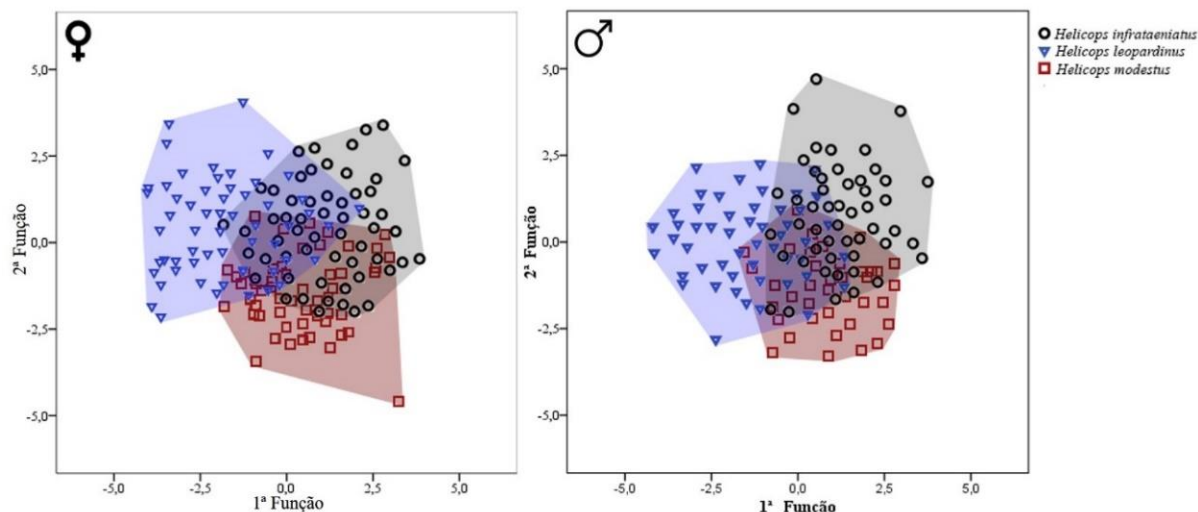
Helicops modestus apresenta estrias dorsais sempre visíveis, ventre creme amarelado ou avermelhado e quase sempre imaculado, exceto em poucos exemplares que mostram pigmentação enegrecida esparsa (salpicados) na região mediana do ventre. Por outro lado, *H. infrataeniatus* apresenta ventre policromático, com coloração de fundo totalmente amarela ou vermelha, ou ainda creme amarelado/avermelhado; alguns exemplares podem exibir coloração ventral mais clara (creme) na região anterior do ventre e progressivamente mais amarela ou vermelha na região posterior do tronco e na cauda.

Com base nas variações no formato do desenho ventral, foram definidos cinco morfotipos para *Helicops infrataeniatus*: presença de três estrias longitudinais (i); bandas irregulares xadrezadas (ii); e pelas combinações: três estrias longitudinais + bandas irregulares (iii); uma estria + bandas irregulares (iv) e bandas irregulares difusas (v). O polimorfismo de *H. infrataeniatus* também foi aparece na contagem de fileiras de escamas dorsais (21–17/19–17/19–15) e nos escudos cefálicos. No entanto, a variação de folodise em *H. modestus* está limitada à presença de escamas intergeniais apenas em alguns exemplares de diferentes populações.

O grau de proeminência das quilhas dorsais é semelhante em ambas as espécies, variando progressivamente de fraca a moderada ao longo do corpo e cauda, mas em algumas populações de *Helicops modestus* as quilhas são especialmente fracas ao longo de todo o corpo. A morfologia hemipeniana de *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. modestus* é muito semelhante, embora haja variação sutil na distribuição dos espinhos no corpo do órgão. Os resultados da ANOVA e da análise de função discriminante revelaram pouca diferença entre caracteres merísticos e morfométricos dos táxons *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. modestus* (**Figura 1**). Em ambos os sexos, a distância entre olhos e distância entre as narinas foram as variáveis que melhor explicaram as diferenças entre os táxons, seguido das diferenças na distância entre as escamas loreais nos machos e distância entre narina e o olho nas fêmeas.

Adicionalmente, a associação ao grupo prevista foi de 84% para os machos e 83% para as fêmeas, percentuais que indicam a probabilidade da correta identificação dos grupos originais nas análises.

Figura 1 — Representação gráfica da análise de função discriminante, evidenciando ampla sobreposição de caracteres merísticos e morfométricos de espécimes fêmeas e machos dos táxons *Helicops infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. modestus*.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Análise filogenética

O resultado das análises filogenéticas baseadas em Inferência Bayesiana (IB) e Máxima Verossimilhança (ML) recuperaram com alto suporte (IB=1,00; ML=100) os terminais de *Helicops infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus* e *H. tapajonicus* agrupados em um único clado, grupo-irmão de *H. phantasma*, corroborados pelos métodos de delimitação de espécies PTP e GMYC. No entanto, estes terminais foram recuperados numa politomia, compondo um arranjo com quatro ou cinco subclados (variação entre os métodos de otimização), todos com baixo suporte (**Figura 2**).

A distância *p* não corrigida revelou baixa divergência genética intra e interespecífica (1,1–1,5% para o gene 16S e 2,6–3,1% para Cytb) e apenas para o terminal de *H. tapajonicus* não foi possível calcular a distância intraespecífica, devido a disponibilidade de apenas um exemplar (MPEG 25735) (**Tabela 3**). A variação intraespecífica também mostrou baixa distância genética nos genes 16S e Cytb, para as populações de *H. infrataeniatus* (0,0–0,9% para o gene 16S e 0,0–3,7% para o Cytb), *H. leopardinus* (0,0–1,8% no gene 16S e 0,0–3,3% para o Cytb) e *H. modestus* (0,0–2,4% no gene 16S e 0,0–3,7% para o Cytb). Cinco exemplares de *Helicops modestus* de localidades do estado de São Paulo apresentaram distância genética intraespecífica acima de 2% (2,1–2,4% no gene 16S). Em resumo, os baixos valores de índice de suporte de distância genética impossibilitam discussões objetivas quanto à identidade e ao

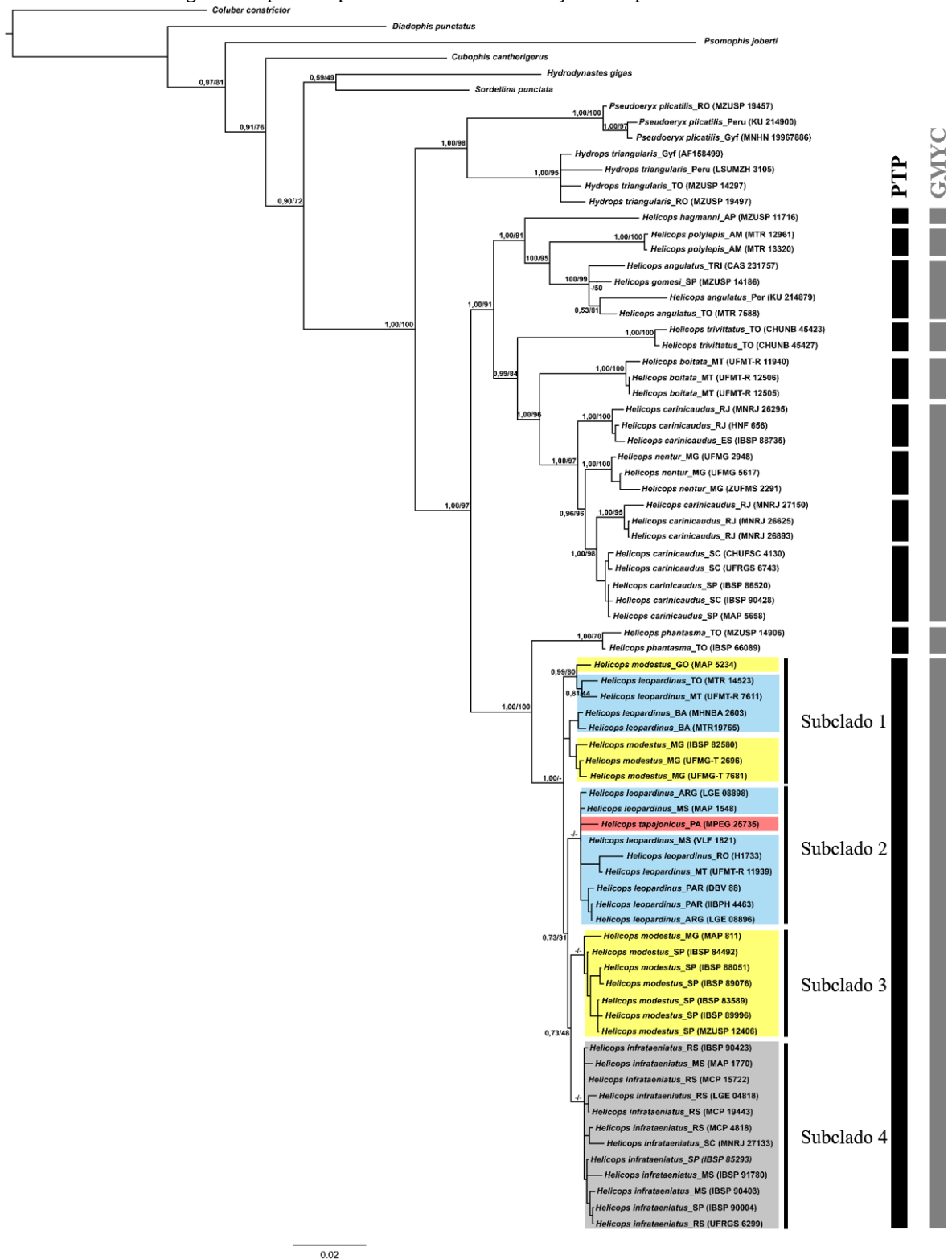
relacionamento entre as formas nominais envolvidas. Quaisquer condutas de cunho taxonômico devem tomar em conta parâmetros de diagnose e congruência geográfica, sempre com vistas à estabilidade do sistema taxonômico vigente.

Tabela 3 – Distância *p* não corrigida dos fragmentos do gene mitocondrial 16S (abaixo) e Cytb (acima) para o clado composto pelos táxons *Helicops infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus* e *H. tapajonicus*. Os valores destacados em negrito referem-se a distância genética entre as espécies alvo.

Gene mitocondrial 16S e Cytb					
Espécies	1	2	3	4	5
1. <i>Helicops phantasma</i>	*	*	0.078	0.091	0.087
2. <i>Helicops tapajonicus</i>	0.048	n/c	*	*	*
3. <i>Helicops infrataeniatus</i>	0.038	0.018	*	0.031	0.026
4. <i>Helicops leopardinus</i>	0.040	0.009	0.011	*	0.028
5. <i>Helicops modestus</i>	0.042	0.022	0.015	0.015	*

Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Figura 2 – Relações filogenéticas entre membros da tribo Hydropsini baseada na matriz concatenada dos marcadores moleculares mitocondriais (Cytb, 16S) e nucleares (Cmos, NT3, BDNF e R35). As marcações coloridas e as barras finas segmentadas (à esquerda) destacam os subclados composto pelos terminais das espécies *Helicops infrataeniatus* (cinza), *H. leopardinus* (azul), *H. modestus* (amarelo) e *H. tapajonicus* (vermelho)]. Os números antes dos nós indicam os valores de Credibilidade Bayesiana e de Máxima Verossimilhança. As barras verticais largas pretas (à esquerda) e cinza (à direita) indicam, respectivamente, às linhagens recuperadas pelas análises de delimitação de espécies GMYC e PTP.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

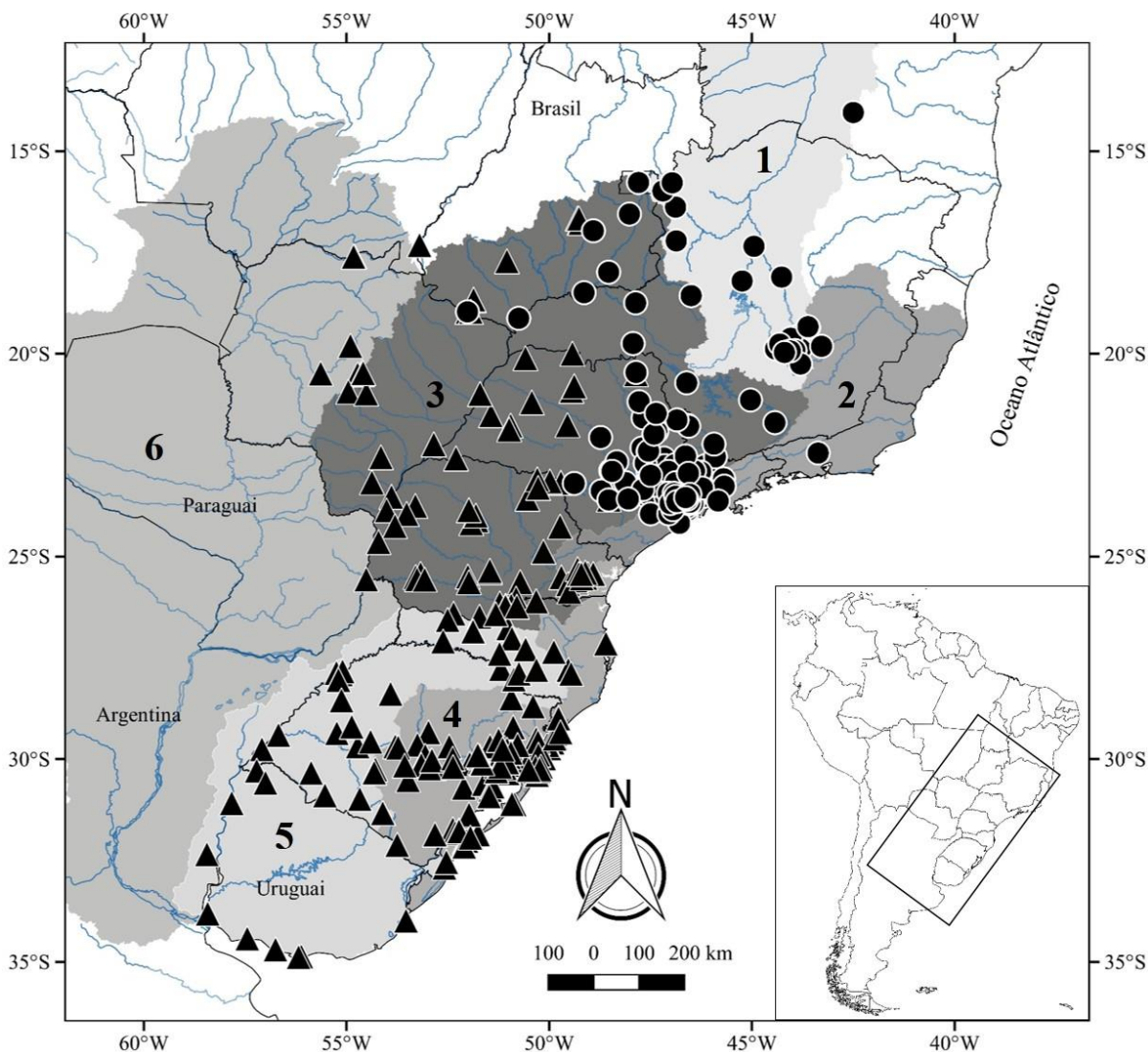
Decisão taxonômica

As análises filogenéticas e de cunho morfológico comparativo indicam que *Helicops infrataeniatus* e *H. modestus* são espécies filogeneticamente próximas, pelo menos a segunda apresentando diagnose altamente consistente. Estas espécies ocorrem em parapatría, com uma zona de contato na porção centro-norte da bacia do Paraná. O padrão de distribuição das espécies no espaço geográfico, mostra que as populações pertencentes a *H. modestus* (ausência de manchas ventrais) estão concentradas na porção nordeste da bacia hidrográfica do Paraná e sul da bacia do São Francisco (estado de São Paulo, Minas Gerais e leste de Goiás). Em contrapartida, as populações de *H. infrataeniatus* estão distribuídas nas porções oeste e sul da bacia hidrográfica do Paraná e bacias hidrográficas adjacentes no sul do continente sul-americano (**Figura 3**).

Diante da falta de resolução quanto as relações de parentesco e dos limites interespecíficos, e reconhecendo as limitações metodológicas encontradas no presente estudo, opta-se aqui pela manutenção da nomenclatura utilizada na taxonomia vigente, com fundamentação em argumentos teóricos de delimitação de espécies pautados em diagnose (Cracraft, 1983; Wiens & Servedio, 2000; De Queiroz, 2007). Portanto, o nome *Helicops modestus* fica atrelado às populações que exibem ventre sem manchas, com ocorrência na porção nordeste das bacias hidrográficas do Paraná e do São Francisco. Por outro lado, *H. infrataeniatus* é uma espécie polimórfica, que agrupa pelo menos cinco morfotipos caracterizados com base no padrão ventral, com distribuição na porção oeste e sul da bacia hidrográfica do Paraná, complexo de bacias do Prata e bacia do Atlântico Sul.

Com relação a *Helicops leopardinus*, um estudo de revisão taxonômica em curso sugere que o nome deve abrigar um complexo de espécies. Sendo assim, embora as análises filogenéticas tenham demonstrado que a divergência genética entre *H. tapajonicus* e *H. leopardinus* não seja relevante e a validade da primeira esteja em xeque, qualquer decisão nomenclatural neste sentido deve ser tomada no contexto da revisão de *H. leopardinus* e do reconhecimento dos táxons nominais aí reconhecíveis. As relações entre os terminais de *H. leopardinus* e *H. modestus* também são problemáticas e os métodos de otimização filogenética (IB e ML) mostraram a necessidade de estudos que avaliem o grau de estruturação populacional destes táxons nominais.

Figura 3 – Área de distribuição geográfica de *Helicops infrataeniatus* e *H. modestus*. As marcações em cinza ilustram os limites entre as bacias hidrográficas no sul do continente (1 – Bacia do São Francisco, 2 – Bacia do Atlântico Sudeste, 3 – Bacia do Paraná, 4 – Bacia do Atlântico Sul, 5 – Bacia do Uruguai e 6 – Bacia do Prata). Os símbolos em triângulos representam localidades de *H. infrataeniatus* e os círculos indicam as localidades de *H. modestus*.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Redescrição das espécies

Helicops infrataeniatus Jan, 1864

Descrição dos padrões de coloração ventral de *Helicops infrataeniatus*

A maioria dos espécimes analisados apresentaram padrão de coloração ventral compatível com a descrição original e com a redescrição do lectótipo de *H. infrataeniatus* (i.e., três faixas longitudinais), ao passo que a outra parte da amostra, inclui espécimes com diferentes padrões do desenho ventral. A presença de três faixas longitudinais no ventre é uma característica marcante na diagnose de *H. infrataeniatus*, também presente no holótipo no seu

sinônimo júnior *H. trivittatus* (sensu Cope, 1877). Já os sinônimos *H. baliogaster* Cope, 1885 e *H. pictiventris* Werner, 1897 exibem, respectivamente, bandas ventrais difusas e três faixas na região mais anterior do ventre + bandas difusas na região posterior e na cauda. Portanto, para tentar resumir o policromatismo ventral encontrado nas populações de *H. infrataeniatus*, foram definidos cinco morfotipos (**Figura 4**). As tonalidades de coloração, referem-se a espécimes preservados em álcool.

Morfotipo I [n = 272 (42%); três faixas longitudinais pretas]

Dorso verde oliváceo, geralmente apresentando quatro estrias esverdeadas enegrecidas, alternadas por cinco estrias marrom claro (desbotado). As populações distribuídas mais ao norte (estado de São Paulo) exibem estrias mais evidentes, com destaque para a presença de dois pontos esbranquiçados na altura da região occipital, que marcam o início de duas estrias esbranquiçadas na região paravertebral e essa condição raramente é observada nas populações com ocorrência mais ao sul da distribuição (populações com sete estrias dorsais). A coloração de fundo do ventre, geralmente é creme amarelada ou avermelhada. Presença de três faixas ventrais longitudinais sobre as escamas ventrais; a faixa na linha mediana do ventre é ligeiramente mais larga do que as duas faixas laterais. O dorso da cauda apresenta três estrias e o ventre da cauda apenas uma faixa longitudinal, que frequentemente se encerra na metade da cauda. As faixas ventrais variam na conformação, podendo ser três faixas finas que contornam os limites laterais das escamas ventrais; uma única faixa larga na linha mediana do ventre e duas faixas vestigiais sobre as margens externas das escamas ventrais; duas faixas sobre as margens externas das escamas ventrais, com vestígios ou ausência total da faixa na linha mediana do ventre. As populações ocorrentes mais ao sul da distribuição, frequentemente podem apresentar faixas longitudinais lateralmente conectadas por bandas esparsas. O padrão ventral com três faixas distribui-se no oeste São Paulo, Mato Grosso do Sul, sul do Rio Grande do Sul e norte do Uruguai.

Morfotipo II [n = 91 (14%); bandas irregulares (norte da distribuição)]

Dorso verde oliváceo enegrecido, com quatro estrias dorsais verde oliváceo escuro, alternadas por três faixas verde oliváceo claro; coloração de fundo do ventre é creme amarelado ou avermelhado; bandas ventrais irregulares e/ou vestigiais, principalmente na região anterior do tronco; em geral nessas populações as bandas têm tamanho reduzido, podendo eventualmente se conectar nas laterais e na linha mediana do ventre; a região ventral da cauda pode ou não apresentar bandas. As populações caracterizadas como morfotipo II exibem quilhas dorsais fracas, principalmente nas populações ocorrentes nos estados do Paraná e Santa

Catarina. O morfotipo II distribui-se nos estados de Goiás, Mato Grosso do Sul, Paraná e Santa Catarina.

Morfotipo III [n = 66 (10%); três faixas longitudinais + bandas irregulares difusas]

Dorso verde enegrecido com estrias dorsais pouco evidentes. Presença de quatro estrias dorsais verde oliváceo escuro, intercaladas por três estrias verde oliváceo. Coloração de fundo ventral creme amarelado ou avermelhado; entretanto, algumas populações exibem ventre com coloração creme amarelado e/ou avermelhado no primeiro terço do tronco e avermelhado na região posterior do tronco e na cauda. Presença de três faixas ventrais longitudinais no primeiro terço do tronco (faixa da linha mediana é mais larga e as laterais mais finas ou vestigiais) e bandas irregulares difusas a partir da segunda metade do tronco, geralmente conectadas nas laterais; a cauda apresenta uma faixa estreita na linha mediana ou bandas difusas e esparsas sobre as margens internas das subcaudais. As populações do morfotipo III ocorrem na porção leste no estado do Rio Grande do Sul.

Morfotipo IV [n = 143 (22%); bandas irregulares difusas (sul da distribuição)]

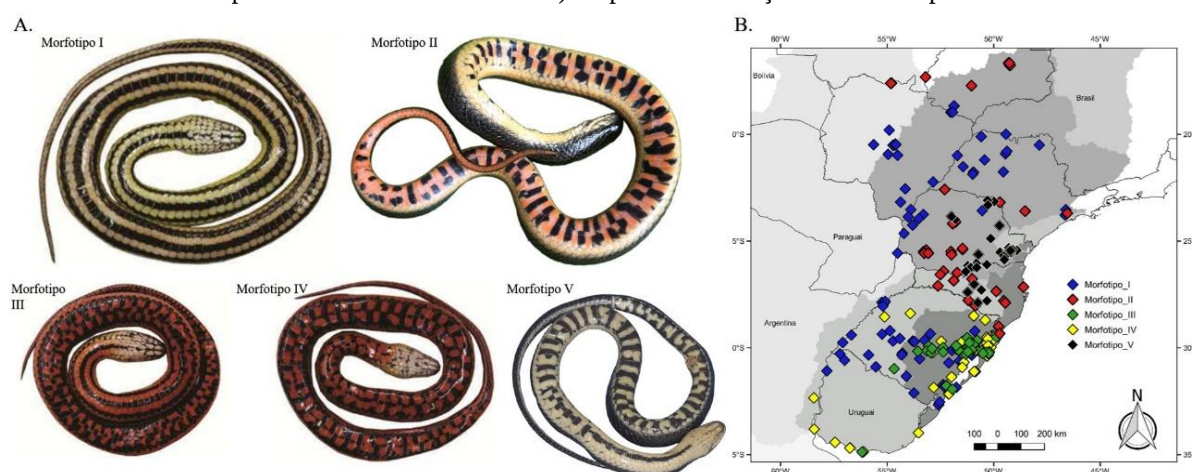
Dorso verde enegrecido com estrias dorsais pouco evidentes. Presença de quatro estrias dorsais verde oliváceo escuro, alternadas por três faixas verde oliváceo. Esse morfotipo caracteriza-se pela presença de bandas ventrais dispostas em formato xadrezado, geralmente irregulares, fortemente difusas, conectadas nas laterais e na linha mediana do ventre. Na porção anterior do ventre, as bandas têm tamanho reduzido ou vestigiais, se tornando um pouco maiores e irregulares na porção ao longo do tronco. Nas populações ocorrentes no estado Rio Grande do Sul, o padrão de bandas é majoritariamente difuso, incluindo variações diversas na conformação das bandas ventrais ao longo do tronco. Dentre essas variações estão a ausência ou apenas fragmentos de bandas e única faixa na região anterior do tronco; bandas interrompidas na região mediana do ventre, formando duas faixas largas irregulares nas margens externas das escamas ventrais; faixas vestigiais nas laterais e uma larga e irregular na região mediana; bandas irregulares na região anterior até meio do tronco, três faixas difusas na região posterior do tronco, com faixa vestigial na região mediana e faixas largas nas laterais; faixa larga única na região anterior do tronco e bandas alargadas fortemente conectadas nas laterais e na região mediana do ventre; faixa larga na região mediana do ventre, com bandas ao longo do tronco e faixas vestigiais conectadas lateralmente.

Morfotipo V [n = 72 (11%); uma linha + bandas]

Dorso verde oliva enegrecido, com estrias dorsais pouco distinguíveis; presença de quatro estrias dorsais verde oliváceo escuro, alternadas por três estrias dorsais verde oliváceo; coloração de fundo ventral creme esbranquiçado, faixa ventral única na região mediana do

ventre no primeiro terço do tronco e bandas irregulares com tamanho reduzido na região posterior do tronco; ventre da cauda com uma faixa ou bandas vestigiais. Ainda foram observados nessas populações, exemplares apresentando apenas vestígios de bandas, formando uma única faixa na região mediana do ventre ou duas faixas nas margens externas das escamas ventrais. Os exemplares analisados do morfotipo V, apresentam quilhas dorsais fracas e ocorrência restrita ao estado do Paraná e Santa Catarina.

Figura 4 – A) Representação sumarizada dos morfotipos definidos para *Helicops infrataeniatus* com base no padrão de manchas ventrais. B) Mapa da distribuição dos morfotipos.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022 e Regnet et al., 2017.

Série tipo de *Helicops infrataeniatus*

Jan (1864) descreveu *Helicops infrataeniatus* sem designar holótipo e sem indicar a localidade tipo. O autor apenas informou que o material analisado na série original pertencia aos acervos do “Museu de Hamburgo, Alemanha” e ao “Essex Institute, Salem, Massachusetts, Estados Unidos”. Rossman (2000) designou o sítipo ZMH R04331 como lectótipo de *H. infrataeniatus*, o mesmo exemplar ilustrado por Jan & Sordelli (1868; **Figura 5**), supostamente procedente do Suriname (erro de localidade). Rossman (2000) inferiu que dois exemplares adicionais, procedentes do estado do Rio Grande do Sul, Brasil e originalmente depositados no “Essex Institute, Salem, Massachusetts” (atualmente Museu de Zoologia Comparada da Universidade de Harvard; MCZ 5575, 142676), poderiam ser parte da série original de *H. infrataeniatus* (Jan, 1864; Rossman, 2000). A análise do material-tipo de *H. baliogaster*, *H. pictiventris* e *H. trivittatus* confirma que estes nomes são sinônimos de *H. infrataeniatus*, e que foram aplicados equivocadamente a diferentes morfotipos da espécie nominal.

A data da descrição original de *H. infrataeniatus* Jan, 1865 é controversa. A combinação binomial “*Helicops infrataeniatus* Jan, 1863” foi considerada como *nomem nudum* por Wallach et al. (2014: 322). A literatura faz uso recorrente do ano “1865”, como data da descrição de *H.*

infrataeniatus (e.g., Lema, 1958; Deiques & Cechin, 1991; Rossman, 2000; Wallach et al., 2014; Moraes-da-Silva et al., 2019). Entretanto, investigando as publicações de Giorgio Jan, conclui-se que a descrição original de *H. infrataeniatus* ocorreu na obra *Enumerazione sistematica degli ofidi appartenenti al grupo Potamophilidae* publicada em, 1864 (ver Jan, 1864; Vanzolini, 1977: 101). Em síntese, não foi encontrada na literatura qualquer publicação de Jan (1865) que faça referência ao nome *H. infrataeniatus* (Vanzolini, 1977) e, portanto, o ano 1864 representa a data da descrição original de *Helicops infrataeniatus*.

***Helicops infrataeniatus* Jan, 1864**

Helicops infrataeniatus Jan, 1863 (*nomen nudum*, Wallach et al., 2014).

Helicops infrataeniatus Jan, 1864.

Helicops carinicaudus var. *gastrosticta* Jan, 1865: 253 (*nomen nudum*, Wallach et al., 2014).

Helicops trivittatus — Cope, 1878: 92.

Calopisma septemvittatum — Fischer, 1879: 84 (ver Rossman 2000).

Helicops baliogaster — Cope, 1885: 193.

Limnophis septemvittatus — Cope, 1885: 177.

Helicops septemvittatus — Boulenger, 1893: 275.

Helicops pictiventris — Werner, 1897: 72.

Helicops carinicauda var. *infrataeniata* — Griffin, 1916: 179.

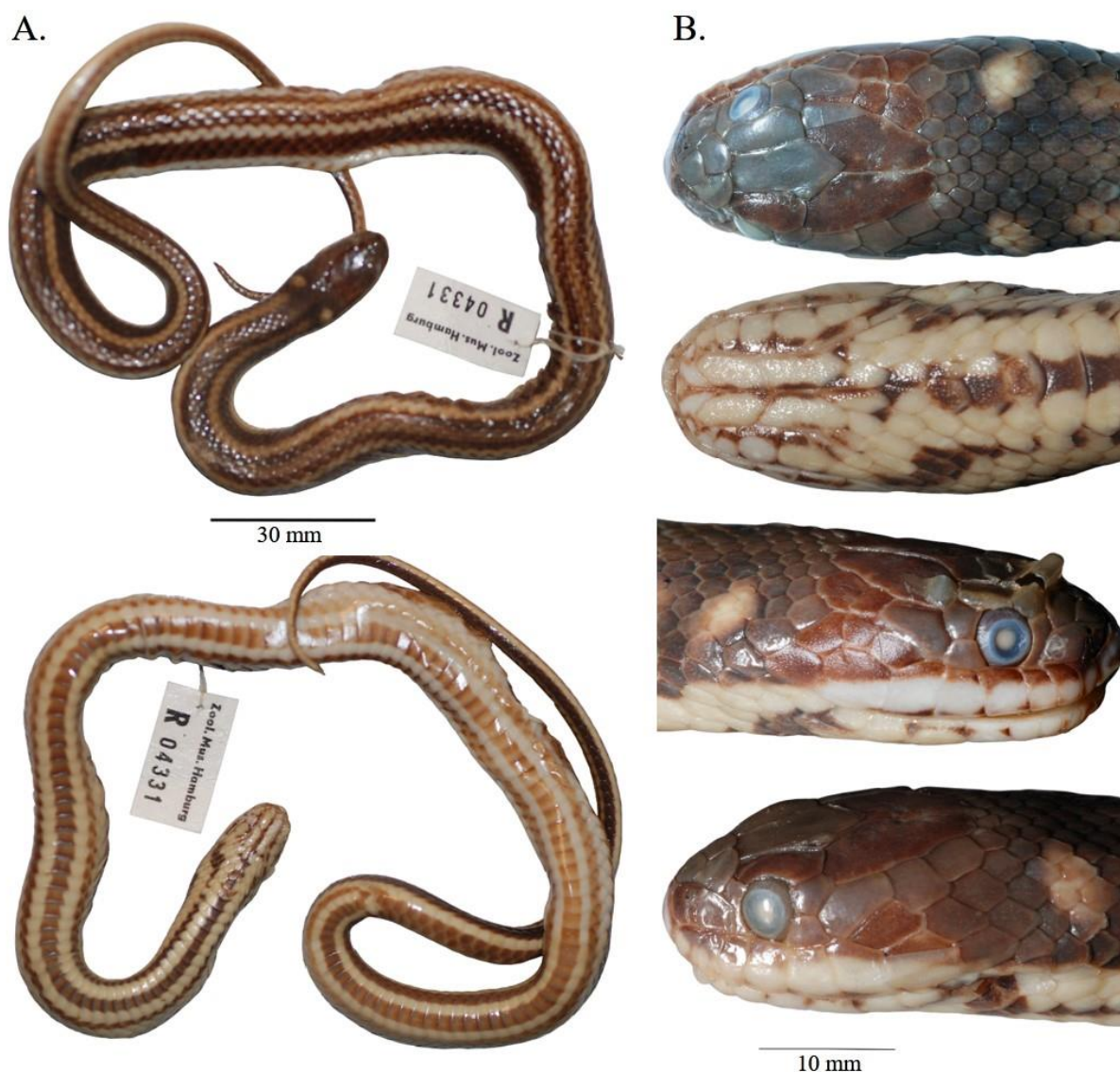
Helicops carinicaudus infrataeniatus — Peters & Orejas-Miranda, 1970: 122.

Helicops infrataeniatus — Deiques & Cechin, 1991: 313–326.

Lectótipo. Espécime macho adulto (ZMH R04331), depositado no Museu de História Natural de Hamburg (NMH), Hamburg, Alemanha (Jacob Hallermann).

Localidade tipo. Suriname [erro] (Rossman, 2000; Wallach et al., 2014).

Figura 5 – Detalhes do corpo (A) e da cabeça (B) do lectótipo de *Helicops infrataeniatus* (ZMH-R 04331), localidade desconhecida [Suriname (erro)].



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Diagnose. *Helicops infrataeniatus* distingue-se dos congêneres pela combinação única dos seguintes caracteres morfológicos: (1) fileiras de escamas dorsais 17–21/17–19/15–17; (2) ventrais 113–134 (114–134 em machos, 113–134 em fêmeas); (3) subcaudais 50–98 (59–98 em machos, 50–81 em fêmeas); (4) ausência de quilhas nas subcaudais; (5) supralabiais 8/8, 4ª ou 3ª–4ª em contato com a órbita ocular; (6) infralabiais 10/10; (7) intergenial ausente; (8) nasal semidividida; (9) uma pré-ocular; (10) duas pós-oculares; (11) temporais 1+2; (12) dentes maxilares 16–20 + 2; (13) hemipênis semicapitado, corpo do órgão com espinhos assimétricos dispersos, lobos curtos e globosos; (14) estrias dorsais verde oliváceo escuro, alternando com

estrias verde oliváceo pálido; (15) ventre creme amarelado/esbranquiçado (espécimes preservados), com três faixas longitudinais, bandas irregulares ou combinações de ambas.

Comparações. Entre os congêneres de dorso estriado, *Helicops infrataeniatus* distingue-se de *H. trivittatus* por apresentar hemipênis com corpo cilíndrico, lobos curtos e globosos, presença de estrias dorsais verde oliváceo escuro, alternando com estrias verde oliváceo pálido e por exibir padrão ventral ornamentado por três faixas longitudinais ou bandas ventrais irregulares e/ou combinações dos padrões anteriores (vs. hemipênis com corpo cônico, lobos médios, com espinhos simétricos medianos dispersos no corpo do órgão; estrias dorsais largas marrom esverdeado escuro, alternadas com finas estrias esbranquiçadas e ventre com duas fileiras manchas semilunares) e de *H. carinicaudus* (vs. hemipênis com corpo alongado e espinhos aumentados nas laterais do órgão, lobos longos e delgados; dorso estriado cinza oliváceo, com estrias discretas formadas por pequenos pontos enegrecidos; ventre com duas ou três fileiras de manchas semilunares). A conformação das estrias dorsais em *H. infrataeniatus* e *H. modestus* são muito semelhantes contudo, algumas populações de *H. infrataeniatus* tendem a apresentar estrias verde oliváceo escuro alteradas por estrias verdes oliváceo pálido (esse padrão é muito variável entre as populações e por vezes a tonalidade dorsal pode ser mais enegrecida ou melânica), enquanto em *H. modestus* o padrão das estrias é muito conservado, com estrias dorsais verde oliváceo escuro, alternando com estrias verde oliva claro. *H. infrataeniatus* difere ainda de *H. modestus* por apresentar ventre policromático (vs. ausência de manchas ventrais). A fórmula de fileiras de escamas dorsais de *H. infrataeniatus* (17–21/17–19/15–19) difere em parte da fórmula de *H. carinicaudus*, *H. modestus* (vs. 19/19/17) e *H. trivittatus* (vs. 21–25/21–23/21–19).

Variação intraespecífica de *Helicops infrataeniatus*

Dimorfismo sexual e variação morfológica.— Foi detectada a presença de dimorfismo sexual em relação às variáveis número de escamas ventrais: $W's F_{(1, 564.32)} = 29.32, P = 9.11 \times 10^{-8}$; subcaudais: $W's F_{(1, 410.75)} = 710.68, P = 1.28 \times 10^{-91}$; e comprimento da cabeça: $W's F_{(1, 472.26)} = 548.48, P = 4.54 \times 10^{-81}$.

Variação merística e morfométrica (n= 631).— Maior fêmea MCP 15826 (morfotipo IV – bandas difusas), comprimento rostro-cloacal = 992 mm, comprimento da cauda = 244 mm, coletado em Cruzadinha, município de Taquara, estado do Rio Grande do Sul; maior macho MCP 7378 (morfotipo I – três faixas longitudinais) comprimento rostro-cloacal = 503 mm, comprimento da cauda = 199 mm, coletado no município de Agudo, estado do Rio Grande do Sul. Ventrais 113–138 [machos: 113–135 (122.08 ± 3.80, 252); fêmeas: 113–138 (123.79 ± 4.10, 387)]; subcaudais 47–98 [machos: 57–98 (75.95 ± 7.56, 232); fêmeas: 47–81 (60.22 ±

5.74, 323)]; comprimento rostro-cloacal 114–992 mm [machos: 137–641 mm (333.39 ± 84.12 , 256); fêmeas 114–992 mm (453.22 ± 145.51 , 387)]; comprimento da cauda 37–244 mm [machos: 50–225 mm (138.56 ± 41.52 , 233); fêmeas: 37–244 mm (130.38 ± 38.67 , 328)]; comprimento da cabeça 10.08–36.24 mm [machos: 10.08–24.25 mm (17.51 ± 2.81 , 234); fêmeas: 11.64–36.24 mm (22.97 ± 4.92 , 360)]; distância entre a rostral e o olho 2.41–7.48 mm [machos: 2.43–7.46 mm (4.15 ± 0.69 , 225); fêmeas: 2.41–7.48 mm (5.14 ± 1.02 , 348)]; distância entre a narina e o olho 1.23–4.46 mm [machos: 1.32–4.46 mm (2.31 ± 0.39 , 225); fêmeas: 1.23–4.46 mm (2.87 ± 0.56 , 352)]; largura da cabeça 1.77–22.65 mm [machos: 2.62–14.38 mm (9.33 ± 1.90 , 234); fêmeas: 1.77–22.65 mm (12.89 ± 3.55 , 359)]; altura da cabeça 3.76–15.23 mm [machos: 3.83–11.10 mm (7.04 ± 1.44 , 219); fêmeas: 3.76–15.23 mm (9.40 ± 2.48 , 350)]; largura do pescoço 2.83–14.71 mm [machos: 2.83–9.84 mm (6.19 ± 1.74 , 230); fêmeas: 3.65–14.71 mm (8.44 ± 2.74 , 3.61)]; distância entre narinas 0.49–4.82 mm [machos: 0.54–4.82 mm (2.05 ± 0.48 , 223); fêmeas: 0.49–3.87 mm (2.48 ± 0.59 , 351)]; distância entre loreais 2.57–8.58 mm [machos: 3.11–6.47 mm (4.52 ± 1.21 , 203); fêmeas: 2.57–8.58 mm (5.68 ± 1.62 , 319)]; diâmetro do olho 1.71–4.09 mm [machos: 1.71–3.48 mm (2.51 ± 0.35 , 226); fêmeas: 1.72–4.09 mm (2.83 ± 0.43 , 354)]; distância entre os olhos 3.39–9.64 mm [machos: 3.76–7.14 mm (5.49 ± 0.80 , 226); fêmeas: 3.39–9.64 mm (6.49 ± 1.19 , 354)]; diâmetro no meio do corpo 3.87–31.69 mm [machos: 4.23–19.57 mm (10.58 ± 2.72 , 235); fêmeas: 3.87–31.69 mm (14.93 ± 4.55 , 367)]. Fileiras de dorsais 21–19/19/17–19 (n = 396, 61% da amostra), 17–19/17/17–15 (n = 246, 38% da amostra); supralabiais 8/8 (n = 562, 87% da amostra) [variantes: 7/7 (n = 33) e 7/8 (n = 34), 8/9 (n = 9), 9/9 (n = 2)]; supralabiais com órbita ocular 4^a/4^a (n = 347, 54% da amostra), 3^a–4^a/3^a–4^a (n = 210, 33% da amostra), 3^a/3^a (n = 30), 4^a/4^a (n = 3) [variantes: 3^a/3^a–4^a (n = 16), 3^a/4^a (n = 17), 4^a/3^a–4^a (n = 7), 3^a–4^a/4^a–5^a (n = 3), 2^a–3^a/4^a (n = 1), 3^a/5^a (n = 1), 4^a–5^a/4^a–5^a (n = 1), 4^a/5^a (n = 1), 4^a–5^a/4^a (n = 1)]; infralabiais 10/10 (n = 506, 78% da amostra) [variantes: 7/8 (n = 1), 8/8 (n = 1), 8/9 (n = 3), 8/10 (n = 1), 9/9 (n = 19), 9/10 (n = 33), 10/11 (n = 50), 11/11 (n = 16), 11/12 (n = 2), 12/12 (n = 12)]; infralabiais com mentoniana anterior 1^a–5^a/1^a–5^a (n = 539, 83% da amostra) [variantes: 1–4/1–4 (n = 43), 1–4/1–5 (n = 22), 1–6/1–6 (n = 8), 1–5/1–6 (n = 18), 1–4/1–6 (n = 1)] e infralabiais com mentoniana posterior 5–6/5–6 (n = 548, 85% da amostra) [variantes: 4–5/4–5 (n = 14), 4–6/4–6 (n = 12), 5–7/5–7 (n = 4), 6–7/6–7 (n = 11), 5–6/6–7 (n = 23), 5/5–6 (n = 1), 4–6/5–7 (n = 1), 4–5/5–6 (n = 14)]; anal dividida; nasal semidividida; loreal presente (n = 634, 98% da amostra) [variantes: duas escamas (n = 2), assimetria 1e/2d (n = 1), ausente (n = 5)]; pré-oculares 1/1 (n = 612) [variantes: 2/2 (n = 10), 1/2 (n = 22)]; pós-oculares 2/2 (n = 622, 96% da amostra) [variantes: 1/1 (n = 9), 3/3 (n = 3), 1/2 (n = 9)]; temporal primária 1/1 (n = 616, 95% da amostra) [variantes: 2/2 (n = 3), 1/2 (n =

21), 1/2 + 1/3 (n = 2), fusionada (n = 1)]; temporal secundária 2/2 (n = 587, 91% da amostra) [variantes: 1/1 (n = 3), 3/3 (n = 8), 1/2 (n = 10), 2/3 (n = 35)]; dentes maxilares 16–21 + 2.

Descrição do padrão geral de coloração em vida (baseado em fotografias). Dorso da cabeça verde oliváceo escuro, tendendo uma tonalidade mais clara na direção da boca. Dorso estriado verde oliváceo, com sete estrias longitudinais [estrias vertebrais (2) e paravertebrais (2) verde oliváceo enegrecido, alternado por estrias (3) verde oliváceo pálido ou marrom claro; algumas populações podem apresentar nove estrias dorsais]; as estrias têm origem no limite posterior da cabeça e se estendem ao longo do tronco e da cauda; dois pontos brancos na região occipital, marcam a origem das duas estrias paravertebrais verde oliváceo pálido ou marrom claro (mais visíveis nas populações que exibem três faixas ventais e com ocorrência mais ao norte da distribuição, e fracamente distinguíveis nas demais populações); na cauda são contabilizadas apenas três estrias (**Figura 6**). A coloração de fundo ventral varia entre as cores amarelo ou vermelho dentro das populações; pode haver variação de tonalidade ao longo do ventre, geralmente creme amarelado ou avermelhado na região anterior e amarelo ou vermelho vivo na região posterior do ventre até o final da cauda.

Figura 6 – Detalhes da conformação das estrias dorsais de exemplares de *Helicops infrataeniatus*. A – Corguinho-MS, Leandro Alves; B – Bom Retiro-SC, Pombal Jr.; C – Anaurilândia-MS, Marcelo Duarte; D – São Marcos-RS; E – Viamão-RS; F – Itapeva-RS (D–F, Márcio Borges).



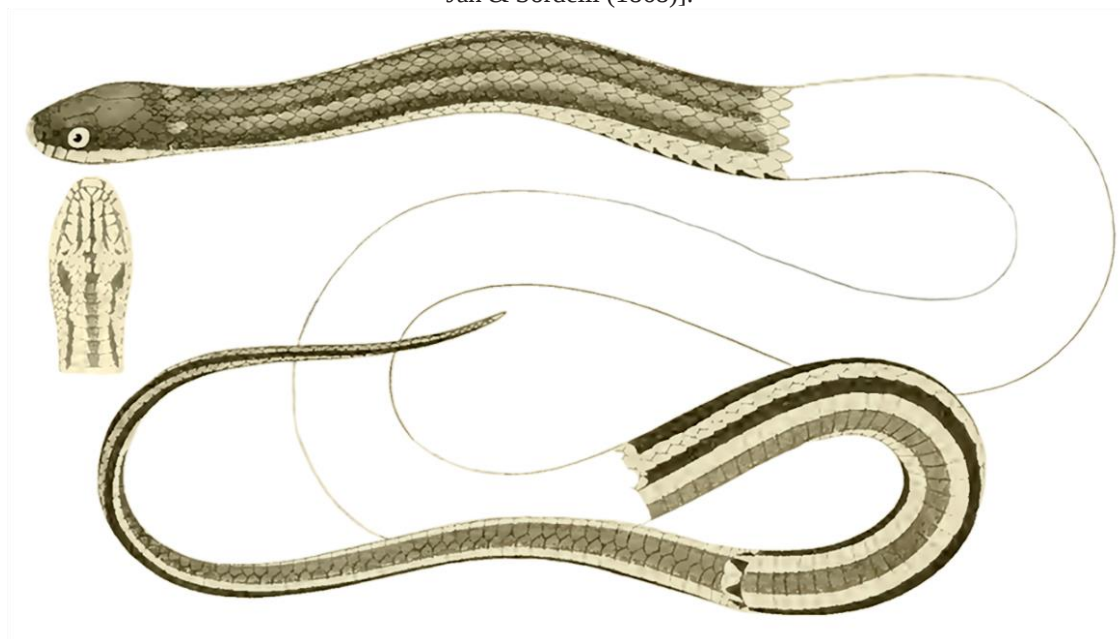
Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Coloração preservada em álcool. A coloração das estrias dorsais de espécimes preservados em álcool 70% é semelhante à de espécimes vivos. Porém, os tons de verde oliváceo têm aspecto desbotado. A coloração do fundo ventral é creme amarelado ou esbranquiçado.

Morfologia hemipeniana. Descrição baseada em hemipênis retirados de espécimes preservados, evertidos e parcialmente expandidos (CEPB 6431–32, IBSP 84823, 89676, 90004, 90403, MCp 3756, 5881, 11982, 13644, 13808, 14863, 18225, 18462, MHNCI 8097, 10698, UFSC 1247, ZUFMS 1538). Hemipênis semicapitados e semicaliculados; lobos reduzidos e globosos; áreas nuas na base dos lobos, com pequenos espinhos dispostos em fileiras pouco evidentes na face assulcada e visíveis na face sulcada; ápices com extremidades planas, apresentando cálices vestigiais e pequenos espinhos dispersos; presença de uma fileira de espinhos na região intralobular. O corpo do hemipênis é cilíndrico, com numerosos espinhos medianos, simétricos e uniformemente distribuídos em ambas as faces, inclusive na área intrassulcar e margens do sulco espermático. Base distinta do corpo, ornamentada por espículas esparsas em ambas as faces (sulcada e assulcada) e bolsa basal presente. A divisão do sulco espermático ocorre imediatamente anterior ao meio do corpo do órgão, ramos do sulco espermático orientados centrifugalmente na diagonal do órgão, percorrendo a linha mediana dos lobos e limitando-se na área central do ápice.

Histórico taxonômico. Jan (1863) utilizou pela primeira vez o nome *Helicops infrataeniatus* e reportou a presença de 19 fileiras de escamas dorsais, oito supralabiais e duas pós-oculares. No ano seguinte, Jan (1864) descreveu formalmente *H. infrataeniatus* com base em três exemplares e relatou como diagnose a presença de quatro estrias dorsais enegrecidas e três faixas ventrais pretas. O autor não designou holótipo e nem localidade tipo, mencionou apenas Suriname e Brasil como prováveis localidades de origem da nova espécie (Jan, 1863: 76; 1864: 246, 256). Jan & Sordelli (1868) na clássica obra, *Iconographie Générale Des Ophidiens* (prancha III, figura 3), ilustraram um sintipo de *H. infrataeniatus* (**Figura 7**), supostamente originário do Suriname, mas hoje sabe-se que essa espécie tem ocorrência restrita no sul da América do Sul (Nogueira et al., 2019: S34, S209).

Figura 7 – Ilustração do sintipo (ZMH-R 04331) de *Helicops infrataeniatus* Jan, 1864 [prancha III, figura 3 de Jan & Sordelli (1868)].



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022 (modificado de Jan & Sordelli, 1868).

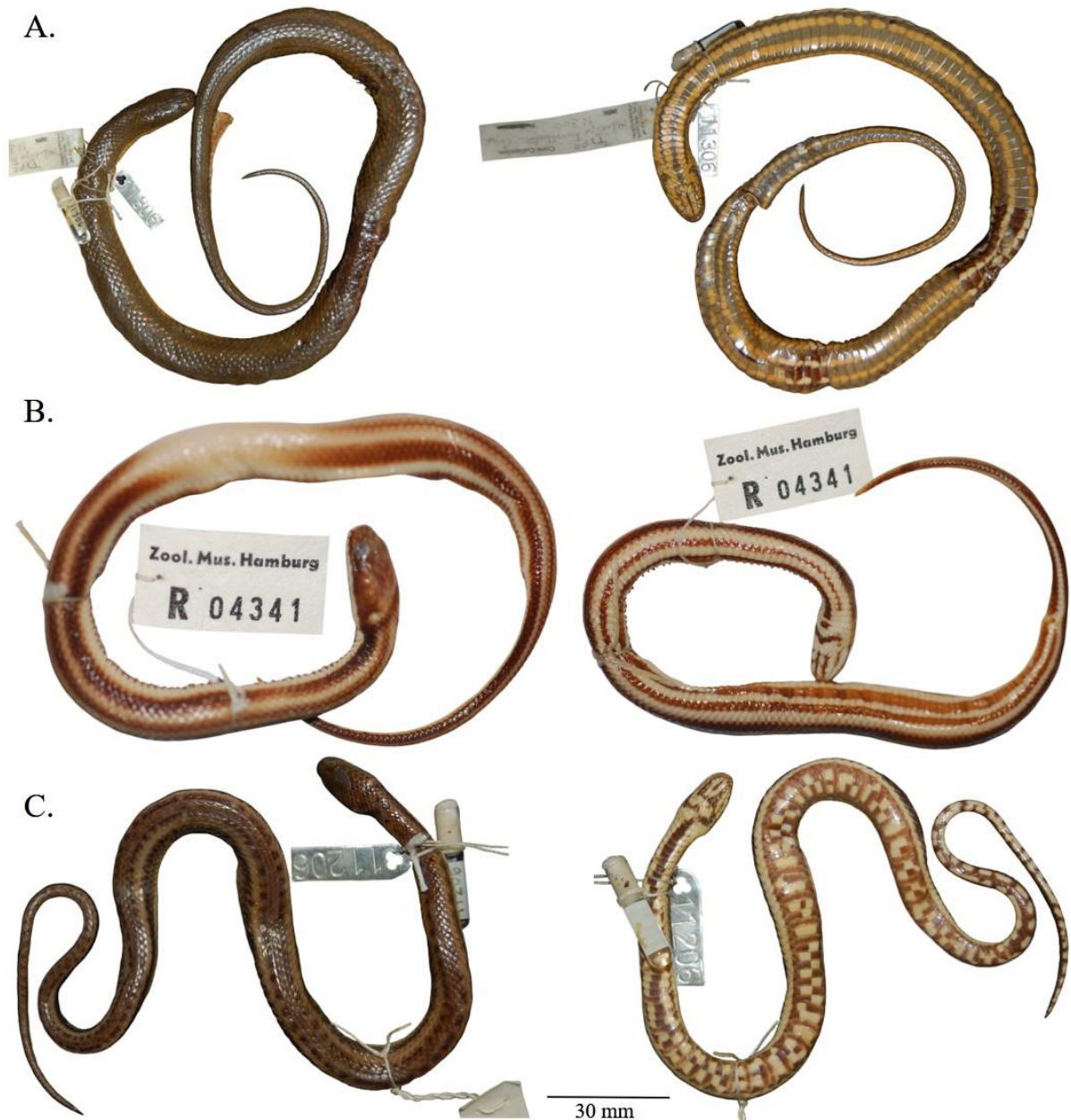
Cope (1877) descreveu *Helicops trivittatus* e elencou como diagnose a presença de 17 fileiras de escamas dorsais e três faixas ventrais pretas; inferiu que a nova espécie pudesse ocorrer na Argentina (Cope, 1877: 92; **Figura 8a**). Na ocasião da descrição de *H. trivittatus*, Cope (1877) parece ter ignorado os trabalhos de Jan (1863, 1864), corrigindo o equívoco oito anos depois alocando *H. trivittatus* Cope, 1877 na sinonímia de *H. infrataeniatus* Jan, 1864 (Cope, 1885: 193).

Fischer (1879) descreveu *Calopisma septemvittatum* com base em cinco exemplares (holótipo nº 998), supostamente procedentes do México (1879: 84) (**Figura 8b**). Cope (1885) transferiu *Calopisma septemvittata* Fischer, 1879 para o gênero *Limnophis* Günther (= *L. septemvittatus*) sob a justificativa de semelhanças nos caracteres merísticos e dentição entre os táxons (Cope, 1885: 177). Boulenger (1893) transferiu *Limnophis septemvittatus* (Cope, 1885) para o gênero *Helicops* (= *Helicops septemvittatus*) e o incluiu na sinonímia de *Helicops infrataeniatus* (Boulenger, 1893: 277).

Cope (1885) descreveu *Helicops baliogaster* e ressaltou as afinidades da nova espécie com *H. infrataeniatus* (Cope, 1885: 193–194; **Figura 8c**). Boulenger (1893) incluiu *H. infrataeniatus* e todos seus sinônimos (i.e., *H. trivittatus* Cope, 1877, *H. baliogaster* Cope, 1885 e *H. pictiventris* Werner, 1897) na sinonímia de *H. carinicaudus* e com base no padrão ventral descreveu quatro morfotipos para a espécie nominal: Padrão A – *Helicops carinicaudus* (duas fileiras de manchas semilunares); Padrão B – *H. infrataeniatus* e *H. trivittatus* Cope, 1877 (três faixas negras longitudinais); Padrão C – *H. baliogaster* (bandas ventrais negras); Padrão D –

combinação entre os padrões B e C, não aplicados a nenhum nome ou sinônimo conhecido naquela ocasião (Boulenger, 1893: 277; Deiques & Cechin, 1991; Giraudo, 2001). Werner (1897) descreveu *Helicops pictiventris* com base no holótipo (ZSM 198/0) e reportou como localidade tipo o município de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. Adicionalmente, enfatizou afinidades de *H. pictiventris* com os táxons *H. carinicaudus*, *H. leopardinus* e *H. modestus* (Werner, 1897: 205).

Figura 8 – Vistas dorsal (esquerda) e ventral (direita) dos sinônimos de *Helicops infrataeniatus* (A – *Helicops trivittatus* Cope, 1877, ANSP 11306; B – *Calopisma septemvittatum* Fischer, 1879, ZMH R 04341; C – *Helicops baliogaster* Cope, 1885, ANSP 11206).



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Griffin (1916) analisou um exemplar de *Helicops infrataeniatus* do município de Cacequy, Rio Grande do Sul e o reconheceu como variedade de *H. carinicauda* (var. *infrataeniata*) (Griffin, 1916: 179). Lema (1958) com base em parâmetros de coloração (duas fileiras de pontos negros vs. três estrias negras) e dados geográficos, reconheceu *H. infrataeniata* Jan, 1865 como subespécie de *H. carinicauda* (Wied, 1824) (Lema, 1958: 19–23; Peters & Orejas-Miranda, 1970: 122).

Amaral (1977) na obra “Serpentes do Brasil, Iconografia Colorida” ilustrou um exemplar de *H. pictiventris* (Amaral, 1977: 60, Tab. 16). Mais tarde, Lema et al. (1984: 211) argumentaram que o exemplar ilustrado por Amaral (1977) não correspondia à descrição de *H. pictiventris* e, portanto, representaria uma espécie ainda não descrita. Nesse mesmo trabalho, os autores consideraram *H. pictiventris* como sinônimo júnior de *H. infrataeniatus*, sob justificativa de não haver diferenças morfológicas suficientes para reconhecê-las como espécies independentes (Lema et al., 1984: 211; 1994: 86).

Deiques & Cechin (1991) analisaram exemplares da área de simpatria das subespécies *Helicops c. carinicaudus* e *H. c. infrataeniatus* (município de Torres, Rio Grande do Sul) e elevaram ambas ao *status* de espécies plenas (Deiques & Cechin, 1991: 313–326). Por fim, diversos estudos já reportaram inconsistências taxonômicas (Ceil, 1993; Giraudo, 2001; Giraudo & Scrocchi, 2002; Yuki & Lema, 2005) e problemas nas relações filogenéticas de *H. infrataeniatus* com outros congêneres (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021).

Comentários. O histórico taxonômico de *Helicops infrataeniatus* é um dos mais extensos dentre as espécies do gênero *Helicops*, envolvendo casos de sinonimizações, realocação em nível subespecífico e revalidações (Boulenger, 1893; Deiques & Cechin, 1991; Giraudo, 2001; Wallach et al., 2014). As inconsistências taxonômicas em *H. infrataeniatus* possivelmente decorreram de interpretações equivocadas, em face do polimorfismo ventral (e.g., ventre com três faixas longitudinais, bandas irregulares e combinações diversas) e de variações nas contagens de escamas dorsais (Jan, 1864; Deiques & Cechin, 1991; Yuki & Lema, 2005). Portanto, pode-se inferir que a descrição dos sinônimos *Helicops trivittatus* Cope, 1877 (17 fileiras de dorsais + presença de três faixas ventrais longitudinais), *H. baliogaster* (17 ou 19 fileiras de dorsais + presença de bandas ventrais difusas irregulares) e *H. pictiventris* (17 fileiras de dorsais + presença de três faixas longitudinais na região anterior do tronco e bandas ventrais na região posterior) é produto das variações intraespecíficas de *H. infrataeniatus* (Jan, 1864; Cope, 1877; Cope, 1885; Werner, 1897).

O holótipo de *Helicops pictiventris* foi perdido (Uetz et al., 2021) e as informações sobre as prováveis causas do extravio são desconhecidas. Recentemente foi noticiada a existência de

um parátipo (NMW 23409) depositado no acervo do Museu de História Natural de Viena (Gemel et al., 2019). Contudo, a morfologia externa do suposto parátipo, demonstra que se trata de um exemplar de *H. modestus*. Adicionalmente, informações da etiqueta indicam que o espécime é procedente do Brasil e foi adquirido por Werner cerca de dois anos após a descrição original de *H. pictiventris* Werner, 1897 e, portanto, não faz parte da série tipo original (Yuki & Lema, 2005; Gemel et al., 2019: 182).

O termo var. *gastrosticta* (ou variedade *gastrosticta*) proposto por Jan (1863, 1864) foi inicialmente associado a espécie *H. carinicaudus* (Wied, 1824) [combinação *Helicops carinicaudus* var. *gastrosticta* (Jan, 1864)] e mais tarde foi alocado na sinonímia de *H. infrataeniatus* (Boulenger, 1893). Sobre a variedade *gastrosticta*, Jan (1863, 1864) não forneceu qualquer informação que possa ser associada a um nome válido, nem mesmo a qualquer dos sinônimos de *H. infrataeniatus* (Boulenger, 1893; Lema, 1958; Giraudo & Scrocchi, 2002; Yuki & Lema, 2005). O nome *Helicops carinicaudus* var. *gastrosticta* representa uma combinação inaplicável, sendo colocado na categoria de *nomen nudum* (ICZN, Art. 12 e 13; Wallach et al. 2014: 322).

Smith & Taylor (1945) consideraram os espécimes da série original de *Helicops septemvittata* (Fisher, 1897) [= *Calopisma septemvittatum* Fischer, 1897] como espécie *Inquerenda*, sob argumentação de que a série tipo não fazia parte da Herpetofauna Mexicana (Smith & Taylor, 1945: 201; Flores-Villela, 1993; Hallermann, 1998; Wallach et al., 2014). Entretanto, essa interpretação não está em conformidade com a definição do termo “*Inquerenda*” no Glossário do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (i.e., espécie de identidade duvidosa que necessita investigação). Sendo assim, considerando que a série tipo de *Calopisma septemvittatum* apresenta diagnose morfológica claramente compatível com a diagnose de *H. infrataeniatus* (ver Rossman, 2000), o nome *Helicops septemvittata* (Fisher, 1897) [= *Calopisma septemvittatum* Fischer, 1897] permanece como sinônimo júnior de *H. infrataeniatus*.

Devido a alocação equivocada de *Helicops infrataeniatus* na sinonímia de *H. carinicaudus* (Boulenger, 1893; Deiques & Cechin, 1991), muitos registros de localidades encontrados na literatura fazem referência a última espécie, mas que de fato pertencem a primeira (Boulenger, 1886; Koslowsky, 1898; Bertoni, 1918, 1939). Na Argentina, *H. infrataeniatus* é frequentemente citada em listas e inventários herpetofaunísticos para as províncias de Buenos Aires, Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Misiones e Santa Fe

(Ceï, 1993; William & Scrocchi, 1994; Giraudo, 2001; Giraudo & Scrocchi, 2002; Giraudo & Arzamendia, 2004; Giraudo et al., 2012).

No Brasil, a maioria dos registros de *H. infrataeniatus* estão concentrados em localidades do estado do Rio Grande do Sul (Lema et al., 1984; Deiques & Cechin, 1991; Lema, 1994; Santos et al., 2005; Pazinato et al., 2012; Santos et al., 2012; Entiauspe et al., 2016; Moser et al., 2018) e com, menor frequência, nos estados de Mato Grosso do Sul (Landgref-Filho & Aoki, 2011; Ferreira et al., 2017; Carvalho et al., 2018), Paraná (Souza Filho et al., 2015; Morato et al., 2017; Dainesi et al., 2019), Santa Catarina (Deiques & Cechin, 1991; Yuki & Lema, 2005) e São Paulo (Morato et al., 2017).

No Paraguai, *H. infrataeniatus* parece ser pouco frequente, com registros esparsos para os departamentos do Alto Paraná, Amambay e Itapúa (Bertoni, 1918, 1939; Álvarez et al., 1996; Cacciali et al., 2016). No Uruguai a espécie é registrada nos departamentos de Artigas, Cerro Largo, Rivera, Rocha, Salto e Treinta y Três (Achaval, 2001; Bérnils et al., 2007). É importante destacar que os registros uruguaios são raros e a imensa maioria dos espécimes são coletados em “camalotes” de vegetação flutuante (e.g., aguapés do gênero *Eichhornia*) que descem o rio La Plata (Koslowsky, 1898; Giambelluca, 2015; Achaval, 2001; Guerrero et al., 2017; Bérnils et al., 2007; Williams & Scrocchi, 1994).

Além das localidades mencionadas, *Helicops infrataeniatus* parece ser frequente em áreas alagadas na região de confluência entre o baixo rio Paraguai e médio rio Paraná, onde é simpátrica com o congênere *H. leopardinus* (Alvarez et al., 1996; Arzamendia & Giraudo, 2009, 2015; Cacciali et al., 2016). Os espécimes coletados nos camalotes de vegetação flutuante na costa do Uruguai e da Argentina, exibem um mosaico de caracteres combinando os padrões de coloração de *H. infrataeniatus* e *H. leopardinus* (e.g., padrão de coloração do sinônimo júnior *Helicops baliogaster* Cope, 1885), supostamente refletindo um processo de hibridação entre as espécies (Carreira et al., 2005). Sabe-se que os camalotes de vegetação flutuante partem da área de confluência entre os rios Paraguai e Paraná, região que abriga elementos da flora e fauna de diferentes domínios fitogeográficos e, portanto, propícia para a ocorrência eventos de hibridação (Giraudo, 2001; Morrone, 2004; Giraudo & Arzamendia, 2004; Ferro & Morrone, 2014).

Distribuição geográfica. *Helicops infrataeniatus* ocorre na porção meridional da América do Sul. No Brasil, a espécie ocorre no extremo sul de Goiás, Mato Grosso do Sul, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul; na Argentina, ocorre nas províncias de Buenos Aires, Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Misiones e Santa Fe (Giraudo, 2001; Giraudo et al., 2012); no sul do Paraguai, ocorre nos departamentos de Alto Paraná, Amambay

e Itapúa (Cacciali et al., 2016); nos Uruguai, distribui-se nos departamentos de Artigas, Cerro Largo, Colônia, Montevideo, Rocha, Salto, San Jose, Soriano, Rivera e Treinta y Três.

***Helicops modestus* Günther, 1861**

Helicops modestus — Günther, 1861: 425.

Helicops assimilis — Reinhardt, 1866: 156.

Helicops modestus — Boulenger, 1893: 277.

Helicops modestus — Sawaya et al., 2008.

Helicops modestus — Wallach et al., 2014: 322.

Helicops modestus — Nogueira et al., 2019: 34.

Holótipo. Espécime fêmea adulta (BMNH 1946.1.14.42, Patrick Campbell) depositado no Museu Britânico de História Natural, Londres, Inglaterra (**Figura 9**).

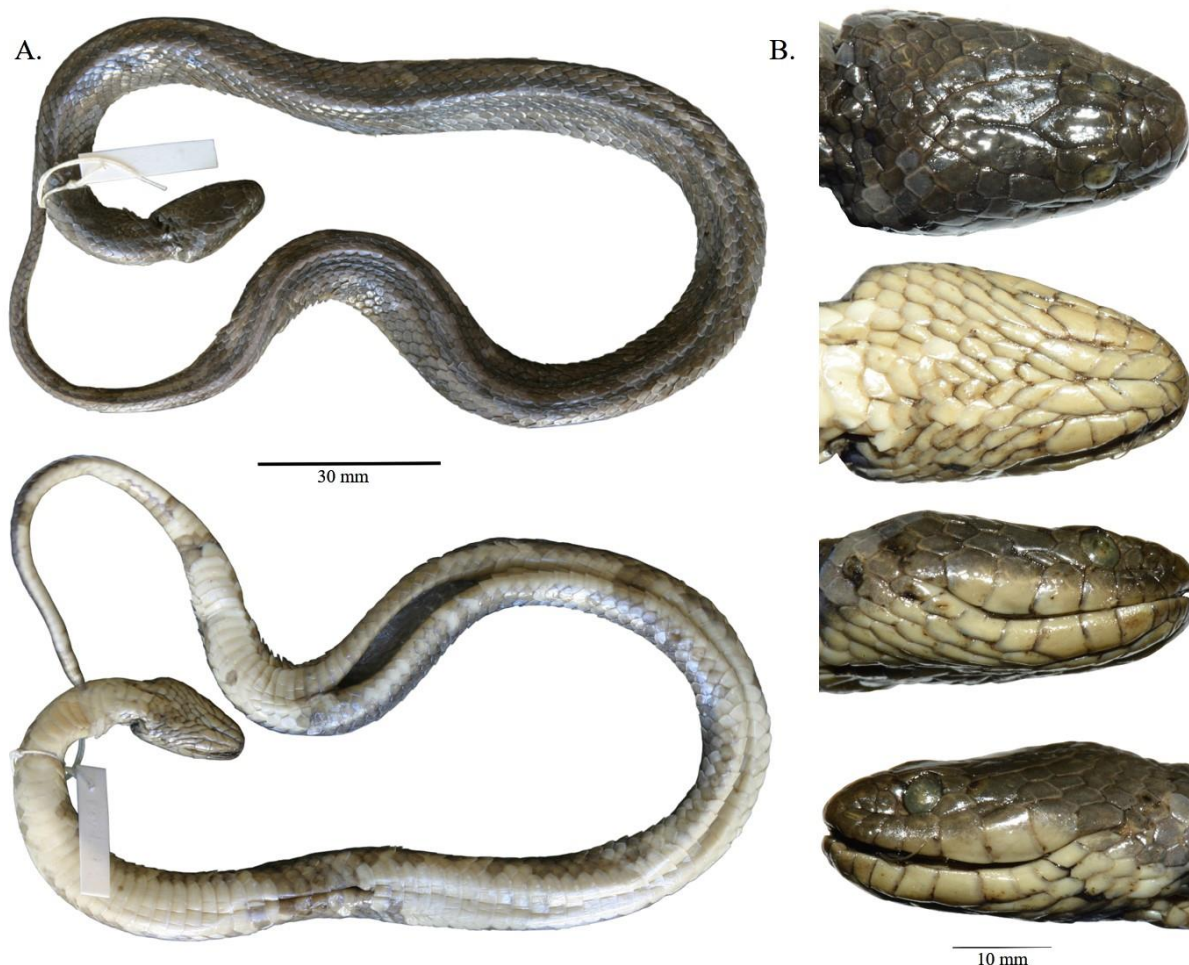
Localidade tipo. América do Sul [América do Norte (erro) Günther (1861)].

Diagnose. *Helicops modestus* distingue-se de todos os congêneres por exibir combinação única dos seguintes caracteres morfológicos: (1) fileiras de escamas dorsais 19/19/17; (2) ventrais 112–128 (112–127 em machos, 114–128 em fêmeas); (3) subcaudais 48–78 (57–78 em machos, 48–66 em fêmeas); (4) ausência de quilhas nas subcaudais; (5) supralabiais 8/8, com 3^a–4^a ou 4^a em contato com a órbita ocular; (6) infralabiais 10 ou 11; (7) intergenial ausente (raramente presente); (8) nasal semidividida; (9) uma pré-ocular; (10) duas pós-oculares; (11) temporais 1+2–3; (12) dentes maxilares 17–22 + 2; (13) hemipênis semicapitado, corpo do órgão com espinhos simétricos, lobos curtos e globosos; (14) estrias dorsais verde oliváceo escuro, alternando com estrias verde oliva claro; (15) ventre creme amarelado ou esbranquiçado (espécimes preservados) sem manchas.

Comparações. *Helicops modestus* difere inequivocamente de todos os congêneres pela ausência de manchas no ventre. Distingue-se ainda da maioria dos congêneres por exibir dorso verde estriado (estria verde oliváceo escuro, alternadas com estrias verde oliváceo claro) vs. a presença de manchas dorsais (pontos, bandas e selas) ou dorso uniforme. Dentre os congêneres de dorso estriado, *H. modestus* difere inequivocamente de *H. carinicaudus* e *H. trivittatus* pela ausência de manchas no ventre (vs. fileiras de manchas semilunares) e de *H. infrataeniatus* (vs. três faixas longitudinais ou bandas irregulares e combinações entre os dois anteriores). *H. modestus* difere de *H. carinicaudus* por ter hemipênis com lobos curtos e globosos, órgão com corpo cilíndrico e ausência de espinhos aumentados nas laterais (vs. hemipênis com lobos

longos e delgado, corpo alongado com espinhos aumentados nas laterais) e de *H. trivittatus* (vs. hemipênis com lobos médios, órgão com corpo cônico e presença de espinhos simétricos medianos dispersos pelo corpo do órgão). Com relação a fórmula de fileiras dorsais, *H. modestus* (20–19/19/17–19) se distingue de *H. trivittatus* (vs. 21–25/21–23/21–19)] e *H. infrataeniatus* (vs. 17–21/17–19/15–17), embora possa haver alguma sobreposição.

Figura 9 – Detalhes do dorso e do ventre (A), e das faces dorsal, ventral e lateral (B) da cabeça do holótipo de *Helicops modestus* (BMNH 1946.1.14.42).



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Dimorfismo sexual, variação merística e morfométrica (n = 305). Foram detectadas diferenças significativas entre machos e fêmeas de *Helicops modestus*, relacionadas às variáveis: contagens de escamas ventrais: $F_{1, 330} = 29.38$, $P = 1.22 \times 10^{-7}$ e subcaudais: $F_{1, 243} = 528.67$, $P = 6.57 \times 10^{-63}$ e comprimento da cabeça: $F_{1, 204} = 6.23 \times 10^{-2}$. Maior fêmea (MNRJ 21920) exhibe comprimento rostro-cloacal = 776 mm, comprimento da cauda: 194 mm, coletado no Rio Piracicaba, município de Anhembi, estado de São Paulo; e maior macho (FUNED 508) exhibe comprimento rostro-cloacal = 587 mm, comprimento da cauda = 192 mm, coletado no município de Uberaba, Minas Gerais. Ventrais 112–128 [em machos 112–127 (118.74 ± 2.82 ,

117), em fêmeas 114–128 (120.50 ± 2.68 , 185)]; subcaudais 48–78 [em machos 57–78 (67.36 ± 4.03 , 107), em fêmeas 48–66 (56.40 ± 3.42 , 138)]; comprimento rostro-cloacal 115–776 [em machos 115–587 (315.30 ± 100.73 , 119), em fêmeas 138–776 (435.03 ± 132.02 , 184)]; comprimento da cauda 38–212 [em machos 38–203 (122.29 ± 41.80 , 110), em fêmeas 38–212 (122.51 ± 39.92 , 141)]; comprimento da cabeça 9.98–33.26 [em machos 9.98–28.09 (16.75 ± 3.18 , 111), em fêmeas 10.34–33.26 (21.98 ± 5.10 , 180)]; distância entre a rostral e o olho 2.18–9.74 [em machos 2.18–6.01 (3.89 ± 0.77 , 108), em fêmeas 2.32–9.74 (4.81 ± 1.17 , 172)]; distância entre as narinas e o olho 1.21–4.44 [em machos 1.32–3.57 (2.190 ± 0.44 , 107), em fêmeas 1.21–4.44 (2.73 ± 0.65 , 172)]; largura da cabeça 4.81–24.85 [em machos 4.81–17.31 (9.03 ± 2.40 , 106), em fêmeas 5.12–24.85 (12.32 ± 3.70 , 175)]; altura da cabeça 3.44–15.80 [em machos 3.58–12.59 (6.65 ± 1.56 , 105), em fêmeas 3.44–15.80 (8.79 ± 2.37 , 174)]; largura do pescoço 2.91–14.95 [em machos 2.91–11.30 (6.12 ± 1.54 , 104), em fêmeas 3.14–14.95 (6.21 ± 2.47 , 179)]; distância entre narinas 1.14–3.27 [em machos 1.19–2.76 (1.88 ± 0.36 , 107), em fêmeas 1.14–3.27 (2.18 ± 0.47 , 171)]; distância entre as loreais 2.63–8.16 [em machos 2.70–6.84 (4.38 ± 0.85 , 106), em fêmeas 2.63–8.16 (5.22 ± 1.19 , 164)]; diâmetro do olho 1.48–3.86 [em machos 1.48–3.60 (2.38 ± 0.42 , 108), em fêmeas 1.64–3.86 (2.69 ± 0.48 , 173)]; distância entre os olhos 2.88–9.05 [em machos 3.33–7.39 (5.10 ± 0.93 , 107), em fêmeas 2.88–9.05 (5.88 ± 1.24 , 172)]; diâmetro no meio do corpo 4.30–26.59 [em machos 4.30–19.45 (10.36 ± 2.98 , 108), em fêmeas 4.60–26.59 (13.75 ± 4.58 , 166)]; fileiras de dorsais 19/19/17 (n= 299), 20/19/17 (n= 3), 19/19/19 (n= 1); supralabiais 8/8 (n= 287), 7/7 n= 3 [assimetrias: 7/8 n= 3, 8/9 n= 8]; supralabiais em contato com a órbita ocular 4/4 n= 208, 3/3 (n= 3), 3–4/3–4 (n= 83) [assimetrias: 3–4/4 (n= 5), 4 /4–5 (n= 2)]; infralabiais 9/9 (n= 2), 10/10 (n= 217), 11/11 (n= 42) [assimetrias: 9/10 (n= 1) e 10/11 (n= 33)]; infralabiais em contato com primeira mentoniana 1–5/1–5 (n= 229), 1–4/1–4 (n= 24), 1–6/1–6 (n= 18) [assimetrias: 1–5/1–6 (n= 18), 1–4/1–5 (n= 3)]; infralabiais em contato com segunda mentoniana 5–6/5–6 (n= 228), 4–5/4–5 (n= 2), 4–6/4–6 (n= 7), 5–7/5–7 (n= 6), 6–7/6–7 (n= 25) [assimetrias: 5–6/6–7 (n= 20), 4–5/5–6 (n= 1), 4–6/5–7 (n= 1), 5–6/5–7 (n= 2)]; pré-ocular 1/1 (n= 280), 2/2 (n= 8) [assimetrias: 1/2 n= 12)]; pós-ocular 2/2 (n= 294), 1/1 n= 2 [assimetrias: 1/2 (n= 2), 2/3 (n= 2)]; temporal primária 1/1 (n= 294), 2/2 (n= 2) [assimetrias: 1/2 (n= 4)]; temporal secundária 2/2 (n= 233), 3/3 (n= 18) [assimetrias: 1/2 (n= 2), 2/3 (n= 45), 2/4 (n= 1)]; dentes maxilares 17–22 + 2; nasal semidividida; anal dividida; loreal presente; pré-frontal dupla; intergenial ausente, a exceção de oito espécimes que apresentam essa condição. A proeminência das quilhas dorsais, tende de ser sempre mais fraca na parte anterior do tronco e progressivamente moderadas na região posterior

do tronco e na cauda. Em geral, na porção anterior do tronco, as quilhas estão ausentes nas duas primeiras fileiras de dorsais da região paraventral.

Coloração em vida (descrição baseada em fotografias). Dorso da cabeça verde oliváceo escuro; bordas inferiores da 2^a–7^a supralabiais creme amarelado; face ventral da cabeça majoritariamente creme amarelado e bordas externas das infralabiais pigmentadas de verde oliváceo claro. Dorso verde oliváceo com sete estrias longitudinais, sendo as estrias vertebrais (2) e paravertebrais (2) em tons de verde oliváceo enegrecido, alternadas por três estrias verde oliváceo claro; as estrias iniciam-se imediatamente após cabeça e se estende ao longo do tronco e da cauda; na cauda as estrias fusionam-se, reduzindo de cinco para três estrias. O ventre é uniformemente creme amarelado ou avermelhado sem manchas (amarelo esbranquiçado em espécimes preservados); a coloração creme alcança a primeira e parte da segunda fileira de escamas dorsais na região paraventral. Eventualmente algumas populações podem exibir pigmentos dispersos no ventre, geralmente presentes na região posterior do tronco e na cauda.

Coloração de espécimes preservados em álcool. A coloração dorsal de espécimes preservados pouco difere da coloração de espécimes vivo. Os tons de verde oliváceo das estrias assumem aspecto desbotado. A coloração de fundo do ventre é creme esbranquiçado e eventualmente pode assumir tonalidade creme amarelado/avermelhado.

Morfologia hemipeniana. Descrição baseada em hemipênis retirados de espécimes preservados, evertidos e parcialmente expandidos (CEPB 637, 1410, IBSP 82231, 87329). Hemipênis semicapitados e semicaliculados, com lobos globosos e curtos, os espinhos nos lobos são pequenos e pouco evidentes. O ápice dos lobos apresenta extremidade plana com cálices vestigiais. O corpo do hemipênis é cilíndrico, com pequenos espinhos em toda a extensão, inclusive na região entre os ramos do sulco espermático. A divisão do sulco espermático ocorre imediatamente anterior à metade do corpo do órgão, seguindo centrifugalmente em direção a região lateral dos lobos, limitando-se na área central do ápice. Os aspectos gerais da morfologia hemipeniana de *H. modestus* são semelhantes à morfologia dos hemipênis de *H. infrataeniatus*.

Histórico taxonômico. Günther (1861) descreveu *Helicops modestus* com base apenas no holótipo de origem desconhecida (América Tropical? Wallach et al. 2014; Uetz et al. 2021). Segundo o autor, o material tipo teria sido doado pelo Museu de Leiden, Holanda e as informações do rótulo indicavam que o holótipo era procedente da América do Norte. Todavia, o autor ponderou que o material pudesse ser originário da América Tropical (sic), assim como os congêneres conhecidos naquela ocasião [*H. carinicaudus* (Wied, 1824), *H. angulatus*

(Linnaeus, 1758) e *H. lepriurii* Duméril, Bribon, Duméril, 1854 (sinônimo júnior de *H. leopardinus*)] (Günther, 1861: 427).

Reinhardt (1866) descreveu *Helicops assimilis* com base em uma série de 12 exemplares procedentes de Lagoa Santa, Minas Gerais e ressaltou que a nova espécie apresentava similaridades morfológicas com *H. modestus* (Reinhardt, 1866). Boulenger (1893) examinou a série tipo de *H. modestus* Günther, 1861 e *H. assimilis* e reconheceu esta última como sinônimo júnior de *H. modestus*. Por fim, sem qualquer justificativa, Boulenger (1893) incluiu os nomes *H. carinicaudus* (*sensu* Gray, 1849) e *H. lepriurii* var. *moesta* (*sensu* Jan, 1865) na sinonímia de *H. modestus* (ver Boulenger, 1893: 278–279).

Os registros da ocorrência de *Helicops modestus* para os estados da Bahia, Pará, Paraná e Rio de Janeiro são duvidosos e as informações disponíveis nos catálogos, acessadas neste estudo, foram insuficientes para tomar uma conclusão quanto a origem do material. Freitas & Silva (2011) reportaram o primeiro registro de *H. modestus* (MZUESC 7515) para a Caatinga, município de Caitité, Bahia (Guedes et al., 2014, Nogueira et al., 2019). No entanto, os aspectos de coloração do ventre do espécime, marcado pela presença de uma estreita faixa preta na linha mediana e margem das escamas ventrais enegrecidas, difere inequivocamente do padrão ventral de *H. modestus* (vs. ausência de manchas no ventre).

Vaz-Silva et al. (2015) reportaram a ocorrência de *Helicops modestus* para a área de inundação da Usina Hidrelétrica de Belo Monte, município de Volta Grande do Rio Xingu, estado do Pará. Em coleções científicas, o registro de material testemunho da espécie para localidades da Amazônia é desconhecido. Com relação à ocorrência de *H. modestus* para o estado Paraná, consta no catálogo do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina (MZUEL) a indicação de um exemplar coletado no município de Londrina. Entretanto, Dainesi et al. (2019) relataram não ter encontrado o *voucher* da espécie e que, possivelmente, o exemplar seria *H. infrataeniatus*, uma espécie abundante na região Sul do Brasil.

Por fim, para o estado Rio de Janeiro, Boulenger, 1893 reportou um registro para Porto Real, Província do Rio de Janeiro (sic). Considerando toda a amostra analisada neste estudo, apenas um exemplar de *Helicops modestus* (MZUSP 8849) é procedente estado do Rio de Janeiro, do município de Miguel Pereira. Diante disso, os registros de *H. modestus* para localidades muito discrepantes da sua real distribuição permanecem duvidosos, necessitando que mais espécimes dessas localidades sejam coletados para então ampliar a ocorrência da espécie.

Distribuição geográfica e história natural. *Helicops modestus* é espécie endêmica do Brasil. Ocorre no Distrito Federal e nos estados de Goiás, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e

São Paulo. Sua distribuição está associada à bacia do Paraná e sul da bacia do São Francisco. Com relação aos aspectos ecológicos, *H. modestus* habita ambientes úmidos como matas de galerias às margens dos rios, em regiões de cobertura dos domínios Cerrado e de transição com a Mata Atlântica, em altitudes superiores a 500 m acima do nível do mar. *H. modestus* é muito comum em regiões urbanizadas e com paisagens fragmentadas, especialmente no estado de São Paulo (Sawaya et al., 2008; Ortiz et al., 2017) e arredores de Brasília (Nogueira, 2001; França et al., 2008), sugerindo alta plasticidade adaptativa para se estabelecer em ambientes alterados.

DISCUSSÃO

As análises moleculares baseadas em dois genes mitocondriais e quatro nucleares geraram uma topologia em que os terminais de *Helicops infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus* e *H. tapajonicus* foram recuperados como um grupo único com alto suporte nas análises de Inferência Bayesiana (1.00) e Máxima Verossimilhança (ML=99%), corroborados pelas análises de delimitação de espécies PTP e GMYC e cujas relações interespecíficas são muito confusas. Esses resultados coincidem com estudos anteriores baseados em quatro (Murphy et al., 2020) e cinco marcadores (Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021) que também demonstraram baixa resolução filogenética entre as três primeiras espécies. Nessa mesma linha, as análises dos dados quantitativos (ANOVA) demonstraram ampla sobreposição dos caracteres merísticos e morfométricos, bem como similaridades qualitativas na coloração dorsal e na morfologia hemipeniana, em concordância com resultados anteriores em que foram analisados outros complexos morfológicos (Nunes, 2006; dados não publicados).

De forma geral, *Helicops infrataeniatus* e *H. modestus* exibem coloração dorsal muito conservada e, embora parte das análises morfológicas e moleculares demonstrem semelhanças entre os táxons, pelo menos *H. modestus* é uma entidade plenamente diagnosticável com base em morfologia externa. A ausência de manchas ventrais representa o principal carácter na diagnose de *H. modestus*, enquanto *H. infrataeniatus* é um táxon polimórfico, com diagnose e limites taxonômicos imprecisos e cujas populações podem ser agrupadas em morfotipos definidos com base no padrão do desenho ventral (Boulenger, 1893; Giraudo, 2001). Portanto, ainda que o conjunto de dados analisados possa apresentar algumas ambiguidades, a defesa de *Helicops infrataeniatus* e *H. modestus* como entidades evolutivas independentes encontra suporte em critérios teóricos de delimitação de espécies (Cracraft, 1983; De Queiroz, 2007).

A ausência de manchas ventrais é um carácter exclusivo das populações de *Helicops modestus*, não sendo registrado em nenhum outro congênere (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019). No entanto, aspectos de coloração são características fenotípicas muito

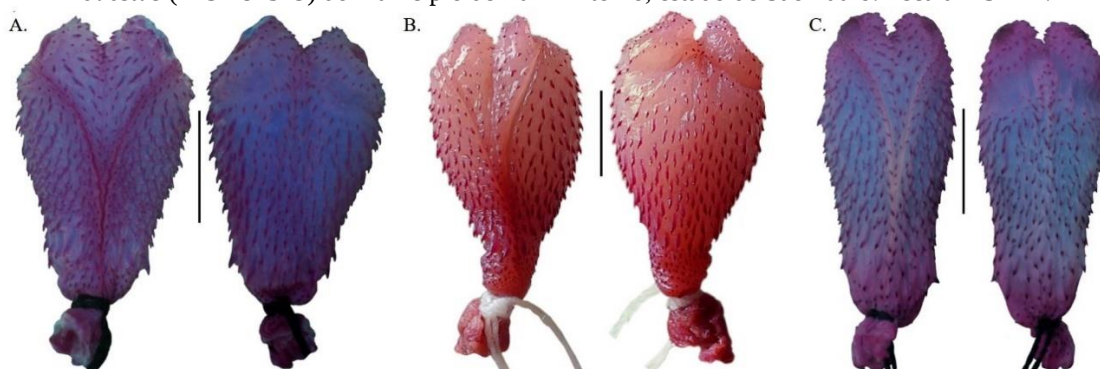
variáveis e, por essa razão, seria prematuro admitir que a ausência de manchas no ventre pudesse representar uma autapomorfia dessa espécie. As variações intraespecíficas de *H. modestus* são raras na literatura e, quando presentes, se referem apenas à presença de três pares de mentonianas no holótipo e dois pares na série tipo do sinônimo júnior *H. assimilis* (Reinhardt, 1866). A análise da morfologia externa das populações de *H. modestus* evidenciou a predominância de dois pares de mentonianas, relegando a presença de três pares de mentonianas a uma variação intraespecífica e pouco frequente (Boulenger, 1893).

Historicamente, o nome *Helicops infrataeniatus* acumula uma série de instabilidades nomenclaturais, originadas a partir da variação cromática do ventre e de contagens de dorsais, que se refletiram na descrição equivocada de alguns sinônimos (Cope, 1877, 1885; Boulenger, 1893; Werner, 1897; Lema, 1958). De fato, reconhecendo que polimorfismo ventral aparece em cinco morfotipos relativamente estruturados no espaço geográfico, uma análise superficial das variações intraespecíficas de *H. infrataeniatus* pode induzir à descrição equivocada desses morfotipos como espécies distintas.

A análise dos dados morfológicos e moleculares sustenta o reconhecimento dos morfotipos de *Helicops infrataeniatus* como variações intraespecíficas. Alguns trabalhos com viés taxonômico que analisaram populações de *H. infrataeniatus* (Boulenger, 1893; Ceï, 1993; Giraudo, 2001) também reportaram variação cromática ventral semelhante às descritas neste estudo. Presume-se que o polimorfismo de coloração em serpentes pode estar associado a mecanismos adaptativos, tais como fatores ambientais, comportamentais, fisiológicos e reprodutivos (Henderson, 1997; Pizzato & Dubey, 2012; Duarte et al., 2015). Nesse sentido, os fatores responsáveis pelas variações do padrão ventral de *H. infrataeniatus* ainda são desconhecidos, mas é possível que estes fatores exerçam influência sobre as populações de *H. infrataeniatus* em escala regional.

A análise da genitália masculina mostrou que os hemipênis de *Helicops infrataeniatus* e *H. modestus*, apresentam características anatômicas semelhantes e não foram observados caracteres que permitam diferenciar as duas espécies. Nessa mesma linha, algumas populações de *H. leopardinus*, também apresentam morfologia do hemipênis semelhante a *H. infrataeniatus* e *H. modestus*, refletindo um cenário em que as relações entre esses táxons se tornam ainda mais complexas (**Figura 10**). Adicionalmente, a maioria dessas similaridades morfológicas (interna e externa) entre os três táxons já eram conhecidas (Nunes, 2006) e corroboram plenamente os resultados obtidos aqui.

Figura 10 – Detalhes das faces sulcada (esquerda) e assulcada (direita) do hemipênis parcialmente evertido e expandido de espécimes de (A) *Helicops infrataeniatus* (IBSP 90004) do município de Vicente do Sul, estado do Rio Grande do Sul; (B) *H. leopardinus* (MPEG 25737) do município de Aveiro, estado do Pará; e (C) *H. modestus* (IBSP 87329) do município de Luiz Antônio, estado de São Paulo. Escala = 5 mm.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Helicops infrataeniatus e *H. modestus* ocorrem em parapatria (Ridley, 2004) em áreas distintas da bacia hidrográfica do Paraná, com a área centro/norte da bacia (São Paulo e Goiás) representando uma possível zona de contato entre as populações de ambas as espécies. Outro cenário semelhante é observado entre as populações de *H. infrataeniatus* e *H. leopardinus*, as quais são protagonistas de um suposto processo de hibridação (Carreira et al., 2005). Ambas são simpátricas na confluência entre os rios Paraná e Paraguai, uma região reconhecida pela predisposição a eventos de hibridação, cuja justificativa está no fato de abrigar elementos da flora e fauna de origem amazônica, pantaneira e atlântica (Morrone, 2004; Ferro & Morrone, 2014; Arzamendia et al., 2015).

Em termos distribucionais, *Helicops modestus* está mais associada às áreas de Cerrado e de transição com a Mata Atlântica, em altitudes superiores a 500 m acima do nível do mar. Virtualmente, a maioria dos registros de *H. modestus* são de localidades dos estados de Minas Gerais e São Paulo, e se tornam mais esparsos rumo ao Planalto Central brasileiro. O congêner *Helicops gomesi* também apresenta padrão de distribuição similar a *H. modestus* (Nogueira et al., 2019); inclusive, estas são espécies simpátricas e endêmicas de áreas de transição entre Cerrado e Mata Atlântica. Esse padrão distribucional é coincidente com uma região reconhecida por abrigar grande diversidade e endemismo de espécies de répteis (Costa et al., 2007; Nogueira et al., 2011; Moura et al., 2017).

Alguns estudos sugerem que existe uma relação histórica entre organismos da herpetofauna do Cerrado e da Mata Atlântica (Valdujo et al., 2009; Nogueira et al., 2011; Werneck, 2011; Prado et al., 2012; Vasconcelos et al., 2014; Moura et al., 2017), corroborando o padrão de endemismo observado para *Helicops modestus*. Dessa forma, é provável que o endemismo de *H. modestus* possa estar relacionado com os eventos biogeográficos históricos

(i.e., elevação do planalto central e das cadeias montanhosas na costa leste do Brasil) que moldaram os aspectos geomorfológicos e a conformação das bacias hidrográficas na região de transição entre Cerrado e Mata Atlântica, durante o período Terciário (Garda & Cannatella, 2007; Prado et al., 2012). Tais especulações são consistentes com os padrões observados para o complexo de lagartos *Kentropyx paulensis* (Werneck et al., 2009) e para os anfíbios do grupo *Boana albopunctata* (Prado et al., 2012), também ocorrentes em áreas de transição entre os domínios do Cerrado e Mata Atlântica.

Os registros da distribuição de *Helicops infrataeniatus*, mostram que esta é mais frequente nas bacias hidrográficas da porção meridional da América do Sul (Yuki & Lema, 2005; Nogueira et al., 2019) e as condições ambientais locais encontradas nos domínios do Cerrado, Mata Atlântica e Pampa parecem influenciar a ocorrência dos diferentes morfotipos. Nesse cenário, os morfotipos I e III aparecem mais associados a ambientes de Cerrado, enquanto os morfotipos II e IV são mais frequentes nos campos sulinos, corroborando os estudos que relatam a abundância desses padrões em ambientes costeiros e áreas estuarinas no extremo sul do Brasil (Quintela & Loebmann, 2009; Regnet et al., 2017). Por fim, o padrão V tem distribuição restrita nos estados do Paraná e Santa Catarina, em áreas de cobertura de floresta mista (DaSilva et al., 2017; Peres et al., 2020).

A análise cuidadosa dos dados geográficos e da lista de espécies nos catálogos disponibilizados pelos museus da Argentina, Paraguai e Uruguai, indicam que *Helicops infrataeniatus* ocorre com pouca frequência nesses países. Estudos regionais no Uruguai relatam que as populações de *H. infrataeniatus* podem não se estabelecer no país e justificam que as condições ambientais da região pode ser fator limitante para estabelecimento das populações (Bérnils et al., 2007; Carreira et al., 2012). Além disso, grande parte dos exemplares de *H. infrataeniatus* coletados no extremo sul da distribuição não tem identidade taxonômica confiável e com frequência são considerados por especialistas locais como espécimes intergradantes (Carreira et al., 2005).

A reconstrução das relações filogenéticas mostra os terminais de *Helicops leopardinus*, *H. infrataeniatus*, *H. modestus* e *H. tapajonicus* envolvidos em uma politomia, que evidencia as relações controversas entre os táxons. Devido aos indícios de uma suposta zona híbrida e da recorrente menção de afinidades entre *H. leopardinus* e *H. infrataeniatus* (Giraud, 2001; Carreira, 2005), esperava-se encontrar maior afinidade filogenética entre essas linhagens. No entanto, a filogenia aqui apresentada revelou que *H. leopardinus* é mais proximamente relacionado a *H. modestus* e inclusive há evidências de que ambas co-ocorram na bacia hidrográfica do São Francisco (Nogueira et al., 2019). Nesse contexto, não é possível afirmar

que *H. leopardinus* e *H. modestus* compartilhem uma história evolutiva comum recente, e diante da falta de resolução entre os terminais recuperados na filogenia, qualquer posicionamento adotado é mera especulação.

Em outro cenário, a presença de terminais de *H. modestus* (localidades dos estados de Goiás e Minas Gerais) e *H. leopardinus* (Bahia, Goiás, Mato Grosso e Tocantins) formando um único subclado mostra que as relações entre essas duas entidades são ainda mais emblemáticas e permanecem inconclusivas. Existem evidências de que as populações de *H. leopardinus* distribuídas nas bacias hidrográficas do São Francisco, Atlântico Nordeste-Oriental e Leste possam estar relacionadas ao nome *Helicops leprieurii* Duméril, Bibron, Duméril, 1854, um sinônimo júnior de *H. leopardinus* (Wallach et al., 2014). Nesse caso, uma investigação mais abrangente poderá revelar se subclado 1 representa uma linhagem independente e, se confirmado, o nome disponível *H. leprieurii* poderá ser revalidado para nomear essas populações.

Com relação a *Helicops tapajonicus*, é uma espécie amazônica rara, com apenas 4 exemplares conhecidos. Geneticamente não existe diferença significativa entre *H. tapajonicus* e *H. leopardinus* e, em relação à morfologia, diferem apenas pela ausência de manchas dorsais (vs. presença de manchas dorsais). Portanto, é provável que *H. tapajonicus* não seja uma espécie válida e represente apenas uma população amazônica de *H. leopardinus*, que podeu perder as manchas dorsais em função de pressões seletivas locais. Por outro lado, qualquer decisão taxonômica relativa à *H. tapajonicus* só deve ocorrer após a revisão taxonômica de *H. leopardinus* (em curso), uma vez que suas populações na Amazônia, exibem variações morfológicas sugestivas de um complexo de espécies (Moraes-da-Silva, 2018; dados não publicados).

Os dados compilados até o momento, trouxeram informações importantes acerca da taxonomia de *Helicops infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. modestus* e *H. tapajonicus*. Não obstante, as lacunas em torno das relações filogenéticas e de eventuais processos de hibridação entre as espécies estudadas, permanecem em aberto. Os espécimes de *H. infrataeniatus* e *H. leopardinus* coletados na costa do Uruguai e da Argentina (abaixo da área de simpatria) podem de fato representar indivíduos híbridos, evidenciando o intercruzamento entre as populações de ambas espécies (Giraud, 2001; Carreira, 2005). Entretanto, a metodologia utilizada neste estudo é insuficiente para formular uma hipótese consistente, acerca dos processos evolutivos envolvendo as duas espécies. Em resumo, diante de um cenário que contrasta indícios e incertezas da existência de processos de intercruzamento entre as diferentes espécies (*H. infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. modestus*), torna-se imprescindível uma abordagem

filogeográfica que permita avaliar o grau de fluxo gênico, a estruturação populacional e o nível de diferenciação genética entre as linhagens.

REFERÊNCIAS

ACHAVAL, Federico. Actualización sistemática y mapas de distribución de los reptiles del Uruguay. **Smithsonian Herpetological Information Service**, v. 129, p. 21, 2001.

AGUIAR, Luis F. S.; DI-BERNARDO, Marcos. Reproduction of the water snake *Helicops infrataeniatus* (Colubridae) in southern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 26, n. 4, p. 527-533, 2005. <https://doi.org/10.1163/156853805774806205>

Álvarez, B. B.; Céspedes, J. A.; Lions, M. L.; Hernando, A. B.; Aguirre, R. H. Herpetofauna de las provincias de Corrientes, Chaco y Formosa (Argentina). **Facena**, v. 12, p. 119-134, 1996. <https://doi.org/10.15560/5.1.74>

ALLEN, W. L.; BADDELEY, R.; SCOTT-SAMUEL, N. E.; CUTHILL, I. C. The evolution and function of pattern diversity in snakes. **Behavioral Ecology**, v. 24, n. 5, p. 1237-1250, 2013. <https://doi.org/10.1093/beheco/art058>

AMARAL, Afrânio. Contribuição para o conhecimento dos ofídios do Brasil. Parte I. Quatro novas espécies de serpentes brasileiras. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 1, p. 1-37, 1921. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.10927>

AMARAL, Afrânio. Estudos sobre ophídios neotropicos 34. Novas notas sobre a fauna da Colombia e descrição de uma espécie nova de colubrideo aglypho. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 11, p. 232-240, 1937.

AMARAL, Afrânio. Brazilian snakes: a color iconography. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 1977.

ARZAMENDIA, Vanesa; GIRAUDO, Alejandro R. Influence of large South American rivers of the Plata Basin on distributional patterns of tropical snakes: a panbiogeographical analysis. **Journal of Biogeography**, v. 36, n. 9, p. 1739-1749, 2009. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02116.x>

ARZAMENDIA, V.; GIRAUDO, A. R.; BELLINI, G. P. Relaciones biogeográficas de los grandes ríos de la cuenca del Plata basadas en ensambles de serpientes. **Revista mexicana de biodiversidad**, v. 86, n. 3, p. 674-684, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.06.006>

ÁVILA, R. W.; FERREIRA, V. L.; ARRUDA, J. A. O. Natural history of the South American water snake *Helicops leopardinus* (Colubridae: Hydropsini) in the Pantanal, Central Brasil. **Journal of Herpetology**, v. 40, p. 274-279, 2006. <https://doi.org/10.1670/113-05N.1>

BÉRNILS, R. S.; GIRAUDO, A. R.; CARREIRA, S.; CECHIN, S. Z. Répteis das porções subtropical e temperada da Região Neotropical. **Ciência & Ambiente**, v. 35, p. 101-136, 2007.

BERTONI, Arnaldo W. Adiciones a los vertebrados del Paraguay. In: **Anales Científicos Paraguayos**, v. 2, n. 3, p. 233-241, 1918.

BERTONI, Arnaldo W. Catálogos sistemáticos de los vertebrados del Paraguay. Mamíferos, aves, reptiles, batracios y peces comprobados hasta 1937. **Revista de la Sociedad Científica del Paraguay**, v. 4, p. 3-49, 1939.

BIBRON, G. Plate 27. In: **de la Sagra, R., Historia física, política y natural de la Isla de Cuba**. Arthus Bertrand, Paris, 1840.

BOULENGER, George A. A synopsis of the Reptiles and Batrachians of the Province Rio Grande do Sul, Brazil. **Journal of Natural History**, v. 18, n. 108, p. 423-445, 1886.

BOULENGER, George. **A. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History)**. Trustees of the British Museum (Natural History), London, v. 1, 1893.

BOUCKAERT, R.; VAUGHAN, T. G.; BARIDO-SOTTANI, J.; DUCHÊNE, S.; FOURMENT, M.; GAVRYUSHKINA, A.; HELED, J.; JONES, G.; KÜHNERT, D.; MAIO, N.; MATSCHINER, M.; MENDES, F. K.; MÜLLER, N. F.; OGILVIE, H. A.; PLESSIS, L.; POPINGA, A.; RAMBAUT, A.; RASMUSSEN, D.; SIVERONI, I.; SUCHARD, M. A.; WU, C.H.; XIE, D.; ZHANG, C.; STADLER, T.; DRUMMOND, A. J. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. **PLoS computational biology**, v. 15, n. 4, p. e1006650, 2019. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006650>

BURBRINK, F. T.; LAWSON, R.; SLOWINSKI, J. B. Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): a critique of the subspecies concept. **Evolution**, v. 54, n. 6, p. 2107-2118, 2000. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2000\)054\[2107:MDPOTP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2000)054[2107:MDPOTP]2.0.CO;2)

CACCIALLI, P.; SCOTT, N. J.; ORTÍZ, A. L. A.; FITZGERALD, L. A.; SMITH, P. The Reptiles of Paraguay: Literature, Distribution, and an Annotated Taxonomic Checklist. **Special Publication of the Museum of Southwestern Biology**, v. 11, p. 1-373, 2016.

CARVALHO, P. S.; SILVA, L. A.; FERREIRA, V. L.; SOUZA, F. L.; SANTANA, D. J. Snakes of Campo Grande municipality, Mato Grosso do Sul state, Central Brazil. **Herpetology Notes**, v. 11, p. 321-328, 2018.

CARREIRA, S.; MENEGHEL, M.; ACHAVAL, F. **Reptiles de Uruguay**. Edición, D.I.R.A.C. 2005. ISBN 9974-0-0284-2.

CARRERA-VIDAL, S.; BRAZEIRO, A.; CAMARGO, A.; ROSA, I.; CANAVERO, A.; MANEYRO, R. Diversity of reptiles of Uruguay: knowledge and information gaps. **Boletín de la Sociedad Zoológica de Uruguay**, v. 21, n. 1-2, p. 9-29, 2012.

CEI, José M. **Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina: Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas**. Torino: Museo Regionale di scienze naturali, 1993.

COPE, Edward D. Tenth contribution to the herpetology of tropical America. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 17, n. 100, p. 85-98, 1877.

COPE, Edward D. Twelfth contribution to the herpetology of tropical America. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 22, n. 118, p. 167-194, 1885.

COSTA, G. C.; NOGUEIRA, C.; MACHADO, R. B.; COLLI, G. Squamate richness in the Brazilian Cerrado and its environmental-climatic associations. **Diversity and Distributions**, v. 13, n. 6, p. 714-724, 2007. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00369.x>

COSTA, H. C.; SANTANA, D. J.; LEAL, F.; KOROIVA, R.; GARCIA, P. C. A. A New Species of *Helicops* (Serpentes: Dipsadidae: Hydropsini) from Southeastern Brazil. **Herpetologica**, v. 72, p. 157-166, 2016. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-15-00059>

CRACRAFT, Joel. Species concepts and speciation analysis. In: **Current ornithology**, Springer, New York, p. 159-187, 1983. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6781-3_6

COX, Christian L.; DAVIS RABOSKY, Alison R. Spatial and temporal drivers of phenotypic diversity in polymorphic snakes. **The American Naturalist**, v. 182, n. 2, p. E40-E57, 2013. <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.876dn>.

DAINESI, R. L. S.; ABEGG, A. D.; BERNARDE, P. S.; CORREA, B. P.; MACHADO, L. P. C.; OLIVEIRA MENESES, A. S.; SENA SANTOS, A. Integrative overview of snake species from Londrina, State of Paraná, Brazil. **Herpetology Notes**, v. 12, p. 419-430, 2019.

DARRIBA, D.; TABOADA, G.L.; DOALLO, R.; POSADA, D. jModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. **Nature Methods**, v. 9, n. 8, p. 772-772, 2012. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>

DEIQUES, Clarice H.; CECHIN, Sônia Z. O status de *Helicops carinicaudus* (Wied, 1825) (Serpentes: Colubridae). **Acta Biologica Leopoldensia**, v. 12, p. 313-326, 1991.

DE QUEIROZ, Kevin. Species Concepts and Species Delimitation. **Systematic Biology**, v. 56, n. 6, p. 879-886. <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>

DOWLING, Herndon G. A proposed standard system of counting ventrals in snakes. **British Journal of Herpetology**, v. 1, p. 97-99, 1951. <https://doi.org/10.2307/1437542>

DOWLING, Herndon G.; SAVAGE, Jay M. A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. **Zoologica**, v. 45, n. 1, p. 17-28, 1960.

DUARTE, M. O.; FREITAS, T. M. S.; PRUDENTE, A. L. C. Polychromatism of populations of *Corallus hortulanus* (Squamata: Boidae) from the southern Amazon Basin, Brazil. **Acta Amazonica**, v. 45, p. 373-382, 2015. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201500603>

DUMÉRIL, A. M. C.; BIBRON, G.; DUMÉRIL, A. Érpétologie générale ou Histoire naturelle complète des reptiles. Atlas, Renfermant 120 Planches Gravées Sur Acier. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, 1854.

EDGAR, Robert C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. **Nucleic acids research**, v. 32, n. 5, p. 1792-1797, 2004. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>

EDLER, D.; KLEIN, J.; ANTONELLI, A.; SILVESTRO, D. raxmlGUI 2.0: A graphical interface and toolkit for phylogenetic analyses using RAxML. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 12, n. 2, p. 373-377, 2021. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13512>

ENTIAUSPE-NETO, O.; PERLEBERG, T.; DE FREITAS, M. A. Herpetofauna from an urban Pampa fragment in southern Brazil: composition, structure and conservation. **Check List**, v. 12, n. 5, p. 1-15, 2016. <http://dx.doi.org/10.15560/12.5.1964>

EZARD, T.; FUJISAWA, T.; BARRACLOUGH, T. Splits: species' limits by threshold statistics. R package version 1.0-19/r52, 2017. Available at <https://R-Forge.R-project.org/projects/splits/>.

FERREIRA, V. L.; TERRA, J. D. S.; PIATTI, L.; DELATORRE, M.; STRÜSSMANN, C.; BÉDA, A. F.; KAWASHITA-RIBEIRO, R. A.; LANDGREF-FILHO, P.; AOKI, C.; CAMPOS, Z.; SOUZA, F. L.; ÁVILA, R. W.; DULEBA, S.; MARTINS, K. S.; RITA, P. H. S.; ALBUQUERQUE, N. R. Répteis do Mato Grosso do Sul, Brasil. **Iheringia, Série Zoologia**, v. 107, 2017. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2017153>

FERRO, Ignacio; MORRONE, Juan J. Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 113, n. 1, p. 1-12, 2014. <https://doi.org/10.1111/bij.12333>

FISCHER, Johann G. Neue oder wenig bekannte Reptilien. **Verhandlungen Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg**, v. 3, p. 78-103, 1879.

FLORES-VILLELA, Oscar. Herpetofauna Mexicana: annotated list of the species of amphibians and reptiles of Mexico, recent taxonomic changes, and new species. **Carnegie Museum of Natural History**, 1993.

FORD, Neil B.; FORD, David F. Notes on the ecology of the South American water snake *Helicops angulatus* (Squamata: Colubridae) in Nariva Swamp, Trinidad. **Caribbean Journal of Science**, v. 38, n. 1/2, p. 129-131, 2002.

FRANÇA, F. G.; MESQUITA, D. O.; NOGUEIRA, C. C.; ARAÚJO, A. F. Phylogeny and ecology determine morphological structure in a snake assemblage in the Central Brazilian Cerrado. **Copeia**, v. 2008, n. 1, p. 23-38, 2008. <https://doi.org/10.1643/CH-05-034>

FREITAS, Marco A.; SILVA, Thaís F. S. Geographic Distribution *Helicops infrataeniatus* (Water Snake). **Herpetological Review**, v. 42, p. 394, 2011.

FROTA, Jossehan Galúcio. New species of *Helicops* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae) from Tapajós river, Amazon region, Brazil. **Phyllomedusa**, v. 4, n. 1, p. 61-67, 2005. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v4i1p61-67>

FUJISAWA, Tomochika; BARRACLOUGH, Timothy G. Delimiting species using single-locus data and the Generalized Mixed Yule Coalescent approach: a revised method and evaluation on simulated data sets. **Systematic biology**, v. 62, n. 5, p. 707-724, 2013.

FRY, B. G.; VIDAL, N.; NORMAN, J. A.; VONK, F. J.; SCHEIB, H.; RAMJAN, S. F.; KURUPPU, S.; FUNG, K.; HEDGES, S. B.; RICHARDSON, M. K.; HODGSON, W. C.;

IGNJATOVIC, V.; SUMMERHAYES, R.; KOCHVA, E. Early evolution of the venom system in lizards and snakes. **Nature**, v. 439, n. 7076, p. 584-588, 2006. <https://doi.org/10.1038/nature04328>

GARDA, Adrian A.; CANNATELLA, David C. Phylogeny and biogeography of paradoxical frogs (Anura, Hylidae, Pseudae) inferred from 12S and 16S mitochondrial DNA. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 44, n. 1, p. 104-114, 2007. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.11.028>

GEMEL, R.; GASSNER, G.; SCHWEIGER, S. Katalog der Typen der Herpetologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums Wien–2018. **Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B für Botanik und Zoologie**, v. 121, p. 33-248, 2019.

Giambelluca, Luis A. **Serpientes bonaerenses**. 1. ed. La Plata. EDULP. E-Book. P. 2015. 71 p.

GIRAUDO, Alejandro Raúl. **Diversidad de serpientes de la selva Paranaense y del Chaco húmedo**. Taxonomía, biogeografía y conservación. Literature of Latin America, Buenos Aires, 2001. 285 p.

GIRAUDO, Alejandro R.; SCROCCHI, Gustavo J. **Argentinian snakes: an annotated checklist**. v. 132, p. 1-53, 2002. <https://doi.org/10.5479/si.23317515.132.1>

GIRAUDO, Alejandro Raúl; ARZAMENDIA, Vanesa. ¿ Son las planicies fluviales de la Cuenca del Plata, corredores de biodiversidad? Los vertebrados amniotas como ejemplo. **Humedales de Iberoamérica**, p. 157-170, 2004.

GIRAUDO, A. R.; ARZAMENDIA, V.; BELLINI, G. P.; BESSA, C. A.; CALAMANTE, C. C.; CARDOZO, G.; CHIARAVIGLIO, M.; COSTANZO, M. B.; ETCHEPARE, E. G.; DI COLA, V.; DI PIETRO, D. O.; KRETZSCHMAR, S.; PALOMAS, S.; NENDA, S. J.; RIVERA, P. C.; RODRÍGUEZ, M. E.; SCROCCHI, G. J.; WILLIAMS, J. D. Categorización del estado de conservación de las Serpientes de la República Argentina. **Cuadernos de herpetología**, v. 26 n. 1, p. 303-326, 2012.

GRAY, John E. **Catalogue of the Specimens of Snakes in the Collection of the British Museum**. Order of the Trustees, 1849. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.14873>

GRIFFIN, Lawrence E. A catalog of the ophidian from South America at present (June, 1916) contined in the Carnegie Museum, with description of some new species. **Memoirs of the Carnegie Museum** (Pittsburgh), v. 7 n. 3, p. 163-227, 1916.

GUEDES, T. B.; NOGUEIRA, C.; MARQUES, O. A. V. Diversity, natural history, and geographic distribution of snakes in the Caatinga, Northeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 3863, n. 1, p. 1-93, 2014. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3863.1.1>

GUEDES, T. B.; SAWAYA, R. J.; ZIZKA, A.; LAFFAN, S.; FAURBY, S.; PYRON, R.A.; BÉRNILS, R. S.; JANSEN, M.; PASSOS, P.; PRUDENTE, A.; CISNEROS-HEREDIA, D.F.; BRAZ, H. B.; NOGUEIRA, C. C.; ANTONELLI, A.; MEIRI, S. Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of Neotropical snakes. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 1, p. 14-21, 2018. <https://doi.org/10.1111/geb.12679>

GUERRERO, E.; AGNOLIN, F. L.; GRILLI, P.; LARA, F. S.; BONÉ, E.; TENORIO, A. B.; DERGUY, M.; LUCERO, S.; CHIMENTO ORTÍZ, N. R.; MILAT, J. A.; NENDA, S.; BENEDICTO, M.; MONTALIBET, M.; OLMOS, M.; BARRASSO, D.; APODACA, M. J. Inventario de la fauna transportada por balsas de vegetación flotante en el Sistema fluvial del Río de La Plata. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales**, v. 19, n. 2, p. 177-183, 2017.

GÜNTHER, Albert C. L. G. On the ophidian genus *Helicops*. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 3, p. 425-428, 1861.

HALLERMANN, Jakob. Annotated catalogue of the type specimens of the herpetological collection in the Zoological Museum of the University of Hamburg. **Mitteilungen aus dem Hamburgisches Zoologisches Museum und Institut**, v. 95, p. 197-223, 1998.

HENDERSON, Robert W. A taxonomic review of the *Corallus hortulanus* complex of Neotropical tree boas. **Caribbean Journal of Science**, v. 33, p. 198-221, 1997.

ICZN: International Commission on Zoological Nomenclature. International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition. **The International Trust for Zoological Nomenclature**, Padova, 1999. 306 p.

JAN, Giorgio. **Elenco sistematico degli ofidi descritti e disegnati per l'iconografia generale**. Tip. di A. Lombardi, 1863. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.106683>

JAN, Giorgio. Enumerazione sistematica degli ofidi appartenenti al gruppo Potamophilidae. **Archivio per la Zoologia, l'Anatomia e la Fisiologia**, v. 3, n. 2, p. 201-265, 1865. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.52252>

JAN, Giorgio; SORDELLI, Ferdinando. **Iconographie générale des ophidiens**. Tome 2, trente-etunième livraison. J. B. Baillière et Fils. Paris. 6 plates, 1868. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.45246>

KAWASHITA-RIBEIRO, R. A.; ÁVILA, R. W.; MORAIS, D. H. A new snake of the genus *Helicops* Wagler, 1830 (Dipsadidae, Xenodontinae) from Brazil. **Herpetologica**, v. 69, n. 1, p. 80-90, 2013. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-12-00013>

KOSLOWSKY, Julio. Enumeración sistemática y distribución geográfica de los reptiles argentinos. **Revista del Museo de la Plata**, v. 8, p. 161-200, 1898.

LANDGREF FILHO, Paulo; AOKI, Camila. Geographic Distribution *Helicops infrataeniatus* (Water Snake). **Herpetological Review**, v. 42, p. 394, 2011.

LANFEAR, R.; FRANDSEN, P. B.; WRIGHT, A. M.; SENFELD, T.; CALCOTT, B. PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. **Molecular biology and evolution**, v. 34, n. 3, p. 772-773, 2017. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw260>

LEMA, Tales. Introdução ao estudo dos répteis do Estado do Rio Grande do Sul. II. Nota prévia sobre a espécie de colubrídeo aquático *Helicops carinicauda* (Wied, 1825) do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia (Zoologia)**, Porto Alegre, v. 10, p. 7-18, 1958.

LEMA, Tales. Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. **Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia**, v. 7, p. 41-150, 1994.

LEMA, T. D.; VIEIRA, M. I.; ARAÚJO, M. L. D. Fauna reptiliana do norte da Grande Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 2, p. 203-227, 1984.

LINNAEUS, Carl. Systema Naturae per regna tria naturae, secundum clases, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis synonymis loci. Tomus I. Holmiae, Laurentii Salvii, 1758. 824 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.542>

LINNÉ, C. von [= LINNAEUS, C.]. Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio duodecima, reformata. Laurentii Salvii, Stockholm, Holmiae. 1766. 532 p.

LIX, L. M.; KESELMAN, J. C.; KESELMAN, H. J. Consequences of assumption violations revisited: A quantitative review of alternatives to the one-way analysis of variance F test. **Review of educational research**, v. 66, n. 4, p. 579-619, 1996. <https://doi.org/10.2307/1170654>

MANLY, Bryan F. J. **Multivariate Statistical Methods**. 2. ed. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, Florida, 2000. 224 p.

MCDONALD, John H. **Handbook of biological statistics**. Baltimore, MD: sparky house publishing, 2009.

MCLEAN, Claire A.; STUART-FOX, Devi. Geographic variation in animal colour polymorphisms and its role in speciation. **Biological Reviews**, v. 89, n. 4, p. 860-873, 2014. <https://doi.org/10.1111/brv.12083>

MORAES-DA-SILVA, A.; AMARO, R. C.; NUNES, P. M. S.; STRÜSSMANN, C.; TEIXEIRA Jr., M.; ANDRADE Jr., A.; SUDRÉ, V.; RECODER, R.; RODRIGUES, M. T.; CURCIO, F. F. Chance, luck and a fortunate finding: a new species of watersnake of the genus *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes: Xenodontinae), from the Brazilian Pantanal wetlands. **Zootaxa**, v. 4651, n. 3, p. 445-470, 2019. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.4651.3.3>

MORAES-DA-SILVA, A.; AMARO, R. C.; NUNES, P. M. S.; RODRIGUES, M. T.; CURCIO, F. F. Long known, brand new, and possibly threatened: a new species of watersnake of the genus *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes; Xenodontinae) from the Tocantins-Araguaia River Basin, Brazil. **Zootaxa**, v. 4903, n. 2, p. 2021.–241. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4903.2.3>

MORAES-DA-SILVA, A.; WALTERMAN, S.; CITELI, N.; NUNES, P. S. M.; CURCIO, F. F. A new oviparous species of *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes, Xenodontinae) from

Brazilian Amazonia with reflections on the evolution of viviparity among hydropsine watersnakes. **Zoologischer Anzeiger**, v. 296, p. 91-109, 2022.
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2021.12.001>

MORATO, S. A. A.; BÉRNILS, R. S.; MOURA-LEITE, J. C. **Répteis de Curitiba**: Coletânea de Registros Hori Consultoria. Curitiba, Paraná, Brasil, 2017.

MORRONE, Juan J. La zona de transición sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. **Acta Entomológica Chilena**, v. 28, p. 41-50, 2004.

MOSER, C. F.; AVILA, F. R. D.; OLIVEIRA, R. B. D.; OLIVEIRA, J. M. D.; BORGES-MARTINS, M.; TOZETTI, A. M. Reptile diversity of Sinos River Basin. **Biota Neotropica**, v. 18, 2018. <http://dx.doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2018-0530>

MOURA, M. R.; ARGÔLO, A. J.; COSTA, H. C. Historical and contemporary correlates of snake biogeographical subregions in the Atlantic Forest hotspot. **Journal of Biogeography**, v. 44, n. 3, p. 640-650, 2017. <https://doi.org/10.1111/jbi.12900>

MURPHY, J. C.; MUÑOZ-MÉRIDA, A.; AUGUSTE, R. J.; LASSO-ALCALÁ, O.; RIVAS, G. A.; JOWERS, M. J. Evidence for cryptic diversity in the Neotropical water snake, *Helicops angulatus* (Linnaeus, 1758)(Dipsadidae, Hydropsini), with comments on its ecology, facultative reproductive mode, and conservation. **Amphibian & Reptile Conservation**, v. 14, n. 3, p. 138-155, 2020.

NOGUEIRA, Cristiano C. New Records of Squamate Reptiles in Central Brazilian Cerrado II: Brasília Region. **Herpetological Review**, v. 32 n. 4, p. xx-xx, 2001.

ARZAMENDIA, V.; AZEVEDO, J. A.; BARBO, F. E.; BÉRNILS, R. S.; BOLOCHIO, B. E.; BORGES-MARTINS, M.; BRASIL-GODINHO, M.; BRAZ, H.; BUONONATO, M.; CISNEROS-HEREDIA, D. F.; COLLI, G. R.; FRANCO, F. L.; GIRAUDO, A.; GUEDES, T.; HOOGMOED, M. S.; MARQUES, O. A. V.; MONTINGELLI, G. G.; PASSOS, P.; PRUDENTE, A. L. C.; RIVAS, G.; SANCHEZ, P. M.; SERRANO, F. C.; SILVA Jr, N. J.; STRÜSSMANN, C.; UHLIG, V. M.; ZAHER, H.; SAWAYA, R. J.; MARTINS, M. Atlas of Brazilian snakes: verified point-locality maps to mitigate the Wallacean shortfall in a megadiverse snake fauna. **South American Journal of Herpetology**, v. 14, n. sp1, p. 1-274, 2019. <http://doi.org/10.2994/SAJH-D-19-00120.1>

NOGUEIRA, C.; RIBEIRO, S.; COSTA, G. C.; COLLI, G. R. Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. **Journal of Biogeography**, v. 38 n. 10, p. 1907-1922, 2011.
<http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02538.x>

NOONAN, Brice P.; CHIPPINDALE, Paul T. Dispersal and vicariance: the complex evolutionary history of boid snakes. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 40, n. 2, p. 347-358, 2006. <http://doi:10.1016/j.ympev.2006.03.010>

NUNES, Pedro Murilo Sales. **Filogenia da Tribo Hydropsini Baseada em Caracteres Morfológicos (Serpentes: Xenodontinae)**. 2006. Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.

- NUNES, P. M. S.; FOUQUET, A.; CURCIO, F. F.; KOK, P. J. R.; RODRIGUES, M. T. Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 166, n. 2, p. 361-376, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2012.00846.x>
- NUNES, P. M. S.; CURCIO, F. F.; ROSCITO, J. G.; RODRIGUES, M. T. Are hemipenial spines related to limb reduction? A spiny discussion focused on gymnophthalmid lizards (Squamata: Gymnophthalmidae). **The Anatomical Record**, v. 297, n. 3, p. 482-495, 2014. <https://doi.org/10.1002/ar.22876>
- PADIAL, J. M.; MIRALLES, A.; DE LA RIVA, I.; VENCES, M. The integrative future of taxonomy. **Frontiers in zoology**, v. 7, n. 1, p. 1-14, 2010. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>
- PALUMBI, S.; MARTIN, A.; ROMANO, S.; MCMILLAN, W. O.; STICE, L.; GRABOWSKI, G. **The simple fool's guide to PCR**, version 2.0. Honolulu, EUA, 2002.
- PAYNTER, Raymond A.; TRAYLOR, Melvin A. **Ornithological gazetteer of Brazil**. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, 1991. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.14635>
- PAZINATO, D. M. M.; SILVA, D. E.; CORRÊA, L. L. C.; CAPPELLARI, L. Diversidade de répteis em uma área da região central do Rio Grande Do Sul, Brasil. **Perspectiva**, v. 37, p. 115-122, 2012.
- PESANTES, Omar S. A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. **Journal of Herpetology**, v. 28, n. 1, p. 93-95, 1994. <https://doi.org/10.2307/1564686>
- PETERS, James A. **Dictionary of herpetology**. New York: Hafner Publishing Company, 1964.
- PETERS, Wilhelm C. H. Eine Mittheilung über neue oder weniger bekannte Amphibien des Berliner Zoologischen Museums (*Leposoma dispar*, *Monopeltis* (*Phractogonus jugularis*, *Typhlops depressus*, *Letpocalamus drilineatus*, *Xenodon punctatus*, *Elapomorphus erythronotus*, *Hylomantis*). **Monatsberichte der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin**, v. 1880, p. 217-224, 1880.
- PETERS, James A.; OREJAS-MIRANDA, Braulio. Catalogue of the Neotropical Squamata. Part I. Snakes. **United States National Museum Bulletin**, 1970. 347 p. [https://archive.org/details/cbarchive_50918_catalogueoftheneotropicalsquam1877]
- PIZZATTO, Ligia; DUBEY, Sylvain. Colour-polymorphic snake species are older. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 107, n. 1, p. 210-218, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01936.x>
- PONS, J.; BARRACLOUGH, T. G.; GOMEZ-ZURITA, J.; CARDOSO, A.; DURAN, D.P.; HAZELL, S.; KAMOUN, S.; SUMLIN, W. D.; VOGLER, A. P. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. **Systematic biology**, v. 55 n. 4, p. 595-609, 2006. <https://doi.org/10.1080/10635150600852011>

PRADO, C. P. A.; HADDAD, C. F. B.; ZAMUDIO, K. R. Cryptic lineages and Pleistocene population expansion in a Brazilian Cerrado frog. **Molecular ecology**, v. 21, n. 4, p. 921-941, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05409.x>

PROTAS, Meredith E.; PATEL, Nipam H. Evolution of coloration patterns. **Annual review of cell and developmental biology**, v. 24, n. 1, p. 425-446, 2008. <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.24.110707.175302>

PYRON, R. A.; BURBRINK, F. T.; WIENS, J. J. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. **BMC evolutionary biology**, v. 13, n. 1, p. 1-54, 2013. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>

QGIS DEVELOPMENT TEAM: Geographic Information System. **Open Source Geospatial Foundation Project**. Available from: <http://qgis.osgeo.org> (accessed 8 June 2020).

QUINTELA, Fernando M.; LOEBMANN, Daniel. **Guia Ilustrado: Os répteis da região costeira do extremo sul do Brasil**. Pelotas: Useb, 2009. 88 p.

RAMBAUT, A.; DRUMMOND, A. J.; XIE, D.; BAELE, G.; SUCHARD, M. A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. **Systematic biology**, v. 67 n. 5, 901-904, 2018. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>

R CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. Vienna: The R Foundation for Statistical Computing, 2021. Available at <https://www.R-project.org/>.

REGNET, R. A.; QUINTELA, F. M.; ENTIAUSPE-NETO, O. M.; TEIXEIRA, V. H.; SILVEIRA, F. L.; LOEBMANN, D. Remarkable aggregation of squamates and caecilians associated with flood events during El Nino in southern Brazil. **Salamandra**, v. 53 n. 4, 537-540, 2017.

REINHARDT, Johannes. To nye Homalopsider. Aftryk. af naturh. Forenings Vidensk. Meddeleser; Naturhist. Foren. **Kjöbenhavn**, v. 10-11, p. 151-161, 1866.

Ridley, Mark. **Evolution**. 3. ed. Blackwell Pub., Oxford, 2004.

ROSSMAN, Douglas A. Revision of the South American colubrid snakes of the *Helicops pastazae* complex. **Occasional Papers of the Museum of Natural Science, Louisiana State University**, v. 1, n. 50, p. 1-15, 1976.

ROSSMAN, Douglas A. Identity of the snake *Calopisma septemvittatum* Fischer, 1879, and redescription of the lectotype of *Helicops infrataeniatus* Jan, 1865. **Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut**, v. 97, p. 123-129, 2000.

ROSSMAN, Douglas A. Morphological variation in the striped water snake *Helicops trivittatus* (Gray, 1849) (Reptilia: Serpentes: Xenodontidae) of eastern Amazonia. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais**, v. 5, n. 3, p. 271-278, 2010.

ROSSMAN, Douglas A.; DIXON, James R. A new colubrid snake of the genus *Helicops* from Peru. **Herpetologica**, p. 412-414, 1975. <https://www.jstor.org/stable/3891529>

ROUX, Jean. Eine neue *Helicops*-Art aus Brasilien. **Zoologischer Anzeiger**, v. 36, p. 439-440, 1910.

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

SABAJ, Mark H. Codes for natural history collections in ichthyology and herpetology. **Copeia**, v. 108, n. 3, p. 593-669, 2020.
<https://doi.org/10.1643/ASIHCONDONS2020>

SAMBROOK, J.; FRITSCH, E. F.; MANIATIS, R. **Molecular cloning: a laboratory manual**. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York, v. 2, 1989.

SANTOS, T. G. D.; KOPP, K. A.; SPIES, M. R.; TREVISAN, R.; CECHIN, S. Z. Répteis do campus da Universidade Federal de Santa Maria, RS, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 5, p. 171-178, 2005. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032005000100016>

SANTOS, M. B. D.; OLIVEIRA, M. C. L. M.; TOZETTI, A. M. Diversity and habitat use by snakes and lizards in coastal environments of southernmost Brazil. **Biota Neotropica**, v. 12, n. 3, p. 78-87, 2012. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032012000300008>

SAUVAGE, Henri E. Sur quelques Reptiles de la collection du Muséum d'Histoire Naturelle. **Bulletin Société Philomatique Paris**, v. 7, n. 8, p. 142-146, 1884.

SAWAYA, R. J.; MARQUES, O. A. V.; MARTINS, M. Composição e história natural das serpentes de Cerrado de Itirapina, São Paulo, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, v. 8, p. 127-149, 2008. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032008000200015>

SCARTOZZONI, Rodrigo Roveri. **Reproductive strategies and feeding ecology of water snakes of the tribe Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae)**. 2009. Tese (Doutorado em Biotecnologia) Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

SCHLEGEL, Hermann. **Essai sur la physionomie des serpens**. J. Kips, J. Hz. et WP Van Stockum, v. 2, 1837. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4273>

SHREVE, Benjamin. Notes on Ecuadorian Snakes. **Occasional papers of the Boston Society of Natural History**, v. 8, p. 125-131, 1934.

SLOWINSKI, Joseph; LAWSON, Robin. Snake phylogeny: evidence from nuclear and mitochondrial genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 24, n. 2, p. 194-202, 2002. [https://doi.org/10.1016/s1055-7903\(02\)00239-7](https://doi.org/10.1016/s1055-7903(02)00239-7)

SMITH, Hobart; TAYLOR, Edward. An annotated checklist and key to the snakes of México. **Bulletin of the United States National Museum**, v.187, p. 1-239, 1945.

SOKAL, Robert R.; ROHLF, James. **Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research**. 4 ed. W.H. Freeman Company, USA, 1995.

SOUZA FILHO, G. A.; PLOMBON, L. L.; CAPELA, D. J. V. Reptiles of the Complexo Energético Fundação-Santa Clara, central-south region of Paraná state, southern Brazil. **Check List**, v. 11, n. 3, p. 1655-1655, 2015. <http://dx.doi.org/10.15560/11.3.1655>

SPSS: **Statistics for Windows**, Version 22.0. SPSS Inc. Chicago, Illinois, 2008.

TAMURA, K.; STECHER, G.; KUMAR, S. Mega 11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. **Molecular biology and evolution**, v. 38, n. 7, p. 3022-3027, 2021. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>

UETZ, P.; FREED, P.; HOŠEK, J. The Reptile Database. Available from: <http://www.reptile-database.org> (accessed 30 august 2021).

UZZELL, Thomas. A revision of lizards of the genus *Prionodactylus*, with a new genus for *P. leucostictus* and notes on the genus *Euspondylus* (Sauria, Teiidae). **Postilla**, v. 159, p. 1–67, 1973. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.11535>

VALDUJO, P. H.; NOGUEIRA, C.; BAUMGARTEN, L.; RODRIGUES, F. H. G.; BRANDÃO, R. A.; ETEROVIC, A.; RAMOS-NETO, M. B.; MARQUES, O. A. V. Squamate reptiles from Parque Nacional das Emas and surroundings, Cerrado of central Brazil. **Checklist**, v. 5, p. 405-417, 2009. <https://doi.org/10.15560/5.3.405>

VANZOLINI, Paulo E. **An annotated bibliography of the land and fresh-water reptiles of South America**. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 1977. v. 1, 186 p.

VASCONCELOS, T. S.; PRADO, V. H. M.; SILVA, F. R.; HADDAD, C. F. B. Biogeographic distribution patterns and their correlates in the diverse frog fauna of the Atlantic Forest hotspot. **Plos one**, v. 9, n. 8, p. e104130, 2014. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104130>

WAGLER, Johann G. **Descriptiones et icons amphibiorum**. Stuttgartiae et Tubingae, Monachii, 1828. 153 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.101419>

WALLACH, V.; WILLIAMS, K. L.; BOUNDY, J. **Snakes of the world: a catalogue of living and extinct species**. CRC press, 2014. <https://doi.org/10.1201/b16901>

VAZ-SILVA, W.; OLIVEIRA, R. M.; GONZAGA, A. F. N.; PINTO, K. C.; POLI, F.C.; BILCE, T. M.; PENHACEK, M.; WRONSKI, L.; MARTINS, J. X.; JUNQUEIRA, T. G.; CESCO, L. C. C. B.; GUIMARÃES, V.; PINHEIRO, R. D. Contributions to the knowledge of amphibians and reptiles from Volta Grande do Xingu, northern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 75, p. 205–218, 2015. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.00814BM>

WERNECK, Fernanda P. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. **Quaternary Science Reviews**, v. 30, n. 13-14, p. 1630-1648, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.03.009>

WERNECK, F. D. P.; GIUGLIANO, L. G.; COLLEVATTI, R. G.; COLLI, G. R. Phylogeny, biogeography and evolution of clutch size in South American lizards of the genus *Kentropyx* (Squamata: Teiidae). **Molecular Ecology**, v. 18 n. 2, p. 262–278, 2009.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03999.x>

WERNER, Franz. Ueber einige neue oder seltene Reptilien und Frösche der zoologischen Sammlung des Staates München. **Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Classe der königlich bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München**, v. 27, p. 203-220, 1897.

WIED, Maximilian P. Abbildungen zur Natugerschichte Brasiliens. Weimar: im Verlage des Grossherzogl. Sächs. priv. **Landes-Industrie-Comptoirs**, p. 1822–1831, 1824.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.51486>

WILLIAMS, Jorge D.; SCROCCHI, Gustavo J. Ofidios de agua dulce de la República Argentina. **Fauna de Agua Dulce de la República Argentina, Reptilia, Ophidia, Lepidosauria**, v. 4 n. 3, 1-55, 1994.

YUKI, Rubens N.; LEMA, Tales. Análise comparativa entre as cobras d'água meridionais *Helicops carinicaudus* (Wied, 1825) e *Helicops infrataeniatus* Jan, 1865, com a descrição do crânio e hemipênis (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). **Comunicações do Museu de Ciência e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia**, v. 18, p. 85-128, 2005.

ZAHER, Hussam. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 240, p. 1–168, 1999.

ZAHER, H.; GRAZZIOTIN, F. G.; CADLE, J.E.; MURPHY, R.W.; MOURA-LEITE, J.C.; BONATTO, S. L. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 49, p. 115-153, 2009.
<https://doi.org/10.1590/S0031-10492009001100001>

ZAHER, Hussam; PRUDENTE, Ana Lucia C. Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. **Herpetological review**, v. 34, n. 4, p. 302-306, 2003.

ZAR, Jerrold H. **Biostatistical Analysis**. 4. ed. Prentice-Hall, New Jersey, 1999. 663 p.

ZHANG, J.; KAPLI, P.; PAVLIDIS, P.; STAMATAKIS, A. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. **Bioinformatics**, v. 29, n. 22, p. 2869–2876, 2013. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt499>

6 ARTIGO 4 – SISTEMÁTICA E TAXONOMIA DO COMPLEXO DE ESPÉCIES *HELICOPS CARINICAUDUS* (WIED, 1824) (SERPENTES: XENODONTINAE)

Antonio Moraes-da-Silva^{1,2}, Felipe Franco Curcio^{2,3}, Pedro M. Sales Nunes¹

¹Departamento de Zoologia/Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, Avenida Professor Moraes Rego, 1235, Cidade Universitária, 50670-901, Recife, Pernambuco, Brazil.

²Departamento de Biologia e Zoologia, Instituto de Biociências/Programa de Pós-Graduação em Zoologia–PPGZOO, Universidade Federal de Mato Grosso, Av. Fernando Corrêa da Costa, 2367, 78060-900, Cuiabá, Mato Grosso, Brazil.

³Instituto Nacional de Áreas Úmidas, Av. Fernando Corrêa da Costa, s/nº, 78060-900, Cuiabá, Mato Grosso, Brazil.

RESUMO

Helicops carinicaudus é uma espécie de cobra d'água endêmica da Mata Atlântica, com distribuição restrita às regiões sul e sudeste do litoral do Brasil em altitudes inferiores a 200 m acima do nível do mar. As populações da espécie exibem morfologia externa conservada e, em raras ocasiões, a literatura reportou variação morfológica intraespecífica. Neste estudo, foi utilizada uma abordagem integrativa para investigar as evidências de eventual diversidade críptica e testar a validade da espécie nominal. Foram examinados 228 exemplares, dos quais foram coletados dados morfológicos para as análises de estatística descritiva e multivariada. Nas análises de reconstrução filogenética e delimitação das espécies foram utilizadas sequências gênicas dos marcadores moleculares 16S, Cytb, BDNF, NT3, Cmos e R35 para 11 terminais procedentes de 11 localidades distintas ao longo da distribuição conhecida da espécie. A congruência entre as diferentes linhas de evidências sustenta o reconhecimento de três linhagens crípticas sob o nome *Helicops carinicaudus* que merecem reconhecimento como espécies plenas. Estas três linhagens foram recuperadas nas análises de Máxima Verossimilhança, Inferência Bayesiana e de delimitação de espécies pelo método PTP, como um clado que ainda inclui o congênere *Helicops nentur*, corroborado pelo valor significativo da distância *p* entre as entidades evolutivas aí estruturadas. Os padrões distribucionais das três linhagens do complexo *H. carinicaudus* coincidem com as áreas de endemismo propostas para Mata Atlântica, refletindo os modelos de diversificação relictuais observados em outros grupos biológicos. Portanto, um novo arranjo taxonômico é proposto, ficando o nome *Helicops carinicaudus* (Wied, 1824) atrelado às populações com ocorrência na área de endemismo da costa sul do estado da Bahia, enquanto as populações pertencentes às UTO 2 e 3 com distribuição na área de endemismo da Serra do Mar, foram aqui provisoriamente identificadas

como *Helicops* sp. n. 1 e *Helicops* sp. n. 2, respectivamente, devendo ser descritas como espécies novas.

Palavras-Chave: Serpentes aquáticas; Linhagens crípticas; Endemismos; Mata Atlântica; Hemipênis; Delimitação de espécies.

ABSTRACT

The watersnake species *Helicops carinicaudus* is endemic to the Atlantic Forest, occurring in the south and southeast coast of Brazil at elevations below 200 m above sea level. Its populations exhibit conserved external morphology and studies on local instances of variation rarely appear the literature. Herein, we assessed morphological and genetic variations of the populations presently attributable to the name *H. carinicaudus* looking for evidence of cryptic diversity. Our integrative approach included the comparison of morphological characters 228 specimens sample, as well as phylogenetic and species delimitation analyses using gene sequences of molecular markers (16S, Cytb, BDNF, NT3, Cmos, and R35) of 11 terminals identified as *H. carinicaudus* within its distributional range. The results of all lines of evidence support the recognition of three cryptic entities presently lumped under *Helicops carinicaudus*. Maximum Likelihood Bayesian Inference and PTP methods recovered a paraphyletic *H. carinicaudus* (three distinct clades) with *Helicops nentur* nested among them. The three lineages receive support from significant *p* distance values. Distributional parameters of the three lineages *H. carinicaudus* species candidates fit the areas of endemism proposed for the Atlantic Forest, reflecting the relict diversification models observed in other biological groups. Therefore, we propose a new taxonomic arrangement with the name *Helicops carinicaudus* (Wied, 1824) linked to populations occurring in the area of endemism on the south coast of the state of Bahia and two additional species (*Helicops* sp. 1 and *Helicops* sp. 2) occurring on the Serra do Mar area of endemism. Both unnamed taxa are eventually described as full new species.

Keywords: Watersnakes; Cryptic lineages; Endemisms; Atlantic Forest; Hemipenis; Species Delimitation.

INTRODUÇÃO

O gênero *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes, Hydropsini) constitui um grupo monofilético composto por 21 espécies de serpentes de hábito aquático e/ou semiaquático (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2022). Ocorre ao longo da América do Sul Cis e Trans-Andina (Argentina, Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Ilha de Trinidad, Paraguai, Peru, Uruguai e Venezuela), e tem sua distribuição fortemente associada às bacias hidrográficas sul-americanas (Giraudo, 2001; Wallach et al., 2014; Nogueira et al., 2019; Guedes et al., 2018; Murphy et al., 2020; Citeli et al., 2022).

A despeito do hábito essencialmente aquático e da ocorrência em uma região altamente interconectada por grandes rios e seus tributários, a maioria das espécies de *Helicops* tem distribuição restrita a bacias hidrográficas específicas [e.g., *H. carinicaudus* (Wied, 1824), bacia do Atlântico Sudeste; *H. hagmanni* Roux, 1910, bacia Amazônica (Nogueira et al., 2019); *H. phantasma* Moraes-da-Silva et al., 2021, bacia do Tocantins-Araguaia). Já os táxons com distribuições mais abrangentes [e.g., *H. angulatus* (Linnaeus, 1758) e *H. leopardinus* (Schlegel, 1837)] são menos frequentes dentro do gênero (Giraudo, 2001; Wallach et al., 2014; Nogueira et al., 2019) e, via de regra, são nomes atrelados a históricos taxonômicos confusos.

As diferentes linhagens de *Helicops* exibem diferentes padrões de coloração dorsal (estrias, bandas, selas, manchas ou dorso uniforme sem manchas; ver Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019). Algumas espécies também exibem variações geográficas consideráveis relacionadas a contagens segmentares, coloração dorsal e ventral, que podem refletir diversidade não catalogada (Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021, 2022). Mapear e reconhecer essas variações morfológicas é um passo importante na interpretação da biodiversidade e dos processos evolutivos envolvidos, especialmente quando detectadas em espécies cujo conhecimento se restringe à descrição original ou mesmo a pequenas amostras de populações regionais (e.g., *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus* Jan, 1864 e *H. modestus* Günther, 1861) (Deiques & Cechin, 1991; Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019).

A interpretação global das variações populacionais das linhagens de *Helicops* carece de estudos abrangentes envolvendo abordagens multidisciplinares. Nesse contexto, *Helicops carinicaudus* (Wied, 1824) é uma espécie descrita no início do século XIX cujas variações ao longo de sua distribuição jamais foram investigadas em detalhe (Boulenger, 1893; Deiques & Cechin, 1991). Por exemplo, durante quase um século, a espécie nominal teve *H. infrataeniatus* como sinônimo júnior (Deiques & Cechin, 1991; Wallach et al., 2014), uma decisão equivocada

possivelmente devido à falta de compreensão das variações intraespecíficas desta última espécie (Boulenger, 1893; Griffin, 1916; Lema, 1958).

Helicops carinicaudus tem distribuição restrita à costa sudeste e sul do Brasil, ocorrendo desde o sul da Bahia até norte do Rio Grande do Sul (Nogueira et al., 2019). Com relação à morfologia externa, as características gerais de coloração que auxiliam na diagnose de *H. carinicaudus* (estrias dorsais) são bastante conservativas, embora as amostras acumuladas até o presente mostrem variações ainda incompreendidas no número de escamas ventrais e na proeminência das quilhas dorsais. Neste sentido, uma investigação sistemática destas variações num cenário biogeográfico sabidamente complexo como o da Mata Atlântica (Boulenger, 1893; Costa et al., 2016; Moraes-da-Silva et al., 2019) pode revelar diversidade críptica (*sensu* Bickford et al., 2007) não formalmente documentada sob a identidade da espécie nominal.

O padrão de distribuição das populações de *Helicops carinicaudus* (Nogueira et al., 2019) coincide em linhas gerais com áreas de endemismo (regiões biogeográficas) definidas para o domínio da Mata Atlântica (Moura et al., 2017; Peres et al., 2020). Nesse cenário, considerando que *H. carinicaudus* é um organismo aquático com ocorrência restrita no litoral sudeste e sul do Brasil (Nogueira et al., 2019), é plausível que eventos climáticos e geológicos do passado (e.g., formação da cadeia de montanhas da Serra do Mar, variações nos níveis do oceano e mudanças climáticas), possam ter promovido o isolamento e contato secundário entre populações desta região resultando em processos de especiação registrados na forma de linhagens crípticas ainda não identificadas pela taxonomia tradicional.

Num cenário ideal ao reconhecimento da diversidade biológica, linhagens evolutivas candidatas ao *status* de espécie plena apresentam características morfológicas exclusivas e evidentes que permitem diagnose inequívoca. Não obstante, os parâmetros diagnósticos das chamadas espécies crípticas (Bickford et al., 2007) são geralmente muito sutis, dificultando o estabelecimento de diagnoses objetivas sem o devido recurso à combinação de fontes diversificadas de evidência. Nesse contexto, um estudo morfológico abrangente de amostras atribuídas a *Helicops carinicaudus* trouxe indicações de variação na morfologia externa sugestivas de que o nome poderia abrigar mais de uma entidade, mas a confirmação destas indicações carecia de apoio em abordagens filogenéticas explícitas de natureza molecular, para além dos esforços envolvendo morfologia externa e hemipeniana. Sendo assim, este estudo representa uma revisão taxonômica do complexo *H. carinicaudus* apoiado por análises filogenéticas baseadas de forma integrativa (Padial et al., 2010; Pante et al., 2015), sustentando o reconhecimento de ao menos três espécies crípticas sob este nome e cuja descrição é formalmente apresentada.

Histórico taxonômico

Com base apenas no holótipo, Wied (1824) descreveu *Coluber carinicaudus*, destacando a presença de quilhas na região posterior do tronco e na cauda (característica associada à etimologia da espécie), coloração dorsal cinza esverdeado, três fileiras de manchas semilunares no ventre, 137 escamas ventrais e 50/51 escamas subcaudais (Wied, 1824: 666). No ano seguinte, Wied (1825) oferece detalhes pormenorizados da morfologia externa (e.g., padrão de cor, 18 fileiras de escamas dorsais, oito supralabiais), ressaltando como localidade tipo as “florestas primitivas” das margens do Rio Itapemirim, estado do Espírito Santo, Brasil, (Wied, 1825: 300–304). Dois anos mais tarde, publicou uma ilustração detalhada do holótipo de *Coluber carinicaudus* (Wied, 1827: 62; Lief. 11, pl. 1; **Figura 1**).

Figura 1 – Ilustração do holótipo de *Coluber carinicaudus* (Wied, 1824) [Wied, 1827: fl. 11, pl. 1].



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022 (Adaptada de Wied, 1827).

Wagler (1828) criou o gênero *Helicops* para alocar *Coluber carinicaudus*, ocasião em que o táxon passou a ter a combinação utilizada na taxonomia vigente [i.e., *Helicops carinicaudus* (Wied, 1824)], representando assim a espécie-tipo do gênero por monotipia [referência explícita feita apenas em Wagler (1930); ver também Fitzinger (1843)]. Adicionalmente, Wagler (1828) ilustrou um exemplar macho de *H. carinicaudus*, procedente do estado da Bahia [região próxima à localidade tipo (sic.) e reportou a contagem de ventrais

(137–148), subcaudais (50–55) e 19 de fileiras de dorsais no meio do tronco (Wied, 1825; Wagler, 1828: 8, Tab: VII).

Schlegel (1937) no primeiro volume da obra *Essai sur la physionomie des serpens* transferiu *Helicops carinicaudus* para o gênero *Homalopsis* (= *Homalopsis carinicauda*), por considerar similaridades fenotípicas entre *H. carinicaudus* e a espécie asiática *Homalopsis plumbea* [= *Hypsiscopus plumbea* (Boie, 1827)] (Schlegel, 1937: 172). No segundo volume, Schlegel (1837) utilizou o vernáculo *L'Homalopsis a queue rude* (*Homalopsis carinicauda*) para se referir à espécie e destacou que o material examinado era originário do sul do Brasil (sic), “Província de São Paulo” (Schlegel, 1837: 172; Schlegel, 1837: 350–351).

Fitzinger (1843: 25) realocou *Helicops carinicaudus* no gênero *Helicops*, reforçando no glossário da obra *Systema Reptilium* sua indicação como espécie-tipo do gênero *Helicops*. Duméril (1853) e Duméril, Bribon, Duméril (1854) utilizaram o vernáculo “*Helicops a queue carènèe*. [*Carenicaudus* (*Helicops carinicaudus*) Wagler]” para se referir a *H. carinicaudus* fornecendo dados de contagens de ventrais (137), subcaudais (65) e fileiras de dorsais no meio do tronco (19) (Gray, 1849: 71; Duméril, 1853: 83; Duméril, Bribon & Duméril, 1854: 744–746).

Günther (1861) examinou os espécimes de *Helicops carinicauda* do “British Museum of Natural History” e mencionou sua ocorrência para o sul do Brasil. O autor menciona ainda a localidade Cayenne (Guyana Francesa) como parte da área de distribuição da espécie (Günther, 1861: 427). Jan (1863) associou a variedade *gastrosticta* (= *Helicops carinicaudus* var. *gastrosticta*, atualmente atribuída a *H. infrataeniatus*) a *Helicops carinicaudus*, usando como justificativa supostas similaridades na folidose (Jan, 1863: 76; Jan, 1864: 252–253). Hensel (1868) examinou espécimes procedentes de São Pedro do Sul, Rio Grande Sul e erroneamente os identificou como *H. carinicauda*. Contudo, os dados de localidade e as características da morfologia externa descritas por Hensel, corresponde a espécimes de *H. infrataeniatus* (Hensel, 1868: 329–330).

Boulenger (1886), sem qualquer fundamentação explícita, alocou os nomes *Helicops infrataeniatus* Jan, 1864, *H. trivittatus* Cope, 1877 e *H. baliogaster* Cope, 1885 na sinonímia de *H. carinicaudus* (Boulenger, 1886: 435–436). Mais tarde, Boulenger (1893) se refere a quatro morfotipos de *H. carinicaudus* supostamente distintos quanto ao padrão ventral: padrão A, apresentando ventre com duas séries longitudinais de manchas semilunares [*H. carinicaudus* (Wied, 1825)]; padrão B, apresentando ventre com três faixas pretas longitudinais [*H. infrataeniatus* Jan, 1864 e o sinônimo *H. trivittatus* Cope, 1877]; padrão C, com ventre xadrezado exibindo bandas alternadas [*H. baliogaster* Cope, 1885]; e padrão D, que consistiria

na combinação dos padrões B e C [presença de três faixas na região anterior, mais bandas (xadrezado) na região posterior] (ver Boulenger, 1893: 276–277).

Lampe & Lindholm (1902), com base em um único exemplar, reconheceram a variedade (var.) *triserialis* “nom. nov.” como subespécie de *Helicops carinicaudus* (= *H. carinicauda triserialis*), sob a argumentação de que o espécime exibia exatamente os padrões A e B descritos por Boulenger (1893). Adicionalmente, os autores incluíram a variedade (var.) *baliogastra* Cope, 1885 na lista sinonímica de *Helicops carinicauda* (sic.) Wied (Lampe & Lindholm, 1902: 16–17).

Griffin (1916) analisou um exemplar de *H. infrataeniatus* Jan, 1864 do município de Cacequy, Rio Grande do Sul e o atribuiu a uma variedade de *H. carinicaudus* [= *Helicops carinicauda* (Wied) var. *infrataeniata*] (ver Boulenger, 1893; Griffin, 1916: 179). Lema (1958) propôs duas subespécies para *Helicops carinicauda* [i.e., *H. carinicauda carinicauda* (Wied, 1825) e *H. carinicauda infrataeniata* (Jan, 1864)] (Lema, 1958: 19–23) e, mais tarde, Peters & Orejas-Miranda (1970) elencaram características que supostamente permitiam identificar estas as subespécies (Peters & Orejas-Miranda, 1970: 123–124).

Deiques & Cechin (1991) analisaram exemplares de identificados como *Helicops carinicaudus carinicaudus* (n= 5) e *H. c. infrataeniatus* (n= 64) coletados na área de sympatria entre formas nominais (município de Torres, limite político entre os estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul, Brasil) e elevaram ambas ao *status* de espécies plenas (Deiques & Cechin, 1991: 317), pacificando o impasse que envolvia os nomes *H. carinicaudus* e *H. infrataeniatus*. Contudo, as variações geográficas na morfologia externa de ambas as espécies, ainda permanecem não compreendidas, necessitando de ampla revisão das suas populações.

MATERIAL E MÉTODOS

Material examinado

Foram examinados 228 espécimes de *Helicops carinicaudus* e mais 379 exemplares adicionais, incluindo representantes dos demais congêneres, exceto *Helicops yacu* Rossman & Dixon, 1975, para a qual as comparações foram feitas com base na descrição original (Rossman & Dixon, 1975). Todo o material examinado encontra-se preservado em álcool e depositado em coleções científicas brasileiras: *H. acangussu* Moraes-da-Silva et al., 2022 (N= 27), *H. angulatus* (N = 27), *H. apiaka* Kawashita-Ribeiro et al., 2013 (N = 10), *H. boitata* Moraes-da-Silva et al., 2019 (N = 6), *H. danieli* Amaral, 1938 (N = 2), *H. gomesi* Amaral, 1921 (N = 4), *H. hagmanni* (N = 51), *H. infrataeniatus* (N = 30), *H. leopardinus* (N = 68), *H. modestus* (N =

30), *H. nentur* Costa et al., 2016 (N = 1), *H. pastazae* Shreve, 1934 (N = 2), *H. petersi* Rossman, 1976 (N = 1), *H. phantasma* (N = 29), *H. polylepis* Günther, 1861 (N = 56), *H. scalaris* Jan, 1865 (N = 2), *H. tapajonicus* Frota, 2005 (N = 3) e *H. trivittatus* (Gray, 1849) (N = 30) (ver **Apêndice II**). Em vista da similaridade decorrente do padrão dorsal estriado em tons de verde, bem como de sua enorme discrepância em relação aos demais padrões de cor de *Helicops* (manchas, selas e dorso uniforme), as comparações dos espécimens atribuíveis a *H. carinicaudus* “lato sensu” se restringem aqui apenas às entidades de coloração similar (*H. infrataeniatus*, *H. modestus* e *H. trivittatus*). A lista de espécimes examinados e localidades aparecem no Apêndice e todas as abreviaturas institucionais seguiram Sabaj (2020).

Dados geográficos

Os dados de localidades e respectivas coordenadas geográficas, foram obtidas diretamente dos catálogos e das bases de dados institucionais; localidades imprecisas ou inconsistentes foram devidamente ajustadas e tiveram coordenadas estimadas utilizando *gazetteers* (e.g., Paynter & Traylor, 1991) e o *software* Google Earth Pro version 7.3.3.7699. Os mapas foram produzidos com auxílio do *software* QGIS 3.4 “Madeira” (QGIS Development Team, 2019) usando o datum SIRGAS 2000.

Padrão de coloração e quilhas dorsais

A determinação de possíveis estado de caráter distintos referentes aos padrões de cor entre as populações de *Helicops carinicaudus* tomou em conta os parâmetros de tonalidades e a eventual presença e disposição de pigmentação escura sobre as escamas recobertas pelas estrias dorsais, bem como a presença ou ausência de manchas no ventre. Seguimos Moraes-da-Silva et al. (2019) para a definição do grau de proeminência de quilhas fortes (*H. angulatus*, *H. apiaka*, *H. gomesi*, *H. hagmanni*, *H. polylepis* e *H. scalaris*), fracas (*H. modestus*) e moderadas (conformações presentes nas demais espécies do gênero), sendo as duas últimas conformações aqui consideradas unicamente com intensidade moderada. Entre os exemplares do complexo *H. carinicaudus* a presença e a intensidade das quilhas varia ao longo do tronco de um mesmo exemplar, nunca apresentando intensidade forte.

Contagem de escamas, dentição e dados morfométricos

Os caracteres quantitativos utilizados neste estudo referem-se à contagem de escamas, proporções corporais. A terminologia utilizada para os escudos cefálicos seguiu Peters (1964) e para contagem de ventrais e subcaudais segue Dowling (1951). Para as medidas de proporções corporais e contagens de dentes (maxilar direito) seguimos Moraes-da-Silva et al. (2019). À exceção das medidas entre os dois hemisférios laterais (largura máxima, distância entre as lorais e distância entre as narinas), ou dorsal e ventral (altura) da cabeça todos os dados de

morfometria cefálica foram tomados do lado direito de cada exemplar, observando a condição intacta do corpo, cabeça, olhos e escamas dos espécimes medidos. As medidas cefálicas foram tomadas utilizando um paquímetro digital com precisão de 0.01 mm, com auxílio de um estereomicroscópio para aferir limites e distância de menor magnitude (e.g., diâmetro do olho, distância da narina aos olhos). Para as medidas do comprimento rostro-cloacal e comprimento da cauda foi utilizada uma fita métrica flexível com precisão de 1.0 mm. A notação "lado direito / lado esquerdo" denota contagens de ambos os lados da cabeça, enquanto o sinal "+" é aqui empregado para expressar fórmulas oculares e temporais em um único lado da cabeça (e.g., "oculares 1+2", "temporais 1+2"). Nos casos de assimetria em relação às oculares e temporais também podem usado o sistema "lado direito / lado esquerdo" (por exemplo, "temporais 1 + 1/1 + 2"). O parâmetro adotado na contagem de fileiras de escamas dorsais foi realizado nas regiões anterior (num intervalo equivalente ao comprimento da cabeça a partir da articulação quadrato-mandibular), intermediária e posterior (intervalo equivalente ao comprimento da cabeça à frente da cloaca) do tronco (Moraes-da-Silva et al., 2019).

Determinação sexual e morfologia hemipeniana

A determinação prévia do sexo de cada exemplar foi feita com base na presença externa no hemipênis. Em todos os exemplares em que estes órgãos não estavam visíveis externamente (previamente evertidos ou semi-evertidos), foi realizada uma incisão na base da cauda para verificar sua eventual presença interna. A terminologia para descrição da morfologia hemipeniana seguiu Dowling & Savage (1960) e Zaher (1999). A preparação dos hemipênis de espécimes preservados seguiu o protocolo de Pesantes (1994), com as adaptações sugeridas por Zaher & Prudente (2003). Seguimos as técnicas aprimoradas por Nunes et al. (2012, 2014) nos processos de coloração das estruturas calcárias, utilizando solução alcoólica do corante de Vermelho de Alizarina além da utilização de vaselina colorida para o preenchimento.

Delimitação das Unidades Taxonômicas Operacionais (UTO's)

Com base em orientação morfológica e de abrangência geográfica, a amostra de espécimes atribuíveis a *Helicops carinicaudus* foi subdividida em grupos diagnosticáveis por parâmetros objetivos e tratados como potenciais entidades evolutivas denominadas Unidades Taxonômicas Operacionais. A consistência destes agrupamentos foi testada através de abordagens estatísticas (com foco nas variações merísticas e morfométricas), bem como em sua reciprocidade com linhagens recuperadas através das análises filogenéticas pautadas em dados moleculares. Em havendo coerência entre a proposta de definição das UTOs com os métodos de teste (distinção estatística e identidade filogenética), estes grupos passam a ser defensáveis como espécies plenas. Os parâmetros morfológicos qualitativos de sustentação inicial das

UTOs compreendem padrões de coloração do dorso (e.g., tonalidade, conformação das estrias) intensidade e distribuição das quilhas nas escamas dorsais ao longo do corpo, e morfologia do hemipênis. Do ponto de vista geográfico, a associação das UTOs a regiões específicas, como bacias hidrográficas ou áreas de endemismo da Mata Atlântica representaram os principais critérios norteadores para sustentação de grupos como linhagens hipotéticas.

Análises estatísticas

Para avaliar a presença de dimorfismo sexual foram realizados testes estatísticos de comparação de médias das contagens segmentares (ventrais e subcaudais) e da relação comprimento da cauda/comprimento total entre machos e fêmeas. Já para investigar eventuais diferenças entre as UTOs previamente definidas para *Helicops carinicaudus* “*lato sensu*” foram utilizadas as variáveis de contagens de escamas ventrais e subcaudais, comprimento rostro-cloacal, comprimento da cauda, comprimento da cabeça, largura da cabeça e altura da cabeça, distância entre narinas, diâmetro do olho, distância entre os olhos, distância entre a rostral e olho, distância entre as loreais.

Antes da aplicação de quaisquer testes de comparação de médias, os dados foram submetidos aos testes de Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente, para avaliar os pressupostos de normalidade e homocedasticidade dos dados. Quando foram confirmados os respectivos pressupostos ($P > 0,05$), foi utilizado o teste paramétrico da Análise de Variância (ANOVA); alternativamente, quando qualquer dos pressupostos foi violado ($P < 0,05$), recorremos ao teste não-paramétrico ANOVA de Welch (Sokal & Rohlf, 1995; Lix et al. 1996; Zar, 1999; McDonald, 2008). Nas comparações entre mais de duas amostras (e.g., três UTOs) foram utilizados os testes de *posthoc* Tukey’s HSD (para ANOVA) e Games-Howell (para Welch’s ANOVA), com a finalidade de verificar as diferenças entre os grupos comparados par a par.

Foram também realizadas análises multivariadas de componentes principais e de função discriminante para avaliar como as variáveis quantitativas se comportam no espaço multivariado. As análises de componentes principais, geralmente utilizadas como abordagem exploratória, representam a redução das variáveis brutas sem a necessidade de determinação *a priori* dos grupos para verificar eventuais diferenças que possam resultar na segregação das UTOs. Por outro lado, as análises de função discriminante representam abordagens analíticas marcadas pela determinação *a priori* de grupos, tendo como prerrogativa, minimizar as similaridades individuais e realçar as diferenças entre os grupos pré-determinados (Manly, 2000).

Nas análises multivariadas, foram utilizadas variáveis como contagem de escamas ventrais, subcaudais e dados morfométricos (proporções cefálicas e do corpo), com a finalidade de acessar variações morfológicas que possam distinguir as UTOs propostas para *Helicops carinicaudus* “lato sensu”. Para este tratamento foram excluídos das análises os indivíduos jovens (para evitar problemas analíticos associados à alometria), bem como espécimes adultos com dados faltantes para qualquer das variáveis. A determinação da maturidade sexual seguiu Scartozzoni (2009) [indivíduos machos adultos com CRC > 305 mm e fêmeas com CRC > 435 mm (CRC = comprimento rostro-cloacal)]. Os resultados da estatística descritiva foram expressos segundo a notação “mínimo–máximo ($\bar{X} \pm SD$, N)”, onde $\bar{X}$ = valor da média, SD = desvio padrão e N = tamanho da amostra. O *software* SPSS Statistics 17.0 (SPSS Inc., 2008) foi utilizado para todas as análises quantitativas referentes aos dados morfológicos.

Análises e Protocolos moleculares

Amostragem

Foram utilizadas amostras de tecido preservadas em álcool absoluto, retiradas de fígado, músculo ou escama de 11 espécimes de *Helicops carinicaudus* de 11 localidades, contemplando as populações ao longo da distribuição geográfica da espécie (ver **Tabela 1**). Para composição do grupo interno (tribo Hydropsini), foram incluídas amostras de espécies válidas dos gêneros *Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx*. O grupo externo contou com sequências gênicas de representantes de tribos filogeneticamente próximas à tribo Hydropsini disponíveis no GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) [*Coluber constrictor* (Colubrinae) Linnaeus, 1758, *Diadophis punctatus* Linnaeus, 1766 (Carphophiinae, *sensu* Zaher et al., 2009), *Psomophis joberti* (Sauvage, 1884) (Xenodontinae: Psomophiini), *Cubophis cantherigerus* (Bribon, 1840) (Xenodontinae: Alsophiini), *Sordellina punctata* (Peters, 1880) (Dipsadinae, *sensu* Pyron et al., 2013) e *Hydrodynastes gigas* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854) (Xenodontinae: Hydrodynastini)], resultando em uma matriz de dados contendo 77 terminais (**Apêndice I**). Para as análises moleculares foram utilizadas sequências parciais de dois marcadores mitocondriais [RNA ribossômico 16S (Palumbi et al., 2002) e cytochrome b (Burbrink et al., 2000)] e quatro nucleares [oocyte maturation factor Mos – Cmos (Slowinski & Lawson, 2002), Neurotrophin-3 – NT3 (Noonan & Chippindale, 2006), brain-derived neurotrophic factor – BDNF (Noonan & Chippindale, 2006), R35 (Fry et al., 2006)]. As amostras de tecidos inéditas obtidas por este estudo foram cedidas pelas coleções do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP/MTR), Coleção Herpetológica do Instituto Butantan (IBSP), Instituto Vital Brasil (IVB), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT-

R), Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (ZUFMS), Universidade Federal de Santa Catarina (CHUFSC), Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP).

Tabela 1 – Lista de representantes da tribo Hydropsini e suas respectivas localidades, incluídos nas análises filogenéticas [genes mitocondriais (Cytb e 16S) e nucleares (Cmos, NT3, BDNF e R35)].

Espécie	Tombo Original	Nº Campo	Localidades	Latitude	Longitude	Referências
<i>Helicops angulatus</i>	CAS231757		Trinidad, Sangre Grande, Nariva Road, Manzanilla Beach (WestIndies)	-10,4904	-61,0547	Murphy et al., 2020
<i>Helicops angulatus</i>	KU214879		Peru, Madre de Dios, Puerto Maldonado, Cuzco Amazonico,15km	-12,5833	-69,0833	Zaher et al., 2009
<i>Helicops angulatus</i>	MTR7588		Brasil, Tocantins, Guaraí	-8,8137	-48,5190	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops boitata</i>	UFMT12505		Brasil, Mato Grosso, Poconé	-16,4996	-56,7510	Presente estudo
<i>Helicops boitata</i>	UFMT12506		Brasil, Mato Grosso, Poconé	-16,4996	-56,7510	Presente estudo
<i>Helicops boitata</i>	UFMT-R11940		Brasil, Mato Grosso, Poconé, Estrada Transpantaneira	-16,4226	-56,6702	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops carinicaudus</i>	HNF656		Brasil, Rio de Janeiro, Campos de Goytacazes	-21,8211	-41,3708	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	CHUFSC4130		Brasil, Santa Catarina, São Francisco do Sul	-26,2532	-48,5619	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	IBSP86520		Brasil, São Paulo, Itanhaém	-24,1789	-46,7956	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	IBSP88735		Brasil, Espírito Santo, Aracruz	-19,8188	-40,2736	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	MNRJ26295		Brasil, Rio de Janeiro, Cabo Frio, Clube Militar, Praia do Foguete	-22,9228	-42,0384	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	MNRJ26625		Brasil, Rio de Janeiro, Duque de Caxias, BR040, (KM97sentido Rio de Janeiro)	-22,8022	-43,2941	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	MNRJ26893		Brasil, Rio de Janeiro, Cachoeiras de Macacu, RJ-122 Km 28	-22,4803	-42,7984	Presente estudo

Tabela 1 - Continuação

Espécie	Tombo Original	Nº Campo	Localidades	Latitude	Longitude	Referências
<i>Helicops carinicaudus</i>	UFRGS6743		Brasil. Santa Catarina, Balneário Rincão	-28,8294	-49,2720	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	IBSP90428		Brasil, Santa Catarina, Itajaí	-26,9138	-48,6528	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	MNRJ27150		Brasil, Rio de Janeiro, Nova Iguaçu, Tinguá	-22,6215	-43,4403	Presente estudo
<i>Helicops carinicaudus</i>	MAP5658	MAP5658	Brasil, São Paulo, Sete Barras, Comunidade Guapiruvu	-24,2876	-48,0998	Presente estudo
<i>Helicops gomesi</i>	MZUSP14186		Brasil, São Paulo, São Joaquim da Barra, Rio Sapucaí Mirim	-20,5499	-47,8221	Zaher et al., 2009
<i>Helicops hagmanni</i>	MZUSP11716	MRT6272	Brasil, Amapá, Mazagão, Rio Maracá, Igarapé Camaipi	-0,1157	-51,2862	Moraes-da-Silva et al., 2021
<i>Helicops leopardinus</i>	LGE08896		Argentina, Corrientes, Ituzaingó, Ruta Nacional Nº121, 700m da Ruta Nº12	-27,5764	-56,6376	Presente estudo
<i>Helicops leopardinus</i>	DBV88		Paraguai, Concepción, Ea. Gavilan	-22,6106	-56,9017	Presente estudo
<i>Helicops leopardinus</i>	UFMT-R11939		Brasil, Mato Grosso, Poconé	-16,4172	-56,6075	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops leopardinus</i>	VL1821		Brasil, Mato Grosso do Sul, Corumbá	-18,5187	-57,2902	Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i>	IBSP85293		Brasil, São Paulo, Inúbia Paulista	-21,7637	-50,9618	Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i>	IBSP90403	SB617	Brasil, Mato Grosso do Sul, Jateí	-22,4792	-54,3051	Presente estudo
<i>Helicops infrataeniatus</i>	UFRGS6299		Brasil, Rio Grande do Sul, Caraa	-29,8180	-50,3973	Presente estudo

Tabela 1 – Continuação

Espécie	Tombo Original	Nº Campo	Localidades	Latitude	Longitude	Referências
<i>Helicops modestus</i>	MAP811		Brasil, Minas Gerais, Araporã, Lagoa do Paranaíba	-18,4942	-49,1408	Presente estudo
<i>Helicops modestus</i>	IBSP89076		Brasil, São Paulo, Porangaba	-23,1686	-48,1178	Presente estudo
<i>Helicops nentur</i>	UFMG-R2948	UFMG-T 6165	Brasil, Minas Gerais, Mariélia, Parque Estadual do Rio Doce	-19,7094	-42,5789	Presente estudo
<i>Helicops nentur</i>	UFMG-R2486		Brasil, Minas Gerais, São José da Safira, Faz. Papa Capim	-18,3294	-42,0920	Presente estudo
<i>Helicops nentur</i>	ZUFMS-REP2291	MAP-T200	Brasil, Minas Gerais, Muriaé, Macuco	-21,1453	-42,4934	Presente estudo
<i>Helicops phantasma</i>	IBSP66089		Brasil, Tocantins, Porto Nacional	-10,6988	-48,4122	Presente estudo
<i>Helicops phantasma</i>	MZUSP14906	MRT8525	Brasil, Tocantins, Lajeado	-9,7591	-48,3884	Moraes-da-Silva et al., 2021
<i>Helicops polylepis</i>	MTR13320		Brasil, Amazonas, Maruim, Rio Abacaxis	-2,3573	-63,7714	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops tapajonicus</i>	MPEG25735		Brasil, Pará, Aveiro, Próximo à Brasília Legal	-3,9224	-55,5942	Presente estudo
<i>Helicops trivittatus</i>	CHUNB45423		Brasil, Tocantins, Caseara	-9,2707	-49,9741	Presente estudo
<i>Helicops trivittatus</i>	CHUNB45427		Brasil, Tocantins, Caseara	-9,2707	-49,9741	Presente estudo
<i>Hydrops triangularis</i>	MZUSP14297		Brasil, Tocantins, UHE Luís Eduardo Magalhães	-10,0168	-48,4536	Zaher et al., 2009
<i>Hydrops triangularis</i>	MZUSP 19497		Brasil, Rondônia, Porto Velho, UHE Jirau, Mutum	-8,5507	-63,6992	Moraes-da-Silva et al., 2019

Tabela 1 – Continuação

Espécie	Tombo Original	Nº Campo	Localidades	Latitude	Longitude	Referências
<i>Hydrops triangularis</i> (AF158499)	Sem voucher	-	Guiana Francesa, Cayenne	-	-	Vidal et al., 2000
<i>Hydrops triangularis</i>	LSUMZ3105		Peru, Loreto, RN1 road between Kourou and Petit Saut	-	-	Lawson et al., 2005
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	MNHN1996.7886		Guiana Francesa, Petit Saut	-	-	Vidal et al., 2000
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	MZUSP19457		Brasil, Rondônia, Porto Velho, UHE Jirau, Mutum	-8,5508	-63,6992	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	KU214900		Peru, Madre de Dios, Puerto Maldonado, Cuzco Amazônico, 15km E	-12,5833	-69,0833	Pyron et al., 2011; Zaher et al., 2009

Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Extração e amplificação de DNA

As sequências de DNA foram obtidas a partir das amostras de tecidos, as quais foram submetidas ao protocolo de extração com Fenol Clorofórmio (Sambrook et al., 1989). Após o processo de extração do DNA, as sequências parciais dos genes mitocondriais e nucleares foram amplificadas através da técnica de Reação em Cadeia de Polimerase (PCR), conforme Moraes-da-Silva et al. (2019), utilizando os *primers* elencados na **Tabela 2**.

Tabela 2 – Lista dos marcadores e respectivos *primers* utilizados nas análises moleculares.

Marcador	Nome	Primers/Sequência	Referência
16S	16SF	5'- CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT -3'	Palumbi et al., 2002
	16SBR	5'- CTC CGG TTT GAA CTC AGA TCA -3'	
CYTB	L14910_cytbF	5' -GAC CTG TGA TMT GAA AAC CAY CGT TGT- 3'	Burbrink et al., 2000
	H16064_cytbR	5' -CTT TGG TTT ACA AGA ACA ATG CTT TA- 3'	
C-MOS (squamata)	S77_c-mos	5'-CATGGACTGGGATCAGTTATG-3'	Slowinski & Lawson, 2002
	S78_c-mos	5'-CCTTGGGTGTGATTTTCTCACCT-3'	
NT3	NT3_F3	5'- ATA TTT CTG GCT TTT CTC TGT GGC -3'	Noonan & Chippindale, 2006
	NT3_R4	5'- GCG TTT CAT AAA AAT ATT GTT TGA CCG G -3'	
BDNF	BDNF_F	5'- GAC CAT CCT TTT CCT KAC TAT GGT TAT TTC ATA CTT -3'	Noonan & Chippindale, 2006
	BDNF_R	5'- CTA TCT TCC CCT TTT AAT GGT CAG TGT ACA AAC -3'	
R35	R35_L75F	5'- TCTAAGTGTGGATGATYTGAT - 3'	Fry et al., 2006
	R35_H792R	5'- CATCATTGGRAGCCAAAGAA - 3'	

Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Os produtos da PCR foram purificados através do método de Acetato de Amônia e em seguida visualizado em gel de agarose 2%. Os produtos da PCR foram sequenciados pelo laboratório de genética da Universidade Federal de Pernambuco (sequenciador Genetic Analyzer 3500 ABI) e pela empresa norte-americana Eurofins Genomics (sequenciador Analyzers of DNA 3730xl ABI). Foram geradas duas fitas de DNA (*forward* e *reverse*) por meio do kit BigDye, seguindo o protocolo do fabricante do sequenciador.

As sequências nucleotídicas produzidas para os seis genes foram alinhadas utilizando o algoritmo Muscle (Edgar, 2004) implementada no programa Geneious v. R10. As hipóteses filogenéticas foram geradas através dos métodos de otimização de Máxima Verossimilhança (ML) e Inferência Bayesiana (IB). A árvore de máxima verossimilhança foi estimada usando alinhamento concatenado de sequências de DNA mitocondrial (mtDNA) e nuclear (nuDNA) (3.383pb) das amostras disponíveis para a tribo Hydropsini. A análise (ML) foi executada no programa raxmlGUI 2.0 (Edler et al., 2021) utilizando a configuração de ML + bootstrap rápido

com modelo de substituição TIM2+I+G e 1.000 réplicas de bootstrap. O modelo de substituição de nucleotídeos foi selecionado pelo Critério de Informação Bayesiano (BIC), por meio do programa jModeltest 2 (Darriba et al., 2012) em raxmlGUI 2.0.

Foi realizada uma análise de Inferência Bayesiana (BI) implementada no programa BEAST v.2.6.3 (Bouckaert et al., 2019), utilizando o alinhamento concatenado dos genes mtDNA e nuDNA (3.383pb). O PartitionFinder2 foi utilizado para identificar os melhores esquemas de particionamento e os modelos de substituição de nucleotídeos mais adequados (Lanfear et al., 2017), sendo encontrados sete partições avaliadas pelo Critério de Informação Bayesiano (BIC) (**Tabela 3**). Foi executada uma análise para 100 milhões de gerações (Cadeia de Markov e Monte Carlo – MCMC), usando um relógio molecular estrito e a especiação foi modelada através de um processo de Yule (parâmetro de geração da árvore). A verificação da estacionaridade foi realizada no programa Tracer v1.7.1 (Rambaut et al., 2018), com a finalidade de garantir que todos os valores para o tamanho efetivo da amostra estivessem acima de 200 (ISS).

Tabela 3 – Melhores esquemas de particionamento e modelos de substituição de nucleotídeos selecionados pelo PartitionFinder2 para genes 16S, Cytb, Cmos, NT3, BDNF e R35.

Esquemas de particionamento	Modelos
16S, CYTB_pos3	TRN+I+G
R35_pos2, R35_pos3, NT3_pos2, R35_pos1, CYTB_pos1, CMOS_pos2	HKY+G
CYTB_pos2	TRN+G
CMOS_pos3, CMOS_pos1	K80
BDNF_pos3, NT3_pos1	K80+I+G
NT3_pos3	HKY+G
BDNF_pos1, BDNF_pos2	JC

Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Delimitação das linhagens

Para a identificação das linhagens, foi realizada uma análise de delimitação de espécies por meio do método *Poisson Tree Processes* (PTP) (Zhang et al., 2013), usando a árvore de Máxima Verossimilhança (ML). As sequências gênicas foram implementadas no servidor web PTP (<http://species.h-its.org/ptp/>), para uma busca de 500 milhões de gerações, com *thinning* definido em 100 e *burn-in* de 10%, sendo descartados os primeiros 10% das genealogias amostradas (*burn-in*). Além disso, foi realizada uma análise *Generalized Mixed Yule Coalescent* (GMYC) para delimitação das espécies (Pons et al., 2006; Fujisawa & Barraclough, 2013), executada no software R v 4.1.1 (R Core Team, 2022) usando o pacote *Species Limits by Threshold Statistics* “SPLITS”, o qual possibilita calcular o número de *clusters*,

classificando as taxas de bifurcação de um filograma como resultantes de processos de ramificações interespecíficas ou intraespecíficas das linhagens (Pons et al., 2006; Ezard et al., 2017). Finalmente, a divergência genética (*p-distance* não corrigidas) entre clados/espécimes foi calculada no programa MEGA v11.0.7, usando as sequências dos marcadores moleculares mitocondriais 16S e Cytb (Tamura et al., 2021).

RESULTADOS

Caracterização geral do complexo *Helicops carinicaudus*

Em comum, todas as Unidades Taxonômicas Operacionais (UTOs) definidas para o complexo *Helicops carinicaudus* compartilham sete estrias dorsais longitudinais alternadas em tons de cinza oliváceo escuro, verde escuro tendendo ao negro, verde musgo e verde oliváceo claro, a depender da população. O ventre é marcado por duas ou, menos frequentemente, três fileiras de manchas semilunares (**Figura 2**). A coloração de fundo do ventre geralmente é amarela ou creme amarelado, mas exemplares de algumas populações podem exibir pigmentação melânica concentrada ou esparsa sobre as escamas ventrais. Invariavelmente, todos os espécimes analisados do complexo *H. carinicaudus* apresentaram 19/19/17 na fórmula de fileiras de escamas dorsais.

Apesar de *Helicops carinicaudus* representar um grupo biológico muito associado a ambientes aquáticos, as bacias hidrográficas no litoral sudeste e sul do Brasil não foram informativas como delimitadores geográficos para o reconhecimento das UTOs. Nesse sentido, a delimitação das UTOs teve suporte das áreas de endemismo e/ou sub-regiões biogeográficas definidas para Mata Atlântica (*sensu* Moura et al., 2017 e Peres et al., 2020) e as cadeias de montanhas da Serra do Mar e Serra da Bocaina foram consideradas como barreira geográfica natural responsável pelo isolamento geográfico da UTO 3 em relação as demais unidades. Portanto, a UTO 1 – corresponde as populações distribuídas do litoral sul da Bahia até o litoral norte do estado do Rio de Janeiro (Área de Endemismo costa da Bahia); UTO 2 – inclui as populações com distribuição restrita à região centro/sul do estado do Rio de Janeiro; UTO 3 – corresponde às populações distribuídas no litoral do estado de São Paulo, incluindo algumas ilhas, até o litoral norte do estado do Rio Grande do Sul (UTO 2 e 3 ocorrem na Área de Endemismo da Serra do Mar).

Figura 2 – Detalhes do padrão dorsal e ventral de representantes vivos das três UTOs. (A) Padrão geral das manchas ventrais semilunares do complexo *H. carinicaudus* (exemplar da UTO 3), Sete Barras (Guapiruvu), São Paulo (Leandro Alves). (B) Representante da UTO 2, Rio de Janeiro (Adam Carvalho); (C) representante da UTO 1, APA Itaoca, Campo dos Goytacazes, Rio de Janeiro (Henrique Nogueira); (D) representante da UTO 3, Santa Catarina (Vítor de Carvalho Rocha).



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Delimitação e descrição qualitativa das Unidades Taxonômicas Operacionais (coloração e hemipênis)

A congruência entre parâmetros morfológicos quantitativos, moleculares e de distribuição geográfica permite reconhecer três grupos distintos (UTOs) alocados sob o nome *Helicops carinicaudus*. Com relação aos aspectos qualitativos da morfologia externa, os espécimes preservados da UTO 1 apresentam tonalidade e conformação das estrias ligeiramente distinta das demais UTOs. Em preservado, dorso dos espécimes é marcado por sete estrias que variam entre tons de cinza oliváceo escuro e cinza oliváceo claro; as estrias escuras se formam a partir da sequência irregular de pequenas manchas escurecidas que recobrem parte das escamas dorsais; quilhas dorsais inexistentes ou vestigiais na primeira metade do tronco, que surgem com proeminência fraca na região posterior, tornando-se progressivamente moderada no final do tronco e na cauda.

Os espécimes atribuídos às UTOs 2 e 3 exibem dorso verde musgo estriado e sete estrias dorsais que se alternam entre tons de verde musgo enegrecido e verde musgo claro; as estrias enegrecidas são uniformes, cobrindo maior parte das escamas dorsais. As populações atribuídas

à UTO 2 exibem quilhas dorsais com grau de proeminência que varia progressivamente de fraca a moderada ao longo do corpo (sentido anterior para posterior), enquanto a UTO 3 apresenta quilhas dorsais mais proeminentes (moderadas) ao longo de todo o corpo. Os hemipênis analisados de espécimes da UTO 2 apresentaram lobos medianos, ápices dos lobos planos em diagonal e espinhos aumentados dispersos das laterais até próximo a região do sulco espermático. Por outro lado, as UTOs 1 e 3 apresentam morfologia hemipeniana similar, com lobos alongados com ápices e extremidades arredondados e espinhos aumentados concentrados nas laterais.

Análises Quantitativas

Dimorfismo sexual. Os testes de comparação de médias confirmaram dimorfismo sexual em todas as UTOs do complexo *Helicops carinicaudus*. Machos e fêmeas diferem em relação ao número de ventrais, subcaudais e proporção do comprimento da cauda/comprimento total (UTO 1: ventrais $F_{(1, 76)} = 75.52$, $P = 5.23 \times 10^{-13}$; subcaudais $F_{(1, 69)} = 175.29$, $P = 1.28 \times 10^{-20}$; comprimento da cauda/comprimento total $F_{(1, 60)} = 147.05$, $P = 8.80 \times 10^{-18}$; UTO 2: ventrais $F_{(1, 42)} = 42.04$, $P = 7.98 \times 10^{-8}$; subcaudais $F_{(1, 40)} = 332.21$, $P = 5.58 \times 10^{-21}$; comprimento da cauda/comprimento total $F_{(1, 32)} = 196.34$, $P = 3.32 \times 10^{-15}$; UTO 3: ventrais $F_{(1, 96)} = 59.02$, $P = 1.32 \times 10^{-11}$; subcaudais $F_{(1, 89)} = 200.35$, $P = 1.65 \times 10^{-24}$; comprimento da cauda/comprimento total $F_{(1, 75)} = 18.52$, $P = 5.50 \times 10^{-5}$).

Análise quantitativa. De maneira geral, as análises dos caracteres quantitativos, demonstraram que as UTOs são diferentes entre si nas contagens ventrais e subcaudais (Tabela 4). Na análise de componentes principais aplicadas separadamente para machos e fêmeas adultos, não foram evidenciadas diferenças que resultassem na segregação das UTOs analisadas.

Tabela 4 – Comparações dos caracteres quantitativos e qualitativos entre as UTOs 1–3 reconhecidas para o complexo *Helicops carinicaudus* e respectiva área de distribuição geográfica. Os valores de F correspondem às análises estatísticas dos testes de comparação de médias (ANOVA), acompanhados dos valores de P . Os testes *post-hoc* Tukey foi aplicado para o teste ANOVA.

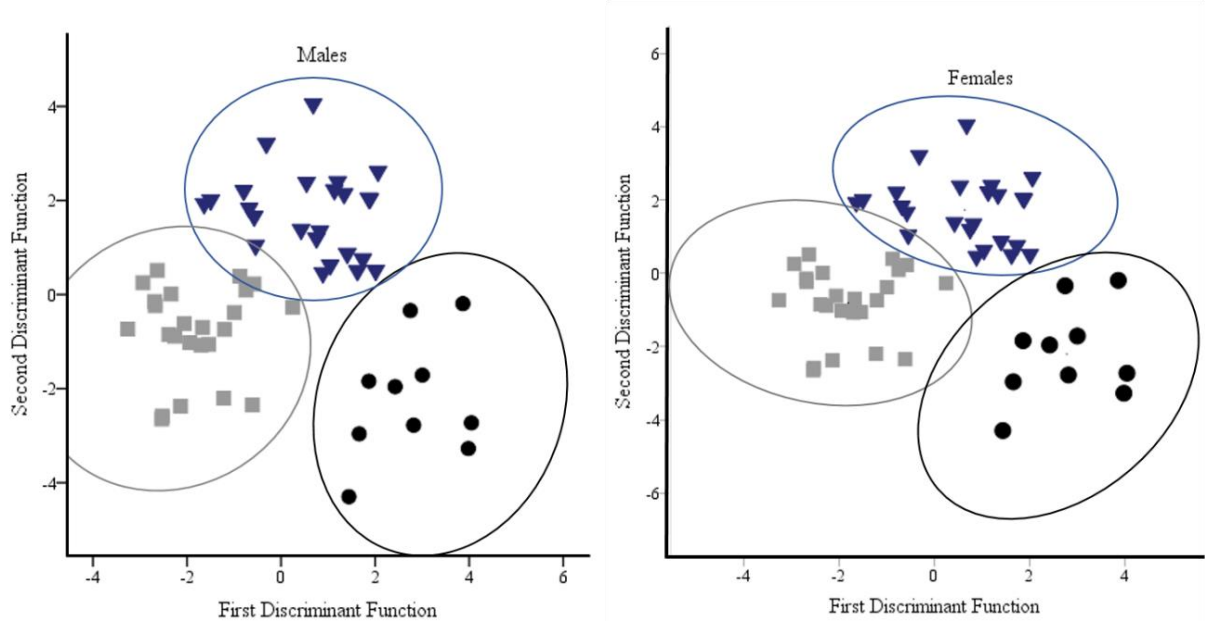
	UTO 1	UTO 2	UTO 3	Comparação geral das médias	Testes <i>Post-hoc</i>
Ventrais					
Machos	124–137 ($\bar{X} = 129 \pm 3.27$, 39)	133–143 ($\bar{X} = 138 \pm 2.55$, 22)	125–142 ($\bar{X} = 133 \pm 4.03$, 46)	$F_{2, 104} = 42.11$ $P = 4.02 \times 10^{-14}$	UTO 1≠UTO 2 ($P = 5.10 \times 10^{-9}$) UTO 1≠UTO 3 ($P = 8.95 \times 10^{-7}$) UTO 2≠UTO 3 ($P = 2.60 \times 10^{-5}$)
Fêmeas	131–146 ($\bar{X} = 136.87 \pm 3.96$, 39)	137–148 ($\bar{X} = 143.50 \pm 2.92$, 22)	135–148 ($\bar{X} = 139.44 \pm 3.11$, 52)	$F_{2, 110} = 26.78$ $P = 3.33 \times 10^{-10}$	UTO 1≠UTO 2 ($P = 5.23 \times 10^{-9}$) UTO 1≠UTO 3 ($P = 1.52 \times 10^{-3}$) UTO 2≠UTO 3 ($P = 2.30 \times 10^{-5}$)
Subcaudais					
Machos	55–69 ($\bar{X} = 60 \pm 3.96$, 35)	61–69 ($\bar{X} = 64 \pm 2.28$, 21)	54–71 ($\bar{X} = 65 \pm 3.81$, 45)	$F_{2, 98} = 22.87$ $P = 7.05 \times 10^{-9}$	UTO 1≠UTO 2 ($P = 6.53 \times 10^{-4}$) UTO 1≠UTO 3 ($P = 8.85 \times 10^{-9}$) UTO 2=UTO 3 ($P = 2.02 \times 10^{-1}$)

	UTO 1	UTO 2	UTO 3	Comparação geral das médias	Testes Post-hoc
Fêmeas	43–60 ($\bar{X}$ = 49.69 ± 3.63, 36)	48–55 ($\bar{X}$ = 51.29 ± 2.32, 21)	50–71 ($\bar{X}$ = 55.11 ± 2.53, 46)	$F_{2,100} = 29.07$ $P = 1.11 \times 10^{-10}$	UTO 1=UTO 2 ($P = 1.86 \times 10^{-1}$) UTO 1≠UTO 3 ($P = 5.22 \times 10^{-9}$) UTO 2≠UTO 3 ($P = 7.40 \times 10^{-5}$)
Condição das Quilhas	Ausentes na 1ª metade do corpo, fraca – moderada a partir da 2ª metade do corpo	Presentes em todo o corpo com intensidade fraca – moderada	Presentes em todo o corpo em intensidade moderada	-	-
Distribuição	Sul da Bahia até norte do Rio de Janeiro, RJ	Centro/Sul do Rio de Janeiro, RJ	Litoral de São Paulo até norte do Rio Grande do Sul	-	-

Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Na análise discriminante, a contraposição gráfica das duas primeiras duas funções resultou na clara segregação entre as três UTOs previamente identificadas para o complexo *Helicops carinicaudus* (Figura 3). Em ambos os sexos, a distância entre a narina e o olho e a distância entre as escamas loreais foram as variáveis que melhor explicaram as diferenças entre as UTOs, seguido pelas diferenças do diâmetro do olho nos machos e distância entre as narinas nas fêmeas. Adicionalmente, a associação prevista ao grupo foi de 95% para os machos e 98% para as fêmeas, percentuais que indicam que alta probabilidade de atribuição correta dos grupos originais identificados nas análises.

Figura 3 – Representação gráfica da análise de função discriminante (DFA) aplicada para espécimes machos (à esquerda) e fêmeas (à direita) adultos do complexo *Helicops carinicaudus* (UTO 1: quadrado; UTO 2: círculos; UTO 3: triângulo). As elipses refletem os intervalos de confiança de 95%.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Análises Filogenéticas

Nas análises filogenéticas, o complexo *Helicops carinicaudus* foi recuperado como um grupo monofilético, grupo-irmão de *Helicops boitata*. O clado aparece com alto valor de

suporte na Inferência Bayesiana (IB=1,00) e Máxima Verossimilhança (ML=96) e corroborado pela análise de delimitação de espécies PTP. Entretanto, na topologia recuperada *H. carinicaudus* aparece parafilético, envolvendo três componentes à parte com os terminais de *H. nentur* enraizado entre eles (**Figura 4**).

A UTO 1 que representa a espécie nominal (*Helicops carinicaudus* “stricto sensu”) foi recuperada como grupo-irmão de um clado (IB=1,00, ML=97) formado pelo congênere *H. nentur* e mais duas potenciais linhagens crípticas (UTO 2 e 3). A identidade de *H. nentur* enraizada dentro dos terminais de *H. carinicaudus* (tornando o complexo parafilético) é sustentada por autapomorfias como o dorso verde uniforme, 17 fileiras de dorsais, narinas inteiras e distribuição em áreas de planalto, enquanto as linhagens atribuíveis a *H. carinicaudus* exibem dorso verde estriado, 19 fileiras de dorsais, narinas semidivididas e ocorrência restrita à costa atlântica.

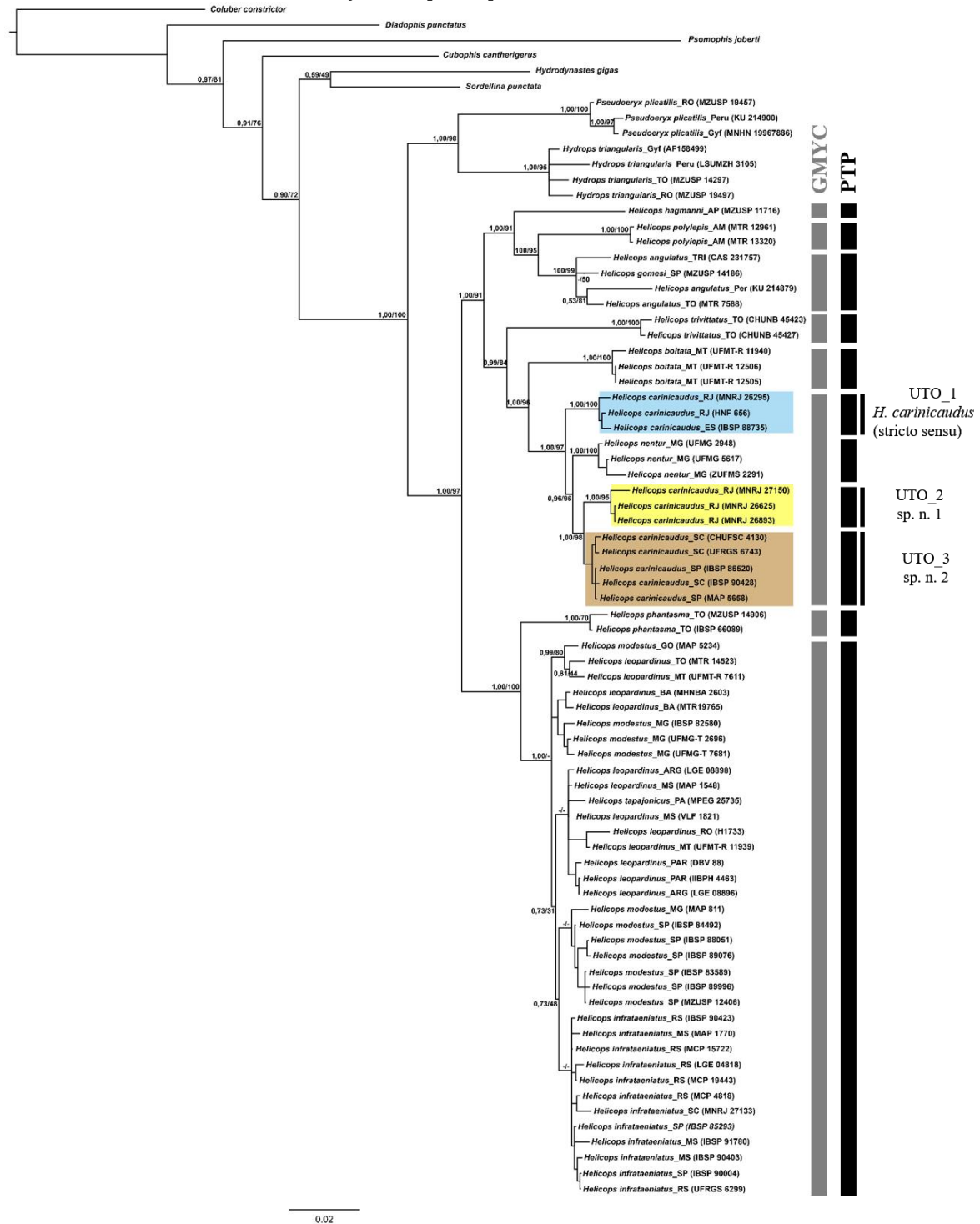
A distância genética encontrada entre as linhagens do complexo *H. carinicaudus* variam entre 1,7–3,8% para os genes mitocondriais 16S e 3,4–5,3% para o Cytb. A maior distância genética foi observada entre *H. carinicaudus* “stricto sensu” (UTO 1) e a UTO 3, uma divergência de 3,8% no gene 16S e 5,6% em relação a UTO 2 no gene Cytb (**Tabela 5**). A distância genética encontrada entre as UTOs 2 e 3 é relativamente baixa (1,7% no gene 16S e 3,4% no Cytb), muito embora essas linhagens apresentem distribuição alopátrica, tendo a Serra do Mar e Serra da Bocaina como potencial barreira geográfica. A menor distância genética (0,0%) intraespecífica (dentro das UTOs) foi observada em *Helicops carinicaudus* “stricto sensu” (três espécimes) e na UTO 2 (três espécimes), enquanto na UTO 3 (cinco espécimes), 0,09% representou a maior divergência intraespecífica.

Tabela 5 — Distância *p* não corrigida dos fragmentos dos genes mitocondrial 16S (abaixo) e Cytb (acima) aplicada para as linhagens crípticas do complexo *Helicops carinicaudus*. Os valores destacados em negrito referem-se a menor e a maior distância genética interespecífica dentro do complexo.

Espécies/Linhagens	Gene mitocondrial 16S e Cytb					
	1	2	3	4	5	6
1. <i>Helicops trivittatus</i>	*	0.153	0.136	0.159	0.158	0.149
2. <i>Helicops boitata</i>	0.085	*	0.105	0.111	0.104	0.111
3. <i>Helicops carinicaudus</i>	0.110	0.065	*	0.053	0.056	0.050
4. <i>Helicops nentur</i>	0.092	0.045	0.031	*	0.046	0.034
5. <i>Helicops</i> sp. n. 1	0.098	0.054	0.035	0.028	*	0.034
6. <i>Helicops</i> sp. n. 2	0.098	0.054	0.038	0.023	0.017	*

Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Figura 4 – Relações filogenéticas de representantes da tribo Hydropsini baseada na matriz concatenada de dois marcadores moleculares mitocondriais (Cytb, 16S) e quatro nucleares (Cmos, NT3, BDNF e R35). As marcações (azul, amarelo e marrom) referem-se a cada uma das UTOs do complexo *Helicops carinicaudus*. Os números antes dos nós indicam os valores de Credibilidade Bayesiana/Máxima Verossimilhança. As barras verticais largas cinza (à esquerda) e pretas (à direita) indicam, respectivamente, as linhagens recuperadas nas análises de delimitação de espécies pelo método GMYC e PTP.



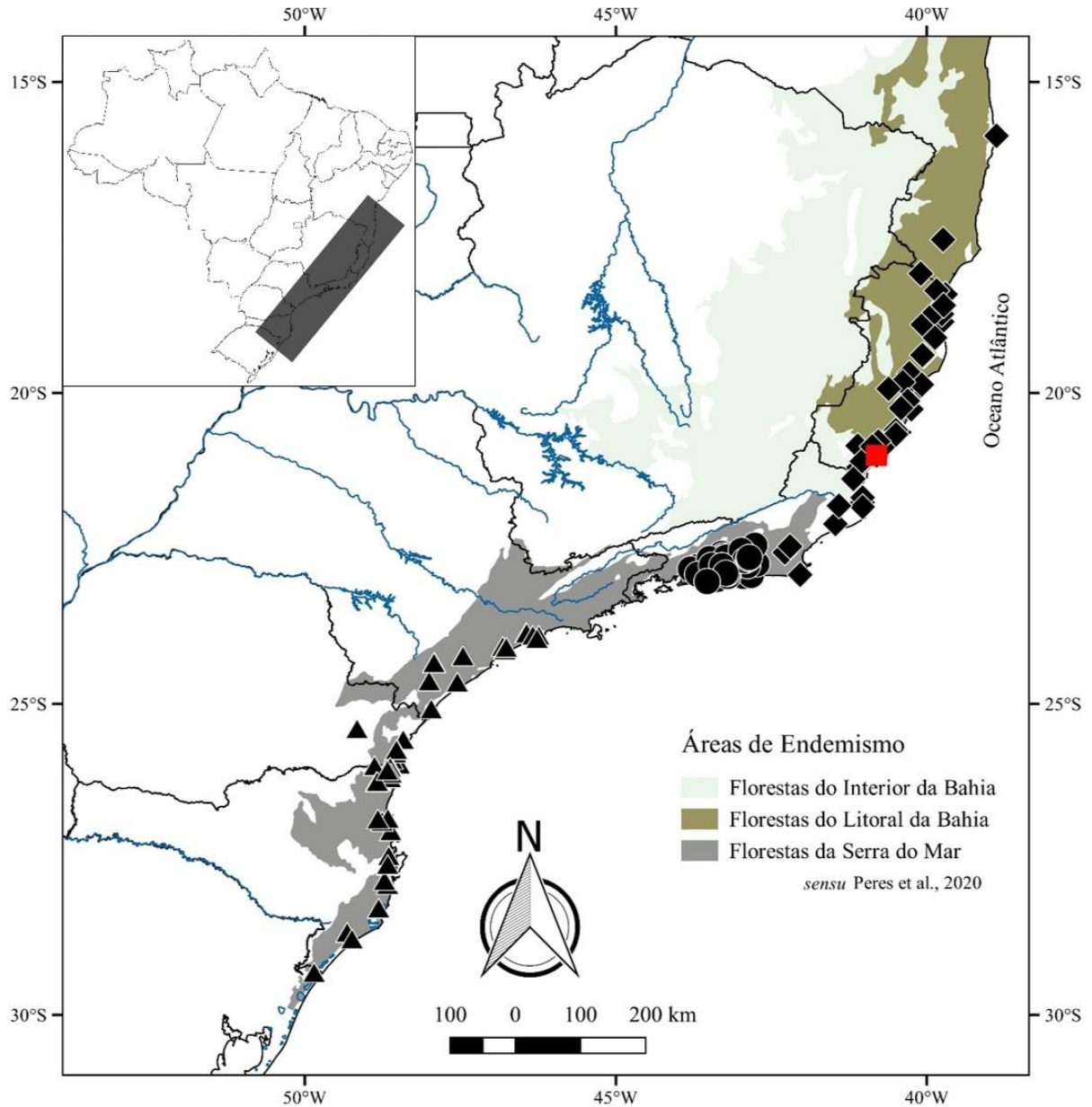
Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Decisão taxonômica. A análise da morfologia externa das populações de localidades toponímicas e circunvizinhas do holótipo de *Helicops carinicaudus* (Wied, 1824), demonstrou que essas populações apresentam diagnose congruente com a descrição original da espécie nominal. Os caracteres diagnósticos mais marcantes referem-se à presença de quilhas na metade posterior do tronco e na cauda, além da coloração dorsal estriada em tons distintos de cinza oliváceo nos espécimes preservados. Portanto, as populações atribuídas a UTO 1 ficam atreladas ao nome *Helicops carinicaudus* (Wied, 1824).

Não existem nomes disponíveis na literatura para as populações atribuídas às UTOs 2 e 3, as quais deverão ser descritas como espécies novas. Vale destacar que as UTOs 2 e 3 compreendem espécies crípticas, apresentando grande semelhança na morfologia externa (dorso verde musgo estriado, quilhas dorsais fraca a moderada e sobreposição de caracteres merísticos). No entanto, dados morfológicos de natureza contínua (diferenças estatísticas nas contagens de escamas ventrais e subcaudais), a morfologia hemipeniana muito contrastante e os limites geográficos das duas entidades corroboram-se mutuamente no sentido de reconhecer as UTOs 2 e 3 como espécies plenas. As UTOs são alopátricas (**Figura 5**) e as cadeias de montanhas da Serra do Mar e Serra da Bocaina representam barreiras geográficas entre suas populações. A divergência genética observada entre as UTOs 2 e 3 é relativamente baixa (1,7% para 16S; 3,4% para Cytb), indicando que o processo de separação entre as duas unidades deve ter ocorrido em tempo recente.

Portanto, o conjunto de dados acumulados até o momento fornece suporte consistente, permitindo reconhecer as UTOs 2 e 3 como entidades evolutivas independentes. A distância genética (3,5%) entre as populações das UTOs 1 e 2 foi significativamente alta e esse cenário é sugestivo de que um eventual isolamento entre estas UTOs pode estar associado a fatores ecológicos e ambientais, tendo em vista que não se reconhece qualquer barreira geográfica que justifique o isolamento entre as populações da porção norte (UTO1) e as populações da porção sul (UTO 2) do litoral do estado do Rio de Janeiro.

Figura 5 – Área de distribuição do complexo *Helicops carinicaudus*. As marcações cinza e amarelo ilustram as áreas de endemismos litorâneas da Mata Atlântica (*sensu* Peres et al., 2020). Os símbolos representam as localidades dos espécimes analisados de *Helicops carinicaudus* “stricto sensu” – UTO 1 (quadrados, o símbolo em vermelho indica a localidade tipo), *Helicops* sp. n. 1 – UTO 2 (círculos) e *Helicops* sp. n. 2 – UTO 3 (triângulos).



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Comparações entre espécies do complexo *Helicops carinicaudus* e demais congêneres. Dentre as linhagens propostas para o complexo *Helicops carinicaudus*, a espécie nominal (i.e., *H. carinicaudus* “stricto sensu”) difere de *Helicops* sp. n. 1 e *Helicops* sp. n. 2 por apresentar dorso cinza oliváceo estriado (chumbo) e quilhas ausentes ou vestigiais na primeira metade do tronco, mais proeminente somente no final do tronco e da cauda (vs. dorso verde musgo enegrecido e quilhas dorsais fracas a moderadas ou somente moderada ao longo

de todo o corpo). *H. carinicaudus* “stricto sensu” apresenta hemipênis com lobos alongados, espinhos aumentados concentrados nas laterais e extremidade arredondada, limite mínimo de 124 escamas ventrais, diferindo de *Helicops* sp. n. 1 (vs. hemipênis com lobos globosos medianos, disposição dos espinhos aumentados alcançam a área central do órgão e limite mínimo de 133 escamas ventrais). Com relação à presença de quilhas dorsais, *Helicops* sp. n. 1 difere de *Helicops* sp. n. 2 por exibir quilhas dorsais que variam progressivamente de fraca a moderada ao longo do corpo (vs. quilhas dorsais moderadas ao longo de todo o corpo e cauda) (**Figura 7**).

Com relação ao grupo de espécies de dorso estriado (i.e., *Helicops infrataeniatus*, *H. modestus* e *H. trivittatus*), o complexo *Helicops carinicaudus* difere de *H. infrataeniatus* por apresentar dorso cinza oliváceo estriado (chumbo), ventre com duas ou três fileiras de manchas semilunares, fórmula (19/19/17) de fileiras de dorsais não variável, hemipênis com corpo cônico, lobos medianos ou alongados bem desenvolvidos, espinhos laterais aumentados [vs. dorso verde oliva estriado, bandas e faixas ventrais longitudinais ou combinações entre as anteriores, fórmula (17–19/17–19/15–17) de fileiras de dorsais altamente variável, hemipênis com corpo globoso, lobos curtos, ausência de espinhos laterais aumentados]; nos mesmos parâmetros, difere também de *H. modestus* (vs. dorso verde oliva estriado, ausência de manchas ventrais, hemipênis com corpo globoso, lobos curtos, ausência de espinhos laterais aumentados) e de *H. trivittatus* [vs. dorso marrom esverdeado estriado, estrias largas esverdeadas, alternando com finas estrias esbranquiçadas, fórmula (21–25/21–23/21–19) de fileiras de dorsais com maior número de escamas, hemipênis com corpo cilíndrico, lobos medianos, ausência de espinhos laterais aumentados]. Finalmente, a presença de estrias dorsais distingue *H. carinicaudus* de todos os congêneres com padrão dorsal em selas (*H. angulatus*, *H. apiaka*, *H. cyclops* e *H. gomesi*), manchas ou bandas dorsais (*H. acangussu*, *H. boitata*, *H. danieli*, *H. hagmanni*, *H. leopardinus*, *H. pastazae*, *H. petersi*, *H. phantasma*, *H. polylepis*, *H. scalaris* e *H. yacu*) e dorso uniforme (*H. nentur* e *H. tapajonicus*). A seguir, apresenta-se a redescrição da forma nominal *H. carinicaudus* e das duas linhagens do complexo sem nomes disponíveis a serem descritas formalmente.

***Helicops carinicaudus* (Wied, 1824)**

Coluber carinicaudus (Holotype: AMNH 3365).— Wied, 1824: 666; Wied, 1825: 300, (Rio Itapemirim, Espírito Santo, Brasil); Wied, 1827: 61–62, (Rio Itapemirim, Espírito Santo, Brasil).

Helicops carinicaudus.— Wagler, 1828: Tab VII: 8 (Bahia [= “província da Bahia, próximo ao rio Itapemirim”], Brasil); Wagler, 1830: 170–171 (América); Fitzinger, 1843: 25 (América [em parte]); Gray, 1849: 71 (América do Norte [erro]); Jan, 1864: 246 (Brasil); Boulenger, 1886: 435–436 (Rio Grande do Sul); Deiques & Cechin, 1991: 317 (Espírito Santo e Rio de Janeiro [em parte]); Lema, 1994: 85 (Espírito Santo [em parte]); Wallach et al., 2014: 321 (Espírito Santo e Rio de Janeiro, [em parte]).

Homalopsis carinicauda.— Schlegel, 1837: 172, Vol. I (Américas [em parte]).

Homalopsis carinicauda.— Schlegel, 1837: 350–351, Vol. II (São Paulo, Brasil [em parte]).

Helicops carinicaudus.— Duméril, Bribon, Duméril, 1854: 745–746 (Bahia, São Paulo, Brasil [em parte]).

Helicops carinicauda.— Günther, 1861: 427 (sul do Brasil [em parte]); Boulenger 1893: 276–277 (Brasil).

Helicops carinicaudus triserialis.— Lindholm in Lampe & Lindholm, 1902; Köhlen & Güsten, 2007: 284–285; Danilov, 2019: 262.

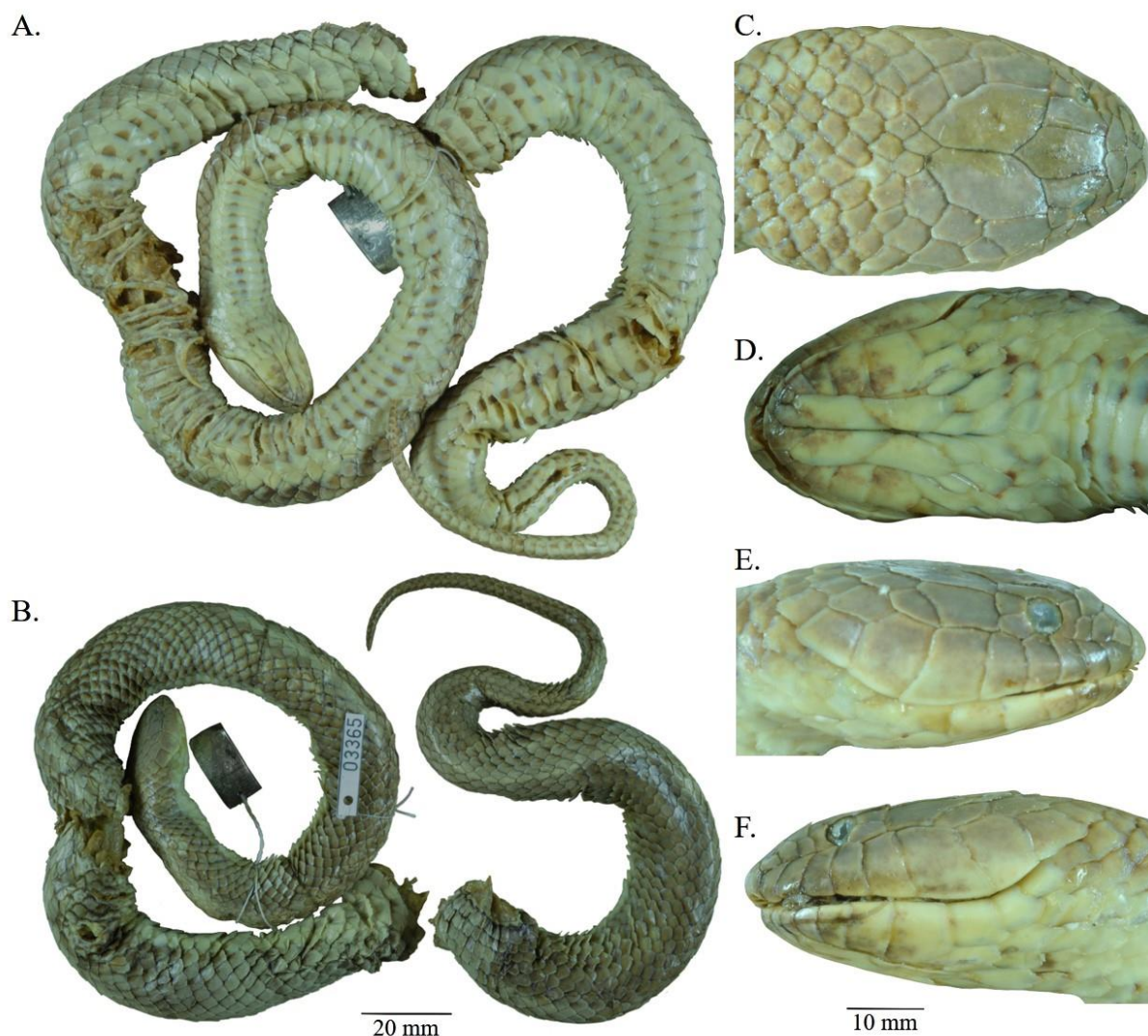
Helicops carinicauda (Wied) var. *infrataeniatus* Jan.— Griffin 1916: 179; Lema, 1958: 25–27.

Helicops carinicaudus carinicaudus Wied-Neuwied.— Lema, 1958: 25–27.

Holótipo: Espécime adulto AMNH 3365 (**Figura 6**), coletado as margens do Rio Itapemirim (21°00’S, 40°49’W, Vanzolini & Myers, 2015), estado do Espírito Santo, Brasil (A.M.P. zu Wied-Neuwied, 26 Nov.–19 Dec. 1815; ver Wallach et al., 2014).

Diagnose. *Helicops carinicaudus* distingue de todos os congêneres pela combinação única dos seguintes caracteres: (1) 19/19/17 fileiras de escamas dorsais; (2) quilhas dorsais ausentes ou vestigiais na metade anterior do tronco, moderadas na metade posterior do tronco e na cauda; (3) ventrais 127–146 (127–137 em machos, 131–146 em fêmeas); (4) subcaudais 43–69 (55–69 em machos, 43–60 em fêmeas); (5) ausência de quilhas nas subcaudais; (6) supralabiais 8/8, 3^a–4^a em contato com a órbita; (7) infralabiais 10/10; (8) intergeniais ausentes; (9) nasal semidividida; (10) uma pré-ocular; (11) duas pós-oculares; (12) dentes maxilares 16–19 + 2; (13) hemipênis com lobos longos, extremidades arredondadas e franjas bem desenvolvidas, corpo do órgão alongado e espinhos laterais aumentados; (14) dorso cinza oliváceo escuro estriado, sete estrias que se alternam entre tonalidades de cinza oliváceo claro e enegrecidas; (15) ventre creme amarelado, com duas fileiras de manchas semilunares (eventualmente pode apresentar uma terceira fileira de manchas menores na linha mediana).

Figura 6 – Vistas ventral (A), dorsal (B) e detalhes da cabeça (C–F) do holótipo de *Helicops carinicaudus* (AMNH 3365), um espécime adulto (comprimento total = 909 mm), coletado pelo príncipe Maximilian Wied–Neuwied, em 1815, às margens do Rio Itapemirim, estado do Espírito Santo, Brasil.



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Redescrição do Holótipo. Macho adulto, corpo robusto, cauda intacta; cabeça robusta e elíptica, distinta do pescoço; focinho arredondado; olhos pequenos, deslocados dorsalmente; pupila arredondada; rostral pentagonal, visível de cima; internasal única, triangular; internasal em contato com a rostral, nasal e pré-frontais; pré-frontais pareadas, grosseiramente pentagonal; pré-frontais mais largas do que longas, em contato com internasal, nasais, loreais, pré-oculares, supraoculares e frontal; frontal pentagonal, claramente mais longa do que larga; frontal em contato com pré-frontais, supraoculares e parietais; supraoculares mais longas do que largas, forma irregular com cinco bordas; supraoculares em contato com pré-oculares, pré-frontais, frontal, parietal, pós-ocular superior e margem dorsal do olho; parietais pareadas, mais longas do que largas, forma irregular; parietais em contato com a frontal, supraoculares, pós-oculares superiores e inferiores, temporais primária e secundária superior e dorsais anteriores; nasal

semidividida, em contato com rostral, internasal, pré-frontal, loreal e 1ª e 2ª supralabiais; narina claramente deslocada em direção à margem lateral da internasal, com sutura nasal estendendo-se até a margem anterior da 1ª supralabial; nasal deslocada dorsalmente, totalmente visível em plano dorsal; loreal ligeiramente trapezoidal, em contato com a nasal, pré-frontal, pré-ocular e 2ª supralabial; oculares 1/2; pré-ocular pentagonal, forma irregular, ligeiramente mais alto que comprida, em contato com loreal, pré-frontal, supraocular, 3ª supralabial e margem anterior do olho; pós-ocular superior grosseiramente trapezoidal, em contato com supraocular, parietal, temporal primária, pós-ocular inferior e margem posterior do olho; pós-ocular inferior grosseiramente trapezoidal, em contato com pós-ocular superior, temporal primária, margens superiores da 4ª e 5ª supralabiais e margem posterior do olho; temporais 1 + 2 + 3, todas ligeiramente pentagonais; temporais primárias, em contato com pós-oculares, parietais, temporais secundárias, 5ª e 6ª supralabiais; temporal secundária superior, em contato com temporal primária, parietal, temporal secundária inferior e margem anterior das três temporais terciárias; temporal secundária inferior, em contato com temporal primária, temporal secundária superior, temporal terciária inferior e 6ª à 7ª supralabiais; temporal terciária superior em contato com temporal secundária superior, temporal terciária intermediária e parietal; temporal terciária intermediária em contato com o temporais secundárias superior, temporais terciárias superior e inferior; temporais terciária inferior em contato com temporais secundárias superior e inferior, temporais terciárias intermediárias e 7ª–8ª supralabiais; margens posteriores de todos as temporais terciárias em contato com as primeiras dorsais do flanco; supralabiais 8/8, 3ª–4ª com órbita; 6ª–7ª supralabiais maiores; 5ª–8ª supralabiais, todas em contato com as temporais; infralabiais 10/10; mental ligeiramente triangular; dois pares de mentonianas, margens internas do primeiro par em contato na linha mediana posteriormente a mental; maiores infralabiais 5ª–6ª; 1ª–5ª infralabiais em contato com as mentonianas anteriores, 5ª–6ª em contato com as mentonianas posteriores.

Dorso cinza desbotado, com estrias vestigiais distinguíveis apenas pela intensidade diferente das respectivas tonalidades; base das escamas dorsais marcadas por pigmentação enegrecida; ventre creme claro, alcançando as duas primeiras fileiras de dorsais; duas fileiras varaventrais de manchas semilunares ornamentam as ventrais e subcaudais; terceira fileira de manchas semilunares menores na linha mediana do ventre, dispostas a partir do segundo terço do tronco; dorso da cabeça com coloração levemente escurecida, se estendendo sobre as quatro primeiras supralabiais; 5ª–8ª supralabiais marrom claro; margem inferior da 3ª–8ª supralabiais creme claro; 1ª–5ª infralabiais exibe pigmentação marrom esparsa, mesclado com tonalidade

creme claro; sobre 6^a–8^a infralabiais e mentonianas predomina a tonalidade creme claro, com pigmentos marrom esparsos.

Figura 7 — Detalhes do dorso (acima), ventre (intermediário) e das faces sulcada e assulcada (abaixo) do hemipênis evertido e parcialmente expandido de representantes do complexo *Helicops carinicaudus* [A: *Helicops carinicaudus* “stricto sensu”, MBML 3848 (IBSP 88629, hemipênis); B: *Helicops* sp. n. 1, MNRJ 13123 (MNRJ 27150, hemipênis); C: *Helicops* sp. n. 2, IBSP 90428 (IBSP 81628, hemipênis)].



Fonte: Moraes-da-Silva et al., 2022.

Variações merísticas e morfométricas (n= 76).— Maior espécime uma fêmea (MBML 2185; comprimento rostro-cloacal = 989 mm, comprimento da cauda: 178 mm) coletado em Guarapari, estado do Espírito Santo; maior macho HN-MAP 656 (comprimento rostro-cloacal = 618 mm, comprimento da cauda = 216 mm) coletado em Campo dos Goytacazes, estado do Rio de Janeiro. Ventrals 124–146 [em machos 124–137 (129.38 ± 3.00 , 37) em fêmeas 131–146 (136.71 ± 3.88 , 38)]; subcaudais 43–69 [em machos 55–69 (60.50 ± 3.25 , 34), em fêmeas 43–60 (49.54 ± 3.56 , 35)]; comprimento rostro-cloacal 291–989 mm [em machos 291–618 mm (457.38 ± 73.68 , 32), em fêmeas 358–989 mm (638.42 ± 164.77 , 33)]; comprimento da cauda 78–216 mm [em machos 84–216 mm (147.24 ± 28.42 , 29), em fêmeas 78–184 mm (134.23 ± 30.14 , 31)]; comprimento da cabeça 18.38–42.12 mm [em machos

18.40–29.97 mm (23.14 ± 2.65 , 28), em fêmeas 18.38–42.12 mm (29.46 ± 6.28 , 31)]; distância entre a rostral e o olho 3.91–9.07 mm [em machos 3.91–6.87 mm (5.38 ± 0.65 , 27), em fêmeas 4.22–9.07 mm (6.40 ± 1.27 , 31)]; distância entre a narina e o olho 2.25–5.13 mm [em machos 2.25–4.15 mm (3.04 ± 0.44 , 27), em fêmeas 2.52–5.13 mm (3.68 ± 0.69 , 31)]; largura da cabeça 8.71–24.32 mm [em machos 8.71–18.85 mm (13.05 ± 2.08 , 27), em fêmeas 10.84–24.32 mm (17.13 ± 4.11 , 30)]; altura da cabeça 7.03–17.77 mm [em machos 7.12–13.05 mm (9.68 ± 1.28 , 25), em fêmeas 7.03–17.77 mm (11.38 ± 2.72 , 30)]; largura do pescoço 5.91–18.20 mm [em machos 5.91–12.15 mm (8.81 ± 1.37 , 28), em fêmeas 7.03–18.20 mm (11.66 ± 3.02 , 30)]; distância entre narinas 1.98–4.33 mm [em machos 2.21–3.62 (2.70 ± 0.34 , 27), em fêmeas 1.98–4.33 mm (3.08 ± 0.60 , 30)]; distância entre loreais 4.87–10.42 mm [em machos 4.87–7.80 mm (6.07 ± 0.75 , 25), em fêmeas 5.04–10.42 mm (7.180 ± 1.44 , 31)]; diâmetro do olho 2.43–4.29 mm [em machos 2.43–3.92 mm (3.08 ± 0.33 , 27), em fêmeas 2.47–4.29 mm (3.28 ± 0.46 , 31)]; distância entre os olhos 6.06–11.62 mm [em machos 6.06–8.62 mm (7.21 ± 0.65 , 27), em fêmeas 6.40–11.62 mm (8.48 ± 1.40 , 31)]; diâmetro no meio do corpo 9.45–26.13 mm [em machos 9.45–19.27 mm (12.78 ± 2.37 , 25), em fêmeas 11.12–26.13 mm (16.78 ± 4.03 , 28)]. Fileiras de escamas dorsais 19/19/17; supralabiais 8/8 (n = 73, 94% da amostra), [variantes: 7/7 (n = 1), 7/8 (n = 2)]; supralabiais com órbita ocular 3^a–4^a/3^a–4^a (n = 67, 87% da amostra), 3^a/3^a (n = 1), 4^a/4^a (n = 3) [variantes: 3^a–4^a/4^a (n = 2)]; infralabiais 10/10 (n = 63, 83% da amostra) [variantes: 9/10 (n = 2), 10/11 (n = 5)]; infralabiais com mentoniana anterior 1–5/1–5 (n = 68, 86% da amostra) [variantes: 1–4/1–4, 1–4/1–6, 1–5/1–6 (n = 5)], e posterior mentoniana 5–6/5–6 (n = 68, 87% da amostra) [variantes: 5–6/6–7 (n = 5)]; anal dividida (toda a amostra); nasal semidividida (toda a amostra); loreal presente (toda a amostra); pré-oculares/pós-oculares 1/2 (n = 75) [variantes: 1+2 (n = 1)]; temporais primária 1/1 (n = 76); temporal secundária 2/2 (n = 70) [variantes: 1/2 (n = 1), 2/3 (n = 3)]; dentes maxilares 16–19 + 2.

Padrão de coloração em espécimes preservados. Dorso da cabeça cinza oliváceo escuro, margem externa dos escudos cefálicos cinza escuro; supralabiais exibem bordas superiores cinza escuro, se tornando progressivamente creme amarelado em direção linha da boca; 4^a–7^a supralabiais quase totalmente creme amarelado; rostral creme amarelado, com borda superior cinza escuro; infralabiais predominantemente creme amarelado, 1^a–5^a infralabiais e sinfísal podem apresentar pigmentação enegrecida esparsa; face ventral da cabeça com pontos enegrecidos esparsos; dorso cinza escuro oliváceo, acompanhando o tom da cabeça, com sete estrias irregulares, na maioria das vezes distinguíveis apenas sob iluminação direta; as estrias mais escuras são formadas por pequenos pontos sequenciais enegrecidos, maiormente restritos à base e/ou aos limites das escamas dorsais; as estrias da região vertebral geralmente mais

estreitas do que as estrias laterais. Ventre creme amarelado, alcançando a primeira e a margem inferior da segunda fileira de dorsais na região paraventral; eventualmente alguns espécimes podem simultaneamente apresentar fundo creme e pigmentação enegrecida esparsa ou concentrada sobre a extensão das escamas ventrais; duas fileiras paralelas de manchas semilunares sobre as escamas ventrais, podendo haver uma terceira fileira de manchas semilunares menores na linha mediana do ventre, geralmente presente a partir do segundo terço do tronco; o ventre da cauda exhibe duas fileiras de manchas semilunares, convergindo para uma única fileira a partir da metade até o final da cauda (eventualmente pode não haver manchas a partir da metade até o final da cauda).

Morfologia hemipeniana. Descrição baseada em hemipênis retirados de espécimes preservados, evertidos e expandidos (MNRJ 4942, IBSP 88629 e 88635). Hemipênis fortemente bilobado, não caliculado, hemicapitado, sulco capítular raso; corpo cônico alongado; lobos alongados, divergentes, bem desenvolvidos, cerca de um terço do tamanho do órgão, disco apical ausente; ápice dos lobos arredondados; lobos ornamentados com seis ou sete fileiras de franjas, ornamentadas por pequenos espinhos; franjas orientadas diagonalmente, intercaladas por regiões pregueadas; presença de dupla franja diagonal na face assulcada entre os espinhos aumentados e na base dos lobos; espinhos aumentados nos flancos, crescentes da base para a região próxima aos lobos; faces assulcada e sulcada ornamentadas por pequenos espinhos, dispersos proporcionalmente na região mediana do corpo do órgão; base repleta de espículas, sendo mais numerosas na face sulcada; pequena bolsa basal presente; sulco espermático raso, fortemente bifurcado, orientado centrifugalmente; a bifurcação inicia-se na região mais proximal da base, se estendendo ao longo do corpo do órgão, seguindo orientação lateral terminando no ápice lobular.

Distribuição geográfica e habitat. *Helicops carinicaudus* (Wied, 1824) tem ocorrência aparentemente restrita a uma área com vegetação típica de restinga na Mata Atlântica, ocorrendo do sul do estado da Bahia, Espírito Santo até a região central do estado do Rio de Janeiro. As populações de *H. carinicaudus* “stricto sensu” ocorrem somente em localidades de uma estreita faixa litorânea da Mata Atlântica, em altitudes inferiores a 200 m acima do nível do mar.

Comentários. Wied (1824) descreveu *Helicops carinicaudus* (originalmente no gênero *Coluber*), na obra intitulada Verzeichniss der Amphibien (Wied, 1824: 666). No entanto, é comum encontrar na literatura a referência “Wied, 1825” como ano da descrição original de *H. carinicaudus* (e.g., Peters & Orejas-Miranda, 1970; Deiques & Cechin, 1991; Wallach et al., 2014; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021). Vanzolini & Myers (2015) analisaram o material

coletado pelo príncipe Maximilian Wied-Neuwied e concluíram que *H. carinicaudus* foi descrita em 1824 (Wied, 1824: 666; Vanzolini & Myers, 2015; Costa & Bérnils, 2015). Portanto, com base nas informações da literatura histórica e nos dados levantados pelo presente estudo, fica a referência “Wied, 1824” como ano da descrição original de *H. carinicaudus*.

Normalmente, no gênero *Helicops* a contagem de fileiras de dorsais no meio do tronco é sempre um número ímpar, salvo nos casos de anomalias das escamas dorsais. Invariavelmente, a literatura reporta 19 fileiras de escamas dorsais no meio do tronco para *H. carinicaudus*, exceto na referência Wied (1825), único registro na literatura em que foi reportado 18 fileiras de dorsais para a espécie (Wied, 1825: 300–304).

A literatura traz o nome subespecífico *Helicops carinicaudus triserialis* na lista sinonímica de *H. carinicaudus* (e.g., Wallach et al., 2014: 322), embora o uso do nome “*triserialis*” seja conhecido apenas por ocasião da sua descrição (Lampe & Lindholm, 1902: 16–17). Segundo a literatura, o holótipo de *H. c. triserialis* foi perdido (Deiques & Cechin 1990; Ceia 1993; Köhler & Güsten, 2007) e outras informações sobre o suposto táxon, são inexistentes. Em resumo, a diagnose apresentada na descrição de *H. c. triserialis* (i.e., presença de três faixas ventrais na região anterior do tronco e manchas na região posterior do ventre) é compatível com uma das formas de variação de *H. infrateniatus* Jan, 1864.

Os problemas taxonômicos envolvendo *Helicops carinicaudus* e *H. infrateniatus* remontam ao século XIX. Durante muito tempo a taxonomia dessas duas espécies permaneceu instável, resultando na alocação de *H. infrataeniatus* como subespécie ou variedade de *H. carinicaudus*, sempre na sua sinonímia (Boulenger, 1893; Griffin, 1916; Lema, 1958; Deiques & Cechin, 1991). Em tese, as inconsistências taxonômicas entre os táxons, derivaram de interpretações equivocadas do polimorfismo de *H. infrataeniatus*, que expressa grande variação do padrão de manchas ventrais e sobreposição de contagens de escamas (Cope, 1877, 1885; Boulenger, 1893; Lema, 1958; Ceia, 1993). A taxonomia atrelada ao tema só foi pacificada no final do século XX, quando Deiques & Cechin (1991) elevaram as subespécies *H. c. carinicaudus* e *H. c. infrataeniatus* ao status de espécies plenas (Deiques & Cechin, 1991: 317).

Helicops sp. n. 1

Helicops carinicaudus.— Deiques & Cechin, (1991: 317, Rio de Janeiro [em parte]); Lema, (1994: 85, litoral sudeste do Brasil [em parte]); Yuki, (1994: 203, região sudeste do Brasil [em parte]); Yuki & Lema, (2005: 104, litoral sudeste do Brasil [em parte]); Wallach et al., (2014: 321, Rio de Janeiro [em parte]); Citeli et al., (2016: 24, Niterói, Rio de Janeiro).

Helicops carinicauda carinicauda.— Lema, (1958: 20, Rio de Janeiro [em parte])

Diagnose. *Helicops* sp. n. 1 se distingue dos membros do gênero *Helicops* pela combinação dos seguintes caracteres morfológicos: (1) fileira de escamas dorsais 19/19/17; (2) quilhas dorsais variando de fraca a moderada; (3) escamas ventrais 133–148 (em machos 133–143, em fêmeas 137–148); (4) escamas subcaudais 48–69 (em machos 61–69, em fêmeas 48–55); (5) ausência de quilhas nas subcaudais; (6) supralabiais 8/8, 3^a–4^a ou 4^a com órbita; (7) infralabiais 10/10; (8) intergeniais ausentes; (9) nasal semidividida; (10) uma pré-ocular; (11) duas pós-oculares; (12) dentes maxilares 16–18 + 2; (13) hemipênis com corpo cônico, espinhos aumentados nas laterais do órgão, lobos medianos e globosos, com cálices profundos na base; (14) dorso verde musgo, com estrias dorsais regulares, alternando entre tons de verde musgo claro e enegrecido; (15) ventre creme claro, com duas fileiras de manchas semilunares (eventualmente pode apresentar uma terceira fileira de manchas menores na linha mediana).

Variações merísticas e morfométricas (n= 48).— Maior exemplar uma fêmea MNRJ 20759 (comprimento rostro-cloacal: 1135 mm, comprimento da cauda: 205 mm), maior macho MNRJ 26625 (comprimento rostro-cloacal: 692 mm, comprimento da cauda: 197 mm), ambos coletados em Duque de Caxias, estado do Rio de Janeiro. Ventrais 133–148 [em machos 133–143 (137.96 ± 2.51, 24), em fêmeas 137–148 (143.48 ± 2.86, 23)]; subcaudais 48–69 [em machos 61–69 (64.32 ± 2.25, 22), em fêmeas 48–55 (51.45 ± 2.40, 22)]; comprimento rostro-cloacal 347–1135 mm [em machos 347–692 mm (480.05 ± 87.42, 20), em fêmeas 368–1135 mm (717.45 ± 239.44, 20)]; comprimento da cauda 73–205 [79–197 mm em machos (145.29 ± 30.97, 17), em fêmeas 73–205 mm (148.89 ± 42.97, 19)]; comprimento da cabeça 17.39–43.07 mm [em machos 19.11–26.39 mm (22.21 ± 2.42, 15), em fêmeas 17.39–43.07 mm (30.70 ± 7.83, 19)]; distância entre a rostral e o olho 4.30–9.83 mm [em machos 4.30–7.03 mm (5.39 ± 0.74, 17), em fêmeas 4.81–9.83 mm (7.11 ± 1.70, 18)]; distância entre a narina e o olho 2.62–5.68 mm [em machos 2.62–4.21 mm (3.24 ± 0.46, 16), em fêmeas 2.69–5.68 mm (4.24 ± 0.97, 18)]; largura da cabeça 9.37–28.87 mm [em machos 9.51–17.53 (12.60 ± 2.14, 15), em fêmeas 9.37–28.87 mm (19.13 ± 6.19, 19)]; altura da cabeça 6.83–18.31 mm [em machos 6.38–11.20 mm (8.72 ± 1.29, 15), em fêmeas 6.83–18.31 mm (12.65 ± 3.64, 19)]; largura do pescoço 6.06–19.07 mm [em machos 6.06–12.84 mm (8.52 ± 1.95, 16), em fêmeas 6.71–19.07 mm (12.66 ± 4.35, 19)]; distância entre narinas 1.77–4.46 mm [em machos 1.77–3.86 mm (2.85 ± 0.51, 16), em fêmeas 2.22–4.46 mm (3.47 ± 0.73, 18)]; distância entre loreais 4.66–10.68 mm [em machos 4.66–8.30 mm (6.09 ± 1.00, 17), em fêmeas 4.89–10.68 mm (8.17 ± 1.95, 18)]; diâmetro do olho 2.47–4.37 mm [em machos 2.48–3.66 mm (3.03 ± 0.32, 15), em fêmeas 2.47–4.37 mm

(3.52 ± 0.66 , 15)]; distância entre os olhos 5.81–12.25 mm [em machos 5.81–9.42 mm (7.16 ± 0.97 , 17), em fêmeas 6.31–12.25 mm (9.34 ± 2.03 , 17)]; diâmetro no meio do corpo 8.39–28.66 mm [em machos 8.39–16.36 mm (12.22 ± 2.09 , 16), em fêmeas 8.51–28.66 mm (17.29 ± 5.88 , 18)]. Fileiras de escamas dorsais 19/19/17; anal dividida; nasal semidividida; loreal presente; supralabiais 8/8 ($n = 48$); supralabiais com órbita ocular 3^a – $4^a/3^a$ – 4^a ($n = 20$), $4^a/4^a$ ($n = 19$) [variantes: iii–iv/iv ($n = 7$)]; infralabiais 10/10 ($n = 46$, 96% da amostra) [variantes: 9/10 ($n = 1$), 10/11 ($n = 1$)]; infralabiais com mentoniana anterior 1–5/1–5 ($n = 48$) e posterior mentoniana 5–6/5–6 ($n = 48$); anal dividida; nasal semidividida; loreal presente; pré-oculares/pós-oculares 1/2 ($n = 48$); uma temporal primária ($n = 48$); duas temporais secundárias ($n = 47$), [variante: ($n = 1$)]; dentes maxilares pré-diastemais 16–18 + 2.

Padrão de coloração em espécimes preservados. Dorso da cabeça verde musgo enegrecido, margem externa dos escudos cefálicos sutilmente enegrecidas; borda inferior das supralabiais creme amarelado; 3^a – 8^a supralabiais predominantemente creme amarelado; margem inferior da rostral creme; infralabiais predominantemente creme, com os dois primeiros pares e a sinfisa apresentando vestígios de pigmentação enegrecida; face ventral da cabeça creme, eventualmente podendo apresentar pigmentação enegrecida esparsa; dorso verde musgo enegrecido, com sete estrias longitudinais, que se alternam entre tons de verde musgo claro e enegrecido; na região vertebral as estrias escuras tendem a ser mais estreitas, sendo mais largas e destacadas nas laterais. Ventre creme claro, coloração de fundo alcança as duas primeiras fileiras de dorsais na região paraventral e raramente pode atingir a borda inferior da terceira fileira de dorsais (somente no primeiro terço do tronco); o ventre pode apresentar pigmentação enegrecida esparsa ou concentrada sobre as escamas ventrais; presença de duas ou três fileiras de manchas semilunares sobre as escamas ventrais (a terceira fileira de manchas semilunares são menores e irregulares, dispostas na linha mediana do ventre e restrita à porção intermediária do tronco); ventre da cauda exibe duas fileiras de manchas semilunares, convergindo para formar uma única fileira a partir da metade até o final cauda (eventualmente o último terço da cauda pode não apresentar manchas).

Morfologia hemipeniana. Descrição baseada em órgãos totalmente evertidos e parcialmente expandidos (MNRJ 4299 e 27150). Hemipênis bilobado, bicaliculado, bicapitado, sulco capitular profundo; hemipênis com corpo cônico; lobos globosos, divergentes, bem desenvolvidos, apresentando aproximadamente cerca de um terço do tamanho total do órgão; disco apical presente, com vestígios de cálices membranosos; lobos ornamentados por fileiras de franjas membranosas, ornamentadas por pequenos espinhos; ápices dos lobos projetados diagonalmente; franjas levemente projetadas na diagonal, intercaladas por cálices profundos;

presença de cálices profundos na base dos lobos; uma fileira de pequenos espinhos na região intralobular; espinhos laterais aumentados, alcançando parcialmente parte da região central do corpo do órgão; faces assulcada e sulcada ornamentada por espículas na região mediana do órgão e por cálices vestigiais na região proximal; bolsa basal presente; base do órgão ornamentada por espículas e pequenos espinhos em ambas as faces; sulco espermático raso, bifurcado, orientado centrifugalmente; presença de uma fileira de espinhos ao longo da margem externa do sulco espermático; divisão do sulco espermático na região proximal do órgão; os ramos do sulco espermático assume bruscamente uma orientação lateral em direção ao disco apical, se encerrando na área central do disco.

Distribuição geográfica e habitat. *Helicops* sp. n. 1 tem ocorrência restrita à porção do sul do estado do Rio de Janeiro, em áreas de restingas na Mata Atlântica. Tecnicamente, a restrição geográfica de *Helicops* sp. n. 1, coincide com o limite norte da área de endemismo da Serra do Mar, tendo as cadeias de montanhas da Serra do Mar e da Bocaina como potencial barreira física natural, limitando a sua dispersão meridional.

Comentários. Os registros de distribuição encontrados na literatura associam a espécie a *Helicops carinicaudus* (Hoogmoed, 1997; Gonçalves et al., 2007; Pontes et al., 2009; Salles & Silva-Soares, 2010; Vrcibradic et al., 2011; Citeli et al., 2016; Olivera et al., 2020).

Helicops sp. n. 2

Homalopsis carinicauda.— Schlegel, (1837: 350–351, São Paulo [em parte]).

Helicops carinicaudus.— Duméril, Bribon, Duméril, (1854: 745–746, São Paulo [em parte]).

Helicops carinicauda.— Günther, (1861: 427, sul do Brasil [em parte]).

Helicops carinicaudus.— Deiques & Cechin, (1991: 313–326, litoral sudeste do Brasil [em parte]); Wallach et al. (2014: 321, Paraná, Santa Catarina, São Paulo e Rio Grande do Sul [em parte]).

Helicops carinicauda carinicauda.— Lema, (1958: 21, estado do Rio Grande do Sul, São Paulo, Brasil [em parte]).

Características diagnósticas. *Helicops* sp. n. 2 distingue dos membros do gênero *Helicops* pela combinação única dos seguintes caracteres morfológicos: (1) fileira de escamas dorsais 19/19/17; (2) quilhas dorsais moderada; (3) escamas ventrais 125–148 (em machos 125–142, em fêmeas 135–148); (4) escamas subcaudais 50–71 (em machos 54–71, em fêmeas 50–62); (5) ausência de quilhas nas subcaudais; (6) supralabiais 8/8, 3ª–4ª ou somente 4ª com órbita; (7) infralabiais 10/10; (8) intergeniais ausentes; (9) nasal semidividida; (10) uma pré-

ocular; (11) duas pós-oculares; (12) dentes maxilares 17–18 + 2; (13) hemipênis com corpo cônico, presença de espinhos laterais aumentados, lobos longos, extremidades arredondadas e franjas bem desenvolvidas; (14) dorso verde musgo enegrecido, com estrias dorsais regulares, alternado entre tonalidades claras e enegrecidas; (15) ventre creme claro, com duas fileiras de manchas semilunares nas laterais, eventualmente podendo exibir uma terceira fileira de manchas menores na linha mediana do ventre.

Variação merística e morfométrica (n= 104).— Maior exemplar uma fêmea MZUSP 2139; (comprimento rostro-cloacal: 1011 mm, comprimento da cauda: 220 mm), maior macho MZUSP 21400 (comprimento rostro-cloacal: 632 mm, comprimento da cauda: 209 mm) ambos coletado em Setes Barras, estado de São Paulo. Ventrais 125–148 [em machos 125–142 (133 ± 4.02 , 46), em fêmeas 135–148 (139 ± 3.11 , 52)]; subcaudais 50–71 [em machos 54–71 (65 ± 3.82 , 35), em fêmeas 50–62 (54 ± 2.53 , 46)]; comprimento rostro-cloacal 303–1013 mm [em machos 303–643 mm (463 ± 98.81 , 40), em fêmeas 395–1013 mm (698 ± 142.43 , 40)]; comprimento da cauda 65–220 mm [em machos 65–218 mm (152 ± 35.51 , 40), em fêmeas 73–220 mm (156 ± 30.35 , 38)]; comprimento da cabeça 18.36–41.03 mm [em machos 18.36–28.33 mm (22.88 ± 2.95 , 40), em fêmeas 21.22–41.03 (31.84 ± 4.55 , 37)]; distância entre a rostral e o olho 3.93–9.45 mm [em machos 3.93–6.58 mm (5.26 ± 0.80 , 39), em fêmeas 4.81–9.45 mm (7.07 ± 1.02 , 36)]; distância entre a narina e o olho 2.51–5.48 mm [em machos 2.51–3.93 mm (3.16 ± 0.46 , 39), em fêmeas 2.89–5.48 mm (4.28 ± 0.57 , 36)]; largura da cabeça 8.85–26.71 mm [em machos 8.85–17.67 mm (12.71 ± 2.21 , 39), em fêmeas 10.83–26.71 mm (18.54 ± 3.38 , 36)]; altura da cabeça 6.18–15.97 mm [em machos 6.18–12.30 mm (8.77 ± 1.54 , 39), em fêmeas 8.11–15.97 mm (12.67 ± 1.94 , 33)]; largura do pescoço 4.91–16.52 mm [em machos 4.91–11.15 (8.29 ± 1.70 , 39), em fêmeas 6.53–16.42 (12.03 ± 2.28 , 36)]; distância entre narinas 2.04–4.78 mm [em machos 2.04–3.85mm (2.74 ± 0.41 , 40), em fêmeas 2.42–4.78 mm (3.58 ± 0.52 , 36)]; distância entre loreais 4.01–10.31 mm [em machos 4.01–7.73 mm (5.80 ± 0.96 , 40), em fêmeas 5.32–10.31 mm (7.87 ± 1.14 , 36)]; diâmetro do olho 2.26–4.29 mm [em machos 2.26–3.81 mm (2.95 ± 0.36 , 40), em fêmeas 2.47–4.29 mm (3.52 ± 0.40 , 36)]; distância entre os olhos 5.24 – 11.43 mm [em machos 5.24–8.84 mm (7.02 ± 0.97 , 40), em fêmeas 6.61–11.43 mm (9.24 ± 1.12 , 36)]; diâmetro no meio do corpo 6.91–26.81 mm [em machos 6.91–19.38 mm (12.78 ± 2.92 , 41), em fêmeas 11.55–26.81 mm (19.32 ± 3.58 , 36)]. Fileiras de escamas dorsais 19/19/17; supralabiais 8/8 (n= 96, 92% da amostra) [variantes: 8/9 (n= 6)]; supralabiais com órbita ocular 3^a–4^a (n= 45), 4^a (n= 49) [variantes: 4–5/4–5; 3–4e/4d; 3–4d/4–5e; 4e/4–5d; 4–5d/4e; 3–4d/4e; 4d/4–5e (n= 8)]; infralabiais 9/9 (n = 1), 10/10 (n = 81, 78% da amostra) 11/11 (n = 5), [variantes: 9/10; 10/11 (n= 15)]; infralabiais com mentoniana anterior 1–5 (n = 89, 85%

da amostra); 1–6 (n = 3) [variantes: 1–4/1–5; 1–5/1–6 (n = 8)], e posterior mentoniana 5–6/5–6 (n = 87, 84% da amostra), 5–7/5–7 (n = 1); 6–7/6–7 (n = 2) [variantes: 4–5/5–6; 5–6/6–7 (n = 10)]; anal dividida; nasal semidividida; loreal presente; uma pré-ocular; duas pós-oculares; uma temporal primária (n = 100, 96% da amostra) [variantes: 1+2 (n = 1), 2/2 (n = 1)]; duas temporais secundárias (n = 98, 94% da amostra) [variantes: 1/1 (n = 2), 2+3 (n = 1); 1+2 (n = 1)]; dentes maxilares 17–19 + 2.

Coloração em espécimes preservados. A coloração *Helicops* sp. n. 1 e *Helicops* sp. n. 2 é muito semelhante, embora haja diferenças muito sutis. Dorso da cabeça verde musgo escuro, margem externa dos escudos cefálicos enegrecidas; borda inferior das supralabiais é creme e com frequência ocupa a maior proporção da 4^a–7^a supralabiais; borda inferior da rostral creme; dois primeiros pares de infralabiais e sinfusal esverdeadas, com vestígios de pigmentação enegrecida; face ventral da cabeça creme, com pigmentação enegrecida esparsa. Dorso verde musgo enegrecido, com sete estrias longitudinais regulares e fracamente visíveis; as estrias alternam-se entre tonalidade verde musgo enegrecida e verde musgo levemente mais claro; na maioria dos espécimes examinados as estrias são praticamente indistinguíveis (ver seção de descrição da espécie candidata1).

Morfologia hemipeniana. Foram preparados hemipênis de cinco representantes da *Helicops* sp. n. 2 (CHUSC 1040, 1332; IBSP 89953, 81628; MHNCI 6080) e todos apresentaram morfologia idêntica à descrita para *Helicops carinicaudus* “stricto sensu”.

Distribuição geográfica e habitat. *Helicops* sp. n. 2 ocorre no litoral sudeste e sul do Brasil, do estado de São Paulo até o extremo norte do estado do Rio Grande do Sul. *Helicops* sp. n. 2 apresenta distribuição alopátrica em relação as demais linhagens do complexo *Helicops carinicaudus*, tendo as cadeias montanhosas da Serra do Mar e Serra da Bocaina como potencial barreira geográfica. Sua ocorrência está limitada à faixa litorânea da Mata Atlântica, em altitudes inferiores a 200 m acima do nível do mar.

Comentários. Diante da proposta de reconhecimento da *Helicops* sp. n. 2 como uma espécie independente, os trabalhos que mencionaram ocorrência da espécie *H. carinicaudus* “lato sensu” para os estados de São Paulo (Marques & Sazima, 2004; Hartmann et al., 2009; Marques et al., 2009; Barbo et al., 2011; Zaher et al., 2011; Fiorillo et al., 2020), Paraná (Morato et al., 2017), Santa Catarina (Kunz & Ghizoni-Jr, 2009) e Rio Grande do Sul (Deiques & Cechin, 1991), fico atribuída à *Helicops* sp. n. 2. Adicionalmente, alguns exemplares pertencentes ao complexo *H. carinicaudus* foram registrados para algumas Ilhas do litoral do estado de São Paulo (Ilha de Cananéia, Ilha do Cardoso, Ilha Comprida, Ilha Porchat [Ilha de

Paranapuã], Ilha de Santo Amaro e Ilha de São Vicente), os quais foram aqui reconhecidos como pertencentes a *Helicops* sp. n. 2 (Cicchi et al., 2007; Rocha et al., 2008).

Os registros de ocorrência de *H. carinicaudus* “lato sensu” para localidades na Argentina, Uruguai e a maioria dos registros para o estado do Rio Grande do Sul, Brasil, se referem na verdade ao congênera *H. infrataeniatus* (e.g., Hensel, 1868; Boulenger, 1893; Deiques & Cechin, 1991; Ceï, 1993; Giraudo, 2001; Yuki & Lema, 2005; Wallach et al., 2014). Por outro lado, todos os registros de *H. carinicaudus* “lato sensu” para o estado do Rio Grande do Sul disponíveis na literatura e também do material examinado pelo presente estudo são de uma mesma localidade do município de Dom Pedro de Alcântara que foi aqui compreendido como limite sul da distribuição da *Helicops* sp. n. 2.

DISCUSSÃO

O resultado das análises demonstrou que o nome *Helicops carinicaudus* representa um complexo de espécies crípticas (*sensu* Bickford et al., 2007), as quais exibem morfologia externa fortemente conservada. Foram detectadas variações sutis associadas ao grau de proeminência das quilhas dorsais, morfologia do hemipênis, contagem de escamas ventrais e subcaudais. Externamente, a distinção das três entidades aqui reconhecidas requer exame cuidadoso quanto a detalhes do padrão de cor e, principalmente, da distribuição das quilhas ao longo do tronco, o que explica a atribuição histórica destes grupos a uma única só entidade polimórfica sob o nome *H. carinicaudus* (Deiques & Cechin, 1991; Yuki & Lema, 2005).

Para os grupos de interesse neste estudo, os resultados das análises Inferência Bayesiana e Máxima Verossimilhança recuperaram uma topologia passível do reconhecimento de três linhagens, duas das quais sem nomes disponíveis. Em conformidade, o resultado da análise de função discriminante, os demarcadores geográficos, os dados morfológicos (parcialmente), bem como a delimitação de espécies pelo método PTP, corroboraram de forma consistente a topologia recuperada pela reconstrução filogenética. Alternativamente, o modelo GMYC revelou resultado divergente ao recuperar as potenciais linhagens do complexo *H. carinicaudus* como uma única entidade evolutiva. Nesse caso, o tamanho das distâncias e o tamanho das populações de cada linhagem pode ter afetado a eficiência do modelo, já que este (GMYC) tende a ser mais efetivo em grupos com distâncias interespecíficas maiores (Zhang et al., 2013; Luo et al., 2018).

A topologia recuperada mostra que *Helicops carinicaudus* é grupo-irmão de um clado formado pelo congênera *H. nentur* e *Helicops* sp. n. 1 e 2. Em sendo *H. nentur* uma linhagem

sustentada por autapomorfias consistentes de morfologia (e.g., nasal inteira, dorso uniforme, 17 fileiras de escamas dorsais), a decisão taxonômica de designar duas entidades distintas hoje ocultas sob o nome *H. carinicaudus* mantém a identidade do primeiro nome e esclarece o significado das variações até então incompreendidas atreladas ao segundo. Em havendo também uma combinação de características (Cracraft, 1983; Vences et al., 2013) que permite diagnosticar *H. carinicaudus*, *Helicops* sp. n. 1 e *Helicops* sp. 2, o sistema taxonômico aqui proposto é objetivo e consistente com o conceito filogenético de espécie.

De uma forma geral, os componentes do gênero *Helicops* são reconhecidos por apresentar diagnoses morfológicas marcantes que favorecem a pronta identificação das espécies válidas (e.g., *H. boitata* e *H. phantasma*; Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021), diferentemente do que ocorre para as linhagens do complexo *H. carinicaudus*. Apesar da ausência de características morfológicas chamativas na diagnose exclusiva de cada uma das entidades do grupo, a ausência de quilhas dorsais na primeira metade do tronco e hemipênis com lobos medianos e arredondados permitem diagnosticar em abordagem comparativa *H. carinicaudus* e *Helicops* sp. n. 1. Além disso, as análises sustentam os parâmetros qualitativos, principalmente no que tange o número de ventrais, com *Helicops* sp. n. 1 apresentando as maiores contagens.

A morfologia do hemipênis se mostrou uma fonte útil na distinção de ao menos *Helicops* sp. n. 1 em relação a *H. carinicaudus* e *Helicops* sp. 2. Não obstante, similiaridades na morfologia da genitália como a descrita para as duas últimas também ocorrem entre outras espécies próximas dentro de *Helicops* (e.g., *H. angulatus* e *H. gomesi*, Kawashita-Ribeiro et al., 2013; *H. infrataeniatus* e *H. modestus*, Nunes, 2006). De qualquer forma, características anatômicas do hemipênis frequentemente representam importantes fontes de informação em estudos de taxonomia de serpentes (e.g., Xenodontinae, Zaher, 1999; *Tropidophis*, Curcio et al., 2012; *Eutrachelophis*, Myers & McDowell, 2014) e sustentam parcialmente a diagnose de linhagens dentro do próprio gênero *Helicops* (e.g., *H. boitata* e *H. phantasma*; Moraes-da-Silva et al., 2019; 2021).

As quilhas dorsais são uma característica inequívoca da diagnose do gênero *Helicops* dentre os demais representantes de Hydropsini e podem guardar significado funcional atrelado ao hábito aquático (Roze, 1957). Para além disso, a caracterização do grau de proeminência das quilhas dorsais é subjetiva, visto que a proeminência pode variar ao longo do corpo de um mesmo indivíduo, dentro e entre as espécies do gênero (ver Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021). Entre as linhagens hipotéticas do complexo *Helicops carinicaudus* foi observado padrão de clina no grau de proeminência das quilhas dorsais, as quais se tornam gradativamente mais

proeminentes no sentido norte-sul da distribuição. De forma geral, as populações atribuídas a *H. carinicaudus* (norte) exibem quilhas dorsais apenas a partir da segunda metade do tronco e na cauda, enquanto nas populações pertencentes à *Helicops* sp. n. 1 (centro), as quilhas estão presentes ao longo do corpo e variam progressivamente de fracas a moderadas. Já as populações atribuídas à *Helicops* sp. n. 2 exibem quilhas dorsais moderadas ao longo de todo o corpo.

Até o final século passado, os limites taxonômicos de *Helicops carinicaudus* “lato sensu” eram confusos e por muito tempo, a taxonomia da espécie foi associada ao congênere *H. infrataeniatus* (espécie polimórfica). De fato, ambas as espécies compartilham padrão dorsal estriado e alguma sobreposição dos caracteres merísticos (Deiques & Cechin, 1991; Moraes-da-Silva et al., 2019). Contudo, a análise do ventre de exemplares do complexo *H. carinicaudus* (presença de manchas semilunares) não deixa dúvidas de que este grupo difere inequivocamente de qualquer das formas de variação de *H. infrataeniatus* (faixas ventrais longitudinais e bandas irregulares). Adicionalmente, a condição de manchas ventrais semilunares é compartilhada apenas com os congêneres *H. danieli* (espécie Trans-Andina, na Amazônia colombiana), *H. nentur* (planalto de Minas Gerais) e *H. trivittatus* (Amazônia brasileira), táxons distribuídos alopatricamente entre si (Guedes et al., 2018; Nogueira et al., 2019).

Considerando a diversidade do gênero, apenas as linhagens do complexo *Helicops carinicaudus* são exclusivamente endêmicas da Mata Atlântica, cuja distribuição está restrita à faixa costeira no litoral sudeste e sul do Brasil, em altitudes abaixo de 200 m acima do nível do mar (MZUSP 5033, é único exemplar supostamente coletado em localidade acima de 600 m de altitude). As espécies defendidas aqui, distribuem-se em dois centros de endemismos da Mata Atlântica (DaSilva et al., 2017; Peres et al., 2020), que coincidem com padrões de ocorrência observados em outros grupos de organismos da flora e fauna da região (e.g., anfíbios, Vasconcelos et al., 2014; serpentes, Moura et al., 2017; aves, Vale et al., 2018; plantas vasculares, Reginato & Michelangeli, 2020; opiliões, DaSilva et al., 2017; Castro-Pereira et al., 2021; táxons diversos, Brown et al., 2020).

Para alguns grupos de serpentes com ocorrência na Mata Atlântica foram observados certos padrões de distribuição estruturados em sub-regiões biogeográficas (Grazziotin et al., 2006; Curcio et al., 2012; Moura et al., 2017; Portillo et al., 2018), corroborando os padrões distribucionais das linhagens do complexo *Helicops carinicaudus*. Os registros das localidades do material examinado, indicam que a distribuição do complexo está restrita a uma estreita faixa litorânea da Mata Atlântica, diferindo em parte dos resultados de Moura et al. (2017), que relataram a ocorrência de representantes do complexo *H. carinicaudus* para localidades na Mata Atlântica no Alto Paraná. Embora os limites das áreas de endemismos não sejam fixos para

todos os grupos de organismos (Moura et al., 2017; Brown et al., 2020; Peres et al., 2020), as linhagens do complexo *H. carinicaudus* estão distribuídas apenas em duas delas: *H. carinicaudus* na área de endemismo da costa sul da Bahia, ao passo que a *Helicops* sp. n. 1 e *Helicops* sp. n. 2 ocorrem na área de endemismo da Serra do Mar, possivelmente separadas pelas cadeias montanhosas da Serra do Mar e Serra da Bocaina.

Por outro lado, *Helicops carinicaudus* e a *Helicops* sp. n. 1 ocorrem em parapatria e evidenciam uma potencial zona de contato nos limites entre as áreas de endemismo da Serra do Mar e da costa sul da Bahia. Apesar da diferença genética e morfológica (distribuição das quilhas no tronco e morfologia do hemipênis) entre *H. carinicaudus* e a *Helicops* sp. n. 1, não existem evidências da presença de uma barreira física natural que possa promover o isolamento entre essas linhagens. Portanto, é possível que fatores intrínsecos e extrínsecos (e.g., ambientais, ecológicos e fisiológicos) tenham contribuído para o isolamento reprodutivo entre *H. carinicaudus* e *Helicops* sp. n. 1, especialmente levando em consideração a complexidade da formação da Mata Atlântica e os efeitos das flutuações climáticas históricas que promoveram refúgios relictuais para diversos grupos (Curcio et al., 2012; Moura et al., 2017; Brown et al., 2020; Carnaval et al., 2014).

A despeito dos padrões biogeográficos, as linhagens do complexo *Helicops carinicaudus* estão espacialmente segregadas, aparentemente influenciada pela dinâmica topográfica e climática da região costeira da Mata Atlântica (Carnaval et al., 2014; Brown et al., 2020; Guedes et al., 2020). *Helicops* sp. n. 2 ocorre no litoral do estado de São Paulo (incluindo algumas ilhas adjacentes) até o norte do estado do Rio Grande do Sul. As condições vegetacionais da região, maiormente cobertas por florestas montanhosas (Moura et al., 2017; Peres et al., 2020) associadas às grandes elevações da Serra do Mar e Serra da Bocaina, devem atuar como barreira natural, isolando as populações de *Helicops* sp. n. 2 das demais linhagens do complexo *H. carinicaudus*.

A proximidade filogenética de *Helicops nentur* com os demais integrantes do complexo *H. carinicaudus* “stricto sensu” revela que existe uma relação histórica entre essas linhagens. Contudo, os resultados aqui apresentados confirmam *H. nentur* como uma espécie válida que, além das diferenças genéticas e morfológicas, apresenta distribuição alopátrica em relação às demais do complexo *H. carinicaudus*, ocorrendo em áreas de baixa altitude (250 m acima do nível do mar) no estado de Minas Gerais (Costa et al., 2016). Em contraste, as populações do complexo *H. carinicaudus* ocorrem em altitudes inferiores a 200 m e têm distribuição restrita à faixa litorânea da Mata Atlântica. Os padrões distribucionais das linhagens do grupo *Helicops carinicaudus* no sudeste brasileiro podem estar relacionados com os eventos históricos datados

do Mioceno e do Pleistoceno responsáveis pela atual composição da biota no litoral sudeste do Brasil (Grazziotin et al., 2006; Carnaval et al., 2009, 2014; Thomé et al., 2010; D'Horta et al., 2011; Silva et al., 2012; Vasconcelos et al., 2014; Vale et al., 2018), os quais também podem ter influenciado o processo de separação das linhagens do complexo *H. carinicaudus* no passado. Portanto, independentemente dos fatores que permearam a diferenciação entre as linhagens, o padrão atual de distribuição desse complexo de cobras d'água na Mata Atlântica, representa um modelo interessante para ajudar a esclarecer os eventos evolutivos do passado na região.

REFERÊNCIAS

- ALENCAR, L. R.; QUENTAL, T. B.; GRAZZIOTIN, F. G.; ALFARO, M. L.; MARTINS, M.; VENZON, M.; ZAHER, H. Diversification in vipers: Phylogenetic relationships, time of divergence and shifts in speciation rates. **Molecular phylogenetics and evolution**, V. 105, P. 50–62, 2016. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2016.07.029>
- AMARAL, Afrânio. Contribuição para o conhecimento dos ofídios do Brazil. Parte I. Quatro novas espécies de serpentes brasileiras. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 1, p. 1-37, 1921. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.10927>
- AMARAL, Afrânio. Estudos sobre ophídios neotropicos 34. Novas notas sobre a fauna da Colombia e descrição de uma espécie nova de colubrideo aglypho. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 11, p. 232-240, 1937.
- BARBO, F. E.; MARQUES, O. A. V; SAWAYA, R. J. Diversity, natural history, and distribution of snakes in the municipality of São Paulo. **South American Journal of Herpetology**, v. 6, n. 3, p. 135-160, 2011. <https://doi.org/10.2994/057.006.0301>
- BIBRON, G. Plate 27. In: **de la Sagra, R., Historia física, política y natural de la Isla de Cuba**. Arthus Bertrand, Paris, 1840.
- BICKFORD, D.; LOHMAN, D. J.; SODHI, N. S.; NG, P. K. L.; MEIER, R.; WINKER, K.; INGRAM, K. K.; DAS, I. Cryptic species as a window on diversity and conservation. **Trends in ecology & evolution**, v. 22, n. 3, p. 148-155, 2007. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004>
- BOIE, Friedrich. Bemerkungen uber Merrem's Versuch eines Systems der Amphibien. **Isis (von Oken)**, v. 20, n. 6, p. 508–566, 1827.
- BOUCKAERT, R.; VAUGHAN, T. G.; BARIDO-SOTTANI, J.; DUCHÊNE, S.; FOURMENT, M.; GAVRYUSHKINA, A.; HELED, J.; JONES, G.; KÜHNERT, D.; MAIO, N.; MATSCHINER, M.; MENDES, F. K.; MÜLLER, N. F.; OGILVIE, H.A.; PLESSIS, L.; POPINGA, A.; RAMBAUT, A.; RASMUSSEN, D.; SIVERONI, I.; SUCHARD, M.A.; WU, C.H.; XIE, D.; ZHANG, C.; STADLER, T.; DRUMMOND, A. J. BEAST 2.5: An advanced

software platform for Bayesian evolutionary analysis. **PLoS computational biology**, v. 15, n. 4, p. e1006650, 2019. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006650>

BOULENGER, George A. A synopsis of the Reptiles and Batrachians of the Province Rio Grande do Sul, Brazil. **Journal of Natural History**, v. 18, n. 108, p. 423-445, 1886.

BOULENGER, George. **A. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History)**. Trustees of the British Museum (Natural History), London, 1893. v. 1, 277 p.

BROWN, J. L.; PAZ, A.; REGINATO, M.; RENATA, C. A.; ASSIS, C.; LYRA, M.; CADDAAH, M. K.; AGUIRRE-SANTORO, J.; D'HORTA, F.; AMARAL, F. R.; GOLDENBERG, R.; SILVA-BRANDÃO, K. L.; FREITAS, A. V. L.; RODRIGUES, M. T.; MICHELANGELLI, F. A.; MIYAKI, C. Y.; CARNAVAL, A. C. Seeing the forest through many trees: Multi-taxon patterns of phylogenetic diversity in the Atlantic Forest hotspot. **Diversity and Distributions**, v. 26 n. 9, 1160-1176, 2020. <https://doi.org/10.1111/ddi.13116>

BURBRINK, F. T.; LAWSON, R.; SLOWINSKI, J. B. Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): a critique of the subspecies concept. **Evolution**, v. 54, n. 6, p. 2107–2118, 2000. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2000\)054\[2107:MDPOTP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2000)054[2107:MDPOTP]2.0.CO;2)

CARNAVAL, A. C.; HICKERSON, M. J.; HADDAD, C. F.; RODRIGUES, M. T.; MORITZ, C. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. **Science**, v. 323, p. 785–789, 2009. <https://doi.org/10.1126/science.1166955>

CARNAVAL, A. C.; WALTARI, E.; RODRIGUES, M. T.; ROSAUER, D.; VANDERWAL, J.; DAMASCENO, R.; PRATES, I.; STRANGAS, M.; SPANOS, Z.; RIVERA, D.; PIE, M.R.; FIRKOWSKI, C. R.; BORNSCHEIN, M. R.; RIBEIRO, L. F.; MORITZ, C. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1792, p. 20141461, 2014. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1461>

CASTRO-PEREIRA, D.; PERES, E. A.; PINTO-DA-ROCHA, R. Systematics and phylogeography of the Brazilian Atlantic Forest endemic harvestmen *Neosadocus Mello-Leitão*, 1926 (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). **PloS one**, v. 16, n. 6, p. e0249746, 2021. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0249746>

CEI, José M. **Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina: Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas**. Torino: Museo Regionale di scienze naturali, 1993.

CICCHI, P.J.P., DE SENA, M. A. PECCININI-SEALE, D. M.; DUARTE, M. R. Snakes from coastal islands of State of São Paulo, Southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 7 n. 2, p. 227-240, 2007. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032007000200026>

CITELI, N.; HAMDAN, B.; GUEDES, T. Snake richness in urban forest fragments from Niterói and surroundings, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. **Biodiversity data journal**, n. 4, 2016. <https://doi.org/10.3897/BDJ.4.e7145>

CITELI, N.; KLACZKO, J.; DE-LIMA, A. K. S.; DE-CARVALHO, M.; NUNES, P. M. S.; PASSOS, P.; BRANDÃO, R. A. Taxonomy, allometry, sexual dimorphism, and conservation of the trans-Andean watersnake *Helicops danieli* Amaral, 1937 (Serpentes: Dipsadidae: Hydropsini). **Canadian Journal of Zoology**, v. 100, n. 3, p. 184-196, 2022. <https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0073>

COSTA, H. C.; SANTANA, D. J.; LEAL, F.; KOROIVA, R.; GARCIA, P. C. A. A New Species of *Helicops* (Serpentes: Dipsadidae: Hydropsini) from Southeastern Brazil. **Herpetologica**, v. 72, p. 157-166, 2016. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-15-00059>

COSTA, Henrique C.; BÉRNILS, Renato S. Répteis brasileiros: lista de espécies 2015. **Herpetologia Brasileira**, v. 4, p. 3, 2015.

COPE, Edward D. Tenth contribution to the herpetology of tropical America. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 17, n. 100, p. 85-98, 1877.

COPE, Edward D. Twelfth contribution to the herpetology of tropical America. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 22, n. 118, p. 167-194, 1885.

CRACRAFT, Joel. Species concepts and speciation analysis. In: **Current ornithology**, Springer, New York, p. 159-187, 1983. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6781-3_6

CURCIO, F. F.; NUNES, P. M. S.; ARGOLO, A. J. S.; SKUK, G.; RODRIGUES, M. T. Taxonomy of the South American dwarf boas of the genus *Tropidophis* Bibron, 1840, with the description of two new species from the Atlantic forest (Serpentes: Tropidophiidae). **Herpetological Monographs**, v. 26, n. 1, p. 80–121, 2012. <https://doi.org/10.1655/HERPMONOGRAPHS-D-10-00008.1>

DANILOV, Igor G. WA Lindholm's contributions to herpetology with an annotated bibliography of his herpetological publications. **Proceedings of the Zoological Institute RAS**, v. 323, n. 3, p. 253–267, 2019. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2019.323.3.253>

DARRIBA, D.; TABOADA, G. L.; DOALLO, R.; POSADA, D. jModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. **Nature Methods**, v. 9, n. 8, p. 772-772, 2012. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>

DA SILVA, M. B.; PINTO-DA-ROCHA, R.; MORRONE, J. J. Historical relationships of areas of endemism of the Brazilian Atlantic rain forest: a cladistic biogeographic analysis of harvestman taxa (Arachnida: Opiliones). **Current Zoology**, v. 63, v. 5, p. 525-535, 2017. <https://doi.org/10.1093/cz/zow092>

DEIQUES, Clarice H.; CECHIN, Sônia Z. O status de *Helicops carinicaudus* (Wied, 1825) (Serpentes: Colubridae). **Acta Biologica Leopoldensia**, v. 12, p. 313-326, 1991.

D'HORTA, F. M.; Cabanne, G. S.; Meyer, D.; Miyaki, C. Y. The genetic effects of Late Quaternary climatic changes over a tropical latitudinal gradient: diversification of an Atlantic Forest passerine. **Molecular Ecology**, v. 20, n. 9, p. 1923-1935, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05063.x>

DOWLING, Herndon G. A provisional classification of snakes. **Yearbook of Herpetology**, v. 1, p. 167–170, 1975.

DOWLING, Herndon G. A proposed standard system of counting ventrals in snakes. **British Journal of Herpetology**, v. 1, p. 97-99, 1951. <https://doi.org/10.2307/1437542>

DOWLING, Herndon G.; SAVAGE, Jay M. A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. **Zoologica**, v. 45, n. 1, p. 17-28, 1960.

DUMÉRIL, André M. C. Prodrome de la classification des reptiles ophidiens. **Mémoires de l'Académie des Sciences**, v. 23, p. 83, 1853.

DUMÉRIL, A. M. C.; BIBRON, G.; DUMÉRIL, A. **Érpétologie générale ou Histoire naturelle complète des reptiles**. Atlas, Renfermant 120 Planches Gravées Sur Acier. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, 1854.

EDGAR, Robert C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. **Nucleic acids research**, v. 32, n. 5, p. 1792-1797, 2004. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>

EDLER, D.; KLEIN, J.; ANTONELLI, A.; SILVESTRO, D. raxmlGUI 2.0: A graphical interface and toolkit for phylogenetic analyses using RAxML. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 12, n. 2, p. 373-377, 2021. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13512>

EZARD, T.; FUJISAWA, T.; BARRACLOUGH, T. Splits: species' limits by threshold statistics. R package version 1.0-19/r52, 2017. Available at <https://R-Forge.R-project.org/projects/splits/>.

FIORILLO, B. F.; SILVA, B. R.; MENEZES, F. A.; MARQUES, O. A. V.; MARTINS, M. Composition and natural history of snakes from Etá farm region, Sete Barras, south-eastern Brazil. **ZooKeys**, v. 931, p. 115, 2020. <https://doi.org/10.3897/zookeys.931.46882>

FITZINGER, Leopold. **Systema reptilium**. Fasciculus primus, Amblyglossae. Braumüller et Seidel, 1843. 106 p.

FONTANELLA, F. M.; FELDMAN, C. R.; SIDDALL, M. E.; BURBRINK, F. T. Phylogeography of *Diadophis punctatus*: extensive lineage diversity and repeated patterns of historical demography in a trans-continental snake. **Molecular phylogenetics and evolution**, 46 v. 3, p. 1049–1070, 2008. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.10.017>

FROTA, Jossehan G. New species of *Helicops* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae) from Tapajós river, Amazon region, Brazil. **Phyllomedusa: Journal of Herpetology**, v. 4, n. 1, p. 61-67, 2005. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v4i1p61-67>

FRY, B. G.; VIDAL, N.; NORMAN, J. A.; VONK, F. J.; SCHEIB, H.; RAMJAN, S. F.; KURUPPU, S.; FUNG, K.; HEDGES, S. B.; RICHARDSON, M. K.; HODGSON, W. C.; IGNJATOVIC, V.; SUMMERHAYES, R.; KOCHVA, E. Early evolution of the venom system in lizards and snakes. **Nature**, v. 439, n. 7076, p. 584-588, 2006. <https://doi.org/10.1038/nature04328>

FUJISAWA, Tomochika; BARRACLOUGH, Timothy G. Delimiting species using single-locus data and the Generalized Mixed Yule Coalescent approach: a revised method and evaluation on simulated data sets. **Systematic biology**, v. 62, n. 5, p. 707-724, 2013. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syt033>

GIRAUDO, Alejandro R. **Diversidad de serpientes de la selva Paranaense y del Chaco húmedo**. Taxonomía, biogeografía y conservación. Literature of Latin America, Buenos Aires, 2001. 285 p.

GONÇALVES, M. A. P. L.; AGUIAR, F. V. O.; CAMARGO, J. V. C.; FILHO, J. D. B.; SILVA, S. P. C. Preliminary listing of the reptile fauna in the Serra dos Órgãos National Park. **Ciência e Conservação na Serra dos Órgãos**, 2007.

GRAY, John E. **Catalogue of the Specimens of Snakes in the Collection of the British Museum**. Order of the Trustees, 1849. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.14873>

GRAZZIOTIN, F. G.; MONZEL, M.; ECHEVERRIGARAY, S.; BONATTO, S. L. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. **Molecular Ecology**, v. 15, p. 3969–3982, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03057.x>

GRAZZIOTIN, F. G.; ZAHER, H.; MURPHY, R. W.; SCROCCHI, G.; BENAVIDES, M. A.; ZHANG, Y.; BONATO, S. L. Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. **Cladistics**, v. 28, n. 5, p. 437-459, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2012.00393.x>

GRIFFIN, Lawrence E. A catalog of the ophidian from South America at present (June, 1916) contined in the Carnegie Museum, with description of some new species. **Memoirs of the Carnegie Museum** (Pittsburgh), v. 7 n. 3, p. 163–227, 1916.

GUEDES, T. B.; SAWAYA, R. J.; ZIZKA, A.; LAFFAN, S.; FAURBY, S.; PYRON, R. A.; BÉRNILS, R. S.; JANSEN, M.; PASSOS, P.; PRUDENTE, A.; CISNEROS-HEREDIA, D.F.; BRAZ, H. B.; NOGUEIRA, C. C.; ANTONELLI, A.; MEIRI, S. Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of Neotropical snakes. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 1, p. 14-21, 2018. <https://doi.org/10.1111/geb.12679>

GUEDES, T. B.; AZEVEDO, J. A.; BACON, C. D.; PROVETE, D. B.; ANTONELLI, A. Diversity, endemism, and evolutionary history of montane biotas outside the Andean region. In: **Neotropical Diversification: Patterns and Processes**. Springer, Cham, p. 299-328, 2020.

GÜNTHER, Albert C. L. G. On the ophidian genus *Helicops*. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 3, p. 425-428, 1861.

HARTMANN, P. A.; HARTMANN, M. T.; MARTINS, M. Ecology of a snake assemblage in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 49, p. 343-360, 2009.

HEDGES, S. Blair; KUMAR, Sudhir. **The timetree of life**. (Ed.) OUP Oxford, 2009.

HENSEL, Reinhold. Beiträge zur kenntniss der wirbelthiere Südbrasilens. **Archiv für Naturgeschichte**, v. 33, n. 1, p. 120-162, 1867.

HOOGMOED, Marinus S. Rediscovery of a forgotten snake in an unexpected place and remarks on a small herpetological collection from southeastern Brazil. **Zoologische Mededelingen**, v. 71, n. 9, p. 63-81, 1997.

JAN, Giorgio. **Elenco sistematico degli ofidi descritti e disegnati per l'iconografia generale**. Tip. di A. Lombardi, 1863. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.106683>

JAN, Georgio. Enumerazione sistematica degli ofidi appartenenti al gruppo Potamophilidae. **Archivo per la Zoologia, l'Anatomia e la Fisiologia**, v. 3, n. 2, p. 201-265, 1865. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.52252>

KAWASHITA-RIBEIRO, R. A.; ÁVILA, R. W.; MORAIS, D. H. A new snake of the genus *Helicops* Wagler, 1830 (Dipsadidae, Xenodontinae) from Brazil. **Herpetologica**, v. 69, n. 1, p. 80-90, 2013. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-12-00013>

KÖHLER, Jörn; GÜSTEN, Robert. Herpetological type specimens in the natural history collections of the museums in Darmstadt and Wiesbaden, Germany. **Salamandra**, v. 37, n. 3, p. 176, 2007.

KUNZ, Tobias S.; GHIZONI-JR, Ivo R. Serpentes encontradas mortas em rodovias do estado de Santa Catarina, Brasil. **Biotemas**, v. 22, n. 2, p. 91-103, 2009. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2009v22n2p91>

LAMPE, Eduard & LINDHOLM, Wilhelm A. Catalog der Reptilien- und Amphibian-Sammlung (Schlangen; Frosch-, Schwanz- und Schleichenlurche) des Naturhistorischen Museums zu Wiesbaden, mit Bemerkungen. **Jahrbuch des Nassauischen Vereins für Naturkunde, Wiesbaden**, v. 55, p. 1-66, 1902.

LANFEAR, R.; FRANDSEN, P. B.; WRIGHT, A. M.; SENFELD, T.; CALCOTT, B. PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. **Molecular biology and evolution**, v. 34, n. 3, p. 772-773, 2017. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw260>

LAWSON, R.; SLOWINSKI, J. B.; CROTHER, B. I.; BURBRINK, F. T. (Phylogeny of the Colubroidea (Serpentes): new evidence from mitochondrial and nuclear genes. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 37, n. 2, p. 581-601, 2005. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.07.016>

LEMA, Tales. Introdução ao estudo dos répteis do Estado do Rio Grande do Sul. II. Nota prévia sobre a espécie de colubrídeo aquático *Helicops carinicauda* (Wied, 1825) do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia** (Zoologia), Pôrto Alegre, v. 10, p. 7-18, 1958.

LEMA, Tales. Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. **Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia**, v. 7, p. 41-150, 1994.

LINNAEUS, Carl. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum clases, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis synonymis loci*. Tomus I. Holmiae, Laurentii Salvii, 1758. 824 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.542>

LINNÉ, C. von [= LINNAEUS, C.]. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio duodecima, reformata. Laurentii Salvii, Stockholm, Holmiae. 1766. 532 p.

LIX, L. M.; KESELMAN, J. C.; KESELMAN, H. J. Consequences of assumption violations revisited: A quantitative review of alternatives to the one-way analysis of variance F test. **Review of educational research**, v. 66, n. 4, p. 579-619, 1996. <https://doi.org/10.2307/1170654>

LUO, A.; LING, C.; HO, S.Y.; ZHU, C. D. Comparison of methods for molecular species delimitation across a range of speciation scenarios. **Systematic Biology**, v. 67, n. 5, p. 830-846, 2018. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy011>

MANLY, Bryan F. J. **Multivariate Statistical Methods**. 2. ed. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, Florida, 2000. 224 p.

MARQUES, O. A. V.; Sazima, I. **História natural dos répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins. Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna**. Editora Holos. Ribeirão Preto, 2004.

MARQUES, O. A. V.; PEREIRA, D. N.; BARBO, F. E.; GERMANO, V. J.; SAWAYA, R. J. Reptiles in São Paulo municipality: diversity and ecology of the past and present fauna. **Biota Neotropica**, v. 9, p. 139-150, 2009. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032009000200014>

MCDONALD, John H. **Handbook of biological statistics**. Baltimore, MD: sparky house publishing, 2009.

MORAES-DA-SILVA, A.; AMARO, R. C.; NUNES, P. M. S.; STRÜSSMANN, C.; TEIXEIRA JR., M.; ANDRADE JR., A.; SUDRÉ, V.; RECODER, R.; RODRIGUES, M. T.; CURCIO, F. F. Chance, luck and a fortunate finding: a new species of watersnake of the genus *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes: Xenodontinae), from the Brazilian Pantanal wetlands. **Zootaxa**, v. 4651, n. 3, p. 445-470, 2019. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.4651.3.3>

MORAES-DA-SILVA, A.; AMARO, R. C.; NUNES, P. M. S.; RODRIGUES, M. T.; CURCIO, F. F. Long known, brand new, and possibly threatened: a new species of watersnake of the genus *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes; Xenodontinae) from the Tocantins-Araguaia River Basin, Brazil. **Zootaxa**, v. 4903, n. 2, p. 2021.–241. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4903.2.3>

MORAES-DA-SILVA, A.; WALTERMAN, S.; CITELI, N.; NUNES, P. S. M.; CURCIO, F. F. A new oviparous species of *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes, Xenodontinae) from Brazilian Amazonia with reflections on the evolution of viviparity among hydropsine watersnakes. **Zoologischer Anzeiger**, v. 296, p. 91-109, 2022. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2021.12.001>

MORATO, S. A. A.; BERNILS, R. S.; MOURA-LEITE, J. C. **Répteis de Curitiba**: Coletânea de Registros Hori Consultoria. Curitiba, Paraná, Brasil, 2017.

MOURA, M. R.; ARGÔLO, A. J.; COSTA, H. C. Historical and contemporary correlates of snake biogeographical subregions in the Atlantic Forest hotspot. **Journal of Biogeography**, v. 44, n. 3, p. 640-650, 2017. <https://doi.org/10.1111/jbi.12900>

MURPHY, J. C.; MUÑOZ-MÉRIDA, A.; AUGUSTE, R. J.; LASSO-ALCALÁ, O.; RIVAS, G. A.; JOWERS, M. J. Evidence for cryptic diversity in the Neotropical water snake, *Helicops angulatus* (Linnaeus, 1758)(Dipsadidae, Hydropsini), with comments on its ecology, facultative reproductive mode, and conservation. **Amphibian & Reptile Conservation**, v. 14, n. 3, p. 138-155, 2020.

MYERS, Charles W.; MCDOWELL, Samuel B. New taxa and cryptic species of Neotropical snakes (Xenodontinae), with commentary on hemipenes as generic and specific characters. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 2014, n. 385, p. 1-112, 2014. <http://hdl.handle.net/2246/6472>

MYERS, E. A.; BURGOON, J. L.; RAY, J. M.; MARTÍNEZ-GÓMEZ, J. E.; MATÍAS-FERRER, N.; MULCAHY, D. G.; BURBRINK, F. T. Coalescent species tree inference of *Coluber* and *Masticophis*. **Copeia**, v. 105, n. 4, p. 640-648, 2017. <https://doi.org/10.1643/CH-16-552>

NOGUEIRA, C. C.; ALENCAR, J. P. S. V.; ARGÔLO, A. J. S.; ARREDONDO, J. C.; ARZAMENDIA, V.; AZEVEDO, J. A.; BARBO, F. E.; BERNILS, R. S.; BOLOCHIO, B. E.; BORGES-MARTINS, M.; BRASIL-GODINHO, M.; BRAZ, H.; BUONONATO, M.; CISNEROS-HEREDIA, D. F.; COLLI, G. R.; FRANCO, F. L.; GIRAUDO, A.; GUEDES, T.; HOOGMOED, M. S.; MARQUES, O. A. V.; MONTINGELLI, G. G.; PASSOS, P.; PRUDENTE, A. L. C.; RIVAS, G.; SANCHEZ, P. M.; SERRANO, F. C.; SILVA Jr, N. J.; STRÜSSMANN, C.; UHLIG, V. M.; ZAHER, H.; SAWAYA, R. J.; MARTINS, M. Atlas of Brazilian snakes: verified point-locality maps to mitigate the Wallacean shortfall in a megadiverse snake fauna. **South American Journal of Herpetology**, v. 14, n. sp1, p. 1-274, 2019. <http://doi.org/10.2994/SAJH-D-19-00120.1>

NOONAN, Brice P.; CHIPPINDALE, Paul T. Dispersal and vicariance: the complex evolutionary history of boid snakes. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 40, n. 2, p. 347-358, 2006. <http://doi:10.1016/j.ympev.2006.03.010>

NUNES, P. M. S.; FOUQUET, A.; CURCIO, F. F.; KOK, P. J. R.; RODRIGUES, M. T. Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 166, n. 2, p. 361-376, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2012.00846.x>

NUNES, P. M. S.; CURCIO, F. F.; ROSCITO, J. G.; RODRIGUES, M. T. Are hemipenial spines related to limb reduction? A spiny discussion focused on gymnophthalmid lizards (Squamata: Gymnophthalmidae). **The Anatomical Record**, v. 297, n. 3, p. 482-495, 2014. <https://doi.org/10.1002/ar.22876>

OLIVEIRA, J. C.; GONZALEZ, R. C.; PASSOS, P.; VRCIBRADIC, D.; ROCHA, C. F. D. Non-Avian Reptiles of the state of Rio de Janeiro, Brazil: status of knowledge and commented list. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 60, 2020. <https://doi.org/10.11606/1807-0205/2020.60.24>

PADIAL, J. M.; MIRALLES, A.; DE LA RIVA, I.; VENCES, M. The integrative future of taxonomy. **Frontiers in zoology**, v. 7, n. 1, p. 1-14, 2010. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>

PALUMBI, S.; MARTIN, A.; ROMANO, S.; MCMILLAN, W. O.; STICE, L.; GRABOWSKI, G. **The simple fool's guide to PCR**, version 2.0. Honolulu, EUA, 2002.

PAYNTER, Raymond A.; TRAYLOR, Melvin A. **Ornithological gazetteer of Brazil**. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, 1991. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.14635>

PESANTES, Omar S. A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. **Journal of Herpetology**, v. 28, n. 1, p. 93-95, 1994. <https://doi.org/10.2307/1564686>

PERES, E. A.; PINTO-DA-ROCHA, R.; LOHMANN, L. G.; MICHELANGELI, F. A.; MIYAKI, C. Y.; CARNAVAL, A. C. Patterns of species and lineage diversity in the Atlantic Rainforest of Brazil. In: **Neotropical diversification: patterns and processes**. Springer, Cham, 2020. p. 415-447.

PETERS, James A. **Dictionary of herpetology**. New York: Hafner Publishing Company, 1964.

PETERS, Wilhelm C. H. Eine Mittheilung über neue oder weniger bekannte Amphibien des Berliner Zoologischen Museums (*Leposoma dispar*, *Monopeltis* (*Phractogonus*) *jugularis*, *Typhlops depressus*, *Letpocalamus drilineatus*, *Xenodon punctatus*, *Elapomorphus erythronotus*, *Hylomantis*). **Monatsberichte der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin**, v. 1880, p. 217-224, 1880.

PETERS, James A.; OREJAS-MIRANDA, Braulio. Catalogue of the Neotropical Squamata. Part I. Snakes. **United States National Museum Bulletin**, p. 1-347, 1970. [https://archive.org/details/cbarchive_50918_catalogueoftheneotropicalsquam1877]

PONS, J.; BARRACLOUGH, T. G.; GOMEZ-ZURITA, J.; CARDOSO, A.; DURAN, D. P.; HAZELL, S.; KAMOUN, S.; SUMLIN, W. D.; VOGLER, A. P. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. **Systematic biology**, v. 55 n. 4, p. 595-609, 2006. <https://doi.org/10.1080/10635150600852011>

PONTES, J. A. L.; PONTES, R. C.; ROCHA, C. F. D. The snake community of Serra do Mendanha, in Rio de Janeiro State, southeastern Brazil: composition, abundance, richness and diversity in areas with different conservation degrees. **Brazilian Journal of Biology**, v. 69, p. 795-804, 2009. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000400006>

PORTILLO, J. T. M.; BARBO, F. E.; AZEVEDO, J. A. R.; SAWAYA, R. J. Richness and phylogenetic diversity are affected by space and time in the megadiverse Atlantic Forest of South America. **PeerJ Preprints**, v. 6, p. e27450v1.

<https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.27450v1>

PYRON, R. A.; BURBRINK, F. T.; COLLI, G. R.; DE OCA, A. N. M.; VITT, L. J.; KUCZYNSKI, C. A.; WIENS, J. J. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 58, n. 2, p. 329-342, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.006>

PYRON, R. A.; BURBRINK, F. T.; WIENS, J. J. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. **BMC evolutionary biology**, v. 13, n. 1, p. 1-54, 2013. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>

QGIS DEVELOPMENT TEAM: Geographic Information System. **Open Source Geospatial Foundation Project**. Available from: <http://qgis.osgeo.org> (accessed 8 June 2020).

RAMBAUT, A.; DRUMMOND, A. J.; XIE, D.; BAELE, G.; SUCHARD, M. A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. **Systematic biology**, v. 67 n. 5, 901-904, 2018. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>

R CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. Vienna: The R Foundation for Statistical Computing, 2021. Available at <https://www.R-project.org/>.

REGINATO, Marcelo; MICHELANGELI, Fabián A. Bioregions of eastern Brazil, based on vascular plant occurrence data. In: **Neotropical diversification: patterns and processes**. Springer, Cham, p. 475-494, 2020.

ROCHA, C. F. D.; BERGALLO, H. G.; VERA Y CONDE, C. F.; BITTENCOURT, E. B.; SANTOS, H. C. Richness, abundance, and mass in snake assemblages from two Atlantic Rainforest sites (Ilha do Cardoso, São Paulo) with differences in environmental productivity. **Biota Neotropica**, v. 8, p. 117-122, 2008. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032008000300011>

ROSSMAN, Douglas A. Revision of the South American colubrid snakes of the *Helicops pastazae* complex. **Occasional Papers of the Museum of Natural Science, Louisiana State University**, v. 1, n. 50, p. 1-15, 1976.

ROSSMAN, Douglas A.; DIXON, James R. A new colubrid snake of the genus *Helicops* from Peru. **Herpetologica**, p. 412-414, 1975. <https://www.jstor.org/stable/3891529>

ROUX, Jean. Eine neue *Helicops*-Art aus Brasilien. **Zoologischer Anzeiger**, v. 36, p. 439-440, 1910.

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

SABAJ, Mark H. Codes for natural history collections in ichthyology and herpetology. **Copeia**, v. 108, n. 3, p. 593-669, 2020. <https://doi.org/10.1643/ASIHCONDONS2020>

SALLES, Rodrigo O. L.; SILVA-SOARES, T. Répteis do município de Duque de Caxias, Baixada Fluminense, Rio de Janeiro, Sudeste do Brasil. **Biotemas**, v. 23, n. 2, p. 135-144, 2010.

SAMBROOK, J.; FRITSCH, E. F.; MANIATIS, R. **Molecular cloning: a laboratory manual**. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York, v. 2, 1989.

SAUVAGE, Henri E. Sur quelques Reptiles de la collection du Muséum d'Histoire Naturelle. **Bulletin Société Philomatique Paris**, v. 7, n. 8, p. 142-146, 1884.

SCARTOZZONI, Rodrigo Roveri. **Reproductive strategies and feeding ecology of water snakes of the tribe Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae)**. 2009. Tese (Doutorado em Biotecnologia) Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

SCHLEGEL, Hermann. **Essai sur la Physionomie des Serpens**. M.H. Schonekat, Amsterdam and J. Kips, J. Hz. et W.P. Van Stockum, La Haye, 1 (8), 251.

SCHLEGEL, Hermann. **Essai sur la Physionomie des Serpens**. Text & Atlas. J. Kips, J. Hz. et WP Van Stockum, v. 2, 1837. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4273>

SHREVE, Benjamin. Notes on Ecuadorian Snakes. **Occasional papers of the Boston Society of Natural History**, v. 8, p. 125–131, 1934.

SILVA, S. M.; MORAES-BARROS, N.; RIBAS, C. C.; FERRAND, N.; MORGANTE, J. S. Divide to conquer: a complex pattern of biodiversity depicted by vertebrate components in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 107, n. 1, p. 39-55, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01919.x>

SLOWINSKI, Joseph; LAWSON, Robin. Snake phylogeny: evidence from nuclear and mitochondrial genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 24, n. 2, p. 194-202, 2002. [https://doi.org/10.1016/s1055-7903\(02\)00239-7](https://doi.org/10.1016/s1055-7903(02)00239-7)

SOKAL, Robert R.; ROHLF, James. **Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research**. 4 ed. WH Freeman Company, USA, 1995.

SPSS: **Statistics for Windows**, Version 22.0. SPSS Inc. Chicago, Illinois, 2008.

TAMURA, K.; STECHER, G.; KUMAR, S. Mega 11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. **Molecular biology and evolution**, v. 38, n. 7, p. 3022-3027, 2021. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>

THOMÉ, M. T. C.; ZAMUDIO, K. R.; GIOVANELLI, J. G.; HADDAD, C. F.; BALDISSERA JR., F. A.; ALEXANDRINO, J. Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 55, n. 3, p. 1018-1031, 2010. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.02.003>

VALE, M. M.; TOURINHO, L.; LORINI, M. L.; RAJÃO, H.; FIGUEIREDO, M. S. Endemic birds of the Atlantic Forest: traits, conservation status, and patterns of biodiversity. **Journal of Field Ornithology**, v. 89, n. 3, p. 193-206, 2018. <https://doi.org/10.1111/jofo.12256>

VANZOLINI, Paulo E. **An annotated bibliography of the land and fresh-water reptiles of South America**. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 1977.

VANZOLINI, Paulo E.; MYERS, Charles W. The herpetological collection of Maximilian, Prince of Wied (1782–1867), with special reference to Brazilian materials. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 2015, n. 395, p. 1-155, 2015.
<https://doi.org/10.1206/910.1>

VASCONCELOS, T. S.; PRADO, V. H. M.; SILVA, F. R.; HADDAD, C. F. B. Biogeographic distribution patterns and their correlates in the diverse frog fauna of the Atlantic Forest hotspot. **Plos one**, v. 9, n. 8, p. e104130, 2014.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104130>

VENCES, M.; GUAYASAMIN, J. M.; MIRALLES, A.; DE LA RIVA, I. VENCES, Miguel et al. To name or not to name: criteria to promote economy of change in supraspecific Linnean classification schemes, 2013. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3636.2.1>

VIDAL, N.; KINDL, S. G.; WONG, A.; HEDGES, S. B. Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 14, n. 3, p. 389-402, 2000.
<https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0717>

VIDAL, Nicolas; HEDGES, S. Blair. Higher-level relationships of snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. **Comptes Rendus Biologies**, v. 325, n. 9, p. 977-985, 2002.
[https://doi.org/10.1016/S1631-0691\(02\)01510-X](https://doi.org/10.1016/S1631-0691(02)01510-X)

VIDAL, N.; DELMAS, A. S.; DAVID, P.; CRUAUD, C.; COULOUX, A.; HEDGES, S. B. The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. **Comptes rendus biologies**, v. 330, n. 2, p. 182-187, 2007.
<https://doi.org/10.1016/j.crv.2006.10.001>

VRCIBRADIC, D.; ROCHA, C. F. D.; KIEFER, M. C.; HATANO, F. H.; FONTES, A. F.; ALMEIDA-GOMES, M.; SIQUEIRA, C. C.; PONTES, J. A. L.; BORGES-JUNIOR, V. N.; GIL, L. O.; KLAION, T.; RUBIÃO, E. C. N.; VAN SLUYS, M. Herpetofauna, Estação Ecológica Estadual do Paraíso, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. **Check List**, v. 7, n. 6, p. 745-749, 2011. <https://doi.org/10.15560/11013>

WAGLER, Johann G. **Descriptiones et icons amphibiorum**. Stuttgartiae et Tubingae, Monachii, 1828. 153 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.101419>

WAGLER, Johann Georg. **Natürliches System der Amphibien: mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vögel: ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie**. JG Cotta, 1830. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.58730>

WALLACH, V.; WILLIAMS, K. L.; BOUNDY, J. **Snakes of the world: a catalogue of living and extinct species**. CRC press, 2014. <https://doi.org/10.1201/b16901>

WIED, Maximilian P. Abbildungen zur Natugerschichte Brasiliens. Weimar: im Verlage des Grossherzogl. Sächs. priv. **Landes-Industrie-Comptoirs**, p. 1822–1831, 1824.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.51486>

WIED, Maximilian P. **Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien**. Weimar: Gr. H. S. priv. Landes-Industr-Comptoirs, v. 4, 1825. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.3088>

WIED, Maximilian P. **Abbildungen zur Naturgeschichte Brasiliens**. Recueil de planches coloriees d'Animaux du Bresil), Weimar, Lief 1 (1822) Oken's Isis, v. 21, 1827. 854 p.

WIENS, J. J.; KUCZYNSKI, C. A.; SMITH, S. A.; MULCAHY, D. G.; SITES JR, J. W.; TOWNSEND, T. M.; REEDER, T. W. Branch lengths, support, and congruence: testing the phylogenomic approach with 20 nuclear loci in snakes. **Systematic Biology**, v. 57, n. 3, p. 420-431, 2008. <https://doi.org/10.1080/10635150802166053>

WIENS, J. J.; HUTTER, C. R.; MULCAHY, D. G.; NOONAN, B. P.; TOWNSEND, T. M.; SITES Jr, J. W.; REEDER, T. W. Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. **Biology letters**, v. 8, n. 6, p. 1043-1046, 2012. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0703>

YUKI, Rubens N. Sobre *Helicops danieli* Amaral, 1937, com a descrição do hemipênis (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Série Zoologia**, v. 10, p. 203-209, 1994.

YUKI, Rubens N.; LEMA, Tales. Análise comparativa entre as cobras d'água meridionais *Helicops carinicaudus* (Wied, 1825) e *Helicops infrataeniatus* Jan, 1865, com a descrição do crânio e hemipênis (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). **Comunicações do Museu de Ciência e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia**, v. 18, p. 85-128, 2005.

ZAHER, Hussam. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 240, p. 1-168, 1999.

ZAHER, H.; BARBO, F. E.; MARTÍNEZ, P. S.; NOGUEIRA, C.; RODRIGUES, M. T.; SAWAYA, R. J. Répteis do Estado de São Paulo: conhecimento atual e perspectivas. **Biota Neotropica**, v. 11, p. 67-81, 2011. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000500005>

ZAHER, H.; GRAZZIOTIN, F. G.; CADLE, J. E.; MURPHY, R.W.; MOURA-LEITE, J. C.; BONATTO, S. L. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 49, p. 115-153, 2009. <https://doi.org/10.1590/S0031-10492009001100001>

ZAHER, Hussam; PRUDENTE, Ana Lucia C. Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. **Herpetological review**, v. 34, n. 4, p. 302-306, 2003.

ZAR, Jerrold H. **Biostatistical Analysis**. 4. ed. Prentice-Hall, New Jersey, 1999. 663 p.

ZHANG, J.; KAPLI, P.; PAVLIDIS, P.; STAMATAKIS, A. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. **Bioinformatics**, v. 29, n. 22, p. 2869-2876, 2013. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt499>

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os esforços deste estudo trouxeram contribuições importantes no sentido de (1) interpretar a evolução de caracteres morfológicos dispersos de forma complexa em uma linhagem bem sustentada de serpentes neotropicais; (2) posicionar espécies nominais do gênero *Helicops* ainda não amostradas em estudos de sistemática na filogenia do grupo; (3) identificar com dados genéticos linhagens crípticas de um grupo morfológicamente conservativo, detectando evidências morfológicas sutis, mas contundentes de suas diagnoses, e (4) corroborar a vertente de que os padrões de coloração mais conspícuos do gênero *Helicops* não refletem grupos naturais. Neste contexto, vislumbra-se a veiculação de ao menos quatro manuscritos científicos inéditos em periódicos de circulação internacional de boa qualidade no extrato A de ranqueamento segundo os critérios adotados pela CAPES.

A combinação de frentes de trabalho integrando linhas de atuações tradicionais (taxonomia alfa) e modernas (análises de sequências de DNA) refletiu em uma abordagem frutífera, em que bancos de dados distintos interagem em iluminação recíproca. Neste sentido, boa parte dos resultados obtidos aqui abrem possibilidades de estudos futuros no aprofundamento de análises populacionais, já que as evidências aportadas mostram que populações muito homogêneas em termos de similaridade global estão longe de representar grupos monofiléticos. O complexo de linhagens hoje agregadas sob o nome *Helicops leopardinus* é um exemplo claro deste fenômeno, já indicado por estudos taxonômicos ortodoxos em andamento, com a conformação das análises genéticas aportadas aqui. A continuidade dos estudos sobre o gênero *Helicops* a partir dos desdobramentos deste trabalho trará novas contribuições de impacto no que tange a pesquisa básica, mas muito especialmente, com reflexo no conjunto de dados sobre a biodiversidade e com vistas à conservação do meio ambiente.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, Luís F. S.; DI-BERNARDO, Marcos. Reproduction of the water snake *Helicops infrataeniatus* (Colubridae) in southern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 26, n. 4, p. 527-533, 2005. <https://doi.org/10.1163/156853805774806205>
- ÁVILA, R. W.; FERREIRA, V. L.; ARRUDA, J. A. O. Natural history of the South American water snake *Helicops leopardinus* (Colubridae: Hydropsini) in the Pantanal, Central Brasil. **Journal of Herpetology**, n. 40, p. 274-279, 2006. <https://doi.org/10.1670/113-05N.1>
- ALBUQUERQUE, Nelson D.; LEMA, Tales. Taxonomic revision of the Neotropical water snake *Hydrops triangularis* (Serpentes, Colubridae). **Zootaxa**, v. 1685, n. 1, p. 55-66, 2008. <https://doi.org/10.5281/zenodo.180499>
- AMARAL, Afrânio. Contribuição para o conhecimento dos ofídios do Brasil. Parte I. Quatro novas espécies de serpentes brasileiras. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 1, p. 1-37, 1921. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.10927>
- AMARAL, Afrânio. Estudos sobre ophídios neotropicos 34. Novas notas sobre a fauna da Colombia e descrição de uma espécie nova de colubrideo aglypho. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 11, p. 232-240, 1937.
- BICKFORD, D.; LOHMAN, D. J.; SODHI, N. S.; NG, P. K. L.; MEIER, R.; WINKER, K.; INGRAM, K. K.; DAS, I. Cryptic species as a window on diversity and conservation. **Trends in ecology & evolution**, v. 22 n. 3, p. 148-155, 2007. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004>
- BOULENGER, George. **A. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History)**. Trustees of the British Museum (Natural History), London, v. 1, 1893. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.8316>
- BROWN, J. L.; PAZ, A.; REGINATO, M.; RENATA, C. A.; ASSIS, C.; LYRA, M.; CADDAAH, M. K.; AGUIRRE-SANTORO, J.; D'HORTA, F.; AMARAL, F. R.; GOLDENBERG, R.; SILVA-BRANDÃO, K. L.; FREITAS, A. V. L.; RODRIGUES, M. T.; MICHELANGELLI, F. A.; MIYAKI, C. Y.; CARNAVAL, A. C. Seeing the forest through many trees: Multi-taxon patterns of phylogenetic diversity in the Atlantic Forest hotspot. **Diversity and Distributions**, v. 26 n. 9, 1160-1176, 2020. <https://doi.org/10.1111/ddi.13116>
- CARNAVAL, A. C.; WALTARI, E.; RODRIGUES, M. T.; ROSAUER, D.; VANDERWAL, J.; DAMASCENO, R.; PRATES, I.; STRANGAS, M.; SPANOS, Z.; RIVERA, D.; PIE, M. R.; FIRKOWSKI, C. R.; BORNSCHEIN, M. R.; RIBEIRO, L. F.; MORITZ, C. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1792, p. 20141461, 2014. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1461>
- CITELI, N.; KLACZKO, J.; DE-LIMA, A. K. S.; DE-CARVALHO, M.; NUNES, P. M. S.; PASSOS, P.; BRANDÃO, R. A. Taxonomy, allometry, sexual dimorphism, and conservation

of the trans-Andean watersnake *Helicops danieli* Amaral, 1937 (Serpentes: Dipsadidae: Hydropsini). **Canadian Journal of Zoology**, v. 100, n. 999, p. 184-196, 2022. <https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0073>

COSTA, H. C.; SANTANA, D. J.; LEAL, F.; KOROIVA, R.; GARCIA, P. C. A. A New Species of *Helicops* (Serpentes: Dipsadidae: Hydropsini) from Southeastern Brazil. **Herpetologica**, v. 72, p. 157-166, 2016. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-15-00059>

COPE, Edward D. Sixth contribution to the herpetology of tropical America. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, p. 305-313, 1868.

CRACRAFT, Joel. Species concepts and speciation analysis. In: **Current ornithology**, Springer, New York, p. 159-187, 1983. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6781-3_6

CUNHA, Osvaldo, R.; NASCIMENTO, Francisco P. Ofídios da Amazônia. As cobras da região leste do Pará. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Zoologia**, v. 9, 1-191, 1994 (1993).

CUNHA, Osvaldo, R.; NASCIMENTO, Francisco P. Ofídios da Amazônia.X. As cobras da região leste do Pará. **Publicações Avulsas do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 31, 1-128, 1978.

DA SILVA, M. B.; PINTO-DA-ROCHA, R.; MORRONE, J. J. Historical relationships of areas of endemism of the Brazilian Atlantic rain forest: a cladistic biogeographic analysis of harvestman taxa (Arachnida: Opiliones). **Current Zoology**, v. 63, n. 5, 525-535, 2017. <https://doi.org/10.1093/cz/zow092>

DEIQUES, Clarice H.; CECHIN, Sônia Z. O status de *Helicops carinicaudus* (Wied, 1825) (Serpentes: Colubridae). **Acta Biologica Leopoldensia**, v. 12, p. 313-326, 1991.

DE QUEIROZ, Kevin. Species Concepts and Species Delimitation. **Systematic Biology**, v. 56, n. 6, p. 879-886. <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>

DI PIETRO, D. O.; ALCALDE, L.; WILLIAMS, J. D. New cranial characters in the tribe Hydropsini (Serpentes: Dipsadidae: Xenodontinae). **Acta Herpetologica**, v. 9, p. 1-14, 2014. https://doi.org/10.13128/Acta_Herpetol-12988

DOWLING, Herndon G. A proposed standard system of counting ventrals in snakes. **British Journal of Herpetology**, v. 1, p. 97-99, 1951. <https://doi.org/10.2307/1437542>

DOWLING, Herndon G. A provisional classification of snakes. **Yearbook of Herpetology**, v. 1, p. 167-170, 1975.

DOWLING, Herndon G.; SAVAGE, Jay M. A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. **Zoologica**, v. 45, n. 1, p. 17-28, 1960.

FITZINGER, Leopold J. **Neue classification der reptilien nach ihren natürlichen verwandtschaften**: Nebst einer verwandtschafts-tafel und einem verzeichnisse der reptilien-sammlung des KK zoologischen museum's zu Wien. 1826. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4683>

FITZINGER, Leopold J. *Systema Reptilium. Fasciculus Primus Amblyglossae*. Braumüller et Seidel, Vindobonae, p. 106, 1843. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4683>

FORD, Neil B.; FORD, David F. Notes on the ecology of the South American water snake *Helicops angulatus* (Squamata: Colubridae) in Nariva Swamp, Trinidad. **Caribbean Journal of Science**, v. 38, n. 1/2, p. 129-131, 2002.

FROTA, Jossehan G. New species of *Helicops* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae) from Tapajós river, Amazon region, Brazil. **Phyllomedusa: Journal of Herpetology**, v. 4, n. 1, p. 61-67, 2005. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v4i1p61-67>

GIRAUDO, Alejandro Raúl. **Diversidad de serpientes de la selva Paranaense y del Chaco húmedo**. Taxonomía, biogeografía y conservación. Literature of Latin America, Buenos Aires, 2001. 285 p.

GRAY, John E. **Catalogue of the Specimens of Snakes in the Collection of the British Museum**. Order of the Trustees, 1849. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.14873>

GRAZZIOTIN, F. G.; ZAHER, H.; MURPHY, R. W.; SCROCCHI, G.; BENAVIDES, M. A.; ZHANG, Y.; BONATO, S. L. Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. **Cladistics**, v. 28, n. 5, p. 437-459, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2012.00393.x>

GUEDES, T. B.; SAWAYA, R. J.; ZIZKA, A.; LAFFAN, S.; FAURBY, S.; PYRON, R. A.; BÉRNILS, R. S.; JANSEN, M.; PASSOS, P.; PRUDENTE, A.; CISNEROS-HEREDIA, D. F.; BRAZ, H. B.; NOGUEIRA, C. C.; ANTONELLI, A.; MEIRI, S. Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of Neotropical snakes. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 1, p. 14-21, 2018. <https://doi.org/10.1111/geb.12679>

GÜNTHER, Albert C. L. G. On the ophidian genus *Helicops*. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 3, p. 425-428, 1861.

JAN, Georgio. Enumerazione sistematica degli ofidi appartenenti al gruppo Potamophilidae. **Archivo per la Zoologia, l'Anatomia e la Fisiologia**, v. 3, p. 201-265, 1865. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.52252>

LEMA, Tales. Introdução ao estudo dos répteis do Estado do Rio Grande do Sul. II. Nota prévia sobre a espécie de colubrídeo aquático *Helicops carinicauda* (Wied, 1825) do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia (Zoologia)**, Pôrto Alegre, v. 10, p. 7-18, 1958.

LINNAEUS, Carl. **Systema Naturae per regna tria naturae, secundum clases, ordines, genera, species, cum characteribus, differentis synonymis loci**. Tomus I. Holmiae, Laurentii Salvii, p. 824, 1758. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.542>

LIX, L. M.; KESELMAN, J. C.; KESELMAN, H. J. Consequences of assumption violations revisited: A quantitative review of alternatives to the one-way analysis of variance F test. **Review of educational research**, v. 66, n. 4, p. 579-619, 1996. <https://doi.org/10.2307/1170654>

KAWASHITA-RIBEIRO, R. A.; ÁVILA, R. W.; MORAIS, D. H. A new snake of the genus *Helicops* Wagler, 1830 (Dipsadidae, Xenodontinae) from Brazil. **Herpetologica**, v. 69, n. 1, p. 80-90, 2013. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-12-00013>

MANLY, Bryan F. J. **Multivariate Statistical Methods**. 2. ed. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, Florida, 2000. 224 p.

MAY, R.; ALBUQUERQUE, N. R. D.; BRAZ, H. B. P.; SANTA-CRUZ, R.; BIGGI, E.; TOMASINELLI, F.; RABOSKY, D. L. Distribution of the Neotropical water snakes *Hydrops caesurus*, *H. martii*, and *H. triangularis* in South America, with new records from Peru and Brazil. **Amphibian & Reptile Conservation**, v. 13, n. 1, p. 122–142, 2019.

MCDONALD, John H. **Handbook of biological statistics**. Baltimore, MD: sparky house publishing, 2009.

MORAES-DA-SILVA, A.; AMARO, R. C.; NUNES, P. M. S.; STRÜSSMANN, C.; TEIXEIRA Jr., M.; ANDRADE Jr., A.; SUDRÉ, V.; RECODER, R.; RODRIGUES, M. T.; CURCIO, F. F. Chance, luck and a fortunate finding: a new species of watersnake of the genus *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes: Xenodontinae), from the Brazilian Pantanal wetlands. **Zootaxa**, v. 4651, n. 3, p. 445-470, 2019. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.4651.3.3>

MORAES-DA-SILVA, A.; AMARO, R. C.; NUNES, P. M. S.; RODRIGUES, M. T.; CURCIO, F. F. Long known, brand new, and possibly threatened: a new species of watersnake of the genus *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes; Xenodontinae) from the Tocantins-Araguaia River Basin, Brazil. **Zootaxa**, v. 4903, n. 2, p. 2021.–241. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4903.2.3>

MORAES-DA-SILVA, A.; WALTERMAN, S.; CITELI, N.; NUNES, P. S. M.; CURCIO, F. F. A new oviparous species of *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes, Xenodontinae) from Brazilian Amazonia with reflections on the evolution of viviparity among hydropsine watersnakes. **Zoologischer Anzeiger**, v. 296, p. 91-109, 2022. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2021.12.001>

MOURA, M. R.; ARGÔLO, A. J.; COSTA, H. C. Historical and contemporary correlates of snake biogeographical subregions in the Atlantic Forest hotspot. **Journal of Biogeography**, v. 44, n. 3, p. 640-650, 2017. <https://doi.org/10.1111/jbi.12900>

MURPHY, J. C.; MUÑOZ-MÉRIDA, A.; AUGUSTE, R. J.; LASSO-ALCALÁ, O.; RIVAS, G. A.; JOWERS, M. J. Evidence for cryptic diversity in the Neotropical water snake, *Helicops angulatus* (Linnaeus, 1758)(Dipsadidae, Hydropsini), with comments on its ecology, facultative reproductive mode, and conservation. **Amphibian & Reptile Conservation**, v. 14, n. 3, p. 138-155, 2020.

NOGUEIRA, C. C.; ALENCAR, J. P. S. V.; ARGÔLO, A. J. S.; ARREDONDO, J. C.; ARZAMENDIA, V.; AZEVEDO, J. A.; BARBO, F. E.; BERNILS, R. S.; BOLOCHIO, B. E.; BORGES-MARTINS, M.; BRASIL-GODINHO, M.; BRAZ, H.; BUONONATO, M.; CISNEROS-HEREDIA, D. F.; COLLI, G. R.; FRANCO, F. L.; GIRAUDO, A.; GUEDES, T.; HOOGMOED, M. S.; MARQUES, O. A. V.; MONTINGELLI, G. G.; PASSOS, P.; PRUDENTE, A. L. C.; RIVAS, G.; SANCHEZ, P. M.; SERRANO, F. C.; SILVA Jr, N. J.; STRÜSSMANN, C.; UHLIG, V. M.; ZAHER, H.; SAWAYA, R. J.; MARTINS, M. Atlas of

Brazilian snakes: verified point-locality maps to mitigate the Wallacean shortfall in a megadiverse snake fauna. **South American Journal of Herpetology**, v. 14, n. sp1, p. 1-274, 2019. <http://doi.org/10.2994/SAJH-D-19-00120.1>

NUNES, Pedro M. S. **Filogenia da Tribo Hydropsini Baseada em Caracteres Morfológicos (Serpentes: Xenodontinae)**. 2006. Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.

NUNES, P. M. S.; FOUQUET, A.; CURCIO, F. F.; KOK, P. J. R.; RODRIGUES, M. T. Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 166, n. 2, p. 361-376, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2012.00846.x>

NUNES, P. M. S.; CURCIO, F. F.; ROSCITO, J. G.; RODRIGUES, M. T. Are hemipenial spines related to limb reduction? A spiny discussion focused on gymnophthalmid lizards (Squamata: Gymnophthalmidae). **The Anatomical Record**, v. 297, n. 3, p. 482-495, 2014. <https://doi.org/10.1002/ar.22876>

PADIAL, J. M.; MIRALLES, A.; DE LA RIVA, I.; VENCES, M. The integrative future of taxonomy. **Frontiers in zoology**, v. 7, n. 1, p. 1-14, 2010. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>

PANTE, E.; SCHOELINCK, C.; PULLANDRE, N. From integrative taxonomy to species description: one step beyond. **Systematic Biology**, v. 64, n. 1, p. 152-160, 2015. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu083>

PAYNTER, Raymond A.; TRAYLOR, Melvin A. **Ornithological gazetteer of Brazil**. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, 1991. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.14635>

PESANTES, Omar S. A method for preparing the hemipenis of preserved snakes. **Journal of Herpetology**, v. 28, n. 1, p. 93-95, 1994. <https://doi.org/10.2307/1564686>

PERES, E. A.; PINTO-DA-ROCHA, R.; LOHMANN, L. G.; MICHELANGELI, F. A.; MIYAKI, C. Y.; Carnaval, A. C. Patterns of species and lineage diversity in the Atlantic Rainforest of Brazil. In: **Neotropical diversification: patterns and processes**. Springer, Cham, p. 415-447, 2020.

PETERS, James A. **Dictionary of herpetology**. New York: Hafner Publishing Company, 1964.

PETERS, James A.; OREJAS-MIRANDA, Braulio. Catalogue of the Neotropical Squamata. Part I. Snakes. **United States National Museum Bulletin**, p. 1–347, 1970. [https://archive.org/details/cbarchive_50918_catalogueoftheneotropicalsquam1877]

PROTAS, Meredith E.; PATEL, Nipam H. Evolution of coloration patterns. **Annual review of cell and developmental biology**, v. 24, n. 1, p. 425-446, 2008.

QGIS DEVELOPMENT TEAM: Geographic Information System. **Open Source Geospatial Foundation Project**. Available from: <http://qgis.osgeo.org> (accessed 8 June 2020).

DAVIS RABOSKY, A. R.; COX, C. L.; RABOSKY, D. L.; HOLMES, I. A.; FELDMAN, A.; MCGUIRE, J. A. Coral snakes predict the evolution of mimicry across New World snakes. **Nature communications**, v. 7, n. 1, p. 1-9, 2016.
<https://doi.org/10.1038/ncomms11484>

ROSSMAN, Douglas A. Revision of the South American colubrid snakes of the *Helicops pastazae* complex. **Occasional Papers of the Museum of Natural Science, Louisiana State University**, v. 1, n. 50, p. 1, 1976.

ROSSMAN, Douglas A. Morphological variation in the striped water snake *Helicops trivittatus* (Gray, 1849) (Reptilia: Serpentes: Xenodontidae) of eastern Amazonia. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais**, v. 5, n. 3, p. 271-278, 2010.

ROSSMAN, Douglas A.; DIXON, James R. A new colubrid snake of the genus *Helicops* from Peru. **Herpetologica**, p. 412-414, 1975.

ROUX, Jean. Eine neue *Helicops*-Art aus Brasilien. **Zoologischer Anzeiger**, v. 36, p. 439-440, 1910.

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

SABAJ, Mark H. Codes for natural history collections in ichthyology and herpetology. **Copeia**, v. 108, n. 3, p. 593-669, 2020.
<https://doi.org/10.1643/ASIHCODONS2020>

SCHARGEL, W. E.; RIVAS F. G.; BARROS, T. R., PÉFAUR, J. E.; NAVARRETE, L. F. A new aquatic snake (Colubridae: *Pseudoeryx*) from the Lake Maracaibo Basin, Northwestern Venezuela: A relic of the past course of the Orinoco River. **Herpetologica**, v. 63, n. 2, p. 236-244, 2007. [https://doi.org/10.1655/0018-0831\(2007\)63\[236:ANASCP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1655/0018-0831(2007)63[236:ANASCP]2.0.CO;2)

SCARTOZZONI, Rodrigo Roveri. **Reproductive strategies and feeding ecology of water snakes of the tribe Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae)**. 2009. Tese (Doutorado em Biotecnologia) Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

SCHLEGEL, Hermann. **Essai sur la Physionomie des Serpens**. Text & Atlas. J. Kips, J. Hz. et WP Van Stockum, v. 2, 1837. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4273>

SCROCCHI, Gustavo J.; GIRAUDO, Alejandro R. Reptiles de la Reserva El Bagual. **Temas de Naturaleza Y Conservación - Monografía de Aves Argentinas**, v. 4, p. 155-198, 2005.

SHREVE, Benjamin. Notes on Ecuadorian Snakes. **Occasional papers of the Boston Society of Natural History**, v. 8, p. 125-131, 1934.

SOKAL, Robert R.; ROHLF, James F. **Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research**. 4. ed. WH Freeman and Co. New York, 1995.

SPSS: **Statistics for Windows**, Version 22.0. SPSS Inc. Chicago, Illinois, 2008.

VIDAL, N.; KINDL, S. G.; WONGE, A.; HEDGES, S. B. Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 14, n. 3, p. 389-402, 2000.
<https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0717>

VIDAL, N.; DEWYNTER, M.; GOWER, D. J. Dissecting the major American snake radiation: a molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). **Comptes rendus biologies**, v. 333, n. 1, p. 48-55, 2010.
<https://doi.org/10.1016/j.crv.2009.11.003>

VITT, Laurie J.; CALDWELL, Janalee P. Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. **Academic Press**. San Diego, CA., p. 749, 2014.

WAGLER, Johann G. **Descriptiones et icons amphibiorum**. Stuttgartiae et Tubingae, Monachii, 1828. 153 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.101419>

WAGLER, Johann Georg. **Natürliches System der Amphibien: mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vögel: ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie**. JG Cotta, 1830. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.58730>

WALLACH, V.; WILLIAMS, K. L.; BOUNDY, J. **Snakes of the world: a catalogue of living and extinct species**. CRC press, 2014. <https://doi.org/10.1201/b16901>

WERNECK, Fernanda P. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. **Quaternary Science Reviews**, v. 30, n. 13-14, p. 1630-1648, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.03.009>

WIED, Maximilian P. **Abbildungen zur Natugerschichte Brasiliens**. Weimar: im Verlage des Grossherzogl. Sächs. priv. Landes-Industrie-Comptoirs, p. 1822–1831, 1824.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.51486>

WIENS, John J.; SERVEDIO, Maria R. Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 267, n. 1444, p. 631-636, 2000.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1049>

YUKI, Rubens N.; LEMA, Tales. Análise comparativa entre as cobras d'água meridionais *Helicops carinicaudus* (Wied, 1825) e *Helicops infrataeniatus* Jan, 1865, com a descrição do crânio e hemipênis (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). **Comunicações do Museu de Ciência e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia**, v. 18, p. 85-128, 2005.

ZAHER, Hussam. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 240, p. 1–168, 1999.

ZAHER, H.; GRAZZIOTIN, F. G.; CADLE, J.E.; MURPHY, R. W.; MOURA-LEITE, J. C.; BONATTO, S. L. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 49, p. 115-153, 2009.
<https://doi.org/10.1590/S0031-10492009001100001>

ZAHER, Hussam; PRUDENTE, Ana Lucia C. Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. **Herpetological review**, v. 34, n. 4, p. 302-306, 2003.

ZAR, Jerrold H. (1999) Biostatistical Analysis. 4th Edition. **Prentice-Hall**, New Jersey, p. 663, 1999.

ZUG, G. R.; VITT, L.; CALDWELL, J. P. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. San Diego, CA., **Academic press**, p. 630, 2001.

APÊNDICE A - LISTA DE ESPÉCIMES SEQUENCIADOS E UTILIZADOS NAS ANÁLISES MOLECULARES.

Números de acesso de sequências do GenBank de espécies e espécimes de Hydropsini (*Helicops*, *Hydrops* e *Pseudoeryx*) e táxons de grupos externos incluídos nas reconstruções filogenéticas moleculares e nas análises de divergência genética. Os espécimes marcados com “xxxxxx” referem-se às sequências geradas pelo presente estudo [16S (ribosomal RNA); *Cytb* (cytochrome b); BDNF (brain derived neurotrophic fator); *C-mos* (oocyte maturation factor Mos), NT3 (Neurotrophin)]. Os números de acesso das sequências geradas neste trabalho serão fornecidos em futuras publicações.

[illegible]

Species	16S	Cytb	BDNF	C-mos	NT3	R35	Referências
<i>Helicops nentur</i> (UFMG-R2948)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops nentur</i> (UFMG-R2486)	KT453992	-	-	KT453991	-	-	Costa et al., 2016
<i>Helicops nentur</i> (ZUFMS-REP2291)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops phantasma</i> (MZUSP14906)	MW219601	-	MW218474	MW218473	MW218476	-	Moraes-da-Silva et al., 2021
<i>Helicops phantasma</i> (IBSP66089)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops phantasma</i> (MZUSP14917)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops polylepis</i> (MTR12961)	MN038118	-	MN032456	MN032467	MN032481	-	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops polylepis</i> (MTR13320)	MN038119	-	MN032457	MN032466	MN032482	-	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Helicops tapajonicus</i> (MPEG25735)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops trivittatus</i> (CHUNB45423)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops trivittatus</i> (CHUNB45427)	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	XXXXXXXX	Presente estudo
<i>Helicops polylepis</i> (H919–UHE Jirau, Mutum, RO)	-	-	MN032453	MN032470	MN032483	-	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Hydrops triangularis</i> (LSUMZH 3105)	-	AF471039	-	AF471158	-	-	Lawson et al., 2005
<i>Hydrops triangularis</i> (MZUSP19497)	MN038114	-	MN032448	MN032461	MN032474	-	Moraes-da-Silva et al., 2019

Species	16S	Cytb	BDNF	C-mos	NT3	R35	Referências
<i>Hydrops triangularis</i> (AF158499)	AF158499	-	-	-	-	-	Vidal et al., 2000
<i>Hydrops triangularis</i> (MZUSP14297)	GQ457744	-	JQ599032	GQ457864	-	-	Zaher et al., 2009; Grazziotin et al., 2012
<i>Pseudoeryx plicatilis</i> (KU214900)	GQ457765	-	-	GQ457886 /GQ895826	-	-	Zaher et al., 2009; Pyron et al., 2011
<i>Pseudoeryx plicatilis</i> (MZUSP19457)	MN038115	-	MN032447	MN032460	MN032473	-	Moraes-da-Silva et al., 2019
<i>Pseudoeryx plicatilis</i> (MNHN19967886)	AF158500	-	-	-	-	-	Vidal et al., 2000
<i>Cubophis cantherigerus</i>	AF158475	AF544669	FJ433999	AF544694	FJ434100	EF144082	Vidal et al., 2000, 2007; Vidal & Hedges, 2002; Hedges & Kumar, 2009
<i>Hydrodynastes gigas</i>	GQ457743	-	JQ599031	GQ457863	-	-	Grazziotin et al., 2012; Zaher et al., 2009
<i>Psomophis joberti</i>	GQ457768	KX694887	KX694755	GQ457889	KX695043	-	Alencar et al., 2016; Zaher et al., 2009
<i>Sordellina punctata</i>	JQ598903	JQ598956	JQ599052	JQ599000	-	-	Grazziotin et al., 2012
<i>Coluber constrictor</i>	-	MF402779	-	MF402186	MF402515	MF402633	Myers et al., 2017
<i>Diadophis punctatus</i>	-	EU193763	EU402637	AF471122	EU390917	JN703085	Fontanella et al., 2008; Lawson et al., 2005; Wiens et al., 2008, 2012

Referências: ¹Vidal, N., Kindl, S. G., Wong, A., & Hedges, S. B. (2000). Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14(3), 389-402.

² Vidal, N., & Hedges, S. B. (2002). Higher-level relationships of snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. *Comptes Rendus Biologies*, 325(9), 977-985.

³Hedges, S. B., & Kumar, S. (Eds.). (2009). *The timetree of life*. OUP Oxford.

⁴Vidal, N., Delmas, A. S., David, P., Cruaud, C., Couloux, A., & Hedges, S. B. (2007). The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. *Comptes rendus biologies*, 330(2), 182-187.

- ⁵Grazziotin, F. G., Zaher, H., Murphy, R. W., Scrocchi, G., Benavides, M. A., Zhang, Y. P., & Bonatto, S. L. (2012). Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics*, 28(5), 437-459.
- ⁶Zaher, H., Grazziotin, F. G., Cadle, J. E., Murphy, R. W., Moura-Leite, J. C. D., & Bonatto, S. L. (2009). Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49(11), 115-153.
- ⁷Alencar, L. R., Quental, T. B., Grazziotin, F. G., Alfaro, M. L., Martins, M., Venzon, M., & Zaher, H. (2016). Diversification in vipers: Phylogenetic relationships, time of divergence and shifts in speciation rates. *Molecular phylogenetics and evolution*, 105, 50-62.
- ⁸Myers, E. A., Burgoon, J. L., Ray, J. M., Martínez-Gómez, J. E., Matías-Ferrer, N., Mulcahy, D. G., & Burbrink, F. T. (2017). Coalescent species tree inference of *Coluber* and *Masticophis*. *Copeia*, 105(4), 640-648.
- ⁹Fontanella, F. M., Feldman, C. R., Siddall, M. E., & Burbrink, F. T. (2008). Phylogeography of *Diadophis punctatus*: extensive lineage diversity and repeated patterns of historical demography in a trans-continental snake. *Molecular phylogenetics and evolution*, 46(3), 1049-1070.
- ¹⁰Lawson, R., Slowinski, J. B., Crother, B. I., & Burbrink, F. T. (2005). Phylogeny of the Colubroidea (Serpentes): new evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular phylogenetics and evolution*, 37(2), 581-601.
- ¹¹Wiens, J. J., Kuczynski, C. A., Smith, S. A., Mulcahy, D. G., Sites Jr, J. W., Townsend, T. M., & Reeder, T. W. (2008). Branch lengths, support, and congruence: testing the phylogenomic approach with 20 nuclear loci in snakes. *Systematic Biology*, 57(3), 420-431.
- ¹²Wiens, J. J., Hutter, C. R., Mulcahy, D. G., Noonan, B. P., Townsend, T. M., Sites Jr, J. W., & Reeder, T. W. (2012). Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. *Biology letters*, 8(6), 1043-1.
- Moraes-da-Silva, A., Amaro, R.C., Nunes, P.M.S., Strüssmann, C., Teixeira Jr., M., Andrade Jr., A., Sudré, V., Recoder, R., Rodrigues, M.T. & Curcio, F.F. (2019) Chance, luck and a fortunate finding: a new species of watersnake of the genus *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes: Xenodontinae), from the Brazilian Pantanal wetlands. *Zootaxa*, 4651 (3), 445–470. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4651.3.3>
- Moraes-da-Silva, A., Amaro, R.C., Nunes, P.M.S., Rodrigues, M.T. & Curcio, F.F. (2021) Long known, brand new, and possibly threatened: a new species of watersnake of the genus *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes; Xenodontinae) from the Tocantins-Araguaia River Basin, Brazil. *Zootaxa*, 4903 (2), 217–241. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4903.2.3>
- Murphy, J.C., Muñoz-Mérida, A., Auguste, R.J., Lasso-Alcalá, O., Rivas, G.A., Jowers, M.J. (2020) Evidence for cryptic diversity in the Neotropical water snake, *Helicops angulatus* (Linnaeus, 1758) (Dipsadidae, Hydropsini), with comments on its ecology, facultative reproductive mode, and conservation. *Amphibian Reptile Conservation* 14, 138–155.

APÊNDICE B – LISTA DE ESPÉCIMES OBTIDOS PARA ANÁLISES MOLECULARES (AMOSTRAS DE TECIDOS) E DO MATERIAL EXAMINADO NA REVISÃO TAXONÔMICA.

***Helicops boitata* (N = 2)**

BRASIL: Mato Grosso: Poconé: UFMT-R 12505–06 (-16,4996/-56,7510).

***Helicops carinicaudus* (N = 38)**

BRASIL: **Espírito Santo:** Aracruz: IBSP 88735 (-19,8188/-40,2735); Linhares: Flona Goytacazes MNRJ 23847 (-19,4479/-40,0808), Estrada Linhares-Regência MNRJ 23848 (-19,3958/-40,0205). **Rio de Janeiro:** Cabo Frio: Clube Militar, Praia do Foguete (MNRJ 26295 (-22,9227/-42,0384); Cachoeiras de Macacu: Lugarejo Ambrósio IVB 4062 (-22,4639/-42,6511), IVB 4061 (-22,4622/-42,6515), RJ 122 Km 28 MNRJ 26893, 26896, 26898 (-22,4803/-42,7983), RJ 122 Km28 MNRJ 26895, 26897 (-22,4803/-42,7983), RJ 116 Km24 sentido Itaboraí MNRJ 27263 (-22,4927/-42,6717); Campos de Goytacazes: MAP 653, 656 (-21,8134/-41,4135); Duque de Caxias: BR 040, (KM 97 sentido Rio de Janeiro) MNRJ 26625 (-22,8022/-43,2941); Iguape: IBSP R7820 (-24,7167/-47,5505); Itaboraí: COMPERJ MNRJ 27217, 27276 (-22,7396/-42,9017), Complexo Petroquímico do Rio de Janeiro MNRJ 27395 (-22,6429/-42,8382); Magé: Piabetá MNRJ 15892 (-22,6054/-43,1733); Niterói: Itaipú IVB 3949 (-22,9584/-43,0347); Nova Iguaçu: Tinguá MNRJ 27150 (-22,6214/-43,4403); Quissamã: MNRJ 26267 (-22,1033/-41,4726); Rio de Janeiro: Distrito Industrial de Santa Cruz MNRJ 14006 (-22,8964/-43,7347), Aeroporto Internacional Tom Jobim, Galeão MNRJ 27235 (-22,7994/-43,2572); São João da Barra: RPPN Caruara IBSP 89952 (-21,8373/-41,0387); Silva Jardim: Canal do Rio São João, Juturnaíba MNRJ 13123 (-22,6458/-42,3949). **Santa Catarina:** Balneário Rincão: UFRGS 6743 (-28,8293/-49,2720); Biguaçu: IBSP 89953 (-27,5303/-48,6878); Itajaí: IBSP 90428 (-26,9138/-48,6527); Itapoá: MCP 19444 (-26,0776/-48,6265); Itapema: IBSP 89724 (-27,1026/-48,6214); Palhoça: UFRGS 6384 (-27,8443/-48,5956); São Francisco do Sul: CHUFSC 4130, 4131 (-26,2531/-48,5618). **São Paulo:** Itanhaém: IBSP 86520 (-24,1789/-46,7956); Peruíbe: IBSP 82223 (-24,3292/-47,0051); Sete Barras: Comunidade Guapiruvu MAP 5658 (-24,2876/-48,0998).

***Helicops infrataeniatus* (N = 57)**

ARGENTINA: **Entre Ríos:** Victoria, 14 km al O, Ruta 174 A3572 (-32,6734/-60,2689); **Corrientes:** Ituzaingó: Establecimiento Santo Domingo LGE 04818 (-27,6833/-56,1333).

BRASIL: **Mato Grosso do Sul:** Bataguassu: VLF 597 (-21,6747/-52,4007); Brasilândia: URCA-G 2304, 2308–09 (-21,2560/-52,0364); Corguinho: Serra de Maracaju MAP 1770 (-19,8041/-54,9056); Campo Grande: Fazenda Santa Fé MAP 4079 (-20,5375/-54,7531), Jateí:

IBSP 90403 (-22,4791/-54,3051). **Paraná:** Abatia: MHNCI 17061 (-23,3169/-50,2784); Bandeirantes: MHNCI 17128 (-23,1549/-50,3392), MHNCI 17219 (-23,1707/-50,3128); Godoy Moreira: MHNCI 17041 (-24,1865/-51,9571); Lunaderlli: MHNCI 17046 (-24,0587/-51,7714); Pato Bragado: MHNCI 17233 (-24,6452/-54,2549); Paulo Frontin: MHNCI 17225 (-26,0326/-50,8439); Rebouças: MHNCI 17167 (-25,6261/-50,7184). **Rio Grande do Sul:** Bagé: UFRGS 6866 (-31,3420/-54,0597); Caraá: UFRGS 6299 (-29,8180/-50,3972); Arroio do Sal: Acesso à praia de Rondinha MCP 13520 (-29,5039/-49,8572); Balneário Pinhal: MCP 15997 (-30,2214/-50,2697), MCP 11575 (-30,2211/-50,2689), praia Magistério MCP 15722 (-30,2780/-50,2751), MCP 12092 (-30,2761/-50,2728), MCP 14405, 14624 (-30,7773/-50,2751), MCP 14755 (-30,2780/-50,2750); Dom Pedro de Alcântara: MCP 15622 (-29,3709/-49,8530); Itaquí: ponte sobre Rio Ibicuí MCP 18940 (-29,1225/-56,5767); Porto Alegre: MCP 19443 (-30,0213/-51,2193), UFRGS 6908 (-30,1336/-51,2308), Bairro Ipanema MCP 13806 (-30,1337/-51,2308), Bairro Alto Petrópolis MCP 1360 (-30,0425/-51,1327); Rosário do Sul: Serra do Cavera IBSP 89975 (-30,4166/-55,4666); Santa Maria: IBSP 90423 (-29,6849/-53,7783), IBSP 90427 (-29,6986/-53,7876); Terra de Areia: Barra do Cornélio MCP 13519 (-29,5899/-50,0714); Tramandaí: MTR 60 (-29,9846/-50,1326), MCP 4818 (-29,9828/-50,1335); Uruguaiana: MCP 19379 (-29,7441/-57,0832); Viamão: UFRGS 6971 (-30,1140/-50,8651), IBSP 90006 (-30,0732/-51,0970); Vicente do Sul: IBSP 90004 (-29,6775/-54,6847). **Santa Catarina:** Anita Garibaldi: IBSP 90426 (-27,6330/-51,1261); Bom Retiro: Açude, Fazenda Reunidas Campo Novo MNRJ 27133–34, 27135 (-27,8965/-49,4616); Campo Belo do Sul: UFRGS 4977 (-28,0317/-50,8508); Ponte Serrada: MHNCI 17296 (-26,8492/-51,8682); Porto União: Santa Rosa MCP 16109 (-26,2442/-51,0611), Bairro Santa Rosa MCP 16090 (-26,2439/-51,0633). **São Paulo:** Álvaro de Carvalho: Fazenda Kironjozi Lajoa IBSP 92646–47 (-22,1214/-49,6943); Buri: Campus Lagoa do Sino MAP 5652 (-23,5974/-48,5296); Inúbia Paulista: IBSP 85293 (-21,7636/-50,9617); Sagres: IBSP 84168–69 (-21,8863/-50,9914).

***Helicops leopardinus* (N = 48)**

ARGENTINA: Corrientes: General San Martín: Colonia Carlos Pellegrini, terraplén A6121 (-28,5384/-57,1838); Ituzaingó: Ruta nacional N° 121, a 700 metros de Ruta Nacional N° 12 LGE 08895–96, 08898 (-27,5763/-56,6376); Santa Fe: Garay, Cayastá, 19,5 km al S, Ruta 1 A6358 (-31,321/-60,2930); La Capital: Costanera Oeste A6581 (-31,6110/-60,6670); Espécimes sem localidade: LSUMZ H6969, 8021.

BRASIL: Alagoas: Marechal Deodoro: Povoado de Cabreiros MUFAL 11650 (-35,8726/-9,7700). **Bahia:** Andaraí: Fazenda Marimbus MTR 19765 (-12,7618/-41,3232); Barreiras CHUNB 71343 (-12,14929/-45,0052); Cachoeira: São Francisco do Paraguaçu MHNBA 2589

(-12,7507/-38,8719); Salvador: Pq. São Bartolomeu MHNBA 2603 (-12,8925/-38,4612), São Cristóvão, Rua Pedro Cachoeira MHNBA 2682 (-12,9114/-38,3573), Patamares, Avenida Otávio Mangabeira MHNBA 2748 (-12,9688/-38,4111). **Ceará:** Fortaleza: TEC 1017, 1019, 1021, 2337, URCA-G 2321 (-3,7367/-38,5261). **Mato Grosso:** Cáceres: Margem do rio Paraguai UFMT 3962 (-16,5165/-57,8369); Cuiabá: Córrego Mané Pinto UFMT 1966, 2324 (-15,4800/-55,8894); Nossa Senhora do Livramento: CHUNB 65026 (-15,7018/-56,3575); Poconé: Parque Nacional do Pantanal UFMT 6714, 6717, 6719 (-16,7845/-56,9485); Primavera do Leste: UFMT 7611 (-15,3332/-54,1746). **Mato Grosso do Sul:** Base de Estudos do Pantanal UFMS MAP 1548 (-19,5760/-57,0187), Baía Negra MAP-T 2523–24 (-19,0222/-57,5106); Corumbá: IAH 161 (-18,7310/-56,7233), VLF 1817, 1821 (-18,5187/-57,2902), Nabileque VLF 1818–19 (-18,1859/-57,0552). **Pará:** Belém: Campus de Pesquisa do Museu Paraense Emílio Goeldi MPEG 24539 (-1,4471/-48,4463). **Tocantins:** Rio da Conceição: MTR 14523 (-11,3833/-46,8801); Mateiros CHUNB 40620 (-10,5421/-46,4412).

GUIANA FRANCESA: Matiti: QM0609–11 (-5,0502/-52,5716), Matoury: RG 122 (4,8451/-52,3482). **PARAGUAI:** Concepción: Ea. Gavilan DBV 88 (-22,6106/-56,9017); Ñeembucú: Laureles IIBP-H 4463 (-27,2456/-57,4479), Ruta 4, hacia 3 bocas IIBP-H 5002 (-26,9487/-58,2729); Presidente Hayes: Camino a las Misiones Inglesas IIBP-H 5156 (-23,2684/-58,3397). **PERU:** Lima: LSUMZ H6571 (-12,0345/-77,0723).

***Helicops modestus* (N = 45)**

Brasil: Distrito Federal: Brasília: CHUNB 43293, 38641 (-15,7980/-47,8372). **Goiás:** Itaruma: PCH Taboca MAP 5234 (-18,5046/-51,6129); Luziânia: CHUNB 43339 (-16,3069/-48,1873); Teresina de Goiás: CHUNB 71691 (-13,7691/-47,2775). **Minas Gerais:** Araporã: Lagoa do Paranaíba MAP 811 (-18,4942/-49,1408); Consolação: IBSP 82580 (-22,5647/-45,9111); Florestal: Campus UFV UFMG-T 7679–81 (-19,8829/-44,4177); Santana do Riacho: PARNA Serra do Cipó, Lagoa Rasgada MTR 19552 (-19,3669/-43,5380). **São Paulo:** Araçoiaba da Serra: IBSP 87808 (-23,5108/-47,6008); Barueri: IBSP 80517 (-23,4953/-46,8655); Buri: UFSCar-Campus Lagoa do Sino MAP-T 5012–13 (-23,5974/-48,5288); Cotia: IBSP 82214 (-23,6004/-46,9216), Caucaia do Alto: IBSP 89248 (-23,7140/-46,9833); Embu Guaçu: HVB 9091, IBSP 80753 (-23,7776/-46,7873); Ibiúna: IBSP 89247 (-23,6737/-47,2196), Bairro dos Grilos IBSP 79286 (-23,7709/-47,0284); Itapeverica da Serra: IBSP 90652 (-23,6968/-46,8753); Itapetininga: IBSP 86385 (-23,5949/-48,0256), IBSP 88051 (-23,5875/-48,0280); Itú: IBSP 82215 (-23,2505/-47,2885), IBSP 82658 (-23,2364/-47,2765); Jambeiro: IBSP 89996 (-23,2575/-45,6872); Juquitiba: IBSP 84067 (-23,9358/-47,1254); Lindóia: Sítio do Seu Ramon AAGARDA 12121, MAP 5952 (-22,5494/-46,6399); Mogi das Cruzes: IBSP

83589 (-23,5946/-46,2624); Pirassununga: MTR 23825 (-21,9649/-47,4492); Porangaba: IBSP 89076 (-23,1686/-48,1177); Porto Feliz: IBSP 85557 (-23,2118/-47,5274); Salesópolis: E. B. Boracéia MTR 23377 (-23,6333/-45,8666); São Bernardo do Campo: MZUSP 12406-07 (-23,6898/-46,5648), IBSP 86506 (-23,6811/-46,5701); São Lourenço da Serra: IBSP 84492 (-23,8495/-46,9477); São Paulo: IBSP 81959 (-23,5741/-46,6282), Jaçanã IBSP 85383-84 (-23,4660/-46,5794), Vila Parque Jabaquara IBSP 86505 (-23,6400/-46,6574); Santa de Parnaíba: Alphaville IBSP 82699 (-23,4781/-46,8705); Vargem: IBSP 80901 (-22,9141/-46,4158); Vinhedo: IBSP 85879 (-23,0335/-46,9589).

***Helicops nentur* (N = 3)**

BRASIL: Minas Gerais: Mariélia: Parque Estadual do Rio Doce UFMG-R 2948 (-19,7093/-42, 5789); Muriaé: Macuco ZUFMS-REP 2291 (-21,1452/-42,4934); São José da Safira: Faz. Papa Capim UFMG-T 5617 (-18,3293/-42,0920).

***Helicops phantasma* (N = 3)**

BRASIL: Tocantins: Porto Nacional: IBSP 66089 (-10,6987/-48,4121); Lajeado: MZUSP 14906, 14917 (-9,7591/-48,3884).

***Helicops tapajonicus* (N = 2)**

BRASIL: Pará: Aveiro: Próximo à Brasília Legal MPEG25735-36 (-3,9223/-55,5941).

***Helicops trivittatus* (N = 4)**

BRASIL: Pará: Belém: Lago água preta, Utinga MPEG 25822 (-1,4154/-48,4038). Tocantins: Caseara: CHUNB 45423, 45427, 45364 (-9,2706/-49,9741).

Material Examinado (Revisão Taxonômica)

***Helicops carinicaudus* (n = 228)**

BRASIL: Bahia: Teixeira de Freitas: Afluente do Peruípe, SE do aeroporto MZUESC 7375 (-17,535/-39,742), Belmonte: CZGB 3678 (-15,8667/-38,8833).

Espírito Santo: Anchieta: Barragem norte da lagoa de Maimba UFMG 174 (-20,8058/-40,6456), Lagoa de Mãe MBML 871 (-20,8058/-40,6455). Aracruz: Córrego água IBSP 88628 (-19,7179/-40,2784), Represa Águas Claras IBSP 88735 (-19,8221/-40,2623), Rodovia ES101 entre Coqueiral e Barra do Sahy IBSP 88495 (-19,8980/-40,1196), Assombro, Próximo a Estrada das Carretas MNRJ 23844 (-19,6833/-40,2833). Retiro: MNRJ 23845 (-19,816667/-40,266667), Barra do Sahy, Imetame MNRJ 23849 (-19,8666/-40,0833). Cachoeira de Itapemirim: MNRJ 4942 (-20,8488/-41,1127). Cariacica: MZUSP 18044-46 (-20,2435/-40,4157). Conceição da Barra: MBML 1837 (-18,5933/-39,7322), Parque Estadual de Itaunas IBSP 88451-53 (-18,4133/-39,7020), Floresta Nacional do Rio Preto MBML 3798 (-18,3552/-

39,8441). Guarapari: CHUNB 68999 (-20,6/-40,5), MBML 2185 (-20,6/-40,5), MBML 549, 2008, 2163 (-20,6666/-40,4975), Setiba IBSP 89950 (-20,6339/-40,4451). Ibirapu: Fazenda Morro das Palmas, Picuan MBML 2905 (-19,8274/-40,3889). Jaguaré: MNRJ 23843 (-18,9/-40,0666). Iconha: Contorno rodoviário de Iconha MBML 3848 (-20,7880/-40,7855). Linhares: MNRJ 23841-42, 23848, IBSP 88627, 88635 (-19,4/-40,05), Flona de Goytacazes MNRJ 23847 (-19,4/-40,0666), Pontal do Ipiranga MBML 728 (-19,3911/-40,0722), MBML 3896 (-19,1125/-39,8708). Marataízes: Barra de Marataízes MBML 4276 (-21,0066/-40,8094). Pedro Canário: Cristal do Norte - Córrego Urbano MNRJ 23846 (-18,0833/-40,1). Presidente Kennedy: CHUNB 20431 (-21,2/-41,1), Restinga Praia das Neves MNRJ 18712 (-21,1/-41,0333), Rio Preto MBML 3864 (-21,1011/-41,0450). Santa Tereza: MZUSP 5033 (-19,9333/-40,6166). São Mateus: IBSP 88632 (-18,7131/-39,8577), Guriri norte, área Norte IBSP 88630 (-18,7331/-39,7582), próximo a ponte do Rio São Mateus IBSP 88629 (-18,7067/-39,8436), BR 101 - Próximo a Ponte sobre o Rio São Mateus MNRJ 23840 (-18,7077/-39,8774), Rodovia ES010, próximo a ponte do Rio Mariricu IBSP 88631, 88633-34 (-18,8546/-39,7559). Serra: Estrada do contorno IBSP 88498, 88490-91 (-20,1174/-40,3048), Santo Antônio MBML 654-56, 65-59, 660, 662-63 (-20,1286/-40,3077). Vitória: Parque Botânico da Vale, Jardim Camburi MBML 4100 (-20,2582/-40,2601), Vale MBML 4338 (-20,2616/-40,2511). **Curitiba:** região leste da cidade, ou Piraquara ou Pinhais MHNCI 7954 (-25,4526/-49,1597). Guaratuba: PR-412, km 20 MHNCI 12625 (-25,9459/-48,5973). Matinhos: área urbana MHNCI 9448 (-25,8107/-48,5365), Balneário Praia Grande MHNCI 9719, 9723, 9725 (-25,7849/-48,5184), Parque Florestal Rio da Onça MHNCI 10386, 10388 (-25,7893/-48,5266), Balneário Caioba, Canal do Adão MHNCI 10538-39 (-25,8447/-48,5397), Rio da Onça, Balneário Riviera MHNCI 9718, 9722, 9724 (-25,7945/-48,5258), Parque Florestal Rio da Onça MHNCI 9721, 10387-88 (-25,7893/-48,5266). Pontal do Paraná: Balneário Shangri-lá MHNCI 11087, 11578 (-25,6263/-48,4173), Praia do Leblon MHNCI 9165 (-25,6474/-48,4346). **Rio de Janeiro:** Cabo Frio: Clube Militar, Praia do Foguete, 100 metros a direita do Clube MNRJ 26295 (-22,9244/-42,0382). Cachoeira de Macacu: Reserva Ecológica de Guapiaçu MNRJ 18085 (-22,45/-42,7666), RJ 122 Km 28 MNRJ 26893 (-22,4803/-42,7983). Campos dos Goytacazes: HN-MAP 653 (-21,8134/-41,4135), HN-MAP 656 (-21,8134/-41,4135). Casimiro de Abreu: MNRJ 13131 (-22,4666/-42,2). Duque de Caxias: Cidade dos Meninos MCP-REP 10697 (-22,6773/-43,3198), Xerém MNRJ 6335 (-22,5833/-43,3), Jardim Primavera MNRJ 19182 (-22,6666/-43,2666), BR 040, KM 97 sentido Rio de Janeiro MNRJ 26625 (-22,6203/-43,2802), MNRJ 2868 (-22,7833/-43,3000), Parque Municipal Natural da Caixa D'água MNRJ 20759 (-22,65/-43,2833), Imbarie MNRJ 9358 (-22,6424/-43,2311), Vila São Luís MBML 1836 (-

22,7773/-43,2960). Itaboraí: MNRJ 26323 (-22,7777/-42,8830), Comperj MNRJ 27263 (-22,6942/-42,9261), MNRJ 27276 (-22,6446/-42,8550), MNRJ 27397 (-22,6648/-42,8652). Itaguaí: MNRJ 20638 (-22,8333/-43,8). Maricá: Lagoa de Maricá MNRJ 4299 (-22,9266/-42,8521), Itaipuaçu MNRJ 8731 (-22,95/-42,95), São José do Imbassai MHNCI 7506 (-22,941392/-42,911927), MNRJ 6323 (-22,9339/-42,8245). Magé: Ponte Preta, Divisa com parada Angélica, Duque de Caxias MNRJ 19114 (-22,95/-43,2), Campo dos Escoteiros MNRJ 18468 (-22,65/-43,0333), Lagoa de Imboassica MNRJ 4611 (-22,6527/-43,0405), Piabetá MNRJ 4610 (-22,6166/-43,1666), Ponte Preta – Piabetá MNRJ 16919 (-22,95/-43,2), Rodovia BR 116 - Km 133.5 MNRJ 1984 (-22,65/-43,0166), MNRJ 19159 (-22,5333/-42,9833), Rodovia BR 116 km 144.3 Pista Rio Além Paraíba MNRJ 16902 (-22,5833/-43,0166). Nova Iguaçu: Adrianópolis MNRJ 23628 (-22,6655/-43,4972), Santa Rita MNRJ 9076 (-22,6924/-43,4668), Sítio Boa Esperança MNRJ 27150 (-22,7720/-43,4627), Vila de Cava MNRJ 7263, 7662 (-22,6833/-43,4333), MNRJ 23808 (-22,6841/-43,4333). Quissamã: MNRJ 26267 (-22,1066/-41,4722). Rio de Janeiro: MNRJ 2317, 9813, 22706, 26543 (-22,9/-43,2), Bangu, CTR Gericinó MNRJ 17829 (-22,8444/-43,4788), Recreio dos Bandeirantes MNRJ 10800 (-23,0166/-43,4666), Barra da Tijuca MNRJ 6457 (-23,0003/-43,3658), Parque Nacional Municipal Bosque da Barra da Tijuca MNRJ 23544 (-22,9966/-43,3716), Parque Nacional Serra do Mendanha MNRJ 10973 (-22,8411/-43,4969), Distrito Industrial de Santa Cruz MNRJ 14006 (-22,9166/-43,6833), Praia Pequena MZUSP 3238, 3240, 3244 (-23,0333/-43,5333). São Francisco de Itabapoana: MBML 2091 (-21,3825/-41,1825). São João da Barra: Grussaí MNRJ 7837 (-21,6833/-41,0333), RPPN Caruara IB 89952 (-21,7573/-41,0361), Super Porto do Açú MNRJ 17445 (-21,8333/-41,0333). Seropédica: CHUNB 52260 (-22,8/-43,7). Silva Jardim: Canal do rio São João, a montante de Juturnaíba MNRJ 13123 (-22,5666/-42,2833). Tanguá: Sítio Shangrilá Ipitangas MNRJ 7788, 8151 (-22,75/-42,7333). **Rio Grande do Sul:** Dom Pedro de Alcântara: MCP 8400–44, 15560–61 (-29,3694/-49,8497). **Santa Catarina:** Biguaçu: CHUFSC 1505 (-27,4950/-48,6503), IBSP 89953 (-27,4949/-48,6502). Balneário Rincão: UFRGS 6743 (-28,8303/-49,2413). Garuva: Rio São João MHNCI 12013 (-26,0196/-48,4813), Fazenda Tamanduá MHNCI 12065–67 (-26,0488/-48,8787). Içara: CHUFSC 1229, 6262 (-28,7260/-49,3189). Ilhota: CHUFSC 1081 (-26,9035/-48,8237). Imaruí: Fazenda Bela Vista UFRGS 6294 (-28,3377/-48,8126). Itajaí: IBSP 89674 (-26,9397/-48,7575), IBSP 90428 (-26,9397/-48,7575). Itapema: IBSP 89724 (-27,0954/-48,6191). Itapoá: aprox. 11.6 km antes da entrada do 2o. acesso a Itapoá BR 101 MZUSP 19577 (-26,1203/-48,6704). Itapema MHNCI 7478 (-26,0827/-48,6158), Sai-Mirim MHNCI 11889 (-26,0385/-48,6278), Balneário Conjunto Residencial Malibu MHNCI 7694 (-26,0611/-48,6205), Itapema do Norte MHNCI 11897 (-

26,0585/-48,6129), CHUFSC 1237, 1332–33, 1501 (-26,0721/-48,6266), MCP 19444 (-26,1686/-48,6127). Joinville: MNRJ 636 (-26,3/-48,8333), MCP 16324, 16326, 16329, 16332–33 (-26,3044/-48,8456). Navegantes: CHUFSC 1062 (-26,8932/-48,6635), Perto do Beto Carreiro UFMG 2941 (-26,8989/-48,6542). Palhoça: CHUFSC 847, 1040 (-27,6473/-48,6627), MNRJ 20244 (-27,6333/-48,6666), Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, Baixada do Maciambu UFRGS 6384 (-27,8913/-48,7180). São Francisco do Sul: CHUFSC 616, 1347 (-26,2405/-48,6243). Paulo Lopes: CHUFSC 816 (-27,9552/-48,6690). **São Paulo:** Cubatão: IBSP 81628 (-23,9059/-46,4406), Porto de Santos MZUSP 22195 (-23,9136/-46,4340). Cananéia MNRJ 13301 (-25,1333/-47,9666). Guarujá: MHNCI 11372, IBSP 80161, 82322, 83092 (-23,9504/-46,2403), MZUSP 12213 (-24,0000/-46,2666). Iguapé: IBSP 87626 (-24,7055/-47,5475). Itanhaém: UFMG 178–80 (-24,18/-46,78), IBSP 81525, 86520 (-24,1280/-46,8175), MNRJ 17465 (-24,1666/-46,7833), MZUSP 1321 (-24,1833/-46,7833), Estação Ambiental São Camilo MZUSP 21252, 21254–58, 22322–23 (-24,1432/-46,7611), MZUSP 10839 (-24,1833/-46,7833). Jacupiranga: MNRJ 22876–77 (-24,6833/-48,0). Miracatu: ZUEC 2157 (-24,2802/-47,4597), MZUSP 11711 (-24,2809/-47,4571). Santos: MZUSP 14547 (-23,95/-46,3333). Sete Barras: Parque Estadual Carlos Botelho ZUEC 997 (-24,38/-47,9197), MAP 5658, MZUSP 21394–99, 21440–41 (-24,3915/-47,9224).

***Helicops infrataeniatus* (n = 631)**

ARGENTINA: Misiones: San Javier, Balneario Arroio Itacaruaré: MCP 3184 (-27,8725/-55,2508); San Javier: MCP 3324 (-27,8334/-55,0979).

BRASIL: Goiás: Aparecida de Goiânia: CEPB 3069 (-16,7673/-49,2520), MPEG 24239–43 (-16,7708/-49,2336); Aporé: CHUNB 48268, 48270–79 (-18,9667/-52,0167), Jardim Garavello - Rio Corrente: MZUSP 10887–88 (-18,9666/-51,9333); Usina Hidrelétrica de Espora: CEPB 6431–34, 6439 (-18,6787/-51,8635), MNRJ 14357–60 (-18,6666/-51,8666); Rio Verde: CHUNB 49683 (-17,7192/-51,0441); Goiânia: MPEG 6 (-16,6666/-49,2666), Chácara São José: CEPB 210, 232, 256, 296, 637–8, 642, 1396, 1774, 1879, 2270, 2501–02 (-16,6615/-49,2980); Santa Rita do Araguaia, Fazenda Babilônia: MZUSP 9929 (-17,3166/-53,2). **Mato Grosso do Sul:** Anaurilândia, Fazenda Paraná: MZUSP 10607–19, 10621 (-22,2340/-52,8478); Aquidauana, Camisão: ZUFMS 1538 (-20,4854/-55,6380); Campo Grande: ZUFMS 1584, 1900 (-20,45/-54,6166), Anhandui, Lagoa do Ouro MHNCI 7931 (-20,9830/-54,5125), Brejo Bonito ZUFMS 2808 (-20,5131/-54,7277), Vila Ipiranga, Lago do Amor MHNCI 7885 (-20,5037/-54,6175), Vila Ipiranga, Córrego Bandeira MHNCI 7886 (-20,5/-54,6187), Ilha da Madeira MZUSP 11670 (-20,4782/-54,5896); Iguatemi: ZUFMS 554, 1267 (-23,1747/-54,3738); Corguinho, Serra de Maracaju: ZUFMS 2534 (-19,8041/-54,9055); Jateí: IBSP

90403 (-22,5562/-54,1519); Sidrolândia, Capão Seco, Fazenda Santana MHNCI 7355 (-20,9375/-54,9572); Sonora, UHE Ponte de Pedra (divisa entre os estados Mato Grosso e Mato Grosso do Sul): CEPB 7007, 5492–93 (-17,6003/-54,8076); UHE Ponte de Pedra; Rio Correntes MZUSP 17739–45 (-17,6079/-54,8269). **Paraná:** Altônia: MHNCI 7437 (-23,8631/-54,0131), MHNCI 7439 (-24,25/-53,8058); Araucária: Rio Barigui MHNCI 10274–78 (-25,6108/-49,3581), REPAR MHNCI 10500 (-25,5656/-49,3697); Abatia: MHNCI 17061 (-23,3101/-50,2737); Almirante Tamandaré Estação Ferroviária Cachoeira: MCN 7766 (-25,3133/-49,3003); Balsa Nova, São Luiz do Puruna, Estrada da Faxina: MHNCI 12305 (-25,5158/-49,7024); Bituruna Fazenda Lagoa do Grande: MHNCI 11918 (-25,6392/-49,3364); Bandeirantes: MHNCI 16992 (-19,7735/-54,2179), MHNCI 17128, 17219 (-23,0865/-50,3830); Cafezal do Sul: MHNCI 14431 (-23,9507/-53,5173); Candoi: MHNCI 11795 (-25,4956/-52,0083), UHE Santa Clara MHNCI 12430, 12423 (-25,6348/-51,9819); Carambeí: MHNCI 11761 (-24,8846/-50,1425); Clevelândia: MHNCI 10109 (-26,4123/-52,3586); Congonhinhas: MHNCI 17029 (-23,5769/-50,5409); Contenda, área urbana: MHNCI 10342 (-25,6844/-49,5379); Cruzeiro do Iguaçu, Foz do Chopim: MHNCI 8076, 8476–78 (-25,5692/-53,0737); Curitiba: MCN 3355, 7760 (-25,4329/-49,27184), Parque Municipal do Iguaçu MHNCI 7935 (-25,5252/-49,2225), Campo Comprido, Unicamp Campus II MHNCI 9965 (-25,4558/-49,3335), Trindade MHNCI 8972 (-25,4552/-49,2021), Região Metropolitana de Curitiba MHNCI 14779, 14781–3 (-25,4166/-49,25), Sítio Cercado, Colégio Estadual Professor Jose Cavallin MHNCI 12299 (-25,5445/-49,2760), Campo Comprido, Jardim Gabinete: MHNCI 12243 (-25,4417/-49,3374), Capão da Imbuia: MHNCI 7838 (-25,4362/-49,2204), MCN 7757–58, 7761 (-25,4371/-49,2105); Fazenda Rio Grande: MHNCI 11041, 11045 (-25,6392/-49,3364); Foz do Iguaçu: Rodovia das Cataratas, Rio Tamandua MHNCI 10698 (-25,5664/-54,5148); Fênix: MHNCI 8284, 10728 (-23,8603/-51,9831); General Carneiro, Linha Faxinal dos Santos: MCP 16062 (-26,4254/-51,3177); Godoy Moreira: MHNCI 17041 (-24,1829/-51,9246); Guarapuava: MCP 16052 (-25,3907/-51,4628), Parque das Araucárias MCP 16049 (-25,3507/-51,4650); Jacarezinho: MHNCI 8205 (-23,15/-49,9833); Jaguariaiva, periferia da cidade: MHNCI 9321, 10281 (-24,2641/-49,7339); Lunardelli: MHNCI 17046 (-24,1058/-51,7939); Morretes Estação Ferroviária Engenheiro Lange (antiga Estação Volta Grande): MCN 3991 (-25,4332/-48,9144); Palmas, Refúgio da Vida Silvestre dos Campos de Palmas: MHNCI 14422 (-26,4854/-51,72); Palotina: MHNCI 8096–97 (-24,25/-53,8058); Paula Freitas, Rondinha: MCP 16044 (-26,2083/-50,9381); Pato Bragado: MHNCI 14358 (-24,6456/-54,2118); Paulo Frontin: MHNCI 17225 (-26,0373/-50,8185); Pinhais Estação de águas de Irai: MCN 7764 (-25,3980/-49,1107); Piraquara, Vila Franca: MHNCI 14093 (-

25,4356/-49,0445); Porto Vitória MHNCI 10242 (-26,1582/-51,2183); Rebouças MHNCI 17127, 17167 (-25,6315/-50,7163); Ribeirão Claro: UFRGS 959, 961 (-23,1854/-49,7134); Quitandinha Rio da Várzea MHNCI 12636 (-25,8689/-49,5037); São João do Ivaí, Fazenda Barbacena MHNCI 12261 (-23,9914/-51,8091); São José dos Pinhais: MCN 7762, 7765 (-25,5377/-49,2), BR 277, sentido litoral próximo ao pedágio Bacia do rio Piraquara MHNCI 14162 (-25,5228/-49,1082); Três Barras do Paraná: MHNCI 11184 (-25,4275/-53,1738), Rio Iguaçu, Barra Bonita MHNCI 8546 (-25,5062/-53,2956), Rio Iguaçu, Balsa do Vorá MHNCI 8479 (-25,5650/-53,2622); Umuarama: MHNCI 8340 (-23,7538/-53,3025); União da Vitória, bairro São Joaquim: MCP 16094 (-26,2111/-51,0775); Vila Alta: MHNCI 7432 (-23,5279/-53,8923); Agudo, chácara Martini: MCP 7378 (-29,6444/-53,2525); Arambaré UFRGS 819, 3621 (-30,9166/-51,4833); Arroio do Sal: acesso praia de Rondinha MCP 13520 (-29,4896/-49,8683), Balneário Atlântico MCP 6746, 11354 (-29,4858/-49,8362); Arroio dos Ratos: UFRGS 3785 (-30,0833/-51,7166); Bagé: MCP 4574 (-31,3301/-54,1004), UFRGS 6866 (-31,3333/-54,1), FUNBA MCN 7066 (-31,3305/-54,1070); Barra do Ribeiro: MCP 5450, 5455, 8584, 12045 (-30,3002/-51,3047), MCN 8023 (-30,2926/-51,3008); Balneário Pinhal: MCP 11335, 11575-76, 12732, 14989, 15514, 18282, 19379 (-30,2482/-50,2345), Lagoa Cerquinha MCP 5460 (-30,25/-50,2666), Lagoa Rondinha MCP 5454 (-30,1856/-50,2502), Praia Magistério MCP 10950, 10997, 11101, 12038, 12550, 12734, 13736, 13903, 14713, 14775, 15722, 17833, 18293, 18870 (-30,2833/-50,2562), MCP 14626 (-30,3034/-50,2634), Túnel Verde MCP 8583, 11853 (-30,2030/-50,3395); Bom Jesus: UFRGS 4732 (-28,7/-50,4); Bossoroca, Timbauva: MCN 4187, 6011 (-28,5498/-55,1249); Butiá: MCP 4670 (-30,1180/-51,9615); Caçapava do Sul: MCP 5947 (-30,5148/-53,4832); Cachoeira do Sul: UFRGS 830 (-30,0333/-52,9), MCP 5651, 6346, 7784, 7811, 10801, 10827, 12680 (-30,0334/-52,8932), Bairro Capane MCP 5980, 6398 (-30,2276/-52,9504), Barro Vermelho MCP 1408, 1410-11 (-30,1435/-53,1557), Centro MCP 10826 (-30,0326/-52,9076), Cordilheira MCP 6583 (-30,2193/-52,8492), Pertile MCP 5794 (-29,9151/-53,0597); Canoas, bairro Mathias Velho: MCP 1283 (-29,9012/-51,2134); Capivari do Sul: MCP 10731 (-30,1547/-50,5113), MCP 18289 (-30,1402/-50,5588), RS 040 MCP 7759, 11567, 12779, 16001, 18680 (-30,145/-50,5147); Capão da Canoa: Praia do Barco MCP 4097, 5087 (-29,7120/-49,9916), praia Arroio Teixeira MCP 6745, 6748-49 (-29,5949/-49,9152), praia de Atlântida MCP 10980 (-29,7301/-49,9959); Caraá: UFRGS 6299 (-29,7759/-50,3434); Caxias do Sul, Vila Oliva MCP 2663 (-29,2157/-50,8896), Cidreira: MCN 4618 (-30,1811/-50,2090), Passo das Cabras MCP 13901 (-30,1811/-50,2056); Dom Feliciano: MCP 13644 (-30,7042/-52,1075); Dom Pedrito: MCN 9561 (-30,9812/-54,6741), Barragem Taquarembo MCP 18694 (-30,7042/-52,1075); Dom

Pedro de Alcântara: IBSP 89676 (-29,3697/-49,8555), Canto dos Leffa MCP 1653–54, 1661, 1860, 3877, 4967, 5068, 6299, 6422, 6476, 15555–58 (-29,3694/-49,8497); Eldorado do Sul: MCP 4914 (-30,0839/-51,6161), UFRGS 3992 (-30,0921/-51,6714), BR 290 próximo a ponte rio Jacuí MCN 2349, 2384 (-29,9992/-51,3104), BR 290 MCP 6214–15 (-30,0944/-51,6407), BR 290 MCP 11462 (-30,0708/-51,5833), Guaíba Country Club MCN 3714, 8028 (-30,1058/-51,6497), Fazenda São José MCN 3169 (-30,1058/-51,6497), Estação Experimental Agrônômica (UFRGS) UFRGS 3374–75 (-30,0921/-51,6714); General Câmara: MCN 9461, 2278 (-29,9029/-51,7634), Boca da Picada MCP 2278 (-29,905/-51,7603); Gravataí: RS 118 MCP 5449, 6317 (-29,9444/-50,9919), Itacolomi MCP 11013, 14321 (-29,8472/-50,9467), Morungava MCP 11568 (-29,8482/-50,9003); Guaíba: UFRGS 798, 1770 (-30,1/-51,3166), Bairro Jardim Santa Rita UFRGS 294 (-30,0923/-51,3290), Ilha da Pintada MCP 2152 (-30,1139/-51,325), Ponta da Cadeia MCP 6920 (-30,1139/-51,325), Ponta da Figueira MCP 6034 (-30,1814/-51,3108), Ponta da Cadeia MCP 6917, 6982 (-30,1139/-51,325); Ijuí: MCP 3403 (-28,3878/-53,9147); Imbé UFRGS 2038 (-29,9766/-50,1266), UFRGS 1343 (-23,1854/-49,7134); Itaquí: ponte sobre Rio Ibicuí MCP 18940 (-29,4032/-56,6802); Mata: BR-453 MHNCI 10025 (-29,5670/-54,4079); Maquine: Barra do Ouro MCP 19438 (-29,675/-50,2072), MCP 7055 (-29,5014/-50,3224), Arroio Carvão UFRGS 3604 (-29,5791/-50,2796), UFRGS 3529 (-29,5790/-50,2796); Montenegro, área de Influência Polo Petroquímico: MCN 6498 (-29,6881/-51,4612); Mostardas: MCN 9099 (-31,1082/-50,9191), Balneário Mostardense MCP 13897 (-31,1142/-50,8548); Novo Hamburgo: Banhado do rio dos Sinos MCP 7004 (-29,7161/-51,1064), Santa Maria do Butiá MCN 9013 (-29,7664/-51,0402); Osório: MCP 999, 8990 (-29,8926/-50,2667), Lagoa da Suzana UFRGS 824 (-29,8960/-50,1950); Palmares do Sul: MCP 1527, 7975–76 (-30,26/-50,5060), Fazenda Atlântica MCP 14222 (-30,2954/-50,3370), Quintão MCP 12783 (-30,3884/-50,3196), MCP 15047 (-30,3326/-50,2651), MCP 15047 (-30,3326/-50,2651), MCP 11012 (-30,3670/-50,2808), MCP 11428 (-30,3860/-50,3028); Pântano Grande: km14 MCN 1976 (-30,1945/-52,3739); Pedro Osório, Granja Santa Filomena: UFRGS 826 (-31,8603/-52,8193); Pelotas: Bacia do Santa Bárbara MCP 15373 (-31,7298/-52,3782), Praia do Laranjal MCP 12529–33, 12536, 12539, 12542 (-31,7788/-52,2244), MNRJ 26107–08 (-31,7561/-52,2274), Sede Municipal MCN 1575 (-31,7195/-52,3443); Pirapó, rio Ijuí Mirim MCP 3173 (-28,0453/-55,2003); Porto Alegre: MCP 935, 6403 (-30,0300/-51,2286), UFRGS 792, 1775, 6908, MZUSP 5740 (-30,0666/-51,1833), MCP 19443 (-30,0605/-51,25), Bairro Agronomia MCP 18462 (-30,0763/-51,1313), Bairro Alto Petrópolis MCP 1432, 1434 (-30,0425/-51,1327), Bairro Arquipélago MCP 6401–02, 12130 (-30,0301/-51,2605), Bairro Belém Novo MCP 12401 (-30,2111/-51,1820), Bairro Espírito Santo MCP 3756 (-30,1826/-

51,2088), Bairro Guarujá MCP 6763 (-30,1590/-51,2199), Bairro Ipanema MCP 13806 (-30,1336/-51,2308), Bairro Lageado MCP 7091 (-30,1899/-51,1327), Bairro Ponta Grossa MCP 955, 5372, 15704-05 (-30,1807/-51,1864), Bairro Teresópolis UFRGS 1806, 1816 (-30,0859/-51,2035), Bairro Tristeza UFRGS 1801 (-30,1123/-51,2570), Bairro Lami MCP 1663 (-30,2212/-51,0944), Dique do Rio Gravataí UFRGS 835 (-30,0666/-51,1833), Ponta Grossa UFRGS 818 (-30,1816/-51,2137); Porto Xavier: MCP 11700 (-27,9056/-55,1395); Quarai: Coxilha São Rafael, Estância São Roberto MCN 3234, 8965 (-30,3360/-55,8750); Rio Grande: Barra de Rio Grande UFRGS 838, 841 (-32,1559/-52,1157), Barra Molhes da Barra MNRJ 26110 (-32,1603/-52,0978), Estação Ecológica do Taim UFRGS 2088 (-32,5380/-52,5373), Estação Ecológica do Taim MCP 14269 (-32,6497/-52,5864), Estação Ecológica do Taim MZUSP 7430 (-32,5388/-52,5388), Estação Ecológica do Taim MCP 14276 (-31,8203/-52,3252), Estação Ecológica do Taim MCP 14270, 14272-73, 14278, 18225, 18228, 18231, 18234 (-32,6724/-52,5876), Porto do Rio Grande MCN 6468 (-32,1242/-52,1069), Taim, Rodovia BR.471 MHNCI 9473 (-32,0333/-52,0833); Rio Pardo: MCN 1997 (-29,9856/-52,3790), Rosário do Sul IBSP 89975 (-30,25/-54,2916); Santa Cruz do Sul: Rio Pardinho MCP 13839 (-29,6896/-52,467); Santa Maria: IBSP 90423, 90427 (-29,6833/-53,8), Bairro Camobi MCP 3031, 3066, MCN 4653 (-29,7101/-53,7282); São Francisco de Assis: Fazenda Trevo MCP 18732 (-29,3597/-55,2394); São Gabriel: UFRGS 6351 (-30,3333/-54,3166); São Jerônimo: Fazenda Novosares MCP 15933, 17844-46 (-29,9592/-51,7222); Santana do Livramento: Arroio Ibicuí da Faxina MCP 3735 (-30,8908/-55,5328); Santiago: Flórida/Monte Alegre UFRGS 199 (-29,2003/-54,8717); São José do Hortêncio: Arroio Bonito MCP 7039-41, 6510, 6512, 9513-14, 9518 (-29,5306/-51,2481); São José do Norte: Bojuru MCP 10726 (-32,0147/-52,0417), BR-101 UFRGS 6240 (-31,8524/-51,7571), saída para Mostardas BR 101 KM3 UFRGS 3658 (-31,9350/-51,9446); São Leopoldo Rio dos Sinos MZUSP 4769 (-29,7576/-51,1504); São Lourenço do Sul: MCP 11982 (-31,3653/-51,9783); São Sepé MCP 6144-45 (-30,1606/-53,5653); Segredo: Açude Colônia MCP 5652 (-29,3414/-52,9792); Sentinela do Sul: UFRGS 3556 (-30,6144/-51,6159); Tapes: Estrada para Fazenda Capão da Moca UFRGS 192 (-30,7601/-51,4563), Araçá MCP 11448 (-30,6733/-51,3958); Taquara: MCP 9113, 12805, 12293-95, 12817, 15826 (-29,6506/-50,7806); Terra de Areia: Barra do Cornélio MCP 13519 (-29,6503/-50,0476); Torres: Itapeva MCP 5881 (-29,3353/-49,7269); Triunfo: UFRGS 2074 (-29,9333/-51,7166), Polo Petroquímico MCP 12061, 12063 (-29,9433/-51,7181); Uruguaiana: campus PUCRS MCP 9118, 13808 (-29,7547/-57,0883); Vacaria: UFRGS 828 (-28,5/-50,9333), MCN 4239-40 (-28,5023/-50,9365); Viamão: UFRGS 837, IBSP 89666-67, 90006, (-30,0833/-51,0333), MCP 2869, 2476, 5292, 5447-48, 5461, 6031,

7493–94, 11764, 11849, 12023, 12089, 13523, 18287 (-30,0811/-51,0233), Capão da Porteira MCN 2167 (-30,1061/-50,6854), Capão da Porteira MCP 18264 (-30,1026/-50,7424), Parque Estadual de Itapuã. Praia de fora UFRGS 2317 (-30,3459/-51,0278), Passo da Areia MCN 13189 (-30,1806/-50,9940), Refúgio de Vida Silvestre Banhado dos Pachecos UFRGS 6971, 6987 (-30,0917/-50,8428); Vicente do Sul: IBSP 90004 (-29,6836/-54,7261); espécimes com localidade imprecisa MPEG 19602–03, UFRGS 1918, 2407, 3559, 6966, 7403, 7474–75, MHNCI 14780, 19601. **Santa Catarina:** Anita Garibaldi: UHE Barra Grande UFRGS 5021–23 (-27,7737/-51,1922); Bom Retiro: IBSP 89879 (-27,7988/-49,5291), Campo Novo MNRJ 27133–42 (-27,8944/-49,4616); Braço do Trombudo: UFRGS 7315 (-27,3550/-49,8866); Caçador: Linha Dom Porquito MCP 13175, 16053–54, 16056, 16066, 16075 (-26,7753/-51,015); Campo Belo do Sul: CHUFSC 982, 984, 986, UFRGS 4308–09 (-27,8908/-50,7476), UHE Barra Grande UFRGS 4977 (-28,0344/-50,8721); Campos Novos: MCP 2838, 2849 (-27,4017/-51,225); Chapecó: MCP 14010 (-27,0964/-52,6183); Curitibanos: Candeias UFRGS 6409 (-27,2927/-50,5828); Fraiburgo MCP 16055, 16057–58 (-27,0261/-50,9214); Irineópolis: Santo Antônio MCP 16063 (-26,2386/-50,7997); Jacinto Machado: CHUFSC 1372–73 (-28,9983/-49,7719); Lajes: UFRGS 6647, 9666–67 (-27,8/-50,3166); Passo de Torres: MCP 7881 (-29,335/-49,7228); Ponte Serrada: MHNCI 17296 (-26,8514/-51,8714), CHUFSC 1247–48 (-26,8521/-51,8784); Porto Belo: Piraque MCN 3675 (-27,1494/-48,6027); Porto União: MCP 16046, 16050, 16090–92, 16095, 16098–99, 16102–06, 16112; São Domingos: CHUFSC 1141 (-26,5677/-52,5075); Três Barras: Campo de Instrução Marechal Hermes MCP 16045, 16051, 16069 (-26,1064/-50,3222). **São Paulo:** Araçatuba: Usina Hidrelétrica Três Irmãos, Rio Tietê ZUEC 2760 (-21,200278/-50,43); Bady Bassit: IBSP 78131 (-20,9154/-49,4519); Buri: Campus Lagoa do Sino MAP 5652 (-23,5985/-48,5312); Cafelândia: Rio Dourado MZUSP 22806 (-21,7587/-49,55); Castilho: Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Foz do Aguapei ZUEC 3927 (-20,9933/-51,7072), ZUFMS 2336 (-20,9934/-51,7073); Junqueirópolis: IBSP 83146 (-21,5168/-51,4388); Inúbia Paulista: IBSP 85292–93 (-21,7716/-50,9522); Paranapuã: IBSP 83147 (-20,1090/-50,5875); Paulo de Faria: IBSP 57134 (-19,9965/-49,4287); São José do Rio Preto: IBSP 78122–24 (-20,8/-49,3833); Sagres: IBSP 84169, 84823–24, 85291 (-21,8698/-50,9870); São Bernardo do Campo: MNRJ 14045 (-23,7833/-46,65), UFRGS 1781 (-23,7/-46,55); São Paulo: MZUSP 1192 (-23,5333/-46,6166), Parque Estadual do Morro do Diabo MZUSP 15574 (-22,5833/-52,3).

URUGUAI: San Jose: Balneario Kiyu (em camalotes no Rio Paraná): MZUSP 13870–71, 13873–77 (-34,6961/-56,7537). **Salto:** Constitución MZUSP 10924–32, 10934–39 (-31,0833/-57,8333). **Colonia:** Juan Lacaze MZUSP 6471–72, 6469 (-34,4266/-57,4488); **Montevideo:**

MCP 15813–14 (-34,8833/-56,1833), Playa Honda MZUSP 7462 (-34,8666/-56,1166). **Cerro Largo:** Paso Del Centurión: MZUSP 10922–23 (-32,1166/-53,75). **Soriano:** Playa La Agraciada: MZUSP 10783, 10785–86 (-33,8084/-58,4258). **Província de Entre Rios:** Departamento de Uruguay: MCN 9047 (-32,3458/-58,4443). Rocha/Playa Grande: Parque Nacional Santa Tereza MZUSP 10788 (-33,9833/-53,5333). San Jose Balneario Kiyu MCP 14860, 14863 (-34,6869/-56,7471). **Artigas:** Arroyo Cuaro: MZUSP 10921 (-30,2833/-57,2166), Rio Catalan Ruta 30 MZUSP 10782 (-30,5833/-57,00).

***Helicops modestus* (n = 305)**

BRASIL: **Bahia:** Caitité: MZUESC 7515 (-42,5003/-14,0504). **Distrito Federal:** Brasília: Brasília, Planaltina e arredores CHUNB 3730, 3732, 3734, 3736, 13132, 38641, 40726, 43293, 50866, 94903 (-15,7759/-47,7977). **Goiás:** Aporé: CHUNB 38940 (-18,9667/-52,0167). Bela Vista: CEPB 1410–11 (-16,9669/-48,9121). Cabeceiras: Lagoa Formosa MZUSP 3848 (-15,7833/-46,9666). Caçu: AHE Salto do Rio Verdinho CEPB 6617 (-19,1255/-50,7535). Caldas Novas: UEH Corumbá I CEPB 4328, 4405 (-17,9882/-48,5348). Luziânia: Integração de bacias CHUNB 43339 (-16,5540/-48,0217). **Minas Gerais:** Araporã; Lagoa do Parnaíba ZUFMS 2713 (-18,4942/-49,1408). Augusto de Lima: Fazenda Serra do Cabral Sul UFMG 1630 (-18,1092/-44,2669). Belo Horizonte: região da Pampulha FUNED 91, UFMG 176, 182–4 (-19,9208/-43,9378). Betim: FUNED 565, 577 (-19,9678/-44,1983). Camanducaia: MCN 6314 (-22,7627/-46,1517). Cardeal Mota: Parnacipó MCN 1476 (-19,3532/-43,6023). Consolação: IBSP 82580 (-22,5429/-45,9022). Contagem: Chácara São Geraldo FUNED 1371 (-19,9317/-44,0536). Esmeraldas: FUNED 1441 (-19,7625/-44,3139). Estrela do Sul: Fazenda Nova Monte Carmelo IBSP 90250 (-18,7466/-47,8691). Florestal: Campus UFV UFMG 2899, 2900–01 (-19,8822/-44,4180). Localidade desconhecida: FUNED 2861, 3162. Itabirito: FUNED 541 (-20,533/-43,8014). Lagoa Santa: Distrito da Lapinha MCNR 441–44 (-19,5818/-43,9312). Lagoa Perta-Pé: Cabeceira Grande MNRJ 7029–30 (-15,9843/-47,1972). Paracutu: CHUNB 26479 (-17,2166/-46,8666). Passos: MNRJ 7370 (-20,7188/-46,6097). Patos de Minas: MNRJ 24176 (-18,5666/-46,5). Pedro Leopoldo: Laboratório Lanara FUNED 89, 92 (-19,6181/-44,0431). Perdões: MNRJ 9447 (-21,1421/-45,0364). Pirapora: MZUSP 1308 (-17,35/-44,95). Poços de Caldas: MNRJ 9231 (-21,7877/-46,5613), Cascata das Antas MNRJ 9230 (-21,7666/-46,5833). Pouso Alegre: ZUEC 1242 (-45,9363/-22,23). Sabará: Ravena UFMG 1698 (-19,8864/-43,8067). São Gonçalo do Rio Abaixo: Peti MNRJ 9302 (-19,8166/-43,2833). Santana do Riacho: Serra do Cipó MNRJ 12590 (-19,3333/-43,6166). São Vicente de Minas: MNRJ 10639 (-21,7/-44,4333). Três Marias: MNRJ 7371 (-18,2063/-45,2416). Uberaba: FUNED 508–09 (-19,7483/-47,9319). Unaí: MCN 3167 (-16,3833/-46,8833). **São**

Paulo: Alumínio: IBSP 89852 (-23,5166/-47,25). Anhembi: Sítio Barreirinho MNRJ 21621–22 (-21,6333/-46,85), Rio Piracicaba MNRJ 21920 (-22,7/-47,45). Araçatuba: MZUSP 12476–81, 12484, 12486–90 (-23,4386/-47,0613). Araçoiaba da Serra: IBSP 87808 (-23,5/-47,6166). Artur Nogueira: IBSP 78084 (-22,5727/-47,1719). Arujá: IBSP 83240 (-23,3898/-46,3323). Atibaia: IBSP 81783 (-23,1102/-46,5762), CHUNB 6137 (-23,2/-46,6), MNRJ 10636 (-23,1166/-46,55). Barueri: IBSP 80517 (-23,5113/-46,8766), MNRJ 10637 (-23,5/-46,8666), MZUSP 4320 (-23,5166/-46,8833), MZUSP 13886 (-22,0666/-48,7333). Botucatu: MZUSP 1998 (-22,9/-48,45), MZUSP 4580 (-23,5166/-46,8833), MNRJ 22840, 23025 (-22,8833/-48,45), MNRJ 20463 (-22,8833/-48,4833), Represa da Antiga Adutora MNRJ 7369 (-22,85/-48,4333), Fazenda Lajeado MNRJ 7368 (-22,8858/-48,445), MNRJ 20546, 22065 (-22,85/-48,4333), Rio Bonito MNRJ 24421 (-22,6666/-48,3333). Boraceia: MZUSP 3263 (-23,6333/-45,8333). Bragança Paulista: MZUSP 18839 (-22,95/-46,5666). Buri: Universidade Federal de São Carlos – Campus Lagoa do Sino CHLS 069, 0116 (-23,6057/-48,53). Caçapava: IBSP 85451 (-23,0833/-45,7). Campinas: Unicamp, Barão Geraldo ZUEC 642, 1986, 1988–91, 1993, 1996–99, 2020–21, 2023, 2025–27, 2029, 2168 (-47,06/-22,9). Capivari: MZUSP 1302 (-23,00/-47,5). Cotia: UFMG 177 (-23,6/-46,91), MHNCI 7571 (-23,7096/-46,9627), MNRJ 12723 (-23,6/-46,9166), Caucaia do Alto IBSP 82214, 89085, 89248 (-23,6666/-47,0166), IBSP 78286 (-23,5833/-48,0333), MZUSP 12158, 13328 (-23,6963/-47,0167). Emas: MZUSP 1913, 2975 (-21,9166/-47,35). Embu das Artes: MZUSP 11036, 13965 (-23,6488/-46,8519). Embu-Guaçu: IBSP 80753, 82562 (-23,8166/-46,8). Guará: IBSP 82743 (-20,5015/-47,8548). Guarulhos: IBSP 13222, 13232, 81779 (-23,4666/-47,5333), Rio Baquirivu ZUEC 73 (-46,5297/-23,46). Ibiúna: IBSP 79286, 89247 (-29,65/-47,2166). Iperó: MZUSP 13076–89 (-23,3502/-47,6886). Itanhaém: MZUSP 3992 (-24,1827/-46,7888). Itapevi: IBSP 81710 (-23,4333/-47,05). Itapeçerica da Serra: IBSP 83683, MNRJ 12722 (-23,7166/-46,8333). Itapetininga: IBSP 86385, 88051 (-23,5833/-48,0333), Fazenda Campo Largo MZUSP 1905 (-23,5833/-48,05). Itu: IBSP 78014, 79283, 79411, 79845, 82215, 82658, 86222, 87236, 87244–45 87933, 87942 (-23,25/-47,2833). Jambeiro: Recanto Santa Barbara IBSP 89757, 89996 (-23,2666/-45,6833). Jacareí: ZUEC 2682 (-47,29/-23,2602). Joanópolis: IBSP 89765–66 (-22,9166/-46,2666). Jundiaí: Clube de Campo Jundiaense ZUEC 116, 1565 (-46,88/-23,1802). Juquitiba: IBSP 83339, 83399, 84067, 85200 (-23,9166/-47,0666), MZUSP 12448 (-23,95/-47,05), MHNCI 11376 (-23,9457/-47,0741). Lindóia: MAP 5951 (-22,5212/-46,6407). Louveira: ZUEC 2669, 2671–79 (-46,95/-23,08). Luiz Antônio: IBSP 87328–29 (-21,5833/-47,6833). Mauá: MNRJ 12724 (-23,6666/-46,45), MZUSP 1315 (-23,6891/-46,4573). Miguel Pereira: MZUSP 8849 (-22,45/-43,3666). Mogi das Cruzes: IBSP 83589 (-23,5166/-46,1833).

Mombuca: Chácara Veiga ZUEC 1846 (-47,56/-22,9202). Paranapanema: CHLS 0117, 0118 (-23,3833/-48,7166). Paulínia: João Aranha ZUEC 118 (-47,15/-22,7602). Pedreira: ZUEC 194 (-46,9/-22,74). Piracicaba: MZUSP 12823 (-22,7/-47,6333). Piraju: MZUSP 11057 (-23,2/-49,3833). Pirassununga: Lagoa do Mandi MZUSP 3262 (-21,9833/-47,4166). Porangaba: IBSP 89076 (-23,1785/-48,1195). Porto Feliz: IBSP 85557, 89460 (-23,2/-47,1833). Ribeirão Preto: MZUSP 10944 (-21,1833/-47,7833). Rio Claro: IBSP 82231, MZUSP 14185, 14207 (-22,4/-47,5666), MNRJ 7785 (-22,4113/-47,5613), Sítio da Zezé MNRJ 25990 (-22,3262/-47,7126). Santana do Parnaíba: Alphaville IBSP 82699 (-23,4780/-46,8642), IBSP 80636, 80741, 81229, 81574, 82544, 83523 (-23,4198/-46,9350), MZUSP 12975, 13220 (-23,4441/-46,9177), Santo Amaro: Represa Billings MZUSP 5720 (-23,7869/-46,5972). Santo André: MZUSP 13861 (-23,6638/-46,5377). Santa Isabel: MZUSP 13014 (-23,3155/-46,2213). Santa Rosa do Viterbo: MZUSP 11613 (-21,4727/-47,3630). São Bernardo do Campo: IBSP 86506, MZUSP 12406 (-23,8570/-46,5886), Chácara Takase MZUSP 3266–67, 3270, 3273–75, 3277–79, 3281–83, 3285, 3287–88, 4044 (-23,7/-46,55). São Caetano: MZUSP 5734 (-23,6/-46,5666). São Lourenço da Serra: IBSP 84492 (-23,8411/-46,9546), MZUSP 14000 (-23,85/-46,95). São Paulo: MZUSP 1303, 2391, 2393–94, 2403, 4178, 4193, 12195, IBSP 81959 (-23,5477/-46,6358), Bairro Grajaú IBSP 81891 (-23,7745/-46,6686), Cidade Jardim Rio Tietê MZUSP 1304, 1306, 2620, 2625 (-23,5475/-46,6361), Ipiranga MZUSP 2626–30, 2788–89 (-23,5911/-46,6027), Jaçanã IBSP 85383–84 (-23,4705/-46,5731), Parque Estadual das Fontes do Ipiranga MZUSP 22797–99, 22836 (-23,6707/-46,6285), Vila Parque Jabaquara IBSP 86505 (-23,6396/-46,6561). Taboão da Serra: IBSP 82242 (-23,6226/-46,7798). Tapiraí: MNRJ 10638 (-23,95/-47,5). São Roque: IBSP 87617, 89096 (-23,5378/-47,1243), Sítio Valparaíso MNRJ 14046 (-23,5166/-47,1333). Vargem: IBSP 80901 (-22,8922/-46,4176). Vinhedo: IBSP 79261, 85879 (-23,0410/-46,9899). Espécimes com localidade desconhecida: MZUSP 18140, MZUSP 12407, MZUSP 1774 (Monte Alegre), MZUSP 18850 (Mangau da Praia Grande), FUNED 1238.

***Helicops trivittatus* (N = 117)**

BRASIL: Goiás: Aruanã: APA Meados do Rio Araguaia CEPB 5376 (-14,6391/-50,9885). **Maranhão:** Carolina: UEH-Estreito MZUSP 19299, 19300 (-7,1206/-47,6208). **Mato Grosso:** Alto Xingu: Posto Cel. Vasconcelos MNRJ 7784 (-10,5333/-53,75). Barra do Garças: PEX 1 – EIA usina de álcool e geração de energia elétrica UFMT 8295 (-15,3606/-52,4647). **Pará:** Barra do Tapirapés: MZUSP 3815 (-10,65/-50,6). Belém: Sacramenta MPEG 101, 128, 228, 318, 323, 1097 (-1,4511/-50,1333), MPEG 1221 (-1,4741/-48,4976), MPEG 8867–69 (-1,4558/-48,5044), MZUSP 3606 (-1,4333/-48,4833), Águas Lindas (Aurá) MPEG 26162 (-1,4064/-

48,4031), Avenida Gentil Bittencourt MPEG 15173–74 (-1,4568/-48,4902), Bairro Canudos, Guerra Passos MPEG 15170 (-1,4528/-48,4623), Jurunas MPEG 1220, 1222–26, 1228, 1234–36 (-1,4741/-48,4976), Parque do Museu Paraense Emílio Goeldi MPEG 18699, 18943 19297 (-1,45/-48,4833), Parque do Utinga MPEG 169, 18515–16, 26863, 26744–45, 26892, 26900 (-1,4273/-48,4185), Água Preta/Parque do Utinga MZUSP 3794, MPEG 25822 (-1,4175/-48,4140), UFPA, Núcleo do Guamá MPEG 759, 760, 1124–25, 1218 (-2,1222/-48,5555). Cachoeira do Arari: Fazenda Santa Ângela, Ilha do Marajó MPEG 18013 (-0,8127/-49,0255), Ilha do Marajó, Ilha da Tia Bitá MPEG 644–45 (-0,8164/-49,0832), Ilha do Marajó, Fazenda Vencedora MPEG 8665 (-1,2/-48,8333). Capanema: MPEG 17640, 17641, 17642, 17643, 17644, 17645, 17646, 17647, 17648, 17649, 17650, 17651, 17652, 17653, 17654, 17655, 18514 (-1,20/-47,1833). Dom Eliseu: Sítio Bela Vista, PA-222, antiga PA-70 MPEG 13391 (-4,4380/-47,5391). Marabá: MPEG 25933 (-5,35/-49,1166), São Félix, Km 210 da BR-222 MPEG 14523 (-5,3091/-49,0745). Melgaço: ECFPn/MPEG/ Floresta Nacional de Caxiuaã, Marinaú MPEG 21858–62 (-1,8141/-51,3455), Floresta Nacional de Caxiuanã, Estação Científica Ferreira Pena MPEG 20482, 21187 (-1,8557/-51,4642), Comunidade Pedreira FLONA Caxiuanã MPEG 19971 (-1,7951/-51,5026). Moju: Rio Ubá, Povoação do Luso, Km 36 da estrada Mojú-Acará MPEG 13295–96, 13325–29, 13331–35 (-2,0999/-48,7807). Palestina do Pará: Rio Araguaia, Porto Jarbas Passarinho, Transamazônica MPEG 12948, 15216, 15540–47 (-5,7066/-48,1794). Ponta de Pedras: Marajó, Sinailabu-Marajoite MPEG 20813 (-0,8914/-49,5203). Santa Cruz do Arari: Ilha do Marajó MPEG 19629–31 (-0,6750/-49,3824). São Geraldo do Araguaia: CHUNB 77960, MPEG 21700 (-6,3925/-48,5479). **Tocantins:** Ananás: CHUNB 47233 (-6,3602/-47,91). Caseara: Parque Estadual do Cantão CHUNB 45423, 45427 (-9,3722/-49,8429). Formoso do Araguaia: MZUSP 12841, 13425 (-11,7966/-49,5288). Lajeado: UEH–Luís Eduardo Magalhães MZUSP 14303 (-9,75/-48,4). Palmas: MZUSP 14299 (-10,2127/-48,3602). Parque Indígena do Xingu: Posto Diauarum MZUSP 5506 (-11,2324/-53,2512).

Material adicional (Revisão taxonômica)

***Helicops acangussu* (n = 27)**

BRASIL: Rondônia: Margem esquerda do Alto Rio Madeira, região de Porto Velho: UFRO-R 2736 (-9,0643/-64,3127); UFRO-R 2737 (-9,1487/-64,3730); UFRO-R 2738 (-9,1474/-64,3719); UFRO-R 2739 (-9,1471/-64,3713); UFRO-R 2740 (-9,1469/-64,3715); UFRO-R 2741 (-9,142261/-64,369411); UFRO-R 2742 (-9,1413/-64,3699); UFRO-R 2743 (-9,1417/-64,3706); UFRO-R 2744 (-9,1421/-64,3692); UFRO-R 2745 (-9,1453/-64,3734); UFRO-R 2746 (-9,1362/-64,3670); UFRO-R 2747 (-9,1360/-64,3668); UFRO-R 2748 (holótipo; -

9,0488/-64,3049); UFRO-R 2749 (-9,0522/-64,3047); UFRO-R 2750 (-9,0524/-64,3049); UFRO-R 3070 (-9,1590/-64,3744); MPEG 25577 (-9,0107/-64,2363); MPEG 25578 (-9,1195/-64,3542); MPEG 25579 (-9,1291/-64,2713); MPEG 25580 (-9,1369/-64,3688); MPEG 25581 (-9,1285/-64,3588); MPEG 25582 (-9,1287/-64,3589); MPEG 25583 (-9,1288/-64,3592); MPEG 25584 (-9,1298/-64,3598); MPEG 25585 (-9,1270/-64,3629); MPEG 25587 (-9,1340/-64,3648); MPEG 25588 (-9,1259/-64,3628).

***Helicops angulatus* (n = 27)**

BRASIL: Maranhão: Santa Luzia do Paruá, BR-316 Road: MPEG 12815, 12820–21, 13552, 13634–36 (-2,5927/-45,7466). **Mato Grosso:** Apiacás, Igarapé do Bruno: UFMT-R 7437, 7440 (-8,7777/-57,8133); Araputanga, PCH Ombreiras: UFMT-R 2806 (-15,1305/-58,7300); Aripuanã, Cachoeira dos Patos: UFMT-R 6806 (-9,8691/-60,2711); Aripuanã, Córrego Bota Fora, margem direita do Rio Aripuanã: UFMT-R 6669 (-9,9033/-60,3058); Aripuanã, Mining Companhia Geominas: UFMT-R 7201 (-60,3108/-9,9186); Alto Alegre dos Parecis, Fazenda Santa Rita: UFMT-R 7092 (-12,1236/-61,8613); Brasnorte, PCH Bocaiúva: UFMT-R 8019 (-57,8733/-12,5283); Cáceres, Sepotuba River: UFMT-R 929 (-15,9738/-57,6658); Campo Verde, ALT Sadia: UFMT-R 11807 (-15,5716/-55,1719); Chapada dos Guimarães, APM Manso: UFMT-R 516 (-14,8911/-55,7872); Cláudia, Fazenda Continental: UFMT-R 3676 (-11,4361/-55,0388); Colniza UFMT-R 7212 (-9,0447/-59,0858); Colniza, Estação Ecológica Rio Roosevelt: UFMT-R 7815 (-9,9663/-60,6897); Cuiabá, Rio Claro: UFMT-R 6783 (-15,4763/-55,8911). **Rondônia:** Machadinho d'Oeste, M6 Pedral: MZUSP 21683, 21684 (-9,4158/-62,0175); Porto Velho, Usina Hidrelétrica de Jirau, margem esquerda do Rio Madeira: MZUSP 20733 (-9,2658/-64,6677); Porto Velho, Usina Hidrelétrica de Jirau, Abunã: MZUSP 21119 (-9,2786/-64,6438); Rio Mutum-Paraná: MZUSP 3227 (-9,6152/-64,9458).

***Helicops apiaka* (n = 10)**

BRASIL: Mato Grosso: Alta Floresta: UFMT-R 5482, 7710 (-9,5133/-57,3183); Guarantã do Norte: UFMT-R 4473, 5714 (-9,9475/-54,9355); Paranaíta, margem esquerda do Rio Teles Pires: UFMT-R 7975, 7983, 8004, 8169, 8180, 8244 (-9,5400/-56,4130).

***Helicops boitata* (n = 6)**

BRASIL: Mato Grosso: Poconé, Transpantaneira Road: UFMT-R 11940 (-16,4225/-56,6700), Poconé, Transpantaneira Road, “Passagem do Boitató”, Pousada Pousa Alegre: UFMT-R 12504–06, 12520–21 (-16,4908/-56,7425).

***Helicops danieli* (n = 2)**

COLOMBIA: Atlántico: Barranquilla MZUSP 2144–45 (11,0150/-74,8).

***Helicops gomesi* (n = 4)**

BRASIL: São Paulo: Itapura: MZUSP 1391, 1398 (-20,6672/-51,5172); Rio Passa Cinco: MZUSP 18139 (-22,3500/-47,8500); São Joaquim da Barra, Rio Sapucaí Mirim: MZUSP 14186 (-20,5833/-47,8500).

***Helicops hagmanni* (n = 51)**

BRASIL: Acre: Mâncio Lima, Colônia MZUSP 8001 (-7,6161/-72,9002). **Amapá:** Rio Maracá, foz do Igarapé Camaipi: MZUSP 11716 (-0,4380/-51,4338). **Amazonas:** Barcelos, Ucuqui, Igarapé Javari, margem esquerda do Rio Aracá, tributário do Rio Negro: MNRJ 10127 (-0,7544/-63,1872); INPA-WWF 6 Reserve: MZUSP 7615 (-2,4236/-59,7172); Novo Airão: IBSP 80594, 87354, 87356 (-2,6213/-60,9441); Manaus, Reserva Ducke, Ripária 020: INPA-H 20152 (-2,6213/-60,9441); Manaus, Reserva do 41, BR-174, KM 41: INPA-H 2174 (-2,6213/-60,9441). Parque Nacional Nascentes do Lago Jari, Igarapé do Sabá: INPA-H 28824 (-5,7447/-62,6319). **Pará:** Augusto Corrêa, Cacoal: MPEG 6501 (-2,5036/-54,9525); Belém: MPEG 10908 (-1,7463/-47,0594); Bom Jesus, Bragança: MPEG 12371 (-1,0686/-46,6894); Capitão Poço, São Pedro: MPEG 10484–10485, 10497 (-1,4558/-48,5044); Castanhal, Boa Vista, Apeú: MPEG 541, 1998, 5923 (-1,5519/-47,1144); Curuçú, Marauá: MPEG 4893 (-1,5519/-47,1144); Dom Eliseu, Km 222, Rancho Bela Vista, antiga rodovia PA 70: MPEG 13379, 17300 (-0,7352/-47,8519); Fordlândia: MZUSP 5128 (-3,8247/-55,4952); Juruti, Mutum, Barroso: MPEG 22488 (-1,77/-55,8663); Melgaço, Floresta Nacional Caxinauã: MPEG 22403 (-1,7972/-51,4352); Oriximiná, Aviso Plateau, Floresta Nacional Saracá-Taquera, Porto Trombetas: MNRJ 16833 (-1,0169/-46,635); Ourém, Puraquequara: MPEG 4997, 7020, 7024 (-0,9288/-47,3969); Peixe-Boi: MPEG 1820, Santarém, Lago do Jacundá, Alter do Chão: MPEG 18791 (-4,285/-47,505); Santarém Novo, Trombetinha: MPEG 3462, 3464, 4784, 7053, 7059–60, 7959 (-2,4188/-48,1522); Tomé-Açú, Rodovia Moju-Acará, Ipitinga: MPEG 13350, 15515 (-1,2975/-47,9877); Vigia, Santa Rosa MPEG 4013, 8533 (-1,5519/-47,1144); Viseu, Carupati: MPEG 8874 (-1,1966/-46,14); Viseu, Km 220 da BR-316, antigo km 74, Contagem de Capanema: MPEG 5259 ((-1,1966/-46,14). **Rondônia:** Porto Velho, Usina Hidrelétrica de Jirau, margem direita do Rio Madeira: MZUSP 18869 (-9,4372/-64,7994); Porto Velho, Usina Hidrelétrica de Jirau: UFRO-R 308–09 (-8,7891/-63,9405); Porto Velho, Usina Hidrelétrica de Jirau: MPEG 26056 (-9,2716/-64,6402); Porto Velho: CEPB 980 (-8,7619/-63,9038). **COLOMBIA: Vaupés:** Estación Caparú, lago Taraira, orilla norte Río Apaporis: IAVH-R 3215 (-0,8719/-70,8111).

***Helicops leopardinus* (n = 68)**

BRAZIL: Amapá: D.N.E.R. Reserve, Tracajatuba River: MPEG 58 (-0,9794/-51,0838); Macapá: MPEG 347, 426 (-0,0333/-51,05). **Amazonas:** Careiro, Jacaretinga Lake MZUSP

8204 (-3,4813/-62,9241); Manaus: MZUSP 7678 (-3,1133/-60,0252); Urucará: MPEG 23773 (-2,5125/-57,8149). **Mato Grosso:** Base Científica UFMT SESC: UFMT-R 11918 (-16,25/-56,6166); Cáceres, Sepotuba River: UFMT-R 998 (-16,0666/-57,6833); Cáceres, Ponto A10; Módulo Baía de Pedra: UFMT-R 7901-02 (-16,5165/-57,8369); Cotriguaçu, Fazenda São Nicolau, Peugeot: UFMT-R 8257 (-9,5141/-58,6786); Cuiabá, Avenida 08 de Abril, córrego Mané Pinto: UFMT-R 1966 (-15,5833/-56,0833); Cuiabá, Porto: UFMT-R 1504 (-15,48/-55,8894); Ilha Taiamã: MZUSP 7623-24 (-16,9166/-56,7); Juína: MZUSP 20778-80 (-12,768/-59,1047); Nossa Senhora do Livramento, Pirizal: UFMT-R 7792-94, 7893-94, 8344, 8470-72 (-15,775/-56,346); Poconé UFMT-R 11939 (-16,25/-56,6166); Poconé, Transpantaneira Road: UFMT-R 58, 1796; 4665 (-16,7845/-56,9485); Porto Estrela, Estação Ecológica Serra das Araras: UFMT-R 10686 (-15,324/-57,228); Santo Antônio do Leverger, Rancho Repouso: UFMT-R 7769 (-15,866/-56,077); Rodovia Transpantaneira: MZUSP 8053 (-16,2597/-56,6269); Várzea Grande, Cristo Rei: UFMT-R 11907 (-15,647/-56,133); Parque Indígena do Xingu: MZUSP 5511, 5516 (-10,0841/-52,9993). **Pará:** Almeirim, Canal do Navio, Projeto Araima: MPEG 16377, 19590 (-1,5333/-52,5666); Almeirim, Canal do Navio, Projeto Araima, Várzea, Amazonas River: MPEG 19591 (-0,1666/-49); Aveiro MPEG 25737 (-3,25/-55,1666); Cachoeira do Arari, Ilha de Marajó, Ilha Tia Bitá: MPEG 636, 639 (-1,0125/-48,9505); Belém, MPEG Campus: MPEG 24539 (-1,45/-48,4833); Benevides: FUNED 1998, 2000 (-1,3666/-48,25); Chaves, Fazenda Tijuquara, Rio Tijuquara, Ilha de Marajó: MPEG 17718-19 (-1/-49,9166); Gurupá, Gurupá Canal: MPEG 15157 (-0,8333/-51,1666); Juruti: MPEG 22487; 24963 (-2,1869/-55,9810); Marajó, Igarapé Taperebá: MZUSP 3605 (-1/-49,5); Melgaço, Floresta Nacional de Caxiuanã, Estação Ecológica Ferreira Pena, Rio Curuá: MPEG 19960 (-1,8458/-51,7246); Melgaço, Floresta Nacional de Caxiuanã, Estação Ecológica Ferreira Pena: MPEG 21191 (-1,8458/-51,7246); Oriximiná MZUSP 4793 (-1,7634/-55,8619); Oriximiná, Igreja: UFMT-R 11078 (-1,7760/-56,2129); Oriximiná, Lago Sapucúá, UFMT-R 11076 (-1,4669/-56,1280); Salinópolis: MPEG 18966 (-0,6166/-47,3333); Santa Cruz do Arari, Ilha de Marajó: MPEG 19619 (-0,6690/-49,1726) e MPEG 19618 (-0,6690/-49,1726); Santarém: MPEG 26527 (-2,4/-54,6833); Santarém, Carariacá: UFOPA-H 729, 739-40 (-2,2276/-54,8504); Santarém, Rio Tapajós: MPEG 18828 (-2,4/-54,683333). **Rondônia:** Costa Marques: MCP 8712 (-12,4365/-64,2276); Costa Marques, Guaporé River: MCP 6258 (-12,4365/-64,2276); Porto Velho, Usina Hidrelétrica de Jirau, margem direita do Rio Madeira: MZUSP 19695 (-9,6/-64,8833).

Helicops nentur (n=1)

BRASIL. Minas Gerais: Muriaé, Distrito de Macuco: ZUFMS 2291 (-21,1333/-42,3833).

***Helicops pastazae* (n = 2)**

COLOMBIA: Meta: Guejar River, norte de La Macarena: MZUSP 6111(2,7333/-73,9000).

ECUADOR: Pastaza: Río Huiyayacu, Río Corrientes: MZUSP 14108 (-2,3666/-76,4166).

***Helicops petersi* (n = 1)**

ECUADOR: Napo: Río Misahualli (-0,9905/-77,7966; USNM 196360).

***Helicops phantasma* (n = 29)**

BRASIL: Maranhão: Carolina, Usina Hidrelétrica de Estreito: MZUSP 19309–20 (-7,3333/-47,4666). **Mato Grosso:** Barra do Garças: UFMT-R 8290 (-15,3594/-52,9708). **Tocantins:** Darcinópolis, Usina Hidrelétrica de Estreito: MZUSP 19308 (-6,5333/-47,45). Lajeado, Usina Hidrelétrica de Luiz Eduardo Magalhães: MZUSP 14906–07, MZUSP 14911–12, MZUSP 14917 (-9,75/-48,3666); Usina Hidrelétrica de Lajeado: IBSP 65824, 66206 (-9,7513/-48,3580); Palmas, Usina Hidrelétrica de Lajeado: IBSP 65823, 66413, (-10,2127/-48,3602), CHUNB 16176 (-10,1891/-48,1085); Porto Nacional, Usina Hidrelétrica de Lajeado: IBSP 65592–93, 66089, 66446, 66656 (-10,7080/-48,4172).

***Helicops polylepis* (n = 56)**

BOLÍVIA: Beni: Trinidad: MZUSP 8314 (-14,7855/-64,7838). **BRASIL: Acre:** Rio Branco, Km 23 da rodovia AC. 010: MPEG 20516 (-9,9747/-67,81). **Amazonas:** Apuí: CHUNB 38502 (-7,1972/-59,8913); Itacoatiara: MNRJ 17940 (-3,1500/-58,3833); Novo Airão: MPEG 24374 (-2,6213/-60,9441); São Sebastião, Abacaxis River: MTR 12961 (-4,3088/-58,6363); Maruim, Abacaxis River: MTR 13320 (-4,0275/-58,3477). **Mato Grosso:** Chapada dos Guimarães: MZUSP 11961, UFMT-R 506–07, 1218–19 (-4,8708/-55,7852); Colniza: UFMT-R 6683, 7796 (-8,9177/-59,4661); Coxim: MZUSP 8367 (-18,4902/-54,7611); Nova Xavantina, Das Mortes River: MNRJ 7768, 9292 (-14,6691/-52,3527); localidade desconhecida: MNRJ 215, 9285. **Pará:** Ananindeua, Fazenda Pirelli, Rio Uriboça: MPEG 18535 (-1,7936/-51,4347); Belém: MPEG 13572 (-1,4558/-48,5044); Barcarena: MPEG 16440 (-2,15222/-56,0922); Belém: MPEG 18529 (-1,4500/-48,4833); Belém, passagem Lauro Sodré, Terra Firme: MPEG 18160 (-1,4500/-48,4500); Belém, Ilha Jararaca, próximo a Icoraci: MPEG 17680 (-1,3333/-48,5333); Ilha Cipó-Pitanga, Souzel Bay, Rio Xingu: MPEG 16715 (localidade desconhecida) Faro: MPEG 18359, 18523 (-1,7936/-51,4347); Ilha de Marajó: MPEG 17720 (-1,8044/-50,7122); Jacundá, margem esquerda do Rio Tocantins, 7–8 Km sul de Jacundá: MPEG 16754 (-2,1522/-56,0922); Juruti, Capiiranga Base: MPEG 21203, 22672, 23248, 23250 (-1,1966/-46,14); Melgaço: MPEG 21855, 22140 (-1,8141/-51,3455); Melgaço, Floresta Nacional Caxiuanã, IBAMA Centro Administrativa: MPEG 21855–57 (-1,7977/-51,4191); Melgaço, Caxiuanã, Marinaú: MPEG 22140 (-1,8141/-51,3455); Melgaço, Floresta Nacional Caxiuanã: MPEG

21188–90 (-1,7936/-51,4347); Porto de Moz: MZUSP 18645 (-1,7500/-52,2333); Viseu, Colônia Nova: MPEG 15091, 15105, 15109–10, 15115, 15118, 15120 (-2,1522/-56,0922). **Rondônia:** Cachoeira de Nazaré, Rio Machado: MZUSP 9037 (-9,7525/-61,9186); Candeias do Jamari, Usina Hidrelétrica de Samuel: CEPB 981 (-8,7508/-63,4538); Porto Velho, Usina Hidrelétrica de Jirau, margem esquerda do Rio Madeira: MZUSP 18893 (-9,2641/-64,6716). **COLOMBIA: Amazonas:** Leticia, Amacayacu Natural National Park: UNC/MLC 8524, 8579 (-3,4586/-70,1452).

***Helicops scalaris* (n = 6)**

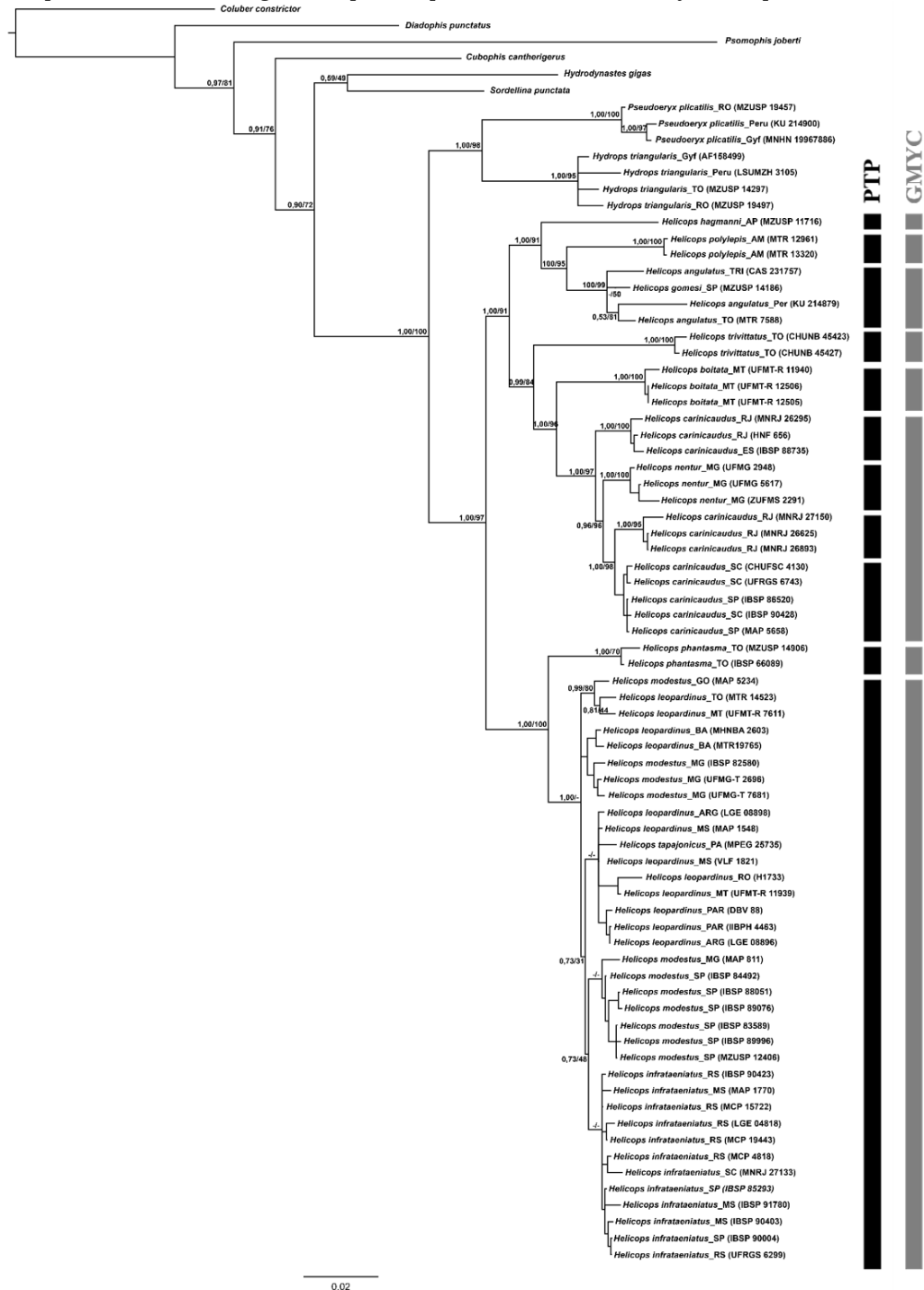
COLOMBIA: Norte de Santander: Cucuta, Rio Pamplinita: CBB 755, 762, 767 (-7,8888/-72,4966); El Zulia, Zulia River, west of Cucuta: CBB 761 (-7,9372/-72,6047). **VENEZUELA: Zulia:** Maracaibo: MBLUZ 012, 285 (-10,6666/-21,6166 [coordenada aproximada]).

***Helicops tapajonicus* (n = 3)**

BRASIL. Pará: Brasília Legal: MPEG 25735–36 (-3,9222/-55,5941); Santarém, Tapari Village: MPEG 26524 (-2,4466/-54,8933).

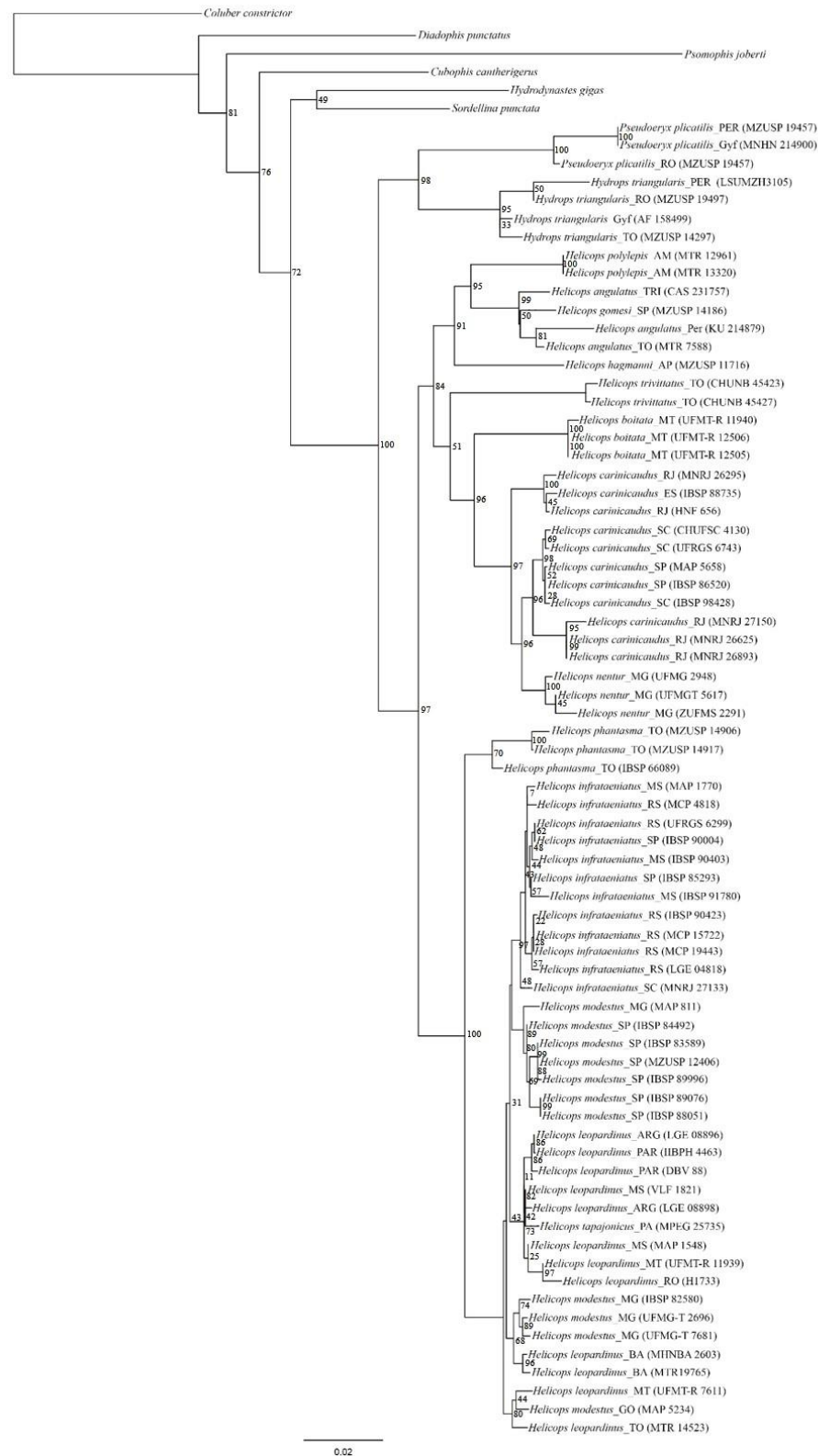
APÊNDICE C – DADOS ADICIONAIS OBTIDOS NAS ANÁLISES MOLECULARES E NOS TESTES DE ESTATÍSTICA MULTIVARIADA UTILIZADOS NA TESE.

Filogenia concatenada dos genes 16S, *Cytb*, BDNF, Cmos, NT3 e R35, gerada pelo método de Inferência Bayesiana, utilizada na reconstrução filogenética das espécies de dorso verde estriado do gênero *Helicops*, conforme detalhamento nos capítulos I, II, III e IV. Os valores localizados próximos aos nós indicam os valores de Credibilidade Bayesiana/Máxima Verossimilhança. As barras verticais pretas (à esquerda) e cinza (à direita) indicam, respectivamente, às linhagens recuperadas pelas análises de delimitação de espécies GMYC e PTP.

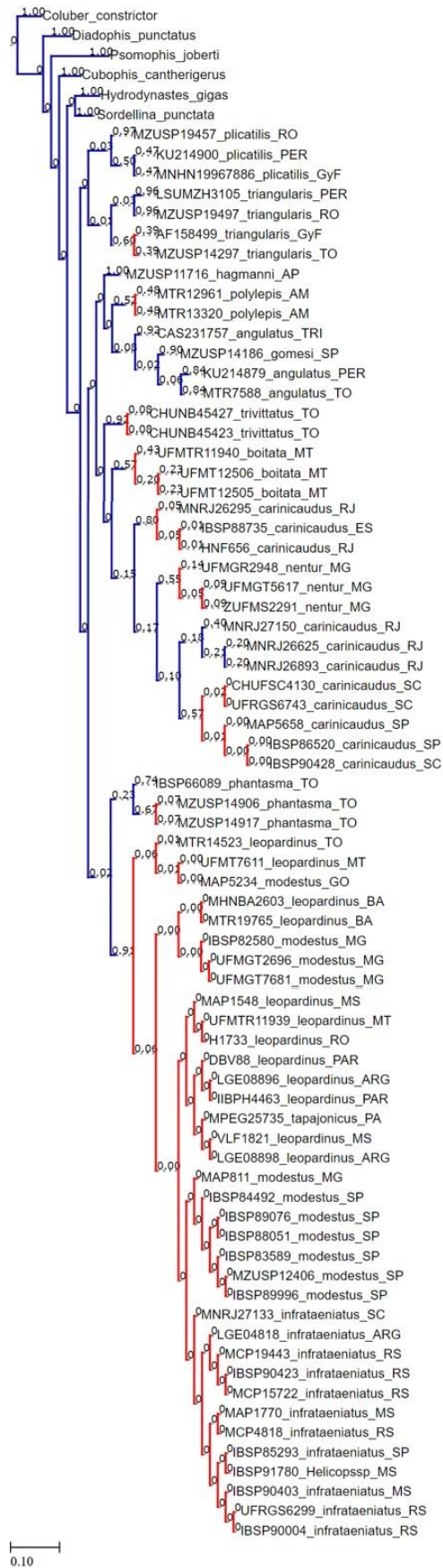


Filogenia concatenada dos genes 16S, *Cytb*, BDNF, Cmos, NT3 e R35, gerada pelo método de Máxima Verossimilhança, utilizada na reconstrução filogenética das espécies de dorso verde estriado do gênero *Helicops*, conforme detalhamento nos capítulos I, II, III e IV. Os valores localizados próximos aos nós indicam os valores

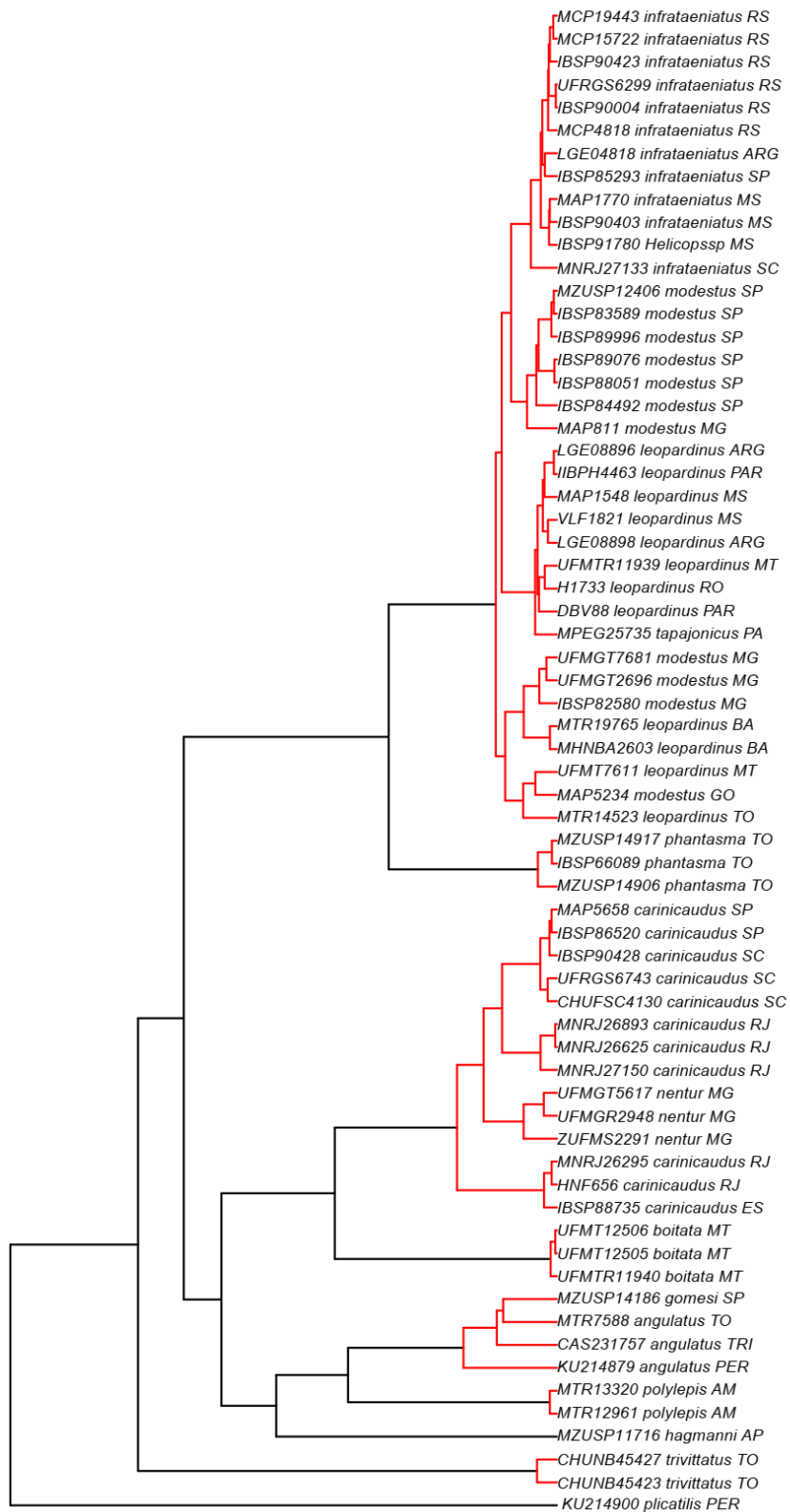
de suporte ML.



Topologia gerada pelo modelo *Poisson Tree Processes* (PTP) utilizando a árvore de Máxima Verossimilhança.



Topologia gerada pelo modelo *Generalized Mixed Yule Coalescent* (GMYC) utilizando a árvore de Máxima Verossimilhança.



Dados complementares obtidos nas análises multivariadas realizadas para as espécies de dorso estriado *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. modestus*.

Tabelas — Resultado da classificação de *Helicops infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. modestus* na análise de função discriminante.

Resultados da classificação^a (Machos)

Original	Contagem	Associação ao grupo prevista			<i>H. modestus</i>	Total
		UTOs	<i>H. infrataeniatus</i>	<i>H. leopardinus</i>		
		<i>H. infrataeniatus</i>	115	5	16	136
		<i>H. leopardinus</i>	12	128	5	145
		<i>H. modestus</i>	11	6	54	71
	%	<i>H. infrataeniatus</i>	84,6	3,7	11,8	100,0
		<i>H. leopardinus</i>	8,3	88,3	3,4	100,0
		<i>H. modestus</i>	15,5	8,5	76,1	100,0

a. **84,4%** de casos agrupados originais classificados corretamente.

Resultados da classificação^a (Fêmeas)

Original	Contagem	Associação ao grupo prevista			<i>H. modestus</i>	Total
		UTOs	<i>H. infrataeniatus</i>	<i>H. leopardinus</i>		
		<i>H. infrataeniatus</i>	170	11	18	199
		<i>H. leopardinus</i>	17	162	7	186
		<i>H. modestus</i>	17	10	74	101
	%	<i>H. infrataeniatus</i>	85,4	5,5	9,0	100,0
		<i>H. leopardinus</i>	9,1	87,1	3,8	100,0
		<i>H. modestus</i>	16,8	9,9	73,3	100,0

a. **83,5%** de casos agrupados originais classificados corretamente.

Tabelas — Coeficientes das funções discriminantes canônicas calculadas a partir de variáveis merísticas e morfométricas de exemplares de *Helicops infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. modestus*. As variáveis com os maiores valores em cada função foram destacadas em negrito.

Machos

	Função	
	1	2
VENT	,035	,070
SC	,016	,166
CRC	,005	-,014
CC	-,035	-,022
CT	,011	,001
Ccab	-,390	,098
DRO	,235	,481
DNO	,008	,270
Lcab	-,066	-,013
Hcab	-,033	,086
Lpes	-,426	,077
DNa	-,681	1,338
DLo	-1,060	,370
DIO	,188	,560
DEO	2,688	-,079
DMB	,140	-,047
(Constante)	-7,153	-23,461

Fêmeas

	Função	
	1	2
VENT	,046	,086
SC	-,020	,095
CRC	,007	-,009
CC	-,003	-,002
CT	,002	,002
Ccab	-,358	,023
DRO	,353	-,053
DNO	,412	-1,847
Lcab	-,005	-,087
Hcab	-,096	-,073
Lpes	-,344	-,010
DNa	,080	2,292
DLo	-,919	,970
DIO	,457	,744
DEO	1,595	-,006
DMB	,076	,061
(Constante)	-6,017	-20,511

Dados complementares obtidos nas análises multivariadas realizadas para o complexo *H. carinicaudus*.

Tabelas – Resultado da classificação das UTOs definidas para o complexo *Helicops carinicaudus* na análise de função discriminante para machos e fêmeas adultos.

Resultados da classificação^a (Machos)						
Original	Contagem	Associação ao grupo prevista			UTO 3	Total
		UTOs	UTO 1	UTO 2		
		UTO 1	19	0	2	21
		UTO 2	0	10	1	11
		UTO 3	0	0	29	29
	%	UTO 1	90,5	,0	9,5	100,0
		UTO 2	,0	90,9	9,1	100,0
		UTO 3	,0	,0	100,0	100,0

a. **95,1%** de casos agrupados originais classificados corretamente.

Resultados da classificação^a (Fêmeas)						
Original	Contagem	Associação ao grupo prevista			UTO 3	Total
		UTOs	UTO 1	UTO 2		
		UTO 1	23	0	1	24
		UTO 2	0	10	0	10
		UTO 3	0	0	24	24
	%	UTO 1	95,8	,0	4,2	100,0
		UTO 2	,0	100,0	,0	100,0
		UTO 3	,0	,0	100,0	100,0

a. **98,3%** de casos agrupados originais classificados corretamente.

Tabelas — Coeficientes das funções discriminantes canônicas calculadas a partir de variáveis merísticas e morfométricas de espécimes machos e fêmeas adultos das UTOs definidas para o complexo *Helicops carinicaudus*. As variáveis com os maiores valores em cada função estão destacadas em negrito.

(Machos)			(Fêmeas)		
	Função			Função	
	1	2		1	2
VENT	,145	-,333	VENT	,341	-,226
SC	,226	,300	SC	-,018	,421
Ccab	-,301	,220	CRC	-,006	-,004
DRO	-1,136	,285	Ccab	-,144	,002
Lcab	,008	,233	DRO	-1,736	,682
DLo	,579	-2,255	DNO	5,170	,571
DEO	-,011	,538	Lcab	-,046	-,032
CRC	-,004	,014	DNa	,251	2,005
DNO	4,042	-,778	DLo	-,406	-2,046
Hcab	-,295	-,171	DIO	1,507	,184
DNa	-,141	,112	DEO	-,062	1,129
DIO	-1,946	,137	Hcab	,229	,036
(Constante)	-26,451	21,748	(Constante)	-51,562	3,765

Figuras — Gráficos da análise de componentes principais (PCA) testada a partir de variáveis merísticas e morfométricas de espécimes machos e fêmeas do complexo *Helicops carinicaudus*.

