



TOBIAS SARAIVA KUNZ

**Sistemática filogenética e taxonomia de *Xenodon dorbignyi*
(Bibron) e espécies relacionadas de serpentes “narigudas” do
gênero *Xenodon* Boie (Squamata: Dipsadidae)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Área de Concentração: Biologia Comparada
Orientador: Prof. Dr. Márcio Borges Martins
Co-orientador: Dr. Felipe Gobbi Grazziotin

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

PORTO ALEGRE

2016

Sistemática filogenética e taxonomia de *Xenodon dorbignyi* (Bibron) e
espécies relacionadas de serpentes “narigudas” do gênero *Xenodon* Boie
(Squamata: Dipsadidae)

TOBIAS SARAIVA KUNZ

Aprovada em

Dr. Nelson Jurandi Rosa Fagundes

Dr. Roberto Baptista de Oliveira

Dra. Renata Perez Maciel

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

PORTO ALEGRE

2016

Agradecimentos

Este trabalho não seria possível sem a colaboração e parceria de diversas pessoas e instituições. Sou grato, primeiramente, ao meu orientador, Prof. Dr. Márcio Borges-Martins, por ter me dado a oportunidade de realizar este trabalho e pela amizade e parceria ao longo dos últimos sete anos, desde que aceitou me orientar no mestrado.

Ao meu co-orientador, Dr. Felipe Gobbi Grazziotin, pelo auxílio com as análises moleculares, pelo grande aprendizado que me propiciou e, sobretudo, pela grande amizade que resultou desta parceria.

Ao Dr. Hussam Zaher, por possibilitar que parte deste trabalho fosse realizada nos Laboratórios de Herpetologia e de Biologia Molecular do Museu de Zoologia da USP (MZUSP), pelo acesso aos exemplares e amostras de tecido sob seus cuidados, e pela colaboração e grande contribuição que deu aos dois capítulos centrais desta tese.

Ao Dr. Alejandro Giraud (Instituto Nacional de Limnología, Santa Fé, Argentina), pela colaboração e parceria no terceiro capítulo desta tese, pois se foi possível realizar uma análise geograficamente abrangente da variação em *Xenodon dorbignyi*, espécie de distribuição tão ampla (e a maior parte dela na Argentina!), foi graças ao seu grande empenho na amostragem das serpentes argentinas. Alejandro e sua esposa Vanesa Arzamendia também me acolheram durante minha breve passagem por Santa Fé.

À Dra. Jaqueline Battilana, do Laboratório de Biologia molecular do MZUSP, por pacientemente me ensinar e auxiliar com todos os procedimentos laboratoriais, e também à Priscila Carvalho e Gabriela Sanches pelo auxílio na catalogação e localização de centenas de amostras de tecidos na coleção de tecidos do MZUSP.

À todos os curadores e técnicos das coleções herpetológicas, pelo acesso aos espécimes sob seus cuidados: Guarino Colli e Ísis C. Arantes, da Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB); Paulo Manzani e Karina R.E. de Almeida, do Museu de Zoologia da UNICAMP (ZUEC); Moema L. de Araújo e Maria L.M Alves, do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN); Gláucia Pontes, do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS (MCP); Sonia Cechin, da Universidade de Santa Maria (ZUFMSM); Claudio Borteiro e Diego Arrieta, do Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo (MHNM); Julian Faivovich e Santiago Nenda, do Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”

(MACN); Jorge Williams, do Museo de La Plata (MLP); e Gustavo Scrocchi e Sonia Kretzschmar, da Fundación Miguel Lillo (FML).

À Stefano Scali, do Museu de Milão (MSNM) pelas informações sobre o holótipo de *Heterodon histricus*; Heinz Grillitsch, do Museu de Viena (NMW) pelas informações e fotografias do holótipo de *Heterodon nattereri*; e à Annemarie Ohler e Nicolas Vidal, do Museu de Paris (MNHN), pelas fotografias e informações sobre a série tipo de *Heterodon dorbignyi*. Stephen Rogers, do Carnegie Museum (CM) forneceu fotografias e informações de espécimes sob seus cuidados; Paulo Passos e Pedro Pinna do Museu Nacional (MNRJ) e Giuseppe Puerto e Francisco Franco, do Instituto Butantan também forneceram informações sobre exemplares; Diego Barrasso, Francisco Kolenc, Claudio Borteiro, Jorge Williams, Tiago G. dos Santos e Suélen Alves cederam amostras de tecidos. Jorge Williams, Diego Meier, Marcelo Ribeiro Duarte, Raíssa F. Bressan, Ivo R. Ghizoni Jr, Glayson Bencke cederam fotografias. Juan Pablo Hurtado, Glaucia Pontes e Diego Alvares me ajudaram com a preparação de hemipênis e Renata Perez me auxiliou nas fotografias de microscopia eletrônica.

Aos amigos e colegas Diego Alvares, Renata Perez, Rodrigo Eltz e Ivo Ghizoni Jr, que pegaram a estrada junto e me acompanharam em viagens, seja pra coletas, visitas a museus, empréstimo de material, etc... Claudio Borteiro e Francisco Kolenc, que me receberam, junto com os colegas Renata Perez e Rodrigo Eltz, durante o período que estivemos no Uruguai, com um agradecimento especial ao Claudio e sua família, que nos hospedaram em sua casa de praia próximo de Montevideo!

Aos amigos e colegas do Laboratório de Herpetologia do MZUSP, Fausto Barbo, Juan Pablo Hurtado, Juan Camilo Arredondo, Ricardo A. Guerra-Fuentes, Roberta Graboski, Giovanna Montingelli, Paola Sánchez, Vivian Trevine e Leonardo de Oliveira, que me ajudaram de diversas formas durante minhas estadias em São Paulo, seja nas atividades laboratoriais, em discussões herpetológicas e metodológicas, fazendo companhia na hora do almoço, etc...

Aos meus colegas e amigos do Laboratório de Herpetologia da UFRGS. São tantos que compartilharam o laboratório ao longo desses anos que não deixaria de cometer injustiças se quisesse tentar nomear todos...

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa concedida.

À minha família, pelo apoio que sempre me deram, em especial meus pais, Maria do Carmo e Elenor, e minha irmã, Cibele, que teve que ter muita paciência em

dividir por diversas vezes o apartamento pequeno em São Paulo; e à minha tia Maria de Fátima, Kepler e a prima Karina, meu apoio familiar em Porto Alegre.

Um agradecimento especial à Raíssa Bressan, minha companheira em todos os momentos, bons ou ruins, pelo carinho, amizade, paciência, e por compartilhar também como colega de laboratório os mesmo desafios e dificuldades do doutorado, além do auxílio nas traduções, trabalhos de campo, etc...

Muito obrigado a todos!

Sumário

Resumo	8
Abstract.....	10
CAPÍTULO 1	
Introdução Geral.....	12
Referências.....	18
CAPÍTULO 2	
Systematics of the South American hog-nosed snakes with a taxonomic revision of the <i>Xenodon histricus</i> (Jan, 1863) complex (Serpentes: Dipsadidae).....	23
Abstract.....	24
Introduction.....	25
Material and Methods	27
MOLECULAR PHYLOGENETIC ANALYSIS	27
MORPHOLOGICAL DATA.....	32
Results	33
TAXONOMY	40
<i>XENODON SP. NOV.</i>	40
<i>XENODON HISTRICUS</i> (JAN, 1863).....	47
Discussion.....	53
References.....	56
Appendix.....	64
CAPÍTULO 3	
Sistemática e taxonomia de <i>Xenodon dorbignyi</i> (Bibron in Duméril, Bibron & Duméril, 1854) (Serpentes: Dipsadidae)	65
Resumo	66
Introdução	67
Material e Métodos	70
DADOS GENÉTICOS	70
DADOS MORFOLÓGICOS.....	71

DELIMITAÇÃO DE ESPÉCIES	74
Resultados	75
ANÁLISE FILOGENÉTICA	75
MORFOLOGIA	80
PADRÕES DE COLORAÇÃO (CARACTERES QUALITATIVOS)	87
INTERPRETAÇÃO TAXONÔMICA	89
SISTEMÁTICA	91
<i>XENODON DORBIGNYI</i> (BIBRON <i>IN</i> DUMÉRIL, BIBRON & DUMÉRIL, 1854)....	91
Discussão	100
Referências	105
Apêndice 1	112
Apêndice 2	116
Apêndice 3	118
Apêndice 4	119
Apêndice 5	120
 CAPÍTULO 4	
Conclusões	128
Anexos	130
Normas para publicação.....	131

Resumo

Entre as serpentes do gênero neotropical *Xenodon*, um grupo que inclui seis espécies atualmente válidas (*X. dorbignyi*, *X. histricus*, *X. nattereri*, *X. matogrossensis*, *X. pulcher* e *X. semicinctus*) se diferencia pela escama rostral elevada, em forma de “pá”, quilhada e projetada posteriormente, separando as internasais. Este grupo de serpentes comumente chamadas “narigudas”, de morfologia especializada, compunha até recentemente o gênero *Lystrophis*, sinonimizado com *Xenodon* com base em evidências moleculares. A maioria destas espécies esteve envolvida em alguma confusão taxonômica devido a descrições insuficientes e ausência de revisões abrangentes da variação morfológica. *Xenodon matogrossensis*, *X. pulcher* e *X. semicinctus* apresentam padrão de coloração aposemático, mimético com algumas espécies de cobras-corais do gênero *Micrurus* e estiveram por muito tempo agrupadas sob *X. semicinctus*. Por sua vez, *X. histricus*, *X. nattereri* e *X. dorbignyi* apresentam um padrão de coloração de fundo predominantemente pardo com bandas simples ou ocelos. Estas três espécies foram o foco deste estudo. O complexo *histricus-nattereri* inclui um grupo de serpentes pequenas e raras amplamente distribuídas em formações abertas desde o centro da Argentina até o norte do Brasil, em áreas de transição Cerrado-Caatinga. *Xenodon dorbignyi*, por sua vez, é uma das espécies mais comuns dos Pampas e Chaco. O polimorfismo da espécie levou a descrição de subespécies, insuficientemente caracterizadas, o que levou ao desuso desta categoria taxonômica apesar do reconhecimento por alguns autores de padrões regionais. A variação em alguns caracteres considerados diagnósticos tem por vezes ocasionado identificações errôneas e levantado considerações sobre os limites específico entre estes táxons. A sistemática e taxonomia dessas espécies foi analisada com base em uma revisão geograficamente abrangente da variação em caracteres morfológicos externos combinada com análises filogenéticas moleculares (DNA mitocondrial e nuclear). A variação genética em populações destas espécies é analisada pela primeira vez. Em relação ao complexo *histricus-nattereri*, os dados moleculares demonstraram que a diversidade de *X. nattereri* do sudeste do Cerrado engloba a variação morfológica de *X. histricus* e revelam a presença de uma linhagem independente no extremo norte da distribuição do complexo, proximamente relacionada a *X. dorbignyi*. Apesar de não ter localidade tipo precisa, se demonstra que *X. nattereri* foi descrita com base em um exemplar

com número de faixas dorsais intermediário (o principal caráter diagnóstico para diferenciar as duas espécies), uma condição encontrada apenas em exemplares da região sudeste e oeste do cerrado. Esta região coincide com a procedência da maior parte do material coletado por Johann Natterer (coletor do holótipo). Assim, se propõem manter *X. nattereri* na sinonímia de *X. histricus*. As populações do norte do Cerrado e áreas de transição Cerrado-Caatinga são descritas como uma nova espécie caracterizada por um número extremamente baixo de faixas dorsais. A estruturação genética encontrada para as populações de *X. dorbignyi* mostra que a espécie comporta duas linhagens distintas, uma de distribuição restrita no extremo nordeste da distribuição da espécie, na planície costeira de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (clado nordeste), e a outra a oeste e sul da primeira, englobando a maior parte da distribuição (clado sudoeste). Os dados morfológicos, no entanto, falharam em diagnosticar qualquer das subespécies propostas. As duas linhagens genéticas parapátricas estão em grande parte isoladas pela Laguna dos Patos, com uma zona de contato entre as duas linhagens ao sul desta. Embora a linhagem nordeste corresponda em grande parte morfológica e geograficamente ao descrito para a forma *orientalis*, análise dos exemplares procedentes da zona de contato entre as duas linhagens revela que todos possuem o fenótipo característico das populações da planície costeira (críptico em relação aos solos arenosos da região), independente da linhagem genética, demonstrando que a variação morfológica utilizada para caracterizar as subespécies não está relacionada com linhagens evolutivas independentes. Mais provavelmente estas formas correspondem a morfotipos ecológicos associados a fatores ambientais. Não se reconhece portanto a utilização da categoria taxonômica subespecífica para as populações de *Xenodon dorbignyi*.

Abstract

Among the Neotropical snake genus *Xenodon*, a group including six currently valid species (*X. dorbignyi*, *X. histricus*, *X. nattereri*, *X. matogrossensis*, *X. pulcher* and *X. semicinctus*) is distinguished by the elevated, shovel-like, keeled rostral scale, prolonged posteriorly, separating the internasals. This group of morphologically specialized species, commonly known as the South American hog-nosed snakes, was included until recently in the genus *Lystrophis*, synonymized with *Xenodon* based on molecular evidences. Most of these species were involved in some taxonomic confusion due to insufficient descriptions and lack of broad taxonomic revisions. *Xenodon matogrossensis*, *X. pulcher* and *X. semicinctus* present aposematic color patterns, mimetic with some coral snakes of the genus *Micrurus*, and had long been grouped under *X. semicinctus*. On the other hand, *X. histricus*, *X. nattereri* and *X. dorbignyi* show a predominantly pale ground color pattern with simple bands or ocelli. These last three species were the focus of this study. The *histricus-nattereri* complex includes a group of small and rare snakes broadly distributed in open formations from central Argentina to northern Brazil, in transition areas of Cerrado-Caatinga. On the other hand, *Xenodon dorbignyi* is one of the most common snake species of the Pampas and Chaco. The species polymorphism led to the description of poorly characterized subspecies, but despite the acknowledgement of regional patterns by some authors this taxonomic category is no longer used. The variation in some morphological characters considered to be diagnostic has lead to some misidentifications and even raised questions on the specific boundaries among these taxa. Here, the systematic and taxonomy of these species was analyzed based on a broad geographic revision of the variation of external morphologic characters combined with molecular phylogenetic analysis (mitochondrial and nuclear DNA). The genetic variation of these species' populations is analyzed for the first time. Regarding the *histricus-nattereri* complex, molecular data showed that the diversity of *X. nattereri* in southeastern region of the Cerrado encompasses the morphological variation of *X. histricus* and reveal an independent lineage at the northern limits of the complex' distribution, closely related to *X. dorbignyi*. Despite having no precise type-locality, it is showed that *X. nattereri* was described based on one specimen with intermediate number of dorsal bands (the main diagnostic character to differentiate both species), a condition found only in specimens from the southeast and western regions of the Cerrado. This region coincides with the precedence of the largest part

of the material collected by Johann Natterer (holotype collector). Thus, we propose to maintain *X. nattereri* as a synonym of *X. histricus*. The populations from northern Cerrado and transition areas of Cerrado-Caatinga are described as a new species characterized by an extremely low number of dorsal bands. The genetic structure found in the populations of *X. dorbignyi* shows that the species encompasses two distinct lineages, one restricted to the northeastern extreme of the species distribution, in the coastal plain of the states of Santa Catarina and Rio Grande do Sul (northeast clade), and the other west and south of the first, encompassing most of the distribution (southwest clade). Morphological data, however, failed to diagnose any of the proposed subspecies. The two parapatric genetic lineages are largely isolated by the Patos Lagoon, with a contact zone between them to the south of this lagoon. Although the northeast lineage corresponds greatly to what was morphologically and geographically described as *orientalis*, the analysis of specimens from the contact zone between the two lineages revealed that all specimens have the characteristic phenotype of the coastal plain populations (cryptic regarding to sandy soils of the region), regardless the genetic lineage, showing that the morphological variation used to characterize the subspecies is not related to independent evolutionary lineages. Most likely, these forms correspond to ecological morphotypes associated with environmental factors. Therefore, the use of the subspecific taxonomic category is not acknowledged for populations of *Xenodon dorbignyi*.

Capítulo 1

INTRODUÇÃO GERAL

A subfamília Xenodontinae incluía até recentemente a maior parte da diversidade de serpentes “colubrideas” neotropicais. Dois grandes grupos eram reconhecidos, com base em características hemipenianas (Jenner, 1981; Myers & Cadle, 1994) e distância imunológica (Cadle, 1984a, 1984b, 1984c, 1985): os xenodontíneos Sul-americanos e os centro-americanos, apesar de haver ampla sobreposição geográfica entre os dois grupos.

Zaher (1999), baseado em caracteres hemipenianos, propôs uma nova classificação dos Xenodontíneos do Novo Mundo (*sensu* Cadle), denominando-os Xenodontinae *sensu lato* e reconhecendo o clado majoritariamente sul-americano composto de 41 gêneros como Xenodontinae *sensu stricto*, baseado em duas sinapomorfias hemipenianas (cálices aumentados no lado assulcado dos lobos e espinhos grandes nos lobos). O clado majoritariamente centro-americano é reconhecido como a subfamília Dipsadinae com base em diversas sinapomorfias hemipenianas sugeridas por Myers & Cadle (1994).

Posteriormente, Zaher *et al.* (2009) redefiniu a classificação das serpentes Caenophidia com base em uma nova filogenia molecular. A família Colubridae foi grandemente restrita, principalmente pela elevação de suas principais subfamílias (Colubrinae, Natricinae, Dipsadinae) ao status de família. Os “xenodontíneos”, embora agora sem sinapomorfias conhecidas, já que estas foram movidas para Dipsadidae, foram mantidos como uma subfamília de Dipsadidae, para evitar mudanças na hierarquia taxonômica bem estabelecida deste grupo, alegando a necessidade de mais estudos para clarificar as relações entre estes grupos (Zaher *et al.*, 2009).

A tribo Xenodontini *sensu* Dixon (1980) era composta por seis gêneros: *Erythrolamprus* Wagler, 1830; *Liophis* Wagler, 1830; *Lystrophis* Cope, 1885; *Umbrivaga* Roze, 1964; *Waglerophis* Romano & Hoge, 1973 e *Xenodon* Boie, 1827. A tribo é considerada monofilética e definida pela perda dos cálices hemipenianos e sulcos capitulares; presença de discos apicais nos lobos do hemipênis; e achatamento

defensivo da região do pescoço (Zaher, 1999; Zaher et al., 2009). Entre as diversas mudanças taxonômicas sugeridas por Zaher *et al.*, 2009 para a tribo Xenodontinae, se incluí a sinonimização de *Liophis* em relação à *Erythrolamprus*, com a Revalidação de *Lygophis* e a sinonimização de *Lystrophis* e *Waglerophis* com *Xenodon*.

Diversos autores já haviam notado semelhanças e a provável afinidade filogenética entre *Xenodon*, *Lystrophis* e *Waglerophis* (Dixon, 1980; Zaher, 1999; Moura-Leite, 2001; Masiero, 2006), como características relacionadas aos ligamentos e musculatura da cabeça (Zaher, 1999). A análise filogenética morfológica de Moura-Leite (2001) resultou num clado formado pelos três gêneros, sustentado por quatro sinapomorfias cranianas e pela condição do músculo *cervicomandibularis*. Embora as propostas taxonômicas de Zaher *et al.* (2009) para a tribo Xenodontini tenham sido consideradas prematuras por diversos autores (e.g. Curcio *et al.*, 2009; Myers, 2011; Vidal *et al.*, 2010; Myers & McDowell, 2014), a parafilia de *Lystrophis*, assim como de *Liophis* (com relação a *Erythrolamprus* e *Umbrivaga*) tem sido corroborada em filogenias moleculares recentemente publicadas (e.g. Vidal *et al.*, 2010, Grazziotin *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013).

O gênero *Xenodon* inclui atualmente 14 espécies válidas (incluindo duas recentemente retiradas da sinonímia de *X. rabdocephalus* por Myers & MacDowell, 2014). Dentre estas, um grupo que inclui seis espécies (*X. dorbignyi* [Bibron, 1854], *X. histricus* [Jan, 1863], *X. nattereri* [Steindachner, 1867], *X. matogrossensis* [Scrocchi & Cruz, 1993], *X. pulcher* [Jan, 1863] e *X. semicinctus* [Duméril, Bibron & Duméril, 1854]) compunha até recentemente o gênero *Lystrophis* e se diferencia pela escama rostral elevada, em forma de “pá”, quilhada e projetada posteriormente, separando as internasais.

Entre estas espécies de serpentes comumente chamadas “narigudas”, de morfologia especializada, *X. matogrossensis*, *X. pulcher* e *X. semicinctus* apresentam padrão de coloração aposemático, mimético com algumas espécies de cobras-corais do gênero *Micrurus*. Por sua vez, *X. histricus*, *X. nattereri* e *X. dorbignyi* apresentam um padrão de coloração de fundo pardo com bandas simples ou ocelos. *Xenodon histricus* também é tratada por vezes como uma falsa-coral, pela presença de coloração avermelhada entre as bandas escuras do dorso em alguns indivíduos, mas sendo muito variável, associado por vezes à juvenis (Amaral, 1977; Bérnils *et al.*, 2004). Por sua vez, *X. dorbignyi* é uma espécie de coloração extremamente variável, mimetizando simultaneamente tanto espécies de viperídeos do gênero *Bothrops* (pelo

padrão de ocelos escuros no dorso associado ao comportamento de enrodilhar-se e desferir falsos botes) quanto de corais do gênero *Micrurus*, ao enrodilhar e elevar a cauda que exibe um padrão de anéis pretos e vermelhos (Yanosky & Chani, 1988). A maioria destas espécies esteve envolvida em alguma confusão taxonômica devido a descrições insuficientes e ausência de revisões abrangentes da variação morfológica. As três espécies de falsas corais estiveram agrupadas sob *X. Semicinctus* até a revisão de Scrocchi & Cruz (1993). Análises filogenéticas recentes com base em dados moleculares demonstraram que estas três espécies são muito proximamente relacionadas (Grazziotin *et al.* 2012; Pyron *et al.* 2013). As outras três espécies foram o foco deste estudo.

Heterodon Dorbignyi Bibron *in* Duméril, Bibron & Duméril 1854 foi descrita originalmente com base em uma série tipo composta, sendo os sítipos procedentes de Buenos Aires (Argentina) Montevideo (Uruguai), “Brasil” (sem outros dados de procedência) e “Sainte-Catherine” (referindo-se ao Estado brasileiro de Santa Catarina). É a espécie tipo do gênero *Lystrophis*, proposto por Cope (1885) para acomodar as espécies sul americanas, distinguindo-as das *Heterodon* norte americanas com placa anal inteira e escamas dorsais quilhadas. Embora esta espécie tenha uma história taxonômica pouco complexa desde sua descrição, Bailey (1962) demonstrou que a descrição de *Rhinostoma nasuum* Wagler 1830 corresponderia a *Lystrophis dorbignyi*, fato já notado por Boulenger (1896) e que, portanto, a aplicação estrita do critério de prioridade importaria relegar *Lystrophis dorbignyi* à sinonímia de *Rhinostoma nasuum*. No entanto, argumentou Bailey, *Lystrophis dorbignyi* esteve em uso contínuo desde sua descrição enquanto *Rhinostoma nasuum* nunca foi aplicado corretamente à espécie a qual corresponderia. Posto isso, Bailey propõem à Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica uma série de atos nomenclaturais, entre os quais, a supressão do nome genérico *Rhinostoma* Fitzinger 1826 e do nome específico *nasua* Wagler 1830 (como publicado no binômio *Vipera nasua*) para os propósitos da Lei da Prioridade.

A distribuição geográfica de *Xenodon dorbignyi* compreende o extremo sul do Brasil, Uruguai, sul do Paraguai e centro-norte da Argentina (Orejas-Miranda, 1966; Giraud, 2001; Nenda & Cacivio, 2007; Kunz *et al.*, 2011; Cacciali *et al.*, 2016), sendo provavelmente uma das espécies de serpentes mais comum do Pampa e Chaco sul-americano, abrangendo marginalmente também a província biogeográfica do

Monte (Bérnils *et al.*, 2007). Nesta ampla área de ocorrência, uma grande variabilidade morfológica é conhecida.

O primeiro a analisar a variação morfológica de *X. dorbignyi* foi Orejas-Miranda (1966), que analisou apenas espécimes uruguaios, encontrando uma grande variabilidade no padrão de coloração das populações daquele país, distinguindo ao menos quatro padrões de coloração, sem correspondência geográfica. Posteriormente, Lema (1994) descreveu quatro subespécies (afirmando que provavelmente existem sete) com base em coloração e forma do corpo e da cabeça: a forma nominal, *Lystrophis d. dorbignyi*, com localidade-tipo restrita por Lema a Buenos Aires e atingindo as províncias vizinhas e o oeste do Rio Grande do Sul; *Lystrophis d. chacoensis*, do norte da Argentina e sul do Paraguai; *Lystrophis d. orientalis*, do leste de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (haveria também uma variedade própria da região de Cidreira, no litoral norte gaúcho, caracterizada pela zona paraventral em forma de xadrez salpicado de claro e escuro, “padrão sal e pimenta”; Lema, 1994, p. 119); e *Lystrophis d. Uruguayensis*, do Uruguai com dispersão para partes baixas e planalto do Rio Grande do Sul e nordeste da Argentina.

Lema (1994), no entanto, não apresenta variação nem uma lista de exemplares examinados, descrevendo apenas os holótipos de suas subespécies. Apresenta, ainda, grandes áreas de contato e hibridação entre o sudoeste do Rio Grande do Sul, noroeste do Uruguai e nordeste da Argentina. Além disso, Lema desconsidera os artigos 47.1. (Taxa nominotípicos) e 61.2. (princípio da tipificação) do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN) ao designar um “holótipo” para a subespécie nominal, que não pertence à série tipo original (que não foi examinada ou sequer mencionada). Por conta da grande variação, especialmente em padrões de coloração, e da pobre caracterização das subespécies, cuja variação em caracteres morfológicos é desconhecida, esta categoria taxonômica não tem sido utilizada na literatura referente a *X. dorbignyi* (e.g. Giraud, 2001; Carreira *et al.*, 2005). Ainda assim, Lema (2002) tratou como espécies plenas as três formas que ocorreriam no Rio Grande do Sul (*X. dorbignyi*, *X. orientalis*, *X. uruguayensis*), sem justificativa.

Carreira *et al.* (2005), analisando as espécie de “*Lystrophis*” presentes no Uruguai, chamam atenção para presença de variação e sobreposição de caracteres diagnósticos entre *histricus* e *dorbignyi*: “*Los caracteres propuestos en la diferenciación de los dos taxones pertenecientes a la fauna uruguaya son inciertos (según revisión no publicada). En algunos individuos de la especie L. dorbignyi se*

presentan como anómalos y por separado, los caracteres pertenecientes a L. histricus, lo que podría dificultar la clara determinación de los taxones e incluso cuestionar su validez. Queda en evidencia la necesidad de una nueva revisión sobre el grupo, y en especial sobre L. histricus” (pag. 349).

Xenodon histricus, por sua vez, há tempos está envolvida em confusão taxonômica com *X. nattereri*. Ambas são espécies raras e carecem de localidade tipo precisa. Foram descritas basicamente com base em coloração e escamação. A variação bem como a distribuição geográfica de ambas as espécies é pouco conhecida. A mais rara destas espécies, *X. histricus* (Jan 1863) foi descrita com base em apenas um exemplar, posteriormente ilustrado em Jan & Sordelli (1865). Steindachner (1864) descreve um segundo exemplar de *X. histricus* coletado por Johann Natterer no Brasil e enviado ao museu de Viena. Posteriormente, Steindachner (1867) afirma que este exemplar se refere a uma espécie distinta, denominando-a *Heterodon nattereri*. A principal diferença entre o exemplar de Jan e o descrito por Steindachner é o número de faixas escuras ao longo do corpo, 40 em *histricus* e 28 em *nattereri*.

Boulenger (1894), em seu catálogo de serpentes do British Museum, incluiu *Lystrophis nattereri* na sinonímia de *L. histricus*. Este arranjo foi mantido pelos autores subsequentes, incluindo Orejas-Miranda (1966) e Peters & Orejas-Miranda (1970), até Hoge *et al.* (1975) revalidar *L. nattereri*. A diagnose apresentada por Hoge *et al.* (1975), baseada principalmente na coloração, no entanto, se mostrou insuficiente para a diferenciação dos táxons, como notado por Scrocchi & Cruz (1993). Apesar disso, desde a revalidação de Hoge *et al.* (1975) espécimes com número baixo de faixas dorsais têm sido encontrados em áreas de Cerrado do Brasil e reconhecidos como *X. nattereri* (e.g. Argôlo, 2002; Brasileiro *et al.*, 2003; Silveira *et al.*, 2004; Sawaya *et al.*, 2008; Araújo *et al.*, 2010; Dal Vechio *et al.*, 2013). A proposta de Hoge *et al.* (1975), contudo, parece ter sido ignorada, principalmente por autores não brasileiros, que mantiveram sem justificativa *nattereri* na sinonímia de *histricus* (e.g. Cei, 1993; Carreira *et al.*, 2005). A ausência de revisões morfológicas geograficamente abrangentes e a disponibilidade de material genético em grande parte obtidos de coletas recentes para as espécies focos deste estudo, motivaram a realização de uma revisão sistemática e taxonômica deste grupo de espécies em uma abordagem morfológica e molecular (DNA mitocondrial e nuclear).

O primeiro capítulo aborda a taxonomia do complexo *histricus-nattereri* utilizando caracteres morfológicos externos e uma análise filogenética molecular

incluindo 12 das 14 espécies atualmente reconhecidas no gênero *Xenodon* e 11 táxons terminais associados ao complexo *histricus-nattereri*. Para as análises morfológicas se examinou grande parte do material ainda disponível em museus destes táxons, considerando sua raridade e a perda da maior coleção destes (~70 exemplares) com o incêndio ocorrido no Instituto Butantan em 2010. A filogenia recuperada demonstra que a diversidade de *X. nattereri* do sudeste do Cerrado engloba a variação morfológica de *X. histricus* e revela uma linhagem críptica no extremo norte da distribuição do complexo. Apesar de não ter localidade tipo precisa, se demonstra que *X. nattereri* foi descrita com base em um exemplar com número de faixas dorsais intermediário (o principal caráter diagnóstico para diferenciar as duas espécies), uma condição encontrada apenas em exemplares da região sudeste e oeste do cerrado. Esta região coincide com a procedência da maior parte do material coletado por Johann Natterer. Assim, se propõem manter *X. nattereri* na sinonímia de *X. histricus*. As populações do norte do Cerrado e áreas de transição Cerrado-Caatinga são descritas como uma nova espécie caracterizada por um número extremamente baixo de faixas dorsais.

O segundo capítulo combina os resultados da análise de variação morfológica mais ampla realizada até agora com a primeira abordagem da variação genética entre populações de *X. dorbignyi*, buscando testar a validade e status taxonômico das subespécies propostas. A estruturação genética encontrada para as populações de *X. dorbignyi* mostram que a espécie comporta duas linhagens distintas, uma de distribuição restrita no extremo nordeste da distribuição da espécie, na planície costeira de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (clado nordeste), e a outra a oeste e sul da primeira, englobando a maior parte da distribuição (clado sudoeste). Os dados morfológicos, no entanto, falharam em diagnosticar qualquer das subespécies propostas. As duas linhagens genéticas parapátricas estão em grande parte isoladas pela Laguna dos Patos, com uma zona de contato entre as duas linhagens ao sul desta. Embora a linhagem nordeste corresponda morfológicamente ao padrão descrito para a forma *orientalis*, análise dos exemplares procedentes da zona de contato entre as duas linhagens revela que todos possuem o fenótipo característico das populações da planície costeira, independente da linhagem, demonstrando que a variação morfológica utilizada para caracterizar as subespécies não está relacionada com linhagens evolutivas independentes. Alguns fenótipos parecem estar relacionados com determinados ecossistemas e ecologias específicas, como as populações do Chaco e

da planície costeira do sul do Brasil, sem correspondência na estruturação genética das populações. Não se reconhece portanto a utilização da categoria taxonômica subespecífica para as populações de *Xenodon dorbignyi*. Devido ao caráter composto da série-tipo original e a consequente necessidade de restrição de localidade-tipo devido ao caráter polimórfico da espécie e a proposição de subespécies, um lectótipo é proposto.

REFERÊNCIAS

- Amaral A. 1977.** *Serpentes do Brasil: Iconografia colorida = Brazilian snakes: a color iconography*. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Araujo CO, Corrêa Filho DT, Sawaya RJ. 2010.** Snake assemblage of Estação Ecológica de Santa Bárbara, SP: a Cerrado remnant in Southeastern Brazil. *Biota Neotrop.* 10 (2), <http://www.biotaneotropica.org.br/v10n2/en/abstract?inventory+bn01410022010>.
- Argolo AJS. 2002.** *Lystrophis nattereri* (NCN). *Herpetological Review* 33: 150.
- Bailey JR. 1962.** *Lystrophis* Cope, 1885 (Reptilia); proposed validation under the plenary powers. *Bull. Zool. Nom.* 19:164-169.
- Bérnils RS, Giraudo AR, Carreira S, Cechin S. 2007.** Répteis das porções subtropical e temperada da região neotropical. *Ciência e Ambiente* 35: 101-136.
- Bérnils RS, Moura-Leite JC, Morato SAA. 2004.** Répteis. In: Mikich SB, Bérnils RS, eds. *Livro Vermelho da Fauna Ameaçada no Estado do Paraná*. Curitiba: Instituto Ambiental do Paraná, 497–535.
- Boulenger GA. 1894.** *Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Volume II, containing the conclusion of the Colubridae aglyphae*. London: British Museum (Natural History).
- Boulenger GA. 1896.** *Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Volume III, containing the Colubridae (Opisthoglyphae and Proteroglyphae), Amblycephalidae, and Viperidae*. London: British Museum (Natural History).
- Brasileiro CA, Martins M, Kiefer MC. 2003.** *Lystrophis nattereri* (NCN). Predation. *Herpetological Review* 34: 70.

- Cacciali P, Scott NJ, Ortíz ALA, Fitzgerald LA, Smith P. 2016.** The Reptiles of Paraguay: Literature, Distribution, and an Annotated Taxonomic Checklist. *Special Publication of the Museum of Southwestern Biology* 11: 1–373.
- Cadle JE. 1984a.** Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes: I. South American xenodontines. *Herpetologica* 40: 8–20.
- Cadle JE. 1984b.** Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes: II. Central American xenodontines. *Herpetologica* 40: 21–30.
- Cadle JE. 1984c.** Molecular systematics of Neotropical Xenodontine snakes. III. Overview of Xenodontine phylogeny and the history of New World snakes. *Copeia* 1984: 641–652.
- Cadle JE. 1985.** The Neotropical colubrid snake fauna: lineage components and biogeography. *Syst. Zool*, 34: 1-20.
- Carreira S, Meneghel M, Achaval F. 2005.** *Reptiles de Uruguay*. D.I.R.A.C., Facultad de Ciencias Ed., Montevideo, 637 pp.
- Cei JM. 1993.** *Reptiles del noroeste , nordeste y este de la Argentina: Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino 14: 1–949.
- Cope ED. 1885.** Twelfth contribution to the herpetology of Tropical America. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 22: 167-194.
- Curcio FF, Piacentini VQ, Fernandes DS. 2009.** On the status of the snake genera *Erythrolamprus* Boie, *Liophis* Wagler and *Lygophis* Fitzinger (Serpentes, Xenodontinae). *Zootaxa* 2173: 66–68.
- Dal Vechio F, Recoder RS, Rodrigues MT, Zaher H. 2013.** The herpetofauna of the Estação Ecológica de Uruçuí-Una, State of Piauí, Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 53: 225–243.
- Dixon JR. 1980.** The Neotropical colubrid snake genus *Liophis*: the generic concept. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology* 31: 1–40.
- Duméril AMC, Bibron G, Duméril AHA. 1854.** *Erpétologie générale ou Histoire Naturelle complète des Reptiles. Tome septième, première partie. Comprenant l'histoire des serpents non venimeux*. Paris: Librairie Encyclopédique de Roret.
- Giraud AR. 2001.** *Serpientes de la Selva Paranaense y del Chaco Húmedo*. LOLA, Buenos Aires, 328p.

- Grazziotin FG, Zaher H, Murphy RW, Scrocchi GJ, Benavides MA, Zhang YP, Bonatto SL. 2012.** Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics* 28: 437–459.
- Hoge AR, Cordeiro CL, Romano SARW de L. 1975.** Posição taxonômica de *Lystrophis nattereri* (Steindachner). (Serpentes, Colubridae). *Mem. Inst. Butantan* 39: 37-50.
- Jan G. 1863.** Enumerazione sistematica degli ofidi appartenenti al gruppo Coronellidae. *Archivio per la Zoologia, l'Anatomia, e la Fisiologia* 2: 213–330.
- Jan G, Sordelli F. 1865.** *Iconographie générale des ophidiens. Tome premier*, livraison 11. Paris: J.B. Bailière et Fils.
- Jenner JV. 1981.** *A zoogeographic study and the taxonomy of the xenodontine colubrid snakes*. PhD. Dissertation, New York University.
- Kunz TS, Ghizoni, Jr IR, Giasson LOM. 2011.** Novos registros de répteis para as áreas abertas naturais do planalto e do litoral sul de Santa Catarina, Brasil. *Biotemas*, 24 (3): 59-68.
- Lema T. 2002.** *Os Répteis do Rio Grande do Sul: atuais e fósseis, biogeografia, ofidismo*. Porto Alegre: EDIPUCRS, 264pp.
- Lema T de. 1994.** Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. *Comum. Mus. Ciên. Tecnol. PUCRS, Ser. Zool.*, 7: 41- 150.
- Lema T de. 2002.** *Os Répteis do Rio Grande do Sul: atuais e fósseis, biogeografia, ofidismo*. Porto Alegre: EDIPUCRS.
- Masiero RL. 2006.** *Filogenia morfológica do gênero Xenodon Boie 1827 (Serpentes, Xenodontinae)*. Unpublished master's thesis, Universidade de São Paulo.
- Orejas-Miranda BR. 1966.** The Snake Genus *Lystrophis* in Uruguay. *Copeia* 1966: 193–205.
- Moura-Leite JC. 2001.** *Sistemática e análise filogenética das serpentes da Tribo Xenodontini Bonaparte, 1845 (Colubridae, Xenodontinae)*. Unpublished PhD thesis, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Myers CW. 2011.** A New genus and new tribe for *Enicognathus melanauchen* Jan, 1863, a neglected South American snake (Colubridae: Xenodontinae), with taxonomic notes on some Dipsadinae. *American Museum Novitates* 3715: 1–33.
- Myers CW, Cadle JE. 1994.** A New Genus for South American snakes related to *Rhadinaea obtusa* Cope (Colubridae) and resurrection of *Taeniophallus* Cope for the “*Rhadinaea*” *brevirostris* group. *American Museum Novitates* 3102: 1–33.

- Myers CW, MacDowell SB. 2014.** New taxa and cryptic species of Neotropical snakes (Xenodontinae), with commentary on hemipenes as generic and specific characters. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 385: 1–112.
- Nenda SJ, Cacicvio PM. 2007.** Reptilia, Colubridae, Xenodontinae, *Lystrophis dorbignyi*, *Lystrophis pulcher*, and *Lystrophis semicinctus*: Distribution extension, new provinces records in Argentina. *Check List* 3: 126–130.
- Peters JA, Orejas-Miranda BR. 1970.** Catalogue of the Neotropical Squamata: Part I. Snakes. *National Museum of the United States Bulletin* 297: 1–347.
- Pyron RA, Burbrink FT, Wiens JJ. 2013.** A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology* 13: 93.
- Sawaya RJ, Marques OA V, Martins M. 2008.** Composition and natural history of a Cerrado snake assemblage at Itirapina, São Paulo state, southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 8: 127–149.
- Scrocchi GJ, Cruz FB. 1993.** Description of a new species of the genus *Lystrophis* Cope and a revalidation of *Lystrophis pulcher* (Jan, 1863) (Serpentes, Colubridae). *Papéis avulsos de Zoologia* 38(10): 171-186.
- Silveira AL, Costa ER, Salles LM. 2004.** Geographic distribution: *Lystrophis nattereri*. *Herpetological Review* 35: 412.
- Steindachner F. 1864.** Über *Heterodon histricus* Jan. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* 14: 233-234.
- Steindachner F. 1867.** Reptilien. In: *Reise der Österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 unter dem Befehlen des Commodore B. von Wüllerstorff-Urbair. Zoologischer Theil. Erster Band.* Wien: Kaiserlich-königlichen Hof- und Staatsdruckerel.
- Vidal N, Dewynter M, Gower DJ. 2010.** Dissecting the major American snake radiation: A molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). *Comptes rendus biologiques* 333: 48–55.
- Yanosky AA, Chani JM. 1988.** Possible dual mimicry of *Bothrops* and *Micrurus* by the colubrid *Lystrophis dorbignyi*. *Journal of Herpetology* 22(2): 222-224.
- Zaher H. 1999.** Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 240: 1–168.

Zaher H, Grazziotin FG, Cadle JE, Murphy RW, Moura-Leite JC, Bonato SL.
2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia* 49: 115–153.

Capítulo 2

**Systematics of the South American hog-nosed snakes with a taxonomic
revision of the *Xenodon histricus* (Jan, 1863) complex (Serpentes:
Dipsadidae)**

TOBIAS SARAIVA KUNZ, FELIPE GOBBI GRAZZIOTIN, HUSSAM ZAHER &
MÁRCIO BORGES-MARTINS

(Artigo a ser submetido ao periódico *Zoological Journal of the Linnean Society*. As
normas para publicação neste periódico se encontram no anexo)

Systematics of the South American hog-nosed snakes with a taxonomic revision of the *Xenodon histricus* (Jan, 1863) complex (Serpentes: Dipsadidae)

TOBIAS SARAIVA KUNZ^{1,3}, FELIPE GOBBI GRAZZIOTIN², HUSSAM ZAHER² & MÁRCIO BORGES-MARTINS¹

¹*Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia, Laboratório de Herpetologia e Programa de Pós-graduação em Biologia Animal. Avenida Bento Gonçalves 9500, CEP 91540-000, Porto Alegre, RS, Brazil*

²*Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Avenida Nazaré 481, CEP. 04263-000, Ipiranga, São Paulo, São Paulo, Brazil*

³*Corresponding author. E-mail: tskunz@gmail.com*

Abstract

Xenodon histricus and *X. nattereri* are two rare and poorly known species of hog-nosed snakes from South America. They present a very confusing taxonomic history primarily due to the deficiency of the diagnostic characters used to differentiate both species. Here we conducted a morphological analysis including most of the existing museum specimens; and a molecular phylogenetic analysis based on sequences of four mitochondrial and three nuclear genes. For the molecular analysis our sampling scheme targeted the morphological variation known for both species. Phylogenetic analyses revealed that the northernmost populations of *X. nattereri* represent an independent lineage genetically closer to *X. dorbignyi*. Concerning the validity of *X. histricus* our results indicate that this species is nested within the diversity of *X. nattereri* from the southeastern Brazilian Cerrado. Despite the lack of precise type locality, we demonstrate that *X. nattereri* was described based on a specimen with intermediary number of dorsal bands (the main diagnostic character used to differentiate both species), a condition found only in specimens from southeastern-western Brazil, which coincides with the approximate locality where most of the field work of Johann Natterer were conducted. Therefore, we propose to synonymize *X. nattereri* with *X. histricus* and we describe the populations from central-northern Brazilian Cerrado and Caatinga as a new species that can be characterized by the very low number of dorsal bands.

ADDITIONAL KEYWORDS: *Lystrophis* – mitochondrial DNA – nuclear DNA – South America – taxonomy – Xenodontinae

INTRODUCTION

South American hog-nosed snakes of the genus *Xenodon* Boie in Fitzinger, 1826 include the following valid species that are distributed south to the Amazon basin: *X. dorbignyi* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854), *X. histricus* (Jan, 1863), *X. nattereri* (Steindachner, 1867), *X. matogrossensis* (Scrocchi & Cruz, 1993), *X. pulcher* (Jan, 1863), and *X. semicinctus* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854). Until recently, these species were included in the genus *Lystrophis* Cope, 1885 due to their specialized snout morphology. However, molecular analyses indicated that the genus *Xenodon* was paraphyletic with respect to *Lystrophis*, with *Xenodon guentheri* Boulenger, 1894 nesting consistently inside the hog-nosed species clade (Zaher *et al.*, 2009). As a result of their analysis, Zaher *et al.* (2009) proposed the synonymization of *Lystrophis* with *Xenodon*. Despite the criticisms faced by the new generic arrangement (Curcio, Piacentini & Fernandes, 2009; Vidal, Dewynter, & Gower, 2010; Myers, 2011; Myers & McDowell, 2014), the paraphyly of *Lystrophis* is persistent throughout recently published molecular phylogenies (Grazziotin *et al.*, 2012; Pyron, Burbrink, & Wiens, 2013), reinforcing Zaher *et al.*'s (2009) taxonomic decision.

Among South American hog-nosed snakes of the genus *Xenodon*, *X. pulcher*, *X. matogrossensis*, and *X. semicinctus* are commonly referred as false coral snakes due to their tricolor ringed pattern of the dorsum, while *X. nattereri*, *X. histricus*, and *X. dorbignyi* retain a brownish, single banded or ocellated pattern. *Xenodon histricus* also presents a false coral pattern (Lema, 1994; Giraudo, 2001), but variable, less conspicuous, not forming rings, and frequently associated to juveniles (Amaral, 1977; Bérnils, Moura-Leite & Morato, 2004). A similar pattern is also present in *X. guentheri* (which is not a hog-nosed snake, but was demonstrated to be nested inside the clades containing the snakes previously in the genus *Lystrophis* in recent phylogenies [e.g. Vidal, Dewynter, & Gower, 2010; Grazziotin *et al.*, 2012; Pyron, Burbrink, & Wiens, 2013]), but instead of red color between dark dorsal bands, this species has a light brown or orange background color between rhomboid bands.

Heterodon histricus Jan, 1863 was described based on a single individual without locality data. Later, it was illustrated by Jan & Sordelli (1865). Steindachner

(1864) describes a second specimen of *H. histricus*, which differs slightly from Jan's specimen mainly on the number of dark bands across the body (40 or more in Jan's specimen and 28 in Steindachner's specimen). Later, Steindachner (1867) stated that the specimen he described in 1864 represented a distinct species, naming it *Heterodon nattereri* after Johann Natterer, who collected the specimen during his Brazilian expedition (1817-1835). He gave no further description arguing that the previous description and illustration (in 1864) allows its recognition. Thereafter, Cope (1885) erected the genus *Lystrophis* to accommodate *Heterodon dorbignyi*, the type species of the genus, and the South American *Heterodon* with smooth scales and a divided anal plate. Publication date of Steindachner's species has been a matter of some controversy since the zoological part of the publication is dated of 1869 (see Higgins, 1963). According to Vanzolini (1977), there is no doubt about the publication date, since it is recorded as 1867 on the Zoological Records. Despite that, it was sometimes still cited as 1869 (e.g. Hoge, Cordeiro & Romano, 1975).

Since its descriptions, *X. histricus* and *X. nattereri* are involved in taxonomic confusion. Boulenger (1894) included *nattereri* in the synonymy of *histricus* and this arrangement was kept by subsequent authors, including Orejas-Miranda (1966) and Peters & Orejas-Miranda (1970) until Hoge *et al.* (1975) revalidated *Lystrophis nattereri* based mainly on coloration. Since then, specimens from the Brazilian Cerrado have been recognized as *Lystrophis* (or *Xenodon*) *nattereri* (e.g. Argôlo, 2002; Brasileiro, Martins & Kiefer, 2003; Silveira, Costa & Salles, 2004; França *et al.*, 2008; Sawaya, Marques & Martins, 2008; Araújo, Correia-Filho & Sawaya, 2010; Dal Vechio *et al.*, 2013). However, subsequent authors (e.g. Cei, 1993; Carreira, Meneghel, & Achaval, 2005; Carreira, 2010) still included *nattereri* in the synonymy of *histricus* without any justification. Scrocchi & Cruz (1993) stated that the data given by Hoge *et al.* (1975) are insufficient to externally differentiate these species. Carreira *et al.* (2005) highlighted the morphological variation in Uruguayan specimens and noted an overlap of diagnostic characters between *X. histricus* and *X. dorbignyi*, stating that some individuals of *X. dorbignyi* may anomalously present the diagnostic characters attributed to *X. histricus*, which could hinder the clear determination of these taxa. Based on these, the authors even question the validity of *X. histricus*.

Both, *X. histricus* and *X. nattereri* are considered rare species, lack precise type localities and are poorly known regarding its morphological variation and

geographic distribution. Unfortunately, the largest collection of these species (about 70 specimens) housed at the Herpetological Collection “Alphonse Richard Hoge” at the Instituto Butantan (São Paulo, Brazil) was probably destroyed in the fire that consumed most of the collection in 15 May 2010. Despite that, given the evident need for a taxonomic review of these species and the availability of tissue samples obtained from recently collected specimens associated to these species – including the first sample from a specimen of *X. histricus* sensu Hoge *et al.* (1975), since the “*X. histricus*” included in recent phylogenies (Zaher *et al.*, 2009; Vidal *et al.*, 2010; Graziotin *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013) was based on a specimen from northern Brazil, morphologically attributable to *X. nattereri* – we conducted this study aiming to present a molecular phylogeny of the genus *Xenodon*, with special emphasis on the hog-nosed species related to *X. histricus*, and to clarify the taxonomic status, morphological variation and geographic distribution of this species complex.

MATERIAL AND METHODS

MOLECULAR PHYLOGENETIC ANALYSIS

Previously published sequence data of four mitochondrial genes (12S, 16S, cytb, cox1) and three nuclear genes (bdnf, jun, nt3) were obtained from GenBank. In addition, new sequences were obtained for 21 individuals of 11 species, providing a molecular data set with at least one gene fragment included for 12 of 14 currently recognized species in the genus *Xenodon*. We used sequences of more than one specimen for some non hog-nosed *Xenodon* and outgroups, assuming monophyly of these taxa. All specimens and accession numbers are listed in Table 1.

DNA was extracted from liver or muscle tissues using PureLink extraction kit (Invitrogen). Gene fragments were amplified following standard PCR techniques and the pair of primers for each gene is described in Table 2. PCR products were purified with Exonuclease I and Shrimp Alkaline Phosphatase, and sequenced using the standard sequencing service of Macrogen (Korea). Chromatograms were assembled and edited using the program Geneious v6.1.5 (Biomatters) and multiple sequence alignments were performed using MAFFT version 6 (Kato et al., 2002). We applied the E-INS-i algorithm for rRNAs (12S and 16S) and the FFT-NS-i algorithm for the coding sequences.

Outgroup sampling included representatives of ten species of Xenodontinae (*Erythrolamprus almadensis*, *E. miliaris*, *Lygophis elegantissimus*, *L. meridionalis*,

Pseudoboa nigra, *Siphlophis cervinus*, *Tomodon dorsatus*, *Tropidodryas striaticeps*, *Elapomorphus quinquelineatus* and *Psomophis joberti*), and one Dipsadinae (*Sibynomorphus mikanii*), selected to root the tree.

We used the program RAxML v7.2.8 to perform a phylogenetic analysis employing Maximum Likelihood (ML) as the optimality criterium. We ran 1000 pseudoreplications of non-parametric bootstrap (BS) using the rapid bootstrap algorithm implemented in RAxML (-f a). This algorithm, besides the bootstrap analysis, conducts a complete search for the best-scoring ML tree using each 5th bootstrap tree as a starting point for the rapid hill-climbing search (totalling 200 starting trees).

To better illustrate the distinctive patterns among genes we performed haplotype network analyses using the R packages “haplotypes” (Aktas, 2015), “network” (Butts, 2008) and “sna” (Butts, 2007). We coded gaps using the simple *indel* coding method and we conducted a statistical parsimony analysis with 95% connection limit based on an absolute pairwise character difference matrix from DNA sequences.

Table 1. List of terminals, genes and accession numbers for our taxonomic sampling. An asterisk (*) indicates species for which sequences from more than one individual were used.

Species	12S	16S	cox1	cytb	bdnf	jun	nt3
<i>Elapomorphus quinquelineatus</i>	CBGM00070	CBGM00070	CBGM00070	CBGM0070	CBGM0070	CBGM00070	CBGM00070
<i>Erythrolamprus almadensis</i>	CBGM00180	CBGM00180	CBGM00180		CBGM00180	CBGM00180	CBGM00180
<i>Erythrolamprus miliaris</i> *	CTMZ01001	YPX129	YPX129	YPX129	YPX129	CTMZ01001	YPX129
<i>Lygophis elegantissimus</i> *	CTMZ04988	CBGM00055	CBGM00055	CBGM00055	CBGM00055	CTMZ04988	CBGM00055
<i>Lygophis meridionalis</i>	CBGM00041	CBGM00041	CBGM00041		CBGM00041	CBGM00041	CBGM00041
<i>Pseudoboa nigra</i> *	CTMZ00036	CTMZ00036	CTMZ00036	YPX136	CTMZ00036	CTMZ00036	CTMZ00036
<i>Psomophis joberti</i> *	CBGM00211	CBGM00211	CBGM00211	YPX137	CBGM00211	CBGM00211	YPX137
<i>Siphlophis cervinus</i> *	CBGM00033	CBGM00033	CBGM00033	GQ895888	CBGM00033	CBGM00033	CBGM00033
<i>Sibynomorphus mikanii</i> *	GQ457832	GQ457771	JQ627383	YPX141	YPX141	YPX141	YPX141
<i>Tomodon dorsatus</i> *	GQ457838	CBGM00217	YPX148	YPX148	CBGM00217	YPX148	YPX148
<i>Tropidodryas striaticeps</i> *	CTMZ00185	CTMZ00185	CTMZ00185	YPX149	YPX149	CTMZ00185	CTMZ00185
<i>Xenodon dorbignyi</i>	CTMZ14976	CTMZ14976	CTMZ14976	CTMZ14976	CTMZ14976	CTMZ14976	CTMZ14976
<i>Xenodon dorbignyi</i>	CBGM00202	CBGM00202	CBGM00202		CBGM00202	CBGM00202	CBGM00202
<i>Xenodon guentheri</i>	CBGM00058	CBGM00058	CBGM00058		CBGM00058	CBGM00058	CBGM00058
<i>Xenodon guentheri</i>	CTMZ14991	CTMZ14991	CTMZ14991	CTMZ14991	CTMZ14991	CTMZ14991	CTMZ14991
<i>Xenodon histricus</i>	CTMZ14978	CTMZ14978	CTMZ14978		CTMZ14978	CTMZ14978	CTMZ14978
<i>Xenodon matogrossensis</i>	CBGM00001	CBGM00001	CBGM00001		CBGM00001	CBGM00001	CBGM00001
<i>Xenodon merremi</i> *	CBGM00178	CBGM00178	CBGM00178	YPX150	CBGM00178		YPX150
<i>Xenodon nattereri</i>	CBGM00109	CBGM00109			CBGM00109	CBGM00109	CBGM00109
<i>Xenodon nattereri</i>	CTMZ05607						
<i>Xenodon nattereri</i>	CTMZ04333	CTMZ04333	CTMZ04333		CTMZ04333	CTMZ04333	CTMZ04333
<i>Xenodon nattereri</i>	CTMZ04366						CTMZ04366

<i>Xenodon nattereri</i>	CTMZ04397						CTMZ04397
<i>Xenodon nattereri</i>	CTMZ04406						CTMZ04406
<i>Xenodon nattereri</i>	CTMZ04453						CTMZ04453
<i>Xenodon nattereri</i>	CTMZ04460						CTMZ04460
<i>Xenodon sp. nov.</i>	CTMZ00163	CTMZ00163	CTMZ00163	CTMZ00163	CTMZ00163	CTMZ00163	CTMZ00163
<i>Xenodon sp. nov.</i>	CTMZ15045						CTMZ15045
<i>Xenodon neuwiedii*</i>	CBGM00199	CBGM00199	CBGM00199	AF236814	CBGM00199	CBGM00199	CBGM00199
<i>Xenodon pulcher</i>	CTMZ00228	CTMZ00228		CTMZ00228	CTMZ00228	CTMZ00228	CTMZ00228
<i>Xenodon rabdocephalus</i>	CTMZ14640		CTMZ14640				
<i>Xenodon semicinctus</i>	CTMZ14994	CTMZ14994	CTMZ14994	CTMZ14994	CTMZ14994	CTMZ14994	CTMZ14994
<i>Xenodon severus*</i>	XESE001	YPX151	YPX151	YPX151	YPX151		YPX151
<i>Xenodon weneri</i>	AF158468	AF158538					

Table 2. List of primers used in this study

Primer	Gene	Sequence (5' → 3')	Reference
L1091	12S	CAAACCTAGGATTAGATACCCTACTAT	Modified from Kocher et al. (1989)
H1557	12S	GTACRCTTACCWTGTTACGACTT	Modified from Knight & Mindell (1994)
L2510 (16sar)	16S	CCGACTGTTTAMCAAAAACA	Modified from Palumbi et al. (1991)
H3056 (16Sbr)	16S	CTCCGGTCTGAACTCAGATCACGTRGG	Modified from Palumbi et al. (1991)
703Botp	<i>cytb</i>	TCAAAYATCTCAACCTGATGAAAYTTYG G	Modified from Pook <i>et al.</i> (2000)
MVZ16p	<i>cytb</i>	GGCAAATAGGAAGTATCAYTCTGGYTT	Modified from Pook <i>et al.</i> (2000)
MLepF1	<i>cox1</i>	GCATTYCCACGAATAAATAAYATRAG	Modified from Hajibabaei et al. (2006)
COI_r928	<i>cox1</i>	CCTGTTGGAAYTGCRATRATTAT	Designed in this project
BDNFF	<i>bdnf</i>	GACCATCCTTTTCCTKACTATGGTTATTT CATACTT	Noonan e Chippindale (2006)
BDNFR	<i>bdnf</i>	CTATCTTCCCCTTTTAATGGTCAGTGTAC AAAC	Noonan e Chippindale (2006)
NT3F3	<i>nt3</i>	ATATTTCTGGCTTTTCTCTGTGGC	Noonan e Chippindale (2006)
NT3R4	<i>nt3</i>	GCGTTTCATAAAAATATTGTTTGACCGG	Noonan e Chippindale (2006)
LJUN2	<i>jun</i>	CCAAGAATGTCACYGAYGAGCA	Vidal & Hedges (2005)
HJUN2	<i>jun</i>	GGAGGAGTCTCCCCAGGCATTT	Vidal & Hedges (2005)

MORPHOLOGICAL DATA

To evaluate the morphological variation of *Xenodon histricus* complex we examined and compared 44 specimens from the following institutions (acronyms used in the text are given in parenthesis): Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília, Brasília, Brazil (CHUNB); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil (MZUSP); Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas "Adão José Cardoso", Campinas, Brazil (ZUEC); Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil (MCN); Coleção Herpetológica da Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Brazil (ZUFMSM); Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina (MACN); Museo de La Plata, La Plata, Argentina (MLP). The list of the examined specimens is given in the Appendix. Photographs of the holotype of *Heterodon nattereri* vouchered at the Naturhistorisches Museum, Wien, Austria (NMW) were analyzed. We also analysed photographs of the only known Bolivian specimen, vouchered at the Carnegie Museum (CM 331; Griffin, 1916).

We followed the methods and terminology described by Zaher (1999), and Zaher & Prudente (2003) for hemipenial preparation. Sex was determined by making a small incision at the base of the tail to assess the presence or absence of hemipenis.

The continuous variables used in our analysis were the following: snout vent length (SVL), tail length (TL), head length (HL) and rostro-rectal distance (RRD). SVL and TL were measured to the nearest 1 mm by stretching carefully the specimens along a ruler. HL and RRD were measured to the nearest 0.01 mm with a calliper. We analyzed the following meristic characters: number of ventral scales (VS; following the methodology of Dowling 1951), subcaudal scales (SC), infralabial scales, supralabial scales, dorso-lateral bands (DLB) and dorso-caudal bands (DCB), number of anterior dorsal scales rows, number of midbody dorsal scales rows and number of posterior dorsal scales rows.

These variables were tested for homogeneity of variance and departure from normality by using Levene and Shapiro-Wilk tests, respectively. We generated histograms and quantile-quantile plots to visualize the data distribution and the possible departure from normality for each variable. Sexual dimorphism was tested using parametric T-test or non-parametric Wilcoxon test, depending on the results of the normality and homogeneity tests. All analyses were performed in R version 3.2.1 (R Development Core Team 2015).

RESULTS

The topology of our maximum likelihood tree (Fig. 1) indicated similar relationships among species of the South American hog-nosed snakes to those described in previous phylogenies (Zaher *et al.*, 2009; Grazziotin *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013), including *Xenodon neuwiedii* as the sister taxon of the clade that includes all hog-nosed *Xenodon*, and *X. guentheri* nested within this clade. Two subclades were observed within the group including the hog-nosed species: The first subclade includes the “false coral” hog-nosed and the second includes *X. dorbignyi*, *X. guentheri*, *X. histricus* and *X. nattereri*. *Xenodon nattereri* (sensu Hoge *et al.*, 1975) is shown to be paraphyletic in respect to *X. histricus* and includes an independent lineage representing an undescribed species at the northern limits of these species complex distribution (Fig. 2). This lineage is more closely related to *X. dorbignyi*. All these relationships were inferred with high support values (>82%).

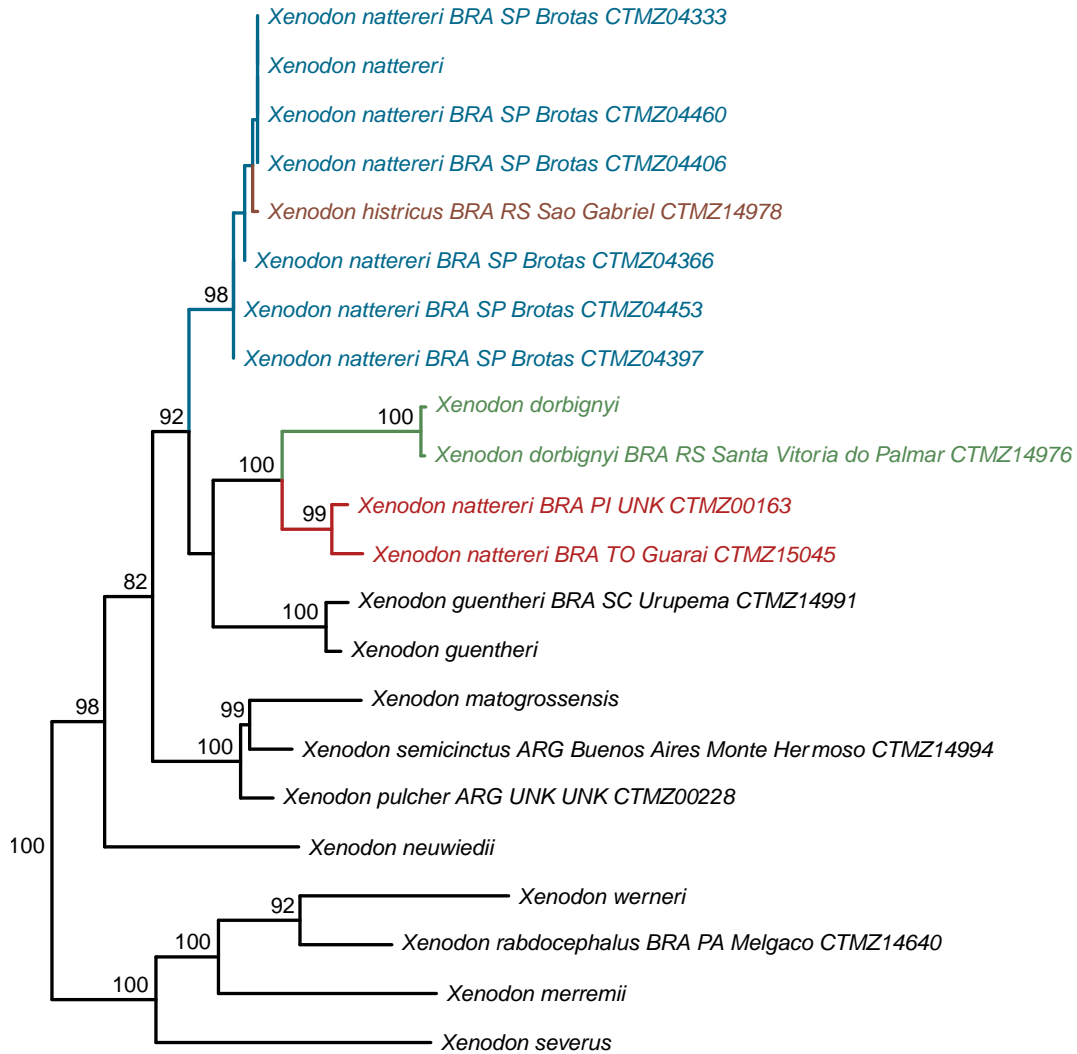


Figure 1. Maximum Likelihood phylogenetic tree based on the concatenated data set (*12S* + *16S* + Cytb + Cox1 + Bdnf + JUN + NT3, totaling 3677 bp). Numbers at the nodes represent statistical support for maximum-likelihood. Bootstrap supports below 70% are not shown.

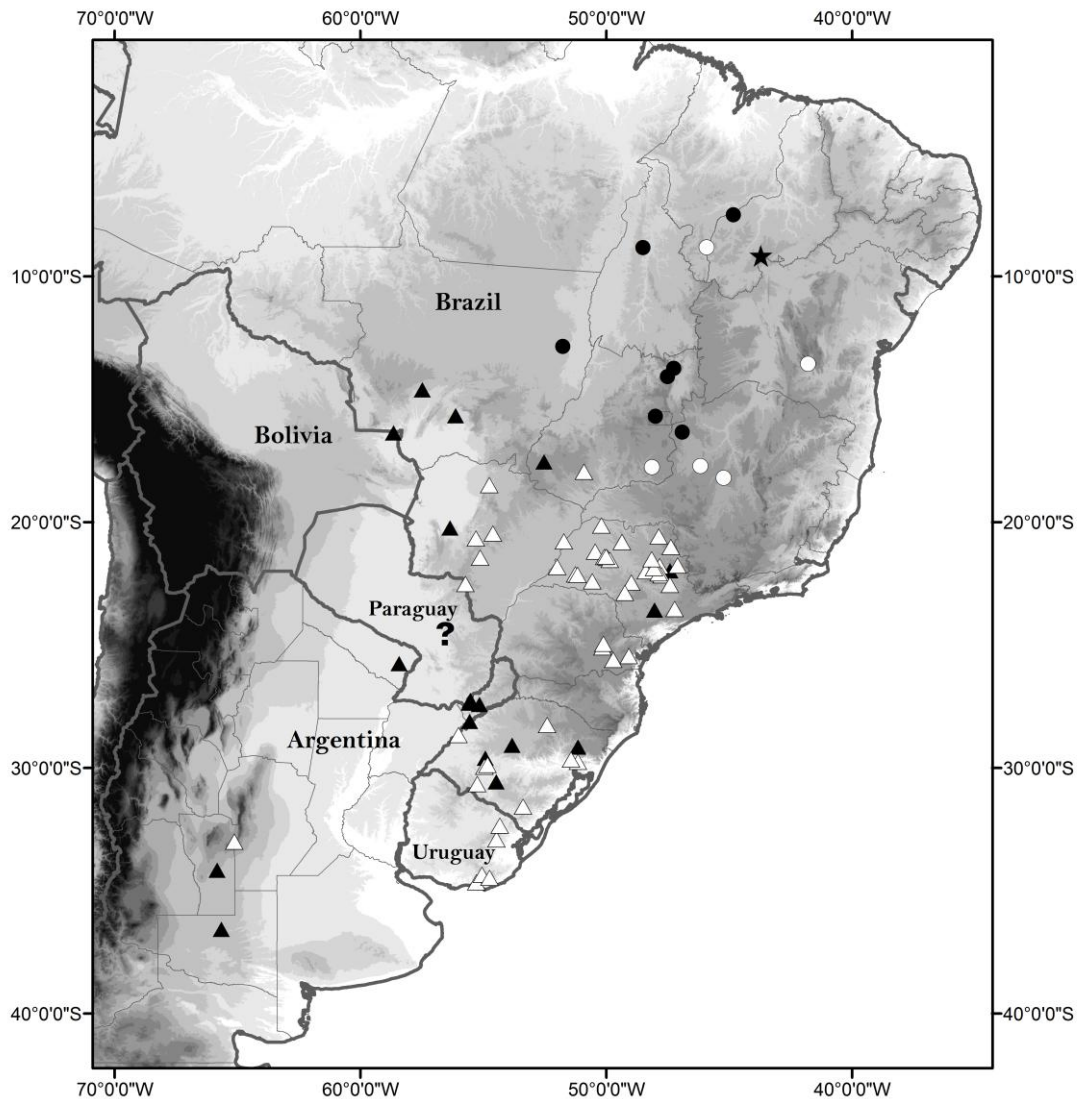


Figure 2. Geographic distribution of the *Xenodon histricus* complex throughout South America. Circles: *Xenodon sp. nov.*; Triangles: *Xenodon histricus*. Black symbols represent specimens analyzed in this study and white symbols represent literature records. A quotation mark represents a record for Paraguay without locality data. Type locality of *Xenodon sp. nov.* is indicated by a star.

Due to the rarity of the complex involving *X. histricus* and *X. nattereri*, our molecular analysis included only two individuals from the northern limits, one specimen from southern Mato Grosso, a larger sample (seven individuals) from São Paulo, and one specimen from southern Rio Grande do Sul. Of these, only the last corresponds morphologically to *X. histricus* (sensu Hoge *et al.*, 1975). Unfortunately, only one sequence from the 12S mitochondrial gene was obtained for the sample from southern Mato Grosso (MZUSP 22312), so it was not included in our Maximum Likelihood phylogenetic analysis. However, the haplotype network analysis of the 12S mitochondrial gene reveals that it is related to the central-southern clade of the *X.*

histricus complex (Fig. 3), which includes specimens with intermediary to higher counts of dorsal bands (MZUSP 22312 has 19 dorsal bands).

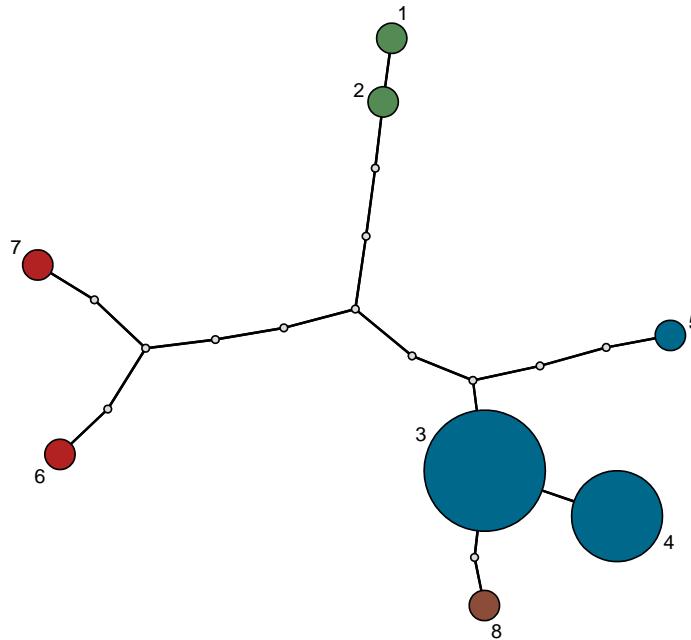


Figure 3. Haplotype network of the 12S mitochondrial gene. Circle size is proportional to the number of samples within a given haplotype. Green corresponds to *Xenodon dorbignyi*; red corresponds to the northernmost *X. "nattereri"* (unnamed taxon); blue corresponds to *X. "nattereri"* samples from São Paulo (numbers 3-4) and southern Mato Grosso (5); brown corresponds to *X. histricus*.

Morphological data showed a clinal pattern in the number of dark-brown bands across the body, with the number of bands diminishing northward (Fig. 4). The southern populations of *X. histricus* (Argentina, Uruguay and Rio Grande do Sul) present a high number of dorsal bands across the body (26-41). Most of the analyzed specimens from south-western Brazil (São Paulo, Mato Grosso do Sul, southern Goiás and Mato Grosso) presented intermediary counts (18-29) in number of dorsal bands, agreeing with *X. nattereri* sensu Hoge *et al.* (1975). However, Hoge *et al.*'s analysis included some specimens from Mato Grosso do Sul with very high counts of dorsal bands (up to 36). All specimens from the northern-central portion of the Brazilian Cerrado (and marginally in the Caatinga) presented very low counts of dorsal bands (11-17). The sample from this region includes the two specimens (MZUSP 13265 and

MZUSP 12691, with, respectively, 16/17 and 14 dorsal bands) shown in the molecular phylogenetic analysis as a lineage closer to *X. dorbignyi*.



Figure 4. Variation in the number of dorso-lateral bands in the *Xenodon histricus* complex. Above: ZUFMSM 3071, São Gabriel, Rio Grande do Sul, with 30/31 dorso-lateral bands; center: ZUEC 3142, Itirapina, São Paulo, with 23 dorso-lateral bands; below: CHUNB 457, Brasília, Distrito Federal, with 13 dorso-lateral bands.

We grouped the specimens with lower counts of dorso-lateral bands (northern sample) and those with intermediary to higher counts (central-southern sample) and tested the differentiation in morphological characters between the two samples. Besides the difference in number of dorso-lateral bands, which is a diagnostic character since there is no overlap between groups (11-17 in the northern sample; 18-41 in the central-southern sample), statistical analysis also revealed significant differences in number of ventral scales ($p=0.0027645$), with higher counts in the northern sample (Table 3; Fig. 5). Therefore, we concluded that all analyzed specimens from the northern sample (from northern-central Brazil) are representatives of the independent lineage revealed by the molecular analysis.

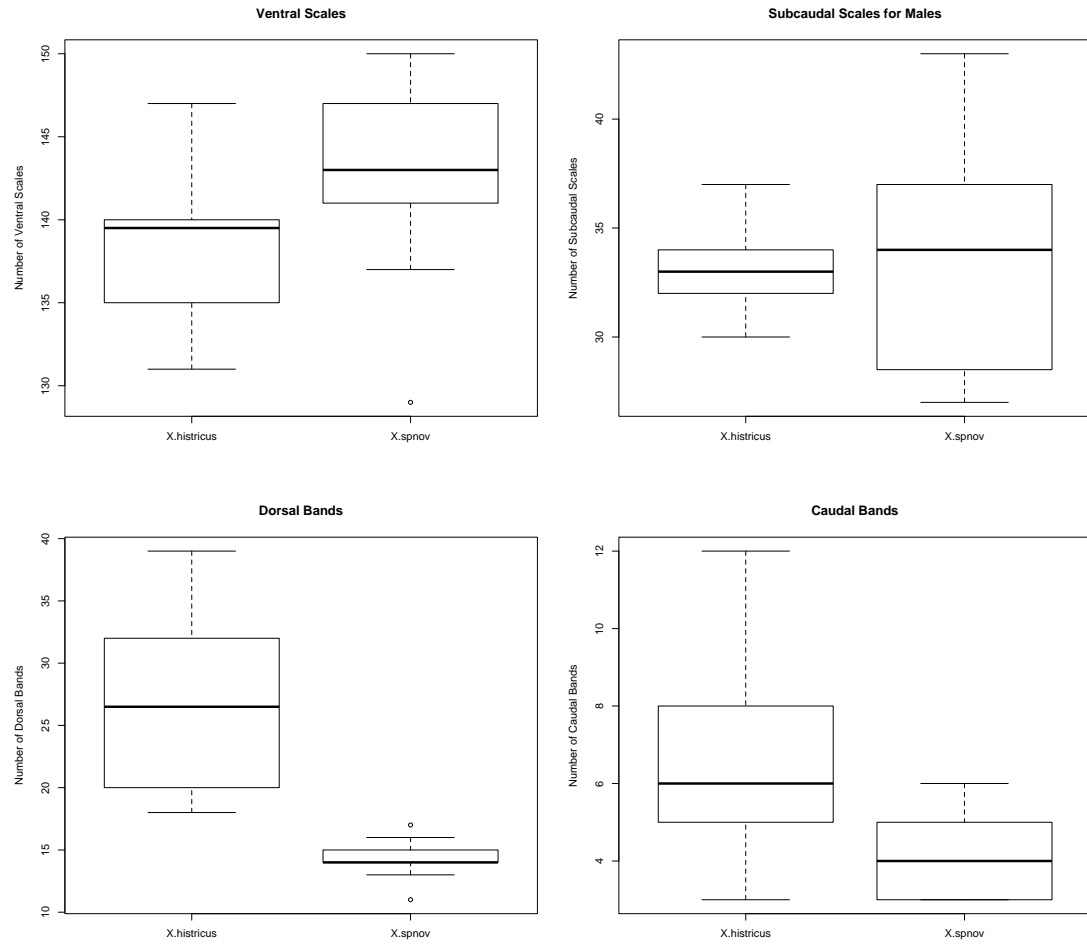


Figure 5. Variation in four selected morphological characters in *Xenodon histricus* and *Xenodon sp. nov.* The box represent the 25-75 percent quartiles. The median is shown with a horizontal line inside the box. The minimal and maximal values are shown with short horizontal lines. Values further than 1.5 times the box height from the box are considered outliers and are shown as circles.

Table 3. Summary of meristic and morphometric character variation in the *Xenodon histricus* complex. Means are followed by standard deviation. VS: ventral scales; SC: subcaudal scales; DLB: dorso-lateral bands; DCB: dorso-caudal bands; HL: head length; RRD: rostro-riotal distance; SVL: snout-vent length; TL: tail length.

Species	Sex	statistics	VS	SC	DLB	DCB	HL (mm)	RRD (mm)	SVL (mm)	TL (mm)
histicus	male	mean	137.47 ± 3.56 (n=15)	33.14 ± 1.88 (n=14)	25.87 ± 6.59 (n=15)	7.33 ± 2.47 (n=15)	12.99 ± 2.09 (n=14)	10.94 ± 1.7 (n=14)	238.13 ± 52.94 (n=15)	39.53 ± 10.97 (n=15)
		interval	131 - 142	30 - 37	18 - 39	4 - 12	8.9 - 16.5	7.9 - 13.7	138 - 309	19 - 49
	female	mean	138.91 ± 4.06 (n=11)	26.4 ± 1.78 (n=10)	28.64 ± 6.67 (n=11)	6.18 ± 1.6 (n=11)	15.01 ± 2.45 (n=11)	12.71 ± 2.18 (n=11)	305.82 ± 71.44 (n=11)	37.9 ± 9.84 (n=10)
		interval	133 - 147	23 - 29	19 - 38	3 - 9	9 - 17.9	7.6 - 15.6	148 - 409	15 - 51
	whole pop	mean	138.08 ± 3.77 (n=26)	30.33 ± 3.84 (n=24)	27.04 ± 6.64 (n=26)	6.85 ± 2.19 (n=26)	13.88 ± 2.43 (n=25)	11.72 ± 2.08 (n=25)	266.77 ± 69.09 (n=26)	38.88 ± 10.35 (n=25)
		interval	131 - 147	23 - 37	18 - 39	3 - 12	8.9 - 17.9	7.6 - 15.6	138 - 409	15 - 51
sp. nov.	male	mean	142.62 ± 5.68 (n=13)	33.45 ± 5.15 (n=11)	14.31 ± 1.55 (n=13)	4.15 ± 0.9 (n=13)	13.05 ± 1.62 (n=11)	11.17 ± 1.4 (n=11)	252.85 ± 48.69 (n=13)	44 ± 10.08 (n=12)
		interval	129 - 150	27 - 43	11 - 17	3 - 6	10.3 - 15.7	8.9 - 13.8	154 - 320	22 - 60
	female	mean	145 ± NA (n=1)	24 ± NA (n=1)	14.5 ± 0.71 (n=2)	3 ± NA (n=1)	11.2 ± NA (n=1)	9.5 ± NA (n=1)	175 ± NA (n=1)	21 ± NA (n=1)
		interval	145 - 145	24 - 24	14 - 15	3 - 3	11.2 - 11.2	9.5 - 9.5	175 - 175	21 - 21
	whole pop	mean	142.79 ± 5.49 (n=14)	32.67 ± 5.61 (n=12)	14.33 ± 1.45 (n=15)	4.07 ± 0.92 (n=14)	12.9 ± 1.64 (n=12)	11.03 ± 1.42 (n=12)	247.29 ± 51.2 (n=14)	42.23 ± 11.57 (n=13)
		interval	129 - 150	24 - 43	11 - 17	3 - 6	10.3 - 15.7	8.9 - 13.8	154 - 320	21 - 60

Despite the lack of precise type localities of both *Heterodon histricus* and *H. nattereri*, there is no doubt on the identity of *H. histricus*, since it was described based on a specimen with at least 40 dorso-lateral bands, at the higher range of this character variation. On the other hand, the type of *H. nattereri* (Fig. 6) has an intermediary count of dorso-lateral bands (21). Based on the itinerary of the Austrian naturalist Johann Natterer, who collected the type during his Brazilian expedition (1817-1835), it is most probably that it came from southeastern or central-western Brazil (see Vanzolini, 1993), which in fact corresponds to the region where most analyzed individuals have intermediary counts. Therefore, we concluded that *Heterodon nattereri* is a junior synonym of *H. histricus*.



Figure 6. Holotype of *Heterodon nattereri* (NMW 23378).

TAXONOMY

XENODON SP. NOV.

(FIGS. 6-7; TABLE 3)

Lystrophis nattereri – Hoge *et al.*, 1975 (part.)

Lystrophis nattereri – Argôlo, 2002

Lystrophis hystricus – Campbell & Lamar 2004, plate 1191 (misspelling)

Lystrophis nattereri – França & Araújo, 2007

Xenodon histricus – Zaher *et al.*, 2009

Xenodon nattereri – Dal Velchio *et al.*, 2013

Xenodon nattereri – Guedes, Nogueira & Marques, 2014 (part.)

Lystrophis nattereri – Wallach, Williams & Boundy, 2014 (part.)

Holotype: MZUSP 13265, an adult male from Parque Nacional da Serra das Confusões, a Conservation Unit of Caatinga remnants, State of Piauí, Brazil (9°10'S, 43°42'W), collected by Hussam Zaher's field team in January 2002.

Paratypes: MZUSP 12610, a male from Estação Ecológica Uruçuí-Una, State of Piauí, collected by Hussam Zaher's field team in January 2001; MZUSP 12691, an unsexed juvenile from Guaraí, State of Tocantins, collected by D. Pavan and F. Curcio in October 2001.

Diagnosis: *Xenodon* **sp. nov.** can be distinguished from all its congeners, except those previously assigned to *Lystrophis*, by the shape of the rostral plate, which is well developed, elevated and shovel-like, prolonged posteriorly and keeled dorsally, separating the internasals from each other. From those previously assigned to *Lystrophis*, it can be distinguished by the following combination of characters: (1) dorsal scale rows 19/19/17 (exceptionally 19/17/17); (2) absence of subocular scales; (3) absence of antefrontal (or azygous) scale; (4) supralabials seven; infralabials 8-9 (exceptionally 7); (5) ventrals 129-150; (6) subcaudals 27-43 in males (24 in the only female with intact tail examined); (7) color pattern consisting of 11-17 dark-brown dorsal bands across body, separated by creamish brown spaces 2-6 scales large; 3-6 bands on the tail.

Description of the holotype: The specimen is an adult male with 281 mm SVL, 48 mm TL (17.1% of SVL; Fig. 7); head length 14 mm (5% of SVL). Head slightly distinct from neck; robust body. Dorsal scales smooth, in 19-19-17 rows, without apical pits. There are 144 ventrals, a divided anal scale, and 35 paired subcaudals. Shovel-like rostral 1.03 times wider than high, keeled dorsally and separating the internasals. Nasals divided; Frontal pentagonal, 1.16 times longer than wide. Both parietals are partially divided transversally. Loreal trapezoidal, as high as long. One preocular and two postoculars; temporals 1+3; Seven supralabials, 2-3 contact loreal,

3–4 border the orbit in the right side and only fourth in the left side, 4-5 contact the inferior postocular. Mental 1.73 times wider than long, separated from genials by first pair of infralabials. Infralabials 9/8, 1–4 in contact with anterior genials, two pairs of genials, the anterior ones much larger than the posterior ones.



Figure 7. Holotype of *Xenodon* sp. nov. (MZUSP 13265), an adult male (total length 329 mm) from Parque Nacional da Serra das Confusões, State of Piauí, Brazil.

Hemipenial morphology: The hemipenes are slightly bilobed, with the sulcus spermaticus dividing more or less at the middle of the hemipenial body. Both branches diverge to a centrifugal position, ending on the distal region of the apical disks. Each lobe has an apical disk (a large spheric nude area) laterally on its distal region. The disks have a plicate surface. The lobes lack any calyces or capitulation. The lobes are covered with spinules except in their medial surface, which is nude. The intrasulcar region of the hemipenial body and the immediately proximal surface of the lobes bear together two rows of moderately large, enlarged intrasulcar spines. The hemipenial bodies also bear moderately large, enlarged lateral spines arranged in several rows mostly restricted to the lateral sides. The rest of the body is covered with spinules (Fig. 8).

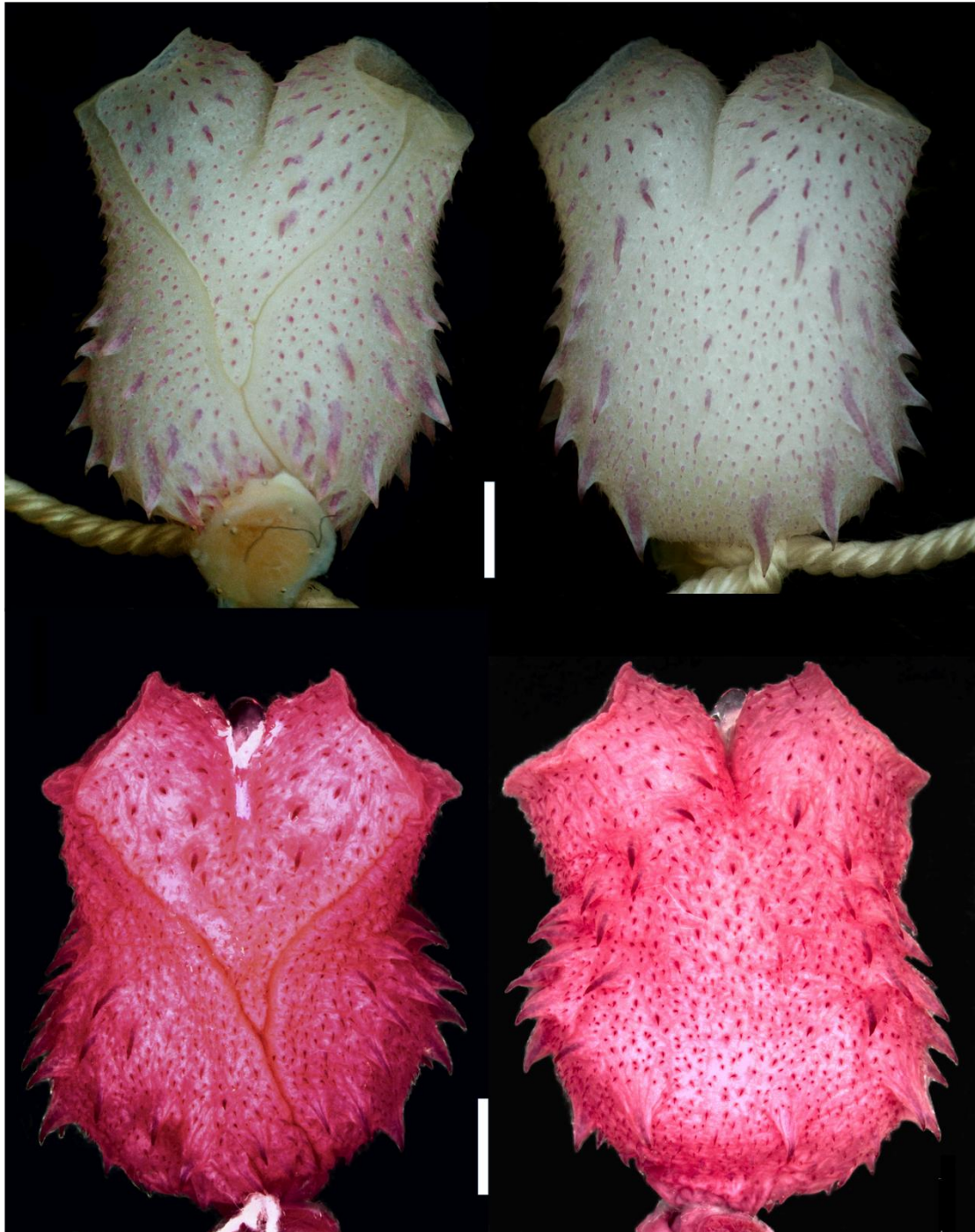


Figure 8. Fully everted and maximally inflated hemipenes of *Xenodon histricus* (upper; ZUFMSM 3071) and *Xenodon* **sp. nov.** (lower; MZUSP 13265; holotype). Sulcate (right) and asulcate (left) views. Scale = 2 mm.

Color of holotype in preservative: The preserved holotype has three brown v-shaped bands across the head, the first from the frontal across the eyes to the supralabials 6-7; the second is narrower, from behind the frontal across the parietals; and the posterior and larger forms the nuchal collar, from the end of the parietals with up to seven scale large. Across the body, posterior to the nuchal collar there are 16 dark-brown bands

on the right side and 17 on the left side, 4-6 scales large, separated by brownish cream spaces, 2-5 scales large. A half-scale thin dark line, contrasting with a bright half-scale line externally, borders each band. The center of each dark-brown dorsal band is brighter, 1-2 scales large. There are five dark-brown bands on the tail. Venter is almost immaculate, but there are some dark spots (Fig. 7).

Variation: A total of 16 specimens were analyzed. Largest male (CHUNB 32641) with 370 mm total length, 50 mm TL; Only two females were analyzed, one is a juvenile (MZUSP 12691; 175 mm SVL, 21 mm TL) and the other (CHUNB 3793) is in two parts and lacking the tip of the tail; the smallest specimen is an unsexed juvenile (CHUNB 20341) with 148 mm total length, 17 mm TL. Tail 14.2–20.3% of SVL in males ($n = 12$); 12.0% in the single female (juvenile) with intact tail. Ventral counts 129-150 ($x = 142.79$; $SD = 5.49$; $n = 14$). Subcaudal counts 27-43 pairs (divided) in males ($x = 33.45$; $SD = 5.15$; $n = 11$); 24 in the single female with intact tail. Dorsal scales in 19-19-17 rows (one individual with 19-17-17) without apical pits and undifferentiated vertebral row. Loreal always present. One preocular; two postoculars; 1+2 temporals (three individuals with 1+3 and one individual with 2+2 temporals); seven supralabials, 3–4 in contact with orbit (in two individuals only the fourth is in contact with orbit in the left side and in one individual 3-5 are in contact in both sides); infralabials 8/8 ($n = 6$), 9/9 ($n = 4$), 8/9 ($n = 2$), 9/8 ($n = 1$) or 7/8 ($n = 1$), 1–3 ($n = 5$ sides) or 1–4 ($n = 13$ sides) in contact with anterior genials. Dorsal color pattern is similar to the holotype in all specimens. The number of dark-brown dorso-lateral bands varies from 11-17 across body; dorsal bands 4-13 scales large (counted in the sides of body) and separated by spaces of 2-6 scales large; 3-6 bands on the tail. Ventral color varies from immaculate to a checkered pattern of black and cream.

Distribution: The new species is known to occur between 7°S to 16°S from central-southern Piauí south to northwestern Minas Gerais and between 41°S to 52°S from central Bahia west to northeastern state of Mato Grosso. It inhabits the central-northern portion of the Brazilian Cerrado and the Caatinga Biome. The occurrence of this species in the Caatinga biome is possibly restricted to transitional areas or in Cerrado enclaves within the Caatinga (Guedes *et al.* 2014).

***XENODON HISTRICUS* (JAN, 1863)
REDESCRIPTION (FIG. 10; TABLE 3)**

- Heterodon histricus* Jan, 1863
Heterodon nattereri Steindachner, 1867
Lystrophis histricus – Cope, 1885
Lystrophis histricus – Boulenger, 1894
Lystrophis histricus – Koslowski, 1898a
Lystrophis histricus – Koslowski, 1898b
Lystrophis histricus – Griffin, 1916
Lystrophis histricus – Devincenzi, 1925
Lystrophis histricus – Vaz-Ferreira & Sierra de Soriano, 1960
Lystrophis histricus – Orejas-Miranda, 1966
Lystrophis histricus – Peters & Orejas-Miranda, 1970
Lystrophis histricus – Hoge *et al.*, 1975
Lystrophis nattereri – Hoge *et al.*, 1975 (part.)
Lystrophis histricus – Lema & Fabián-Beurmann, 1977
Lystrophis histricus – Cei, 1993
Lystrophis histricus – Lema, 1994
Lystrophis histricus – Achaval, 2001
Lystrophis histricus – Giraudó, 2001
Lystrophis histricus – Giraudó & Scrocchi, 2002
Lystrophis histricus – Carreira *et al.*, 2005
Lystrophis histricus – Wallach *et al.*, 2014
Lystrophis nattereri – Wallach *et al.*, 2014 (part.)

Holotype: Museo Civico di Storia Naturale di Milano, Italy (MSNM Re 272; original catalogue number 248). Not examined. Even though it was thought that most of Jan's collection was destroyed in the World War II, according to Stefano Scali the type of *Heterodon histricus* is still present in the collection. Type locality is unknown.

Diagnosis: *Xenodon histricus* can be distinguished from all its congeners, except those previously assigned to *Lystrophis*, by the shape of the rostral plate, which is well developed, elevated and shovel-like, dorsally keeled and prolonged posteriorly

separating the internasals from each other. From those previously assigned to *Lystrophis*, it can be distinguished by the following combination of characters: (1) dorsal scale rows generally in 19/19/17 (variation includes individuals with 19/19/15, 17/19/17, 19/17/17, 19/17/16, 17/19/15 and 17-17-15); (2) absence of subocular scales; (3) antefrontal (or azygous) scale generally absent; (4) supralabials seven (exceptionally six); infralabials 8-9 (exceptionally 7); (5) Ventral scales 131-147; (6) subcaudals 30-37 in males, 23-29 in females; (7) colour pattern consisting of 18-41 dark-brown dorsal bands across body, separated by creamish, brown or redish spaces 1-5 scales large; 3-13 bands on the tail.

Variation: A total of 28 specimens were analyzed. Largest female (MACN 4064) 458 mm total length, 49 mm TL; largest male (ZUEC 3109) 358 mm total length, 49 mm TL). Tail longer in males (15.1–17.9% of SVL; $n = 13$) than in females (11.4–14.0%; $n = 9$). Ventral counts slightly higher in females (133–147; $x = 138.91$; $SD = 4.06$; $n = 11$) than in males (131–142; $x = 137.47$; $SD = 3.56$; $n = 15$). Subcaudal scales paired with higher counts in males (30-37; $x = 33.14$; $SD = 1.88$; $n = 14$) than in females (23-29; $x = 26.4$; $SD = 1.78$; $n = 10$). Dorsal scales usually in 19-19-17 rows (two individuals with 19/19/15, two with 17/19/17, one with 19/17/17, one with 19/17/16, one with 17/19/15 and one with 17-17-15) without apical pits and undifferentiated vertebral row. Loreal always present. One preocular (one individual with two preoculars in the left side); two postoculars (two individuals with one postoculars); 1+2 temporals (three individuals with 1+3 in one side); seven supralabials (two individual with six supralabials in one side), 3–4 in contact with orbit (only the fourth is in contact with orbit in two individuals); infralabials 9/9 ($n = 19$), 8/8 ($n = 2$), 8/9 ($n = 3$) or 9/8 ($n = 3$), 1–3 ($n =$ one side), 1–4 ($n = 19$ sides) or 1–5 ($n =$ two sides) in contact with anterior genials.

Color: All analyzed specimens show the typical head coloration of this clade of *Xenodon* that includes *X. dorbignyi*, *X. histricus*, *X. guentheri* and *X. sp. nov.*, which consists of three dark-brown v-shaped bands (Fig. 9). The posterior one that forms the nuchal collar is usually shorter than in *X. sp. nov.* Dorsal color pattern consists of dark-brown rhomboid or zigzag transversal bands across the body. The number of dorso-lateral bands (excluding the nuchal) varies from 18 to 41 each with 1-6 scales large (counted in the sides of the body, since many of the bands are alternated and

dorsally fused) and separated by spaces of 1-5 scales large; 3-13 bands on the tail. The dark bands are bordered by a thin white or cream line (half to one scale large). In specimens with larger bands, the center is generally brown becoming darker in the margins or bordered by a thin dark line (half or one scale large). In some specimens, ground color (and in some cases even the dark bands) doesn't reach the two first rows of dorsal scales, which are creamish. The spaces between the dark bands are creamish brown to redish brown. Despite most literature mentions red coloration between the dark transversal bands in *X. histricus* (Orejas-Miranda, 1966; Hoge *et al.*, 1975; Cei, 1993; Scrocchi & Cruz, 1993; Lema, 1994; Giraudo, 2001), even referring to this species as a "false coral snake" (e.g. Lema, 1994; Giraudo, 2001), the presence of red pigment seems to be variable. Amaral (1977) and Bérnils *et al.* (2004) stated that it is a juvenile condition, but ZUFMS 3071, an adult male, presents this condition, which seems to be variable as in *X. dorbignyi*. Ventral color varies from immaculate to a checkered pattern of black and cream. In life, ZUFMS 3071 showed an orange-redish ventral color (Fig. 10).

Distribution: Between 14°S and 36°S from southern Goiás and Mato Grosso (Brazil) to the Province of La Pampa (Argentina). Confirmed records in Argentina are also from the Provinces of Formosa, Misiones and San Luis. In Brazil, in the States of Rio Grande do Sul, Paraná, Mato Grosso do Sul and São Paulo. Also recorded in Uruguay in the Departments of Cerro Largo, Lavalleja, Maldonado and Treinta y Tres; in Paraguay (without precise locality data) and eastern Bolivia (Kosłowski, 1898a, 1898b; Griffin, 1916; Orejas-Miranda, 1966; Peters & Orejas-Miranda, 1970; Hoge *et al.*, 1975, Vinas & Olmedo, 1988; Cei, 1993; Lema, 1994; Giraudo, 2001; Giraudo & Scrocchi, 2002; Silveira *et al.*, 2004; Valdujo *et al.*, 2009; Alves *et al.*, 2013). The species inhabits open areas of Cerrado, Pampa and Chaco and probably have a discontinuous distribution along the enclaves of open grasslands among Araucaria and subtropical Forests of the southern Brazilian plateau between northern Rio Grande do Sul and Paraná, with an apparent distributional gap in the State of Santa Catarina.

Remarks: *Xenodon histricus* as presently recognized has a broad geographic distribution in central-southern South America. Despite being apparently common in the State of São Paulo, where the species was previously recognized as *Xenodon* (or

Lystrophis nattereri (Hoge *et al.*, 1975; Brasileiro *et al.*, 2003; Sawaya *et al.*, 2008; Araújo *et al.*, 2010; Zaher *et al.*, 2011) – Sawaya *et al.* (2008) recorded 21 individuals in a Cerrado remnant at Itirapina; and, before the fire at the IBSP, there was at least 43 specimens of this species from the State of São Paulo at this institution (see Hoge *et al.*, 1975) – It was always considered a very rare species (Carreira, 2002; Di-Bernardo, Borges-Martins & Oliveira, 2003; Carreira *et al.*, 2005; Carreira & Lombardo, 2007; Sawaya *et al.*, 2008; Marques *et al.* 2009). It is considered “Data Deficient” in the red lists of threatened species of Argentina (Giraudó *et al.*, 2012), Brazil (ICMBio, 2014), Paraguay (Motte *et al.*, 2009) and Uruguay (Canavero *et al.*, 2010; Carreira & Maneyro, 2015). It is also considered Data Deficient in the Brazilian States of Rio Grande do Sul (FZB, 2014), Paraná (Bérnils *et al.*, 2004) and (as *Lystrophis nattereri*) “Vulnerable” in São Paulo (Marques *et al.*, 2009). Despite that, it was globally evaluated as “Least concern” (Carreira, 2010) due to its wide geographic distribution and apparently in an equivocated statement that it is habitat generalist, occupying from grasslands to forests.

Despite two recent records in Southern Rio Grande do Sul, Brazil (in 2004 and 2013; Alves *et al.*, 2013) and Uruguay (in 2002 and 2010; F. Kolenc, personal communication; Prigioni, Borteiro, & Kolenc, 2011), the latest records in southern Brazil and Uruguay were obtained in the decades of 1970 and 1962, respectively (Di-Bernardo *et al.* 2003, Carreira *et al.*, 2005). The latest record of the species in Argentina dated of 1937 until it was recorded in 1995 for the San Luis province (D’Angelo, Agnolin & Godoy, 2015). There is also a recent photograph record for San Luis province (Fig. 10A). These are the nearest records (about 300 km north) of the southernmost record of the species, in the Province of La Pampa (MACN 7190), which has been questioned (Giraudó & Scrocchi, 2002) since it was more than 1300 km southwestward of the nearest record in Argentina and about 950 km southwestward of the nearest record in Maldonado, Uruguay. As noted by D’Angelo *et al.* (2015), the records for the province of San Luis suggest that *X. histricus* does occur in La Pampa.

Scarcity of records also raised doubts about its habitat. First precise indication of locality for the species is given by Boulenger (1886), who cites two specimens in the British Museum, collected by Hermann von Ihering in the State of Rio Grande do Sul, at “Rio Cahy, near S. João de Monte Negro”, nowadays Caí River, municipality of Montenegro. This locality is situated in a transitional area between Pampa and

Atlantic Forest, bordered by the mountains of the Southern Brazilian Plateau, which are covered by the Atlantic Forest. There are other records from transitional areas in northeastern Rio Grande do Sul, from the region known as “Serra Gaúcha”, situated in the south-southeastern border of the Southern Brazilian plateau, including specimens from São Leopoldo (Hoge *et al.*, 1975), Caxias do Sul (MCN 5266) and a specimen (MCN 6847) with “Serra” as the only locality data, probably referring generically to this broad area (“Serra Gaúcha”). The record for Caxias do Sul and other from Passo Fundo (Hoge *et al.*, 1975), at northern Rio Grande do Sul State are situated over the Southern Brazilian Plateau (most of this region are in altitudes between 700-900 m.a.s.l), where both open areas (Campos) and forests (Araucaria forest) occur. This is also the case for the records from the State of Paraná (Hoge *et al.*, 1975). A record for the Taim Ecological Station (Gomes & Krause, 1982), at the coastal plain of Rio Grande do Sul was verified (UFRGS 108) and reidentified as *X. dorbignyi* (as already noted by Di-Bernardo *et al.*, 2003) with an unusual count of dorsal scales in 19/19/17 rows. The specimens from Misiones (Argentina) with precise collection data came from the southern portion, in transitional areas between the Campos district and Paranaense Forest (see Giraudó, 2001). Despite those records from transitional areas, all other records with precise locality data came from open areas from Pampa, Chaco and Cerrado formations, leaving no doubt about the preference for open formations, similar to all other South American hog-nosed snakes of the genus *Xenodon*.

In spite of the lack of natural history data, it is possible that *Xenodon histricus* has a specialized diet in reptiles and its eggs (Carreira & Lombardo, 2007; Sawaya *et al.* 2008) even though amphibians were also mentioned (Schouten, 1931; Carreira, 2002; Carreira *et al.*, 2005).



Figure 9. Head coloration pattern of the hog-nosed snakes of the genus *Xenodon* and closely related species of the genus. A) *Xenodon* **sp. nov.** (CHUNB 32641); B) *Xenodon dorbignyi* (UFRGS 6671); C) *Xenodon histricus* (ZUFMSM 3071); D) *Xenodon matogrossensis* (UFRGS 7140); E) *Xenodon guentheri* (UFRGS 6612); F) *Xenodon neuwiedii* (UFRGS 7326).



Figure 10. Coloration in live of *Xenodon histricus*. A) Estancia El Centenario, General Pedernera department, San Luis, Argentina (not collected; photograph credits: Diego Meier and Jorge Williams); B) Quebrada de los Cuervos, Treinta y Tres, Uruguay (not collected; photograph vouchered at the Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, under number 9451); C) São Gabriel, Rio Grande do Sul, Brazil (ZUFMSM 3071; freshly killed); ventral color of the same individual in detail; D) Itirapina Ecological Station, São Paulo, Brazil (not collected; photograph credits: Marcelo Ribeiro Duarte).

DISCUSSION

Molecular data (mtDNA, ncDNA) for *X. histricus* (sensu Hoge *et al.*, 1975) is included for the first time, since the sequences used in previous phylogenies (Zaher *et al.*, 2009; Graziotin *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013) were obtained from a specimen morphologically attributable to *X. nattereri*. This specimen (MZUSP 13265), in fact, is here designated as the holotype of *Xenodon* **sp. nov.**, an independent lineage diagnosable by a very low number of dorso-lateral bands at the northern portion of these species complex distribution.

Our molecular phylogeny for the genus *Xenodon*, including all recognized species of the genus (except for *X. suspectus* Cope 1868 and *X. angustirostris* Peters 1864, recently removed from the synonymy of *X. rabdocephalus* by Myers (in Myers

& McDowell, 2014), recovered most of the relationships in relation to previously published phylogenies (e.g. Grazziotin *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013), including *X. neuwiedii* as the sister taxon of a group including all hog-nosed snakes formerly in the genus *Lystrophis* and *X. guentheri* nested within this clade. Besides presenting an updated molecular phylogeny of the genus *Xenodon*, our molecular data revealed incongruence in the current taxonomy (based solely on morphology) of a group of rare snakes attributed to *X. histricus* and *X. nattereri* complex. These snakes, as defined by Hoge *et al.* (1975), were hardly diagnosable, with overlap in the diagnostic character used to differentiate them (the number of dorsal bands) and with very broad geographic distribution, even though *X. nattereri* is considered to be endemic to the Cerrado (Valdujo *et al.*, 2009; Nogueira *et al.*, 2011; Guedes *et al.*, 2014). *Xenodon histricus* (*latu sensu*; as recognised by Cei, 1993; Carreira *et al.*, 2005; Carreira, 2010) has an enormous geographic distribution for a small semi-fossorial snake, widespread across most of the biomes of the South American diagonal of open formations (Vanzolini, 1963).

Despite morphological conservatism, the presence of cryptic lineages within a species complex involving semi-fossorial small-bodied snakes is not unexpected. The use of molecular data in species delimitation is increasing the discovery of cryptic lineages, and revealing many species complex in previously considered widespread species (e.g. Daniels *et al.*, 2005; Mott & Vieites, 2009; Heideman *et al.*, 2011; Ferchaud *et al.*, 2012; Jadin *et al.*, 2012; Nunes *et al.*, 2012). However, the lack of detailed morphological analyses for most of these cryptic taxa (identified solely on molecular data) raises questions on how many of these taxa are really cryptic or can be diagnosable after detailed morphological analyses (see Lajus, Sukhikh & Alekseev, 2015), reinforcing the need of use of integrative taxonomy to delimitating species boundaries (Padial & De La Riva, 2010). The combined use of both molecular and morphological data in this study allowed us to diagnose a previously unrecognized species, first identified by the molecular analysis.

While *X. histricus*, as defined here, still is a broadly distributed species, collection efforts are needed, especially for the southernmost populations in Argentina, for a more comprehensive analysis of genetic and morphological variation of these species. Currently, there is a gap of about 1000 km in the distribution of the species in Argentina. Morphological characters such as coloration and scalation are clearly insufficient to delimit species in this group. While color seems to vary

cryptically according to the soil color, other morphological characters, such as the number of dorsal rows, are unusually variable. Also, we found a large number of scale anomalies in this species complex, mainly as result of fusions or divisions. In fact, this seems to be the cause of most of the variation in supra and infralabials counts. This condition was also observed in *X. dorbignyi*, a species morphologically highly variable (unpublished data). This unusual morphological variation may have contributed to hide distinctive morphological traits in divergent lineages of the *X. histricus* complex. Collection efforts are also needed in central Brazil, where the range of the two distinct lineages may overlap, and data on population genetics could reveal if gene flow between these lineages still occurs.

Xenodon sp. nov. is restricted to the northern portion of the Cerrado. Its presence in the Caatinga biome is apparently restricted to transitional areas or to plateaus with savanna-like (grasslands) formations (Cerrado enclaves). Endemism in the Cerrado have been associated with plateaus. According to Nogueira *et al.* (2011), most of the Cerrado endemic reptiles may have evolved in isolation after the uplift of the Brazilian Shield plateaus during Tertiary tectonic crises. *Xenodon sp. nov.* may have originated by isolation in periods of retraction of the Cerrado vegetation during Quaternary climatic and vegetation fluctuations, with posterior expansion, since the species is not restricted to plateaus. However, a comprehensive historical biogeography of this species complex is hindered by the limited sample size and should be further investigated as more adequate sample size became available with the increasing of collecting effort.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to Guarino Colli and Ísis C. Arantes (CHUNB), Paulo Manzani and Karina R.E. de Almeida (ZUEC), Moema L. de Araújo and Maria L.M Alves (MCN), Sonia Cechin (ZUFMS), Julian Faivovich and Santiago Nenda (MACN) and Jorge Williams (MLP) for the access of museum specimens under their care; Stefano Scali (MSNM) for information on the holotype of *Heterodon histricus*; Heinz Grillitsch (NMW) for information and photographs on the holotype of *Heterodon nattereri*; Stephen Rogers (CM) for information and photographs of a specimen from Bolivia; Paulo Passos and Pedro Pinna for information of specimens under their care; Tiago G. dos Santos and Suélen Alves for providing tissue sample; Juan Pablo Hurtado for preparing the hemipenis of MZUSP 13265; Glaucia Pontes and Diego Alvares for

helping with the preparation of the hemipenis of ZUFMSM 3071; Jorge Williams, Diego Meier and Marcelo Ribeiro Duarte for providing photographs of live specimens. Raíssa F. Bressan reviewed the English version. Financial support to T.S. Kunz was provided by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, process 142894/2011-7). Márcio Borges-Martins is supported by CNPq (research grant 312968/2013-2).

REFERENCES

- Achaval F. 2001.** Actualización sistemática y mapas de distribución de los reptiles del Uruguay. *Smithsonian Herpetological Information Service* **129**: 1–21.
- Aktas C. 2015.** R Package haplotypes: Haplotype Inference and Statistical Analysis of Genetic Variation. <http://cran.r-project.org/web/packages/haplotypes/>
- Alves SS, Bolzan AMR, Santos TG, Gressler DT, Cechin SZ. 2013.** Rediscovery, distribution extension and defensive behaviour of *Xenodon histricus* (Squamata: Serpentes) in the state of Rio Grande do Sul, Brazil. *Salamandra* **49**: 219–222.
- Amaral A. 1977.** *Serpentes do Brasil: Iconografia colorida = Brazilian snakes: a color iconography*. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Araújo CO, Corrêa-Filho DT, Sawaya RJ. 2010.** Snake assemblage of Estação Ecológica de Santa Bárbara, SP: a Cerrado remnant in Southeastern Brazil. *Biota Neotropica* **10**: <http://www.biotaneotropica.org.br/v10n2/en/abstract?inventory+bn01410022010>.
- Argôlo AJS. 2002.** *Lystrophis nattereri*. Geographic Distribution. *Herpetological Review* **33**: 150.
- Bérnils RS, Moura-Leite JC, Morato SAA. 2004.** Répteis. In: Mikich SB, Bérnils RS, eds. *Livro Vermelho da Fauna Ameaçada no Estado do Paraná*. Curitiba: Instituto Ambiental do Paraná, 497–535.
- Boulenger GA. 1894.** *Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Volume II, containing the conclusion of the Colubridae aglyphae*. London: British Museum (Natural History).
- Boulenger GA. 1886.** A synopsis of the reptiles and batrachians of the province Rio Grande do Sul, Brazil. *Annals and Magazine of Natural History* **18**: 423–445.
- Brasileiro CA, Martins M, Kiefer MC. 2003.** *Lystrophis nattereri*. Predation. *Herpetological Review* **34**: 70.

- Butts CT. 2007.** sna: Tools for Social Network Analysis. R package version 1.5. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=sna>.
- Butts CT. 2008.** network: A package for managing relational data in R. *Journal of Statistical Software* **24** (2): 1–36.
- Campbell JA, Lamar WW. 2004.** *The venomous reptiles of the western hemisphere, Vol. 2.* Ithaca: Cornell University Press.
- Canavero A, Carreira S, Langone JA, Achaval F, Borteiro C, Camargo A, Rosa I, Estrades A, Fallabrino A, Kolenc F, López-Mendilaharsu MM, Maneyro R, Meneghel M, Nuñez D, Prigioni CM, Ziegler L. 2010.** Conservation status assessment of the amphibians and reptiles of Uruguay. *Iheringia, Série Zoologia* **100**: 5–12.
- Carreira S. 2002.** *Alimentación de los ofidios de Uruguay, Monografía de Herpetología 6.* Barcelona: Asociación Herpetológica Española.
- Carreira S. 2010.** *Lystrophis histricus.* The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2. Available at: <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 8 July 2015.
- Carreira S, Lombardo I. 2007.** *Lystrophis histricus.* Diet. *Herpetological Review* **38**: 208.
- Carreira S, Maneyro R. 2015.** *Lista Roja de los Anfibios y Reptiles del Uruguay. Una evaluación del estado de conservación de la herpetofauna de Uruguay sobre la base de los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza.* Montevideo: Dirección Nacional de Medio Ambiente.
- Carreira S, Meneghel M, Achaval F. 2005.** *Reptiles de Uruguay.* Montevideo: D.I.R.A.C., Facultad de Ciências.
- Cei JM. 1993.** Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. *Museo Regionale di Scienze Naturale di Torino, Monografie* **14**: 1–949.
- Cope ED. 1885.** Twelfth contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the American Philosophical Society* **22** (118): 167–194.
- Curcio FF, Piacentini V, Fernandes DS. 2009.** On the status of the snake genera *Erythrolamprus* Boie, *Liophis* Wagler and *Lygophis* Fitzinger (Serpentes, Xenodontinae). *Zootaxa* **2173**: 66–68.
- Dal Vechio F, Recoder R, Rodrigues MT, Zaher H. 2013.** The herpetofauna of the Estação Ecológica de Uruçuí-Una, state of Piauí, Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* **53**: 225–243.

- D'Angelo JS, Agnolin FL, Godoy FA. 2015.** *Xenodon histricus* (Jan, 1863) (Squamata: Dipsadidae): distribution extension and new province record in Argentina. *Check List* **11** (5): article 1737
- Daniels SR, Heideman NJL, Hendricks MGJ, Mokone ME, Crandall KA. 2005.** Unraveling evolutionary lineages in the limbless fossorial skink genus *Acontias* (Sauria: Scincidae): Are subspecies equivalent systematic units? *Molecular Phylogenetics and Evolution* **34**: 645–654.
- Devincenzi GJ. 1925.** Fauna erpetológica del Uruguay. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo* **2**: 1–65.
- Di-Bernardo M, Borges-Martins M, Oliveira RB. 2003.** Répteis. In: Fontana CS, Bencke GA, Reis RE, eds. *Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul*. Porto Alegre: EDIPUCRS, 165–188.
- Dowling HG. 1951.** A proposed standart system of counting ventrals in snakes. *British Journal of Herpetology* **1**: 97–99.
- Duméril AMC, Bibron G, Duméril AHA. 1854.** *Erpétologie générale ou Histoire Naturelle complète des Reptiles. Tome septième, premiere partie. Comprenant l'histoire des serpents non venimeux*. Paris: Librairie Encyclopédique de Roret.
- Ferchaud AL, Ursenbacher S, Cheylan M, Luiselli L, Jelić D, Halpern B, Major Á, Kotenko T, Keyan N, Behrooz R, Crnobrnja-Isailović J, Tomović L, Ghira I, Ioannidis Y, Arnal V, Montgelard C. 2012.** Phylogeography of the *Vipera ursinii* complex (Viperidae): Mitochondrial markers reveal an east-west disjunction in the Palearctic region. *Journal of Biogeography* **39**: 1836–1847.
- Fitzinger LJFJ. 1826.** *Neue Classification der Reptilien nach ihren Natürlichen Verwandtschaften. Nebst einer Verwandtschafts-Tafel und einem Verzeichnisse der Reptilien-Sammlung des k. k. zoologischen Museums zu Wien*. Wien: J. G. Huebner.
- França FGR, Araújo AFB. 2007.** Are there co-occurrence patterns that structure snake communities in Central Brazil? *Brazilian journal of biology* **67**: 33–40.
- França FGR, Mesquita DO, Nogueira CC, Araújo AFB. 2008.** Phylogeny and Ecology Determine Morphological Structure in a Snake Assemblage in the Central Brazilian Cerrado. *Copeia* **2008**: 23–38.
- FZB, Fundação Zoobotânica Do Rio Grande Do Sul. 2014.** Avaliação do Estado de Conservação de Espécies Fauna - RS - 2014. Available at: http://www.liv.fzb.rs.gov.br/livlof/?id_modulo=1&id_uf=23&ano=2012. Accessed 7 July 2015.

- Giraud AR. 2001.** *Serpientes de la Selva Paranaense y del Chaco Húmedo*. Buenos Aires: L.O.L.A.
- Giraud AR, Arzamendia V, Bellini GP, Bessa CA, Calamante CC, Cardozo G, Chiaraviglio M, Costanzo MB, Etchepare EG, Cola V, Di Pietro DO, Kretzschmar S, Palomas S, Nenda SJ, Rivera PC, Rodríguez ME, Scrocchi GJ, Williams JD. 2012.** Categorización del estado de conservación de las Serpientes de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* **26**: 303–326.
- Giraud AR, Scrocchi GJ. 2002.** Argentinian Snakes: An Annotated Checklist. *Smithsonian Herpetological Information Service* **132**: 1–53.
- Gomes N, Krause L. 1982.** Lista preliminar de répteis da Estação Ecológica do Taim, Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Zoologia* **1**: 71–77.
- Grazziotin FG, Zaher H, Murphy RW, Schrocchi G, Benavides MA, Zhang YP, Bonatto SL. 2012.** Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics* **1**: 1–23.
- Griffin LE. 1916.** A catalog of the Ophidia from South America at present (june, 1916) contained in the Carnegie Museum with descriptions of some new species. *Memoirs of the Carnegie Museum* **7**: 163–228.
- Guedes TB, Nogueira C, Marques OAV. 2014.** Diversity, natural history, and geographic distribution of snakes in the Caatinga, Northeastern Brazil. *Zootaxa* **3863**: 1–93.
- Hajibabaei M, Janzen DH, Burns JM, Hallwachs W, Hebert PDN. 2006.** DNA barcodes distinguish species of tropical Lepidoptera. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **103**: 968–971.
- Heideman NJL, Mulcahy DG, Sites JW, Hendricks MGJ, Daniels SR. 2011.** Cryptic diversity and morphological convergence in threatened species of fossorial skinks in the genus *Scelotes* (Squamata: Scincidae) from the Western Cape Coast of South Africa: Implications for species boundaries, digit reduction and conservation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **61**: 823–833.
- Higgins LG. 1963.** Dates of publication of the Novara Reise. *Journal of the Society for the Bibliography of Natural History* **4**(3): 153–159.
- Hoge AR, Cordeiro CL, Romano SAL. 1975.** Posição taxonômica de *Lystrophis nattereri* (Steindachner). *Memórias do Instituto Butantan* **39**: 37–50.
- ICMBio, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. 2014.** Lista de Espécies Quase Ameaçadas e com Dados Insuficientes. Available at:

<http://www.icmbio.gov.br/portal/biodiversidade/fauna-brasileira/lista-de-especies-dados-insuficientes.html>. Accessed 7 July 2015.

- Jadin RC, Townsend JH, Castoe TA, Campbell JA. 2012.** Cryptic diversity in disjunct populations of Middle American Montane Pitvipers: a systematic reassessment of *Cerrophidion godmani*. *Zoologica Scripta* **41**: 455–470.
- Jan G. 1863.** Enumerazione sistematica degli ofidi appartenenti al gruppo Coronellidae. *Archivio per la Zoologia, l'Anatomia, e la Fisiologia* **2**: 213–330.
- Jan G, Sordelli F. 1865.** *Iconographie générale des ophiidiens. Tome premier, livraison 11*. Paris: J.B. Baillière et Fils.
- Katoh K, Misawa K, Kuma K, Miyata T. 2002.** MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research* **30**: 3059–3066.
- Knight A, Mindell DP. 1994.** On the Phylogenetic Relationship of Colubrinae, Elapidae, and Viperidae and the Evolution of Front-Fanged Venom Systems in Snakes. *Copeia* **1994**(1): 1–9
- Kocher TD, Thomas WK, Meyer A, Edwards SV, Paabo S, Villablanca FX, Wilson AC. 1989.** Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **86**: 6196–6200.
- Koslowsky J. 1898a.** Ofidios de Matto-Grosso (Brasil). *Revista del Museo de La Plata* **8**: 25–32.
- Koslowsky J. 1898b.** Enumeración sistemática y distribución geográfica de los reptiles argentinos. *Revista del Museo de La Plata* **8**: 161–200.
- Lajus D, Sukhikh N, Alekseev V. 2015.** Cryptic or pseudocryptic: can morphological methods inform copepod taxonomy? An analysis of publications and a case study of the *Eurytemora affinis* species complex. *Ecology and Evolution* **5**: 2374–2385.
- Lema T. 1994.** Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, Zoologia* **7**: 41–150.
- Lema T, Fabián-Beurmann ME. 1977.** Levantamento Preliminar dos répteis da região da fronteira Brasil-Uruguai. *Iheringia, Série Zoologia* **50**: 61–92.
- Marques OAV, Nogueira C, Sawaya RJ, Bérnils RS, Martins M, Molina F, Ferrarezzi H, Franco FL, Germano VJ. 2009.** Répteis. In: Bressan PM, Kierulff

- MCM, Sugieda AM, eds. *Livro Vermelho da Fauna Ameaçada de Extinção do Estado de São Paulo*. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente, 285–327.
- Motte M, Núñez K, Cacciali P, Brusquetti P, Scott N, Aquino AL. 2009.** Categorización del estado de conservación de los anfibios y reptiles de Paraguay. *Cuadernos de herpetologia* **23**: 55–18.
- Mott T, Vieites DR. 2009.** Molecular phylogenetics reveals extreme morphological homoplasy in Brazilian worm lizards challenging current taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **51**: 190–200.
- Myers CW. 2011.** A new genus and new tribe for *Enicognathus melanauchen* Jan, 1863, a neglected South American snake (Colubridae: Xenodontinae), with taxonomic notes on some Dipsadinae. *American Museum Novitates* **3715**: 1–33.
- Myers CW, Mcdowell SB. 2014.** New taxa and cryptic species of neotropical snakes (xenodontinae), with commentary on hemipenes as generic and specific characters. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **385**: 1–112.
- Nogueira C, Ribeiro S, Costa GC, Colli GR. 2011.** Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: Distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. *Journal of Biogeography* **38**: 1907–1922.
- Noonan BP, Chippindale PT. 2006.** Dispersal and vicariance: the complex evolutionary history of boid snakes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **40**: 347–358.
- Nunes PMS, Fouquet A, Curcio FF, Kok PJR, Rodrigues MT. 2012.** Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. *Zoological Journal of the Linnean Society* **166**: 361–376.
- Orejas-Miranda BR. 1966.** The snake genus *Lystrophis* in Uruguay. *Copeia* **1966**: 193–205.
- Padial JM, De La Riva I. 2010.** A response to recent proposals for integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* **101**: 747–756.
- Palumbi SR, Martin AP, Romano S, McMillan WO, Stice L, Grabowski G. 1991.** The Simple Fool's Guide to PCR, Version 2.0. Honolulu: University of Hawaii.
- Peters JA, Orejas-Miranda BR. 1970.** Catalogue of the Neotropical Squamata. Part I. Snakes. *Bulletin of the United States National Museum* **297**: 1–347.

- Pook CE, Wüster W, Thorpe RS. 2000.** Historical biogeography of the Western Rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus viridis*), inferred from mitochondrial DNA sequence information. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **15**: 269–282.
- Prigioni C, Borteiro C, Kolenc F. 2011.** Amphibia and Reptilia, Quebrada de los Cuervos, Departamento de Treinta y Tres, Uruguay. *Check List* **7**: 763–767.
- Pyron RA, Burbrink FT, Wiens JJ. 2013.** A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* **13**: 93.
- R Development Core Team. 2015.** *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Sawaya RJ, Marques OAV, Martins M. 2008.** Composition and natural history of a Cerrado snake assemblage at Itirapina, São Paulo State, southeastern Brazil. *Biota Neotropica* **8**: 129–151.
- Schouten GB. 1931.** Contribuciones al conocimiento de la fauna herpetológica del Paraguay y de los países limítrofes. *Revista de la Sociedad Científica del Paraguay* **3**: 5–32.
- Scrocchi GJ, Cruz FB. 1993.** Description of a new species of the genus *Lystrophis* Cope and a revalidation of *Lystrophis pulcher* (Jan, 1863), (Serpentes; Colubridae). *Papeis Avulsos de Zoologia* **38**: 171-185.
- Silveira AL, Costa ER, Salles LM. 2004.** Geographic Distribution: *Lystrophis nattereri*. *Herpetological Review* **35**: 412.
- Steindachner F. 1864.** Über *Heterodon histricus* Jan. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* **14**: 233-234.
- Steindachner F. 1867.** Reptilien. In: Reise der Österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 unter dem Befehlen des Commodore B. von Wüllerstorff-Urbair. Zoologischer Theil. Erster Band. Wien: Kaiserlich-königlichen Hof- und Staatsdruckerel.
- Valdujo PH, Nogueira CDC, Baumgarten L, Rodrigues FHG, Brandão RA, Eterovic A, Ramos-Neto MB, Marques OAV. 2009.** Squamate reptiles from Parque Nacional das Emas and surroundings, Cerrado of Central Brazil. *Checklist* **5**: 405-417.
- Vanzolini PE. 1963.** Problemas faunísticos do Cerrado. In: Ferri M, ed. *Simpósio sobre o Cerrado*. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo.

- Vanzolini PE. 1977.** *An annotated bibliography of the land and fresh-water reptiles of South America (1758–1975), Vol. 1.* São Paulo: Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.
- Vanzolini PE. 1993.** As viagens de Johann Natterer no Brasil, 1817-1835. *Papéis Avulsos de Zoologia* **38**: 17-60.
- Vaz-Ferreira R, Sierra de Soriano B. 1960.** Notas sobre reptiles del Uruguay. *Revista de la Facultad Humanidades y Ciencias, Série Zoológica Vertebrata* **18**: 133–206.
- Vidal N, Hedges SB. 2005.** The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies* **328**: 1000–1008.
- Vidal N, Dewynter M, Gower DJ. 2010.** Dissecting the major American snake radiation: a molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). *Comptes Rendus Biologies* **333**: 48–55.
- Viñas M, Olmedo EV. 1988.** Sobre *Lystrophis histricus* (Jan) en la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Zoología* **15**: 3-6.
- Wallach V, Williams KL, Boundy J. 2014.** *Snakes of the World: A Catalogue of Living and Extinct Species.* New York: CRC Press.
- Zaher H. 1999.** Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes: with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **240**: 1–168.
- Zaher H, Barbo FE, Martínez PS, Nogueira C, Rodrigues MT, Sawaya RJ. 2011.** Reptiles from São Paulo State: current knowledge and perspectives. *Biota Neotropica* **11**:
<http://www.biotaneotropica.org.br/v11n1a/en/abstract?inventory+bn0051101a2011>.
- Zaher H, Grazziotin FG, Cadle JE, Murphy RW, Moura-Leite JC. 2009.** Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia* **49**: 115-153.
- Zaher H, Prudente AL da C. 2003.** Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: A response to Dowling. *Herpetological Review* **34**: 302–307.

APPENDIX.

Material examined. An asterisk (*) indicates specimens used in the molecular analysis.

Xenodon histricus. **ARGENTINA:** FORMOSA: *no locality data* (MACN 10324); LA PAMPA: Loventué (MACN 7190); MISIONES: *no locality data* (MCN 8361-62); Barra Concepción (MACN 4961); Santa Ana (MACN 1257-58); San Ignacio (MACN 2449, 4064); **BRAZIL:** GOIÁS: Mineiros (CHUNB 25706); MATO GROSSO: Tangará da Serra (MZUSP 22312*); Várzea Grande, *Jardim Paula I* (ZUEC 1471); MATO GROSSO DO SUL: Miranda (MLP 1732); RIO GRANDE DO SUL: *serra* (MCN 6847); Caxias do Sul (MCN 5266); São Francisco de Assis (ZUFMS 2465); São Gabriel (ZUFMS 3071*); Tupanciretã (MCN 6865); SÃO PAULO: *Estação Ecológica de Itirapina* (ZUEC 3106-07, 3108*, 3109-10, 3142*, 3173); Itapetininga (MZUSP 1915); Pirassununga (MZUSP 4097); **PARAGUAY:** *no locality data* (MLP 154).

Xenodon sp. nov. **BRAZIL:** *no locality data* (CHUNB 3821, 36272); DISTRITO FEDERAL: Brasília (CHUNB 457, 20341-42, 24446, 32641); GOIÁS: Alto Paraíso de Goiás (CHUNB 59142); Teresina de Goiás (CHUNB 20343); MINAS GERAIS: Unai (CHUNB 3793); MATO GROSSO: Ribeirão Cascalheira, *Base Camp* (MZUSP 5384-86); PIAUÍ: *Estação Ecológica de Uruçuí-Una* (MZUSP 12610; paratype); *Parque Nacional da Serra das Confusões* (MZUSP 13265*; holotype); TOCANTINS: Guaraí (MZUSP 12691*; paratype).

Capítulo 3

Sistemática e taxonomia de *Xenodon dorbignyi* (Bibron *in* Duméril, Bibron & Duméril, 1854) (Serpentes: Dipsadidae)

TOBIAS SARAIVA KUNZ, FELIPE GOBBI GRAZZIOTIN, ALEJANDRO GIRAUDO, MÁRCIO BORGES-MARTINS & HUSSAM ZAHER

Sistemática e taxonomia de *Xenodon dorbignyi* (Bibron in Duméril, Bibron & Duméril, 1854) (Serpentes: Dipsadidae)

TOBIAS SARAIVA KUNZ^{1, 4}, FELIPE GOBBI GRAZZIOTIN², ALEJANDRO GIRAUDO³, MÁRCIO BORGES-MARTINS¹ & HUSSAM ZAHER²

¹*Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia, Laboratório de Herpetologia e Programa de Pós-graduação em Biologia Animal. Avenida Bento Gonçalves 9500, CEP 91540-000, Porto Alegre, RS, Brazil*

²*Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Avenida Nazaré 481, CEP. 04263-000, Ipiranga, São Paulo, São Paulo, Brazil*

³*Instituto Nacional de Limnología, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas-Universidad Nacional del Litoral, Ciudad Universitaria, 3000 Santa Fe, Argentina*

⁴*Corresponding author. E-mail: tskunz@gmail.com*

Resumo

Xenodon dorbignyi é uma das espécies mais comuns dos Pampas e Chaco sul-americano. O polimorfismo da espécie levou a descrição de subespécies, insuficientemente caracterizadas, o que levou ao desuso desta categoria taxonômica, apesar de alguns padrões de coloração apresentarem evidente correspondência geográfica. A variação em alguns caracteres considerados diagnósticos tem por vezes ocasionado identificações errôneas e até mesmo levantado considerações sobre a validade de táxons proximalmente relacionados. A sistemática e taxonomia de *X. dorbignyi* foi analisada com base em uma revisão geograficamente abrangente da variação em caracteres morfológicos externos combinada com análises filogenéticas moleculares (DNA mitocondrial e nuclear). A estruturação genética encontrada para as populações de *X. dorbignyi* mostra que a espécie comporta duas linhagens distintas, uma de distribuição restrita no extremo nordeste da distribuição da espécie, na planície costeira de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (clado nordeste), e a outra a oeste e sul da primeira, englobando a maior parte da distribuição (clado sudoeste). Os dados morfológicos, no entanto, falharam em diagnosticar qualquer das

subespécies propostas. As duas linhagens genéticas parapátricas estão em grande parte isoladas pela Laguna dos Patos, com uma zona de contato entre as duas linhagens ao sul desta. Embora a linhagem nordeste corresponda em grande parte morfológica e geograficamente ao descrito para a forma *orientalis*, análise dos exemplares procedentes da zona de contato entre as duas linhagens revela que todos possuem o fenótipo característico das populações da planície costeira (críptico em relação aos solos arenosos da região), independente da linhagem genética, demonstrando que a variação morfológica utilizada para caracterizar as subespécies não está relacionada com linhagens evolutivas independentes. Mais provavelmente estas formas correspondem a morfotipos ecológicos associados a fatores ambientais. Não se reconhece portanto a utilização da categoria taxonômica subespecífica para as populações de *Xenodon dorbignyi*. A localidade tipo da espécie é restrita à Buenos Aires, Argentina, pela designação de um lectótipo. O holótipo de *Xenodon dorbignyi orientalis* é considerado perdido e um neótipo é proposto para esta subespécie.

PALAVRAS-CHAVE: *Lystrophis dorbignyi* – DNA mitocondrial – DNA nuclear – Pampa – Chaco – variação morfológica – subespécies

INTRODUÇÃO

Xenodon dorbignyi (Bibron in Duméril *et al.*, 1854) é uma serpente de porte médio e corpo robusto, de hábitos terrestres, diurnos e alimentação baseada em anfíbios anuros (Oliveira *et al.*, 2001, 2011). É uma das serpentes mais comuns dos campos do centro-sul da América do Sul. Sua distribuição geográfica compreende o extremo sul do Brasil, Uruguai, sul do Paraguai e centro-norte da Argentina (Orejas-Miranda, 1966; Giraud, 2001; Nenda & Cacivio, 2007; Kunz *et al.*, 2011; Cacciali *et al.*, 2016) abrangendo as províncias biogeográficas do Chaco, Pampa e Monte (Bérnils *et al.*, 2007). A espécie apresenta grande variabilidade morfológica ao longo de sua distribuição geográfica. Sua coloração é extremamente variável, possivelmente mimetizando simultaneamente tanto espécies de viperídeos do gênero *Bothrops* (pelo padrão de ocelos escuros no dorso associado ao comportamento de enrodilhar-se e desferir botes) quanto de corais do gênero *Micrurus*, ao enrodilhar e elevar a cauda que exhibe um padrão de anéis pretos e vermelhos (Yanosky & Chani, 1988).

Heterodon Dorbignyi Bibron in Duméril, Bibron & Duméril, 1854 é a espécie tipo do gênero *Lystrophis* (recentemente sinonimizado com *Xenodon* [Zaher *et al.*,

2009]; ver Capítulo 2), proposto por Cope (1885) para acomodar as espécies sul-americanas originalmente propostas para o gênero *Heterodon*, Latreille in Sonnini & Latreille, 1801 com placa anal inteira e escamas dorsais quilhadas, distinguindo-as assim das espécies norte americanas de *Heterodon*. Sua abundância e características singulares contribuem para uma história taxonômica pouco complexa, embora Bailey (1962) tenha demonstrado que a descrição de *Rhinostoma nasuum* Wagler 1830 corresponderia a *Lystrophis dorbignyi* (= *Xenodon dorbignyi*), como já havia notado Boulenger (1896), e portanto, a aplicação estrita do critério de prioridade imporia relegar *Lystrophis dorbignyi* à sinonímia de *Rhinostoma nasuum*. No entanto, Bailey argumentou que *Lystrophis dorbignyi* esteve em uso contínuo desde sua descrição enquanto *Rhinostoma nasuum* nunca foi aplicado corretamente à espécie a qual corresponderia. Bailey então propôs à Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica uma série de atos nomenclaturais, entre os quais, a supressão do nome genérico *Rhinostoma* Fitzinger 1826 e do nome específico *nasua* Wagler 1830 (como publicado no binômio *Vipera nasua*) para os propósitos da Lei da Prioridade.

Apesar desta estabilidade taxonômica, o caráter polimórfico da espécie levantou questões acerca da delimitação geográfica dessa variação e a presença de subespécies. O primeiro a analisar a variação em *Xenodon dorbignyi* foi Orejas-Miranda (1966), que analisou apenas espécimes uruguaios e distinguiu ao menos quatro padrões de coloração, sem correspondência geográfica. Posteriormente, Lema (1994) descreveu quatro subespécies (afirmando que provavelmente existissem sete) com base em coloração e forma do corpo e da cabeça, sendo *Lystrophis d. dorbignyi* de Buenos Aires e províncias Argentinas vizinhas atingindo o oeste do Rio Grande do Sul), *L. d. chacoensis* do norte da Argentina, sul e oeste do Paraguai, *L. d. orientalis* do leste de Santa Catarina e Rio Grande do Sul e *L. d. uruguayensis*, própria do Uruguai com dispersão para partes baixas e planalto do Rio Grande do Sul e nordeste da Argentina. Lema (1994), no entanto, descreveu apenas os holótipos de suas subespécies, sem apresentar uma análise e descrição da variação individual e geográfica. Lema (1994) sugeriu ainda a existências de grandes áreas de suposta intergradação entre suas subespécies. Uma das características utilizadas por Lema para caracterizar as subespécies, a presença (ou não) de uma depressão cervical, foi considerada por Giraudo (2001) como variável, de acordo com a idade e estado de conservação do exemplar. Devido à ausência de análise da variação e o uso de caracteres diagnósticos insuficientes, a bibliografia recente não tem reconhecido o uso

de subespécies para *X. dorbignyi* (e.g. Giraudo, 2001; Carreira *et al.*, 2005), embora algumas diferenças regionais sejam evidentes (e.g. Carreira *et al.*, 2005). Ainda assim, Lema (2002) tratou ao nível de espécie as três formas que ocorreriam no Rio Grande do Sul (*Xenodon dorbignyi*, *X. orientalis*, *X. uruguayensis*), sem justificativas para o novo status empregado. Mais recentemente, Wallach *et al.* (2014), incluíram todas as subespécies em sinonímia, considerando “*Lystrophis*” *dorbignyi* uma espécie monotípica.

Um problema adicional relacionado às subespécies descritas por Lema (1994) é a definição da sua subespécie nominal. *Heterodon Dorbignyi* Bibron *in* Duméril, Bibron & Duméril, 1854 foi originalmente descrita com base em uma série tipo composta por ao menos quatro sítipos, procedentes de Buenos Aires (Argentina), Montevideo (Uruguai), “Brasil” (sem outros dados de procedência) e “Sainte-Catherine” (referindo-se ao Estado brasileiro de Santa Catarina), que estão depositados no Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Paris. Lema (1994), no entanto, restringiu a localidade tipo à Buenos Aires sem fazer qualquer menção à série tipo original, e ainda designou arbitrariamente um exemplar por ele descrito (catalogado como CHINM 2050, atualmente depositado no Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, mas ainda com número de catálogo do Instituto Nacional de Microbiologia da Argentina) como “holótipo” da subespécie nominal, em um ato taxonômico inválido, ao ignorar o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN) em seus artigos 47.1. (Nominotypical taxa) - “*When a species is considered to contain subspecies, the subspecies that contains the name-bearing type of the nominal species is denoted by the same species-group name as the species, with the same author and date; this subspecies is termed the nominotypical subspecies.*”; e 61.2. (Principle of Typification) – “*The name-bearing type of a nominal taxon is also the name-bearing type of its nominotypical taxon, and the fixation of a name-bearing type for one constitutes fixation for the other also*”.

O conceito de subespécie tem sido objeto de muita controvérsia e crítica, principalmente a partir da metade do século passado (Wilson & Brown, 1953; Frost & Hillis, 1990; Frost *et al.*, 1992; Frost & Kluge, 1994; Burbrink *et al.*, 2000). Inicialmente, subespécies foram usadas para designar espécies supostamente incipientes, mas posteriormente passaram a ser empregadas apenas para delimitar variações geográficas (Mulcahy, 2008). Tradicionalmente, subespécies foram

arbitrariamente designadas com base em diferenças morfológicas superficiais, as vezes com base em apenas um indivíduo, e raramente acompanhadas de análises estatísticas da variação (Manier, 2004; Daniels *et al.*, 2005). Métodos de análises filogenéticas moleculares estão auxiliando a elucidar as relações sub-específicas em répteis, frequentemente recuperando relações filogenéticas incompatíveis com as subespécies reconhecidas (e.g. Burbrink *et al.*, 2000; Bronikowski & Arnold, 2001). Há uma tendência recente de se abandonar o uso da categoria sub-específica, especialmente em estudos utilizando métodos moleculares de inferência filogenética (Torstrom *et al.*, 2014). Linhagens independentes diagnosticáveis são elevadas a espécies ao passo que variações clinais ou que parecem representar padrões ecológicos específicos são postos em sinonímia (Mulcahy, 2008). Contudo, subespécie ainda é uma categoria amplamente utilizada e sua correspondência com a história evolutiva das espécies deve ser devidamente avaliada.

Considerando a grande variação morfológica e a ampla distribuição geográfica, em adição aos problemas nomenclaturais relacionados às subespécies descritas, *Xenodon dorbignyi* claramente necessita de uma revisão taxonômica. O objetivo deste estudo, portanto, é realizar uma análise geograficamente abrangente da variação dos caracteres morfológicos externos tradicionalmente utilizados para delimitação de espécies em serpentes (escamação, morfometria e coloração) aliada a uma análise filogenética do relacionamento entre as populações utilizando dados de sequências de DNA mitocondrial (mtDNA) e nuclear (ncDNA). Este estudo combina os resultados da análise de variação morfológica mais ampla realizada até agora com a primeira abordagem da variação genética entre populações de *X. dorbignyi* para testar a validade e status taxonômico das subespécies propostas.

MATERIAL E MÉTODOS

DADOS GENÉTICOS

Obtenção e sequenciamento das amostras

Foram obtidas 82 amostras de tecidos de *Xenodon dorbignyi* de 54 localidades, abrangendo a maior parte da distribuição da espécie (Apêndice 1). As amostras foram obtidas através de coletas ou cedidas por pesquisadores e bancos de tecidos de diversas coleções herpetológicas. Foram geradas sequências para três genes mitocondriais (12S, 16S, *cox1*) e três nucleares (*bdnf*, *jun*, *nt3*). Os protocolos de amplificação e sequenciamento seguiram aqueles utilizados previamente (Capítulo 2).

Deste capítulo também foram retirados os dados para as demais espécies de *Xenodon* e grupos externos.

A fase dos alelos para os loci nucleares foi estimada utilizando o algoritmo do programa Phase (Stephens *et al.*, 2001), como implementado no programa DNAsp 5.10 (Librado & Rozas, 2009), utilizando as opções default.

Análise filogenética

As análises filogenéticas foram realizadas no programa RAxML v7.2.8, sob o critério de otimização de máxima verossimilhança (MV). O valor de suporte dos ramos foi obtido com 1000 pseudoreplicações de bootstrap não-paramétrico usando o algoritmo *Rapid Bootstrap* (-f a) implementado no programa RAxML. Esse algoritmo, além das análises de bootstrap, realiza uma busca completa de máxima verossimilhança, utilizando 200 árvores de bootstrap como topologia inicial (Stamatakis *et al.*, 2008).

Networks

Para melhor ilustrar os padrões de estruturação genética, redes de haplótipos foram inferidas através dos pacotes “haplotypes” (Aktas, 2015), “network” (Butts, 2008) e “sna” (Butts, 2007), disponíveis para o programa R (<http://www.cran.r-project.org/>). Nesta análise os gaps foram codificados utilizando o método de codificação simples disponível no pacote “network”, e o algoritmo utilizado foi o de parcimônia estatística com um limite de conexão de 95%. Apenas os genes com maior amostragem (12S e nt3) foram utilizados nas análises de redes de haplótipos.

DADOS MORFOLÓGICOS

A variação morfológica foi quantificada através do exame de 137 exemplares depositados nas seguintes instituições (acrônimos apresentados entre parênteses): ARGENTINA: Fundación Miguel Lillo, Tucumán (FML); Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires (MACN); Museo de La Plata, La Plata (MLP); BRASIL: Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas “Adão José Cardoso”, Campinas (ZUEC); Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (MCP); Coleção Herpetológica do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (UFRGS); URUGUAI: Museo Nacional de Historia

Natural, Montevideo (MHNM). Alguns exemplares do Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, França (MNHN) que puderam ser associados à série tipo foram examinados através de fotografias. A lista de exemplares e localidades analisadas se encontra no Apêndice 2.

O comprimento rostro-cloacal (CRC) e da cauda (CC) foram medidos com uma régua milimetrada. Medidas da cabeça e de escamas da cabeça foram tomadas com um paquímetro até o 0,05 mm mais próximo. O comprimento da cabeça (CCA) foi medido da ponta da escama rostral até o final da articulação quadrato-mandibular. As medidas de largura e altura da cabeça não foram utilizadas por apresentarem muita variação em função do estado de conservação dos exemplares. A contagem de escamas ventrais seguiu o método de Dowling (1951). O sexo foi determinado através de uma pequena incisão na base da cauda para verificar a presença ou ausência de hemipênis.

Para as análises estatísticas, todas as medidas morfométricas foram convertidas em proporções, sendo divididas pelo comprimento rostro-cloacal (CRC) para eliminar o efeito do tamanho e multiplicadas por 100. Todas as variáveis merísticas e morfométricas foram testadas quanto à homogeneidade e normalidade através dos testes de Levene e Shapiro-Wilk, respectivamente. O dimorfismo sexual nestas variáveis foi testado usando teste-T (paramétrico) ou teste de Wilcoxon (não paramétrico), dependendo da normalidade e homogeneidade.

Foram definidos *a priori*, quatro unidades taxonômicas operacionais (UTO), tentativamente associadas às quatro subespécies (*dorbignyi*, *chacoensis*, *orientalis* e *uruguayensis*; Fig. 1). Embora esta seja uma tarefa difícil, devido à insuficiente caracterização das subespécies (ausência de caracteres diagnósticos), os padrões de coloração descritos por Lema (1994) permitem ao menos o reconhecimento de algumas formas mais características e geograficamente delimitadas como “*chacoensis*” e “*orientalis*”, da região chaqueña da Argentina e da planície costeira do sul do Brasil, respectivamente. Assim, estes grupos foram definidos com base em análises preliminares da variação, principalmente em caracteres qualitativos de coloração, e distribuição geográfica. A diferenciação entre estes grupos foi testada através de análises estatísticas univariadas e multivariadas. Primeiramente, a diferenciação em caracteres merísticos, morfométricos e de coloração (neste caso foram utilizadas duas variáveis discretas de coloração: o número de manchas dorsais e dorso-caudais) entre os grupos foi testada através de uma análise de variância

(ANOVA) e teste de Tukey. As variáveis mais informativas (que apresentaram alguma variação com correlação geográfica) foram selecionadas e utilizadas em uma análise discriminante (*canonical variates analysis*), sendo duas variáveis merísticas (ventrais e subcaudais), duas morfométricas (CCA e CC) e duas quantitativas de coloração (número de manchas [sejam ocelos e/ou faixas dorsais; MD] e dorso-caudais [MDC]). Para caracteres de escamação bilaterais foram utilizadas apenas as contagens do lado direito, e quando não disponíveis, as do lado esquerdo. Espécimes com dados faltantes para mais de uma variável foram excluídas na análise discriminante. Espécimes com menos de 200 mm de CRC foram excluídas das análises estatísticas por apresentarem alometria em relação ao tamanho da cabeça em função da ontogenia. Como algumas destas variáveis apresentaram dimorfismo sexual, machos e fêmeas foram analisados separadamente.

Alguns exemplares morfologicamente discrepantes em relação aos padrões associados à UTO de determinada região geográfica, ou procedentes de possíveis áreas de contato com padrão que não permitisse atribuição inequívoca a uma das UTOs foram excluídos das análises. Com base nas análises moleculares que identificaram apenas duas linhagens em *X. dorbignyi*, uma delas geograficamente coincidente com a UTO *orientalis* (clado “nordeste”) e a outra englobando as outras três UTOs (*dorbignyi*, *chacoensis* e *uruguayensis*; clado “sudoeste”), com uma zona de contato entre as duas linhagens no extremo sul da planície costeira do Rio Grande do Sul (RS), ao sul da Laguna dos Patos, optou-se também por excluir das análises todos os exemplares desta região (representados na amostra por exemplares de Santa Vitória do palmar, RS). Embora as amostras de tecidos utilizadas nas análises moleculares não coincidam com os exemplares utilizados nas análises morfológicas, todos os exemplares observados desta região, incluindo os cinco que forneceram amostras de tecido apresentaram padrão de coloração típico das populações costeiras (forma “*orientalis*”). Destes cinco, no entanto, três pertencem à linhagem identificada com as populações do interior, à oeste, e do sul da distribuição da espécie (clado “sudoeste”). Como não se sabe se há correlação entre este padrão de coloração (qualitativo) e os caracteres morfológicos utilizados nas análises, agrupar exemplares pertencentes a linhagens distintas sob um mesmo “fenótipo” (*orientalis*) poderia mascarar eventuais diferenças morfológicas em outros caracteres. Embora seja possível que este procedimento possa aumentar artificialmente as diferenças entre os grupos, pela remoção de exemplares que poderiam apresentar caráter intermediário ou

discrepantes, por outro lado, a atribuição errônea de um exemplar à um grupo ao qual não pertença (devido à insuficiência da caracterização morfológica das subespécies) poderia mascarar diferenças reais. O número de espécimes excluídos, contudo, foi pequeno (ver Tabela 4). Embora os dados destes exemplares não tenham sido computados na análise discriminante propriamente, eles tiveram seus dados incluídos, sem atribuição de grupo. Dessa forma, esses espécimes puderam ser classificados em relação aos grupos (UTOs) propostos, pela atribuição de cada ponto (espécime) ao grupo que fornece a menor distância de Mahalanobis à média do grupo. Todas as análises estatísticas foram realizadas no software PAST 3.11 (Hammer *et al.*, 2001).

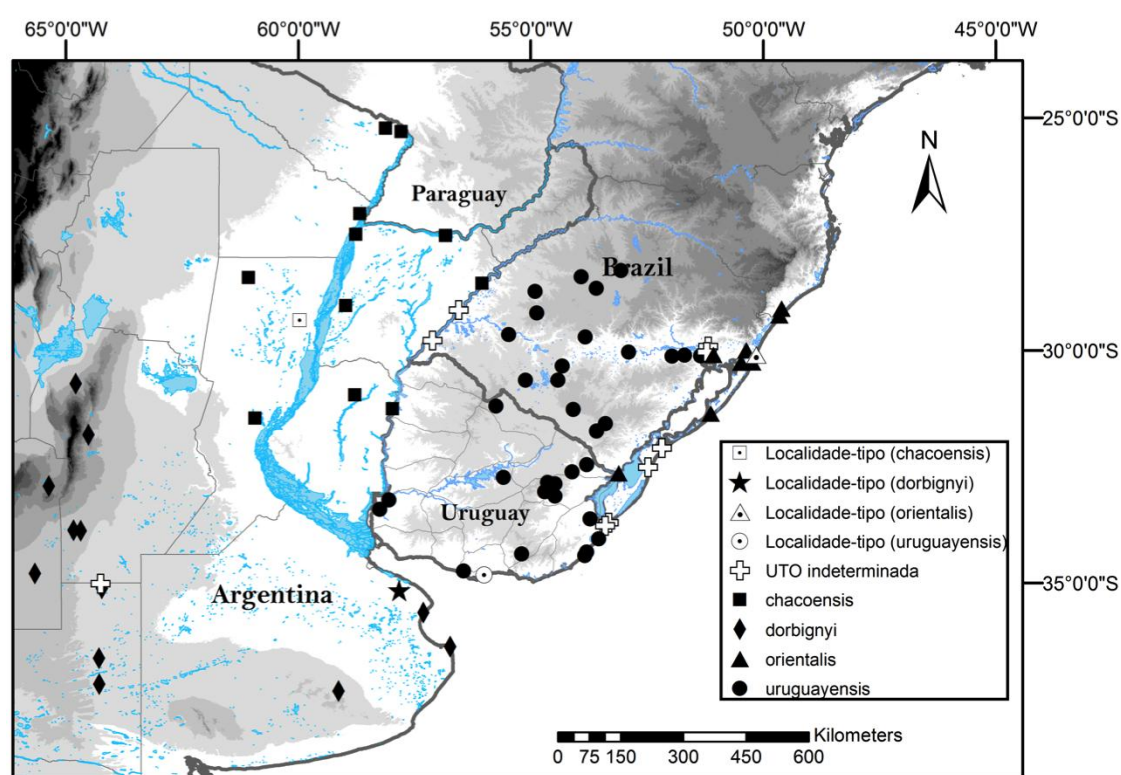


Figura 1. Distribuição geográfica dos exemplares examinados e das quatro unidades taxonômicas operacionais (UTOs) consideradas nas análises morfológicas, incluindo as localidades-tipo das quatro subespécies descritas para *Xenodon dorbignyi*.

DELIMITAÇÃO DE ESPÉCIES

O “conceito filético geral de espécie” (*general lineage concept of species*) proposto por De Queiroz (1998, 2005, 2007) tem reconciliado em parte os distintos conceitos de espécies existentes ao demonstrar que a maioria concorda em considerar espécies como sendo um conjunto isolado de metapopulações que formam uma linhagem ancestral-descendente, e que as principais diferenças são meramente os critérios operacionais utilizados para delimitá-las. Este conceito é aqui aceito, sendo

utilizadas três linhas independentes de evidências para o reconhecimento de linhagens evolutivas independentes, incluindo filogenia baseada em dados moleculares, morfologia e geografia. Dessa forma, populações estruturadas em clados genéticos com alto suporte, geograficamente concordantes com táxons nominais (subespécies baseadas em morfologia) e que apresentem diferenças estatisticamente significativas em caracteres morfológicos (escamação, morfometria e padrões de coloração) são reconhecidas como linhagens evolutivas independentes. O status de espécie plena, no entanto, só é reconhecido àquelas linhagens morfológicamente diagnosticáveis, isto é, que apresentem ao menos uma característica morfológica fixa.

Métodos utilizando apenas dados moleculares podem inflar o número de populações divergentes candidatas a espécies plenas (Hedin *et al.*, 2015). Isto pode ocorrer com populações pouco relacionadas, com diferenças genéticas fixas, mas que não apresentam diferenças morfológicas diagnósticas e que podem apresentar fluxo gênico. A hibridação entre linhagens independentes, no entanto, não impede seu reconhecimento como espécies distintas se o fluxo gênico for limitado ou restrito à uma pequena porção de suas áreas de ocorrência (e.g. Wiens & Penkrot, 2002; Kuchta, 2007; Oliveira *et al.*, 2015). Populações geograficamente separadas podem apresentar diferenças genéticas significantes devido a fixação local de SNPs (“*single nucleotide polymorphisms*”) simplesmente devido ao isolamento por distância. Uma tendência para inflar o número de espécies em métodos genéticos de delimitação de espécies pode ser resultado da influência de elevada estruturação genética através de escalas geográficas menores. Por outro lado, diferenças fenotípicas evidentes (por exemplo, em padrões de coloração) podem acumular devido a um pequeno número de mutações pontuais em populações relativamente homogêneas que, por isso, podem não corresponder à diferenciação genética observada entre as populações (Pyron *et al.*, 2016). Justifica-se assim o uso de critérios morfológicos tradicionais de delimitação de espécies combinados com métodos genéticos e filogeográficos em uma abordagem taxonômica integrativa.

RESULTADOS

ANÁLISE FILOGENÉTICA

O conjunto dos dados alinhados para os seis genes resultou em 230635 pares de base (pb) para 107 terminais, incluindo 12 espécies de *Xenodon* e 11 táxons utilizados como grupos externos (as árvores foram enraizadas em *Sibynomorphus*

mikanii, Dipsadinae). A análise em separado dos genes mitocondriais e nucleares mostram genealogias distintas. A árvore de máxima verossimilhança a partir dos dados de mtDNA concatenados mostra uma clara estrutura filogenética, incluindo dois clados bem suportados em *Xenodon dorbignyi* (Fig. 2). As árvores de genes para os três fragmentos de mtDNA (12S, 16S, Cox1) geraram uma mesma topologia. Os dados de ncDNA no entanto não apresentam estruturação genética e geográfica. A árvore de máxima verossimilhança a partir dos dados de ncDNA concatenados e a árvore para os dados de mtDNA e ncDNA concatenados se encontram nos apêndices (Apêndices 3 e 4, respectivamente). A topologia obtida com o mtDNA indica uma clara diferenciação genética das populações associadas à planície litorânea do sul do Brasil (clado nordeste) em relação às demais populações. A distribuição deste clado coincide em grande parte com a distribuição de *Xenodon dorbignyi orientalis* (Fig. 3). O outro clado inclui todas as demais populações, à oeste e sul (clado sudoeste), algumas geograficamente bastante distantes, e mostra pouca estruturação, incompatível com o reconhecimento das demais subespécies descritas.

A rede de haplótipos para os genes mitocondriais apresentou dois haplogrupos com correspondência geográfica (Fig. 4), enquanto para os genes nucleares os haplótipos estão espalhados geograficamente (Fig. 5). O conjunto de dados, no entanto, mostra pouca estruturação genética, com poucas mutações separando os haplótipos (a relação de haplótipos/localidade/indivíduos se encontra no Apêndice 5).

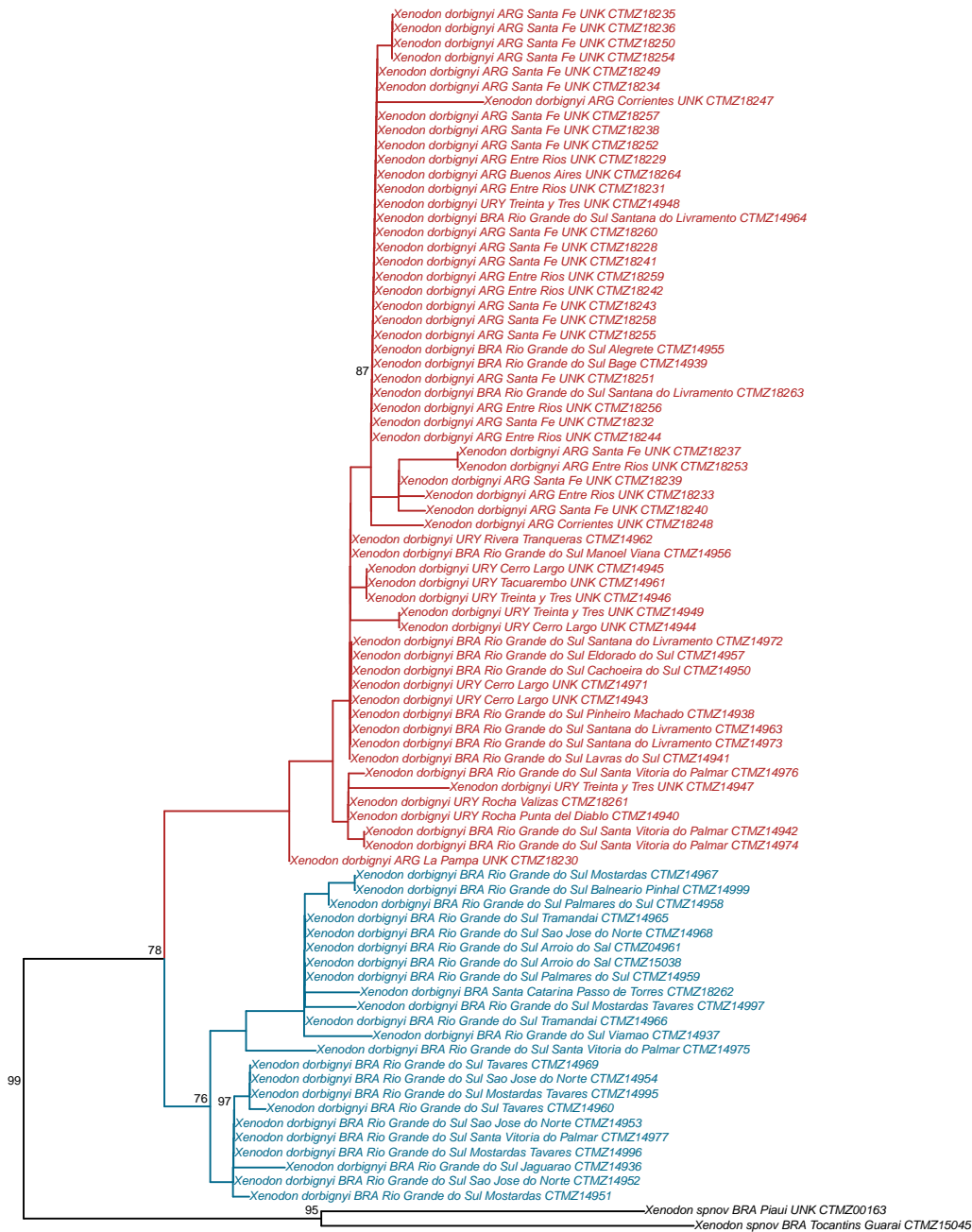


Figura 2. Árvore de máxima verossimilhança gerada a partir dos genes mitocondriais (12S, 16S, Cox1) concatenados. Os dois clados em *Xenodon dorbignyi* estão indicados em cores distintas, azul para o clado nordeste e vermelho para o sudoeste. Números nos nós correspondem aos valores de *bootstrap*. Suporte de *bootstrap* abaixo de 70% não são mostrados

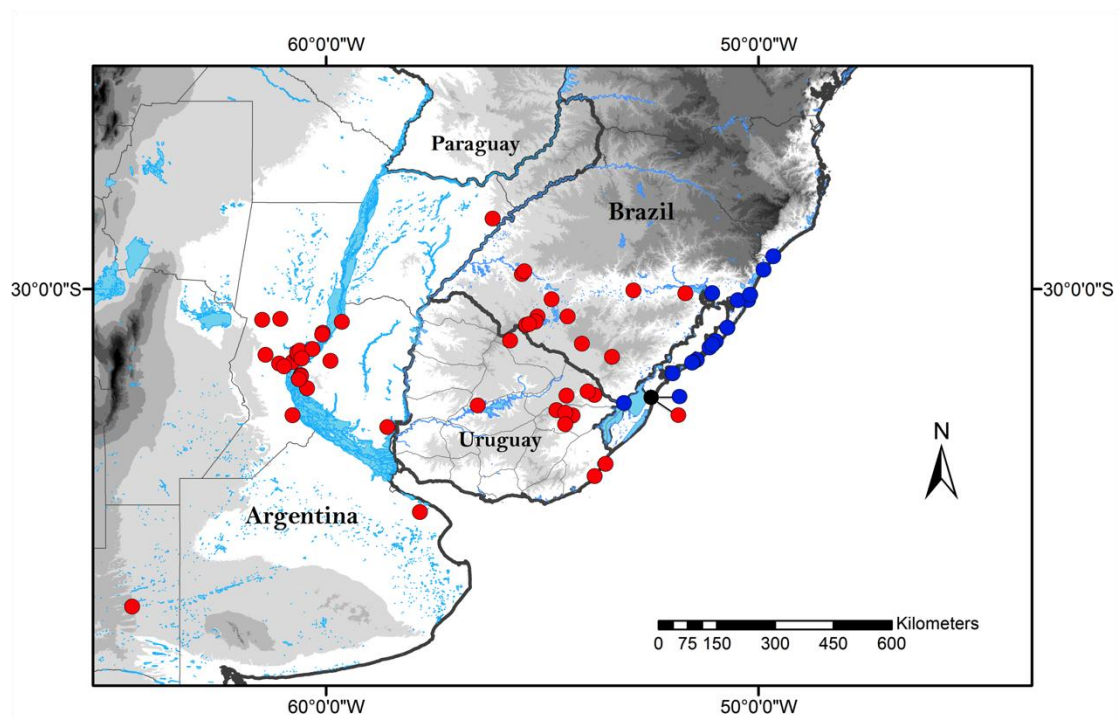


Figura 3. Distribuição geográfica das amostras utilizadas nas análises moleculares, mostrando as duas linhagens identificadas. Em azul, o clado nordeste, geograficamente coincidente com a UTO *orientalis* e, em vermelho, o clado sudoeste englobando a variação contida nas UTOs *dorbignyi*, *chacoensis* e *uruguayensis*. O círculo preto indica localidade (Santa Vitória do Palmar) em que as duas linhagens são sintópicas.

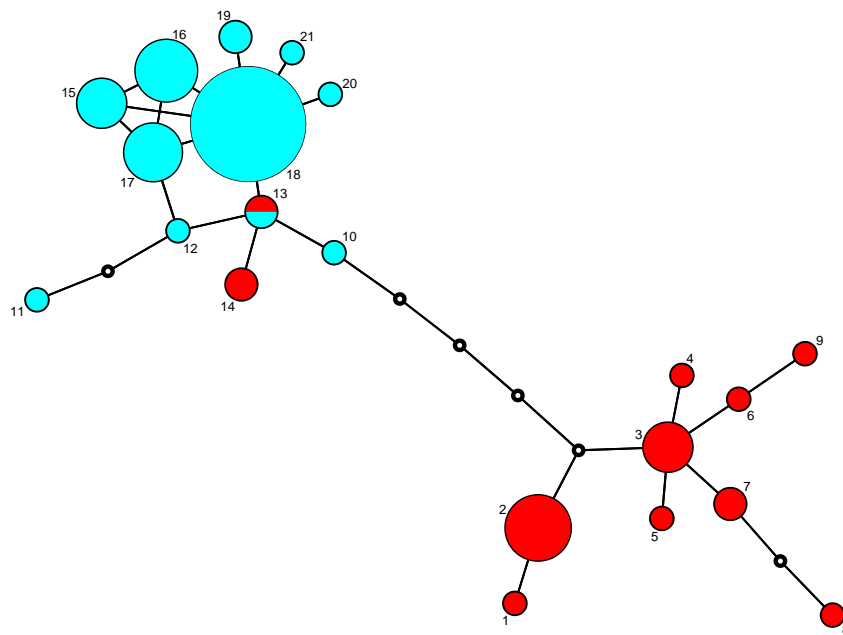


Figura 4. Rede de haplótipos para o gene mitocondrial 12S. Indivíduos da planície costeira do sul do Brasil em vermelho, os demais em azul. O tamanho dos círculos indica a frequência dos haplótipos.

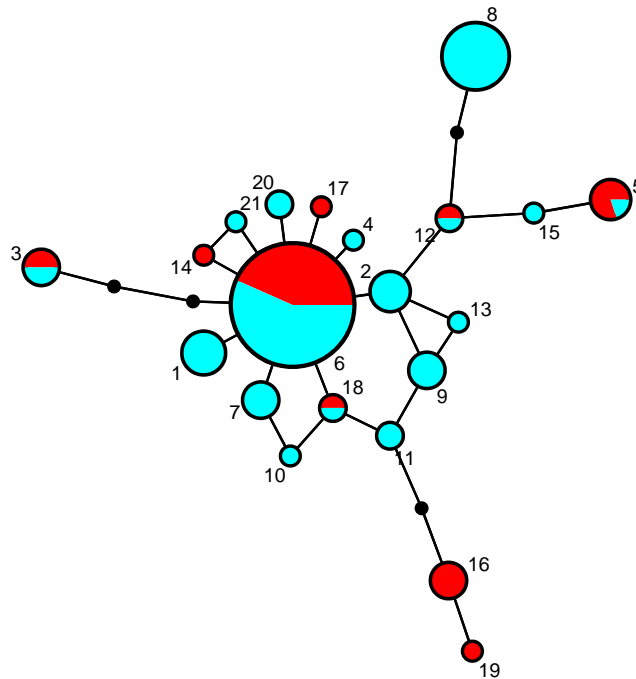


Figura 5. Rede de haplótipos para o gene nuclear nt3. Indivíduos da planície costeira do sul do Brasil em vermelho, os demais em azul. O tamanho dos círculos indica a frequência dos haplótipos.

MORFOLOGIA

Todos os caracteres morfológicos analisados apresentaram grande variação, a maioria sem correspondência geográfica. A variação nos principais caracteres morfológicos examinados para as quatro UTOs avaliadas são apresentadas na Tabela 1. Nenhuma das variáveis morfológicas analisadas (merísticas, morfométricas e de coloração) possui caráter diagnóstico, assim como as características qualitativas de coloração utilizadas por Lema (1994) para caracterizar suas subespécies (forma das manchas vertebrais e pleurais, coloração ventral e da placa anal).

Tabela 1. Sumário da variação dos principais caracteres merísticos (numero de escamas ventrais e subcaudais), morfométricos (comprimento da cabeça [CCA] e da cauda [CC]) e de coloração (numero de manchas dorsais [MD] e dorso-caudais [MDC]) nas quatro unidades taxonômicas operacionais (UTOs) aqui consideradas e tentativamente associadas às quatro subespécies descritas para *Xenodon dorbignyi*.

UTO		ventrais	subcaudais	CCA	CC	MD	MDC
<i>dorbignyi</i>		137-146	36-44		16,25-18,25		8-13
	males	140,62±2,77 (n=8)	38,37±2,5 (n=8)	4,42-5,62	17,22±0,74 (n=7)	25-42	10,5±1,85 (n=8)
		132-141	28-37	5,06±0,33 (n=19)	11,95-16,71 (n=13)	35,09±3,8 (n=22)	6-12 (n=14)
	females	137,07±3,32 (n=14)	33,79±2,36 (n=14)		15,35±1,25 (n=13)		9,36±1,86 (n=14)
<i>chacoensis</i>		132-138	32-40		15,10-18,83		8-15
	males	135,5±2,43 (n=6)	36,33±3,27 (n=6)	4,11-5,37	17,24±1,35 (n=6)	27-46	12,17±2,48 (n=6)
		127-138	27-36	4,88±0,29 (n=17)	13,32-16,59 (n=11)	35,67±3,96 (n=18)	8-11 (n=12)
	females	133,25±3,25 (n=12)	30,58±2,68 (n=12)		14,80±0,96 (n=11)		9,25±1,05 (n=12)
<i>orientalis</i>		135-143	36-41		17,10-18,92		6-11
	males	137,4±3,21 (n=5)	37,8±1,92 (n=5)	4,43-6,53	18,14±0,92 (n=5)	25-38	8,6±1,82 (n=5)
		133-141	29-37	5,02±0,55 (n=16)	12,16-15,21 (n=11)	30,94±3,45 (n=17)	5-12 (n=12)
	females	136,17±2,66 (n=12)	32,5±2,65 (n=12)		13,93±1,0 (n=11)		7,08±1,78 (n=12)
<i>uruguayensis</i>		132-146	36-45		16,29-21,28		6-16
	males	137,74±3,41 (n=31)	39,52±2,42 (n=31)	4,38-6,42	18,68±1,26 (n=29)	26-39	9,45±2,39 (n=31)
		131-138	28-36	5,20±0,46 (n=47)	12,95-16,84 (n=17)	31,6±2,82 (n=50)	5-13 (n=19)
	females	133,84±1,83 (n=19)	33,2±2,14 (n=20)		15,29±0,93 (n=17)		8,79±2,17 (n=19)

Entre as variáveis analisadas, VENTRAIS, SUBCAUDAIS, CC, MD e MDC, foram as que apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre algumas das UTOs analisadas (ver Fig. 6). O número de VENTRAIS diferiu entre os machos de *chacoensis* e *dorbignyi* ($p < 0,01585$), com *dorbignyi* apresentando contagens mais elevadas e com pouca sobreposição para esta variável em relação a *chacoensis*. Entre as fêmeas, *dorbignyi* e *orientalis* apresentaram valores mais elevados, com *dorbignyi* diferindo de *chacoensis* ($p < 0,003277$) e *uruguayensis* ($p < 0,01627$), e *orientalis* diferindo de *chacoensis* ($p < 0,03546$), que apresentou os valores mais baixos.

Para as SUBCAUDAIS, *chacoensis* apresentou os menores valores, tanto para machos quanto para as fêmeas, porem apenas entre as últimas houve diferenças significativas, com *chacoensis* diferindo de *dorbignyi* ($p < 0,005301$) e *uruguayensis* ($p < 0,03042$). Da mesma forma, CC apresentou diferenças apenas entre as fêmeas, com *orientalis* apresentando valores menores em relação às demais UTOs, e com diferença significativa em relação à *dorbignyi* ($p < 0,006589$) e *uruguayensis* ($p < 0,00981$).

Em relação aos caracteres de coloração, MD foi analisado com os valores para machos e fêmeas agrupados já que não foi verificado dimorfismo sexual nesta

variável. Os maiores valores para esta variável foram observados em *dorbignyi* e *chacoensis* que diferiram significativamente de *orientalis* ($p < 0.0005236$ e $p < 0.0001765$, respectivamente) e *uruguayensis* ($p < 0.004102$ e $p < 0.0006648$, respectivamente). Para o caráter MDC, os machos de *chacoensis* apresentaram valores mais elevados, diferindo significativamente de *orientalis* ($p < 0.01912$) enquanto para as fêmeas, *orientalis* apresentou valores menores em relação às demais, diferindo significativamente de *chacoensis* ($p < 0,01577$) e *dorbignyi* ($p < 0,01035$).

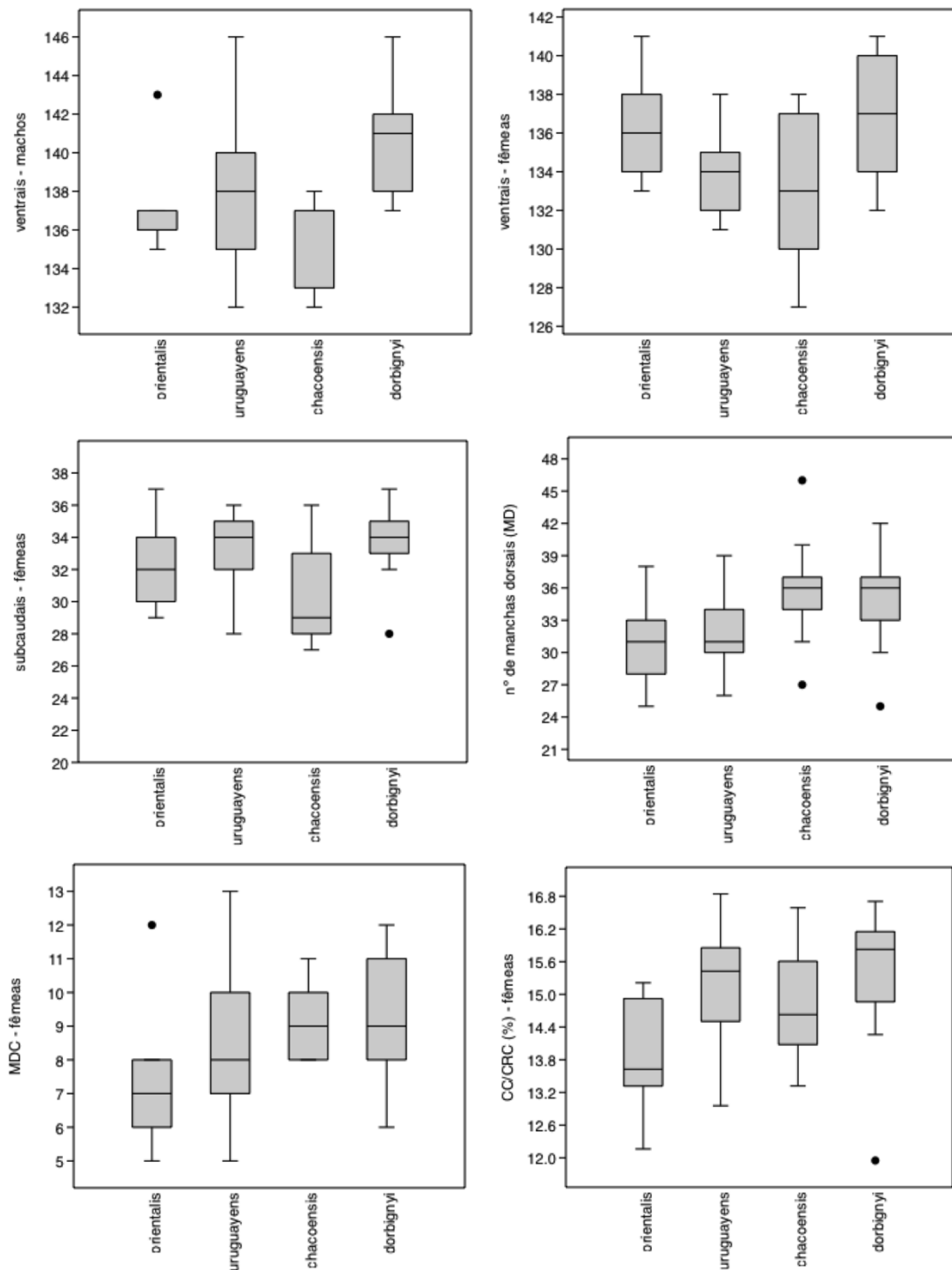


Figura 6. Variação em alguns caracteres morfológicos mais representativos entre as quatro unidades taxonômicas operacionais (UTO) analisadas de *Xenodon dorbignyi*. As caixas delimitam o 1º e 3º quartil (25-75%) e a mediana é indicada por uma linha horizontal. Limites máximos e mínimos são indicados por traços horizontais curtos conectados à caixa por uma haste. Valores discrepantes (“outliers”) são indicados por círculos (quando excederem 1,5 vezes a altura da caixa).

As Figuras 7-8 mostram o ordenamento no espaço bivariado de machos e fêmeas, respectivamente, das quatro UTOs ao longo dos dois primeiros eixos canônicos, que juntos respondem por 94,61% e 84,23% da variação (Tabelas 2-3). A análise discriminante mostra uma distinção entre as UTOs *dorbignyi*, *chacoensis* e *orientalis*, sem sobreposição no espaço bivariado entre os machos e uma pequena sobreposição entre as fêmeas dessas três UTOs a partir do mínimo polígono convexo. Se considerado o intervalo de 95% de confiança no entanto, há ampla sobreposição entre toda as UTOs tanto para machos quanto fêmeas, em parte devido ao pequeno tamanho das amostras de três das quatro UTOs. Entre os machos, *uruguayensis* apresentou uma pequena sobreposição com *dorbignyi* e *chacoensis* e ampla com *orientalis*. Já entre as fêmeas, *uruguayensis* apresenta ampla sobreposição com as outras três UTOs. A análise discriminante classificou corretamente apenas 69,6% dos machos e 61,11% das fêmeas, demonstrando que embora haja uma tendência de diferenciação morfológica entre os grupos, os caracteres morfológicos utilizados aqui não são suficientes para diferenciar adequadamente as quatro UTOs (subespécies).

A Tabela 4 apresenta a classificação pela análise discriminante dos exemplares que não puderam ser inequivocamente atribuídos a alguma das quatro UTOs *a priori*. A classificação esperada destes exemplares, quando possível inferir, com base em padrão de coloração e procedência foi também fornecida. Todos os exemplares procedentes da região de contato entre os clados nordeste e sudoeste foram classificados como *orientalis* ou *uruguayensis*, as duas UTOs esperadas para esta região. No entanto, um exemplar com fenótipo *chacoensis*, mas procedente de Itaqui (RS) próximo à margem brasileira do rio Uruguai (barreira hipotética entre os fenótipos *chacoensis* no lado argentino e *uruguayensis* no lado brasileiro e uruguaio), foi classificado como *dorbignyi*; e um exemplar de coloração totalmente distinta para a espécie (FML 19919) e procedente do extremo sul da distribuição da espécie (região de ocorrência da forma nominal) foi classificado como *orientalis*, a UTO geograficamente mais distante.

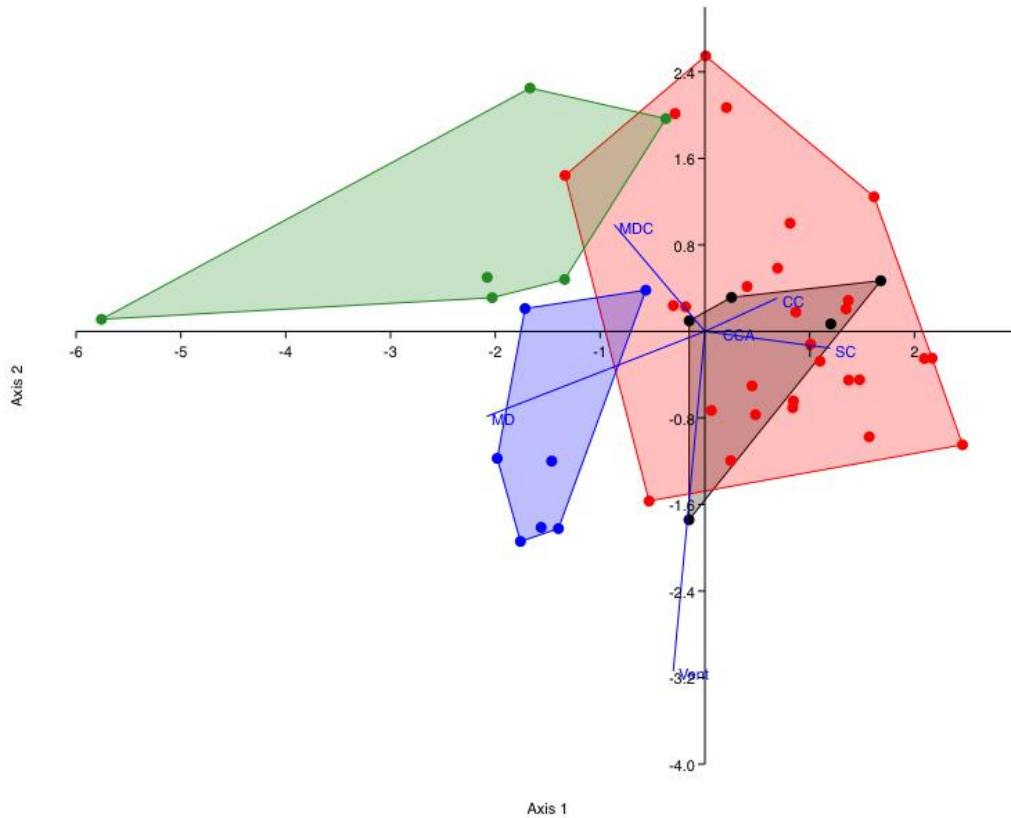


Figura 7. Análise discriminante mostrando o ordenamento dos machos das quatro UTOs de *X. dorbignyi* (equivalentes às quatro subespécies descritas) ao longo dos dois primeiros eixos de variáveis canônicas. Azul: “*dorbignyi*”; preto: “*orientalis*”; verde: “*chacoensis*”; vermelho: “*uruguayensis*”.

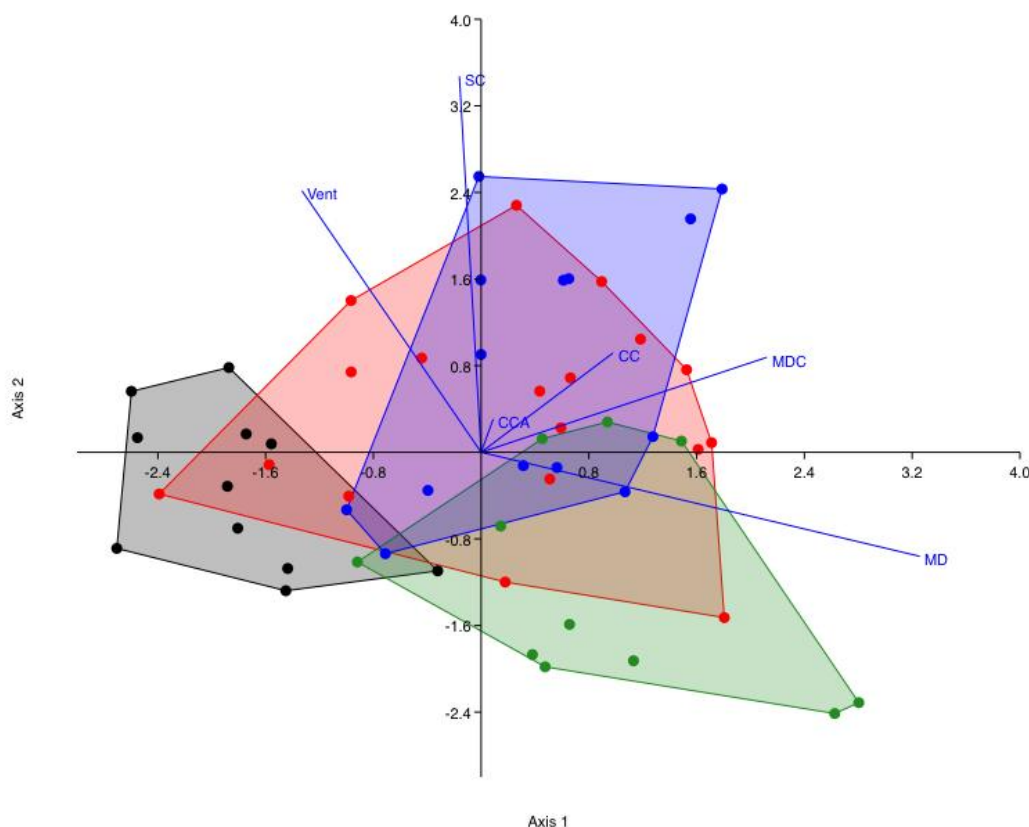


Figura 8. Análise discriminante mostrando o ordenamento das fêmeas das quatro UTOs de *X. dorbignyi* (equivalentes às quatro subespécies descritas) ao longo dos dois primeiros eixos de variáveis canônicas. Azul: “*dorbignyi*”; preto: “*orientalis*”; verde: “*chacoensis*”; vermelho: “*uruguayensis*”.

Tabela 2. Coeficientes da função discriminante padronizados para os três primeiros eixos de variáveis canônicas para os machos de *Xenodon dorbignyi*. Valores absolutos acima de 0,50 (em negrito) são considerados significantes.

Variáveis	Axis 1	Axis 2	Axis 3
Vent	-0.25102	-2.6166	-0.33243
SC	0.99646	-0.12927	-1.7783
CCA	0.10732	-0.0035244	0.13966
CC	0.57381	0.25555	-0.5073
MD	-1.7353	-0.65513	-1.652
MDC	-0.71963	0.82192	-0.82824
% of Variance	77.84	16.77	5.392
Eigenvalues	1.475	0.318	0.102

Tabela 3. Coeficientes da função discriminante padronizados para os três primeiros eixos de variáveis canônicas para as fêmeas de *Xenodon dorbignyi*. Valores absolutos acima de 0,50 (em negrito) são considerados significantes.

Variáveis	Axis 1	Axis 2	Axis 3
Vent	-0.62358	1.132	2.3839
SC	-0.075862	1.6273	-0.0064772
CCA	0.042021	0.14359	-0.049922
CC	0.45914	0.42996	-0.17721
MD	1.5262	-0.45101	2.043
MDC	0.9941	0.41092	0.13731
% of Variance	53.92	30.31	15.77
Eigenvalues	0.975	0.548	0.285

Tabela 4. Classificação de acordo com a análise discriminante dos exemplares que não puderam ser atribuídos a nenhuma das quatro UTOs. *exemplar com padrão totalmente distinto.

Point	Locality	sexo	Expected group	Classification
UFRGS 68	Sta. Vitória do Palmar, RS, Brasil	macho	orientalis ou uruguayensis	uruguayensis
UFRGS 69	Sta. Vitória do Palmar, RS, Brasil	macho	orientalis ou uruguayensis	orientalis
UFRGS 70	Sta. Vitória do Palmar, RS, Brasil	macho	orientalis ou uruguayensis	uruguayensis
UFRGS 72	Sta. Vitória do Palmar, RS, Brasil	macho	orientalis ou uruguayensis	orientalis
UFRGS 73	Sta. Vitória do Palmar, RS, Brasil	macho	orientalis ou uruguayensis	uruguayensis
UFRGS 71	Sta. Vitória do Palmar, RS, Brasil	fêmeas	orientalis ou uruguayensis	orientalis
UFRGS 74	Sta. Vitória do Palmar, RS, Brasil	fêmeas	orientalis ou uruguayensis	uruguayensis
UFRGS 75	Sta. Vitória do Palmar, RS, Brasil	fêmeas	orientalis ou uruguayensis	uruguayensis
UFRGS 76	Sta. Vitória do Palmar, RS, Brasil	fêmeas	orientalis ou uruguayensis	uruguayensis
UFRGS 108	Sta. Vitória do Palmar, RS, Brasil	fêmeas	orientalis ou uruguayensis	uruguayensis
UFRGS 3416	Sta. Vitória do Palmar, RS, Brasil	fêmeas	orientalis ou uruguayensis	uruguayensis
MCP 5368	Sta. Vitória do Palmar, RS, Brasil	macho	orientalis ou uruguayensis	uruguayensis
UFRGS 3581	Rio Grande, RS, Brasil	fêmeas	orientalis ou uruguayensis	dorbignyi
UFRGS 248	Canoas, RS, Brasil	fêmeas	orientalis ou uruguayensis	orientalis
UFRGS 1725	Itaqui, RS, Brasil	fêmeas	chacoensis ou uruguayensis	dorbignyi
FML 19919*	Realicó, La Pampa, Argentina	fêmeas	?	orientalis

PADRÕES DE COLORAÇÃO (CARACTERES QUALITATIVOS)

Lema (1994) baseou a descrição de suas subespécies principalmente em caracteres qualitativos de coloração. Por exemplo, a forma das manchas dorsais, que é extremamente variável, ocorrendo diversos tipos em uma mesma região e frequentemente variando em um mesmo indivíduo (ver Lema, 1961; Orejas-Miranda, 1966; Giraud, 2001). Pelo menos dois desses padrões de coloração, no entanto, mostraram forte relação geográfica, correspondendo às formas *chacoensis* e *orientalis*. Estas formas são as menos variáveis e de menor tamanho corporal, se assemelhando ao padrão de coloração, sempre composto predominantemente de ocelos arredondados, em maior número em *chacoensis*, mas com cores predominantes distintas. Estas duas formas parecem estar fortemente associadas a determinados ecossistemas.

As populações mais homogêneas, pouco variáveis no padrão de coloração, estão distribuídas ao longo da planície costeira do sul de Santa Catarina ao sul do Rio

Grande do Sul, sendo muito abundante nos ambientes costeiros e de dunas (onde a espécie é conhecida como “jararaquinha-da-praia”). Apresentam manchas vertebrais sempre compostas predominantemente por ocelos marrons (raramente algumas faixas, geralmente incompletas por fusão da mancha vertebral com apenas uma das manchas dorsolaterais adjacentes). É frequente a fusão longitudinal de ocelos adjacentes formando linhas dorsais em zigzag. A cor de fundo é parda claro a acinzentada, chegando a creme próximo às ventrais. Raramente apresenta pigmentação vermelha dorsal, mas ocasionalmente na parte lateral da cauda. Este padrão de coloração parece ser crítico em relação aos solos arenosos (ver Fig. 12) e corresponde ao descrito para *X. d. orientalis*. As amostras desta UTO apresentaram fêmeas com CC menor em relação às outras UTOs e também o menor tamanho corporal geral (maior macho, MCP 5178, com 345 mm de CRC; maior fêmea, MCP 11405, 437 mm de CRC), embora Lema (1994) afirme que *chacoensis* é a menor das subespécies.

As populações analisadas do norte da Argentina também apresentaram pouca variação no padrão de coloração, igualmente formados sempre predominantemente por ocelos escuros vertebrais e coloração de fundo marrom avermelhado. Na amostra analisada, esse padrão foi observado nos exemplares das províncias argentinas do Chaco, Corrientes, Entre Rios, Formosa e Santa Fé, e corresponde claramente ao padrão descrito para *Lystrophis dorbignyi chacoensis*, associada à região do Chaco. As amostras desta UTO apresentaram também os menores valores de ventrais e subcaudais.

As amostras das outras duas UTOs analisadas (*dorbignyi* e *uruguayensis*) se mostraram bem mais variáveis em relação aos padrões de coloração. Espécimes do Uruguai estão entre os mais variáveis em coloração (ver Orejas-Miranda, 1966), sendo três os padrões mais frequentes: 1) melanizado, com faixas transversais pretas em fundo amarelado (muito comum no centro-norte do Uruguai e região adjacente do Rio Grande do Sul); 2) cor de fundo avermelhada com manchas vertebrais cinza-escuras a marrom-escuras, arredondadas ou ovais (muito comum na costa uruguaia de acordo com Carreira *et al.*, 2005, mas também observado com frequência no interior do Rio Grande do Sul); e 3) cor de fundo amarelada com manchas vertebrais arredondadas de coloração negra muito contrastante. Há intermediários entre todos esses padrões (e.g. faixas e ocelos arredondados em um mesmo indivíduo e presença de pigmentação vermelha de intensidade variada em indivíduos de coloração de fundo predominantemente amarela). Aparentemente, Lema (1994) descreveu a sua

Lystrophis dorbignyi uruguayensis com base no primeiro e terceiro desses padrões de coloração. A presença de faixas dorsais, no entanto (com a presença ou não de ocelos) é uma característica observada em exemplares de várias regiões, mas entre as amostras analisadas apenas na região centro-sul do Rio Grande do Sul e centro-norte do Uruguai esta característica está presente na maioria dos indivíduos analisados (60%; $n=24$). Em geral as faixas são formadas pela fusão dos ocelos vertebrais com as manchas pleurais adjacentes, sendo frequente a presença de faixas incompletas, formadas pela fusão de um ocelo com a mancha pleural adjacente de apenas um dos lados, principalmente na porção posterior do corpo. Estas faixas geralmente apresentam formato romboide, pois as manchas pleurais em geral são mais estreitas que os ocelos.

Indivíduos apresentando predominância de faixas em relação à ocelos parecem ser relativamente frequentes também na parte mais a oeste e sul da distribuição da espécie (centro da Argentina). Aqui foram agrupados espécimes das províncias de Córdoba (a oeste da província de Santa Fé) e de Buenos Aires ao sul (UTO *dorbignyi*). Essas populações tendem a ser mais melânicas, com coloração de fundo parda escura e manchas negras. A região gular nestes espécimes frequentemente é salpicado de pontos pretos, o que também pode estar presente em espécimes das outras UTOs, mas com menor frequência e intensidade. Lema (1994) destacou o grande tamanho atingido por espécimes de Buenos Aires. Os dados das amostras aqui analisadas corroboram o observado por Lema, pois apenas oito espécimes (todos fêmeas) excederam 600 mm de comprimento total (CT), sendo quatro destes de Buenos Aires, incluindo os três maiores (MACN EX-CHINM 2050, MACN 2698, 3563) incluindo o único que excedeu 700 mm (MACN 3563, com 790mm de CT). Dos outros quatro espécimes, três pertencem a esta UTO, um de Buenos Aires (MACN 2024) e dois da província de La Pampa (FML 2091, 19910). Entre os machos, apenas sete excederam 500 mm de CT, quatro pertencentes a esta UTO, incluindo os dois maiores, um da província de San Luis (MLP-R 5279, 565 mm CT) e outro de Buenos Aires (MACN 1746, 533 mm CT).

INTERPRETAÇÃO TAXONÔMICA

A estruturação genética encontrada para as populações de *X. dorbignyi* mostram que a espécie comporta duas linhagens distintas, uma de distribuição restrita no extremo nordeste da distribuição da espécie, na planície costeira de Santa Catarina

e Rio Grande do Sul, e a outra a oeste e sul da primeira, englobando a maior parte da distribuição. Estas duas linhagens parapátricas estão, aparentemente, isoladas em grande parte pela Laguna dos Patos, com uma zona de contato entre as duas linhagens ao sul desta. A linhagem nordeste corresponde morfológicamente ao padrão descrito para a forma *orientalis* e, em grande parte, também geograficamente, embora Lema (1994) afirme que esta forma ocorre também na Depressão Central (uma planície que se estende de leste a oeste desde a região de Porto Alegre até a região central do Rio Grande do Sul, entre as encostas do Planalto Meridional Brasileiro ao norte e a Serra do Sudeste, ao sul), além de atribuir amplas áreas de intergradação entre esta e as demais formas por ele descritas. Nenhuma das UTOs aqui tentativamente atribuída às subespécies descritas é, no entanto, morfológicamente diagnosticável, ao menos com base nos caracteres morfológicos externos tradicionalmente utilizados. Ainda, há evidência de que determinados padrões morfológicos são fortemente influenciados por fatores ambientais. De cinco exemplares procedentes da região da Estação Ecológica do Taim, município de Santa Vitória do Palmar, região de contato entre as duas linhagens, ao sul da Laguna dos Patos, três pertencem ao clado sudoeste. No entanto, embora estes exemplares não tenham sido incluídos nas análises morfológicas (dois não foram coletados, outros três não foram catalogados, sendo que destes, dois eram juvenis), todos estes exemplares apresentaram padrão de coloração característico das populações das restingas e dunas do litoral externo do RS e sul de SC (ver Fig. 12f). Este padrão morfológico parece ser uma resposta a condições ambientais específicas, sem relação direta com a linhagem genética. Da mesma forma se considera o padrão característico associado à forma *chacoensis*, fortemente associado ao Chaco úmido, que não se mostra geneticamente diferenciado dentro do clado sudoeste. Este clado de ampla distribuição engloba toda a variação morfológica conhecida para a espécie. Como a estrutura genética encontrada está claramente relacionada ao isolamento de populações pela Laguna dos Patos, sem correspondência com os padrões morfológicos utilizados na caracterização e definição das subespécies, não se reconhece aqui a utilização desta categoria taxonômica para as populações de *Xenodon dorbignyi*.

SISTEMÁTICA

XENODON DORBIGNYI (BIBRON *IN* DUMÉRIL, BIBRON & DUMÉRIL, 1854)

(FIGS. 10-13; TABELA 1)

Heterodon Dorbignyi Bibron *in* Duméril, Bibron & Duméril 1854. *Erpét. Gén.* 7(1): 772

Lystrophis dorbignyi – Cope 1885

Heterodon Dorbignyi – Boulenger 1886

Lystrophis D'Orbignyi – Koslowsky 1898

Lystrophis dorbigni – Cei 1993

Lystrophis dorbignyi chacoensis Lema, 1994. *Com. Mus. Cien. PUCRS (Zool.)* 7: 118

Lystrophis dorbignyi orientalis Lema, 1994. *Com. Mus. Cien. PUCRS (Zool.)* 7: 119

Lystrophis dorbignyi uruguayensis Lema, 1994. *Com. Mus. Cien. PUCRS (Zool.)* 7: 120

Lystrophis orientalis – Lema 2002

Lystrophis uruguayensis – Lema 2002

Xenodon dorbignyi – Zaher *et al.* 2009

Lystrophis dorbignyi – Wallach *et al.* 2014

Tipos: Bibron (*in* Duméril *et al.* 1854), sobre a procedência de sua nova espécie, menciona: “*Ce Serpent est originaire de l'Amérique du Sud. Il a été rapporté soit de Buenos-Ayres et de Montevideo par M. A. d'Orbigny, qui nous apprend qu'on l'y connaît sous le nom de Vipère Yarara; soit du Brésil, sans autre indication plus précise, par Auguste Saint-Hilaire, ou par M. Dupré; soit enfin de Sainte-Catherine, par M. Gaudichaud*” – indicando a existência de ao menos quatro sítipos. O primeiro a mencionar esta série-tipo foi Orejas-Miranda (1966), que listou como sítipos os exemplares do Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, catalogados com os números MNHN 3633, 7554-56. Além destes exemplares, Carreira *et al.* (2005) e Wallach *et al.* (2014) também mencionam um exemplar do National Museum of Natural History, Washington D.C. (USNM 420), “a 388 mm (svl) stuffed skin (A.F.C.P. de Saint-Hilaire or Dupré, Jan.–May 1820” (Wallach *et al.*, 2014) como parte da série-tipo. Wallach *et al.* (2014) também afirmou que os exemplares MNHN

3633, 7554-55 fazem parte da série coletados por Alcides D'Orbigny. No entanto, de acordo com os dados do catálogo do Museu de Paris, o exemplar MNHN 3633 foi coletado por Dupré no Brasil (sem outros dados de coleta); MNHN 7555 tem como coletor Gaudichaud, procedente de St. Catherine (=Santa Catarina, Brasil); e MNHN 7554, uma fêmea de Buenos Aires, Argentina é o único espécime que pode ser atribuído a D'Orbigny. O exemplar MNHN 7556 não tem dados de coleta no catálogo do MNHN, mas de acordo com Wallach *et al.* (2014) é atribuído a “*C. Gaudichaud-Beaupré, Dec. 1817–Feb. 1818, 1831–1833 or Feb.–July 1836*”. Desde Orejas-Miranda (1966), se acredita que este exemplar esteja no Instituto Butantan, São Paulo, tendo sido, provavelmente, destruído no incêndio de 15 de maio de 2010 (Wallach *et al.* 2014). Não foi possível associar o exemplar USNM 420 à série-tipo, não havendo registros de envio de algum exemplar do MNHN para o USNM (Annemarie Ohler, com. pess.), nem confirmação dos dados de coleta deste exemplar, que por si só não poderiam incluí-lo como parte da série-tipo.

Estas informações indicam que somente os três exemplares (MNHN 3633, 7554-55) remanescentes no MNHN podem ser atribuídos sem dúvidas à série-tipo original. Entres estes, o exemplar MNHN 7554 (Fig. 9) é uma fêmea adulta coletada por Alcides D'Orbigny, a quem foi dedicado o nome da espécie e com localidade de coleta conhecido, preenchendo assim a maioria das recomendações do artigo 74 do ICZN, sendo aqui designado como o lectótipo de *Heterodon dorbignyi*. A localidade-tipo é restrita a Buenos Aires, Argentina.



Figura 9. Lectótipo de *Heterodon dorbignyi* (MNHN 0.7554). Fêmea coletada por Alcide D’Orbigny em Buenos Aires, Argentina.

Diagnose: *Xenodon dorbignyi* se distingue de todas suas congêneres, exceto aquelas que compunham até recentemente o gênero *Lystrophis*, pela forma da escama rostral, muito desenvolvida e pronunciada, em forma de “pá” e prolongada posteriormente, separando as escamas internasais. Daquelas espécies previamente em *Lystrophis* se distingue pela seguinte combinação de caracteres: (1) escamas dorsais 21/21/19 (raramente 21/19/17, 19/19/17 ou variações causadas por reduções ou divisões); (2) uma ou duas escamas suboculares (excepcionalmente três ou ausente); (3) escama antefrontal presente (eventualmente dividida em duas ou três pequenas escamas; raramente ausente); (4) ventrais 128-155 em machos, 127-141 em fêmeas (mínimo de 123 ventrais de acordo com Orejas-Miranda, 1966 que não apontou diferença entre machos e fêmeas); (5) subcaudais 32-47 em machos, 21-40 em fêmeas; (6) Coloração composta de 25-46 manchas dorsais (ocelos vertebrais e/ou faixas transversais); (7) ventre com padrão quadriculado de vermelho e preto.

Descrição e variação: A espécie apresenta muita variação e anomalias em caracteres de escamação, resultado principalmente de fusões e divisões de escamas, por vezes em caracteres considerados diagnósticos, como o número de filas de escamas dorsais, presença (ou ausência) de suboculares e da escama antefrontal (e.g. Orejas-Miranda, 1966; Peter & Orejas-Miranda, 1970; Cei, 1993; Lema, 1994; Giraudo, 2001; Carreira *et al.*, 2005). Também é frequente a presença de algumas escamas ventrais divididas, principalmente as escamas adjacentes à placa cloacal, que frequentemente apresenta divisões adicionais, assim como a presença de escamas subcaudais inteiras. Serpente de porte médio e corpo robusto; maior exemplar, uma fêmea (MACN 3563) 690 mm de CRC, 100 mm de CC; maior macho (MLP 5279) com 482 mm de CRC, 83 mm de CC; CCA 4,11-6,53% do CRC ($5,06 \pm 0,39$; $n=99$); CC 15,10-21,28% ($18,36 \pm 1,28$; $n=51$) nos machos, 11,95-16,84% ($14,88 \pm 1,09$; $n=64$) nas fêmeas. Escama rostral bem desenvolvida, elevada e em forma de “pá”, prolongada posteriormente e separando as escamas internasais. Escama antefrontal presente (ausente em apenas quatro exemplares) separando as pré-frontais, eventualmente dividida em uma ou mais pequenas escamas; frontal mais comprida que larga, em média 1,3 vezes; loreal presente, geralmente grande e retangular, em contato com a 2^a e 3^a supralabial; ausente em apenas um exemplar (FML 1827), uma condição rara também observada por Carreira *et al.* (2005); três exemplares apresentaram loreais divididas, resultando em duas pequenas escamas. Dois pares de escudos mentais, o primeiro muito maior que o segundo. Uma pré-ocular (um exemplar apresentou duas em um dos lados); geralmente uma subocular pequena ($n=186$ lados), eventualmente ausente ($n=15$), duas ($n=30$) ou três ($n=1$); quando ausente ou muito pequena, a 3^a e/ou 4^a supralabial em contato com a órbita; um exemplar (UFRGS 3524) apresentou uma preocular prolongada até abaixo da órbita, provavelmente por fusão com a subocular; pós-oculares uma ($n=8$), duas ($n=212$) ou três ($n=12$). Infralabiais 8 ($n=14$), 9 ($n=184$), 10 ($n=31$) ou 11 ($n=1$), as primeiras 3 ($n=6$), 4 ($n=192$) ou 5 ($n=34$) em contato com o primeiro escudo mental; 7 supralabiais ($n=221$), raramente 5 ($n=1$), 6 ($n=5$) ou 8 ($n=7$); temporais 1+1 ($n=3$), 1+2 ($n=162$), 1+3 ($n=48$), 2+1 ($n=1$), 2+2 ($n=5$), 2+3 ($n=11$), 2+4 ($n=1$) ou 3+3 ($n=1$). Dorsais em 21/21/17 ($n=126$), 21/19/17 ($n=1$), 20/21/17 ($n=2$), 22/23/19 ($n=1$) ou 19/19/17 ($n=3$); este último número de dorsais é atribuído à *X. histricus* em chaves dicotômicas, o que levou Gomes & Krause (1982) ao registro equivocado de *Lystrophis histricus* para a Estação Ecológica do Taim com base no exemplar UFRGS

108. ventrais 128-155 ($137,72 \pm 4,36$; $n=61$) em machos, 127-141 ($134,7 \pm 3,31$; $n=69$) em fêmeas; na amostra analisada, um juvenil (não sexado) apresentou 125 ventrais. Orejas-Miranda (1966) aponta 123 como valor mínimo para as populações do Uruguai por ele analisadas, sem indicar diferença entre os sexos. O exemplar MCP 807 possui 155 ventrais, valor mais elevado encontrado. Este exemplar, porém, apresenta morfologia anômala (mais alongado e esguio para o padrão da espécie; o tamanho da cauda desse exemplar em relação ao CRC está dentro da variação encontrada para fêmeas, sendo a menor em relação a todos os outros machos analisados). Excluído este exemplar da amostra, o valor máximo encontrado é de 146 ventrais. Subcaudais 32-47 ($38,95 \pm 2,71$; $n=60$) em machos, 27-37 ($32,36 \pm 2,66$; $n=69$) em fêmeas (Giraudó, 2001 aponta valor mínimo de 21 subcaudais em fêmeas do norte da Argentina e Orejas-Miranda, 1966 observou até 40 subcaudais em fêmeas do Uruguai).

Coloração: A cabeça apresenta três faixas de cada lado, em “V”, a partir do dorso da cabeça para as laterais e para trás. A coloração ventral é quadriculada de creme e preto (vermelho e preto em todos os exemplares vivos observados, podendo ser amarelado ou creme nas bordas) e, em alguns exemplares, a parte central do ventre pode ser inteiramente negro. O padrão dorsal geral consiste de três séries de manchas escuras longitudinais, sendo o formato das manchas bastante variável. As manchas vertebrais consistem em geral de ocelos arredondados, podendo estar fusionados com as dorsolaterais adjacentes formando faixas (Fig. 11e) ou longitudinalmente com uma ou mais manchas vertebrais, formando linhas em zig-zague. Lema (1961) e Orejas-Miranda (1966) apresentam algumas variações no padrão de manchas dorsais. O número de manchas vertebrais varia de 25 a 46, com 2 até 24 (no caso de manchas fusionadas) escamas de comprimento (geralmente 3-6), e separadas por espaços claros de 0,5-3 escamas; 6-16 ($9,98 \pm 2,43$; $n=61$) manchas dorso-caudais em machos, 5-13 ($8,52 \pm 1,93$; $n=67$) em fêmeas. A coloração de fundo pode ser amarela, marrom ou cinzenta, podendo ter ou não pigmentação vermelha entre as manchas escuras. Em alguns indivíduos a pigmentação vermelha é muito intensa, podendo ser a coloração de fundo predominante em todo o dorso, incluindo a cabeça. As manchas dorsais variam de marrom escuro a preto, e são geralmente contornadas por uma coloração clara amarelada ou creme, destacando as manchas. Quando marrons, frequentemente apresentam um fino contorno negro antes do

contorno claro. Um exemplar (FML 19919), de La Pampa, Argentina, próximo ao limite sul de distribuição da espécie apresentou padrão de coloração totalmente distinto do conhecido para a espécie, assim como para outras espécies de *Xenodon* “narigudas” (Fig. 13k-l). Não foi possível obter material genético deste exemplar. Embora todas as medidas e contagens coincidam com *X. dorbignyi*, poderia se tratar de uma espécie distinta ou apenas um exemplar anômalo.

Distribuição: Entre 23°S e 40°S, no extremo sul do Brasil (campos do Pampa na metade sul do Rio Grande do Sul e toda a planície costeira até o sul de Santa Catarina), em todo o Uruguai, sul do Paraguai (região oriental) e Argentina, nas províncias de Buenos Aires, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, La Pampa, Mendoza, Rio Negro, San Luis, Salta, Santa Fé, Santiago del Estero e sul de Misiones (Orejas-Miranda, 1966; Cei, 1993; Giraudo, 2001; Giraudo & Scrocchi, 2002; Nenda & Cacivio, 2007; Kunz *et al.*, 2011; Cacciali *et al.*, 2016)



Figura 11. Padrões de coloração em *Xenodon dorbignyi* associados aos fenótipos *uruguayensis* (A-E) e *chacoensis* (F). **A:** Bagé, RS (UFRGS 5972; CTMZ 14939; clado sudoeste); **B:** Jaguarão, RS (UFRGS 5178; CTMZ 14936; clado nordeste) RS; **C:** Eldorado do Sul, RS (UFRGS 6568; CTMZ 14957; clado sudoeste); **D:** Cachoeira do Sul, RS (UFRGS 6515; CTMZ 14950; clado sudoeste); **E:** Depto. Cerro Largo, Uruguai (UFRGS 7363; CTMZ 14943; clado sudoeste); **F:** Villa California, Depto. Santa Fé, Argentina (INALI 1971).

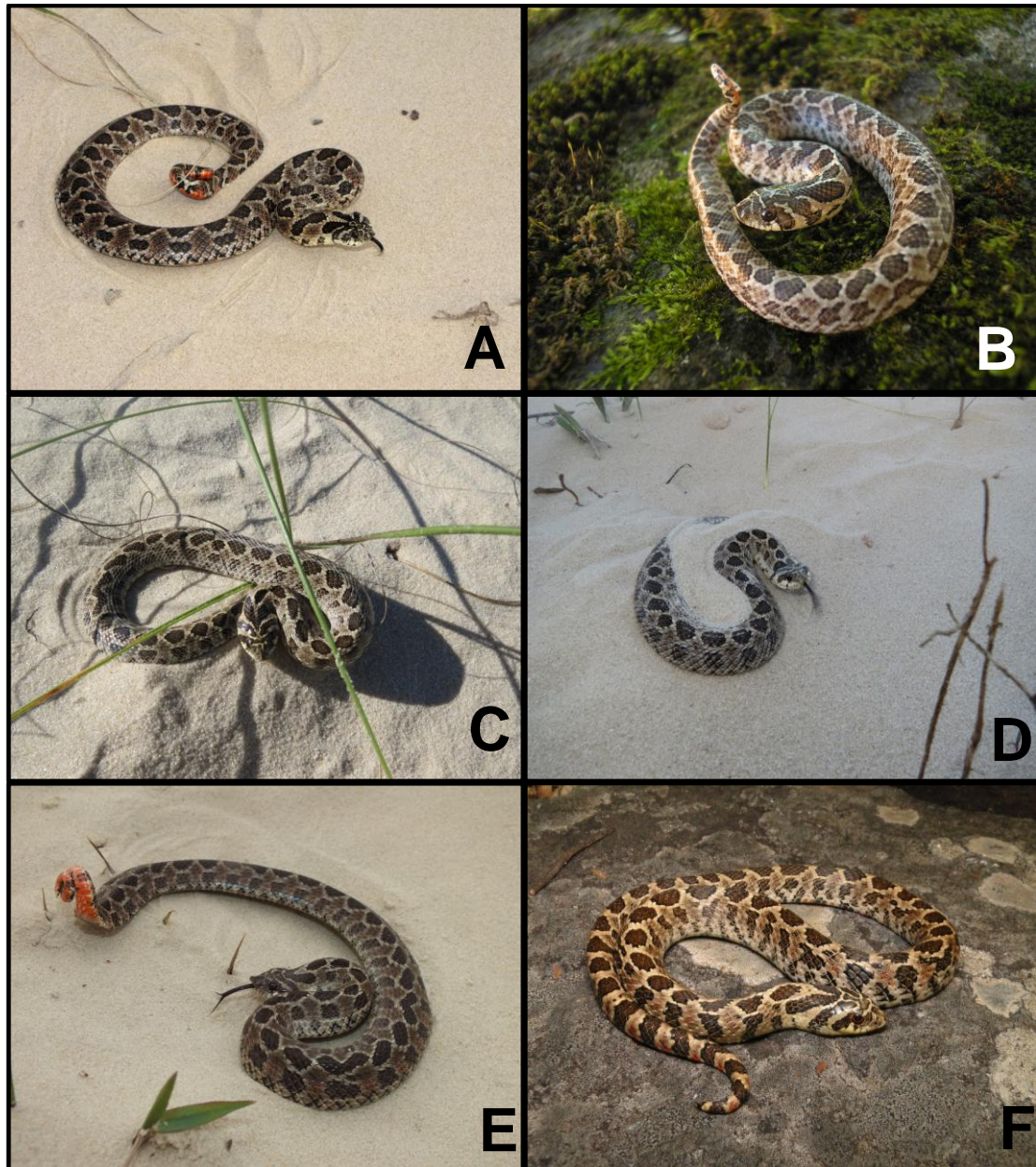


Figura 12. Padrões de coloração em *Xenodon dorbignyi* associados ao fenótipo *orientalis*. **A:** Balneário Bella Torres, Santa Catarina (foto: Glayson Bencke); **B:** Viamão, RS (UFRGS 5676; CTMZ 14937; clado nordeste); **C-D:** Cidreira, RS, mesmo indivíduo (foto: Raíssa Bressan); **E:** Parque Nacional da Lagoa do Peixe, RS (foto: Ivo R. Ghizoni Jr); **F:** Estação Ecológica do Taim, Santa Vitória do Palmar, RS (CTMZ 14942; clado sudoeste).



Figura 13. Padrões de coloração em *Xenodon dorbignyi* associados ao fenótipo *dorbignyi*. **A-B:** MACN ex-CHINM 2050, Buenos Aires, Argentina (“holótipo” invalido da subespécie nominal de Lema, 1994); **C-D:** MACN 1701, Buenos Aires, Argentina; **E-F:** MACN 44532, Buenos Aires, Argentina; **G-H:** FML 19915, Cordoba, Argentina; **I-J:** FML 19909, La Pampa, Argentina; **K-L:** FML 19919, La Pampa, Argentina (coloração anômala ou possivelmente uma espécie distinta desconhecida).

DISCUSSÃO

O objetivo deste estudo foi analisar a variação morfológica em *Xenodon dorbignyi* e as relações filogenéticas obtidas através de marcadores genéticos mitocondriais e nucleares entre as populações de *X. dorbignyi* para testar a validade e status taxonômico das subespécies propostas. Apesar das limitações da análise concatenada que têm sido apontadas por alguns autores (e.g. Edwards, 2009; Lambert *et al.*, 2014), as análises em separado dos genes mitocondriais (12S, 16S, *cox1*), indicaram a mesma topologia, suportando duas linhagens divergentes em *X. dorbignyi*. Os dados de ncDNA não apresentaram estruturação geográfica e alguns dos haplótipos são inclusive compartilhados com outras espécies de *Xenodon*. Os dados morfológicos utilizados falharam em diagnosticar qualquer das quatro subespécies propostas, embora algumas diferenças estatísticas tenham sido encontradas.

O clado de distribuição restrita no extremo nordeste da distribuição da espécie apresenta padrão morfológico (caracteres qualitativos de coloração) compatível com o descrito para a subespécie *Xenodon d. orientalis*, assim como a distribuição geográfica, embora mais restrita do que o atribuído por Lema a esta subespécie. Os dados para a área de simpatria para as duas linhagens, no entanto, revelam que este padrão morfológico próprio da planície costeira do sul do Brasil não está relacionado com uma determinada linhagem genética, mas sim, com o próprio ambiente, pois ambas as linhagens apresentam a coloração característica e críptica com os solos arenosos dessa região. A plasticidade fenotípica da espécie é ainda mais evidente na enorme variação de padrões de coloração compreendida no clado sudoeste, de distribuição ampla, sem nenhuma estruturação genética clara para estas populações. Como não há correspondência evidente entre a variação morfológica verificada e a estrutura genética das populações, não se reconhece subespécies em *X. dorbignyi*. Ademais, se demonstra a ausência de diagnoses morfológicas para as subespécies propostas.

Estudos utilizando métodos de análises filogenéticas moleculares frequentemente têm recuperando relações filogenéticas incompatíveis com as subespécies conhecidas (e.g. Burbrink *et al.*, 2000; Bronikowski & Arnold, 2001). Por outro lado, quando recuperadas como linhagens independentes e diagnosticáveis, subespécies tendem a ser elevadas a espécies. Como o processo de especiação ocorre de forma contínua, nomear entidades distintas resultantes deste processo e determinar

em que ponto linhagens divergentes alcançam o status de espécie sempre se mostrou uma questão difícil, frequentemente apresentando problemas (Wake, 2006; Mulcahy, 2008). Espécies nem sempre são recuperadas como monofiléticas com base em análises haplotípicas, devido à introgressão e sorteio incompleto de linhagens (“incomplete lineage sorting”) (Funk & Omland, 2003). Embora esta sempre tenha sido uma questão controversa, da perspectiva taxonômica, a interface entre duas linhagens divergentes em contato secundário ocorre frequentemente no nível subespecífico (Mulcahy, 2008).

A estrutura genética encontrada para as populações de *X. dorbignyi* parece ser resultado de isolamento de populações pela Laguna dos Patos, que possui cerca de 250 km de extensão em sentido NE-SW, paralela à costa, e até 60 km de largura em alguns pontos. Há simpatria com fluxo gênico ao sul de sua foz para o oceano, que pode ser decorrente de mudanças no local de deságue no oceano ou do fechamento de sua saída para o mar durante os processos de transgressão e regressão marinha do quaternário que originaram a planície costeira. Atualmente a saída para o oceano através do canal de Rio Grande, no extremo sul da Laguna é permanentemente aberto devido ao grande volume de descarga de água doce para o oceano. De fato, Corrêa *et al.* (2004), indicam que o canal de deságue da Laguna dos Patos se encontrava mais ao sul no pleistoceno, tendo migrado quase 15 km ao norte apenas nos últimos 5.000 anos.

O clado nordeste se distribui ao norte até o litoral sul de Santa Catarina (Kunz *et al.*, 2009). Ao norte da Laguna dos Patos, no entanto, as formações abertas são restritas à planície costeira, sendo limitadas pelas encostas da serra geral e formações florestais atlânticas associadas à oeste, não havendo possibilidade de contato entre as linhagens nesta região. Entretanto, poderia haver contato entre as duas linhagens através de um estreito corredor na região de Porto Alegre, entre a Laguna dos Patos, ao sul, e as formações florestais ao norte (as duas linhagens foram encontradas em proximidade nesta região). A dinâmica de zonas de contato entre linhagens divergentes fornece evidências sobre processos evolutivos, incluindo especiação e a extensão e natureza do isolamento reprodutivo. Zonas de contato com hibridização entre linhagens, no entanto, impõem questões e desafios taxonômicos complexos, incluindo os limites entre a diferenciação intra e interespecífica (Kuchta, 2007).

Embora ainda sejam escassos os estudos filogeográficos com táxons dos campos do sul da América do Sul, têm sido encontrada elevada estruturação genética

para espécies de pouca capacidade de dispersão e/ou de elevada especificidade ecológica, que ocorrem muitas vezes em populações disjuntas, como alguns roedores (e.g. Montes *et al.*, 2008; Mapelli *et al.*, 2012; Lopes *et al.*, 2013; Mora *et al.*, 2013; Quintela *et al.*, 2015) e lagartos (Felappi *et al.* 2015; Zanotelli, 2010; Silva, 2013; Oliveira, 2015).

A planície costeira do Rio Grande do Sul é a mais ampla da costa brasileira, com até 80 km de largura. Esta planície foi moldada por eventos de regressão e transgressão marinha a partir do final do quaternário, originando quatro sistemas laguna-barreira, sendo as três mais antigas pleistocênicas e a mais recente holocênica, e ainda ativa. Em geral, o final da planície costeira coincide as margens oeste de uma série de lagoas costeiras (Dillenburg *et al.*, 2009). Em direção ao sul, próximo ao Chuí, a planície costeira vai se estreitando até se tornar, no Uruguai, um sistema de barreira acoplado à terra principal (*mainland beach barrier*; Dillenburg *et al.*, 2009). Isto pode explicar porque as populações da costa uruguaia são morfologicamente indiferenciadas das encontradas no interior, a partir da região continental imediatamente adjacente.

Esta fisionomia costeira, que se estende ao norte até o Cabo de Santa Marta, sul de Santa Catarina, abriga alguns endemismos e espécies que, embora não restritas, tem o *core* de sua distribuição nesta região, incluindo mamíferos (e.g. *Ctenomys* spp., *Scapteromys tumidus*), répteis (*Liolaemus occipitalis*, *L. arambarensis*, *Contomastix* aff. *lacertoides*) e anfíbios (e.g. *Melanophryniscus dorsalis*, *Odontophrynus maisuma*). A maioria destas espécies, no entanto, apresenta alta especificidade ecológica aos ambientes de dunas e restingas costeiras, baixa mobilidade e capacidade de dispersão, o que frequentemente ocasiona descontinuidade na distribuição destas espécies, com isolamento de populações. *Xenodon dorbignyi*, no entanto, embora seja uma serpente de porte pequeno a médio e hábitos crípticos, portanto de baixa mobilidade, tem distribuição ampla e continua ao longo de diversas fisionomias e ecossistemas abertos do sul da América do Sul. Por isso, a despeito de seu reconhecimento como uma categoria taxonômica distinta, a presença de uma linhagem independente, geograficamente restrita na costa sul-brasileira é, de certa forma, surpreendente e contrastante com a relativamente pouca estruturação genética e geográfica encontrada ao longo da maior parte da distribuição da espécie. A presença desta linhagem geograficamente restrita também reforça a importância

ecológica desta região, que abriga diversos táxons ameaçados, de distribuição restrita e hábitos especializados.

Há evidências de que a Laguna dos Patos seja uma barreira efetiva ao fluxo gênico entre populações do roedor de hábitos semi-aquáticos *Scapteromys tumidus* (Quintela *et al.*, 2015). No entanto, para a lagartixa-das-dunas (*Liolaemus occipitalis*), que ocorre exclusivamente na faixa de dunas costeiras desde o sul de Santa Catarina até o norte do Uruguai, não há evidências de que o canal que liga a Laguna dos Patos ao oceano (canal de Rio Grande) represente barreira ao fluxo gênico (Silva, 2013). Silva (2013) também indica que separação das linhagens que deram origem a *Liolaemus occipitalis* e *L. arambarensis*, que ocorrem respectivamente à leste e a oeste da Laguna dos Patos, teria ocorrido muito antes dos eventos climáticos pleistocênicos que originaram a planície costeira do Rio Grande do Sul. O papel da Laguna dos Patos como importante barreira biogeográfica regional, portanto, ainda está por ser melhor investigado.

O provável papel da Laguna dos Patos no processo de diferenciação entre as linhagens de *X. dorbignyi*, no entanto, contrasta com o dos grandes rios da bacia do Prata. Embora seja possível atribuir alguma importância aos rios da Prata e Uruguai na distribuição de alguns fenótipos - alguns padrões associados à forma *uruguayensis* estão restritos à margem esquerda (Rio Grande do Sul e Uruguai), enquanto o fenótipo *chacoensis*, bastante característico, ocorre à oeste destes rios, não há evidências de estruturação genética condicionada por estes rios. Estes fenótipos, em especial o padrão “*chacoensis*”, parece ser uma adaptação local a condições ambientais específicas, neste caso ao Chaco úmido, assim como ocorre com as populações costeiras do sul do Brasil. Um exemplar da margem esquerda do rio Uruguai (Itaqui, RS; UFRGS 1725), no entanto, apresenta padrão típico de *chacoensis*, incluindo o número mais elevado de MD (40), de todos os exemplares do RS e Uruguai examinados, sugerindo novamente que estes rios não representam barreira efetiva. Alguns grandes rios da bacia do Uruguai, no entanto, têm sido associados com o isolamento genético e diferenciação de populações e espécies nesta região, incluindo lagartos (Felappi *et al.*, 2015) e roedores (Freitas *et al.*, 2012). Estas espécies, no entanto, apresentam hábitos altamente especializados e populações disjuntas, com fluxo gênico extremamente reduzido ou ausente entre populações.

Exemplares recentemente registrados no extremo noroeste da distribuição da espécie (Nenda & Cacivio, 2007), região do Chaco Seco, apresentam padrão de

coloração semelhante ao das populações mais ao sul da Argentina (de Córdoba ao sul), aparentemente suportando a hipótese de que o fenótipo *chacoensis* é uma condição relacionada aos ambientes úmidos do nordeste argentino. Da mesma forma, o fenótipo críptico em relação aos solos arenosos do litoral sul brasileiro seria resposta à uma condição ambiental muito específica, apresentada inclusive por espécimes pertencentes ao clado sudoeste coabitando o mesmo ambiente ao sul da Laguna dos Patos, demonstrando a plasticidade fenotípica da espécie.

As formações campestres do Pampa e Chaco tem sido dominados por campos durante períodos glaciais e interglaciais (Behling *et al.*, 2005), caracterizando uma região de relativa estabilidade climática. A pouca estruturação genética encontrada para as populações amostradas e demonstrada pelo pequeno número de mutações separando os haplótipos, no entanto, parecem indicar que *X. dorbignyi* passou por uma redução populacional no passado recente e posterior expansão populacional. A distribuição do clado nordeste coincide com a região de formação geológica mais recente, a planície costeira do Rio Grande do Sul e sul de Santa Catarina, originada de eventos de transgressão e regressão marinha pleistocênicas e holocênicas, iniciados a cerca de 400 mil anos (Dillenburger *et al.*, 2009). A associação dessa linhagem com esta região geográfica sugere um processo recente de divergência entre as linhagens, provavelmente relacionada à formação da Laguna dos Patos e consequente isolamento das populações.

Embora tenham sido incluídos neste estudo amostras incluindo a maior parte da distribuição da espécie, tanto nas análises morfológicas quanto moleculares, as populações mais ao sul estão pobremente representadas nas análises moleculares. As amostras de tecidos obtidas incluíram apenas um exemplar de Buenos Aires e um de La Pampa (próximo ao limite sul de distribuição da espécie) e não incluíram nenhuma amostra do extremo noroeste da distribuição da espécie (noroeste da Argentina e Paraguai). Assim, a diversidade genética e estruturação geográfica das populações de *Xenodon dorbignyi* podem estar subestimadas nestas análises. Chama atenção, no entanto, que o haplótipo para o gene 12S da única amostra obtida para as populações mais ao sul da espécie (La Pampa, Argentina) é o mais próximo do clado nordeste, unindo os dois filogrupos, apesar da distância geográfica. Além de aumentar a amostragem para algumas populações, novos estudos devem incluir datação molecular para estimar o tempo de divergência entre as linhagens, sua relação com os

eventos de regressão e transgressão marinha do quaternário e identificar possíveis gargalos populacionais no passado recente da espécie.

AGRADECIMENTOS

Somos gratos a Paulo Manzani e Karina R.E. de Almeida (ZUEC); Glaucia Pontes (MCP); Claudio Borteiro e Diego Arrieta (MHNM); Julian Faivovich e Santiago Nenda (MACN); Gustavo Scrocchi e Sonia Kretzschmar (FML); e Jorge Williams (MLP) pelo acesso aos espécimes sob seus cuidados; à Annemarie Ohler e Nicolas Vidal (MNHN) pelas fotografias e informações sobre a série-tipo de *Heterodon dorbignyi*; Diego Barrasso, Francisco Kolenc, Claudio Borteiro e Jorge Williams cederam amostras de tecidos; Raíssa F. Bressan, Ivo R. Ghizoni Jr e Glayson Bencke cederam fotografias de espécimes em vida. Este estudo foi parcialmente financiado pelo Programa de Capacitação em Taxonomia (PROTAX, CNPq, projeto número 562355/2010-3).

REFERÊNCIAS

- Aktas C. 2015.** R Package haplotypes: Haplotype Inference and Statistical Analysis of Genetic Variation. <http://cran.r-project.org/web/packages/haplotypes/>
- Bailey JR. 1962.** *Lystrophis* Cope, 1885 (Reptilia); proposed validation under the plenary powers. *Bull. Zool. Nom.* 19:164-169.
- Behling H, Pillar VD, Orlóci L, Bauermann SG. 2005.** Late Quaternary grassland (Campos), gallery forest, fire and climate dynamics, studied by pollen, charcoal and multivariate analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology* 133: 235–248.
- Bérnils RS, Giraudo AR, Carreira S, Cechin S. 2007.** Répteis das porções subtropical e temperada da região neotropical. *Ciência e Ambiente* 35: 101-136.
- Boulenger GA. 1886.** A synopsis of the reptiles and batrachians of the province Rio Grande do Sul, Brazil. *Ann. Mag. nat. Hist.* (5)18: 423-445.
- Boulenger GA. 1896.** *Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Volume III, containing the Colubridae (Opisthoglyphae and Proteroglyphae), Amblycephalidae, and Viperidae.* British Museum (Natural History).

- Bronikowski AM, Arnold SJ. 2001.** Cytochrome *b* phylogeny does not match subspecific classification in the Western Terrestrial Garter Snake, *Thamnophis elegans*. *Copeia* 2001: 508–513.
- Burbrink FT, Lawson R, Slowinski JB. 2000.** Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): a critique of the subspecies concept. *Evolution; international journal of organic evolution* 54: 2107–2118.
- Butts CT. 2007.** sna: Tools for Social Network Analysis. R package version 1.5. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=sna>.
- Butts CT. 2008.** network: A package for managing relational data in R. *Journal of Statistical Software* 24 (2): 1–36.
- Cacciali P, Scott NJ, Ortíz ALA, Fitzgerald LA, Smith P. 2016.** The Reptiles of Paraguay: Literature, Distribution, and an Annotated Taxonomic Checklist. *Special Publication Of The Museum Of Southwestern Biology* 11: 1–373.
- Carreira S, Meneghel M, Achaval F. 2005.** *Reptiles de Uruguay*. D.I.R.A.C., Facultad de Ciências Ed., Montevideo, 637 pp.
- Cei JM. 1993.** *Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina*. Museo Regionale Sci. Naturale Torino, Monografie 14: 1-949.
- Cope ED. 1885.** Twelfth contribution to the herpetology of tropical America. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 22: 167-194
- Corrêa ICS, Aliotta S, Weschenfelder J. 2004.** Estrutura e Evolução dos Cordões Arenosos Pleistocênicos no Canal de Acesso à Laguna dos Patos-RS, Brasil. *Pesquisa em Geociências* 31(2): 69–78.
- Daniels SR, Heideman NJL, Hendricks MGJ, Mokone ME, Crandall KA. 2005.** Unraveling evolutionary lineages in the limbless fossorial skink genus *Acontias* (Sauria: Scincidae): Are subspecies equivalent systematic units? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 645–654.
- De Queiroz K. 2007.** Species concepts and species delimitation. *Syst. Biol.* 56: 879–886.
- De Queiroz K. 2005.** Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 6600- 6607.
- De Queiroz K. 1998.** The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological

- recommendations. In: D.J. Howard & S.H. Berlocher (eds). *Endless forms: species and speciation*. pp. 57- 75. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Dillenburg SR, Barboza EG, Tomazelli LJ, Hesp PA, Clerot LCP, Ayup-Zouain RN. 2009.** The Holocene Coastal Barriers of Rio Grande do Sul. In: Dillenburg SR & Hesp, PA (Eds). *Geology and Geomorphology of Holocene Coastal Barriers of Brazil*. Springer, Berlin.
- Dowling HG. 1951.** A proposed standart system of counting ventrals in snakes. *British Journal of Herpetology* 1: 97–99.
- Duméril AMC, Bibron G, Duméril AHA. 1854.** *Erpétologie générale ou Histoire Naturelle complète des Reptiles*. Vol. 7 (partie 1). Paris, xvi + 780 S.
- Edwards SV. 2009.** Is a new and general theory of molecular systematics emerging? *Evolution* 63: 1–19.
- Felappi JF, Vieira RC, Fagundes NJR, Verrastro LV. 2015.** So far away, yet so close: strong genetic structure in *Homonota uruguayensis* (Squamata, Phyllodactylidae), a species with restricted geographic distribution in the Brazilian and Uruguayan Pampas. *Plos One* 10(2): e0118162.
- Ferchaud AL, Ursenbacher S, Cheylan M, Luiselli L, Jelić D, Halpern B, Major Á, Kotenko T, Keyan N, Behrooz R, Crnobrnja-Isailović J, Tomović L, Ghira I, Ioannidis Y, Arnal V, Montgelard C. 2012.** Phylogeography of the *Vipera ursinii* complex (Viperidae): Mitochondrial markers reveal an east-west disjunction in the Palearctic region. *Journal of Biogeography* 39: 1836–1847.
- Freitas TRO, Fernandes FA, Fornel R, Roratto PA. 2012.** An endemic new species of tuco-tuco, genus *Ctenomys* (Rodentia: Ctenomyidae), with a restricted geographic distribution in southern Brazil. *Journal of Mammalogy* 93: 1355–1367.
- Frost DR, Hillis DM. 1990.** Species in concept and practice: Herpetological applications. *Herpetologica* 46: 87–104.
- Frost D, Kluge AG. 1994.** A consideration of epistemology in systematic biology, with special reference to species. *Cladistics* 10: 259–294.
- Frost DR, Kluge AG, Hillis DM. 1992.** Species in contemporary herpetology: comments on phylogenetic inference and taxonomy. *Herpetological Review* 23: 46–54.
- Funk DJ, Omland KE. 2003.** Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 397–423.

- Giraud AR. 2001.** *Serpientes de la Selva Paranaense y del Chaco Húmedo*. LOLA, Buenos Aires, 328p.
- Giraud AR, Scrocchi GJ. 2002.** Argentinian Snakes: An Annotated Checklist. *Smithsonian Herp. Inf. Serv.* 132:1-53.
- Gomes N, Krause L. 1982.** Lista preliminar de répteis da Estação Ecológica do Taim, Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Zoologia* 1(1): 71-77.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2001.** PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4: 1–9.
- Hedin M, Carlson D, Coyle F. 2015.** Sky island diversification meets the multispecies coalescent – divergence in the spruce-fir moss spider (*Microhexura montivaga*, Araneae, Mygalomorphae) on the highest peaks of southern Appalachia. *Molecular Ecology* 24: 3467–3484.
- Heideman NJL, Mulcahy DG, Sites JW, Hendricks MGJ, Daniels SR. 2011.** Cryptic diversity and morphological convergence in threatened species of fossorial skinks in the genus *Scelotes* (Squamata: Scincidae) from the Western Cape Coast of South Africa: Implications for species boundaries, digit reduction and conservation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 823–833.
- Jadin RC, Townsend JH, Castoe TA, Campbell JA. 2012.** Cryptic diversity in disjunct populations of Middle American Montane Pitvipers: a systematic reassessment of *Cerrophidion godmani*. *Zoologica Scripta* 41: 455–470.
- Kuchta SR. 2007.** Contact Zones and Species Limits: Hybridization between Lineages of the California Newt, *Taricha torosa*, in the Southern Sierra Nevada. *Herpetologica* 63: 332–350.
- Koslowsky J. 1898.** Enumeración sistemática y distribución geográfica de los reptiles argentinos. *Rev. Mus. La Plata* 8: 161-200.
- Kunz TS, Ghizoni, Jr IR, Giasson LOM. 2011.** Novos registros de répteis para as áreas abertas naturais do planalto e do litoral sul de Santa Catarina, Brasil. *Biotemas* 24(3): 59-68.
- Lambert SM, Reeder TW, Wiens JJ. 2015.** When do species-tree and concatenated estimates disagree? An empirical analysis with higher-level scincid lizard phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82: 146–155.
- Lema T. 2002.** *Os Répteis do Rio Grande do Sul: atuais e fósseis, biogeografia, ofidismo*. Porto Alegre: EDIPUCRS, 264pp.

- Lema T. 1994.** Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. *Com. Mus. Cien. PUCRS (Zool.)* 7: 41–150.
- Lema T. 1961.** Notas sobre os répteis do estado do Rio Grande do Sul – Brasil. X – Estudo das marcas vertebrais de *Lystrophis dorbignyi* (Dum., Bibr. & Dum.) e descrição de um exemplar anômalo (Serpentes: Colubridae). *Iheringia, série Zoologia* 17: 11-14.
- Librado P, Rozas J. 2009.** DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451–1452.
- Lopes CM, Ximenes SSF, Gava A, Freitas TRO. 2013.** The role of chromosomal rearrangements and geographical barriers in the divergence of lineages in a South American subterranean rodent (Rodentia: Ctenomyidae: *Ctenomys minutus*). *Heredity* 111: 293–305.
- Manier MK. 2004.** Geographic variation in the long-nosed snake, *Rhinocheilus lecontei* (Colubridae): Beyond the subspecies debate. *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 65–85.
- Mapelli FJ, Mora MS, Mirol PM, Kittlein MJ. 2012.** Population structure and landscape genetics in the endangered subterranean rodent *Ctenomys porteousi*. *Conserv. Genet.* 13: 165–181.
- Montes MA, Oliveira LFB, Bonatto SL, Callegari-Jacques S, Mattevi MS. 2008.** DNA sequence analysis and the phylogeographical history of the rodent *Deltamys kempii* (Sigmodontinae, Cricetidae) on the Atlantic Coastal Plain of south of Brazil. *J. Evol. Biol.* 21: 1823–1835.
- Mora, M.S., Cutrera, A.P., Lessa, E.P., Vassallo, A.I., D’Anatro, A., Mapelli, F.J., 2013.** Phylogeography and population genetic structure of the Talas tuco-tuco (*Ctenomys talarum*): integrating demographic and habitat histories. *J. Mammal.* 94: 459–476.
- Mott T, Vieites DR. 2009.** Molecular phylogenetics reveals extreme morphological homoplasy in Brazilian worm lizards challenging current taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51: 190–200.
- Mulcahy DG. 2008.** Phylogeography and species boundaries of the western North American Nightsnake (*Hypsiglena torquata*): revisiting the subspecies concept. *Molecular phylogenetics and evolution* 46: 1095–1115.

- Nenda SJ, Cacivio PM. 2007.** Reptilia, Colubridae, Xenodontinae, *Lystrophis dorbignyi*, *Lystrophis pulcher*, and *Lystrophis semicinctus*: Distribution extension, new provinces records in Argentina. *Check List* 3: 126–130.
- Nunes PMS, Fouquet A, Curcio FF, Kok PJR, Rodrigues MT. 2012.** Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. *Zoological Journal of the Linnean Society* 166: 361–376.
- Oliveira, CM. 2015.** *Estudo taxonômico e filogeográfico do complexo Contomastix lacertoides (Duméril & Bribon 1839) (Squamata: Teiidae)*. Unpublished Master's thesis, UFRGS, Porto Alegre.
- Oliveira EF, Gehara M, São-Pedro VA, Chen X, Myers EA, Burbrink FT, Mesquita DO, Garda AA, Colli GR, Rodrigues MT, Arias FJ, Zaher H, Santos RML, Costa GC. 2015.** Speciation with gene flow in whiptail lizards from a Neotropical xeric biome. *Molecular Ecology* 24: 5957–5975.
- Oliveira RB, Di-Bernardo M, Pontes GMF, Maciel AP, Krause L. 2001.** Dieta e comportamento alimentar da cobra-nariguda, *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854), no litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Cuad. Herpetol.* 14: 117–122.
- Oliveira RB, Pontes GMF, Maciel AP, Gomes LR, Di-Bernardo M. 2011.** Reproduction of *Xenodon dorbignyi* on the north coast of Rio Grande do Sul, Brazil. *Herpetological Journal* 21: 219–225.
- Omland KE, Baker JM, Peters JL. 2006.** Genetic signatures of intermediate divergence: Population history of Old and New World Holarctic ravens (*Corvus corax*). *Molecular Ecology* 15: 795–808.
- Orejas-Miranda BR. 1966.** The snake genus *Lystrophis* in Uruguay. *Copeia* 1966(2): 193-205.
- Padial JM, De La Riva I. 2010.** A response to recent proposals for integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 747–756.
- Peters JA, Orejas-Miranda BR. 1970.** Catalogue of the Neotropical Squamata. Part I. Snakes. *Bulletin of the United States National Museum* 297: 1–347.
- Pyron RA, Hsieh FW, Lemmon AR, Lemmon EM, Hendry CR. 2016.** Integrating phylogenomic and morphological data to assess candidate species-delimitation models in brown and red-bellied snakes (*Storeria*). *Zoological Journal of the Linnean Society* 177: 937–949.

- Quintela FM, Gonçalves GL, Bertuol F, González EM, Freitas TRO. 2015.** Genetic diversity of the swamp rat in South America: Population expansion after transgressive-regressive marine events in the Late Quaternary. *Mammalian Biology* 80: 510–517.
- Silva, CM. 2013.** *Filogeografia de três espécies de liolaemus do grupo boulengeri, subgrupo “wiegmanni”: l. occipitalis, l. arambarensis e l. wiegmanni.* Unpublished PhD thesis, UFRGS, Porto Alegre.
- Stamatakis A, Hoover P, Rougemont J. 2008.** A Rapid Bootstrap Algorithm for the RAxML Web Servers. *Syst. Biol.* 57(5): 758–771.
- Stephens M, Smith NJ, Donnelly P. 2001.** A new statistical method for haplotype reconstruction from population data. *The American Journal of Human Genetics* 68: 978–989.
- Torstrom SM, Pangle KL, Swanson BJ. 2014.** Shedding subspecies: The influence of genetics on reptile subspecies taxonomy. *Molecular phylogenetics and evolution* 76C: 134–143.
- Wake DB. 2006.** Problems With Species : Patterns and Processes of. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 8–23.
- Wallach V, Williams KL, Boundy J. 2014.** *Snakes of the World: A Catalogue of Living and Extinct Species.* New York: CRC Press.
- Wiens JJ, Penkrot TA. 2002.** Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). *Systematic biology* 51: 69–91.
- Wilson EO, Brown WL. 1953.** The subspecies concepts and its taxonomic application. *Systematic Zoology* 2: 97–111.
- Yanosky AA, Chani JM. 1988.** Possible dual mimicry of *Bothrops* and *Micrurus* by the colubrid *Lystrophis dorbignyi*. *Journal of Herpetology* 22(2): 222-224.
- Zaher H, Graziotin FG, Cadle JE, Murphy RW, Moura-Leite JC. 2009.** Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Pap. Avulsos Zool.* 49(11): 115-153.
- Zanotelli JC. 2010.** *Estudo Filogeográfico de Cnemidophorus vacariensis Feltrim & Lema, 2000 baseado no DNA mitocondrial e diferenciação morfológica de suas populações (SQUAMATA: SAURIA: TEIIDAE).* Unpublished Master`s thesis, UFRGS, Porto Alegre.

APÊNDICE 1

Lista de terminais, com localidades, voucher (quando disponível), genes e respectivos números de acesso (provisoriamente é apresentado o número de catálogo das amostras de tecido, até o depósito no genebank) para as amostras de *Xenodon dorbignyi* utilizadas nas análises moleculares.

Localidade	Estado/província/ departamento	País	Voucher	12S	16S	cox1	bdnf	jun	nt3
Ruta 36, acesso a Bavio	Buenos Aires	Argentina		CTMZ-18264	CTMZ-18264		CTMZ-18264		
Ruta 14 x RP 40	Corrientes	Argentina		CTMZ-18247					CTMZ-18247
Ruta 14 x RP 40	Corrientes	Argentina		CTMZ-18248		CTMZ-18248	CTMZ-18248		CTMZ-18248
RP11	Entre Ríos	Argentina		CTMZ-18233		CTMZ-18233			CTMZ-18233
Diamante	Entre Ríos	Argentina		CTMZ-18253	CTMZ-18253		CTMZ-18253		CTMZ-18253
Diamante	Entre Ríos	Argentina		CTMZ-18259			CTMZ-18259		
La paz	Entre Ríos	Argentina		CTMZ-18231					
Maria Grande	Entre Ríos	Argentina		CTMZ-18242					CTMZ-18242
Punta Caballo	Entre Ríos	Argentina		CTMZ-18244					
Valle Maria	Entre Ríos	Argentina		CTMZ-18229					CTMZ-18229
Valle Maria	Entre Ríos	Argentina		CTMZ-18256	CTMZ-18256		CTMZ-18256		CTMZ-18256
General Acha	La Pampa	Argentina		CTMZ-18230					
Desconhecido	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18260	CTMZ-18260		CTMZ-18260		
ruta 1	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18241					CTMZ-18241
Arroyo Aguiar	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18251			CTMZ-18251		CTMZ-18251
Arroyo Aguiar	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18252			CTMZ-18252		CTMZ-18252
Elisa	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18232					CTMZ-18232
Helvecia	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18235	CTMZ-18235				CTMZ-18235
Matilde	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18243					
Moises ville	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18236		CTMZ-18236			CTMZ-18236

Monte Vera	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18240		CTMZ-18240			CTMZ-18240
Rincon	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18228					
Rincon	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18257	CTMZ-18257				CTMZ-18257
Rincon	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18258	CTMZ-18258		CTMZ-18258		
Rosario	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18234					
Santa Rosa de Calchines	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18254	CTMZ-18254	CTMZ-18254	CTMZ-18254		CTMZ-18254
Santa Rosa de Calchines	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18255	CTMZ-18255				CTMZ-18255
San Carlos Centro	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18238					
San Carlos Centro	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18239		CTMZ-18239			CTMZ-18239
Santo Tomé	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18237		CTMZ-18237			CTMZ-18237
Villa California	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18249	CTMZ-18249		CTMZ-18249		CTMZ-18249
Villa California	Santa Fe	Argentina		CTMZ-18250	CTMZ-18250		CTMZ-18250		CTMZ-18250
Alegrete	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14955	CTMZ-14955		CTMZ-14955	CTMZ-14955	CTMZ-14955
Arroio do Sal	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-4961	CTMZ-4961		CTMZ-4961	CTMZ-4961	CTMZ-4961
Arroio do Sal	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-15038					CTMZ-15038
Bagé	Rio Grande do Sul	Brasil	UFRGS 5972	CTMZ-14939	CTMZ-14939		CTMZ-14939	CTMZ-14939	CTMZ-14939
Balneário Pinhal	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14999			CTMZ-14999	CTMZ-14999	
Cachoeira do Sul	Rio Grande do Sul	Brasil	UFRGS 6515	CTMZ-14950	CTMZ-14950	CTMZ-14950		CTMZ-14950	CTMZ-14950
Eldorado do Sul	Rio Grande do Sul	Brasil	UFRGS 6568	CTMZ-14957	CTMZ-14957	CTMZ-14957	CTMZ-14957	CTMZ-14957	
Jaguarão	Rio Grande do Sul	Brasil	UFRGS 5178	CTMZ-14936	CTMZ-14936			CTMZ-14936	
Lavras do Sul	Rio Grande do Sul	Brasil	UFRGS 6343	CTMZ-14941	CTMZ-14941	CTMZ-14941	CTMZ-14941	CTMZ-14941	CTMZ-14941
Manoel Viana	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14956	CTMZ-14956	CTMZ-14956	CTMZ-14956	CTMZ-14956	CTMZ-14956
Mostardas	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14951	CTMZ-14951	CTMZ-14951	CTMZ-14951	CTMZ-14951	
Mostardas	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14967	CTMZ-14967		CTMZ-14967	CTMZ-14967	CTMZ-14967
Mostardas/Tavares (BR-101)	Rio Grande do Sul	Brasil			CTMZ-14995	CTMZ-14995	CTMZ-14995	CTMZ-14995	CTMZ-14995

Mostardas/Tavares (BR-101)	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14996	CTMZ-14996		CTMZ-14996	CTMZ-14996	CTMZ-14996
Mostardas/Tavares (BR-101)	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14997	CTMZ-14997		CTMZ-14997	CTMZ-14997	
Palmares do Sul	Rio Grande do Sul	Brasil	UFRGS 6584	CTMZ-14958		CTMZ-14958	CTMZ-14958	CTMZ-14958	
Palmares do Sul	Rio Grande do Sul	Brasil	UFRGS 6598	CTMZ-14959	CTMZ-14959		CTMZ-14959	CTMZ-14959	
Pinheiro Machado	Rio Grande do Sul	Brasil	UFRGS 5889	CTMZ-14938	CTMZ-14938	CTMZ-14938	CTMZ-14938	CTMZ-14938	CTMZ-14938
Santana do Livramento	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14963	CTMZ-14963	CTMZ-14963	CTMZ-14963	CTMZ-14963	CTMZ-14963
Santana do Livramento	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14964	CTMZ-14964		CTMZ-14964	CTMZ-14964	CTMZ-14964
Santana do Livramento	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14972	CTMZ-14972	CTMZ-14972	CTMZ-14972	CTMZ-14972	CTMZ-14972
Santana do Livramento	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14973		CTMZ-14973		CTMZ-14973	
Santana do Livramento	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-18263	CTMZ-18263		CTMZ-18263		
São José do Norte	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14952	CTMZ-14952	CTMZ-14952	CTMZ-14952	CTMZ-14952	CTMZ-14952
São José do Norte	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14953	CTMZ-14953		CTMZ-14953	CTMZ-14953	CTMZ-14953
São José do Norte	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14954	CTMZ-14954	CTMZ-14954	CTMZ-14954	CTMZ-14954	CTMZ-14954
São José do Norte	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14968	CTMZ-14968		CTMZ-14968	CTMZ-14968	CTMZ-14968
Santa Vitória do Palmar	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14942	CTMZ-14942	CTMZ-14942	CTMZ-14942	CTMZ-14942	CTMZ-14942
Santa Vitória do Palmar	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14974	CTMZ-14974	CTMZ-14974	CTMZ-14974	CTMZ-14974	CTMZ-14974
Santa Vitória do Palmar	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14975	CTMZ-14975		CTMZ-14975	CTMZ-14975	CTMZ-14975
Santa Vitória do Palmar	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14976	CTMZ-14976	CTMZ-14976	CTMZ-14976	CTMZ-14976	CTMZ-14976
Santa Vitória do Palmar	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14977	CTMZ-14977		CTMZ-14977	CTMZ-14977	CTMZ-14977
Tavares	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14960	CTMZ-14960	CTMZ-14960	CTMZ-14960	CTMZ-14960	CTMZ-14960
Tavares	Rio Grande do Sul	Brasil		CTMZ-14969	CTMZ-14969	CTMZ-14969	CTMZ-14969	CTMZ-14969	CTMZ-14969
Tramandaí	Rio Grande do Sul	Brasil	UFRGS 6745	CTMZ-14965	CTMZ-14965		CTMZ-14965	CTMZ-14965	CTMZ-14965
Tramandaí	Rio Grande do Sul	Brasil	UFRGS 6746	CTMZ-14966	CTMZ-14966	CTMZ-14966	CTMZ-14966	CTMZ-14966	CTMZ-14966
Viamão	Rio Grande do Sul	Brasil	UFRGS 5676	CTMZ-14937	CTMZ-14937	CTMZ-14937	CTMZ-14937	CTMZ-14937	CTMZ-14937
Passo de Torres	Santa Catarina	Brasil	UFRGS 7193	CTMZ-18262	CTMZ-18262		CTMZ-18262		

Ruta 8, km 317	Cerro Largo	Uruguai		CTMZ-14971	CTMZ-14971	CTMZ-14971	CTMZ-14971	CTMZ-14971	CTMZ-14971
Ruta 7, Melo	Cerro Largo	Uruguai		CTMZ-14945		CTMZ-14945			
Ruta 26, Melo	Cerro Largo	Uruguai	UFRGS 7363	CTMZ-14943	CTMZ-14943	CTMZ-14943	CTMZ-14943	CTMZ-14943	CTMZ-14943
Ruta 26, Melo	Cerro Largo	Uruguai	UFRGS 7364	CTMZ-14944	CTMZ-14944	CTMZ-14944	CTMZ-14944	CTMZ-14944	CTMZ-14944
Ruta 5	Tacuarembó	Uruguai		CTMZ-14961		CTMZ-14961			
Ruta18	Treinta y Tres	Uruguai	UFRGS 7367	CTMZ-14949	CTMZ-14949	CTMZ-14949	CTMZ-14949	CTMZ-14949	CTMZ-14949
Ruta 98	Treinta y Tres	Uruguai		CTMZ-14946	CTMZ-14946	CTMZ-14946	CTMZ-14946	CTMZ-14946	CTMZ-14946
Ruta 98	Treinta y Tres	Uruguai	UFRGS 7365	CTMZ-14947	CTMZ-14947		CTMZ-14947	CTMZ-14947	CTMZ-14947
Quebrada de Los Cuervos	Treinta y Tres	Uruguai	UFRGS 7366	CTMZ-14948	CTMZ-14948		CTMZ-14948	CTMZ-14948	CTMZ-14948
Tranqueras	Rivera	Uruguai	UFRGS 7368	CTMZ-14962	CTMZ-14962	CTMZ-14962	CTMZ-14962	CTMZ-14962	CTMZ-14962
Punta del Diablo	Rocha	Uruguai	UFRGS 6301	CTMZ-14940	CTMZ-14940	CTMZ-14940	CTMZ-14940	CTMZ-14940	CTMZ-14940
Valizas	Rocha	Uruguai	UFRGS 7037	CTMZ-18261	CTMZ-18261				

APÊNDICE 2

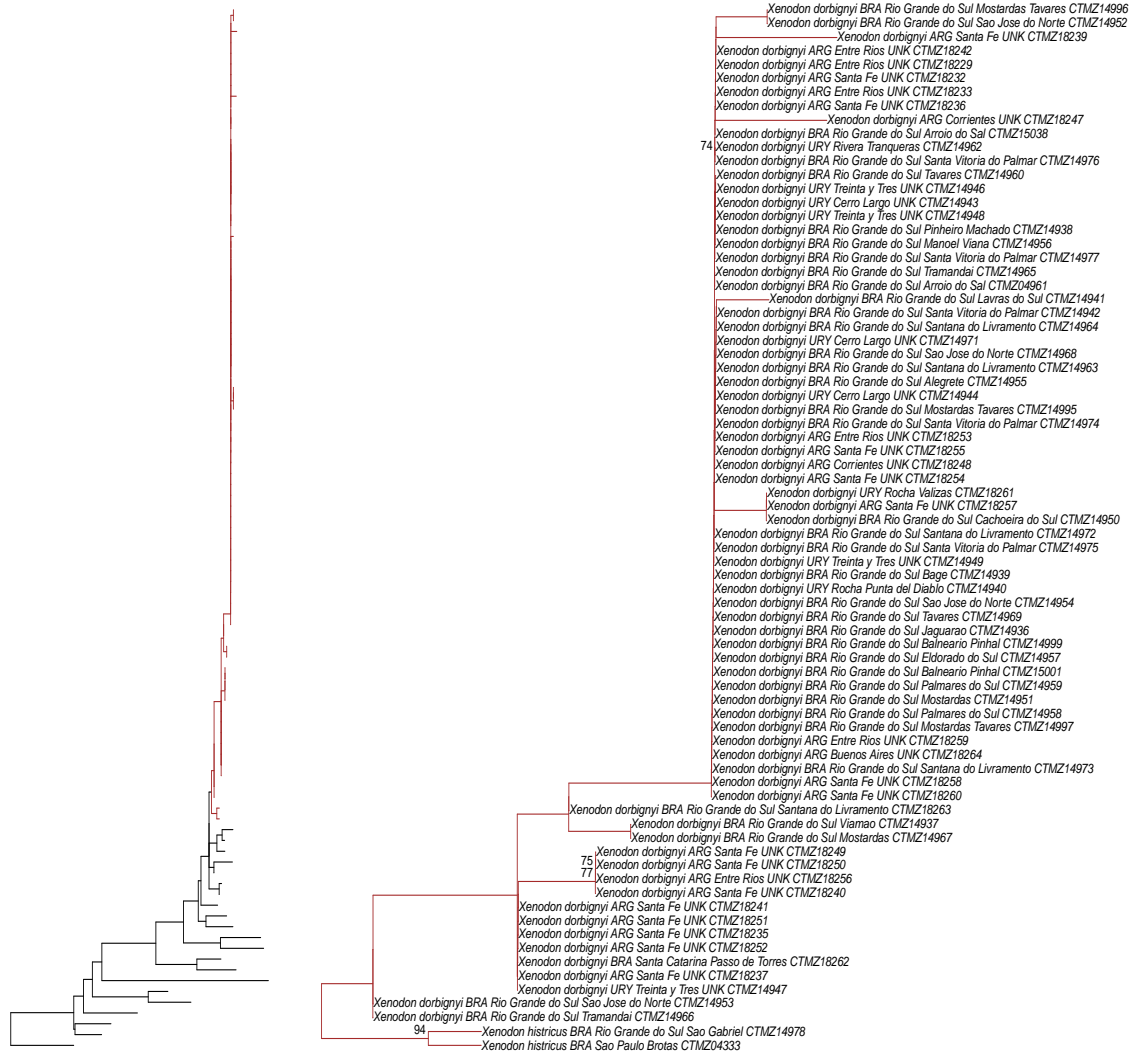
Material de *Xenodon dorbignyi* examinado. Um asterisco (*) indica exemplares utilizados nas análises moleculares

ARGENTINA: BUENOS AIRES: Buenos Aires (MACN 1701, 1746, 2024, ex-CENAI 2050, 2698, 3563, 4838); San Clemente (MCP 1289); Tandil (MACN 44532-E); *Entre Bavio y la ruta 11* (MLP.R 5699); *Ruta 11 Km 147* (MLP.R 5700); CHACO: Departamento Bermejo, *Las Palmas* (FML 1827); CÓRDOBA: Cruz del Eje (MCP 1275); Departamento de Calamuchita, *Dique Los Molinos* (FML 1103); Departamento Río Cuarto, *Laguna Oscura* (FML 19914-15), *Washington* (FML 2540); CORRIENTES: Corrientes (FML 2400, 2875); Ituzaingó, *Isla Apipé Grande* (FML 1098); Santa Lucía (MACN 44533); Santo Tomé (MACN 44528); ENTRE RÍOS: *Campamento de Salto Grande* (MNHN 5789); *Villa Federal* (MACN 44539); FORMOSA: Laguna Naick-Neck (MACN TL.059), *Clorinda via Pilcomayo* (MACN 37059-61); LA PAMPA: Realicó (FML 19909-10, 19919); Santa Rosa (FML 2091); Ultracán, *17 km N Padre Buodo. Ruta Nac. 35* (FML 8376); SAN LUIS: *Ruta Provincial 27, proximo a Batavia* (MLP-R 5279); Chacabuco, *Naschel* (FML 2684); SANTA FÉ: Departamento 9 de Julio, *40 km NE Villa Minetti* (FML 19918); Departamento Colonias, *Esperanza* (FML 8623); Malabrigo (MACN 44541, 44554, 44559, MACN ex-CENAI-941: holotipo de *X. dorbignyi chacoensis*); **BRAZIL:** RIO GRANDE DO SUL: Alegrete, *Estação do Tigre* (MCP 774); Bagé (UFRGS 3415, 4575, 5972*); Balneário Pinhal (MCP 2233, 5177-78, 10619, UFRGS 1506); Bossoroca (MCP 5310); Butiá (UFRGS 334); Cachoeira do Sul (UFRGS 6515*); Canoas (UFRGS 248); Carazinho, *Pinheiro Mercado da Serra* (MCP 807, 927); Chuí, *Barra do Chuí* (UFRGS 3833); Cidreira (UFRGS 198); Cruz Alta (MCP 4958); Eldorado do Sul (UFRGS 191, 3524, 6568*); Guaíba (ZUEC 756); Ijuí (MCP 815-16, 919, 3406); Imbé (MCP 5010, UFRGS 1712); Itaqui (UFRGS 1725); Jaguarão (UFRGS 5178*); Lavras do Sul (UFRGS 6343*); Osório, *margem sul da Lagoa dos Barros* (MCP 11405); Palmares do Sul (UFRGS 6584*); Pedras Altas (UFRGS 6920); Pinheiro Machado (UFRGS 5889*); Porto Alegre (MCP 5368, UFRGS 4918); Rio Grande (UFRGS 3581); Santana do Livramento (UFRGS 6556, 7310); Santa Maria (MCP 2277); Santa Vitória do Palmar (UFRGS 3416), *Estação Ecológica do Taim* (UFRGS 68-76), *Lagoa das Flores, Estação Ecológica do Taim* (UFRGS 108);

Santiago (MCP 775); São Gabriel (UFRGS 6367); Tavares (MCP 5064); Tramandaí (UFRGS 249), *Cabras* (UFRGS 6745*-46*); Uruguiana (MCP 2310); Viamão (UFRGS 5676*); SANTA CATARINA: Passo de Torres, *Balneário Bellatorres* (UFRGS 7193*); Sombrio (MCP 2430).**URUGUAY:** CANELONES: Atlántida (MNHN 1977); Ciudad de la Costa, *Balneario El Pinar* (MNHN 1978, 5970), *Carretera Interbalnearia, El Pinar* (MNHN 557: holótipo de *L. d. Uruguayensis*), *Lagomar* (MNHN 1975), *Solymar* (MNHN 1031); Pando (MNHN 1842); CERRO LARGO: *Sierra de Vaz* (MNHN 1038); DURAZNO: *próximo a La Paloma* (MNHN 6620); *ruta 26, próximo a Melo* (UFRGS 7363*-64*); LAVALLEJA: *Mina Oriental* (MNHN 1032); MALDONADO: Solís Grande, *Arroyo Solís* (MNHN 1033), *Balneario Solís* (MNHN 881-82); MONTEVIDEO: Montevideo (MCP 1313), *Carrasco* (MNHN 1035); RIO NEGRO: *Los Arrayanes* (MNHN 5965); RIVERA: *Ruta 30, próximo a Tranqueras* (UFRGS 7368*); ROCHA: *Cabo Polonio* (MNHN 1856, 2199); Chuy (MNHN 5805); *Punta del Diablo* (UFRGS 6301*); *San Luis al Medio* (MNHN 883); *Valizas* (MNHN 1845, UFRGS 7037*); SAN JOSÉ: Ciudad del Plata, *Playa Pascual* (MNHN 1843-44); SORIANO: *Ruta 95, km 26, Asencio* (MNHN 1701); TREINTA Y TRES: *Arroyo Avestrus* (MNHN 1036); *próximo a Quebrada de Los Cuervos* (UFRGS 7366*); *Ruta 18, próximo Mendizabal* (UFRGS 7367*); *Ruta 98* (UFRGS 7365*).

APÊNDICE 3

Árvore de verossimilhança gerada a partir dos dados de ncDNA concatenados (nt3, bdnf, jun).



APÊNDICE 4

Árvore de verossimilhança gerada a partir dos dados de mtDNA (12s, 16s, cox1) e ncDNA (nt3, bdnf, jun) concatenados.



APÊNDICE 5

Relação de haplotipos por localidades/indivíduos:

Gene mitocondrial 12s

haplotype1

[1] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Jaguarao_CTMZ14936"

haplotype2

[1] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Tavares_CTMZ14960"

[2] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Mostardas_CTMZ14951"

[3]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Sao_Jose_do_Norte_CTMZ14952"

[4] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Tavares_CTMZ14969"

[5]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14977"

[6]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Mostardas_Tavares_CTMZ14996"

[7]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Sao_Jose_do_Norte_CTMZ14954"

[8]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14975"

[9]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Sao_Jose_do_Norte_CTMZ14953"

haplotype3

[1]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Palmares_do_Sul_CTMZ14958"

[2] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Tramandai_CTMZ14966"

[3]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Sao_Jose_do_Norte_CTMZ14968"

[4]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Palmares_do_Sul_CTMZ14959"

[5] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Tramandai_CTMZ14965"

haplotype4

[1] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Santa_Catarina_Passo_de_Torres_CTMZ18262"

haplotype5

[1]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Mostardas_Tavares_CTMZ14997"

haplotype6

[1]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Balneario_Pinhal_CTMZ14999"

haplotype7

[1] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Arroio_do_Sal_CTMZ15038"
[2] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Arroio_do_Sal_CTMZ04961"

haplotype8

[1] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Viamao_CTMZ14937"

haplotype9

[1] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Mostardas_CTMZ14967"

haplotype10

[1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_La_Pampa_UNK_CTMZ18230"

haplotype11

[1] "Xenodon_dorbignyi_URY_Treinta_y_Tres_UNK_CTMZ14947"

haplotype12

[1] "Xenodon_dorbignyi_URY_Rocha_Punta_del_Diablo_CTMZ14940"

haplotype13

[1] "Xenodon_dorbignyi_URY_Rocha_Valizas_CTMZ18261"

[2]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14976"

haplotype14

[1]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14942"

[2]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14974"

haplotype15

[1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18250"

[2] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18258"

[3] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18260"

[4] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18249"

[5] "Xenodon_dorbignyi_URY_Cerro_Largo_UNK_CTMZ14945"

haplotype16

[1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18256"

[2] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18257"

[3] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18228"

[4] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18235"

[5] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18238"

[6] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18236"

[7] "Xenodon_dorbignyi_URY_Tacuarembó_UNK_CTMZ14961"

[8]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santana_do_Livramento_CTMZ18263"

haplotype17

- [1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18233"
- [2] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18254"
- [3] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18243"
- [4] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18231"
- [5] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18255"
- [6] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18234"
- [7] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18232"

haplotype18

- [1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Buenos_Aires_UNK_CTMZ18264"
- [2] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18259"
- [3] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18253"
- [4] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18229"
- [5] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18242"
- [6] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18244"
- [7] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18251"
- [8] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18239"
- [9] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18237"
- [10] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18241"
- [11] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18252"
- [12] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18240"
- [13] "Xenodon_dorbignyi_URY_Treinta_y_Tres_UNK_CTMZ14948"
- [14] "Xenodon_dorbignyi_URY_Cerro_Largo_UNK_CTMZ14943"
- [15] "Xenodon_dorbignyi_URY_Cerro_Largo_UNK_CTMZ14971"
- [16] "Xenodon_dorbignyi_URY_Rivera_Tranqueras_CTMZ14962"
- [17] "Xenodon_dorbignyi_URY_Treinta_y_Tres_UNK_CTMZ14946"
- [18] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Cachoeira_do_Sul_CTMZ14950"
- [19] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Pinheiro_Machado_CTMZ14938"
- [20] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santana_do_Livramento_CTMZ14973"
- [21] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santana_do_Livramento_CTMZ14963"
- [22] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santana_do_Livramento_CTMZ14972"
- [23] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Lavras_do_Sul_CTMZ14941"
- [24] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santana_do_Livramento_CTMZ14964"
- [25] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Bage_CTMZ14939"
- [26] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Manoel_Viana_CTMZ14956"
- [27] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Alegrete_CTMZ14955"
- [28] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Eldorado_do_Sul_CTMZ14957"

haplotype19

- [1] "Xenodon_dorbignyi_URY_Cerro_Largo_UNK_CTMZ14944"
- [2] "Xenodon_dorbignyi_URY_Treinta_y_Tres_UNK_CTMZ14949"

haplotype20

- [1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Corrientes_UNK_CTMZ18248"

haplotype21

- [1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Corrientes_UNK_CTMZ18247"

Gene nuclear nt3

haplotype1

- [1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Corrientes_UNK_CTMZ18247_1"
- [2] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Corrientes_UNK_CTMZ18247_2"
- [3] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18232_1"
- [4] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18252_1"
- [5] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Alegrete_CTMZ14955_1"
- [6] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santana_do_Livramento_CTMZ14972_1"

haplotype2

- [1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Corrientes_UNK_CTMZ18248_1"
- [2] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Lavras_do_Sul_CTMZ14941_2"
- [3] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santana_do_Livramento_CTMZ14963_2"
- [4] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santana_do_Livramento_CTMZ14964_2"
- [5] "Xenodon_dorbignyi_URY_Treinta_y_Tres_UNK_CTMZ14946_2"

haplotype3

- [1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Corrientes_UNK_CTMZ18248_2"
- [2] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18255_2"
- [3] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Arroio_do_Sal_CTMZ04961_2"
- [4] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Arroio_do_Sal_CTMZ15038_2"

haplotype4

- [1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18229_1"

haplotype5

- [1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18229_2"
- [2] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Mostardas_CTMZ14967_2"
- [3] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Tavares_CTMZ14969_2"
- [4] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Viamao_CTMZ14937_1"

[5] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Viamao_CTMZ14937_2"

haplotype6

- [1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18233_1"
- [2] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18233_2"
- [3] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18242_1"
- [4] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18253_1"
- [5] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18253_2"
- [6] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18232_2"
- [7] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18236_1"
- [8] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18254_1"
- [9] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18255_1"
- [10] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18257_1"
- [11] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Alegrete_CTMZ14955_2"
- [12]
- "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Arroio_do_Sal_CTMZ04961_1"
- [13]
- "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Arroio_do_Sal_CTMZ15038_1"
- [14] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Bage_CTMZ14939_1"
- [15]
- "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Cachoeira_do_Sul_CTMZ14950_1"
- "
- [16]
- "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Lavras_do_Sul_CTMZ14941_1"
- [17]
- "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Manoel_Viana_CTMZ14956_1"
- [18]
- "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Manoel_Viana_CTMZ14956_2"
- [19]
- "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Mostardas_Tavares_CTMZ14995_1"
- [20]
- "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Mostardas_Tavares_CTMZ14996_2"
- [21]
- "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Pinheiro_Machado_CTMZ14938_1"
- [22]
- "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14942_1"
- [23]
- "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14942_2"
- [24]
- "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14974_1"
- [25]
- "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14974_2"

[26]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14975_1"
[27]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14975_2"
[28]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14976_1"
[29]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14976_2"
[30]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14977_1"
[31]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santa_Vitoria_do_Palmar_CTMZ14977_2"
[32]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santana_do_Livramento_CTMZ14963_1"
[33]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santana_do_Livramento_CTMZ14964_1"
[34]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Santana_do_Livramento_CTMZ14972_2"
[35]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Sao_Jose_do_Norte_CTMZ14952_1"
[36]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Sao_Jose_do_Norte_CTMZ14952_2"
[37]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Sao_Jose_do_Norte_CTMZ14954_1"
[38]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Sao_Jose_do_Norte_CTMZ14968_1"
[39] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Tavares_CTMZ14960_1"
[40] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Tavares_CTMZ14960_2"
[41] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Tavares_CTMZ14969_1"
[42] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Tramandai_CTMZ14965_1"
[43] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Tramandai_CTMZ14965_2"
[44] "Xenodon_dorbignyi_URY_Cerro_Largo_UNK_CTMZ14943_1"
[45] "Xenodon_dorbignyi_URY_Cerro_Largo_UNK_CTMZ14943_2"
[46] "Xenodon_dorbignyi_URY_Cerro_Largo_UNK_CTMZ14944_2"
[47] "Xenodon_dorbignyi_URY_Cerro_Largo_UNK_CTMZ14971_2"
[48] "Xenodon_dorbignyi_URY_Rivera_Tranqueras_CTMZ14962_2"
[49] "Xenodon_dorbignyi_URY_Rocha_Punta_del_Diablo_CTMZ14940_1"

[50] "Xenodon_dorbignyi_URY_Treinta_y_Tres_UNK_CTMZ14946_1"
[51] "Xenodon_dorbignyi_URY_Treinta_y_Tres_UNK_CTMZ14948_1"
[52] "Xenodon_dorbignyi_URY_Treinta_y_Tres_UNK_CTMZ14948_2"
[53] "Xenodon_dorbignyi_URY_Treinta_y_Tres_UNK_CTMZ14949_1"

haplotype7

[1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18242_2"
[2] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18236_2"
[3] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18239_1"
[4] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18239_2"

haplotype8

[1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18256_1"
[2] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Entre_Rios_UNK_CTMZ18256_2"
[3] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18235_2"
[4] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18237_2"
[5] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18240_1"
[6] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18240_2"
[7] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18241_2"
[8] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18249_1"
[9] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18249_2"
[10] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18250_1"
[11] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18250_2"
[12] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18251_2"
[13] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18252_2"
[14] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18257_2"
[15] "Xenodon_dorbignyi_URY_Treinta_y_Tres_UNK_CTMZ14947_2"

haplotype9

[1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18235_1"
[2] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18241_1"
[3] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18254_2"
[4] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Bage_CTMZ14939_2"

haplotype10

[1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18237_1"

haplotype11

[1] "Xenodon_dorbignyi_ARG_Santa_Fe_UNK_CTMZ18251_1"
[2] "Xenodon_dorbignyi_URY_Rocha_Punta_del_Diablo_CTMZ14940_2"

haplotype12

[1]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Cachoeira_do_Sul_CTMZ14950_2"
"
[2]
"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Sao_Jose_do_Norte_CTMZ14968_2"

haplotype13

[1] "Xenodon_dorbignyi_URY_Cerro_Largo_UNK_CTMZ14971_1"

haplotype14

[1] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Mostardas_CTMZ14967_1"

haplotype15

[1]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Pinheiro_Machado_CTMZ14938_2"

haplotype16

[1]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Mostardas_Tavares_CTMZ14995_2"

[2]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Sao_Jose_do_Norte_CTMZ14953_2"

[3]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Sao_Jose_do_Norte_CTMZ14954_2"

[4] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Tramandai_CTMZ14966_1"

haplotype17

[1]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Mostardas_Tavares_CTMZ14996_1"

haplotype18

[1]

"Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Sao_Jose_do_Norte_CTMZ14953_1"

[2] "Xenodon_dorbignyi_URY_Treinta_y_Tres_UNK_CTMZ14947_1"

haplotype19

[1] "Xenodon_dorbignyi_BRA_Rio_Grande_do_Sul_Tramandai_CTMZ14966_2"

haplotype20

[1] "Xenodon_dorbignyi_URY_Cerro_Largo_UNK_CTMZ14944_1"

[2] "Xenodon_dorbignyi_URY_Rivera_Tranqueras_CTMZ14962_1"

haplotype21

[1] "Xenodon_dorbignyi_URY_Treinta_y_Tres_UNK_CTMZ14949_2"

Capítulo 4

Conclusões

A presente tese analisou as relações filogenéticas e taxonomia do complexo de espécies associadas à *Xenodon dorbignyi* e *X. histricus*.

A filogenia molecular obtida para o gênero *Xenodon* da suporte à sinonimização de *Lystrophis* com *Xenodon*, com *X. neuwiedii* recuperada como espécie irmã de um clado que inclui as espécies previamente em *Lystrophis* mais *X. guentheri*.

A análise do tipo de *Xenodon nattereri* revelou que o número de faixas dorsais, o único caráter utilizado para diferenciar esta espécie de *X. histricus*, é intermediário em relação à variação apresentada por todos os exemplares associado à esse complexo de espécies. Espécimes com número intermediário de faixas dorsais foram encontrados apenas na região sudeste-oeste do Cerrado. Esta região coincide com a maior parte das coletas do naturalista austríaco Johann Natterer, coletor do holótipo de *X. nattereri*. As análises moleculares recuperaram estas populações em um clado que inclui *X. histricus*, do sul do Brasil e com elevado número de faixas dorsais, suportando a manutenção de *X. nattereri* na sinonímia de *histricus*.

Outro clado incluiu amostras do extremo norte da distribuição do complexo, revelando uma diversidade críptica e proximamente relacionada a *X. dorbignyi*. As populações do norte do Cerrado e áreas de transição Cerrado-Caatinga puderam ser diagnosticadas por um número extremamente baixo de faixas dorsais e são descritas como uma nova espécie.

A estruturação genética encontrada para as populações de *X. dorbignyi* demonstram que a espécie comporta duas linhagens distintas, uma de distribuição restrita no extremo nordeste da distribuição da espécie, na planície costeira de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (clado nordeste), e a outra a oeste e sul da primeira, englobando a maior parte da distribuição (clado sudoeste).

As duas linhagens genéticas parapátricas estão em grande parte isoladas pela Laguna dos Patos, com uma zona de contato entre as duas linhagens ao sul desta. Embora a linhagem nordeste corresponda em grande parte morfológica e geograficamente ao descrito para a forma *orientalis*, análise dos exemplares

procedentes da zona de contato entre as duas linhagens revela que todos possuem o fenótipo característico das populações da planície costeira (críptico em relação aos solos arenosos da região), independente da linhagem genética, demonstrando que a variação morfológica utilizada para caracterizar as subespécies não está relacionada com linhagens evolutivas independentes. Além disso, nenhuma das subespécies pode ser morfológicamente diagnosticável.

Considera-se que alguns fenótipos, como os associados às formas *chacoensis* e *orientalis*, que apresentam clara correspondência geográfica, correspondem a morfotipos ecológicos associados a fatores ambientais. Não se reconhece portanto a utilização da categoria taxonômica subespecífica para as populações de *Xenodon dorbignyi*.

A pouca estruturação genética encontrada para as populações amostradas, demonstrada pelo pequeno número de mutações separando os haplótipos, sugerem que *X. dorbignyi* passou por uma redução populacional no passado recente, com posterior expansão populacional.

A distribuição do clado nordeste coincide com a região de formação geológica mais recente, a planície costeira do Rio Grande do Sul e sul de Santa Catarina, originada de eventos de transgressão e regressão marinha pleistocênicas e holocênicas, iniciados a cerca de 400 mil anos. A associação dessa linhagem com esta região geográfica sugere um processo recente de divergência entre as linhagens, provavelmente relacionada à formação da Laguna dos Patos e consequente isolamento das populações.

ANEXOS

Normas para publicação

Zoological Journal of the Linnean Society

Disponível em: [http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1096-3642/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1096-3642/homepage/ForAuthors.html)



© The Linnean Society of London, Zoological Journal of the Linnean Society



Edited By: Dr Louise Allcock

Impact Factor: 2.717

ISI Journal Citation Reports © Ranking: 2014: 14/154 (Zoology)

Online ISSN: 1096-3642

Associated Title(s): [Biological Journal of the Linnean Society](#), [Botanical Journal of the Linnean Society](#), [Proceedings of the Linnean Society of London](#), [Transactions of the Linnean Society of London](#)

Author Guidelines

Quick links

[Submit your article here](#)

Effective with the 2016 volume, this journal will be published in an online-only format. Print subscription and single issue sales are available from Wiley's Print-on-Demand Partner. To order online click [through](#) to the ordering portal from the journal's subscribe and renew page on WOL.

Instructions for Authors

The Linnean Society publishes four periodicals: the *Biological*, *Botanical* and *Zoological Journals*, and *The Linnean*, the Society's newsletter and proceedings.

The *Zoological Journal* publishes papers on systematic and evolutionary zoology and comparative, functional and other studies where relevant to these areas. Studies of extinct as well as living animals are included.

Submissions to the Zoological Journal are now made on-line using ScholarOne Manuscripts. This includes any revised versions of previously submitted papers. To submit to the journal go to <http://mc.manuscriptcentral.com/zoj>. If this is the first time you have used the system you will be asked to register by clicking on 'create an account'. Full instructions on making your submission are provided. You should receive an acknowledgement within a few minutes. Thereafter, the system will keep you informed of the process of your submission through refereeing, any revisions that are required, and a final decision.

Conflict of Interest

The *Zoological Journal of the Linnean Society* requires that all authors disclose any potential sources of conflict of interest. Any interest or relationship, financial or otherwise, that might be perceived as influencing an author's objectivity is considered a potential source of conflict of interest. These must be disclosed when directly relevant or indirectly related to the work that the authors describe in their manuscript. Potential sources of conflict of interest include but are not limited to patent or stock ownership, membership of a company board of directors, membership of an advisory board or committee for a company, and consultancy for or receipt of speaker's fees from a company. The existence of a conflict of interest does not preclude publication in this journal.

It is the responsibility of the corresponding author to review this policy with all authors and to collectively list in a cover letter to the Editor, in the manuscript (under the Acknowledgement section), and in the online submission system ALL pertinent commercial and other relationships. Corresponding authors will be asked to confirm whether or not a conflict of interest exists as part of the submission process.

Copyright

If your paper is accepted, the author identified as the formal corresponding author for the paper will receive an email prompting them to log into Author Services, where via the Wiley Author Licensing Service (WALS) they will be able to complete the license agreement on behalf of all authors on the paper.

For authors signing the copyright transfer agreement

If the OnlineOpen option is not selected the corresponding author will be presented with the copyright transfer agreement (CTA) to sign. The terms and conditions of the CTA can be previewed in the samples associated with the Copyright FAQs below: CTA Terms and Conditions http://authorservices.wiley.com/bauthor/faqs_copyright.asp

For authors choosing OnlineOpen

If the OnlineOpen option is selected the corresponding author will have a choice of the following Creative Commons License Open Access Agreements (OAA):

Creative Commons Attribution License OAA

Creative Commons Attribution Non-Commercial License OAA

Creative Commons Attribution Non-Commercial -NoDerivs License OAA

To preview the terms and conditions of these open access agreements please visit the Copyright FAQs hosted on Wiley Author Services http://authorservices.wiley.com/bauthor/faqs_copyright.asp and visit <http://www.wileyopenaccess.com/details/content/12f25db4c87/Copyright--License.html>

If you select the OnlineOpen option and your research is funded by The Wellcome Trust and members of the Research Councils UK (RCUK) or the Austrian Science Fund (FWF) you will be given the opportunity to publish your article under a CC-BY license supporting you in complying with your Funder

requirements. For more information on this policy and the Journal's compliant self-archiving policy please visit: <http://www.wiley.com/go/funderstatement>

Author material archive policy

All original hardcopy artwork for the three Linnean Society Journals will be returned to authors after publication. **Please note that, unless specifically requested, Wiley will dispose of all electronic material and any remaining hardcopy two months after publication.** If you require the return of any of this material, you must inform the editorial office upon submission.

Offprints

A PDF offprint of the online published article will be provided free of charge to the corresponding author, and may be distributed subject to the Publisher's terms and conditions. Paper offprints of the printed published article may be purchased if ordered via the method stipulated on the instructions that will accompany the proofs.

Manuscript preparation

Authors should aim to communicate ideas and information clearly and concisely, in language suitable for the moderate specialist. Papers in languages other than English are not accepted unless invited. When a paper has joint authorship, one author must accept responsibility for all correspondence; the full postal address, telephone and fax numbers, and e-mail address of the author who is to check proofs should be provided. **Please submit your manuscript in an editable format such as .doc or .rtf. If you submit your manuscript in a non-editable format such as PDF, this will slow the progress of your paper as we will have to contact you to request an editable copy.**

Papers should conform to the following general layout:

Title page

This should be uploaded as a separate file, designation 'Title Page'. It should include title, authors, institutions and a short running title. The title should be concise but informative, and where appropriate should include mention of family or higher taxon in the form: 'The Evolution of the Brown Rat, *Rattus norvegicus* (Rodentia: Muridae)'. A subtitle may be included, but papers in numbered series are not accepted. Names of new taxa should not be given in titles.

Abstract

This must be on a separate page. The abstract is of great importance as it may be reproduced elsewhere, and is all that many may see of your work. It should be about 100-200 words long and should summarize the paper in a form that is intelligible in conjunction with the title. It should not include references. The abstract should be followed by up to ten keywords additional to those in the title (alphabetically arranged and separated by hyphens) identifying the subject matter for retrieval systems.

Subject matter

The paper should be divided into sections under short headings. Except in systematic hierarchies, the hierarchy of headings should not exceed three. The Zoological Codes must be strictly followed. Names of genera and species should be printed in italic or underlined to indicate italic; do not underline suprageneric taxon names. Cite the author of species on first mention. Use SI units, and the appropriate symbols (mm, not millimetre; μm , not micron., s, not sec; Myr for million years). Use the negative index (m-1, l-1, h-1) except in cases such as 'per plant'. Avoid elaborate tables of original or derived data, long lists of species, etc.; if such data are absolutely essential, consider including them as appendices or as online-only supplementary material. Avoid footnotes, and keep cross references by page to an

absolute minimum. Please provide a full English translation (in square brackets) for any quoted matter that is not in English.

References

We recommend the use of a tool such as [EndNote](#) or [Reference Manager](#) for reference management and formatting.

EndNote reference styles can be searched for here:

<http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>

Reference Manager reference styles can be searched for here:

<http://www.refman.com/support/rmstyles.asp>

In the text, give references in the following forms: 'Stork (1988) said', 'Stork (1988: 331)' where it is desired to refer to a specific page, and '(Rapport, 1983)' where giving reference simply as authority for a statement. Note that names of joint authors are connected by '&' in the text. **When papers are by three authors, use all names on the first mention and thereafter abbreviate to the first name *et al.* For papers by four or more authors, use *et al.* throughout.**

The list of references must include all publications cited in the text and only these. Prior to submission, make certain that all references in the text agree with those in the references section, and that spelling is consistent throughout. In the list of references, titles of periodicals must be given in full, not abbreviated. For books, give the title, place of publication, name of publisher (if after 1930), and indication of edition if not the first. In papers with half-tones, plate or figure citations are required only if they fall outside the pagination of the reference cited. References should conform as exactly as possible to one of these four styles, according to the type of publication cited.

Burr FA, Evert RF. 1982. A cytochemical study of the wound-healing proteins in *Bryopsis hypnoides*. *Cytobios* 6: 199-215.

Gould SJ. 1989. *Wonderful life: the Burgess Shale and the nature of history*. New York: W.W. Norton.

Dow MM, Cheverud JM, Rhoads J, Friedlaender J. 1987b. Statistical comparison of biological and cultural/history variation. In: Friedlaender J, Howells WW, Rhoads J, eds. *Solomon Islands project: health, human biology, and cultural change*. New York: Oxford University Press, 265-281.

Gay HJ. 1990. The ant association and structural rhizome modifications of the far eastern fern genus *Lecanopteris* (Polypodiaceae). Unpublished D. Phil. Thesis, Oxford University.

Other citations such as papers 'in press' [i.e. formally accepted for publication] may appear on the list but not papers 'submitted' or 'in preparation'. These should be cited as 'unpubl. data' in the text with the names and initials of all collaborators. A personal communication may be cited in the text but not in the reference list. Please give all surnames and initials for unpublished data or personal communication citations given in the text.

In the case of taxonomic reviews, authors are requested to include full references for taxonomic authorities.

Give foreign language references in ordinary English alphabetic form (but copy accents in French, German, Spanish, etc.), if necessary transliterating in accordance with a recognized scheme. For the Cyrillic alphabet use British Standard BS 2979 (1958). If only a published translation has been consulted, cite the translation, not the original. Add translations not supplied by the author of the reference in square brackets.

Tables

Keep these as simple as possible, with few horizontal and, preferably, no vertical rules. When assembling complex tables and data matrices, bear the dimensions of the printed page (225 × 168 mm) in mind; reducing typesize to accommodate a multiplicity of columns will affect legibility.

Illustrations

These normally include (1) half-tones reproduced from photographs, (2) black and white figures reproduced from drawings and (3) diagrams. Use one consecutive set of Arabic numbers for all illustrations (do not separate 'Plates' and 'Text-figures' - treat all as 'Figures'). Figures should be numbered in the order in which they are cited in the text. Use upper case letters for subdivisions (e.g. Figure 1A-D) of figures; all other lettering should be lower case.

1. *Half-tones reproduced from photographs*

Increasingly, authors' original images are captured digitally rather than by conventional film photography. In these cases, please use settings on your equipment for the highest possible image quality (minimum 300dpi).

Desktop technology now allows authors to prepare plates by scanning photographic originals and then labelling them using graphics programs such as Adobe Illustrator. These are acceptable provided:

2. Resolution is a minimum of 300 dpi at the final required image size. The labelling and any line drawings in a composite figure should be added in vector format. If any labelling or line drawings are embedded in the file then the resolution must be a minimum of 800 dpi. Please note that vector format labelling will give the best results for the online version of your paper.
3. Electronic files are saved uncompressed as TIFF or EPS files.

In the case that it is not possible to provide electronic versions, please supply photographic prints with labelling applied to a transparent overlay or to a photocopy.

Grouping and mounting: when grouping photographs, aim to make the dimensions of the group (including guttering of 2 mm between each picture) as close as possible to the page dimensions of 168 × 225 mm, thereby optimizing use of the available space. Remember that grouping photographs of varied contrast can result in poor reproduction. If supplied as photographic prints, the group should be mounted on thin card. Take care to keep the surface of the prints clean and free of adhesive. Always provide overlays to protect the photographs from damage.

Lettering and numbering: If supplied as photographic prints, letters and numbers should be applied in the form of dry-transfer ('Letraset') letters, numbers, arrows and scale bars, but not measurements (values), to transparent overlays in the required positions, rather than to the photographs themselves; this helps to avoid making pressure marks on the delicate surface of the prints, and facilitates relabelling, should this be required. Alternatively, pencilled instructions can be indicated on duplicates or photocopies marked 'FOR LABELLING ONLY'. Self-adhesive labels should be avoided, but if they are used, they should not be attached directly to either photographs or overlays, but to photocopies, to indicate where they are to be positioned. Labelling will be inserted electronically by the typesetter in due course.

Colour: Online-only colour in figures is free of charge.

Black and white figures reproduced from drawings

These should be scanned at a minimum resolution of 800 dpi and supplied in TIFF format. Please note that JPEG, Powerpoint and doc files are not suitable for publication. If it is not possible to provide electronic versions, the figures supplied should be in black ink on white card or paper. Lines must be clean and heavy enough to stand reduction; drawings should be no more than twice page size. The maximum dimensions of published figures are 168 × 225 mm. Scale bars are the most satisfactory way of indicating magnification. Take account of proposed reduction when lettering drawings; if you cannot provide competent lettering, it may be pencilled in on a photocopy.

Diagrams

In most instances the author's electronic versions of diagrams are used and may be re-labelled to conform to journal style. These should be supplied as vector format Encapsulated PostScript (EPS) files. Please note that diagrams or graphs will not reproduce well in the online version of your paper unless they are in vector format due to low maximum screen resolution.

Type legends for Figures in numerical order on a separate sheet. Where a 'key' is required for abbreviations used in more than one Figure, this should be included as a section of the main text.

Authors whose manuscripts contain large phylogenies, and who feel that these cannot be represented well in the standard page format, may opt to pay for fold-out pages as part of their article (see the Fold-Out Agreement Form [here](#)). Please note that fold-out pages will be included only with the Editor's agreement.

Authors wishing to use illustrations already published must obtain written permission from the copyright holder before submitting the manuscript. Authors may, in the first instance, submit good xerox or photographic copies of figures rather than the originals.

Detailed instructions on preparing illustrations in electronic form are available [here](#).

Authors may be charged for alterations at proof stage (other than printer's errors) if they are numerous.

Supporting information

Authors wishing to submit material to be hosted as online supporting information should consult the author guidelines [here](#). Authors should note that the Editor may suggest that figures, tables, and lists not deemed necessary for the understanding of the paper should be published online as supplementary material.

Please follow these guidelines carefully:

- Include all parts of the text of the paper in a single .doc or .rtf file. The ideal sequence is: (1) Header (running heads; correspondence; title; authors; addresses; abstract; additional keywords, etc.). (2) Body of article. (3) Acknowledgements. (4) References. (5) Figure Legends. (6) Tables (for each table, the legend should be placed before the body of the table). (7) Appendices.
- Include all figure legends, and tables with their legends if available.
- **Do not embed figures in the text file**
- Do not use the carriage return (enter) at the end of lines within a paragraph.
- Turn the hyphenation option off.

- Specify any special characters used to represent non-keyboard characters.
- Take care not to use l (ell) for 1 (one), O (capital o) for 0 (zero) or ß (German esszett) for ß (beta).

Copyright

Authors receiving requests for permission to reproduce work published by the Linnean Society should contact Wiley Blackwell for advice.

Pre-submission English-language editing

Authors for whom English is a second language may choose to have their manuscript professionally edited before submission to improve the English. A list of independent suppliers of editing services can be found [here](#). All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.