

DANIEL FERNANDES DA SILVA

Revisão sistemática do gênero *Lachesis* Daudin, 1803
(SERPENTES: VIPERIDAE: CROTALINAE)



Dissertação apresentada à Coordenação de Pós-Graduação em Zoologia da
Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários
à obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas – Zoologia

Rio de Janeiro

2001

DANIEL FERNANDES DA SILVA

Revisão sistemática do gênero *Lachesis* Daudin, 1803
(SERPENTES: VIPERIDAE: CROTALINAE)

Banca examinadora:

Prof. Dr. Ronaldo Fernandes
(Presidente da Banca)

Prof. José Perez Pombo Júnior

Prof. Dr. Francisco Luis Franco

Rio de Janeiro, 14 de setembro de 2001.

Dissertação desenvolvida no Setor de Herpetologia, Departamento de Vertebrados, Museu Nacional, Rio de Janeiro.

Prof. Orientador: Ronaldo Fernandes

Instituição: Museu Nacional, Rio de Janeiro / UFRJ

Ficha Catalográfica

Fernandes, D. S.

Revisão sistemática do gênero *Lachesis* Daudin, 1803 (Serpentes: Viperidae: Crotalinae). Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional, 2001.

nº de págs. iniciais – viii + págs. da dissertação – 59.

Tese: Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia)

1. Taxonomia 2. Filogenia 3. Viperidae

4. *Lachesis*

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro – Museu Nacional

II. Teses

A todos os meus familiares, em especial ao meu pai e minha mãe que me incentivaram em todos os momentos.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho, especialmente:

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

Ao Prof. e amigo Francisco Luís Franco, grande Kiko, que foi o maior culpado por eu ter enveredado para o caminho acadêmico e sempre se colocou à disposição para qualquer dúvida que aparecesse. Obrigado também por fornecer todas as condições para o exame dos espécimens da coleção herpetológica do Instituto Butantan que foram indispensáveis para a realização deste trabalho.

Ao grande “Mestre” Joaquim Cavalheiro, seu “Quim” que sem dúvida nenhuma é o maior taxonomista de serpentes brasileiras no mundo e que eu tive a oportunidade de conviver e aprender muito durante os anos em que estagiei no Instituto Butantan. Seu “Quim” um grande abraço do fundo do coração!

Ao aprendiz do grande “Mestre”, o incomparável Valdir José Germano. Valdir véio, não tenho palavras pra te agradecer todos os galhos que você me quebrou durante estes anos, tanto aí no Buta como aqui no Museu Nacional. Valeu mesmo, muito obrigado e pode estar certo que ainda vou te atormentar por muito tempo. Aí, torna-se embaçado!!

À toda galera do Instituto Butantan: César “maluco” valeu pelas fotos e pela convivência aí no Buta, se cuida véio!! Ao papai Donizete: brigadão pelas discussões acadêmicas, etílicas e futebolísticas. Grande “Anão” valeu pelas ajudas do dia a dia e também pela assistência “logística” nas Interbios!!! Ao indispensável André Eterovic, por todas as suas piadas e também pelas discussões sérias que contribuíram muito para o meu aprendizado. Ao Marcelinho, Otávio Marques, Taís, Antônio Carlos, seu Zé Pedro, Selma, Amauri, grande Joãozinho, Giuseppe Puerto, Miriam, enfim, a todos da seção de Herpetologia do Buta. Muito obrigado e um abraço!!

À Maria de Fátima Furtado por facilitar os contatos com o pessoal da Costa Rica e por sempre se colocar à disposição para eventuais problemas.

A Hebert Ferrarezzi pelas discussões acerca de sistemática filogenética e também dos Viperidae que foram de suma importância para mim.

A Aníbal Melgarejo por permitir o exame de exemplares do Inst. Vital Brazil.

A Mahmood Sasa, Alejandro Solórzano, Rodrigo Aymerich e Federico Bolanos por possibilitar o exame do material da Costa Rica e também pelas informações sobre a biologia de *Lachesis* e sua distribuição na Costa Rica.

Ao Prof. João Alves pelos ensinamentos de estatística, ajuda na confecção do mapa e por aceitar ser fiador do apartamento que eu e o Pablo alugamos. Valeu!!

Ao Prof. Dante L. M. Teixeira pelas discussões políticas e zoológicas, pela ajuda na procura de bibliografias raras e localidades ímpares. Muito obrigado.

Ao Prof. Clóvis Castro (Lab. de Celenterologia) pelo uso do *scanner* de *slides*

Ao Prof. José Perez Pombal Jr. pelas inúmeras discussões zoológicas, políticas e futebolísticas. Pela amizade e pelos cafezinhos indispensáveis. Salve o Tricolor Paulista!!!

Aos Profs. Ulisses Caramaschi e Carlos Alberto pela convivência no laboratório e pelos conselhos na elaboração deste trabalho.

À galera do Museu: Henrique, Patrícia, Rondi (Salve o Tricolor Paulista!), Marcinha (viva as esponjas!), Adriana, Taís, Mabi, Renatão, Moita, Breno, Tartaruga, Elisa, Jaqueline, João, Edmundo, Paulinho (valeu ammigoo!!), Marcelo Napoli, Marcelo Soares. A todos um grande abraço e obrigado pela paciência.

Um agradecimento especial à Luciana B. Nascimento, pela grande amizade, conselhos, várias cervejas e, acima de tudo, paciência. Muitos beijos! Brigadão!

À Clarissa pela ajuda na confecção final do trabalho, leitura do mesmo e discussões futebolísticas. Beijinhos e Salve o Tricolor Paulista!!!

A Paulo Passos pelas discussões herpetológicas, cervejas e leitura da tese.

Ao grande Pablo que teve que me agüentar durante estes dois anos! Valeu meu!, ainda tomaremos várias! Um grande abraço. Salve o Tricolor Paulista!!!

Ao Prof., orientador e amigo Ronaldo Fernandes por aceitar ser meu orientador e pela convivência durante este período.

Finalmente, ao glorioso SÃO PAULO FUTEBOL CLUBE, time que muito me inspirou e que tantas alegrias me deu e ainda dará ao longo da minha vida.

RESUMO

O gênero *Lachesis* Daudin, 1803 foi dividido em seis populações para se avaliar o *status* taxonômico e as relações filogenéticas entre os táxons envolvidos. Foram usados caracteres relativos à morfologia externa e hemipênis. As espécies centroamericanas *L. melanocephala* e *L. stenophrys* são reconhecidas como espécies distintas e tiveram seu *status* taxonômico mantido. A espécie sulamericana *L. muta* é reconhecida como monotípica, sem a divisão em subespécies, baseado nos resultados obtidos através da análise filogenética e estatística. Tais resultados confirmam uma independência das linhagens da América Central em relação à América do Sul e são congruentes com outros estudos que utilizaram dados moleculares para inferir as relações filogenéticas dentro de *Lachesis*.

ABSTRACT

The genus *Lachesis* Daudin, 1803 was split-up in six populations in order to evaluate the taxonomic status and the phylogenetic relationships among such taxa. Characters of external morphology and hemipenis were used. The Central American species *L. melanocephala* and *L. stenophrys* are recognized as distinct species and had your taxonomic status maintained. The South American species *L. muta* is recognized as monotypic, without further differentiation in subspecies, based on the results obtained through the phylogenetic and statistical analysis. Such results confirm the independence of the Central American lineages in relation to the South American and are congruent with other studies based on molecular data to infer phylogenetic relationships in *Lachesis*.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	1
2. HISTÓRICO TAXONÔMICO.....	3
3. OBJETIVOS.....	4
4. MATERIAL E MÉTODO.....	4
4.1 Análise Estatística.....	7
4.2 Análise Filogenética.....	10
5. RESULTADOS.....	11
5.1 Análise Estatística.....	11
5.2 Análise Filogenética.....	23
5.3 Variação Geográfica no Gênero <i>Lachesis</i>	25
6.1 Taxonomia.....	27
6. DISCUSSÃO.....	36
6.1 Considerações Biogeográficas.....	40
7. CONCLUSÕES.....	43
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	44
APÊNDICE I.....	52
APÊNDICE II.....	54
APÊNDICE III.....	55

1. INTRODUÇÃO

A família Viperidae caracteriza-se por seus integrantes compartilharem dentição solenóglifa, ou seja, maxilar muito reduzido e bastante móvel com um par de grandes presas tubulares (McDOWELL, 1987; FERRAREZZI, 1994). Contém cerca de 30 gêneros de serpentes distribuídos em quatro linhagens reconhecidas: Azemiopinae, Causinae, Viperinae e Crotalinae (HOGE & ROMANO-HOGE, 1981a, 1981b, CADLE, 1992; GREENE, 1997), ainda que alguns autores como McDOWELL (1987) e PARKINSON (1999) não reconheçam a subfamília Causinae, preferindo colocar o gênero *Causus* dentro da subfamília Viperinae.

Dentre as subfamílias de Viperidae, somente os representantes de Crotalinae são encontrados na região Neotropical (HOGE & ROMANO HOGE, 1981b; FERRAREZZI, 1994). As serpentes da subfamília Crotalinae são prontamente reconhecidas por possuírem fosseta loreal, um órgão termo-sensorial (McDOWELL, 1987; FERRAREZZI, 1994). Os primeiros trabalhos sistemáticos modernos alocaram de 5 a 10 gêneros nesta subfamília (BRATTSTROM, 1964; BURGER, 1971). Posteriormente novos arranjos taxonômicos foram feitos com proposição de novos gêneros (CAMPBELL & LAMMAR, 1989, CAMPBELL & SOLÓRZANO, 1992; WERMAN, 1992; GUTBERLET & CAMPBELL, 2001). Atualmente são reconhecidos 20 gêneros de Crotalinae contendo cerca de 140 espécies (KRAUS *et al.*, 1996; PARKINSON, 1999; GUTBERLET & CAMPBELL, 2001). O monofiletismo dos Crotalinae do Novo Mundo foi contestado por alguns autores que sugerem mais de uma invasão deste grupo no continente através do estreito de Bering (BRATTSTROM, 1964; GLOYD & CONANT, 1990). Entretanto, análises recentes utilizando ADN mitocondrial apontam para o monofiletismo do grupo, sugerindo uma origem dos Crotalinae no Velho Mundo com uma única invasão no Novo Mundo sem um retorno posterior para a Ásia (KRAUS *et al.* 1996; PARKINSON 1999; VIDAL *et al.*, 1999). Diversos autores tentaram estabelecer as relações filogenéticas intergenéricas dentro de Crotalinae, porém o *status* taxonômico e a posição filogenética de alguns grupos não estão satisfatoriamente corroborados (WERMAN, 1992, 1999; KNIGHT & MINDELL, 1993; KRAUS *et al.*, 1996; CULLINGS *et al.*, 1997; PARKINSON, 1999; VIDAL, 1999).

O gênero *Lachesis* Daudin, 1803, encerra três espécies: *Lachesis muta* (Linnaeus, 1766), *Lachesis stenophrys* Cope, 1876 e *Lachesis melanocephala* Solórzano & Cerdas, 1986 (ZAMUDIO & GREENE, 1997). *Lachesis muta* possui duas subespécies: *L. m. muta* (Linnaeus,

1766) e *L. m. rhombeata* Wied, 1824 (ZAMUDIO & GREENE, 1997). A subespécie tipo distribuí-se pelas florestas equatoriais do Brasil, Guianas, Venezuela, Trinidad & Tobago, Bolívia, Peru e na vertente Pacífica do Equador e Colômbia (PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970). *L. m. rhombeata* é registrada para a Mata Atlântica, do Rio de Janeiro até o Ceará (BORGES-NOJOSA, 1999). *Lachesis stenophrys* é encontrada na vertente Atlântica da Costa Rica, Panamá e sul da Nicarágua, enquanto *Lachesis melanocephala* distribuí-se pela Costa Pacífica do sudeste da Costa Rica (RIPA, 1994). As principais características morfológicas externas para diagnosticar este gênero estão presentes na cauda e nas escamas dorsais. A cauda, na sua parte distal, apresenta escamas pequenas e eriçadas inclusive na região subcaudal. As escamas dorsais são verrucosas, quase piramidais (HOGE & ROMANO, 1973; CAMPBELL & LAMAR, 1989). O posicionamento do gênero *Lachesis* em relação aos outros crotalíneos do Novo Mundo ainda é incerto. Segundo a análise filogenética de WERMAN (1992), o gênero *Lachesis* aparece em posição basal dentre os Crotalinae do Novo Mundo. As espécies proximamente relacionadas a ele nesta hipótese filogenética são: *Atropoides nummifer*, *Atropoides picadoi*, *Cerrophidion godmani* e *Porthidium nasutum*. Dentre estes, o gênero que mais se assemelha com *Lachesis*, na morfologia externa e anatomia, é *Atropoides*, como observável na matriz de WERMAN (1992). KRAUS *et al.* (1996) colocam *Lachesis* em posição incerta em relação aos demais gêneros. A topologia encontrada por VIDAL *et al.* (1997) coloca *Lachesis* como grupo irmão de um clado formado por (*Bothriechis* + *Crotalus*). PARKINSON (1999) coloca *Lachesis* como grupo irmão de *Bothriechis lateralis* e *B. nigroviridis*. VIDAL *et al.* (1999) propõe o relacionamento de *Lachesis* com *Bothrops* e *Bothriopsis*. Embora o relacionamento com os demais gêneros seja incerto, o monofiletismo de *Lachesis* foi corroborado em todos estes trabalhos.

ZAMUDIO & GREENE (1997) realizaram uma análise filogenética dos táxons do gênero *Lachesis*, por sequência de ADN mitocondrial, utilizando *Atropoides nummifer* e *Agkistrodon contortrix* como grupos externos. Trabalharam com amostras de *Lachesis stenophrys*, *L. melanocephala* e *L. muta*, as duas primeiras elevadas à categoria de espécie neste mesmo trabalho. Os resultados sugerem a independência das linhagens das espécies da América Central como espécies distintas entre si e das populações da América do Sul. Mostram também que as populações do Mato Grosso (*L. m. muta*) são mais próximas das litorâneas (*L. m. rhombeata*) que daquelas do Suriname ou Equador (*L. m. muta*), evidenciando problemas taxonômicos a serem resolvidos. Este trabalho corrobora algumas sugestões de outros autores

como RIPA (1994) que cita que as subespécies da América Central são bem distintas entre si e das demais da América do Sul, demonstrando uma forte diferenciação entre estas duas biotas (América Central e América do Sul) como já constatado por outros autores (CADLE, 1985; CROTHER *et al.*, 1992).

Como visto em RIPA (1994) e ZAMUDIO & GREENE (1997), as espécies da América Central são bem distintas entre si e das demais populações da América do Sul. Não é o mesmo caso de *Lachesis muta muta* e *L. m. rhombeata*, pois tanto CAMPBELL & LAMAR (1989) quanto RIPA (1994), não estão certos da validade de *L. m. rhombeata* em relação à subespécie tipo, como reconhecidas por WIED (1824), HOGE (1966) ou HOGE & ROMANO (1978).

2. HISTÓRICO TAXONÔMICO

Crotalus mutus foi descrita por Linnaeus em 1766 tendo como localidade tipo o Suriname. DAUDIN (1803) criou o gênero *Lachesis* para alocar a espécie *Crotalus mutus* Linnaeus, 1766. WIED (1824) descreveu *Lachesis rhombeata*, designando como localidade tipo, Brasil. Cope (1876) descreveu *Lachesis stenophrys* para a localidade de Sipúrio, Costa Rica. BOULENGER (1896) colocou *Lachesis rhombeata* na sinonímia de *L. muta*. Na sua revisão das serpentes da Costa Rica, TAYLOR (1951) propôs a validade, na categoria de subespécie, de *Lachesis muta stenophrys* Cope, 1876 e, conseqüentemente, *L. m. muta* (Linnaeus, 1766) como subespécie nominal. HOGE (1966) descreveu *Lachesis muta noctivaga*, dando como localidade tipo a cidade de Vitória, Espírito Santo. Este nome foi aceito por PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970) e sinonimizado com *L. muta rhombeata* por HOGE & ROMANO (1978) onde ele ainda propõe a restrição da localidade tipo deste táxon para Vitória, Espírito Santo. VANZOLINI (*in* PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1986) aceita as propostas de HOGE & ROMANO (1978). Em 1986, SOLÓRZANO & CERDAS descrevem *Lachesis muta melanocephala* cuja localidade tipo é a região sudeste da Costa Rica. ZAMUDIO & GREENE (1997) elevaram *L. muta stenophrys* e *L. muta melanocephala* à categoria de espécies distintas, o mesmo não ocorrendo com os táxons da América do Sul.

3. OBJETIVOS

Os objetivos deste trabalho são:

- Testar a validade dos táxons atualmente reconhecidos para o gênero *Lachesis* através da análise da morfologia externa e hemipênis;
- Verificar a existência de novos táxons não conhecidos pela ciência;
- Fazer a análise filogenética dos táxons envolvidos;
- Redefinir as áreas de ocorrência dos táxons encontrados.

4. MATERIAL E MÉTODO

Foram examinados 266 exemplares (Apêndice I) provenientes das Coleções Herpetológicas do Instituto Butantan, São Paulo (IB), Museu Nacional, Rio de Janeiro (MNRJ), Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém (MPEG), Universidade Federal do Ceará, Fortaleza (UFC), Museu de Ciências e Tecnologia da PUC-RS, Porto Alegre (MCP), Instituto Vital Brazil, Niterói (IVB), Instituto Clodomiro Picado, San Jose, Costa Rica (ICP), Museu de Zoologia da Universidade da Costa Rica, San Jose, Costa Rica (UCR).

Os caracteres observados são relacionados à morfologia externa e hemipênis, sendo que a nomenclatura para a descrição do último segue DOWLING & SAVAGE (1960) e MYERS & CAMPBELL (1981). Definições e abreviaturas dos caracteres seguem abaixo:

1) número de fileiras de escamas dorsais anteriores (DORA): contagens feitas à distância de uma cabeça da articulação quadrado-mandibular;

2) número de fileiras de escamas dorsais no meio do corpo (DORM): contagens feitas na região mediana do corpo;

3) número de fileiras de escamas dorsais posteriores (DORP): contagens feitas à distância de uma cabeça da parte média da cloaca;

4) número de escamas ventrais (VENTR): contagens efetuadas segundo o método de DOWLING (1951);

5) número de escamas subcaudais (SC): contadas segundo o método descrito por PETERS (1964), até o início das fileiras de escamas eriçadas;

6) número de fileiras de escamas eriçadas (TE): escamas em formato de espinhos, localizadas após as subcaudais normais. Observou-se a presença da escama terminal como indicadora de cauda íntegra;

7) número de escamas supralabiais (SL): situadas entre a escama rostral e o canto posterior da boca (região rictal);

8) número de escamas infralabiais (IL): situadas entre a escama sinfissal e o canto posterior da boca (região rictal);

9) placa lacunolabial (LL.): ausente (a) ou presente (y): forma-se a partir da junção da segunda escama supralabial com a escama prelacunal (que forma a borda anterior da fosseta loreal);

10) número de fileiras de escamas subfoveais (FSUBFO): situadas entre as escamas lacunais e supralabiais, segundo definição de KLAUBER (1972);

11) número de escamas intersupraoculares (ISUPO): localizadas entre as escamas supraoculares (esquerda e direita), contadas na menor distância;

12) número de escamas suboculares (SUBO): situadas abaixo dos olhos contatando a órbita ocular;

13) número de escamas interoculolabiais (IOL): localizadas entre o olho e as supralabiais, contadas segundo o método descrito por KLAUBER (1972);

14) número de escamas prefoveais (FO): bordeadas pelas escamas supralabiais, nasais, loreais, lacunais e subfoveais, quando presentes;

15) número de escamas cantais (CAN): localizadas nas bordas laterais da superfície dorsal da cabeça, entre as escamas internasais e supraoculares;

16) número de escamas interrictais (IRIC): situadas na superfície dorsal da cabeça, entre a última supralabial de cada lado da mesma. Contagem inclui tais supralabiais;

17) escama loreal (LO): inteira (0) ou fragmentada (1): situada entre a escama preocular superior e a escama pós-nasal;

18) escama rostral (RO): mais alta que larga (0) ou mais larga que alta (1): localizada entre o primeiro par de escamas supralabiais.

19) número de escamas preoculares (PREO): uma (0) ou duas (1): situadas à frente da órbita ocular;

20) escama preocular/supralacunal (PREO/SLAC): fundida (0) ou separada (1): escama preocular inferior pode apresentar-se fundida ou separada da escama supralacunal, que forma a borda dorsal da fosseta loreal;

21) escamas parietais (PA): quilhadas (0) ou tuberculadas (1);

22) escamas internasais (INA): distintas das escamas adjacentes (0) ou não distintas (1);

23) escamas prenasais (PRENA): pequenas (0) ou largas (1);

24) escama pós-nasal (POSNA): contata primeira escama supralabial (0) ou não contata (1);

25) escama sublacunal (SUBLAC): inteira (0) ou dividida (1): situada posteriormente à escama prelacunal;

26) sulco mentoniano (M): foram contados o número total de escamas que o formam, incluindo o primeiro par de escamas infralabiais;

27) sulco mentoniano-infralabial (ILSM): menor número de escamas entre a primeira escama gular após o término do sulco mentoniano e as escamas infralabiais de ambos os lados;

28) gular-ventral (GV): menor número de escamas entre a primeira escama gular depois do sulco mentoniano e a primeira escama ventral. Para este caráter a primeira escama ventral é considerada aquela que é mais larga que alta;

29) largura da faixa postocular (LFX): número de fileiras de escamas transversais à faixa, na sua porção mais larga.

30) espinhos basais e laterais do hemipênis: menos de 15 espinhos por lobo distribuídos espaçadamente (0); 25 a 50 espinhos por lobo (1); mais de setenta espinhos por lobo (2);

31) cálices nas superfícies laterais do hemipênis: restrito à parte apical (0); estendendo-se praticamente até a base do hemipênis (1);

32) padrão de colorido da cabeça: cabeça com manchas bem definidas tornando o dorso mais escuro (0); cabeça com manchas pouco conspícuas dando um aspecto mais claro ao dorso (1); cabeça praticamente despigmentada apresentando pontuações escuras esparsas (2); cabeça completamente preta (3);

33) padrão de colorido das manchas dorsais ao longo do corpo: manchas losangulares formando barras laterais verticais (0); manchas losangulares não formando barras verticais (1)

4.1 Análise Estatística

Devido ao fato de muitos caracteres não possuírem uma gama de variação suficiente para justificar o pressuposto de normalidade, nem todos puderam ser incluídos nas análises estatísticas. O seguinte conjunto de 14 caracteres foi utilizado: número de escamas dorsais (três contagens), ventrais, subcaudais, escamas eriçadas da cauda, supralabiais, infralabiais, intersupraoculares, interrectais, sulco mentoniano, sulco mentoniano-infralabial, gular-ventral e largura da faixa pós-ocular.

O gênero *Lachesis* foi dividido em seis grupos, correspondentes às populações ao norte do rio Amazonas, Mata Atlântica, região do estado do Mato Grosso, sul do rio Amazonas, costa Atlântica da América Central e costa Pacífica da América Central. Os grupos foram definidos baseados em dados na literatura (RIPA, 1994; ZAMUDIO & GREENE, 1997) e também em determinados obstáculos naturais que podem exercer alguma barreira efetiva para os táxons em questão.

Primeiramente foram utilizados dois métodos de análise, além da análise descritiva tradicional dos dados: análise discriminante (REYMENT, 1991) e análise de variância multivariada (MANOVA) (ZAR, 1999). A análise discriminante tem sido frequentemente utilizada em estudos taxonômicos (REYMENT, 1991). Esta técnica é baseada no princípio da combinação linear, onde os eixos sofrem um deslocamento e/ou rotação maximizando as diferenças entre as populações. Quanto maior forem as diferenças entre a variação entre os grupos, dividida pela variação dentro de cada um dos grupos, melhor será a discriminação das n populações em questão (MANLY, 1993).

A análise de variância (ANOVA) permite a comparação entre médias oriundas de diversas populações e a determinação, se possível, do grau de significância das diferenças entre estas médias (ZAR, 1999). Neste estudo, foram empregadas diversas variáveis, sendo necessária uma análise de variância multivariada (MANOVA). Neste caso, é avaliada a diferença entre os centróides (que correspondem à média de todas as variáveis) de cada população (ZAR, 1999). Foram feitas também comparações planejadas entre diferentes populações para se verificar a existência de diferenças significativas entre elas. A análise de variância multivariada foi utilizada também para se verificar a existência de dimorfismo sexual dentro de cada uma das populações definidas. Como a população da costa Pacífica da América Central tem poucos exemplares, esta

foi analisada baseada nos resultados obtidos através das demais populações. Adicionalmente, foram testados os pressupostos da análise de variância, através do teste de Levene, para a homocedasticidade, e da inspeção gráfica, para o caso da normalidade.

Um terceiro tipo de análise foi utilizada para se observar como os grupos se relacionam entre si, ou seja, o quanto os grupos se distanciam um do outro. Para isto foi utilizada a distância de Mahalanobis que consiste em uma medida geral de distância entre os diferentes grupos, fornecendo o nível de significância de tais distâncias (KLEINBAUM *et. al.*, 1988). Estas medidas são calculadas a partir de uma matriz de covariância baseada nas médias dos diferentes grupos. Esta distância foi escolhida justamente por levar em conta a correlação entre as variáveis, ou seja, no caso de duas variáveis serem altamente correlacionadas elas não ocasionarão um resultado tendencioso na análise (MANLY, 1993).

Dendrogramas foram construídos através de dois tipos de análises de agrupamento para visualização do relacionamento entre as populações. Os métodos utilizados foram a análise de UPGMA (análise de agrupamento hierárquico por grupos de pares sem peso de uma matriz de distâncias) e o *neighbor-joining*. Ambos os métodos utilizam a matriz de similaridade obtida através do teste da distância de Mahalanobis para agrupar as diferentes populações. No método UPGMA as árvores são construídas agrupando o par de populações com menor distância entre si, seguidos pelos grupos mais distantes. Os novos agrupamentos são formados baseados na média das distâncias dos agrupamentos já formados em relação às populações que ainda não foram agrupadas. Assume-se que a árvore formada é ultramétrica, ou seja, a distância entre o ancestral e todos os seus descendentes é a mesma (SWOFFORD *et al.*, 1996). O método *neighbor-joining* baseia-se numa matriz de distância que sofre uma modificação segundo o algoritmo de SAITOU & NEI (1987). Ao contrário da análise de UPGMA, este método trabalha com os nós da árvore ao invés dos grupos terminais e não assume que a árvore seja ultramétrica, ou seja, a “quantidade” de divergência entre as linhagens não precisa ser a mesma (SWOFFORD *et al.*, 1996).

Em uma análise posterior as populações da América do Sul, independente da procedência dos espécimens, foram rearranjadas com base unicamente no padrão de colorido da cabeça, a saber, dorso da cabeça com manchas bem definidas tornando o dorso mais escuro (padrão “rhombeata”) ou, dorso da cabeça com manchas pouco conspícuas dando um aspecto mais claro ao dorso (padrão “muta”). Este critério foi utilizado pois as subespécies sulamericanas

são diagnosticadas principalmente segundo este critério (HOGE, 1966; CAMPBELL & LAMAR, 1989; RIPA, 1994). Estes grupos foram submetidos então a uma análise discriminante e também de variância multivariada conjuntamente com as populações da América Central (padrão “*stenophrys*” e “*melanocephala*”). Posteriormente os indivíduos procedentes do estado do Mato Grosso foram identificados no gráfico para se observar a sua distribuição e compará-la ao resultado da primeira análise discriminante. Foi identificada também a procedência de cada exemplar no gráfico para se verificar a existência de algum padrão geográfico de distribuição dos exemplares.

Para testar a robustez dos resultados obtidos através das análises acima descritas foi utilizado o método de *bootstrap* (MANLY, 1991). Este método consiste em fazer k reamostragens com reposição da sua amostra original, ou seja, cria-se uma nova matriz com n indivíduos escolhidos aleatoriamente dentro da sua amostra original. Cada reamostragem é comparada com o valor da sua amostra original de dados e cria-se uma distribuição de valores obtidos através do *bootstrap*. A partir desta distribuição são realizados os testes de significância e obtidos os intervalos de confiança permitindo uma avaliação mais precisa dos resultados (MANLY, 1991). O número de interações ou reamostragens (k) utilizados neste trabalho para as diferentes análises foi de um mil.

Tanto a análise de variância multivariada quanto a análise discriminante permitem a averiguação de quais variáveis influenciaram significativamente os resultados obtidos. Tais variáveis são estatisticamente relevantes, porém muitas vezes estas não o são biologicamente, pois o nível de sobreposição que ocorre entre as populações é muito alto tornando difícil uma caracterização, com base em caracteres de foliose, destas populações. Para se estabelecer quais as variáveis biologicamente relevantes foi analisado, com base nos dados da estatística descritiva, o intervalo de confiança para cada uma delas e este valor foi comparado entre as diferentes populações que foram confrontadas na análise de variância multivariada. Quando estes intervalos não se sobrepunham as variáveis foram consideradas relevantes, caso contrário, não foram utilizadas para fins taxonômicos.

O nível de significância adotado para todos os testes, exceto para as comparações planejadas de análise de variância multivariada, foi de 0,05. Para as comparações planejadas foi utilizado o nível de significância de 0,01 adotando uma postura mais conservadora de acordo com SOKAL & ROHLF (1995).

4.2 Análise filogenética

Para se obter uma hipótese filogenética de relacionamento entre os táxons em questão, bem como determinar o monofiletismo de tais táxons, foi realizada uma análise de parcimônia (KLUGE & FARRIS, 1969; FARRIS & KLUGE, 1986) através do programa PAUP* 4.0 (SWOFFORD *et al.*, 1996). Os táxons terminais utilizados foram as seis populações de machos definidas na análise estatística. A polaridade dos caracteres foi determinada pelo enraizamento das árvores através do método de grupo externo (NIXON & CARPENTER, 1993). As espécies utilizadas como grupo externo foram *Botriechis lateralis*, *Botriechis nigroviridis* e *Atropoides nummifer*. Estes táxons foram escolhidos baseados nas análises de WERMAN (1992), ZAMUDIO & GREENE (1997) e, principalmente, PARKINSON (1999). A busca pelas árvores mais parcimoniosas se deu através da opção *branch and bound* (HENDY & PENNY, 1982). Para se estimar o grau de suporte dos ramos obtidos nas árvores foi utilizado o método de *bootstrap* (FELSENSTEIN, 1985) com cinco mil replicações. Paralelamente foi calculado o índice de decaimento para avaliar o suporte de cada ramo encontrado (BREMER, 1988). Este índice indica a quantidade de passos adicionais necessários para que determinado clado encontrado na árvore mais parcimoniosa se colapse. Os caracteres utilizados foram baseados em WERMAN (1992), CAMPBELL & SOLÓRZANO (1992) e GUTBERLET (1998). Caracteres que não apresentaram variação tanto no grupo interno, quanto no grupo externo (17-19;23-24), não foram utilizados na análise filogenética.

Os caracteres merísticos que apresentaram sobreposição entre os táxons (1-5; 7-8; 10-16; 26-29) foram codificados segundo o método de THIELE (1993). Neste método os dados brutos são transformados através da função $\log(a + 1)$ para diminuir a disparidade entre os táxons em relação à variância. Posteriormente foi calculada a mediana de cada um dos caracteres para cada táxon, como pode ser visto no apêndice II. A mediana foi utilizada para evitar o efeito de *outliers* na análise e cada valor foi colocado na seguinte fórmula:

$$X = 25 \cdot \frac{x - \min}{\max - \min},$$

onde x = mediana de cada caráter para cada um dos táxons; \min = menor valor de um dado caráter considerando todos os táxons conjuntamente e \max = maior valor de um dado caráter considerando todos os táxons conjuntamente.

O número 25 corresponde aos diferentes estados que um caráter pode apresentar. Cada um deles corresponde a uma letra do alfabeto (os estados são ordenados de “a” até “z”). O resultado obtido através do cálculo desta fórmula é arredondado para se chegar ao número inteiro mais próximo do valor conseguido, sendo que cada letra corresponde a um número inteiro (ex: a=0; b=1; ... z=25). Tais caracteres possuem um peso 25 vezes maior do que os caracteres binários, sendo assim os últimos receberam um peso de 25 para que todos os caracteres tenham aproximadamente o mesmo peso (GUTBERLET, 1998).

O caráter número 9 apresentou polimorfismo e foi tratado segundo o método de frequência (WIENS, 1995, 2000). O método baseia-se na frequência em que cada um dos estados de um caráter aparece em determinado táxon. Sendo assim, cada letra (variando de a até y) corresponde a um determinado intervalo de frequência (ex: a=0-3%; b=4-7%....y=96-100%). Os intervalos são de 4%, com exceção da letra y que abrange um intervalo de 5%. A exemplo dos caracteres merísticos com sobreposição, esta análise dá um peso muito maior para estes caracteres em detrimento dos caracteres binários, portanto, como já dito anteriormente, estes últimos caracteres receberam peso 25 para que todos tenham aproximadamente o mesmo peso. Desta maneira, o caráter polimórfico possui um peso um pouco menor em relação aos demais, porém isto é preferível devido ao maior grau de homoplasias que são geradas por tais caracteres (WIENS, 1995; GUTBERLET, 1998). O caráter 32 é polimórfico e multiestado, não sendo possível seu tratamento segundo o método de WIENS (1995, 2000). Para este caráter foi adotado o método de maioria (JOHNSON *et al.*, 1989) que consiste em codificar o estado mais frequente de um determinado caráter para um dado táxon. Este método chega a resultados próximos ao método de frequência (WIENS, 1995, 2000). Os caracteres binários e multiestados (não merísticos) foram tratados como não ordenados, os demais foram tratados ordenadamente devido a restrições do método (THIELE, 1993; WIENS, 1995)

5. RESULTADOS

5.1 Análise estatística

A análise de variância multivariada demonstrou que o gênero *Lachesis* apresenta dimorfismo sexual para todas as populações analisadas (Tabela I). Devido a este fator, machos e fêmeas foram analisados separadamente.

Tabela I. Análise de variância multivariada para verificar dimorfismo sexual nas populações do gênero *Lachesis*. MT= Mato Grosso; SA= sul do rio Amazonas; MA= Mata Atlântica; NA= norte do rio Amazonas; ACA= América Central costa Atlântica; ACP= América Central costa Pacífica.

População	Wilks' lambda	Distribuição F	Nível de significância
MT	W=0,4923	F=3,0199	P<0,01
SA	W=0,4216	F=5,1930	P<0,01
MA	W=0,6115	F=2,4048	P=0,01
NA	W=0,3593	F=2,8025	P=0,02
ACA+ACP	W=0,3332	F=3,0012	P=0,01

A análise de variância multivariada entre todas as populações conseguiu discriminá-las tanto para fêmeas ($w=0,0068$; $p<0,01$; $n=110$) (Tabela II) quanto para machos ($w=0,0165$; $p<0,01$; $n=155$) (Tabela III). Posteriormente a população ao sul do rio Amazonas foi confrontada com a população ao norte do rio Amazonas e a diferença não foi significativa para as fêmeas ($w=0,3782$; $p<0,05$; $n=38$), porém para machos a diferença foi significativa ($w=0,4311$; $p<0,01$; $n=67$). No caso dos machos as variáveis que contribuíram para este resultado foram: número de dorsais anteriores, subcaudais, intersupraoculares, interrietais, mentonianas e largura da faixa pós-ocular. A população do Mato Grosso foi significativamente diferente do conjunto das populações ao norte e sul do rio Amazonas, tanto para fêmeas ($w=0,4610$; $p<0,01$; $n=58$), quanto machos ($w=0,48156$; $p<0,01$; $n=103$). As principais variáveis para as fêmeas foram: número de dorsais posteriores, ventrais, intersupraoculares e largura da faixa pós-ocular. Para os machos o número de escamas ventrais, escamas eriçadas da cauda, infralabiais, interrietais, sulco mentoniano-infralabial, gular-ventral e largura da faixa pós-ocular contribuíram para o resultado. A população da Mata Atlântica também foi significativamente diferente do conjunto das populações ao norte e sul do rio Amazonas, tanto para fêmeas ($w=0,2679$; $p<0,01$; $n=73$), quanto para machos ($w=0,3376$; $p<0,01$; $n=100$). O número de dorsais anteriores, dorsais no meio do corpo, ventrais, subcaudais, escamas eriçadas, sulco mentoniano-infralabial e largura da faixa pós-ocular foram responsáveis por esta discriminação no caso das fêmeas. Para os machos as principais variáveis foram: número de escamas dorsais no meio do corpo, ventrais, subcaudais, escamas eriçadas, interrietais, gular-ventral e largura da faixa pós-ocular. A população do Mato Grosso foi significativamente diferente da população da Mata Atlântica no caso das fêmeas ($w=0,2544$; $p<0,01$; $n=55$) e dos machos ($w=0,2255$; $p<0,01$; $n=69$). Contribuíram para este resultado, nas populações de fêmeas, o número de dorsais anteriores, dorsais no meio do corpo, dorsais posteriores, ventrais, escamas eriçadas, sulco mentoniano-infralabial e gular-ventral. Nos machos

as variáveis significativas foram: número de dorsais no meio do corpo, ventrais, subcaudais, escamas eriçadas, infralabiais e gular-ventral.

Tabela II. Análise de variância multivariada e comparações planejadas entre as populações de fêmeas de *Lachesis*. MT= Mato Grosso; SA= sul do rio Amazonas; MA= Mata Atlântica; NA= norte do rio Amazonas. As abreviaturas das variáveis são: Dora= número de dorsais anteriores; Dorm= número de dorsais no meio do corpo; Dorp= número de dorsais posteriores; Ilsm= sulco mentoniano-infralabial; Isupo= intersupraocular; Lfx= largura da faixa pós-ocular; Sc= número de subcaudais; Te= número de escamas eriçadas na cauda; Ventr= número de escamas ventrais. Os níveis de significância em negrito são significativos.

Populações	Wilks' Lambda	Distribuição F	Nível de significância	n da amostra	Variáveis significativas
TODAS	0,0068	11,5711	P<0,01	110	-
SA x NA	0,3782	2,7007	P<0,05	38	Dora, Sc, Isupo, Lfx
MT x (SA+NA)	0,4610	7,5995	P<0,01	58	Dorp, Ventr, Isupo, Lfx
MA x (SA+NA)	0,2679	17,7655	P<0,01	73	Dora, Dorm, Ventr, Sc, Te, Ilsm, Lfx
MT x MA	0,2544	8,3717	P<0,01	55	Dora, Dorm, Dorp, Ventr, Te, Ilsm, Gv

Tabela III. Análise de variância multivariada e comparações planejadas entre as populações de machos de *Lachesis*. MT= Mato Grosso; SA= sul do rio Amazonas; MA= Mata Atlântica; NA= norte do rio Amazonas. As abreviaturas das variáveis são: Dora= número de dorsais anteriores; Dorm= número de dorsais no meio do corpo; Gv= gular-ventral; Il= número de infralabiais; Ilsm= sulco mentoniano-infralabial; Iric= interictais; Isupo= intersupraocular; Lfx= largura da faixa pós-ocular; Sc= número de subcaudais; Te= número de escamas eriçadas na cauda; Ventr= número de escamas ventrais. Os níveis de significância em negrito são significativos.

Populações	Wilks' Lambda	Distribuição F	Nível de significância	n da amostra	Variáveis significativas
TODAS	0,0165	13,8590	P<0,01	155	-
SA x NA	0,4311	5,38	P<0,01	67	Dora, Sc, Isupo, Iric, M, Lfx
MT x (SA+NA)	0,48156	11,3457	P<0,01	103	Ventr, Te, Il, Iric, Ilsm, Gv, Lfx
MA x (SA+NA)	0,3376	20,6778	P<0,01	100	Dorm, Ventr, Sc, Te, Iric, Gv, Lfx
MT x MA	0,2255	14,5307	P<0,01	69	Dorm, Ventr, Sc, Te, Il, Gv

A análise discriminante conseguiu discriminar as populações de fêmeas de *Lachesis* através das duas primeiras funções discriminantes que responderam por cerca de 90% de toda a variação encontrada entre as populações. A combinação da terceira função discriminante com a primeira ou segunda não conseguiu uma boa discriminação. As variáveis que contribuíram para tal resultado foram principalmente o número de escamas ventrais, número de intersupraoculares, gular-ventral e largura da faixa pós-ocular (Tabela IV). No caso dos machos as duas primeiras funções discriminantes responderam por cerca de 89% da variação. Novamente a combinação da terceira função discriminante com a primeira ou segunda não conseguiu boa discriminação. As principais variáveis foram o número de escamas ventrais, gular-ventral, número de supralabiais, sulco mentoniano-infralabial e largura da faixa pós-ocular (Tabela V).

Tabela IV. Análise discriminante das populações de fêmeas de *Lachesis*. Porcentagem da variação explicada por cada função discriminante e vetores de correlação, independente do sinal, de cada variável em relação às duas principais funções discriminantes. Dora= número de dorsais anteriores; Dorm= número de dorsais no meio do corpo; Dorm= número de dorsais posteriores; Gv= gular-ventral; Il= número de infralabiais; Iism= sulco mentoniano-infralabial; Iric= interictais; Isupo= intersupraoculares; Lfx= largura da faixa pós-ocular; M= número de escamas que formam o sulco mentoniano; Sc= número de subcaudais; Sl= número de supralabiais; Te=número de escamas eriçadas na cauda; Ventr= número de escamas ventrais. As variáveis mais correlacionadas aos eixos estão em negrito.

Função discriminante	Primeira função	Segunda função
% da variação	74,23	15,45
Dora	0,1358	-0,1632
Dorm	-0,1712	-0,1704
Dorp	-0,2259	0,2140
Ventr	0,5249	-0,0127
Sc	-0,0787	-0,0835
Te	0,1406	-0,0877
Sl	-0,1491	0,1750
Il	0,2835	-0,0219
Isupo	0,3662	0,0683
Iric	0,1311	0,0263
M	-0,0929	0,0022
Iism	-0,1334	-0,0501
Gv	0,4554	-0,0894
Lfx	-0,3347	0,9147

Tabela V. Análise discriminante das populações de machos de *Lachesis*. Porcentagem da variação explicada por cada função discriminante e vetores de correlação, independente do sinal, de cada variável em relação às duas principais funções discriminantes. Dora= número de dorsais anteriores; Dorm= número de dorsais no meio do corpo; Dorp= número de dorsais posteriores; Gv= gular-ventral; Il= número de infralabiais; Ilsm= sulco mentoniano-infralabial; Iric= interictais; Isupo= intersupraoculares; Lfx= largura da faixa pós-ocular; M= número de escamas que formam o sulco mentoniano; Sc= número de subcaudais; Sl= número de supralabiais; Te=número de escamas eriçadas na cauda; Ventr= número de escamas ventrais. As variáveis mais correlacionadas aos eixos estão em negrito.

Função discriminante	Primeira função	Segunda função
% da variação	77,63	11,15
Dora	0,0212	-0,1227
Dorm	0,0214	-0,0929
Dorp	-0,1406	0,0732
Ventr	0,4508	0,0067
Sc	-0,1430	-0,1115
Te	-0,0292	-0,0986
Sl	-0,4199	0,0989
Il	0,3621	0,0929
Isupo	0,0188	0,0084
Iric	0,0190	0,0273
M	0,2583	-0,0634
Ilsm	-0,3970	0,1434
Gv	0,4588	0,0371
Lfx	0,1087	0,9506

Para uma melhor visualização do grau de diferenciação entre as populações foi realizada uma análise canônica dos dados e os escores foram ilustrados em dois gráficos para fêmeas e machos, respectivamente (Figuras 1 e 2). Pode-se observar uma clara diferenciação entre as populações da América do Sul e Central em ambos os gráficos. Dentre as populações sulamericanas podemos notar que há diferenciação entre as populações Amazônicas e da Mata Atlântica. Esta diferenciação não ocorre, confirmando os resultados da MANOVA, entre as populações ao norte e sul do rio Amazonas que aparecem praticamente inclusas uma na outra nos dois gráficos. A população do Mato Grosso aparece entre as populações Amazônicas e da Mata Atlântica.

A distância de Mahalanobis conseguiu encontrar diferenças significativas entre todas as populações de fêmeas ($p < 0,01$) (Tabela VI), exceto entre as populações ao sul e norte do Amazonas ($p = 0,10$), como já indicado pelo gráfico da análise canônica dos dados. Para os machos (Tabela VII) todas as populações foram discriminadas ($p < 0,01$), porém as populações amazônicas tiveram um nível de significância maior ($p = 0,04$).

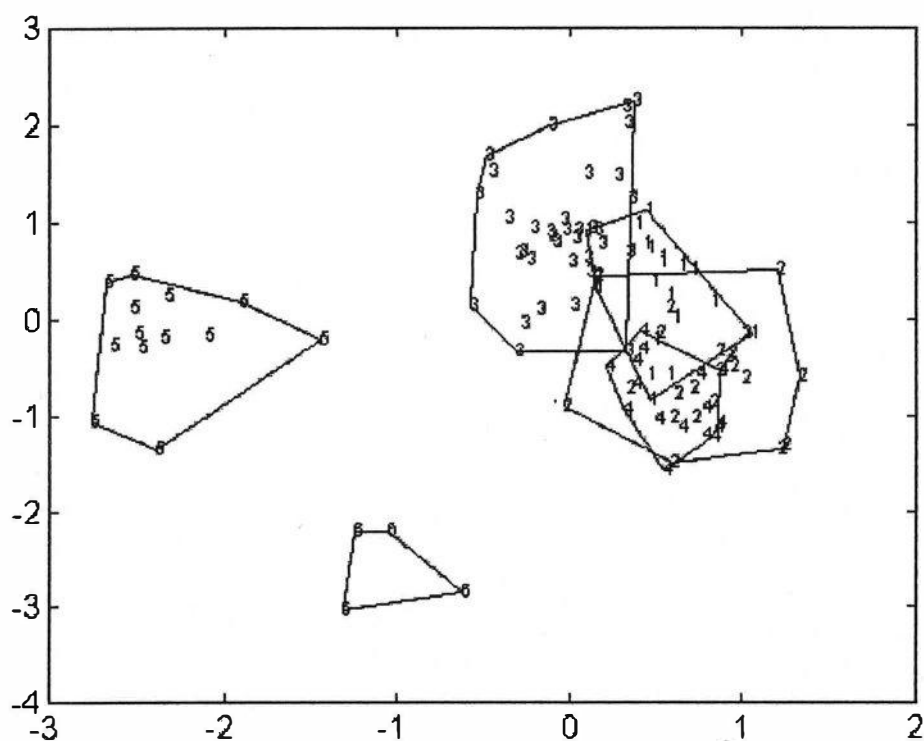


Figura 1: Análise canônica das fêmeas das seis populações de *Lachesis*. Legenda: 1- Mato Grosso, 2- Sul do rio Amazonas, 3- Mata Atlântica, 4- Norte do rio Amazonas, 5- Costa Atlântica da Am. Central e 6-Costa Pacífica da Am. Central

Tabela VI. Distâncias de Mahalanobis entre as seis populações de fêmeas de *Lachesis*. MT= Mato Grosso; SA= sul do rio Amazonas; MA= Mata Atlântica; NA= norte do rio Amazonas; ACA= América Central costa Atlântica; ACP= América Central costa Pacífica. Distâncias em negrito são significativas.

Populações	MT	SA	MA	NA	ACA	ACP
MT	0	-	-	-	-	-
SA	8,0814	0	-	-	-	-
MA	9,9893	16,2275	0	-	-	-
NA	12,6529	4,0239	17,3701	0	-	-
ACA	102,0864	119,1306	69,6592	107,1541	0	-
ACP	65,1060	64,0379	60,4250	60,9731	52,4565	0

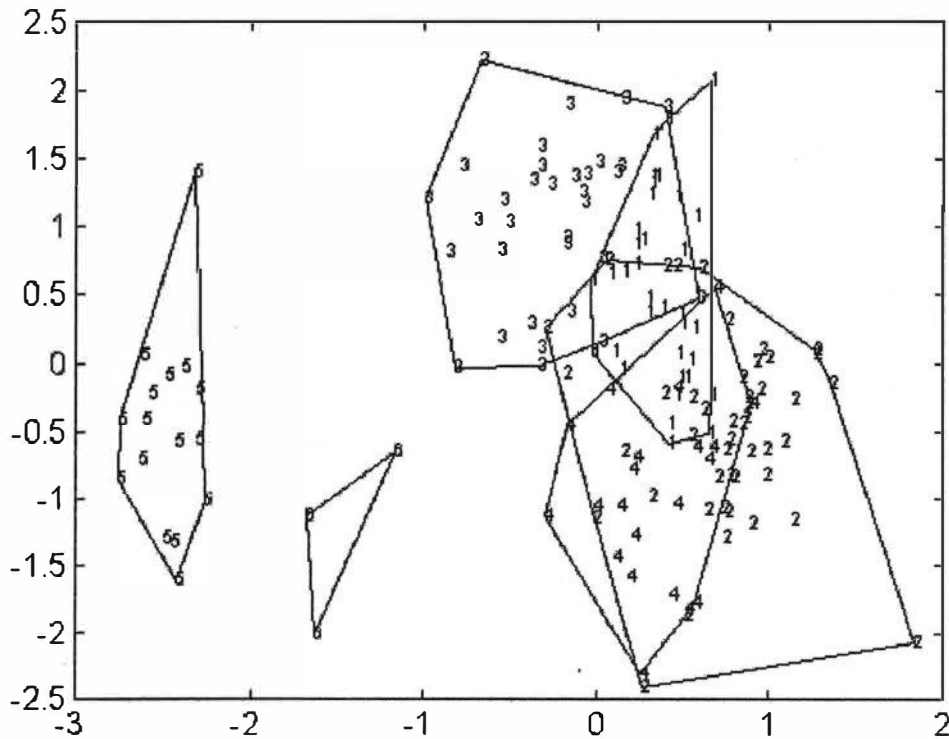


Figura 2: Análise canônica dos machos das seis populações de *Lachesis*. Legenda: 1- Mato Grosso, 2- Sul do rio Amazonas, 3- Mata Atlântica, 4- Norte do rio Amazonas, 5- Costa Atlântica da Am. Central e 6- Costa Pacífica da Am. Central

Tabela VII. Distâncias de Mahalanobis entre as seis populações de machos de *Lachesis*. MT= Mato Grosso; SA= sul do rio Amazonas; MA= Mata Atlântica; NA= norte do rio Amazonas; ACA= América Central costa Atlântica; ACP= América Central costa Pacífica. Distâncias em negrito são significativas.

Populações	MT	SA	MA	NA	ACA	ACP
MT	0	-	-	-	-	-
SA	7,7706	0	-	-	-	-
MA	11,9136	16,3349	0	-	-	-
NA	9,7492	4,4501	14,1915	0	-	-
ACA	85,5696	103,7113	56,3403	80,9594	0	-
ACP	51,1938	60,1593	42,4670	47,8847	21,2737	0

A análise de agrupamento (UPGMA) em ambos os sexos mostra as populações centroamericanas formando um grupo distinto das sulamericanas. Dentre estas, a população do Mato Grosso aparece relacionada à população da Mata Atlântica no caso das fêmeas e às populações ao norte e sul do rio Amazonas no caso dos machos. Em ambos os dendrogramas as populações amazônicas formam um terceiro grupo (Figuras 3 e 5). O método de *neighbor-joining*

joining chegou a uma congruência em ambos os sexos, sendo que as populações centroamericanas formam um grupo distinto, a população do Mato Grosso se junta às populações Amazônicas e a população da Mata Atlântica forma um terceiro grupo (Figuras 4 e 6).

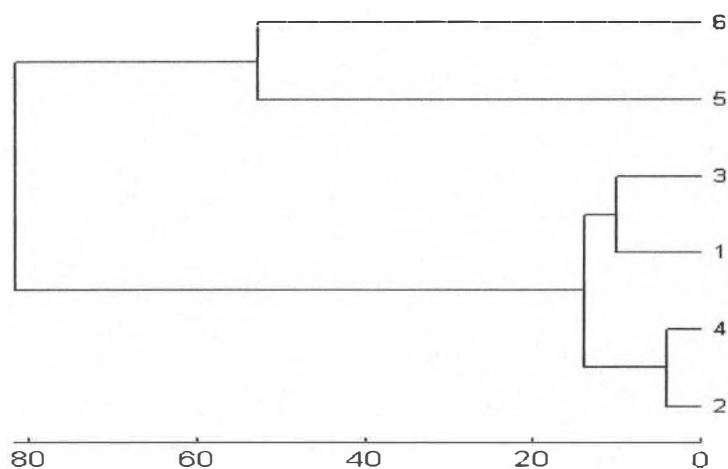


Figura 3. Análise de agrupamento (UPGMA) para fêmeas das seis populações de *Lachesis*. Legenda: 1- Mato Grosso, 2- Sul do rio Amazonas, 3- Mata Atlântica, 4- Norte do rio Amazonas, 5- Costa Atlântica da Am. Central e 6-Costa Pacífica da Am. Central

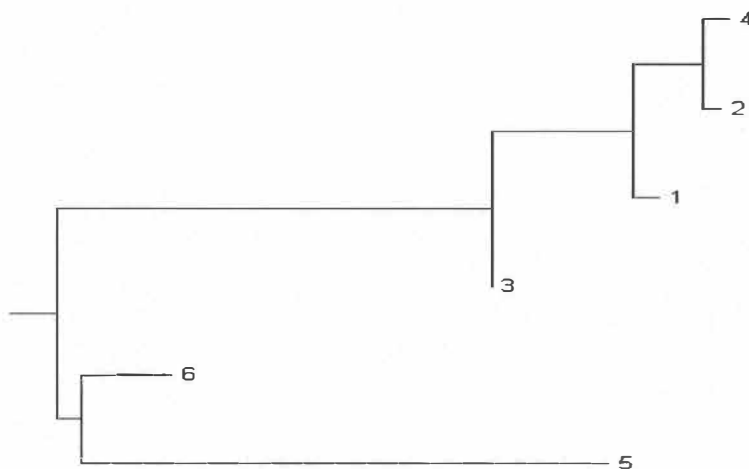


Figura 4. Análise de agrupamento (*neighbor-joining*) para fêmeas das seis populações de *Lachesis*. Legenda: 1- Mato Grosso, 2- Sul do rio Amazonas, 3- Mata Atlântica, 4- Norte do rio Amazonas, 5- Costa Atlântica da Am. Central e 6-Costa Pacífica da Am. Central

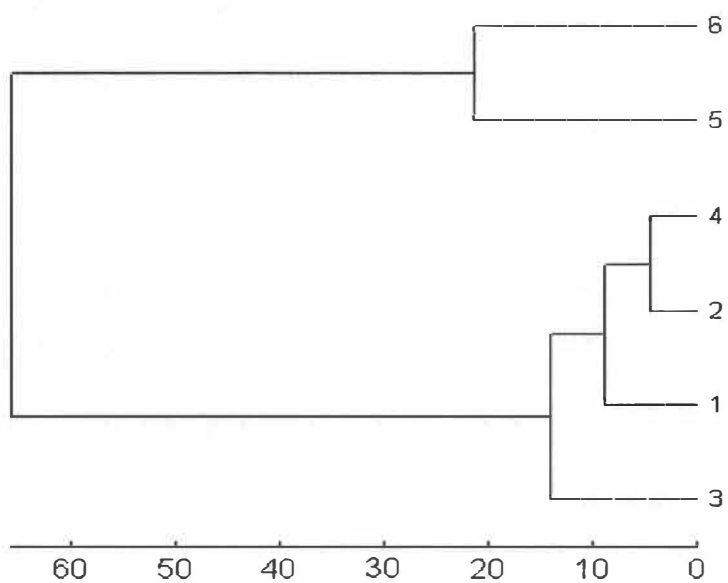


Figura 5: Análise de agrupamento (UPGMA) para machos das seis populações de *Lachesis*. Legenda: 1- Mato Grosso, 2- Sul do rio Amazonas, 3- Mata Atlântica, 4- Norte do rio Amazonas, 5- Costa Atlântica da Am. Central e 6-Costa Pacífica da Am. Central

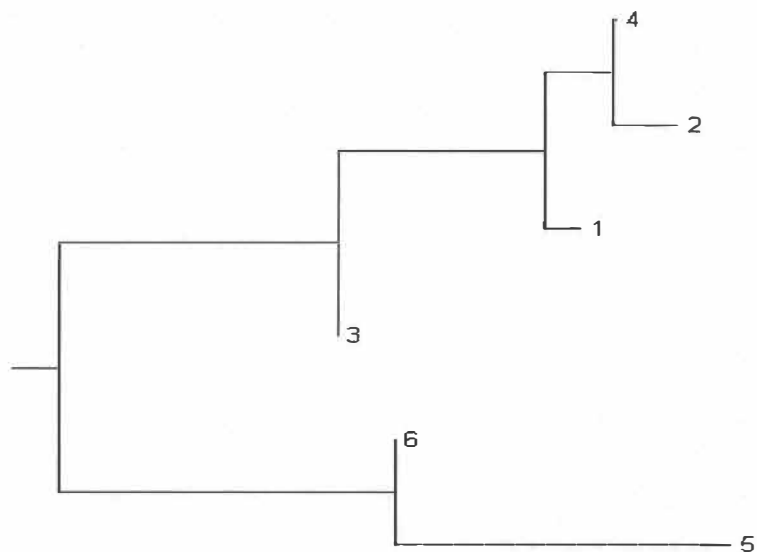


Figura 6. Análise de agrupamento (*neighbor-joining*) para machos das seis populações de *Lachesis*. Legenda: 1- Mato Grosso, 2- Sul do rio Amazonas, 3- Mata Atlântica, 4- Norte do rio Amazonas, 5- Costa Atlântica da Am. Central e 6-Costa Pacífica da Am. Central

Algumas variáveis se mostraram biologicamente relevantes para se distinguir as populações de fêmeas e machos e, por isso, foram confrontadas na análise de variância multivariada, conforme critérios descritos anteriormente (Tabelas VIII e IX). As populações ao norte e sul do rio Amazonas foram distintas apenas no caso dos machos e as variáveis relevantes foram o número de escamas que formam o sulco mentoniano e a largura da faixa pós-ocular. Embora esta diferenciação não tenha ocorrido com as fêmeas, duas variáveis se mostraram relevantes na análise descritiva: número de dorsais anteriores e largura da faixa pós-ocular. As populações de fêmeas e machos do Mato Grosso se diferenciam das populações amazônicas conjuntamente devido à largura da faixa pós-ocular. A população de fêmeas da Mata Atlântica se distingue das populações amazônicas devido ao número de escamas dorsais no meio do corpo, ventrais e largura da faixa pós-ocular. Nos machos tal distinção se dá devido ao número de escamas ventrais, subcaudais, escamas eriçadas na cauda, gular-ventral e largura da faixa pós-ocular. A população de fêmeas do Mato Grosso é distinta da população da Mata Atlântica devido ao número de escamas dorsais no meio do corpo e número de ventrais. Para os machos as variáveis mais relevantes são: número de escamas ventrais, subcaudais e escamas eriçadas na cauda. As populações sulamericanas e centroamericanas não foram confrontadas na análise de variância multivariada, porém pode-se observar através da análise discriminante e também através da distância de Mahalanobis que estes dois grupos são bem distintos. As principais variáveis no caso das fêmeas são o número de escamas ventrais, subcaudais, infralabiais e intersupraoculares. Para os machos, além das variáveis que distinguem as populações de fêmeas acrescenta-se o número de escamas eriçadas na cauda e o número de interrectais.

Tabela VIII. Variáveis relevantes para distinção entre as populações de fêmeas, baseado nos intervalos de confiança obtidos através da análise descritiva dos dados. MT= Mato Grosso; SA= sul do rio Amazonas; MA= Mata Atlântica; NA= norte do rio Amazonas; AS= América do Sul; AC= América Central. As abreviaturas das variáveis são: Dora= número de dorsais anteriores; Dorm= número de dorsais no meio do corpo; Il= número de infralabiais; Isupo= intersupraocular; Lfx= largura da faixa pós-ocular; Sc= número de subcaudais; Ventr= número de escamas ventrais. Variáveis em negrito são comuns a machos e fêmeas.

Populações	Variáveis relevantes
SA x NA	Dora, Lfx
MT x (SA+NA)	Lfx
MA x (SA+NA)	Dorm, Ventr, Lfx
MT x MA	Dorm, Ventr
AS x AC	Ventr, Sc, Il, Isupo

Tabela IX. Variáveis relevantes para distinção entre as populações de machos, baseado nos intervalos de confiança obtidos através da análise descritiva dos dados. MT= Mato Grosso; SA= sul do rio Amazonas; MA= Mata Atlântica; NA= norte do rio Amazonas; AS= América do Sul; AC= América Central. As abreviaturas das variáveis são: Dora= número de dorsais anteriores; Dorm= número de dorsais no meio do corpo; Gv= gular-ventral; Il= número de infralabiais; Iric= interictais; Isupo= intersupraocular; Lfx= largura da faixa pós-ocular; M= número de escamas que formam o sulco mentoniano; Sc= número de subcaudais; Te= número de escamas eriçadas na cauda; Ventr= número de escamas ventrais. Variáveis em negrito são comuns a machos e fêmeas.

Populações	Variáveis relevantes
SA x NA	M, Lfx
MT x (SA+NA)	Lfx
MA x (SA+NA)	Ventr, Sc, Te, Gv, Lfx
MT x MA	Ventr, Sc, Te
AS x AC	Ventr, Sc, Te, Il, Isupo, Iric

Terminadas estas análises os grupos foram redefinidos com base no padrão de colorido da cabeça como descrito anteriormente. Em ambos os casos a análise de variância multivariada conseguiu discriminar os dois grupos ($w=0,3283$; $p<0,01$) para fêmeas e ($w=0,32087$; $p<0,01$) para machos, porém quando observamos os gráficos da análise canônica verificamos que os indivíduos procedentes do Mato Grosso não aparecem mais como uma população intermediária como nas outras análises e sim aparecem espalhados ao longo destes, dificultando o estabelecimento de um padrão de distribuição geográfica para estes grupos (Figuras 7 e 8). Quando analisadas as procedências dos indivíduos do Mato Grosso ao longo do gráfico também não foi possível estabelecer uma congruência entre a localização dos mesmos no gráfico e sua procedência, ou seja, localidades próximas geograficamente não apareceram necessariamente próximas nos gráficos. Desta maneira, embora estatisticamente as populações da Amazônia e Mata Atlântica sejam significativamente diferentes segundo esta análise, estas não são distintas pelo fato de que indivíduos do Mato Grosso estão distribuídos ao longo destas populações o que impossibilita uma diagnose das mesmas. Podemos observar também que a maioria dos indivíduos de Mato Grosso se agrupa com a população da Mata Atlântica.

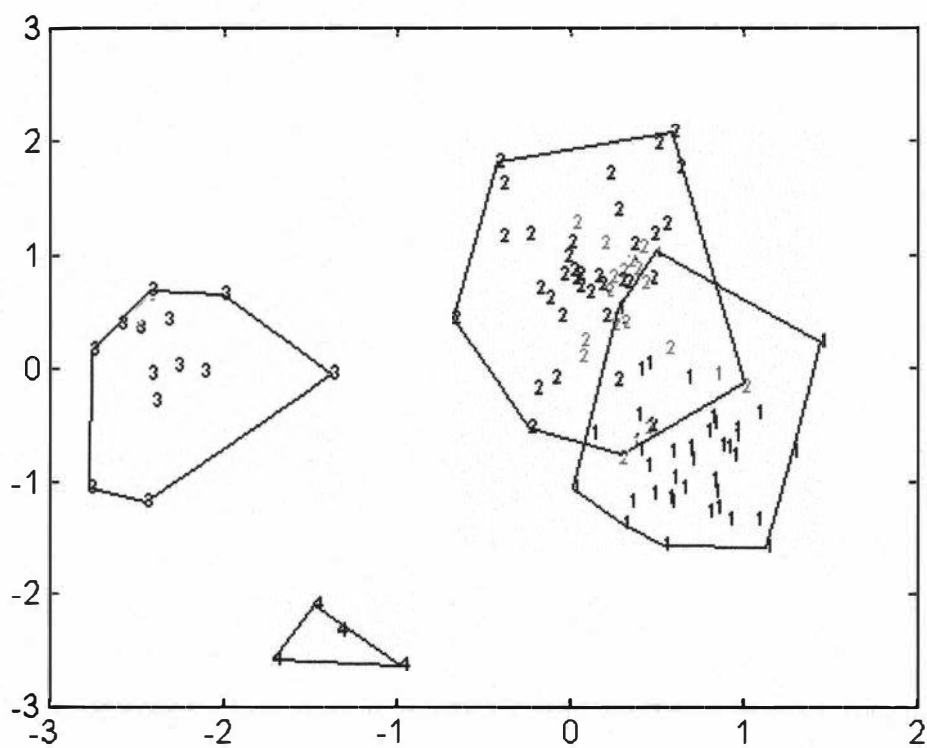


Figura 7. Análise canônica das fêmeas de 4 populações de *Lachesis* baseadas no colorido da cabeça. Legenda: 1- padrão de colorido “rhombeata”, 2- padrão de colorido “muta”, 3- padrão de colorido “stenophrys”, 4- padrão de colorido “melanocephala”. Números coloridos são procedentes do estado do Mato Grosso.

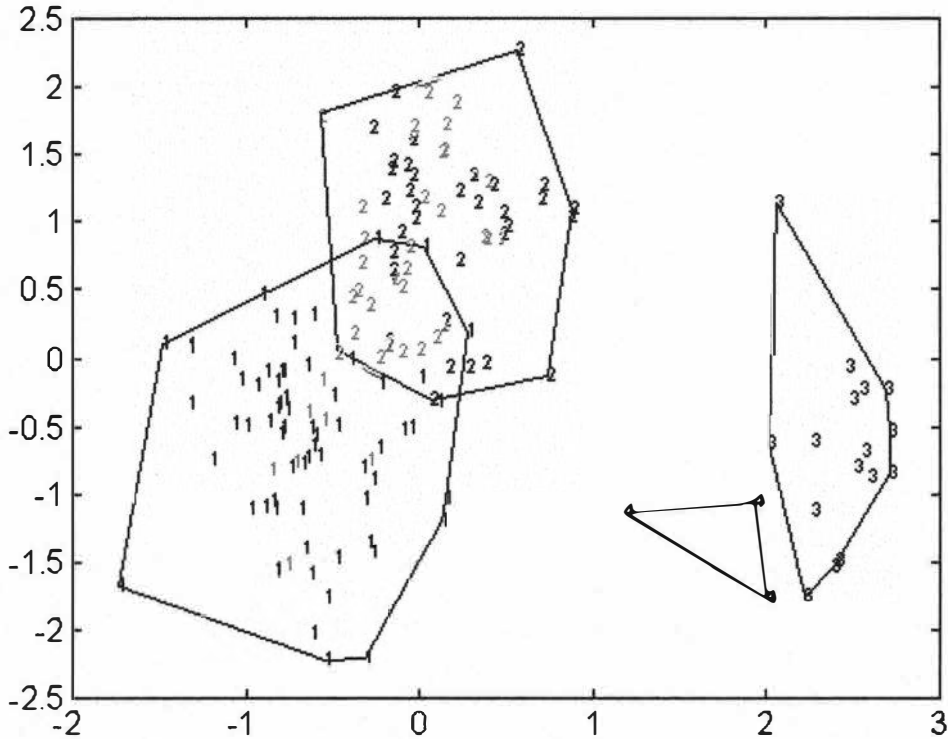


Figura 8. Análise canônica dos machos de 4 populações de *Lachesis* baseadas no colorido da cabeça. Legenda: 1- padrão de colorido “rhombeata”, 2- padrão de colorido “muta”, 3- padrão de colorido “stenophrys”, 4- padrão de colorido “melanocephala”. Números coloridos são procedentes do estado do Mato Grosso.

5.2 Análise filogenética

O resultado obtido foi de uma única árvore mais parcimoniosa com 820 passos de comprimento, índice de consistência de 0,789, índice de retenção de 0,79, índice de retenção reescalonado de 0,624 e índice de homoplasia de 0,211 (Figura 9). O caráter 15 (número de escamas que formam o sulco mentoniano) foi o único não informativo para a análise. As populações da América do Sul e América Central formam os dois primeiros grandes clados divergentes no cladograma. Na segunda dicotomia a população ao norte do rio Amazonas forma o grupo irmão das demais populações sulamericanas. As populações do Mato Grosso e Mata Atlântica formam um clado tendo como grupo irmão a população ao sul do rio Amazonas (Figura 9).

clado formado pelo gênero *Lachesis* – apresenta dez sinapomorfias: número de escamas dorsais anteriores, no meio do corpo e posteriores; número de escamas ventrais, intersupraoculares, préfoveais, cantais, interrietais, sulco mentoniano-infralabial, parietais e número de espinhos basais e laterais do hemipênis;

clado formado pelos táxons da América Central - sustentado por uma única sinapomorfia-sulco mentoniano-infralabial;

clado formado pelos táxons da América do Sul - sustentado por quatro sinapomorfias: número de escamas ventrais, infralabiais, gular-ventral e escamas internasais;

clado formado pela população do Mato Grosso+população da Mata Atlântica+população ao sul do rio Amazonas – possui quatro sinapomorfias: número de escamas subcaudais, número de fileiras de escamas subfoveais, número de escamas intersupraoculares e escamas interrietais;

clado formado pela população do Mato Grosso+população da Mata Atlântica – possui três sinapomorfias: número de suboculares, largura da faixa postocular e padrão de desenho da cabeça;

clado formado por *L. melanocephala* – apresenta três autapomorfias: número de escamas dorsais anteriores, posteriores e número de escamas préfoveais;

clado formado por *L. stenophrys* – sustentado por uma autapomorfia: placa lacunolabial;

clado formado pela população do Mato Grosso – possui uma autapomorfia: número de gular-ventral;

clado formado pela população da Mata Atlântica – apresenta sete autapomorfias: número de escamas dorsais no meio do corpo, ventrais, subcaudais, cantais, interrietais, gular-ventral e placa lacunolabial ausente;

clado formado pela população ao sul do rio Amazonas – possui uma autapomorfia: número de escamas préfoveais. Apresenta dois caracteres homoplásticos que surgiram independentemente neste táxon e em *L. melanocephala*: número de escamas supralabiais e número interoculolabiais;

clado formado pela população ao norte do rio Amazonas - sustentado por uma autapomorfia: largura da faixa postocular.

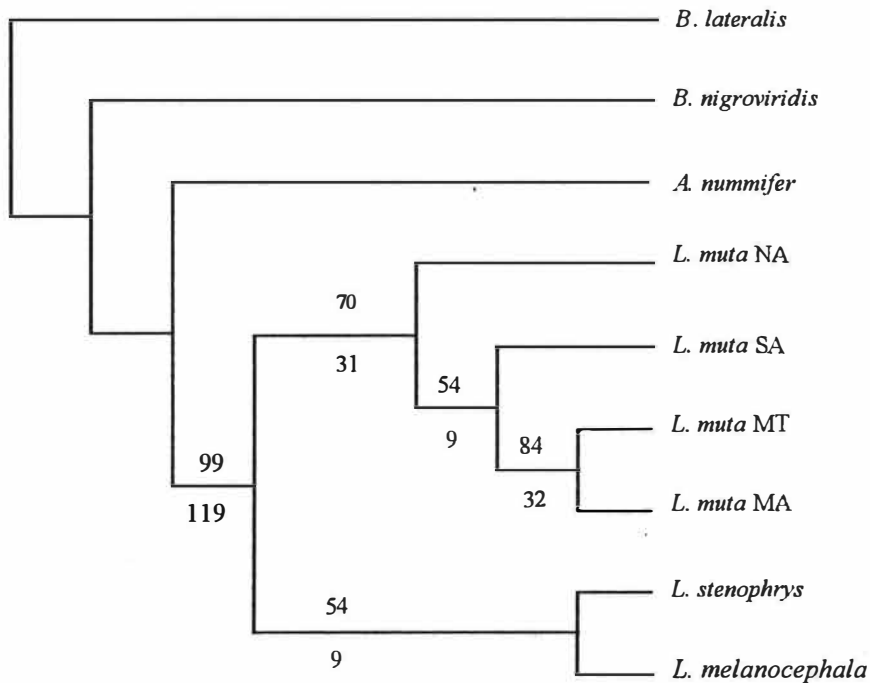


Figura 9. Cladograma mais parcimonioso obtido através da análise filogenética. Os números acima dos ramos representam as proporções obtidas através do *bootstrap* (5000 replicações). Os números abaixo dos ramos representam os índices de decaimento para os cladogramas obtidos. MT= Mato Grosso; SA= sul do rio Amazonas; MA= Mata Atlântica; NA= norte do rio Amazonas

5.3 Variação geográfica no gênero *Lachesis*

Após a análise dos resultados podemos observar que as diferentes populações de *Lachesis* possuem características gerais que as distinguem. A população da Mata Atlântica apresenta um número de escamas ventrais um pouco menor que as populações Amazônicas e do Mato Grosso, além de possuírem uma faixa postocular mais larga que as populações Amazônicas. A placa lacunolabial está ausente na população da Mata Atlântica e é variável nas outras populações. A população ao norte do rio Amazonas possui a faixa postocular levemente menor que as demais populações. A população do Mato Grosso possui a faixa postocular maior que as populações Amazônicas. As populações da América Central possuem um menor número de escamas ventrais que as populações sulamericanas. Entretanto, tais características, com exceção das populações sul e centroamericanas, não estão totalmente fixadas nas populações e podem exibir alto grau de sobreposição (Tabelas X à XIV). Uma outra característica é que as populações da Mata Atlântica e Mato Grosso possuem o dorso da cabeça com manchas mais conspícuas que as populações Amazônicas, porém esta característica também sofre variações (Apêndice III;

Figuras 10, 11, 12 e 13). As populações centroamericanas podem ser facilmente diagnosticadas entre si pela coloração da cabeça. A população da costa Atlântica possui a cabeça praticamente despigmentada e a população da costa pacífica possui a cabeça completamente negra (Apêndice III, Figura 14).

Tabela X. Variação na folidose das variáveis que distinguem as populações de *Lachesis* da Mata Atlântica (MA) e Amazônicas (AM). Dados dos machos e fêmeas foram agrupados.

Populações	Ventrais	Amplitude de variação	Intervalo de confiança 95%	Largura da faixa postocular	Amplitude de variação	Intervalo de confiança de 95%
MA	Ventrais	213-231	218-222	Faixa post.	1,5-4	2,5-3
AM	Ventrais	219-236	226-228	Faixa post.	1-2,5	1,5-2

Tabela XI. Variação na folidose das variáveis que distinguem as populações de *Lachesis* da Mata Atlântica (MA) e Mato Grosso (MT). Dados dos machos e fêmeas foram agrupados.

Populações	Ventrais	Amplitude de variação	Intervalo de confiança 95%
MA	Ventrais	213-231	218-222
MT	Ventrais	220-232	224-227

Tabela XII. Variação na folidose das variáveis que distinguem as populações de *Lachesis* do Mato Grosso (MT) e Amazônicas (AM). Dados dos machos e fêmeas foram agrupados.

Populações	Largura da faixa postocular	Amplitude de variação	Intervalo de confiança 95%
MT	Faixa post.	1,5-3,5	2,5-3
AM	Faixa post.	1-2,5	1,5-2

Tabela XIII. Variação na folidose das variáveis que distinguem as populações de *Lachesis* do sul (SA) e norte (NA) do rio Amazonas. Dados dos machos e fêmeas foram agrupados

Populações	Largura da faixa postocular	Amplitude de variação	Intervalo de confiança 95%
SA	Faixa post.	1-2,5	2
NA	Faixa post.	1-2	1,5

Tabela XIV. Variação na foliose das variáveis que distinguem as populações de *Lachesis* da América do Sul (AS) e América Central (AC). Dados dos machos e fêmeas foram agrupados

Populações	Ventrais	Amplitude de variação	Intervalo de confiança 95%
AS	Ventrais	213-236	223-226
AC	Ventrais	197-214	200-208

5.4 Taxonomia

Lachesis Daudin, 1803

1803 *Lachesis* Daudin, Hist. Nat. Rept., 5: 349.

Espécie tipo: *Crotalus mutus* Linnaeus, 1766

Diagnose: É o único gênero da subfamília Crotalinae do Novo Mundo que é ovíparo. Possui escamas dorsais verrucosas e a parte posterior da cauda com escamas eriçadas, inclusive na região subcaudal.

Descrição: serpentes de grande porte podendo atingir cerca de 3,0 metros de comprimento. Cabeça distinta do corpo. Corpo de secção transversal triangular ou com aspecto mais arredondado. Escamas da cabeça granulosas. Escudo rostral triangular, mais largo que alto; nasais divididas; pré-nasais largas; pós-nasais geralmente não contatam a primeira escama supralabial; internasais distintas ou não; geralmente 3 escamas cantais pequenas; uma supraocular grande e alongada; 10 a 18 escamas intersupraoculares geralmente não quilhadas; escamas parietais tuberculadas; 26 a 35 escamas intertrictais; 8 a 11 escamas supralabiais sendo a terceira bem maior que as demais; 12 a 16 escamas infralabiais, o primeiro par se toca atrás da escama sinfisial; geralmente os dois primeiros pares tocam o primeiro par de escamas mentonianas que é bem maior que os demais e mais longo que largo; 0 a 6 escamas pré-foveais; 1 ou nenhuma fileira de escamas subfoveais; escama sublacunal inteira; lacunolabial presente ou ausente; escama loreal inteira aproximadamente tão alta quanto larga contata a pré-ocular superior caudalmente; 2 pré-oculares mais longas que altas entram na formação da fosseta loreal; pré-ocular inferior é fundida à supralacunal; pré-ocular superior contribui para a formação do *canthus rostralis* e é maior que a pré-ocular inferior; 5 a 6 escamas interoculolabiais; olho relativamente pequeno, sendo que a

distância entre a tangente ao globo ocular e a tangente à rostral é igual a 3-3,5 vezes o diâmetro do olho (horizontal); pupila vertical; escamas dorsais dispostas de 30-42/29-41/22-28 fileiras; mais longas que largas no meio do corpo tornando-se mais largas na parte posterior sendo apenas levemente mais longas que largas nesta região; não possuem fossetas apicais sendo que as escamas da região vertebral são fortemente quilhadas, verrucosas. Estas vão se tornando menos conspícuas à medida em que nos aproximamos da região paraventral, onde as escamas dorsais podem ser lisas; 197 a 236 escamas ventrais; 29 a 42 escamas subcaudais divididas, podendo os primeiros pares serem inteiros; posteriormente aparecem escamas eriçadas, em forma de espinhos; parasubcaudais levemente quilhadas; escama cloacal inteira.

Colorido: Dorsalmente a cabeça apresenta manchas pretas ou marrom-escuras em diferentes graus de fragmentação. O colorido de fundo da cabeça é creme ou bege. Faixa postocular preta varia de 1 a 4 fileiras de escamas de largura dependendo da espécie. Apresenta manchas dorsais losangulares ao longo do corpo (18 a 35), com cores que variam do marrom-escuro ao preto. Muitas vezes estas manchas podem se desencontrar, na região vertebral, da sua continuação do lado oposto, adquirindo aspecto triangular ou de zigue-zague. Lateralmente estas manchas podem se estreitar, formando barras verticais ou podem manter o aspecto losangular. Eventualmente tais manchas podem se estender até as ventrais. O colorido de fundo do corpo é creme ou bege sendo que a porção vertebral é de tom mais forte. Ventralmente tanto a cabeça quanto o corpo apresentam uma superfície de cor nacarada, não apresentando manchas.

Distribuição geográfica: Florestas equatoriais da América do Sul e Mata Atlântica do Brasil. Na América Central é encontrada no sul da Nicarágua, Costa Rica e Panamá. Seu hábitat é composto preferencialmente por matas primárias sendo encontrada em menor escala em matas secundárias (Figura 15).

Lachesis muta (Linnaeus, 1766)

1766 [*Crotalus*] *mutus* Linnaeus, Systema Naturae, Ed. 12: 373. Localidade tipo: Suriname

1789 *Coluber crotalinus* Gmelin, Systema Naturae, Ed. 13, 1:1094. Localidade tipo: não dada.

1802 *Coluber alecto* Shaw, Gen. Zoology, Amphibians, 3: 405. Localidade tipo: Ceilão (erro).

1802 *Scytale catenata* Latreille, in Sonnini and Latreille, Hist. Nat. Rept., 3:162. Localidade tipo: Suriname.

1802 *Scytale ammodytes* Latreille, in Sonnini and Latreille, Hist. Nat. Rept., 3: 165. Localidade tipo: Ceilão.

1803 *Lachesis mutus*, Daudin, Hist. Nat. Rept., 5: 351.

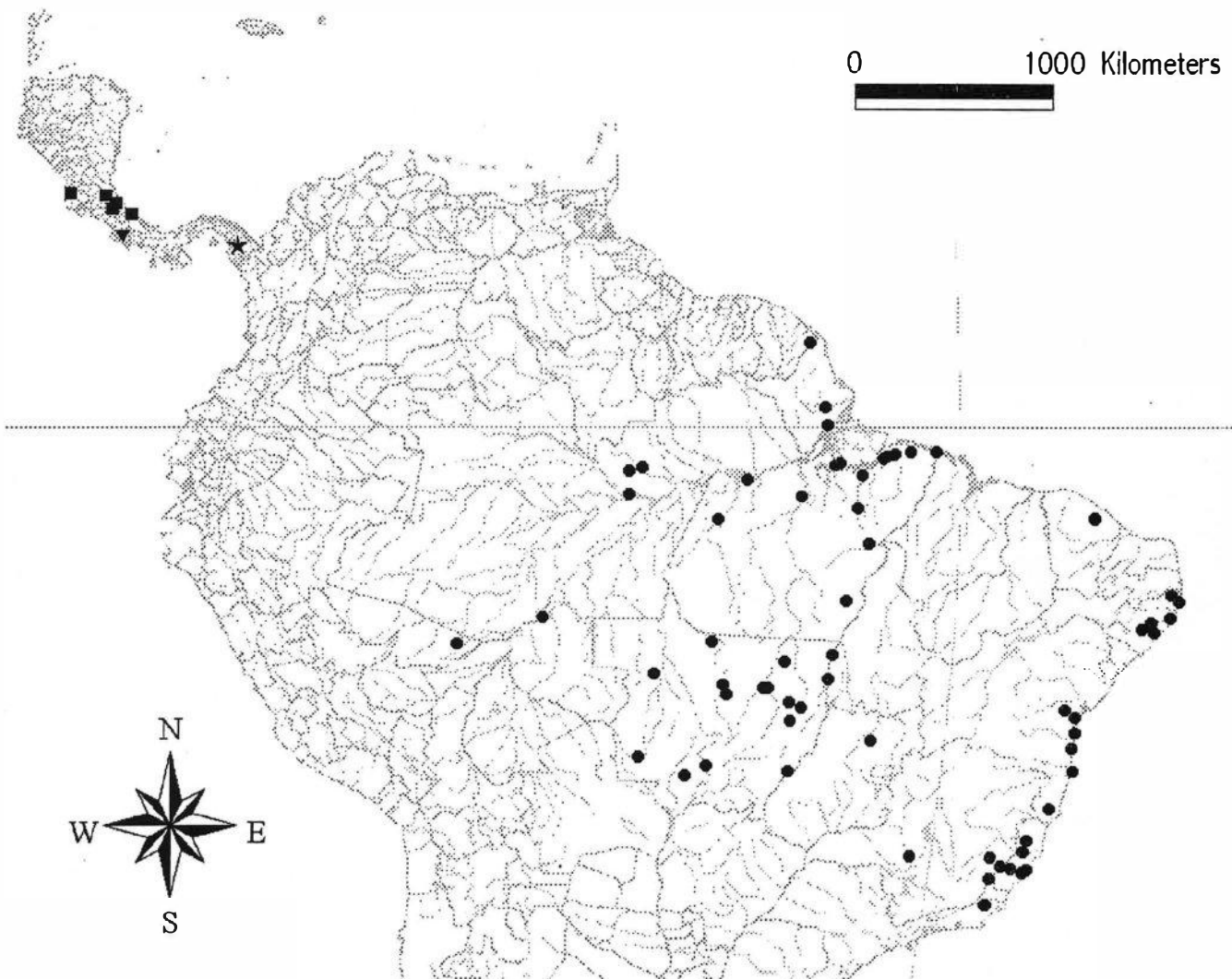


Figura 15. Mapa da distribuição do gênero *Lachesis*. Legenda: ● *Lachesis muta*; ▼ *Lachesis melanocephala*; ■ *Lachesis stenophrys*; ★ *Lachesis muta* proveniente da província de Darien, Panamá

Colorido: Dorsalmente a cabeça apresenta manchas em diferentes graus de fragmentação, podendo variar desde uma série de pontos escuros ao longo da cabeça, formando apenas pequenas manchas ou traços principalmente na região mais caudal da mesma, fornecendo assim um aspecto granular ao dorso da cabeça como um todo; ou pode apresentar manchas conspícuas que formam desenhos no dorso da cabeça tornando-a mais escura e criando um contraste maior com o colorido de fundo que é creme ou bege. Faixa postocular preta varia de 1 a 3,5 fileiras de escamas de largura para machos e 1 a 4 fileiras para as fêmeas. Apresentam manchas dorsais losangulares que variam de 18 a 33 para machos (n=74) e de 24 a 35 para fêmeas (n=45). Estas manchas não formam barras verticais lateralmente e, em geral, estendem-se até a altura da segunda ou terceira fileira de escamas dorsais podendo eventualmente se estender até as escamas ventrais (Apêndice III; Figuras 16 e 17)..

Hemipênis: estende-se em geral desde a oitava até a décima escama subcaudal; órgão bilobado, sendo que os lobos são maiores que o corpo do hemipênis que apresenta lateralmente duas depressões basais; o sulco espermático se divide aproximadamente na altura mediana entre a base do hemipênis e o ponto de bifurcação dos lobos e apresenta orientação centrolínea; base do hemipênis nua; na região acima da bifurcação do sulco espermático há uma grande quantidade de espinhos (cerca de 95 a 108; n=12) que são substituídos por cálices na região apical dos lobos; a face interna dos lobos possui uma maior quantidade de espinhos enquanto que a face externa possui espinhos maiores e em menor número; a região apical é calcificada, sendo que os cálices da face interna de cada lobo estendem-se mais caudalmente em relação aos cálices da face externa; na face asulcada do hemipênis, na região logo abaixo à bifurcação dos lobos, ocorrem minúsculos espinhos; a região assulcada basal do hemipênis é nua.

Distribuição geográfica: distribuí-se pelas florestas equatoriais do Brasil, Guianas, Venezuela, Trinidad, Bolívia, Peru, Equador e Colômbia. Também pelas vertentes do Pacífico no Equador, Colômbia e província de Darien no Panamá. No Brasil é registrada para a Mata Atlântica desde o estado do Ceará até o Rio de Janeiro. Além disso ocorre nos estados do Amazonas, Pará, Amapá, Roraima, Rondônia, Acre, Mato Grosso e Goiás (Figura 15).

Tabela XV. Variação na foliose das fêmeas de *Lachesis muta*. Dora= número de dorsais anteriores; Dorm= número de dorsais no meio do corpo; Dorp= número de dorsais posteriores; Gv= gular-ventral; Il= número de infralabiais; IISM= sulco mentoniano-infralabial; Iric= interictais; Isupo= intersupraoculares; Lfx= largura da faixa pós-ocular; M= número de escamas que formam o sulco mentoniano; Sc= número de subcaudais; Sl= número de supralabiais; Te=número de escamas eriçadas na cauda; Ventr= número de escamas ventrais.

Variável	n da amostra	Média	Intervalo de confiança mínimo (95%)	Intervalo de confiança máximo (95%)	Amplitude de variação
DORA	93	37	37	38	33-41
DORM	93	35	35	35	31-41
DORP	93	25	25	26	23-28
VENTR	93	224	224	225	215-234
SC	93	33	33	34	29-38
TE	93	14	14	15	9-20
SL	93	10	9	10	9-11
IL	93	15	15	15	13-16
ISUPO	93	13	13	13	11-15
IRIC	93	31	30	31	26-35
M	93	11	10	11	8-14
ILSM	93	8	8	8	5-10
GV	93	7	6	7	3-13
LFX	93	2	2	2	1-4

Tabela XVI. Variação na foliose dos machos de *Lachesis muta*. Dora= número de dorsais anteriores; Dorm= número de dorsais no meio do corpo; Dorp= número de dorsais posteriores; Gv= gular-ventral; Il= número de infralabiais; IISM= sulco mentoniano-infralabial; Iric= interictais; Isupo= intersupraoculares; Lfx= largura da faixa pós-ocular; M= número de escamas que formam o sulco mentoniano; Sc= número de subcaudais; Sl= número de supralabiais; Te=número de escamas eriçadas na cauda; Ventr= número de escamas ventrais.

Variável	n da amostra	Média	Intervalo de confiança mínimo (95%)	Intervalo de confiança máximo (95%)	Amplitude de variação
DORA	136	37	36	37	30-40
DORM	136	34	34	34	29-38
DORP	136	25	25	25	22-27
VENTR	136	225	224	226	213-236
SC	136	35	35	36	29-41
TE	136	15	15	15	9-22
SL	136	10	9	10	8-11
IL	136	15	15	15	13-16
ISUPO	136	13	13	13	10-18
IRIC	136	30	30	31	26-35
M	136	11	10	11	6-14
ILSM	136	8	8	8	5-11
GV	136	7	7	7	4-13
LFX	136	2	2	2	1-3,5

Lachesis stenophrys Cope, 1876

1876 *Lachesis stenophrys* Cope, Journ. Acad. Nat. Sci. Phila., (2) 8 (1875):152. Localidade tipo: Sipúrio, Costa Rica.

1951 *Lachesis muta stenophrys* Taylor, Univ. Kansas Sci. Bull., 34:184.

1997 *Lachesis stenophrys* Zamudio & Greene, Biol. J. Linn. Soc. 62: 421-442.

Diagnose: Distingui-se de *L. melanocephala* por apresentar a cabeça praticamente despigmentada. Adicionalmente, *L. stenophrys* possui um número de escamas menor do que *L. muta* (197-211 contra 215-234, para as fêmeas e 198-204 contra 213-236, para os machos).

Descrição: O maior exemplar examinado foi um macho que apresentou um comprimento total de 2.050 mm e comprimento da cauda de 198 mm; corpo de secção transversal com aspecto mais triangular; escamas pós-nasais não contatam a primeira escama supralabial; internasais distintas ou não; 3 a 5 escamas cantais; 10-12 escamas intersupraoculares para fêmeas e 10-13 para machos; 26-31 escamas interrietais para fêmeas e 27-31 para machos; 8-9 escamas supralabiais para fêmeas e 8-10 para machos; 12-15 escamas infralabiais para fêmeas e 13-15 para machos; 1 a 3 escamas pré-foveais; 1 ou nenhuma fileira de escamas subfoveais; lacunolabial presente ou ausente; 9-14 escamas formam o sulco mentoniano para fêmeas e 8-13 para machos; 7-10 escamas separam o sulco mentoniano das infralabiais para fêmeas e 7-9 para machos; 4-6 escamas gulares-ventrais para fêmeas e machos; escamas dorsais variam de 35-39/33-37/24-26 e 34-38/31-37/24-25 para fêmeas e machos, respectivamente; escamas ventrais variam de 197-211 para fêmeas e 198-204 para machos; 32-42 escamas subcaudais para fêmeas e 33-42 para machos; 8-17 fileiras de escamas eriçadas na cauda para fêmeas e 11-16 para machos (Tabelas XVII e XVIII).

Colorido: Dorsalmente a cabeça praticamente não apresenta pigmentação, tendo apenas algumas pontuações muito pouco conspícuas ao longo da mesma. O colorido de fundo é creme ou bege e é o padrão de colorido que predomina na cabeça. Faixa postocular preta varia de 1,5 a 2,5 fileiras de escamas de largura em ambos os sexos. Apresentam manchas dorsais losangulares que variam de 23 a 37 para machos (n=10) e de 24 a 36 para fêmeas (n=8). Estas manchas se estreitam lateralmente formando, em alguns casos, barras verticais. Porém, mesmo quando não formam exatamente barras verticais estas manchas são sempre mais estreitas lateralmente quando comparadas a *L. muta* (Apêndice III; Figura 18).

Hemipênis: a estrutura geral é semelhante ao hemipênis de *L. muta*, possui cerca de 81 a 98 espinhos em cada lobo (n=3).

Distribuição geográfica: Encontrada na vertente Atlântica da Costa Rica, Panamá e sul da Nicarágua (Figura 15).

Tabela XVII. Variação na folidose das fêmeas de *Lachesis stenophrys*. Dora= número de dorsais anteriores; Dorm= número de dorsais no meio do corpo; Dorp= número de dorsais posteriores; Gv= gular-ventral; Il= número de infralabiais; Ilsm= sulco mentoniano-infralabial; Iric= interrectais; Isupo= intersupraoculares; Lfx= largura da faixa pós-ocular; M= número de escamas que formam o sulco mentoniano; Sc= número de subcaudais; Sl= número de supralabiais; Te=número de escamas eriçadas na cauda; Ventr= número de escamas ventrais.

Variável	n da amostra	Média	Intervalo de confiança		Amplitude de variação
			mínimo (95%)	máximo (95%)	
DORA	13	36	36	37	35-39
DORM	13	35	34	36	33-37
DORP	13	25	25	25	24-26
VENTR	13	203	201	205	197-211
SC	13	36	34	38	32-42
TE	13	12	11	14	8-17
SL	13	9	8	9	8-9
IL	13	14	13	14	12-15
ISUPO	13	11	11	11	10-12
IRIC	13	29	28	30	26-31
M	13	12	11	12	9-14
ILSM	13	9	8	9	7-10
GV	13	5	5	6	4-6
LFX	13	2	1,5	2	1,5-2,5

Tabela XVIII. Variação na folidose dos machos de *Lachesis stenophrys*. Dora= número de dorsais anteriores; Dorm= número de dorsais no meio do corpo; Dorp= número de dorsais posteriores; Gv= gular-ventral; Il= número de infralabiais; Ilsm= sulco mentoniano-infralabial; Iric= interrietas; Isupo= intersupraoculares; Lfx= largura da faixa pós-ocular; M= número de escamas que formam o sulco mentoniano; Sc= número de subcaudais; Sl= número de supralabiais; Te=número de escamas eriçadas na cauda; Ventr= número de escamas ventrais.

Variável	n da amostra	Média	Intervalo de confiança mínimo (95%)	Intervalo de confiança máximo (95%)	Amplitude de variação
DORA	16	36	35	37	34-38
DORM	16	35	34	36	31-37
DORP	16	25	25	25	24-25
VENTR	16	201	200	202	198-204
SC	16	38	37	39	33-42
TE	16	13	12	14	11-16
SL	16	9	9	9	8-10
IL	16	14	13	14	13-15
ISUPO	16	12	11	12	10-13
IRIC	16	29	28	29	27-31
M	16	10	10	11	8-13
ILSM	16	8	8	9	7-9
GV	16	5	5	6	4-6
LFX	16	2	2	2	1,5-2,5

Lachesis melanocephala Solórzano & Cerdas, 1986

1986 *Lachesis muta melanocephala* Solórzano & Cerdas, J. Herp., vol. 20(3): 463-466.

1997 *Lachesis melanocephala* Zamudio & Greene, Biol. J. Linn. Soc. 62: 421-442.

Diagnose: Distingui-se das demais espécies de *Lachesis muta* por apresentar o dorso da cabeça completamente preto.

Descrição: O maior exemplar examinado foi uma fêmea que apresentou um comprimento total de 1.800 mm e comprimento da cauda de 197 mm; corpo de secção transversal com aspecto mais triangular; escamas pós-nasais podem contatar a primeira escama supralabial; internasais não distintas; 4 escamas cantais; 11-12 escamas intersupraoculares para fêmeas e machos; 29-31 escamas interrietas para fêmeas e 28-29 para machos; 8-9 escamas supralabiais para fêmeas e machos; 13-14 escamas infralabiais para fêmeas e 12-13 para machos; 0-2 escamas pré-foveais; sem fileiras de escamas subfoveais; lacunolabial presente ou ausente; 5-11 escamas formam o sulco mentoniano para fêmeas e 10-11 para machos; 8-9 escamas separam o sulco mentoniano das infralabiais para fêmeas e 7-9 para machos; 5-10 escamas gulares-ventrais para

fêmeas e 5-6 para machos; escamas dorsais variam de 40-42/39-40/25 e 36-40/34-39/25-26 para fêmeas e machos, respectivamente; escamas ventrais variam de 211-214 para fêmeas e 209-214 para machos; 35-38 escamas subcaudais para fêmeas e 39-40 para machos; 13-15 fileiras de escamas eriçadas na cauda para fêmeas e 12-14 para machos (Tabelas XIX e XX).

Colorido: Dorsalmente a cabeça é completamente preta, não havendo fundo creme ou bege. Não é possível distinguir a faixa postocular pois esta se funde ao dorso da cabeça formando juntas uma grande mancha preta. Apresentam manchas dorsais losangulares que variam de 24 a 35 para machos (n=3) e de 26 a 37 para fêmeas (n=4). Estas manchas apresentam um padrão semelhante à *L. stenophrys* (Apêndice III; Figura 19).

Hemipênis: estrutura semelhante à *L. muta* e *L. stenophrys*; possui de 91 a 96 espinhos em cada lobo (n=4).

Distribuição geográfica: Restrita à costa Pacífica sudeste da Costa Rica, principalmente na Península de Osa (Figura 15).

Tabela XIX. Variação na foliose das fêmeas de *Lachesis melanocephala*. Dora= número de dorsais anteriores; Dorm= número de dorsais no meio do corpo; Dorp= número de dorsais posteriores; Gv= gular-ventral; Il= número de infralabiais; Iism= sulco mentoniano-infralabial; Iric= interterritais; Isupo= intersupraoculares; Lfx= largura da faixa pós-ocular; M= número de escamas que formam o sulco mentoniano; Sc= número de subcaudais; Sl= número de supralabiais; Te=número de escamas eriçadas na cauda; Ventr= número de escamas ventrais.

Variável	n da amostra	Média	Intervalo de confiança mínimo (95%)	Intervalo de confiança máximo (95%)	Amplitude de variação
DORA	4	41	39	42	40-42
DORM	4	40	39	40	39-40
DORP	4	25	25	25	25
VENTR	4	212	210	215	211-214
SC	4	37	35	39	35-38
TE	4	14	13	15	13-15
SL	4	9	8	9	8-9
IL	4	14	13	14	13-14
ISUPO	4	11	10	12	11-12
IRIC	4	30	29	32	29-31
M	4	9	4	14	5-11
ILSM	4	9	8	10	8-9
GV	4	7	4	10	5-10
LFX	4	-	-	-	-

Tabela XX. Variação na folidose dos machos de *Lachesis melanocephala*. Dora= número de dorsais anteriores; Dorn= número de dorsais no meio do corpo; Dorp= número de dorsais posteriores; Gv= gular-ventral; Il= número de infralabiais; Iism= sulco mentoniano-infralabial; Iric= interrectais; Isupo= intersupraoculares; Lfx= largura da faixa pós-ocular; M= número de escamas que formam o sulco mentoniano; Sc= número de subcaudais; Sl= número de supralabiais; Te=número de escamas eriçadas na cauda; Ventr= número de escamas ventrais.

Variável	n da amostra	Média	Intervalo de confiança mínimo (95%)	Intervalo de confiança máximo (95%)	Amplitude de variação
DORA	3	38	32	43	36-40
DORM	3	37	30	43	34-39
DORP	3	25	24	27	25-26
VENTR	3	211	204	218	209-214
SC	3	39	38	41	39-40
TE	3	13	10	16	12-14
SL	3	9	7	10	8-9
IL	3	12	11	14	12-13
ISUPO	3	12	10	13	11-12
IRIC	3	28	27	30	28-29
M	3	11	9	12	10-11
ILSM	3	8	5	11	7-9
GV	3	6	4	7	5-6
LFX	3	-	-	-	-

6. DISCUSSÃO

BOULENGER (1896) colocou no gênero *Lachesis* Daudin, 1803, todos os crotalíneos desprovidos de guiso o que levou a uma não distinção das linhagens do Velho e Novo Mundo. STEJNEGER (1907) foi o primeiro a distinguir estes dois grupos colocando as espécies asiáticas no gênero *Trimeresurus* Lacépede, 1804 e mantendo as espécies do Novo Mundo em *Lachesis*. AMARAL (1926), propõe que o gênero *Lachesis* volte a ser monotípico (*L. muta*) como proposto por Daudin, revalidando *Bothrops* Wagler, 1824 para as espécies americanas. Desde então o gênero *Lachesis* teve seu *status* taxonômico inalterado com apenas uma espécie reconhecida até que ZAMUDIO & GREENE (1997) elevaram as duas subespécies centroamericanas à categoria de espécies, restringindo *L. muta* para a América do Sul.

No presente trabalho a análise estatística conseguiu distinguir as diferentes populações de *Lachesis* tanto sul quanto centroamericanas. As populações centroamericanas podem ser distintas facilmente entre si e entre as populações sulamericanas como pode ser observado nas diversas análises. As duas subespécies sulamericanas podem ser distintas segundo alguns

caracteres (Tabelas VIII e IX), desde que não seja considerada a população do Mato Grosso. Esta população, embora apareça mais relacionada à população da Mata Atlântica na maioria das análises estatísticas, pode se agrupar a ambos os táxons, dificultando uma diagnose precisa dos mesmos (Figuras 7 e 8). Os caracteres normalmente utilizados para a diagnose das subespécies sulamericanas utilizadas por WIED (1824) ou HOGE (1966, 1978), a saber: padrão de colorido da cabeça e largura da faixa postocular, podem sofrer variação tanto nas populações da Mata Atlântica, Amazônia ou Mato Grosso (Apêndice III; Figuras 10, 11, 12 e 13). A análise filogenética utilizou caracteres, na sua maioria, que não são largamente utilizados em estudos deste tipo porque exibem variação dentro dos táxons terminais (Thiele, 1993). Estes caracteres (quantitativos e polimórficos) são normalmente excluídos deste tipo de análise por diversos motivos, entre eles por apresentar grande variação intraespecífica (GENSEL, 1992), por serem definidos arbitrariamente (COX & URBATSCH, 1990), por apresentarem alto grau de homoplasticidade (CAMPBELL & FROST, 1993; WIENS, 1995), dentre outros. Porém, a frequência em que tais caracteres aparecem é maior do que se acreditava e este tipo de caráter passou a receber maior atenção nos últimos anos, principalmente em estudos como este em que pretende-se distinguir entre a variação intraespecífica e interespecífica (CAMPBELL & FROST, 1993; GUTBERLET, 1998; WIENS, 1999, 2000). Além disso, o conceito de caráter ideal varia de acordo com o autor e em grande parte dos trabalhos de sistemática filogenética os critérios para a escolha e exclusão de caracteres não são claros (POE & WIENS, 2000). Embora existam críticas a este tipo de caráter que devem ser levadas em consideração (FARRIS, 1966; MAYR, 1969; CROTHER, 1990), estudos recentes vêm comprovando que tais caracteres possuem informação filogenética e não devem ser desconsiderados (CAMPBELL & FROST, 1993; WIENS, 1995; GUTBERLET, 1998; WIENS, 1998). Um outro problema vinculado a este tipo de caráter é a arbitrariedade na codificação dos estados do mesmo, porém este problema não é restrito a caracteres deste tipo mas podem ser um problema também em caracteres qualitativos (POE & WIENS, 2000). Os métodos propostos por THIELE (1993) e WIENS (1995) parecem ser os mais adequados para tratar este tipo de problema, embora sempre haja um grau de subjetividade em qualquer decisão tomada. Um outro aspecto relevante é sobre o tratamento ordenado ou não ordenado destes caracteres multi-estado (HAUSER & PRESCH, 1991; KLUGE, 1991). O método proposto por WIENS (1995) exige que os caracteres sejam ordenados e THIELE (1993) também recomenda a utilização de caracteres ordenados para utilizar seu

método. SLOWINSKI (1993) argumenta que a ordenação ou não dos caracteres raramente causa mudanças na topologia da árvore obtida, recomendando que se ordene os caracteres quando há alguma evidência para tal e que, caso contrário, trate-os não ordenadamente.

A análise filogenética obteve uma única árvore que se mostrou congruente a estudos anteriores como o de ZAMUDIO & GREENE (1997) que utilizaram dados moleculares. Isso demonstra que apesar das restrições feitas à utilização dos caracteres quantitativos e polimórficos em análises desta natureza, no presente trabalho tais caracteres se mostraram informativos e corroboraram hipóteses anteriores oriundas de fontes de dados independentes. Este resultado reforça os argumentos a favor da utilização deste tipo de caráter em estudos de sistemática filogenética, sendo importantes fontes para o esclarecimento do relacionamento entre os táxons em questão.

Os resultados da análise filogenética juntamente com os dados estatísticos sugerem uma independência entre os clados da América Central e América do Sul. O clado formado pelos táxons centroamericanos é sustentado apenas por uma sinapomorfia, entretanto o clado formado pelos táxons sulamericanos possui quatro sinapomorfias e o índice de decaimento para tal clado é consideravelmente alto (31). Esta hipótese corrobora ZAMUDIO & GREENE (1997) que obtiveram resultado semelhante.

As duas espécies atualmente reconhecidas para a América Central mantiveram seu *status* na presente análise. *L. melanocephala* apresenta três autapomorfias (número de escamas dorsais anteriores e no meio do corpo, além do número de escamas pré-foveais) enquanto *L. stenophrys* possui uma autapomorfia (placa lacunolabial). Embora estes caracteres apresentem certo nível de sobreposição, existem outras características levantadas através da análise estatística que distinguem estes clados entre si e também das populações sulamericanas. A diagnose e descrição dos táxons reconhecidos neste trabalho estão apresentados no item "Taxonomia".

Dentre os clados sulamericanos sugere-se que as populações do Mato Grosso e Mata Atlântica estejam mais relacionadas entre si do que entre as populações Amazônicas. Este resultado também foi obtido por ZAMUDIO & GREENE (1997) dando maior robustez a esta conclusão. Das quatro populações sulamericanas estudadas, a população ao norte do rio Amazonas parece ter sido a primeira a se divergir, formando o grupo irmão das demais. Este resultado traz implicações taxonômicas importantes para os táxons sulamericanos atualmente reconhecidos. *Lachesis muta muta* atualmente é reconhecida para a bacia Amazônica, inclusive o estado do

Mato Grosso. *L. m. rhombeata* é restrita à Mata Atlântica. Segundo o cladograma obtido *L. m. muta* é um táxon parafilético porque os indivíduos do Mato Grosso estão mais relacionados aos indivíduos de *L. m. rhombeata* do que a *L. m. muta*. Uma possibilidade para resolução deste problema seria considerar a população do Mato Grosso como *L. m. rhombeata*, desta maneira este táxon teria uma distribuição disjunta (Mata Atlântica e Mato Grosso). No entanto, mesmo desta maneira *L. m. muta* continuaria parafilético, pois as populações amazônicas não formam um grupo monofilético segundo esta análise. Para tornar este táxon monofilético poderíamos restringir a distribuição de *L. m. muta* para latitudes ao norte do rio Amazonas e ampliar a distribuição de *L. m. rhombeata* para o sul da bacia amazônica, além da Mata Atlântica. No entanto a população ao norte do rio Amazonas não apresenta características que as torne completamente distinta das demais. Através da análise estatística podemos observar que esta população se sobrepõe à população ao sul do rio Amazonas e também à população do Mato Grosso. Na análise filogenética esta população é suportada por uma autapomorfia (largura da faixa postocular), porém o grau de diferenciação desta população em relação às demais é muito baixo para que esta seja considerada um táxon distinto. Embora a faixa postocular seja, em geral, menor em relação às demais, existe um grau de sobreposição com outras populações o que torna difícil a diagnose de tal táxon baseada apenas neste caráter. Esta mesma argumentação também impede que sejam reconhecidas como espécies cada uma das populações estudadas.

Devido aos problemas acima descritos podemos constatar que as populações sulamericanas possuem diferenças entre si, porém tais diferenças não estão suficientemente fixadas (DAVIS & NIXON, 1992) para que se possa distinguir duas ou mais linhagens evolutivas independentes dentro do gênero *Lachesis* na América do Sul. Este resultado também é congruente com as conclusões de ZAMUDIO & GREENE (1997) que encontraram um nível de divergência entre sequências dos táxons sulamericanos de apenas 0,2%, não os reconhecendo como linhagens distintas. O *status* taxonômico das duas subespécies atualmente reconhecidas é aqui alterado para que possamos trabalhar apenas com táxons monofiléticos. A subespécie *Lachesis muta rhombeata* WIED, 1824 é colocada na sinonímia de *Lachesis muta muta* (Linnaeus, 1766) com base nos resultados conseguidos através do presente trabalho. ZAMUDIO & GREENE (1997) não fizeram tal sinonimização deixando a escolha do uso dessa categoria taxonômica a critério do pesquisador. No entanto, a sinonimização é necessária pois, caso contrário, *L. m. muta* torna-se um táxon parafilético como já explicado. Além disso o uso de

subespécies na classificação taxonômica vem sendo extremamente evitado por alguns autores que argumentam que o estabelecimento de uma subespécie exige o mesmo número de premissas que o reconhecimento de uma espécie e que, a partir do momento em que consideramos uma subespécie, estamos assumindo que esta sublinhagem irá necessariamente se unir a uma linhagem mais inclusiva, no caso a espécie, em algum momento da sua história futura (FROST & HILLIS, 1990; FROST *et al.*, 1992).

No presente estudo não foi possível a análise de exemplares provenientes do noroeste da América do Sul, na costa Pacífica do Equador e Colômbia. Um exemplar procedente da província de Darien, Panamá, foi examinado e possui características semelhantes a *L. muta*, baseado principalmente no padrão de colorido da cabeça e número de escamas ventrais (222). MARTINEZ & BOLANOS (1982) capturaram e examinaram este espécimen considerando-o também como *L. muta*. No entanto, CAMPBELL & LAMMAR (1989) sugerem que as populações do noroeste da América do Sul possam pertencer a *L. stenophrys*. É de fundamental importância que uma maior quantidade de exemplares desta região sejam examinados para que se possa estabelecer o *status* destas populações. Com base no exemplar procedente do Panamá e também com os dados obtidos através da análise filogenética, adicionados aos resultados de ZAMUDIO & GREENE (1997) considero as populações do noroeste da América do Sul como *L. muta*, porém ressalto a necessidade do exame de um número razoável de espécimens desta região para uma melhor resolução deste problema.

De acordo com os resultados obtidos no presente trabalho o gênero *Lachesis* possui três espécies: *L. muta*, *L. melanocephala* e *L. stenophrys*.

6.1. Considerações biogeográficas

Os dados disponíveis até o momento ainda se mostram insuficientes para que se possa hipotetizar com relativo grau de segurança a origem do gênero *Lachesis* (ZAMUDIO & GREENE, 1997). Os crotalíneos atingiram o Novo Mundo provavelmente através do estreito de Bering por volta do Mioceno formando uma linhagem monofilética (KRAUS *et al.*, 1996, PARKINSON 1999; VIDAL *et al.*, 1999). O posicionamento de *Lachesis* dentre os Viperidae é incerto, porém estudos recentes mostram que este gênero não é basal em relação aos outros crotalíneos sulamericanos (KRAUS *et al.*, 1996, PARKINSON 1999; VIDAL *et al.*, 1999).

ZAMUDIO & GREENE (1997) fizeram estimativas do tempo de divergência de *Lachesis* em relação aos outros crotalíneos sulamericanos e também entre as linhagens dentro do gênero. Segundo estes autores, o gênero se diferenciou entre 36-10 milhões de anos atrás, no Mioceno. As linhagens sul e centroamericanas diferenciaram-se provavelmente entre 18-6,5 milhões de anos atrás. As centroamericanas divergiram entre 11-4 milhões de anos atrás e as sulamericanas entre 300-800 mil anos atrás. Apesar das restrições feitas ao uso de relógio molecular para fazer tais estimativas (HILLIS *et al.*, 1996), estas podem servir de base para começar a se traçar hipóteses biogeográficas. Podemos inferir que alguns eventos geológicos podem ter exercido importante papel na diferenciação das linhagens de *Lachesis*. A separação das linhagens centro e sulamericanas possivelmente está fortemente relacionada com o soerguimento da cadeia dos Andes (ZAMUDIO & GREENE, 1997) que se iniciou no Cretáceo e atingiu as atuais altitudes por volta do Plio-Pleistoceno (VUILLEUMIER, 1971; POTTS & BEHRENSMEYER, 1992). A estimativa da divergência entre as linhagens sul e centroamericanas (18-6,5 ma.) se sobrepõe a parte do soerguimento da cadeia dos Andes, principalmente o norte desta cadeia, que se deu entre 14-11 milhões de anos atrás (POTTS & BEHRENSMEYER, 1992). A diferenciação entre as linhagens centroamericanas está relacionada ao soerguimento da Cordilheira de Talamanca que ocorreu no início do Plioceno, entre 8-5 milhões de anos atrás (COATES & OBANDO, 1996) e que coincide com as estimativas de divergência destes clados segundo ZAMUDIO & GREENE (1997). As populações sulamericanas tiveram uma divergência bastante recente e sua diferenciação está relacionada aos eventos que aconteceram durante o Pleistoceno.

Neste período a região neotropical passou por uma alternância entre épocas úmidas/quentes e secas/frias, que são conhecidas como períodos interglaciais e glaciais, respectivamente (HAFFER, 1969; VAN DER HAMMEN, 1972, 1974). HAFFER (1969) propôs que o padrão de distribuição de diversos táxons atuais fossem resultado destas alternâncias climáticas que levaram a sucessivas retrações e expansões das florestas tropicais, criando o que ele chamou de “refúgios pleistocênicos”. Diversos autores subsequentes corroboraram esta hipótese através de estudos com répteis (VANZOLINI & WILLIAMS, 1970), borboletas (BROWN, 1977), mamíferos (CERQUEIRA, 1982), plantas (VUILLEUMIER, 1971), dentre outros. No entanto, certos autores fizeram críticas a este modelo devido à dificuldade de sua testabilidade (LYNCH, 1988), por postularem que os refúgios não são necessários para explicar os padrões hoje encontrados (ENDLER, 1982) e também por argumentarem que certos padrões

de distribuição são resultados de eventos anteriores ao Pleistoceno (ROSEN, 1978; NELSON & PLATNICK, 1981; HEYER & MAXSON, 1982).

Independentemente da discussão acerca da robustez da teoria dos refúgios e, conseqüentemente, da sua capacidade de explicação dos padrões biogeográficos na região neotropical da América do Sul, um fato bem corroborado é que as expansões e retrações das florestas tropicais realmente ocorreu e está bem documentado (AB'SABER, 1977b; VAN DER HAMMEN & ASBY, 1994). Levando em consideração os domínios morfoclimáticos propostos por AB'SABER (1977^a), BIGARELLA & ANDRADE LIMA (1982) propuseram que a floresta Amazônica e a Mata Atlântica estiveram em contato durante algum período no Quaternário através da região hoje ocupada pela caatinga. DE VIVO (1997) através da análise da distribuição de algumas espécies de mamíferos, postula que esta mata de conexão entre a floresta Amazônica e a Mata Atlântica era capaz de abrigar espécies arbóreas de mamíferos típicas de florestas tropicais. Neste trabalho postula-se que tal mata estendia-se do oeste do Maranhão até o estado da Bahia. Entretanto, o quanto esta se interiorizava ainda não é possível determinar. Esta mata provavelmente possibilitou que algumas espécies que hoje apresentam distribuição disjunta na floresta Amazônica e Mata Atlântica apresentassem populações contíguas durante o Quaternário o que impossibilitou a diferenciação das mesmas em espécies diferentes (DE VIVO, 1997).

Esta é uma hipótese que pode explicar os resultados obtidos no presente trabalho para as populações da América do Sul do gênero *Lachesis*. Não há subsídios para se estabelecer uma rota de conexão para as populações Amazônicas e da Mata Atlântica deste gênero, pois até o momento não há nenhum indício da presença do mesmo em tempos passados na área onde hoje se encontra o domínio da Caatinga. Uma outra possibilidade é uma conexão através das regiões mais meridionais dos domínios do Cerrado, passando pelos estados do Mato Grosso, Goiás e Minas Gerais. Da mesma maneira não há nenhum indício, até o momento, de que esta hipótese seja verdadeira. O que os resultados obtidos através deste trabalho nos sugere é somente que as populações Amazônicas e da Mata Atlântica do gênero *Lachesis* conseguiram, por algum motivo, manter um determinado fluxo gênico entre elas o que impossibilitou uma total diferenciação destas e, além disso, que a região do estado do Mato Grosso exerceu importante papel neste processo, como foi constatado também através de dados moleculares (ZAMUDIO & GREENE, 1997).

7. CONCLUSÕES

1. O gênero *Lachesis* possui três espécies: *Lachesis muta*, *Lachesis stenophrys* e *Lachesis melanocephala*;
2. A subespécie *Lachesis muta rhombeata* não é reconhecida, pois embora apresente um determinado grau de diferenciação em relação às demais populações sulamericanas, exibe um alto grau de sobreposição com estas e, além disso, o reconhecimento deste táxon tornaria *Lachesis muta muta* parafilético;
3. As populações da região do estado do Mato Grosso são mais relacionadas com as populações da Mata Atlântica do que com as populações Amazônicas;
4. Em tempos remotos as populações Amazônicas e da Mata Atlântica conseguiram manter um determinado fluxo gênico entre elas; e
5. As linhagens da América Central e da América do Sul são independentes.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AB'SABER, A. N. 1977 a. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia* (São Paulo), 52:1-21.
- AB'SABER, A. N. 1977b. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas*, 3: 1-19.
- AMARAL, A. 1926. Sobre a diferenciação dos nomes genéricos *Lachesis*, *Trimeresurus* e *Bothrops*. *Revista do Museu Paulista* 26: 34-40.
- BIGARELLA, J. J. & D. DE ANDRADE-LIMA. 1982. Paleoenvironmental changes in Brazil. Pp 27-40. In: G. T. Prance (Ed.), *Biological differentiation in the tropics*. Columbia University Press, New York.
- BORGES-NOJOSA, D. M. & J. S. LIMA-VERDE. 1999. *Lachesis muta rhombeata*. Geographic distribution. *Herpetological Review* 30(4).
- BOULENGER, G. A. 1896. *Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History)*. London. Vol. 3, p. 535-568.
- BRATTSTROM, B. H. 1964. Evolution of the pitvipers. *Transactions of the San Diego Society for Natural History* 13: 185-268.
- BREMER, K. 1988. The limits of aminoacid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42 (4): 795-803.
- BROWN, K. S. Jr. 1977. Geographical patterns of evolution in Neotropical forest Lepidoptera (Nymphalidae: Ithomiinae and Nymphalinae-Heliconini). Pp 118-160. In: H. Descimon (Ed.), *Biogeographie et evolution en Amerique tropicale*. Lab. Zool. Ecole Norm. Sup., Paris.
- BURGER, L. W. 1971. *Genera of pitvipers (Serpentes: Crotalidae)*. Unpubl. Ph.D. diss. Univ. of Kansas, Lawrence.
- CADLE, J. E. 1985. The Neotropical colubrid snake fauna (Serpentes: Colubridae): lineage components and biogeography. *Systematic Zoology* 34 (1): 1-20.
- CADLE, J. E. 1987. Problems in phylogeny and zoogeography. Pp 77-105. In: R. A. Seigel, J. T. Collins and S. S. Novak (Eds), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. Mc Graw-Hill Publishing Company, New York.
- CADLE, J. E. 1992. Phylogenetic relationships among vipers: Immunological evidence. Pp 41-48. In J.A Campbell, and E. D. Brodie, Jr. (Eds), *Biology of the Pitvipers*. Selva, Tyler, Texas.

- CAMPBELL, J. A., & W. W. LAMAR. 1989. *The Venomous Reptiles of Latin America*. Comstock, Ithaca, New York.
- CAMPBELL, J. A. & A. SOLÓRZANO. 1992. The distribution, variation and natural history of the Middle American montane pitviper, *Porthidium godmani*. Pp 223-250. In J. A. Campbell and E. D. Brodie, Jr. (Eds.), *Biology of the Pitvipers*. Selva, Tyler, Texas.
- CAMPBELL, J. A. & D. R. FROST. 1993. Anguid lizards of the genus *Abronia*: revisionary notes, descriptions of four new species, phylogenetic analysis, and key. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 216: 1-121.
- CERQUEIRA, R. 1982. South American landscapes and their mammals. Pp 53-75. In: M. A. Mares & H. H. Genoways (Eds.), *Mammalian biology in South America*. Pymatuning Laboratory of Ecology Spec. Publ. N. 6, Linesville, Pennsylvania.
- COATES, A. G. & J. A. OBANDO. 1996. The geologic evolution of the Central American Isthmus. Pp: 21-56. In: J. B. C. Jackson, A. F. Budd & A. G. Coates (Eds.), *Evolution and environment in tropical America*. Chicago: Chicago Univ. Press.
- COPE, E.D. 1876. On the Batrachia and Reptilia collected by Dr. John M. Bransford during the Nicaragua canal survey of 1874. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* (2) 8: 155-157.
- COX, P. B. & L. URBATSCH. 1990. A phylogenetic analysis of the coneflower genera (Asteracea: Heliantheae). *Systematic Botany* 15: 394-402.
- CROTHER, B. I. 1990. Is "some better than none" or do allele frequencies contain phylogenetically useful information? *Cladistics* 6: 277-281.
- CROTHER, B. I., CAMPBELL, J. A. & HILLIS, D. M. 1992. Phylogeny and historical biogeography of the palm-pitvipers, genus *Botriechis*: biochemical and morphological evidence. In J. A. Campbell and E. D. Brodie, Jr. (Eds), *Biology of the Pitvipers*. Selva, Tyler, Texas.
- CULLINGS, K. W., D. J. MORAFKA, J. HERNANDEZ & J. W. ROBERTS. 1997. Reassessment of phylogenetic relationships among Pitviper Genera based on mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. *Copeia* (2): 429-432.
- DAUDIN, F. M. 1803. *Histoire naturelle générale et particulière des reptiles*. 8 volumes, F. Dufart, Paris.
- DAVIS, I. J. & K. C. NIXON. 1992. Populations, genetic variation, and delimitation of phylogenetic species. *Systematic Biology* 41 (4): 421-435.
- DE VIVO, M. 1997. Mammalian evidence of historical ecological change in the Caatinga semiarid vegetation of northeastern Brazil. *Journal of Comparative Biology* 2(1): 65-73.

- DOWLING, H. G. 1951. A proposed standard system of counting ventrals in snakes. *British Journal of Herpetology*, London, vol. 1, n.5, 97-99.
- DOWLING, H. G. and J. M. SAVAGE. 1960. A Guide to the Snake Hemipenis: a Survey of Basic Structure and Systematic Characteristics. *Zoologica* 45: 17-28 + 3 pls.
- ENDLER, J. A. 1982. Pleistocene forest refuges: Fact or fancy? Pp 641-657. In: G. T. Prance (Ed.), *Biological differentiation in the tropics*. Columbia University Press, New York.
- FARRIS, J. S. 1966. Estimation of conservatism of characters by constancy within biological populations. *Evolution* 20: 587-591.
- FARRIS, J. S. & A. G. KLUGE. 1986. Synapomorphy, parcimony, and evidence. *Taxon* 35: 298-305.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- FERRAREZZI, H. 1994. Uma Sinopse dos Gêneros e Classificação das Serpentes (Squamata): 1. Scolecophidia e Alethinophidia não Colubrídeos. Pp. 69-80 In: L. B. Nascimento, A. T. Bernardes, e G. A. Costa (Eds), *Herpetologia no Brasil, 1*. PUC-MG: Fundação Biodiversitas : Fundação Ezequiel Dias.
- FROST, D. R. & D. M. HILLIS. 1990. Species in concept and practice: herpetological applications. *Herpetologica* 46 (1): 87-104.
- FROST, D. R., A. G. KLUGE & D. M. HILLIS. 1992. Species in contemporary herpetology: Comments on phylogenetic inference and taxonomy. *Herpetological Review* 23 (2): 46-54.
- GENSEL, P. 1992. Phylogenetic relationships of the zosterophylls and lycopsids: Evidence from morphology, paleoecology, and cladistic methods of inference. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 79: 405-473.
- GLOYD, H. K. & R. CONANT. 1990. Snakes of the *Agkistrodon* complex: a monographic review. *Society for the Study of Amphibians and Reptiles Contributions to Herpetology*. 6. St. Louis. MO.
- GREENE, H. W. 1997. *Snakes: The evolution of mystery in nature*. University of California Press, ltd. London England.
- GUTBERLET, R. L., Jr. 1998. The phylogenetic position of the Mexican black-tailed pitviper (Squamata: Viperidae: Crotalinae). *Herpetologica* 54(2): 184-206.
- GUTBERLET, R. L., Jr. & J. A. CAMPBELL. 2001. Generic recognition for a neglected lineage of South American pitvipers (Squamata: Viperidae: Crotalinae), with the description of a new species from the Colombian Chocó. *American Museum Novitates* (3316): 1-15.

- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- HAUSER, D. L. & W. PRESCH. 1991. The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. *Cladistics* 7: 243-265.
- HENDY, M. D. & D. PENNY. 1982. Branch and bound algorithms to determine minimal evolutionary trees. *Mathematical Biosciences* 59: 277-290.
- HEYER, W. R. & L. R. MAXSON. 1982. Distributions, relationships and zoogeography of Lowland frogs: The *Leptodactylus* complex in South America, with special reference to Amazonia. Pp 375-388. In: G. T. Prance (Ed.), *Biological differentiation in the tropics*. Columbia University Press, New York.
- HILLIS, D. M., B. K. MABLE & C. MORITZ. 1996. Applications of molecular systematics: the state of the field and a look to the future. Pp: 515-543. In: D. M. Hillis, C. Moritz & B. K. Mable (Eds.), *Molecular systematics*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- HOGUE, A. R. 1966. (datado 1965). Preliminary account on Neotropical Crotalinae (Serpentes, Viperidae). *Memórias do Instituto Butantan* 32: 109-184.
- HOGUE, A. R. And S. A. ROMANO, 1973 (datado 1972). Sinopse das serpentes peçonhentas do Brasil. *Memórias do Instituto Butantan* 36: 109-208.
- HOGUE, A. R. And S. A. ROMANO, 1978 (datado 76/77). *Lachesis muta rhombeata* (Serpentes; Viperidae: Crotalinae). *Memórias do Instituto Butantan* 40/41: 53-54.
- HOGUE, A. R., and S. A. ROMANO-HOGUE. 1981a (datado 1978/79). Poisonous snakes of the world. Part 1: Check list of the pitvipers, Viperioidea, Viperidae, Crotalinae. *Memórias do Instituto Butantan* 42/43: 179-309.
- HOGUE, A. R., and S. A. ROMANO-HOGUE. 1981b (datado 1978/79). Sinopse das serpentes peçonhentas do Brasil. *Memórias do Instituto Butantan* 42/43: 373-496.
- JOHNSON, N. K., J. A. MARTEN & C. J. RALPH. 1989. Genetic evidence for the origin and relationships of Hawaiian honeycreepers (Aves: Fringillidae). *Condor* 91: 379-396.
- KLAUBER, L. M. 1972. *Rattlesnakes: their habits, life histories and influence on mankind*. Univ. of California Press. Berkeley.
- KLEINBAUM, D. G., L. L. KUPPER and K. E. MULLER. 1988. *Applied regression analysis and other multivariable methods*. PWS-KENT Publishing Company, U. S.
- KLUGE, A. G. 1991. Boine snake phylogenie and research cycles. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* 178: 1-58.
- KLUGE, A. G. & J. S. FARRIS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* 18: 1-32.

- KNIGHT, A. & D. P. MINDELL. 1993. Substitution bias, weighting of DNA sequence evolution, and the phylogenetic position of Fea's viper. *Systematic Biology* 42: 18-31.
- KRAUS, F., D. G. MINK, and W. M. BROWN. 1996. Crotaline intergeneric relationships based on mitochondrial DNA sequence data. *Copeia* (4): 763-773.
- LYNCH, J. D. 1988. Refugia. Pp 311-342. In: A. A. Myers & P. S. Giller (Eds.), *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, 2-6 Boundary Row, London.
- MANLY, B. F. J. 1991. *Randomization and Monte Carlo methods in Biology*. Chapman and Hall, London, New York, Tokyo, Melbourne, Madras. Pp. 281.
- MANLY, B. F. J. 1993. Multivariate statistical methods. A primer. 2nd ed. Chapman and Hall, London, Glasgow, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras. Pp. 215.
- MARTINEZ, V. & R. BOLANOS. 1982. The Bushmaster, *Lachesis muta muta* (Linnaeus) [Ophidia: Viperidae] in Panamá. *Revista de Biología Tropical* 30 (1): 100-101.
- MAYR, E. 1969. *Principles of systematic zoology*. Mc-Graw-Hill, New York.
- MCDOWELL, S. B. 1987. Systematics. Pp. 3-50. In R. A. Seigel, J. T. Collins and S. S. Novak (Eds), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. Mc Graw-Hill Publishing Company, U. S.
- MYERS, C. W. & J. A. CAMPBELL. 1981. A new genus and species of colubrid snake from the Sierra Madre del Sur of Guerrero, Mexico. *American Museum Novitates* (2708), pp. 1-20.
- NELSON, G. & N. PLATNICK. 1981. *Systematics and Biogeography/cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- NIXON, K. C. & J. M. CARPENTER. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- PARKINSON, C. L. 1999. Molecular Systematics and Biogeographical History of Pitvipers as Determined by Mitochondrial Ribosomal DNA Sequences. *Copeia* (3): 576-586.
- PETERS, J. A. 1964. *Dictionary of Herpetology*. New York, Hafner, I-x+393Pp. 30pl.
- PETERS, J. A., & B. OREJAS-MIRANDA. 1970. Catalogue of the Neotropical Squamata: Part 1. Snakes. *Bulletin of the U. S. National Museum* 297: 1-347.
- POE, S. & J. J. WIENS. 2000. Character selection and the methodology of morphological phylogenetics. Pp: 20-36. In: J. J. Wiens (Ed), *Phylogenetic analysis of morphological data*. Smithsonian Institution Press. Washington and London
- POTTS, R. & BEHRENSMEYER, A. K. 1992. Late Cenozoic terrestrial ecosystems. Pp. 419-541. In: A. K. Behrensmeyer, J. D. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, H. D. Sues & S. L.

- Wing (Eds.), *Terrestrial ecosystems through time-evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. Chicago: Chicago Univ. Press.
- RIPA, D. 1994. Reproduction of the Central American Bushmaster (*Lachesis muta stenophrys*) and the Black-headed Bushmaster (*Lachesis muta melanocephala*) for the First Time in Captivity. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 29 (8): 165-183.
- REYMENT, R.A. 1991. *Multidimensional Paleobiology*. Pergamon Press, Oxford.
- ROSEN, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27: 159-188.
- SAITOU, N. & M. NEI. 1987. The neighbor-joining method: A new method for constructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4:406-425.
- SLOWINSKI, J. B. 1993. "Unordered" versus "ordered" characters. *Systematic Biology* 42: 155-165.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3d ed. W. H. Freeman Company, New York. 887pp.
- SOLÓRZANO, A. & L. CERDAS. 1986. A new subspecies of the Bushmaster, *Lachesis muta*, from Southeastern Costa Rica. *Journal of Herpetology*; 20 (3): 463-466.
- STATSOFT, INC. 1996. *Statistica for Windows version 5.1*. Tulsa.
- STEJNEGER. 1907. Herpetology of Japan and adjacent territory. . *Bulletin of the U. S. National Museum* n. 58: 465.
- SWOFFORD, D. L., G. J. OLSEN, P. J. WADDELL and D. M. HILLIS. 1996. Phylogenetic inference. Pp. 407-454. *In*: Hillis, D. M., C. Moritz & B. K., Mable (Eds), *Molecular systematics*. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, U. S.
- TAYLOR, E. H. 1951. A brief review of the snakes of Costa Rica. *The University of Kansas Science Buletin*, 34: 184.
- THIELE, K. 1993. The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* 9: 275-304.
- VAN DER HAMMEN, T.1972. Changes in vegetation and climate in the Amazon basin and surrounding areas during the Pleistocene. *Geological Mijnbouw* 51: 641-643.
- VAN DER HAMMEN, T.1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1: 3-26.
- VAN DER HAMMEN, T. & M. L. ASBY. 1994. Amazonia during the last glacial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109: 247-261.

- VANZOLINI, P. E. 1986. Addenda & Corrigenda to Part I Snakes Pp. 1-26. *In*: PETERS, J. A. & B. OREJAS-MIRANDA, *Catalogue of the Neotropical Squamata. Part I Snakes*. Smithsonian Institution, Washington.
- VANZOLINI, P. E. & WILLIAMS E. E. 1970. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Yguanidae). *Arquivos de Zoologia. São Paulo*. 19: 1-240.
- VIDAL, N., G. LECOINTRE, J. C. VIÉ and J. P. GASC. 1997. Molecular systematics of pitvipers: paraphyly of the *Bothrops* complex. *Compte Rendu d'la Academie de Science*, (3) 320: 95-101.
- VIDAL, N., G. LECOINTRE, J. C. VIÉ and J. P. GASC. 1999. What can mitochondrial gene sequences tell us about intergeneric relationship of Pitvipers? *Kaupia* (heft 8), pp. 107-112.
- VUILLEUMIER, B. S. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science*, 173: 771-780.
- WERMAN, S. D. 1992. Phylogenetic relationship of Central and South American pitvipers of the genus *Bothrops* (*sensu lato*): Cladistic analysis of biochemical and anatomical characters. Pp. 21-40. *In* J. A. Campbell and E. D. Brodie, Jr. (Eds), *Biology of the Pitvipers*. Selva, Tyler, Texas.
- WERMAN, S. D. 1999. Molecular Phylogenetics and Morphological Evolution in Neotropical Pitvipers: an Evaluation of Mitochondrial DNA Sequence Information and the Comparative Morphology of the Cranium and Palatomaxillary Arch. *Kaupia* (heft 8), pp. 113-126.
- WIED, 1824 *Abbildungen Naturgeschichte Brasilien*. Weimar., pt. 5, pl.5 and 5a.
- WIENS, J. J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Systematic Biology* 44: 482-500.
- WIENS, J. J. 1998. Testing phylogenetic methods with tree congruence: phylogenetic analysis of polymorphic morphological characters in phrynosomatid lizards. *Systematic Biology* 47: 411-428.
- WIENS, J. J. 1999. polymorphism in systematics and comparative biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 363-395.
- WIENS, J. J. 2000. Coding morphological variation within species and higher taxa for phylogenetic analysis. Pp: 115-145. *In* J. J Wiens (Ed), *Phylogenetic analysis of morphological data*. Smithsonian Institution Press. Washington and London.
- ZAMUDIO, K. R. and GREENE, H. W. 1997. Philogeography of the Bushmaster (*Lachesis muta*: Viperidae): implications for neotropical biogeography, systematics and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 421-442.

ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th ed. Prentice-Hall, New Jersey. Pp. 663.

Apêndice I

Material examinado:

Lachesis muta

BRASIL: ACRE: Rio Branco: MCPRS 2710; AMAPÁ: Ferreira Gomes: IB 25404; Oiapoque: IB 24830; IB 13876; Rio Tracajuba (à esquerda de Macapá): IB 25406; AMAZONAS: Presidente Figueiredo: MPEG 18845; MPEG 17589; MPEG 17554; MPEG 17763; MPEG 17522; IB 52391; IB 52408; IB 53441; IB 52924; IB 53440; IB 52406; IB 52391; IB 52709; IB 53542; IB 52926; IB 52925; IB 53423; IB 52392; IB 52707; IB 52708; IB 52409; IB 52410; IB 52407; IB 52411; IB 52393; Manaus: IB 52923; IB 43218; IB 45997; IB 43615; IB 40929; IB 43156; IB 41406; PARÁ: Altamira: IB 43149; Ananindeua: MPEG 16822; IB 46586; IB 48080; Apeú: MPEG 1203; Belém: MPEG 6359; IB 46558; IB 41296; IB 42952; IB 42656; IB 46123; Breves: IB 41521; Cametá: IB 2551; Colônia Nova (próxima ao rio Gurupi- BR-316): MPEG 15058; Itaituba: IB 55687; Marabá: MPEG 10162; MPEG 16523; MPEG 16509; MPEG 13424; MPEG 17232; MPEG 16786; MPEG 18484; MPEG 12808; MPEG 12807; MPEG 17163; MPEG 16514; MPEG 15530; MPEG 16773; IB 54648; Melgaço: MPEG 19144; Peixe-Boi: MPEG 17861; Porto Jarbas Passarinho (rio Araguaia): MPEG 12744; Redenção: IB 40905; Santarém: IB 51542; Taciateua: MPEG 507; Tucuruí: IB 49544; IB 49927; IB 46169; IB 46988; IB 48082; IB 48085; IB 49919; IB 49920; IB 49921; IB 49918; IB 49922; IB 47780; IB 46657; IB 49545; IB 49549; IB 49548; IB 47701; IB 46670; IB 48078; IB 48081; IB 51543; IB 49915; IB 49916; IB 48230; IB 49546; IB 46990; IB 46642; IB 46989; IB 46664; IB 49547; Viseu: MPEG 10161; RONDÔNIA: Porto Velho: IB 50978; IB 33715; MPEG 17760; MATO GROSSO: Alta Floresta: IB 44586; IB 53012; IB 42231; IB 42114; IB 49030; IB 52953; IB 41526; IB 41523; IB 47001; Jacaré (Alto Xingu): IB 41324; Barra do Garça: IB 54352; IB 32226; IB 32920; IB 40866; IB 41294; IB 41325; IB 40736; IB 45965; IB 41428; IB 41457; Base aérea de Cumbica: IB 43834; Cáceres: IB 37512; IB 37512; IB 37295; IB 40087; Canarana: IB 50076; IB 54350; Cuiabá: IB 50117; IB 50974; Juína: MNRJ 4753; Lagoa Augusta: IB 22287; Pontes e Lacerda: IB 55684; Reserva Gorotoré: IB 37514; Ribeirão Cascalheira: IB 55688; IB 54352; IB 55685; IB 56342; IB 54647; IB 54646; IB 55015; IB 56481; IB 55683; IB 55686; Santa Terezinha: IB 50116; São Félix do Araguaia: IB 54953; IB 55060; IB 54838; IB 55682; IB 55681; São José do Xingu: IB 46793; Sinop: IB 50976; IB 50992; MNRJ 3544; Vera: IB 43845; GOIÁS: Niquelândia: MNRJ

8028; ALAGOAS: Quebrângulo: IVB 2909; IVB 2993; IVB 2976; IVB 2975; IVB 2985; Rio Largo: IB 25122; São José da Laje: IB 54916; IB 54224; IB 54351; Utinga: IB 1140 (parátipo de *Lachesis muta noctivaga* Hoge, 1966); IB 1154 (parátipo de *L. m. noctivaga*); CEARÁ: Guaramiranga: IB 56222; Pacoti: UFC 2065; UFC 2064; PERNAMBUCO: s/ proc.: IB 7162 (parátipo de *L. m. noctivaga*); s/ proc.: IB 1023 (parátipo de *L. m. noctivaga*); s/ proc.: IB 1000 (parátipo de *L. m. noctivaga*); s/ proc.: IB 3189 (parátipo de *L. m. noctivaga*); s/ proc.: DMB 418; Barreiras: IB 8697 (parátipo de *L. m. noctivaga*); IB 8698 (parátipo de *L. m. noctivaga*); IB 8699 (parátipo de *L. m. noctivaga*); Nazaré da Mata: IB 10 (parátipo de *L. m. noctivaga*); Recife: IB 44555; IB 2734 (parátipo de *L. m. noctivaga*); IB 4548 (parátipo de *L. m. noctivaga*); IB 46792; IB 34442; Socorro do Jaboaão: IB 42424; PARAÍBA: s/ proc.: IB 51283; BAHIA: s/ proc.: IB 3220 (parátipo de *L. m. noctivaga*); Amargoza: IB 4549 (parátipo de *L. m. noctivaga*); Ilhéus: IB 16923 (parátipo de *L. m. noctivaga*); IB 16118 (parátipo de *L. m. noctivaga*); MNRJ 3039; Valença: MNRJ 4760; Maraú: IB 3057 (parátipo de *L. m. noctivaga*); Teixeira de Freitas: IB 52945; Belmonte: IB 51492; MINAS GERAIS: Carangola: IB 8439 (parátipo *L. m. noctivaga*) IB 8429 (parátipo *L. m. noctivaga*); Lajinha: IB 29283; Cachoeirinha: IB 8683; IB 9320; IB 9308 (parátipo de *L. m. noctivaga*); IB 9309 (parátipo de *L. m. noctivaga*); IB 9310 (parátipo de *L. m. noctivaga*); Caratinga: IB 00009; ESPÍRITO SANTO: Calçado: IB 7631 (parátipo de *L. m. noctivaga*); Colatina: IB 30602; IB 32294; IB 31433; IB 43916; Guandu: IB 8685 (parátipo de *L. m. noctivaga*); IB 8684 (parátipo de *L. m. noctivaga*); IB 8605 (parátipo *L. m. noctivaga*); IB 8649 (parátipo de *L. m. noctivaga*); IB8499 (parátipo *L. m. noctivaga*); Vitória: IB 17957 (holótipo de *L. m. noctivaga*); São Domingos: IB 30926; IB 25123; IB 25123; São Gabriel da Palha: IB 52042; IB 50975; IB 50578; IB 51282; IB 51228; IB 53013; IB 50487; RIO DE JANEIRO: Santa Maria Madalena: IVB 001.

PANAMÁ: Provincia de Darién: UCR 8061

Lachesis stenophrys

COSTA RICA: Alajuela, São Miguel, Guapilito: UCR 12644; Cartago, Turrialba, Pavones: UCR 7146; Heredia, Sarapiquí, Porto Viejo (E. B. La Selva): UCR 3126; UCR 5804; Limon, Siquirres, Alto Guayacán: UCR 14080; UCR 14079; UCR 13710; Limon, Talamanca: UCR 7412.

Lachesis melanocephala

COSTA RICA: Puntarenas, Golfito, Pl. Blanca: UCR 1589

* Os exemplares de *L. setenophrys* e *L. melanocephala* examinados no Instituto Clodomiro Picado, San Jose, Costa Rica, não possuem número de coleção e, portanto, não estão relacionados na lista acima.

Apêndice II

Tabela XXI. Medianas dos caracteres merísticos com sobreposição utilizados na análise filogenética. MT= Mato Grosso; SA= sul do rio Amazonas; MA= Mata Atlântica; NA= norte do rio Amazonas; ACA= América Central costa Atlântica; ACP= América Central costa Pacífica; Bl= *Botriechis lateralis*; Bn= *Botriechis nigroviridis*; An= *Atropoides nummifer*. Cant= número de cantais; Dora= número de dorsais anteriores; Dorm= número de dorsais no meio do corpo; Dorp= número de dorsais posteriores; Fo= número de prefoveais; Fsubfo= número de fileiras de escamas subfoveais; Gv= gular-ventral; Il= número de infralabiais; Ilsm= sulco mentoniano-infralabial; Iol= número de interoculolabiais; Iric= interritais; Isupo= intersupraoculares; Lfx= largura da faixa pós-ocular; M= número de escamas que formam o sulco mentoniano; Sc= número de subcaudais; Sl= número de supralabiais; Subo= número de suboculares; Ventr= número de escamas ventrais.

Variável	MT	SA	MA	NA	ACA	ACP	BL	BN	AN	MÁX.	MÍN.
DORA	3,64	3,64	3,61	3,61	3,61	3,64	3,18	3,14	3,26	3,64	3,14
DORM	3,58	3,58	3,53	3,56	3,58	3,64	3,14	3,04	3,26	3,64	3,04
DORP	3,26	3,26	3,26	3,26	3,26	3,26	2,97	2,77	2,94	3,26	2,77
VENTR	5,42	5,43	5,39	5,42	5,30	5,35	5,09	5,06	4,79	5,43	4,79
SC	3,61	3,58	3,56	3,64	3,69	3,69	4,22	4,0	3,62	4,22	3,58
SL	2,40	2,30	2,40	2,40	2,30	2,30	2,44	2,40	2,40	2,30	2,40
FSUBFO	0,69	0,69	0,69	0	0	0	0	0	1,10	1,10	0
IL	2,77	2,77	2,77	2,77	2,71	2,76	2,56	2,40	2,56	2,77	2,40
ISUPO	2,64	2,64	2,64	2,56	2,56	2,56	2,08	1,95	2,24	2,64	1,95
SUBO	0,69	1,10	0,69	1,10	1,10	1,10	1,39	1,10	1,10	1,39	0,69
IOL	1,79	1,95	1,79	1,79	1,95	1,95	1,39	1,61	1,87	1,95	1,39
FO	1,10	1,39	1,10	1,10	1,24	0,69	1,35	1,61	1,87	1,87	0,69
CANT	1,61	1,61	1,39	1,61	1,61	1,61	1,39	1,39	1,50	1,61	1,39
IRIC	3,43	3,43	3,47	3,40	3,40	3,37	3,28	3,22	3,30	3,47	3,22
M	2,40	2,40	2,40	2,40	2,40	2,44	2,40	2,40	2,20	2,44	2,20
ILSM	2,20	2,20	2,20	2,20	2,30	2,30	2,08	1,79	1,95	2,30	1,79
GV	2,20	2,08	1,79	2,08	1,87	1,95	1,70	1,60	1,49	2,20	1,49
LFX	1,25	1,10	1,25	0,92	1,10	-	-	-	1,08	1,25	0,92

Apêndice III

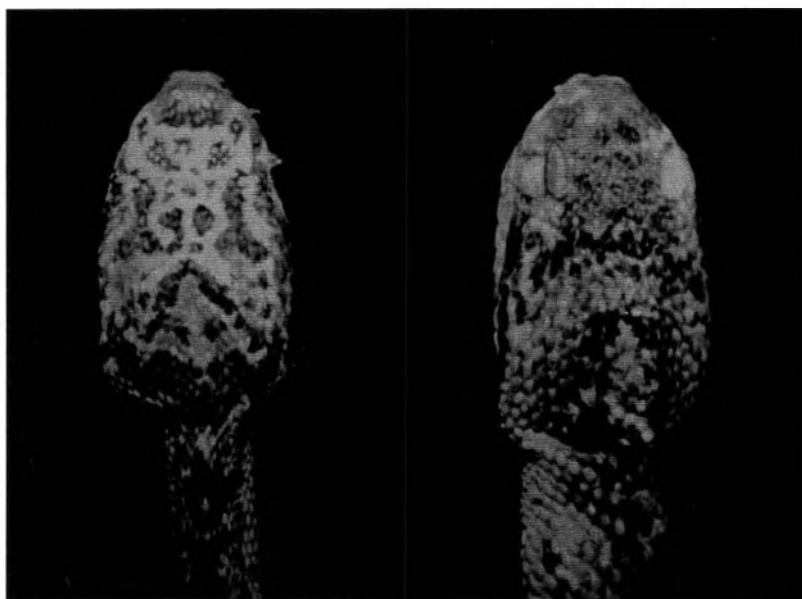


Figura 10 Vista dorsal da cabeça de dois exemplares de *L. muta* provenientes de Cáceres, MT (IB 40087; IB 42424), mostrando a variação no padrão de colorido da cabeça.

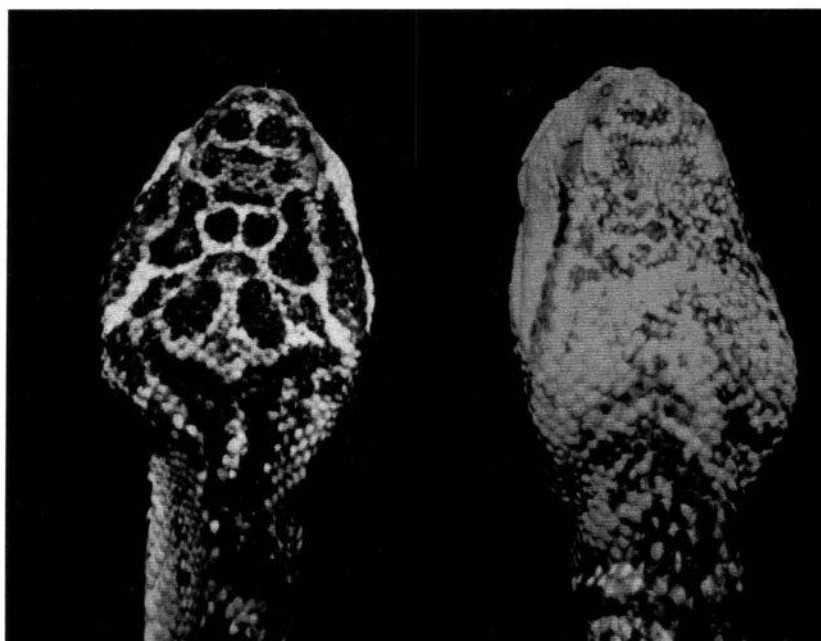


Figura 11 Vista dorsal da cabeça de um exemplar de *L. muta* procedente de Ribeirão Cascalheira, MT (IB 56481) posicionado à esquerda e, à direita, exemplar de *L. muta* procedente de Alto Xingu, MT (IB 41324) evidenciando variação no padrão de colorido da cabeça.

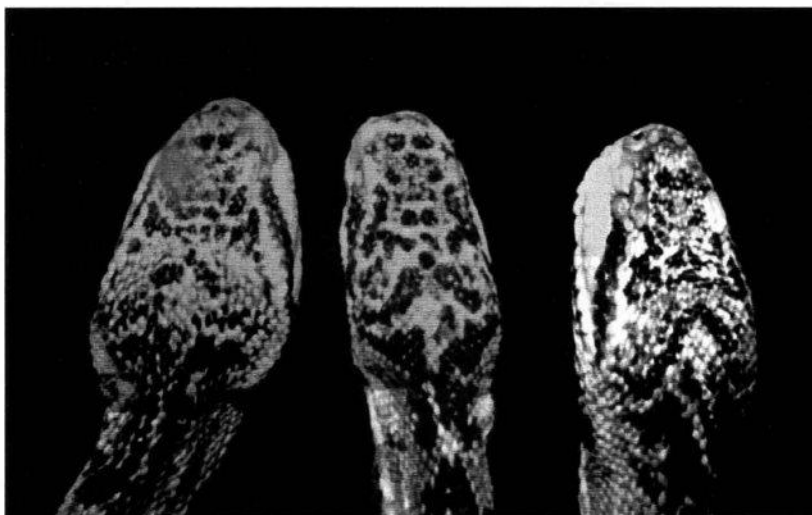


Figura 12. Vista dorsal da cabeça de três exemplares de *L. muta* procedentes de Tucuruí, PA (IB 46807; IB 46933; IB 47655) mostrando variação no padrão de colorido da cabeça.

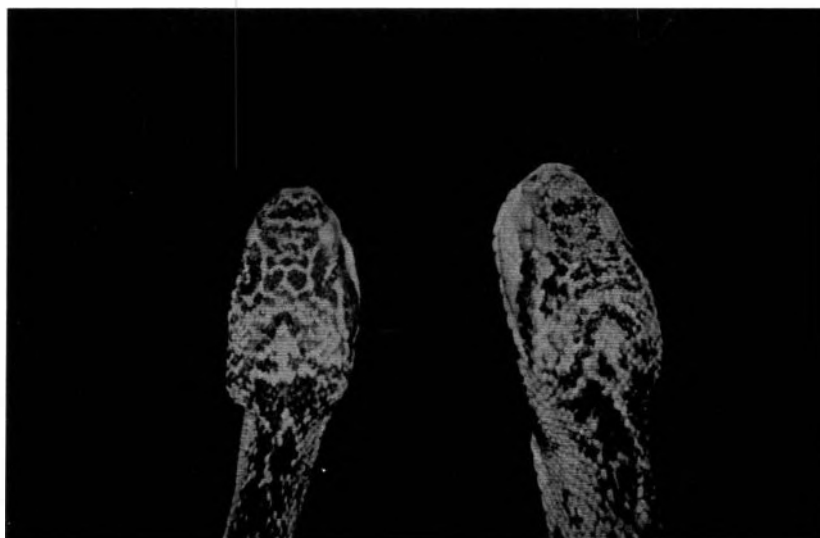


Figura 13. Vista dorsal da cabeça de dois exemplares de *L. muta* (à esquerda- IB 53013) procedente de São Gabriel da Palha, ES e (à direita- IB 47655) procedente de Tucuruí, PA mostrando padrões de colorido pouco distintos.

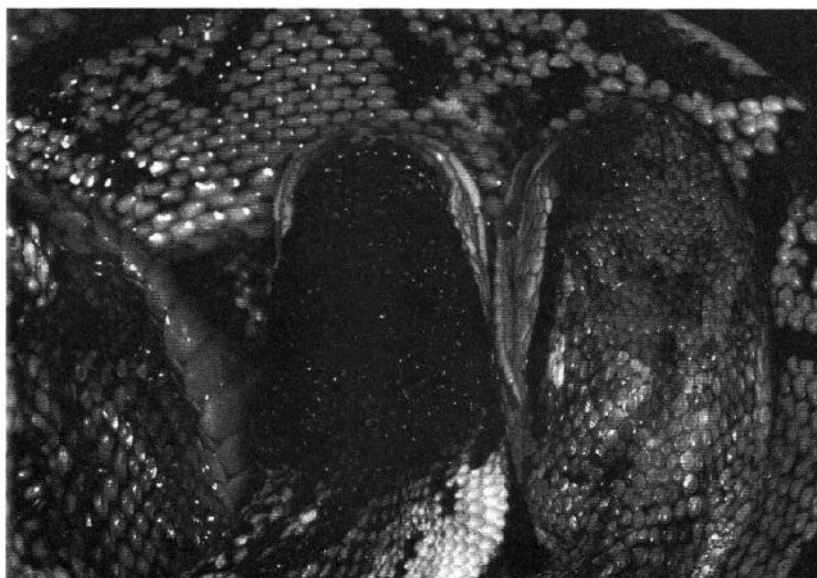


Figura 14. Vista dorsal de *L. melanocephala* e *L. stenophrys*.

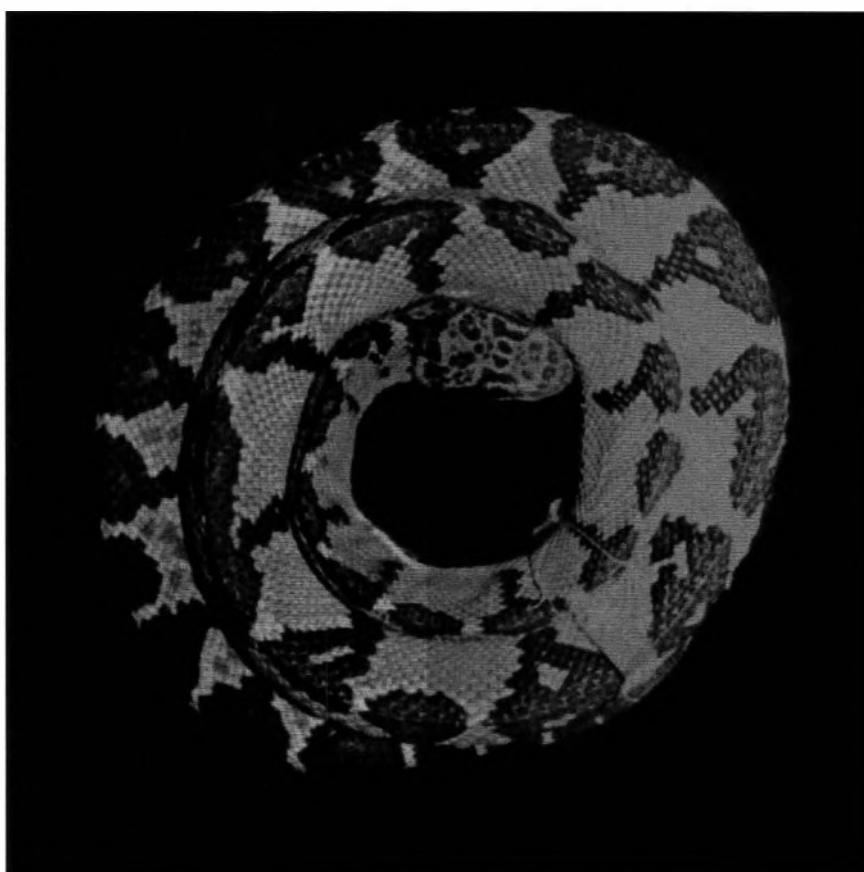


Figura 16 Vista dorsal de *L. muta* procedente de Pernambuco (IB 1000).

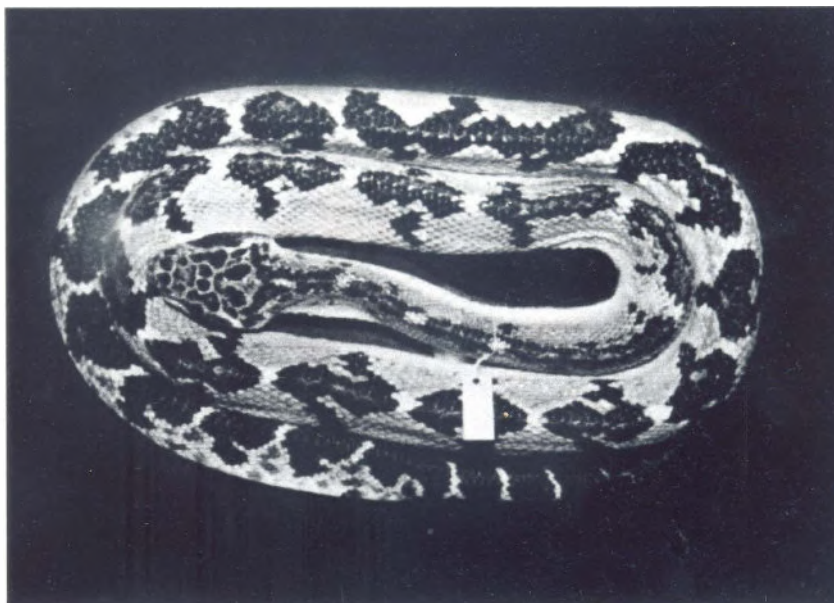


Figura 17 Vista dorsal de um exemplar de *L. muta* procedente de Ribeirão Cascalheira, MT (IB 56481).

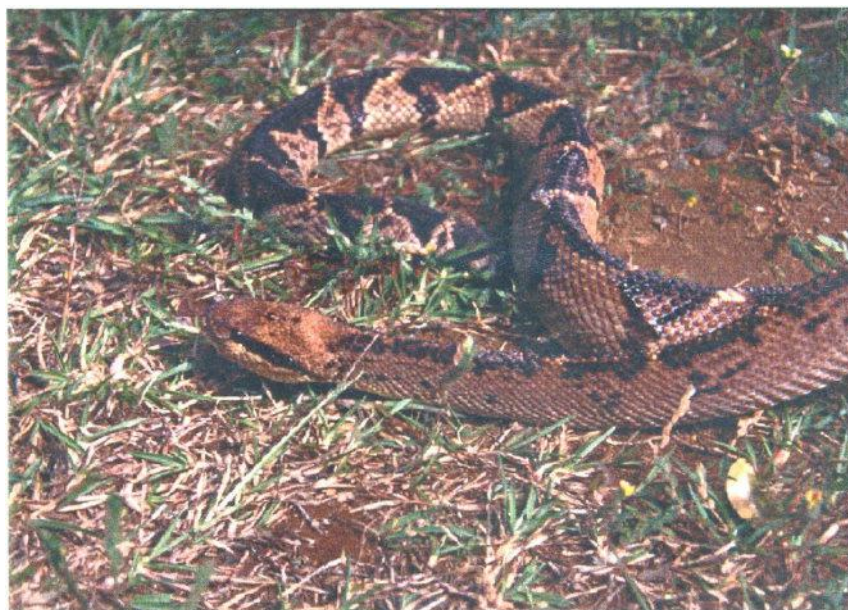


Figura 18. Exemplar de *L. stenophrys*, Costa Rica

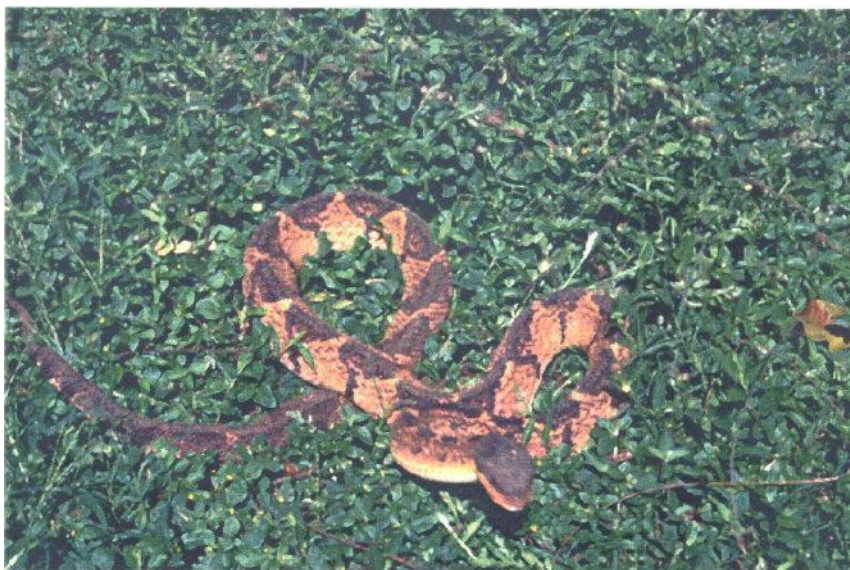


Figura 19. Exemplar de *L. melanocephala*, Costa Rica.