

CAIO CUNHA FERREIRA

VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DE QUATRO ESPÉCIES DE *BOTHROPS*  
(VIPERIDAE, CROTALINAE) NA AMAZÔNIA BRASILEIRA

BELÉM

2016

CAIO CUNHA FERREIRA

VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DE QUATRO ESPÉCIES DE *BOTHROPS*  
(VIPERIDAE, CROTALINAE), NA AMAZÔNIA BRASILEIRA

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Colegiado do Curso Ciências Biológicas, modalidade Bacharelado da Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientadora: Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Ana Lúcia da Costa Prudente,  
Coordenação de Zoologia – MPEG

Co-orientador: Msc. Alexandre Raimundo Missassi,  
Coordenação de Zoologia – MPEG

BELÉM  
2016

CAIO CUNHA FERREIRA

VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DE QUATRO ESPÉCIES DE *BOTHROPS*  
(VIPERIDAE, CROTALINAE), NA AMAZÔNIA BRASILEIRA

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Colegiado do Curso de Ciências Biológicas, modalidade Bacharelado da Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Ana Lúcia da Costa Prudente

Coordenação de Zoologia - MPEG

Avaliador: Prof. Dr. Gleomar Fabiano Maschio

Instituto de Ciências Biológicas - UFPA

Avaliador: Dr. Ricardo Arturo Guerra Fuentes

Coordenação de Zoologia - MPEG

BELÉM

2016

“Tudo o que temos que decidir é o que fazer com o tempo que nos é dado.”

*Gandalf*

Dedicado a minha família, à Manu e a todos que  
Que tornaram essa conquista possível.

## Agradecimentos

Primeiramente, meus agradecimentos vão à minha família. Aos meus pais, Neyla e Osvilmar, meus amigos mais antigos. Impossível utilizar de meras palavras para transcrever toda a gratidão que tenho por vocês. Amor, carinho, compreensão, conforto, paciência, educação. Qualquer coisa que eu fale ou faça não será nem infimamente suficiente para retribuir tudo. Mãe, por todos o seu amor e carinho, seus conselhos e suas palavras de sabedoria; Pai, por todo o seu amor e carinho, por ser um fiel amigo e companheiro, suas piadas e trocadilhos “sem-graça” que no fundo eu sempre amei. Um humilde muito obrigado de quem tentou resumir com palavras o que não pode ser descrito. Amo vocês, mamãe e papai.

Às minhas irmãs: Camylla, a mais velha, e Carol, minha gêmea. Pela paciência de uma vida inteira tendo que escutar as minhas tagarelices sobre os mais variados e aleatórios assuntos. Pelo companheirismo, amizade, amor e carinho de quem me acompanhou a vida inteira. Meu carinho por vocês é infinito. Muito obrigado meninas. Amo vocês.

A minha avó, Elys, uma sábia conselheira e amiga, que sempre me incentivou a seguir uma carreira na ciência. Qualquer cultura e educação que eu possa possuir hoje é consequência de todo conhecimento que adquiri com a senhora. Minha gratidão à senhora é indescritível. Muito obrigado vó, amo a senhora. Em memória de meu avô, “Carmelo”. Eu queria que o senhor pudesse me ver agora.

Aos meus padrinhos, tia “Carmen” e tio “Tinho”, por todo o carinho que vocês me deram. A tia “Lia”, por toda ajuda concedida no decorrer da minha vida, pela paciência de ter me aturado e ter se prestado a ouvir meus desabafos. A todos os meus primos e primas, tios e tias, avô e outros parentes mais distantes. Muito obrigado a todos vocês por terem feito parte da minha vida.

Agradeço a minha atual orientadora, Dra. Ana Lúcia da Costa Prudente. São muitas coisas: primeiro por ter me aceitado como aluno, por inúmeros favores concedidos, por ter tido paciência com os meus erros, atrasos e mancadas, por suas palavras de esclarecimento, por ter permitido o meu breve estágio no Instituto Butantan e pela disponibilidade em me ajudar e me tirar as dúvidas. Muito obrigado.

A meu co-orientador, M. Sc. Alexandre Missasssi, o “Xandão”, por toda a imensurável ajuda prestada, esclarecimentos, conselhos. Pela paciência de ter lidado comigo e pelo tempo prestado a me ajudar, deixando de fazer as próprias coisas., e por ter tornado possível o meu breve estágio no Instituto Butantan. Muito obrigado cara.

Agradeço também a Dra. Maria Cristina dos Santos Costa, a “Kita”, por ter sido a minha primeira orientadora. Por todas as instruções e conselhos dados, pelas conversas descontraídas em sala, em campo e em Congresso. Por ter me orientado nos primeiros passos na carreira acadêmica. Muito obrigado.

Agradeço pelo companheirismo e momentos de descontração providenciados por todos os colegas do Museu. (Gabriel, Andrew, Adriano, “Gringo”, “Xandinho”, Fabrício, Ângelo, Mateus, Liwouty, Marcelia, Marcelo, Gisele, Pedro, “Rochinha”, Luciana, Fernanda), do meu antigo laboratório na UFPA (Fabrício, Lenise, “Betto”, Elisia, Priscila) e o Dr. Gleomar Fabiano Maschio.

Agradeço também ao Dr. Francisco Franco, o “Kiko”, por ter me aceitado como orientando temporário no Instituto Butantan e a todos que me fizeram companhia e providenciaram momentos de descontração durante o breve período em que estive lá (Valdir, “Valk”, Bettina, Flora, Fernanda, Dr. Marcelo Duarte).

Ao meu grande amigo e vizinho, Silvio. Aos meus grandes amigos do ensino fundamental e médio, Mateus, Iza e “Alemão”. A todos os meus amigos do curso, Luiza, Nicolle, Yuri, Raissa, “Sushi”, Sibebe, Brenda, Lorena, Marília, Murilo, Ericks, Thamires, Rafael “Seu Jorge”. Muito obrigado pela amizade e companheirismo de todos vocês.

À Manu, minha mais fiel amiga, companheira e confidente. Sua simples presença já melhora o meu dia e a sua convivência me inspira todos os dias a ser a melhor pessoa possível. Sei que as vezes torro a tua paciência com a minha lerdeza, mas estás sempre do meu lado, mesmo nas piores circunstâncias. Obrigado pela paciência de me aturar falando e trocando de assuntos tão relacionados entre si quanto um queijo é com uma caneta, e por compartilhar de toda a minha nerdice. Eu te amo.

Por último, a todo mundo que fez parte da minha vida de alguma forma positiva e que não tenho espaço para citar aqui. Muito obrigado a todos.

**SUMÁRIO**

RESUMO .....	1
ABSTRACT .....	1
INTRODUÇÃO .....	2
MATERIAL E MÉTODOS.....	5
RESULTADOS .....	7
DISCUSSÃO.....	8
AGRADECIMENTOS.....	11
REFERÊNCIAS .....	12
ANEXO	

## Lista de Figuras e Tabelas

**Figura 1.-** Hipótese filogenética obtida de análise molecular da família Viperidae. Em destaque, as espécies do gênero *Bothrops* que foram analisadas neste trabalho, pertencentes aos grupos “*atrox*”, “*jararacussu*” e “*taeniatus*” (modificado de Alencar et al., 2016).

**Figura 2.** Composição e frequência relativa da dieta de quatro espécies de *Bothrops* da Amazônia brasileira (adaptado de Martins *et al.*, 2002).

**Figura 3.-** Landmarks definidos e utilizados nas análises de morfometria geométrica, em vista lateral (A) e dorsal (B). Espécie representada: *Bothrops bilineatus*.

**Figura 4.-** Representação gráfica da análise discriminante (DFA) realizada para identificação das variáveis quanto a morfologia cefálica e corpórea de espécies terrícolas (*Bothrops atrox* e *B. brazili*) e arborícolas (*B. bilineatus* e *B. taeniatus*) da Amazônia Brasileira.

**Figura 5.-** Representação gráfica da análise discriminante (DFA) realizada para identificação das variáveis quanto a morfologia da cabeça de espécies terrícolas (*Bothrops atrox* e *B. brazili*) e arborícolas (*B. bilineatus* e *B. taeniatus*) da Amazônia Brasileira.

**Figura 6.-** Representação gráfica da análise de variáveis canônicas (CVA) dos marcos anatômicos em vista lateral da cabeça das espécies terrícolas (*Bothrops atrox* e *B. brazili*) e arborícolas (*B. bilineatus* e *B. taeniatus*).

**Figura 7.-** Representação gráfica da forma evidenciada da escutelação cefálica de *Bothrops atrox* e *B. brazili* no sentido negativo do primeiro eixo. A forma em azul claro corresponde à configuração de referência gerada pelo método de Sobreposição de Procrustes, e a forma azul escuro representa a forma apresentada pelos indivíduos.

**Figura 8.-** Representação gráfica da forma evidenciada da escutelação cefálica de *Bothrops bilineatus* e *B. taeniatus* no sentido positivo do primeiro eixo. A forma em azul claro corresponde à configuração de referência gerada pelo método de Sobreposição de Procrustes, e a forma azul escuro representa a forma apresentada pelos indivíduos.

**Figura 9.-** Representação gráfica da análise de variáveis canônicas (CVA) dos marcos anatômicos em vista dorsal da cabeça das espécies terrícolas (*Bothrops atrox* e *B. brazili*) e arborícolas (*B. bilineatus* e *B. taeniatus*).

**Figura 10.-** Representação gráfica da forma evidenciada da escutelação cefálica de *Bothrops bilineatus* e *taeniatus* no sentido negativo do primeiro eixo, em vista dorsal. A grade de deformação corresponde à configuração de referência gerada pelo método de Sobreposição de Procrustes. Os pontos azul-escuros representam a variação na forma apresentada pelos indivíduos analisados.

**Figura 11.-** Representação gráfica da forma evidenciada da escutelação cefálica de *Bothrops atrox* e *brazili* no sentido positivo do primeiro eixo, em vista dorsal. A grade de deformação corresponde à configuração de referência gerada pelo método de Sobreposição de Procrustes. Os pontos azul-escuros representam a variação na forma apresentada pelos indivíduos analisados.

**Tabela 1.** Landmarks definidos e utilizados nas análises de morfometria geométrica, em vista dorsal (A) e lateral (B).

## RESUMO

As espécies do gênero *Bothrops* ocupam os mais variados ambientes, desde o extrato terrestre até o arbóreo. Este estudo teve o objetivo de analisar a variação morfológica da cabeça e corpo de quatro espécies de *Bothrops* (*B. atrox*, *B. bilineatus*, *B. brazili* e *B. taeniatus*), relacionando ao uso dos ambientes arbóreo e terrestre. Para análise dessa variação, utilizamos dois tipos de morfometria: linear, onde foram aferidas nove medidas de distância, comprimento e largura da cabeça e corpo; e geométrica, onde foram analisados 18 *landmarks* cefálicos. Nas análises de morfometria linear, o resultado da DFA apresentou como as principais variáveis responsáveis pela variação comprimento e largura do corpo quando analisamos todas as variáveis, e largura da cabeça e da região loreal quando analisamos somente as variáveis da cabeça. Observamos também uma tendência das espécies terrestres e arborícolas, quanto a sua morfologia corporal, de se agruparem com as espécies de mesmo habitat, sendo as espécies terrestres mais robustas e arborícolas mais delgadas. Quanto a morfometria geométrica, as espécies terrestres apresentaram cabeça mais robusta e curta, com focinho mais estreito, o que pode ser explicado como a manutenção de uma característica do ancestral de *Bothrops*, que seria uma espécie terrestre e de dieta generalista, enquanto que as arborícolas apresentaram cabeça mais estreita e alongada, com focinho mais arredondado, morfologia essa mais próxima da apresentada por espécies arborícolas de outras famílias.

**Palavras-chave:** ecomorfologia; morfometria geométrica; jararaca

## ABSTRACT

The species of the genus *Bothrops* are present in the most varied environments, from terrestrial to arboreal environment. This study had the purpose to analyze the morphological variation of four *Bothrops* species (*B. atrox*, *B. bilineatus*, *B. brazili* and *B. taeniatus*) as regards the use of both terrestrial and arboreal environments. To analyze these variations, we used two kinds of morphometrics: linear, where we measured 9 distance, length and width measures; and geometric, where were analyzed 18 cephalic landmarks. In the linear morphometric analysis, the DFA result presented body length and width as the main variable responsible for the variation in the all-variables analysis, whereas head width and loreal width were the main variables in the head-variables analysis. Besides that, it was observed a tendency of the terrestrial and arboreal species, in regards of their corporeal morphology, to group themselves with the same habitat species, with terrestrial species being stouter and arboreal species being slender. In the geometric morphometric analysis, the terrestrial species showed a stouter and shorter head, with a sharper snout, which could be explained as a conservation of the *Bothrops* ancestral characteristics, which were a terrestrial species with a generalist diet, whereas the arboreal species showed a narrower and longer head, with a rounder snout, all characteristics more akin to arboreal species from other families.

**Key words:** ecomorphology; geometric morphometrics; lancehead

**APRESENTAÇÃO DO TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO**

**ARTIGO**

**VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DE QUATRO ESPÉCIES DE *Bothrops*  
(VIPERIDAE, CROTALINAE) NA AMAZÔNIA BRASILEIRA**

**Autores:** Caio Cunha Ferreira, Alexandre Raimundo Missassi, Ana Lúcia da Costa Prudente,

**Revista:** Journal of Herpetology (ANEXO)

**Status:** Não-submetido

VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DE QUATRO ESPÉCIES DE *BOTHROPS* (VIPERIDAE,  
CROTALINAE) NA AMAZÔNIA BRASILEIRA

CAIO CUNHA FERREIRA<sup>1,2</sup>, ALEXANDRE RAIMUNDO MISSASSI<sup>1</sup> E ANA LÚCIA  
DA COSTA PRUDENTE<sup>1</sup>

*1 Departamento de Zoologia, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil*

*2 Universidade Federal do Pará, Campus Belém, Brasil*

## ABSTRACT.-

The species of the genus *Bothrops* are present in the most varied environments, from terrestrial to arboreal environment. This study had the purpose to analyze the morphological variation of four *Bothrops* species (*B. atrox*, *B. bilineatus*, *B. brazili* and *B. taeniatus*) as regards the use of both terrestrial and arboreal environments. To analyze these variations, we used two kinds of morphometrics: linear, where we measured 9 distance, length and width measures; and geometric, where were analyzed 18 cephalic landmarks. In the linear morphometric analysis, the DFA result presented body length and width as the main variable responsible for the variation in the all-variables analysis, whereas head width and loreal width were the main variables in the head-variables analysis. Besides that, it was observed a tendency of the terrestrial and arboreal species, in regards of their corporeal morphology, to group themselves with the same habitat species, with terrestrial species being stouter and arboreal species being slender. In the geometric morphometric analysis, the terrestrial species showed a stouter and shorter head, with a sharper snout, which could be explained as a conservation of the *Bothrops* ancestral characteristics, which were a terrestrial species with a generalist diet, whereas the arboreal species showed a narrower and longer head, with a rounder snout, all characteristics more akin to arboreal species from other families.

*Key words:* Ecomorphology; Geometric Morphometrics; Lancehead

## RESUMO.-

As espécies do gênero *Bothrops* ocupam os mais variados ambientes, desde o extrato terrestre até o arbóreo. Este estudo teve o objetivo de analisar a variação morfológica da cabeça e corpo de quatro espécies de *Bothrops* (*B. atrox*, *B. bilineatus*, *B. brazili* e *B. taeniatus*), relacionando ao uso dos ambientes arbóreo e terrestre. Para análise dessa variação, utilizamos dois tipos de morfometria: linear, onde foram aferidas nove medidas de distância, comprimento e largura da cabeça e corpo; e geométrica, onde foram analisados 18 *landmarks* cefálicos. Nas análises de morfometria linear, o resultado da DFA apresentou como as principais variáveis responsáveis pela variação comprimento e largura do corpo quando analisamos todas as variáveis, e largura da cabeça e da região loreal quando analisamos somente as variáveis da cabeça. Observamos também uma tendência das espécies terrestres e arborícolas, quanto a sua morfologia corporal, de se agruparem com as espécies de mesmo habitat, sendo as espécies terrestres mais robustas e arborícolas mais delgadas. Quanto a morfometria geométrica, as espécies terrestres apresentaram cabeça mais robusta e curta, com

focinho mais estreito, o que pode ser explicado como a manutenção de uma característica do ancestral de *Bothrops*, que seria uma espécie terrestre e de dieta generalista, enquanto que as arborícolas apresentaram cabeça mais estreita e alongada, com focinho mais arredondado, morfologia essa mais próxima da apresentada por espécies arborícolas de outras famílias.

*Palavras-chave:* Ecomorfologia; Jararaca; Morfometria Geométrica

As características morfológicas de uma espécie servem como evidências para uma variada gama de estudos distintos, desde variação geográfica (How et al., 1996), dimorfismo sexual ou variações na forma de estruturas como crânios, escutelação cefálica (Gregory, 2004; Meik et al., 2012; Fabre et al., 2014; Murta-Fonseca e Fernandes, 2016), funcionalidade e/ou presença/ausência de apêndices locomotores (Brandley et al., 2008; Sales Nunes et al., 2014) e variação morfológica entre espécies (Ruane 2015). Essas variações morfológicas podem ser fruto de uma história evolutiva compartilhada, refletindo eventos de convergência ou adaptação (Martins et al., 2001; Pizzatto et al., 2007; Alencar et al., 2016). Entende-se por adaptação qualquer estrutura ou “novidade evolutiva” desenvolvida (ou adquirida) por um processo de seleção natural em que, uma relação positiva pode ser encontrada no aumento de aptidão entre a funcionalidade da estrutura em questão e o uso do habitat (Eldredge, 1989). A busca destas relações positivas com o habitat, ou seja, entre a morfologia (fenótipo) e aspectos ecológicos (ex. habitat), seja de indivíduos, espécies e populações, é o foco da ecomorfologia (Peres-Neto, 1999). Dada a diversidade de espécies e de ocupação de nicho por parte dos Squamata (Vitt e Caldwell, 2014), os Squamata são um excelente grupo para se aplicar esse tipo de metodologia.

Dentre os répteis, as serpentes constituem um grupo de Squamata terrestres derivados (Apesteguía e Zaher, 2006; Zaher et al., 2009; Longrich et al., 2012), que conquistaram todos os ambientes (aquático, terrestre, fossorial e arborícola), apresentando uma gama de adaptações morfológicas diretamente ligadas à vida em um corpo alongado e à ausência de membros locomotores (Martins et al., 2001; Apesteguía e Zaher, 2006; Pizzatto et al., 2007).

Cerca de 3.619 espécies de serpentes viventes são conhecidas (Uetz, 2017), dentre elas as da família Viperidae, que apresentam um aparato inoculador de veneno extremamente sofisticado e figuram entre as principais causadoras de acidentes ofídicos (Vitt e Caldwell, 2014). Dentre os viperídeos, encontramos as serpentes do gênero *Bothrops*, com 45 espécies de distribuição sul-americana (Campbell e Lamar 2004; Uetz, 2016), divididas em sete grupos

(*sensu* Carrasco et al., 2012): grupo “*alternatus*”; grupo “*jararaca*”; grupo “*microphthalmus*”; grupo “*neuwiedii*”; grupo “*atrox*”; grupo “*jararacussu*” e grupo “*taeniatus*”. Destes, ao menos os três últimos grupos apresentam espécies com ocorrência na Amazônia brasileira e relativa representatividade de espécimes depositados em coleções científicas (Fig. 1). Selecionamos para este trabalho as espécies *Bothrops atrox*, *B. brazili*, *B. bilineatus* e *B. taeniatus* devido ao monofiletismo comprovado do clado formado pelos grupos “*atrox*”, “*jararacussu*” e “*taeniatus*”, onde essas espécies estão inseridas (Carrasco et al., 2012; Alencar et al., 2016).

Popularmente conhecidas como “jararacas”, as serpentes do gênero *Bothrops* ocupam os mais diversos ambientes de floresta úmida primária e secundária, sendo algumas espécies (ex. *B. atrox*) encontradas também próximas à habitações humanas (Cunha e Nascimento, 1978, 1993). Outras, mais raras (ex. *B. brazili*, *B. bilineatus* e *B. taeniatus*), ocorrem em ambientes de floresta primária, podendo também ser encontradas, eventualmente, em ambientes de floresta secundária (Cunha e Nascimento, 1978, 1993; Martins e Oliveira, 1999; Turci et al., 2009).

*Bothrops atrox* (Linnaeus, 1758) e *B. brazili* (Hoge, 1954) são essencialmente terrestres, que forrageiam no chão ou na vegetação (este último hábito sendo mais comum em juvenis), sendo encontradas em áreas de floresta próximas a lagos ou geralmente suscetíveis a alagamentos (Martins e Oliveira, 1999; Turci et al., 2009). Apresentam corpo robusto e cauda curta (Martins et al., 2001), seguindo o padrão morfológico de serpentes terrestres observado na maioria das espécies do gênero (Campbell e Lamar, 2004). Por sua vez, *B. bilineatus* (Wied, 1825) e *B. taeniatus* (Wagler in Spix, 1824) forrageiam essencialmente sobre a vegetação, sendo encontradas sobre arbustos e principalmente na copa das árvores (Turci et al., 2009). Apresentam corpo delgado e cauda alongada, aspectos morfológicos característicos de espécies arborícolas (Shine, 1983; Guyer e Donnelly, 1990; Pizzatto et al., 2007), com massa corporal relativamente menor quando comparada à seus congêneres terrestres (Martins et al., 2001; Turci et al., 2009).

Quanto à dieta, *Bothrops atrox*, *B. brazili*, *B. bilineatus* e *B. taeniatus* são espécies generalistas, alimentando-se de sapos, lagartos e mamíferos (pequenos roedores e marsupiais) (Cunha e Nascimento, 1978, 1993; Dixon e Soini, 1986; Martins e Oliveira, 1999; Martins et al., 2002; Turci et al., 2009). Também inclui-se aves (*B. atrox* e *B. taeniatus*), serpentes (*B. atrox* e *B. bilineatus*) e centopéias (*B. atrox* e *B. brazili*) em sua dieta (Martins et al., 2002) (Fig. 2).

Padrões morfológicos semelhantes entre espécies filogeneticamente distintas podem servir como preditores de convergência e adaptação ao ambiente ou exploração de recursos. Por exemplo, as gônadas e desenvolvimento da ninhada de serpentes aquáticas ocorre em uma posição mais anterior do corpo quando comparada a serpentes terrestres (Shine, 1988). Aparentemente, tal padrão morfológico reflete a transposição de desafios biomecânicos relacionados à natação, como o movimento de propulsão realizado pela parte posterior do corpo (Shine, 1988).

Em serpentes arborícolas, a principal adaptação é um corpo relativamente longo e delgado, aliado a uma cauda longa (por vezes prênsil), provavelmente um reflexo de vantagens para a escalada, deslocamento ou camuflagem entre os ramos de árvores (Pough, 1988; Lillywhite e Henderson, 1993; Pizzatto et al., 2007). Em boídeos e pitonídeos, o curso evolutivo para a arborealidade culminou em espécies com o corpo delgado e cauda longa, tamanho da ninhada relativamente menor e menor sobreposição anterior/posterior dos ovários, quando comparadas a serpentes aquáticas ou terrestres (Pizzatto et al., 2007). Os dados disponíveis na literatura para Boidae, Pythonidae e Colubridae, corroboram a hipótese que, a evolução da arborealidade em serpentes é acompanhada por significantes modificações morfológicas (Vitt e Vangilder, 1983; Guyer e Donnelly, 1990; Lillywhite e Henderson, 1993).

As espécies de *Bothrops* apresentam diversas adaptações morfológicas (e.x. espécies terrestres ou arborícolas) provavelmente em decorrência da ampla gama de habitats que ocupam, ainda que outros fatores, tais como dieta e disponibilidade de presas também possam ter exercido influência no curso evolutivo de tais adaptações, (Martins et al., 2001; Wüster et al., 2005). Como apontado por Martins et al. (2001), as espécies de *Bothrops* ocupam ambientes diversos, com adaptações morfológicas para o uso de cada ambiente, tendo a arborealidade evoluído mais de uma vez no gênero.

Neste trabalho, verificamos se existe um padrão morfológico entre as espécies terrestres (*Bothrops atrox* e *B. brazili*) e arborícolas (*B. bilineatus* e *B. taeniatus*), considerando a hipótese proposta por Alencar et al. (2016), onde *B. atrox* e *B. brazili* estão em clados distintos e irmãos do clado *B. bilineatus* e *B. taeniatus*. Para isto, analisamos, quantificamos e descrevemos a variação morfológica cefálica e corpórea desta quatro espécies de jararacas amazônicas, fazendo uso da morfometria linear e geométrica.

## MATERIAL E MÉTODOS

Os espécimes analisados encontram-se depositados na Coleção Herpetológica “Oswaldo Rodrigues da Cunha”, do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), município de Belém, Pará, Brasil. Analisamos 169 espécimes para a morfometria linear e 122 para morfometria geométrica, sendo: *Bothrops atrox* (30 machos; 30 fêmeas), *B. bilineatus* (n= 11 machos; 9 fêmeas), *B. taeniatus* (n= 27 machos; 21 fêmeas) e *B. brazili* (16 machos; 25 fêmeas). Em função da baixa amostragem das três últimas espécies, consideradas raras por diversos autores, não realizamos a análise de dimorfismo sexual nas análises de morfometria linear e geométrica, sendo machos e fêmeas tratados conjuntamente. Para as informações a respeito de uso do substrato, hábito e dieta, utilizamos dados em literatura.

Utilizamos morfometria linear para analisar os caracteres cefálicos e corporais, enquanto que utilizamos morfometria geométrica para análise da forma da região cefálica. Visando eliminar o efeito da variação ontogenética nos resultados, utilizamos somente indivíduos adultos (169 espécimes) em todas as análises realizadas ( $CRC \geq 400\text{mm}$ ), seguindo a proposta de Matias et al. (2011) para *Bothrops jararaca*. Considerando *Bothrops atrox* como uma espécie com estudos que indicam diferenças moleculares e morfológicas em populações distintas dentro da espécie (Wüster et al., 1999; Martins et al., 2001), optamos pela utilização de espécimes de uma mesma população, denominada população Nordeste-Sudeste do Pará (espécimes provenientes dos Estados do Pará e Maranhão, *sensu* Werman, 2005). As espécies foram agrupadas em terrestres (*B. atrox* e *B. brazili*) e arborícolas (*B. bilineatus* e *B. taeniatus*), segundo dados da literatura (Martins & Oliveira 1999; Martins et al. 2002). Subtemos os grupos às análises estatísticas univariada e multivariada (Zar, 1998), comparando as espécies e os grupos ambientais (terrestre e arborícola).

Para a obtenção de dados da morfometria linear, utilizamos paquímetro com precisão de 0,1 mm, com exceção de medidas do comprimento-rostro-cloacal (CRC) e comprimento da cauda (CCA), tomadas com fio de nylon sobre a linha média da cabeça e vertebral do corpo e aferidas sobre régua metálica milimetrada. As medidas tomadas seguiram a proposta de Matias et al. (2011), sendo: largura da região média do corpo (LCO), altura da região média do corpo (ACO), comprimento da cabeça (Ccab), largura da cabeça tomada na região da pós-ocular (Lca), largura da órbita ocular (LO), largura entre as narinas (LN) e largura tomada na região da fosseta loreal (LL).

Submetemos os dados obtidos à Análise de Componentes Principais (PCA – “Principal Component Analysis”) para verificar o grau de variância entre as espécies e quais as variáveis de maior efeito na variação total de tamanho, utilizando-se a matriz de variância e covariância de variáveis logaritimizadas. Posteriormente, submetemos os dados à Análise de Função Discriminante (DFA – “Discriminant Function Analysis”), com o objetivo de comparar o grau de variância existente dentro de cada grupo com o grau de variância entre os grupos (Zar, 1998). Realizamos estas análises nos softwares PC ORD v. 5.0 e STATISTICA v. 7.0. Fizemos as análises em duas etapas, sendo a primeira com todas as medidas aferidas e, na segunda, apenas com as medidas tomadas na cabeça. (Ccab, Lca, LO, LN e LL).

Para obtenção de dados da morfometria geométrica, fizemos imagens de alta resolução da cabeça de cada espécime, em vistas lateral e dorsal. Para tal, utilizamos uma câmera digital Nikon D90 (resolução de 12.4 “megapixels”) acoplada a um tripé e posicionada perpendicularmente à base das fotos para obtenção das imagens. Com o auxílio do programa TPS-Util, convertimos as imagens de pixels para milímetros. Os *landmarks*, ou marcos anatômicos, escolhidos (listados na Tabela 1) foram, em sua maioria, pontos de interseção de escamas, classificados assim como *landmarks* do tipo I (de acordo com Bookstein, 1991) (Laterais: *landmarks* 1-5; Dorsais: *landmarks* 1-3 e 5-11), com exceção de três *landmarks*, classificados como tipo II (Bookstein, 1991) (Laterais: 6 e 7; Dorsal: 4), por serem pontos de extremidades de duas estruturas (Fig. 3).

Digitalizamos todos os *landmarks*, utilizando o programa TPS Dig 2 (Rohlf, 2011). Através do programa MorphoJ (Klingenberg, 2011), fizemos uma análise de Sobreposição Generalizada por Quadrados Mínimos (GLS) ou Sobreposição de Procrustes, onde os dados de morfometria geométrica foram transladados, redimensionados e rotacionados, objetivando eliminar os efeitos de posição e tamanho. Ao final dessa análise, as configurações sobrepostas formam uma forma geométrica média referente à forma cefálica das espécies analisadas (Monteiro e Reis, 1999). Realizamos uma análise exploratória dos dados a partir da PCA, seguido de uma Análise de Variáveis Canônicas (CVA) para identificar potenciais divergências/similaridades morfológicas (Monteiro e Reis, 1999; Klingenberg, 2010). Para ilustrar as variações encontradas na forma, utilizamos grades de deformação (Monteiro e Reis, 1999).

## RESULTADOS

### *Morfometria linear*

Na PCA que realizamos, observamos que as variáveis altura do corpo e comprimento da cabeça foram as principais responsáveis pela variação entre os grupos terrestre e arborícola (PC1= 87%, PC2= 6%). Na DFA, considerando todos os dados morfométricos, as principais variáveis responsáveis pela variação foram o comprimento e largura do corpo [Wilk's Lambda: ,0753640; approx. F (27,456)= 24,05620; p < 0,0000]. Observa-se no gráfico (Fig. 4) a separação entre os grupos terrestre e arborícola, mostrando uma tendência das espécies em agrupar-se com as de mesmo habitat. Contudo, houve uma pequena sobreposição de *Bothrops bilineatus* com *B. atrox* e *B. brazili* e uma sobreposição maior com *B. taeniatus* (Fig. 4).

Quanto à análise que realizamos utilizando apenas os caracteres cefálicos, as principais variáveis responsáveis pela variação foram a largura da cabeça e a largura tomada na região da fosseta loreal. Observa-se no gráfico uma grande sobreposição entre os grupos ambientais, com *B. atrox* separando-se discretamente das demais espécies, *B. brazili* agrupando-se com *B. bilineatus* e *B. taeniatus* e *B. bilineatus* agrupando-se com *B. taeniatus* (Fig. 5).

### *Morfometria geométrica*

Na PCA que realizamos para a forma da cabeça em vista lateral, observa-se variação total igual a 69%, sendo o primeiro fator (PC1) responsável por 34% dessa variação, o segundo fator (PC2) por 21%, o terceiro (PC3) por 10% e o quarto (PC4) por 4%. Na CVA, o primeiro eixo corresponde a 63% e o segundo eixo à 22% da variação total (Fig. 6). Os *landmarks* que apresentaram a maior influência na variação, no primeiro eixo, foram os 11 (interseção entre as escamas pós-oculares) e 7 (interseção entre a 1ª supralabial e a escama rostral), em sentidos negativo e positivo.

*Bothrops atrox* e *B. brazili*, posicionadas no sentido negativo do primeiro eixo, apresentaram cabeça mais robusta e proporcionalmente mais curta, olhos proporcionalmente menores e fosseta loreal mais afastada das supralabiais (Fig. 7). Enquanto, *B. bilineatus* e *B. taeniatus*, posicionadas no sentido positivo do primeiro eixo, apresentaram uma cabeça mais

estreita e alongada, com olhos proporcionalmente maiores e fosseta loreal mais próxima às supralabiais (Fig. 8).

Nas análises que realizamos para a forma da cabeça em vista dorsal, uma variação de 86% foi apresentada pela PCA para as espécies analisadas, sendo o primeiro fator (PC1) responsável por 36%, o segundo fator (PC2) por 26%, o terceiro (PC3) por 14% e o quarto (PC4) por 10% dessa variação. Na CVA, o primeiro eixo respondeu por 55% e o segundo eixo por 39% da variação total (Fig. 9). Os landmarks que apresentaram a maior variação no primeiro eixo foram os 5 (interseção entre as escamas pós-ocular e temporal) e 3 (interseção entre as escamas pré-ocular e cantal), em ambos os sentidos.

Posicionadas no sentido negativo do primeiro eixo, *B. bilineatus* e *B. taeniatus* apresentaram cabeça mais estreita, focinho mais arredondado e olho proporcionalmente maior (Fig. 10). Posicionadas no sentido positivo, *B. atrox* e *B. brazili* apresentaram cabeça mais larga, focinho mais estreito e olho proporcionalmente menor (Fig. 11).

## DISCUSSÃO

O resultado de ambas as análises realizadas na morfometria linear, mostraram que existe variação na altura do corpo, comprimento da cabeça (PCA), comprimento e largura do corpo (DFA) em todas as espécies analisadas. Essa variação está relacionada diretamente às adaptações morfológicas identificadas em ambos os grupos. A altura do corpo pode estar relacionada à robustez, significando um corpo mais robusto e achatado dorso-ventralmente nas espécies terrestres e mais delgado nas espécies arborícolas. Em relação a largura do corpo, como apresentado por Martins *et al.* (2001), a manutenção do corpo mais robusto é uma característica compartilhada com a maioria das espécies do gênero, sendo um reflexo da morfologia plesiomórfica, que se manteve na maioria das linhagens subsequentes (Martins *et al.*, 2001). Por outro lado, a redução de tamanho e robustez do corpo provavelmente, seja reflexo da arborealidade em *Bothrops*.

Segundos nossos resultados, o estreitamento no corpo das espécies arborícolas e a diminuição corporal indicam modificações morfológicas e fisiológicas resultantes da adaptação à arborealidade, conforme sugeriram Lillywhite e Henderson (1993). Quanto ao aumento do comprimento da cabeça, pode estar relacionado ao alongamento na cabeça de espécies arborícolas, possivelmente ligado ao hábito arborícola dessas espécies (Lillywhite e

Henderson 1993). Segundo Martins et al. (2001), a arborealidade teria ocorrido ao menos três vezes no gênero, com o grupo “*taeniatus*” (*B. bilineatus* e *B. taeniatus*) sendo um dos grupos onde ela ocorreu.

As diferenças morfológicas apresentadas neste estudo corroboram Martins et al. (2001), que apontam que *Bothrops* apresenta uma alta diversidade de uso do macrohabitat. Embora a filogenia de Alencar et al. (2016) não aborde explicitamente a questão dos grupos de espécies, a topologia desses grupos indica que a arborealidade teria surgido várias vezes independente em diferentes clados. Carrasco et al. (2012) ratificaram o monofiletismo dos grupos de *Bothrops*, da mesma forma que a hipótese de Alencar et al. (2016). Segundo Alencar et al. (2016), a variedade de macrohabitats ocupados por *Bothrops* e o surgimento de fossetas loreais estariam relacionados a alta taxa de especiação observada no estudo.

Alencar et al. (2016) apontaram que houve um pico de especiação durante o Mioceno, mesmo período do surgimento do ancestral de *Bothrops* (Martins et al. 2001), e que posteriormente houve uma queda na taxa de especiação. Segundo os autores, uma das prováveis causas dessa queda seria a ocupação de novos nichos por novas linhagens logo após a colonização da América do Sul (Alencar et al. 2016). Essa ocupação de novos nichos pode estar relacionada com o sucesso evolutivo apresentado por *Bothrops*, incluindo a adaptação à arborealidade dentro do gênero (Martins et al., 2001). As diferenças morfológicas apresentadas pelas espécies aqui analisadas podem indicar adaptações para a ocupação de substratos diferentes e a ocupação de novos nichos, resultando, provavelmente, no sucesso evolutivo do gênero (Martins et al., 2001).

Quanto à análise de morfometria linear dos caracteres cefálicos, foi observada uma sobreposição generalizada da largura da cabeça e da região loreal entre *Bothrops brazili*, *B. taeniatus* e *B. bilineatus*, com *B. atrox* se afastando discretamente das demais. Na hipótese de Alencar et al. (2016), as espécies analisadas formam dois grupos distintos, onde *B. brazili* se encontra mais próximo de *B. atrox* do que de *B. bilineatus* e *B. taeniatus*. De acordo com Carrasco et al. (2012), esses dois grupos formam um clado monofilético. Isso pode indicar uma leve similaridade morfológica nesse aspecto, com o distanciamento de *B. atrox* sendo possivelmente um reflexo do seu posicionamento no cladograma (Alencar et al. 2016). A dieta generalista compartilhada pelas quatro espécies pode ser um reflexo dessa similaridade.

A cabeça maior, mais robusta e mais larga em vista lateral apresentada por *Bothrops atrox* e *B. brazili* estão de acordo com as informações de Pough e Groves (1983), quando

afirmaram que cabeça mais larga é uma característica comum da família Viperidae. A manutenção de características selecionadas nos ancestrais de algumas famílias (ex. Boidae, Viperidae) foi apontada por França et al. (2008) como um reflexo da filogenia sobre a morfologia desses grupos, ainda que possa existir convergência adaptativa na morfologia das mesmas. Com isso, pode-se afirmar que o hábito terrestre e morfologia mais robusta no corpo de *Bothrops atrox* e *B. brazili*, são características plesiomórficas retidas do ancestral do gênero (Martins et al., 2002). Vincent et al. (2006) afirmaram que serpentes com cabeças maiores e mais largas possuem uma facilidade maior em ingerir presas mais robustas. Presas robustas fazem parte da dieta da maioria das espécies de *Bothrops*, incluindo de *B. atrox* e *B. brazili* (Dixon e Soini, 1986; Cunha e Nascimento, 1993; Martins e Oliveira, 1998; Martins et al., 2002; Turci et al., 2009). Pequenos mamíferos e algumas aves, na maioria das vezes, são mais robustos que lagartos, sapos, serpentes e centopéias, além de se tornarem mais frequentes na dieta de adultos de *B. atrox* e *B. brazili* (Martins et al., 2002) (Fig. 2).

A sobreposição dos caracteres de comprimento e largura do corpo, assim como largura da cabeça e da região loreal de *Bothrops bilineatus* e *B. taeniatus*, pode ser reflexo da história compartilhada por essas espécies arborícolas (Martins et al. 2001; Wüster et al. 2002; Carrasco et al. 2012; Pyron et al. 2013; Alencar et al. 2016). Corpo mais delgado, cabeça mais alongada e olhos proporcionalmente maiores dessas espécies indicam hábito arborícola (Lillywhite e Henderson, 1993), observados em outras espécies filogeneticamente distantes (como *Leptophis ahaetulla*, *Oxybelis fulgidus* e *Phylodryas olfersii*) (Cunha e Nascimento, 1978; Henderson, 1982; Hartmann e Marques, 2005). Esse padrão morfológico semelhantes em espécies distantes é definido como convergência adaptativa (Shine 1983; Guyer e Donnelly, 1990; Lillywhite e Henderson, 1993; Pizzatto et al. 2007), tendo o ambiente exercido uma pressão seletiva sobre as espécies (Segall et al., 2016). O aumento no tamanho dos olhos, presente em espécies arborícolas, sugerem uma maior habilidade para caçar, considerando que são predadores altamente visuais e com apurada visão binocular (Henderson, 1982).

As diferenças morfológicas observadas na cabeça das espécies terrestres (*B. atrox* e *B. brazili*) e das arborícolas (*B. bilineatus* e *B. taeniatus*) provavelmente, sejam reflexo do ambiente, considerando que todas são generalistas (Dixon e Soini, 1986; Cunha e Nascimento, 1993; Martins et al., 2002). Os estudos de Hartmann e Marques (2005) com dieta de *Phylodryas olfersii* e de Scartozzoni et al. (2009) com dieta de *Oxybelis fulgidus*,

mostraram serpentes com dietas generalistas, cujas cabeças são alongadas em função do substrato que ocupam.

Os resultados da morfometria geométrica sugerem que os ambientes ocupados pelas quatro espécies de *Bothrops* exercem uma pressão maior sobre a morfologia do que a dieta, cuja robustez do corpo e cabeça são distintas entre os grupos analisados (terrestres e arborícolas). A eficácia da morfometria geométrica na identificação dessas diferenças foi um ponto fundamental na compreensão dos processos históricos ocorridos no gênero, conforme já apontado por Ruane (2015). A utilização dessa metodologia nos demais grupos de *Bothrops* seria um excelente fonte de informação, considerando que a morfologia de muitas espécies ainda é pouco investigada (Martins et al., 2001, 2002).

*Agradecimentos.-* Ao M. Sc. J. F. Sarmiento da Coleção Herpetológica “Oswaldo Rodrigues da Cunha” pelo auxílio com o transporte e separação dos espécimes analisados durante o desenvolvimento deste trabalho, a M.S. Hoogmoed e T.C.S. Ávila Pires pelo empréstimo de material bibliográfico, à Carol Ferreira pela ajuda com a edição das imagens e à Capes/CNPq pela concessão da bolsa de PIBIC.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alencar, L.R.V., Quental, T.B., Grazziotin, F.G., Alfaro, M.L., Martins, M., Venzon, M e Zaher, H. 2016. Diversification in vipers: phylogenetic relationships, time of divergence and shifts in speciation rates. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 105:50-62.

Apesteuguía, S e Zaher, H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature* 440:1037-1040.

Brandley, M.C., Huelsenbeck, J.P. e Wiens, J.J. 2008. Rates and patterns in the evolution of snake-like body form in Squamate reptiles: Evidence for repeated re-evolution of lost digits and long-term persistence of intermediate body forms. *Evolution* 62:2042-2064.

Campbell, J.A. e Lamar, W.W. 2004. The venomous reptiles of Western hemisphere. *Comstock Publishing Associates* 1:51-442.

- Carrasco, P.A., Mattoni, C.I., Leynaud, G.C. e Scrocchi, G.J. 2012. Morphology, phylogeny and taxonomy of South American bothropoid pitvipers (Serpentes, Viperidae). *Zoologica Scripta* 41:109-124.
- Cunha, O.R. e Nascimento, F.P. 1978. Ofídios da Amazônia X: As cobras da região leste do Pará. *Museu Paraense Emílio Goeldi Publicações Avulsas* 31.
- Cunha, O.R. e Nascimento, F.P. 1993. Ofídios da Amazônia: As cobras da região leste do Pará. *Museu Paraense Emílio Goeldi série Zoológica* 9:1-191.
- Eldredge, N. 1989. *Macroevolutionary dynamics: species, niches & adaptative peaks*. McGraw-Hill, EUA.
- Fabre, A-C., Cornette, R., Huyghe, K., Andrade, D.V. e Herrel, A. 2014. Linear versus geometric morphometric approaches for the analysis of head shape dimorphism in lizards. *Journal of Morphology* 275:1016-1026.
- França, F.G.R., Mesquita, D.O., Nogueira, C.C. e Araújo, A.F.B. 2008. Phylogeny and ecology determinate morphological structure in a snake assemblage in the Central Brazilian Cerrado. *Copeia* 2008:23-28.
- Gregory, P.T. 2004. Sexual dimorphism and allometric size variation in a population of grass snakes (*Natrix natrix*) in Southern England. *Journal of Herpetology* 38:240-244.
- Guyer, C. e Donnelly, M. A. 1990. Length-mass relationships among an assemblage of tropical snakes in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 6:65-76.
- Hartmann, P.A. e Marques, O.A.V. 2005. Diet and habit use of two sympatric species of *Phylodrias* (Colubridae), in south Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26:25-31.
- Henderson, R.W. 1982. Trophic relationships and foraging strategies of some New World Tree Snakes (*Leptophis*, *Oxybelis*, *Uromancer*). *Amphibia-Reptilia* 3:71-80.
- How, R.A., Schmitt, L.H. e Suyanto, A. 1996. Geographic variation in the morphology of four snakes species from the Lesser Sunda Islands, eastern Indonesia. *Biological Journal of Linnean Society* 59:439-456.
- Klingenberg, C.P. 2010. Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nature Reviews, Genetics* 11: 623-635.
- Klingenberg, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11:353-357.
- Lillywhite, H.B. e Henderson, R.W. 1993. Behavioral and functional ecology of arboreal snakes. Pg. 1-48 em Seigel, R.A. e Collins, J.T., *Snakes: ecology and behavior*. The Blackburn Press, EUA.

- Longrich, N.R., Bhullar, B.A. e Gauthier, J.A. 2012. A transitional snake from the Late Cretaceous period of North America. *Nature* 488:205-208.
- Martins, M. e Oliveira, M. E. 1999. Natural history of snakes in forests in the Manaus region, Central Amazonia, Brazil. *Herpetological Natural History* 6:78-150.
- Martins, M., Araújo, M.S., Sawaya, R.J. e Nunes, R. 2001. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). *Journal of Zoology* 254:529-538.
- Martins, M., Marques, O. A.V. e Sazima, I. 2002. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*. Pg. 307-328 em Schuett, G.W., Hoggren, M. e Douglas, M.E., *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing LC, EUA.
- Matias, N. R., Alves, M.L.M., Araujo, M.L. e Jung, D.M.H. 2011. Variação morfométrica em *Bothropoides jararaca* (Serpentes, Viperidae) no Rio Grande do Sul. *Iheringia, Série Zoologia* 101:275-282.
- Meik, J.M., Setser, K., Mociño-Deloya, E. e Lawing, A.M. 2012. Sexual differences in head form and diet in a population of Mexican Lance-headed rattlesnakes, *Crotalus polystictus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 106:633-640.
- Monteiro, L.R. e Reis, S.F. 1999. *Princípios de Morfometria Geométrica*. Hollos, Brasil.
- Murta-Fonseca, R.A. e Fernandes, D.S. 2016. The skull of *Hydrodynastes gigas* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854) (Serpentes: Dipsadidae) as a model of snake ontogenetic allometry inferred by geometric morphometrics. *Zoomorphology* 135:1-9.
- Peres-Neto, P.R. 1999. Alguns métodos e estudos de ecomorfologia de peixes de riachos. *Oecologia Brasiliensis* 6:209-236.
- Pizzatto, L., Almeida-Santos, S. M. e Shine, R. 2007. Life-history adaptations to arboreality in snakes. *Ecology* 88:359-366.
- Pough, F.H. e Groves, J.D. 1983. Specializations of the body form and food habits of snakes. *American Zoologist* 23:443-454.
- Pough, F.H. 1988. Mimicry and related phenomena. *Biology of the Reptilia* 16:153-234.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T. e Wiens, J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 13:1-78.
- Rohlf, F.J. 2011. TPS Series. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, NY. Disponível em: <http://life.bio.sunysb.edu/morph>

- Ruane, S. 2015. Using geometric morphometrics for integrative taxonomy: an examination of head shapes of milksnakes (genus *Lampropeltis*). *Zoological Journal of the Linnean Society* 174:394-413.
- Scartozzoni, R.R., Salomão, M.G. e Almeida-Santos, S.M. 2009. Natural history of the vine snake *Oxybelis fulgidus* (Serpentes, Colubridae) from Brazil. *South American Journal of Herpetology* 4:81-89.
- Sales Nunes, P.M., Curcio, F.F., Roscito, J.G. e Rodrigues, M.T. 2014. Are hemipenial spines related to limb reduction? A spiny discussion focused on gymnophthalmid lizards (Squamata: Gymnophthalmidae). *The Anatomical Record* 297:482-495.
- Segall, M., Cornette, R., Fabre, A.C., Godoy-Diana, R. e Herrel, A. 2016. Does aquatic foraging impact head shape evolution in snakes? *Proceedings of the Royal Society B* 283:e20161645.
- Shine, R. 1983. Arboreality in snakes: Ecology of the Australian Elapid genus *Hoplocephalus*. *Copeia* 1983:198-205.
- Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *The American Naturalist* 131:124-131.
- Turci, L. C. B., Albuquerque, S., Bernarde, P.S. e Miranda, D.B. 2009. Uso do hábitat, atividade e comportamento de *Bothriopsis bilineatus* e de *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae) na floresta do Rio Moa, Acre, Brasil. *Biota Neotropica* 9:197-206.
- Uetz, P. The EMBL Reptile Database. Disponível em: <http://www.reptile-database.org>. Acesso em: 20/02/2017.
- Vincent, S.E., Vincent, P.D., Irschick, D.J. e Rossell, J.M. 2006. Do juvenile gape-limited predators compensate for their small size when feeding? *Journal of Zoology* 268:279-284.
- Vitt, L. J. e Caldwell, J. P. 2014. *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles*. 4ª ed. Academic Press, EUA.
- Vitt, L.J. e Vangilder, L.D. 1983. Ecology of snake community in Northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 4:273-296.
- Werman, S. 2005. Hypotheses on the historical biogeography of bothropoid pitvipers and related genera of the Neotropics. *Ecology and Evolution in the Tropics*. Chicago: University of Chicago Press 306-365.
- Wüster, W., Golay, P. e Warrell, D.A. 1999. Synopsis of recent developments in venomous snake systematics, No. 3. *Toxicon* 37:1123-1129.

Wüster, W., Salomão, M.G., Quijada-Mascareñas, J.A., Thorpe, R.S e BBSP 2002. Origin and phylogenetic position of the Lesser Antillean species of *Bothrops* (Serpentes, Viperidae): biogeographical and medical implications. Bulletin of the Natural History Museum 68:101-106.

Wüster, W., Duarte, M, R. e Salomão, M. G. 2005. Morphological correlates of incipient arboreality and ornithophagy in island pitvipers, and the phylogenetic position of *Bothrops insularis*. Journal of Zoology 266:1-10.

Zaher, H., Grazziotin, F.G., Cadle, J.E., Murphy, R.W., Moura-Leite, J.C. e Bonatto, S.L. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo) 49:115-153.

Zar, J. H. 1998. Biostatistical Analysis. 4<sup>a</sup> ed. Prentice-Hall, EUA.

## TABELAS

**Tabela 1.** Landmarks definidos e utilizados nas análises de morfometria geométrica, em vista dorsal (A) e lateral (B).

---

A - Vista dorsal da região cefálica
1. Interseção entre as escamas internasais
2. Interseção entre as escamas internasal e cantal
3. Interseção entre as escamas cantal e supraocular
4. Interseção entre as escamas supraocular e pós-ocular
5. Interseção entre as escamas pós-ocular e temporal
6. Ponto de inflexão entre a cabeça e o pescoço
7. Ponto de comissura bucal, definido pela última supralabial

---

B- Vista lateral da região cefálica
1. Interseção entre as escamas rostral, internasal e pré-nasal
2. Interseção entre as escamas supraocular e pré-ocular
3. Interseção entre as escamas supraocular e pós-ocular
4. Ponto de comissura bucal, definido pelo encontro entre a mandíbula e a maxila
5. Interseção entre a 4 <sup>a</sup> e 5 <sup>a</sup> escama supralabial
6. Interseção entre a 3 <sup>a</sup> e 4 <sup>a</sup> escama supralabial
7. Interseção entre a 1 <sup>a</sup> supralabial e rostral
8. Interseção entre as escamas nasais
9. Interseção entre as escamas loreal e 2 <sup>a</sup> supralabial
10. Interseção entre as escamas pré-oculares
11. Interseção entre as escamas pós-oculares

---

## LEGENDAS DAS FIGURAS

**Figura 1.-** Hipótese filogenética obtida de análise molecular da família Viperidae. Em destaque, as espécies do gênero *Bothrops* que foram analisadas neste trabalho, pertencentes aos grupos “*atrox*”, “*jararacussu*” e “*taeniatus*” (modificado de Alencar et al., 2016).

**Figura 2.-** Composição e frequência relativa da dieta de quatro espécies de *Bothrops* da Amazônia brasileira (adaptado de Martins *et al.*, 2002).

**Figura 3.-** *Landmarks* definidos e utilizados nas análises de morfometria geométrica, em vista lateral (A) e dorsal (B). Espécie representada: *B. bilineatus*.

**Figura 4.-** Representação gráfica da análise discriminante (DFA) realizada para identificação das variáveis quanto a morfologia cefálica e corpórea de espécies terrestres (*Bothrops atrox* e *B. brazili*) e arborícolas (*B. bilineatus* e *B. taeniatus*) da Amazônia Brasileira.

**Figura 5.-** Representação gráfica da análise discriminante (DFA) realizada para identificação das variáveis quanto a morfologia cefálica de espécies terrestres (*Bothrops atrox* e *B. brazili*) e arborícolas (*B. bilineatus* e *B. taeniatus*) da Amazônia Brasileira.

**Figura 6.-** Representação gráfica da análise de variáveis canônicas (CVA) dos marcos anatômicos em vista lateral da cabeça das espécies terrícolas (*Bothrops atrox* e *B. brazili*) e arborícolas (*B. bilineatus* e *B. taeniatus*).

**Figura 7.-** Representação gráfica da forma evidenciada da escutelação cefálica de *Bothrops atrox* e *B. brazili* no sentido negativo do primeiro eixo, em vista lateral, gerada pelo método de Sobreposição de Procrustes. Os pontos pretos representam a variação na forma apresentada pelos indivíduos analisados.

**Figura 8.-** Representação gráfica da forma evidenciada da escutelação cefálica de *Bothrops bilineatus* e *B. taeniatus* no sentido positivo do primeiro eixo, em vista lateral, gerada pelo método de Sobreposição de Procrustes. Os pontos pretos representam a variação na forma apresentada pelos indivíduos analisados.

**Figura 9.-** Representação gráfica da análise de variáveis canônicas (CVA) dos marcos anatômicos em vista dorsal da cabeça das espécies terrícolas (*Bothrops atrox* e *B. brazili*) e arborícolas (*B. bilineatus* e *B. taeniatus*).

**Figura 10.-** Representação gráfica da forma evidenciada da escutelação cefálica de *Bothrops bilineatus* e *taeniatus* no sentido negativo do primeiro eixo, em vista dorsal, gerada pelo método de Sobreposição de Procrustes. Os pontos pretos representam a variação na forma apresentada pelos indivíduos analisados.

**Figura 11.-** Representação gráfica da forma evidenciada da escutelação cefálica de *Bothrops atrox* e *brazili* no sentido positivo do primeiro eixo, em vista dorsal, gerada pelo método de Sobreposição de Procrustes. Os pontos pretos representam a variação na forma apresentada pelos indivíduos analisados.

FIGURAS

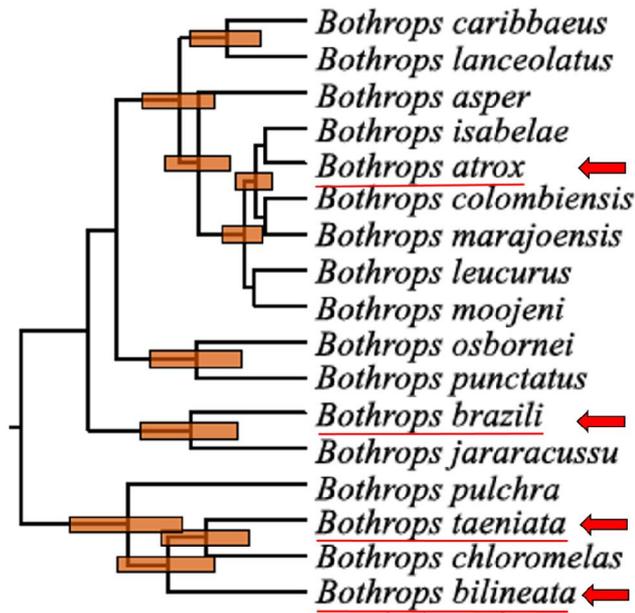


Fig. 1

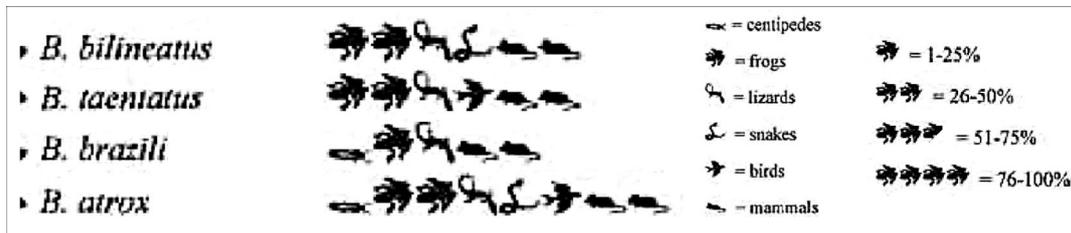


Fig. 2

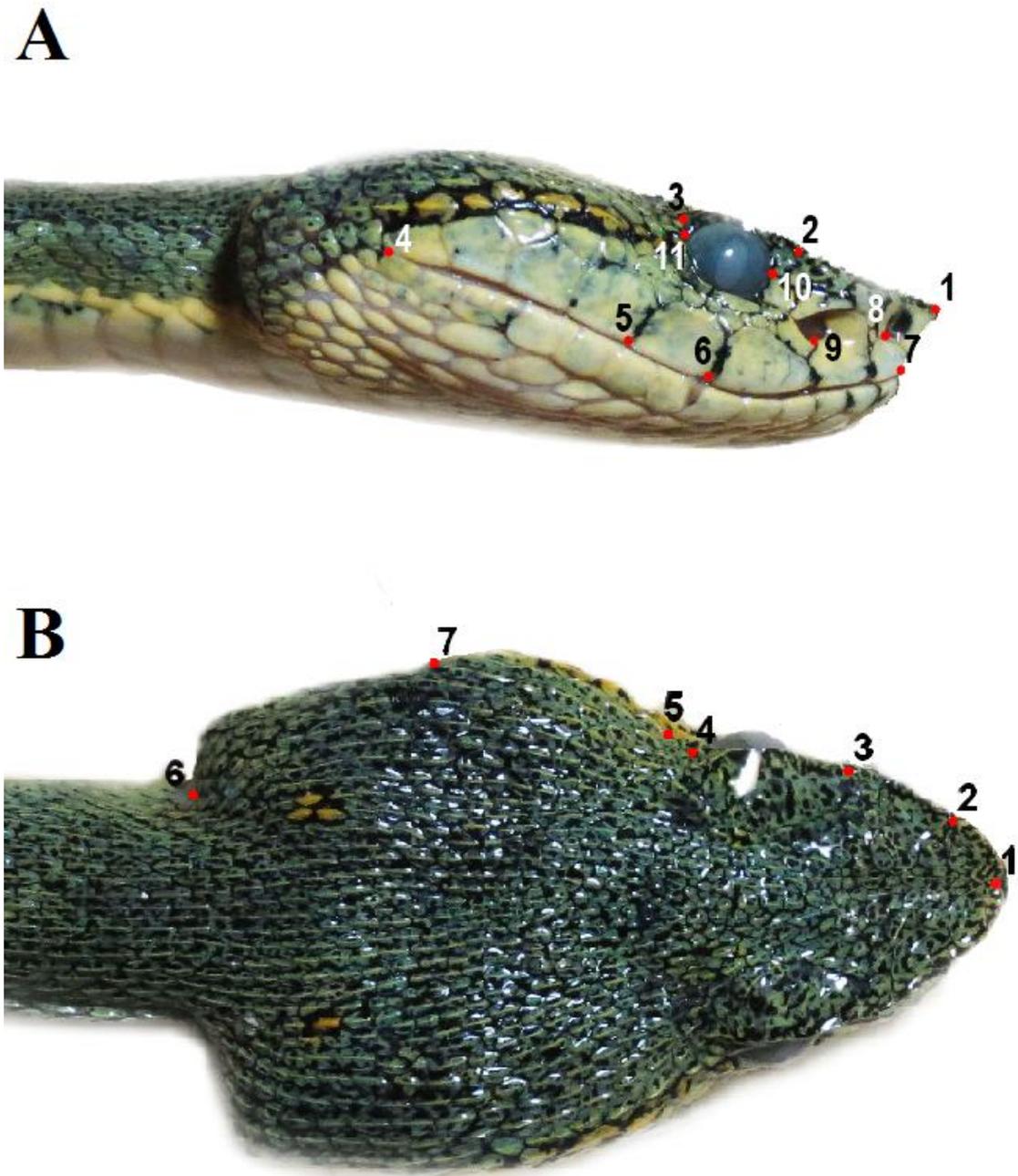
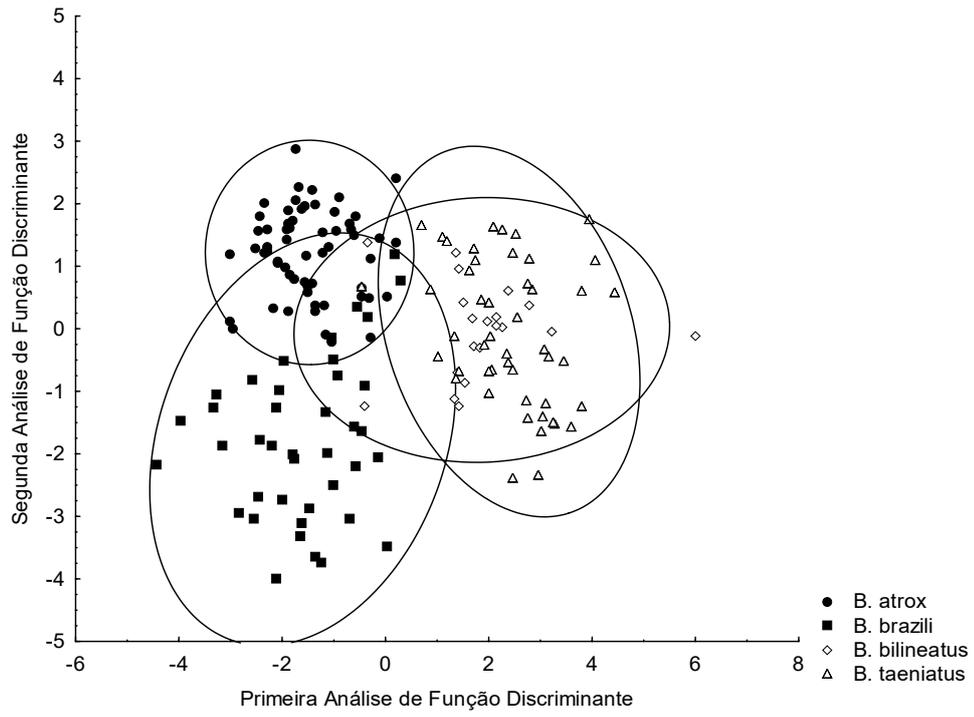
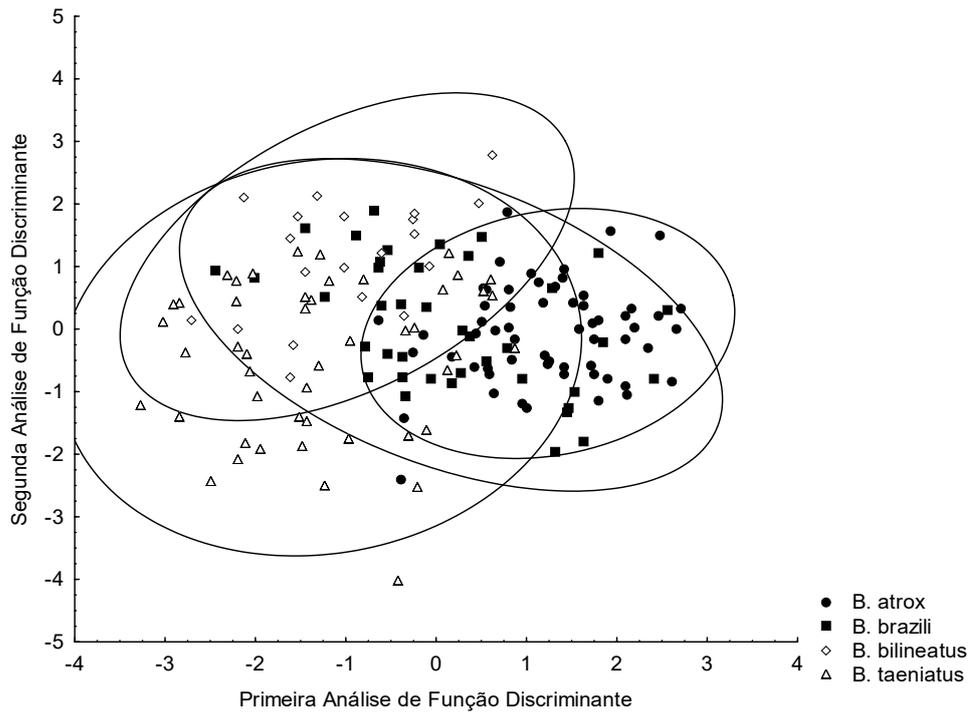


Fig. 3



**Fig. 4**



**Fig. 5**

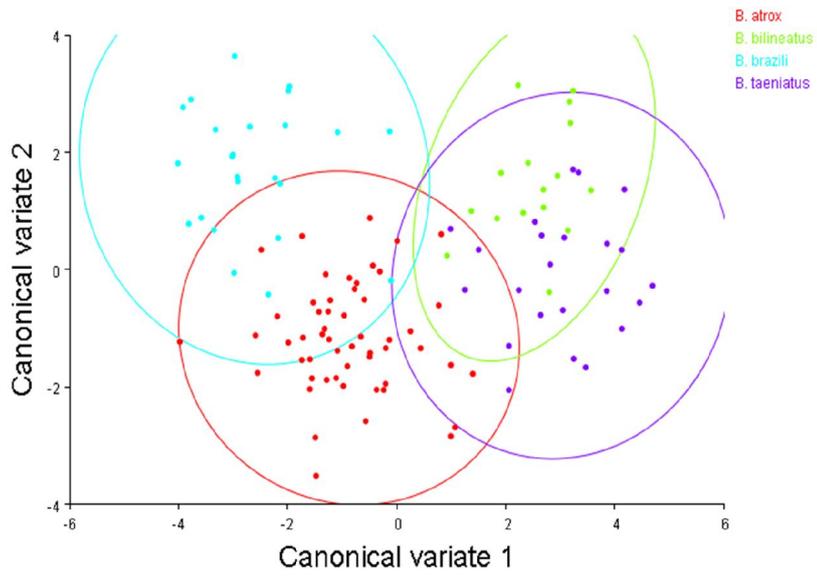


Fig. 6

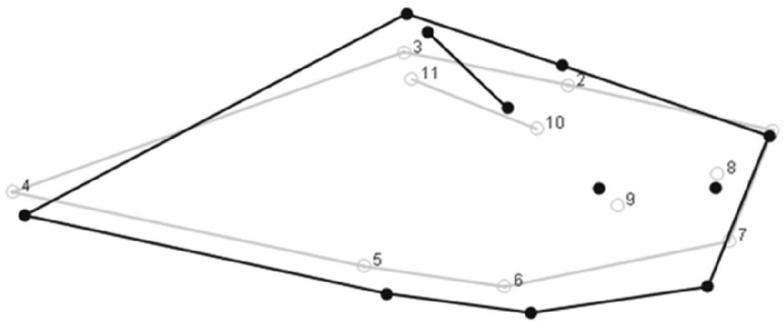


Fig. 7

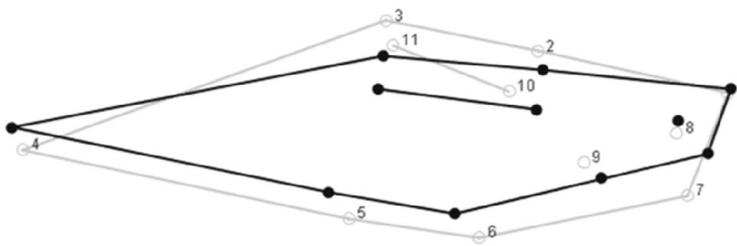
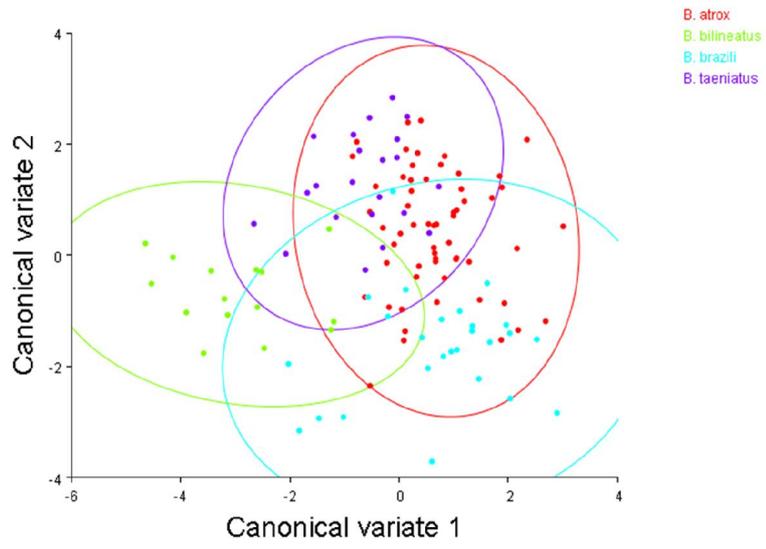


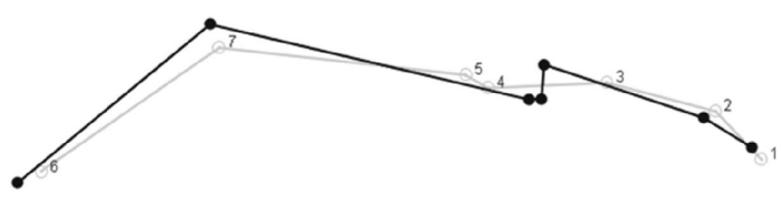
Fig. 8



**Fig. 9**



**Fig. 10**



**Fig. 11**