

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

FILOGENIA MOLECULAR DE SERPENTES NEOTROPICAIS DO GRUPO

***BOTHROPS ATROX* (LINNAEUS, 1758) (VIPERIDAE: CROTALINAE)**

DIOGO DOS SANTOS NASCIMENTO

BRASÍLIA-DF
FEVEREIRO DE 2014

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

**FILOGENIA MOLECULAR DE SERPENTES NEOTROPICAIS DO GRUPO
BOTHROPS ATROX (LINNAEUS, 1758) (VIPERIDAE: CROTALINAE)**

Diogo dos Santos Nascimento

Dr. Renato Caparroz

(Orientador)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal como parte dos requisitos necessários para à obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

BRASÍLIA-DF
FEVEREIRO DE 2014

Ficha Catalográfica

Nascimento, Diogo dos Santos

Filogenia molecular de serpentes neotropicais do grupo *Bothrops atrox* (Linnaeus, 1758) (Viperidae: Crotalinae)

63 páginas

**Dissertação (Mestrado) - Instituto de Ciências Biológicas da
Universidade de Brasília, Departamento de Genética e Morfologia.**

**1.Serpente, 2.América do Sul, 3.Divergência, 4.Distribuição.
I.Universidade de Brasília. - Instituto de Ciências Biológicas da
Universidade de Brasília, Departamento de Genética e Morfologia.**

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Renato Caparroz (presidente)

Prof.^a Dra. Lilian Gimenes Giugliano

Prof. Dr. Natan Maciel

Prof.^a Dra. Rosana Tidon (suplente)

AOS MEUS FILHOS E ESPOSA...

AGRADECIMENTOS

Uma das tarefas mais difíceis deste trabalho foi conseguir expressar toda a minha gratidão em um único texto. Gratidão para com várias pessoas que participaram de forma direta ou indireta desta importante conquista da minha vida. Estes dois anos foram marcantes não apenas pelo meu crescimento acadêmico, mas também pelo meu crescimento pessoal, pois tive o prazer e a honra de conhecer e conviver com pessoas maravilhosas.

Inicialmente gostaria de expressar minha gratidão ao meu orientador Renato Caparroz que topou prontamente o desafio de me orientar, mesmo sabendo de todas as minhas dificuldades e limitações. Saiba que você é um exemplo pra mim, tanto do ponto de vista profissional quanto pessoal. Da mesma forma agradeço a sua família pela acolhida ao longo destes dois anos, em especial a Dona Marly, Luciana e Ana Clara.

Gostaria de agradecer a Lílian Gimenes Giuliano por todos os ensinamentos, por me convidar a fazer parte de seu grupo de reuniões, pelas sugestões na elaboração da minha dissertação e por aceitar a fazer parte da banca examinadora. Agradeço também ao Natan Maciel e a Rosana Tidon por atenderem prontamente o pedido de fazer parte da minha banca examinadora.

Ao pessoal do Laboratório de genética e biodiversidade: Flávia, Amanda, Iara, Roger, Carlos, Carol, Fernando, Paty, Nina, pela amizade e auxílio em vários momentos deste trabalho. Agradeço a Cássia pela paciência e auxílio nas diversas atividades do laboratório. Em especial gostaria de agradecer ao Leo Tedeschi e a Jéssica Fenker pela amizade, e por serem os “cobrólogos” que me orientaram no campo da herpetologia.

Ao meu querido grupo de goianas às quais compartilhei dificuldades e muitos momentos alegres. Rosana, Gislaíne e Samira saibam que às considero como irmãs e que sempre puderam contar comigo. Também não posso esquecer da minha prodígia irmãzinha caçula Vivian Ribeiro que literalmente é uma das responsáveis desta minha conquista.

Aos companheiros das atividades de Campo, Dario Henrique, Wallace e Lelei, verdadeiros “Pais do Mato”...

Aos meus amigos: Giuliano, Dona Francisca, Clayton, Rafael Balestra, Kátia, por todo o companherismo e apoio nesta nova empreitada da minha vida. Obrigado por terem acreditado na minha capacidade.

Aos colégios Decisão, Atual e Absoluto pela confiança em meu trabalho como professor. Em especial agradeço a Danusa, Deivid, Isabel, Eliane, Clístenis e Waira, pela compreensão de minha ausência em determinados momentos, em decorrência das minhas atividades acadêmicas.

Agradeço a Bioani e Capes pelo apoio financeiro durante a duração do meu mestrado. Também agradeço a Maria da Graça Salomão pela confiança em fornecer as amostras que foram utilizadas nas análises do presente trabalho.

Finalmente a minha família, que sempre me apoiaram incondicionalmente ao longo da minha vida. Obrigado Mãe por nunca duvidar da minha capacidade e sempre me apoiar, saiba que você e meu Pai são responsáveis pela pessoa que sou hoje. Obrigado meus irmãos Fernando e Davi pelo auxílio com meus filhos na minha ausência. Um muito obrigado aos meus filhos Heitor e Valentina, por serem a minha principal fonte de energia e motivação. A minha esposa Camila à gratidão, que só é superada pelo meu Amor. Obrigado por todos estes anos de dedicação e companherismo incondicional.

SUMÁRIO

RESUMO	8
ABSTRACT	9
CAPÍTULO 1 - Revisão de literatura sobre a taxonomia e sistemática do gênero <i>Bothrops</i> : ênfase no Grupo <i>B. atrox</i>	10
Introdução.....	11
<i>Bothrops atrox</i>	17
<i>Bothrops asper</i>	19
<i>Bothrops colombiensis</i>	20
<i>Bothrops isabellae</i>	21
<i>Bothrops leucurus</i>	21
<i>Bothrops moojeni</i>	22
<i>Bothrops marajoensis</i>	22
<i>Bothrops caribbaeus</i>	22
<i>Bothrops lanceolatus</i>	23
Relações filogenéticas do grupo <i>B. atrox</i>	23
CAPÍTULO 2 - Reconstruções filogenéticas reforçam incongruências entre a taxonomia e as linhagens mitocondriais no grupo <i>Bothrops atrox</i>	26
Introdução	27
Materiais e métodos	29
Obtenção da amostras	29
Obtenção de sequências	29
Análises Filogenéticas	30
Distribuição geográfica dos clados/linhagens	31
Resultados	31
Resconstrução filogenáticas	31
Limites geográficos dos clados/linhagens	36
Relógio molecular e tempos de divergência	39
Discussão	39
Relação das espécies com as linhagens mitocondriais	40
Delimitação geográfica das linhagens mitocondriais	42
Eventos e processos históricos relacionados à diversificação do grupo <i>B. atrox</i>	42
Conclusão	49
Referências bibliográficas	50
Anexos	58

RESUMO

O grupo *Bothrops atrox* corresponde a um conjunto de serpentes peçonhentas amplamente distribuídas na região neotropical e que apresenta um complexo padrão de variação morfológica interespecífico e intraespecífico. Atualmente seus principais representantes são: *B. atrox* Linnaeu, 1758 (região norte da América do sul, Amazônia); *B. leucurus* Wagler, 1824 (costa leste do Brasil); *B. moojeni* Hoge, 1966 (predominante Cerrado); *B. marajoensis* Hoge, 1966 (Ilha de Marajó); *B. asper* Garman, 1883 (América Central e noroeste da América do Sul); *B. isabelae* Sandner Montilla, 1979 (Venezuela); *B. colombienses* Hallowell, 1845 (noroeste da América do Sul); e exemplares insulares do Caribe com a *B. caribbaeus* Garman, 1887 (Ilha de Santa Lúcia) e *B. lanceolatus* Bonnaterre, 1790 (Ilha de Martinica). Estudos filogenéticos corroboram com a monofiletismo das espécies do grupo *B. atrox*. Contudo, a dificuldade de caracterização morfológica das espécies deste grupo impulsiona várias discussões entre pesquisadores sobre a validade do *status* taxonômico de alguns seus representantes e seus reais limites geográficos. O presente trabalho tem como objetivos: avaliar o *status* taxonômico das espécies integrantes do grupo *B. atrox*, descrever a distribuição geográfica de suas principais linhagens mitocondriais e levantar hipóteses sobre os processos históricos responsáveis pela atual distribuição das linhagens. Para isso, foram feitas reconstruções filogenéticas utilizando sequências de DNA mitocondrial dos genes citocromo b e NADH desidrogenase subunidade 4. As análises filogenéticas foram realizadas pelos métodos de máxima verossimilhança e inferência bayesiana. O tempo de divergência das linhagens foi estimado assumindo a hipótese do relógio molecular e os mapas de distribuição geográfica foram confeccionados a partir dos pontos de coleta georeferenciados. Nós identificamos sete linhagens mitocondriais principais, sendo algumas delas incongruentes com as atuais definições taxonômicas. Destacamos que as espécies do grupo *B. atrox* necessitam de uma revisão taxonômica, uma vez que as linhagens mitocondriais não correspondem as espécies taxonomicamente reconhecidas. As linhagens da América Central e noroeste da América do Sul apresentam limites territoriais bem definidos, assim como as insulares. Quanto as demais linhagens da América do Sul, predominantemente apresentam ampla sobreposição geográfica. O soerguimento dos Andes e as transgressões marinhas ao norte da América do Sul no final do Mioceno podem ter contribuído para a diversificação inicial do grupo *B. atrox*. Ainda durante o final do mioceno, o fluxo de água doce dos Andes e outras áreas adjacentes poderiam ter influenciado a diversificação das linhagens sul americanas. A colonização das ilhas do Caribe teria ocorrido por meio da água, por uma linhagem independente das demais continentais, no início do Plioceno. Outras rotas de dispersão também foram inferidas como uma transamazônica por meio de um corredor andino, e uma possível conexão entre a Amazônia e Mata Atlântica ao sul, por meio da bacia do Paraná durante o Pleistoceno. Por fim, também ressaltamos que a identificação das linhagens do grupo *B. atrox* e seus respectivos limites geográficos podem subsidiar de forma mais eficiente a bioprospecção de veneno destas serpentes.

ABSTRACT

The *Bothrops atrox* group corresponds to a set of venomous snakes widely distributed in the Neotropics and has a complex pattern of interspecific and intraspecific morphological variation. Currently its main representatives are: *B. atrox* Linnaeu, 1758 (northern South America, Amazon); *B. leucurus* Wagler, 1824 (east coast of Brazil); *B. moojeni* Hoge, 1966 (predominant Cerrado); *B. marajoensis* Hoge, 1966 (Marajo Island); *B. asper* Garman, 1883 (Central America and northwestern South America); *B. isabelae* Sandner Montilla, 1979 (Venezuela); *B. colombienses* Hallowell, 1845 (northwestern South America), and copies of the insular Caribbean with *B. caribbaeus* Garman, 1887 (Island of Saint Lucia) and *B. lanceolatus* Bonnaterre, 1790 (Isle of Martinique). Phylogenetic studies corroborate the monophyly of species in group *B. atrox*. However, the difficulty of morphological characterization of species drives several discussions among researchers on the validity of the taxonomic *status* of their some representatives and their actual geographical boundaries. The present study aims to: assess the taxonomic *status* of members of the species group *B. atrox*, describe the geographical distribution of its major mitochondrial lineages, and make inferences about the historical processes responsible for the current distribution of lineages. For this we use mitochondrial sequences from the cytochrome b and NADH dehydrogenase subunit 4 genes. Phylogenetic analyzes were performed by the methods of maximum likelihood and Bayesian inference. The divergence time of the lineages was estimated assuming molecular clock hypothesis and the geographic distribution maps were made from the georeferenced collection points. Through our results identified seven mitochondrial lineages, some of which are incongruent with current taxonomic definitions. We emphasize that the species of group *B. atrox*, require a taxonomic review, since mitochondrial strains do not match the taxonomic species recognized. The lineages of Central America and northwestern South America have well-defined boundaries, as well as islanders. As for the other strains from South America, predominantly exhibit wide geographical overlap. The uplift of the Andes and marine transgressions north of South America in the late Miocene, may have contributed to the initial diversification of the group *B. atrox*. Even during the late Miocene, the freshwater flow from the Andes and other surrounding areas could have influenced the diversification of South American strains. The colonization of the Caribbean islands have occurred through the water by an independent lineage of continental too, in the early Pliocene. Other dispersal routes were also inferred as a Trans-Amazon through an Andean corridor and a possible connection between the Amazon and Atlantic Forest to the south, through the Paraná basin during the Pleistocene. Finally, we emphasize that the identification of strains of group *B. atrox* and their geographical boundaries, can support more efficiently the bioprospecting venom of these snakes.

CAPÍTULO 1

REVISÃO DE LITERATURA SOBRE A TAXONOMIA E SISTEMÁTICA DO GÊNERO

*BOTHROPS: ÊNFASE NO GRUPO *B. ATROX**

INTRODUÇÃO

A família Viperidae é um grupo de serpentes peçonhentas que compreendem cerca de 270 espécies (David & Ineich, 1999; McDiarmid *et al.*, 1999; Mallow *et al.*, 2003), amplamente distribuídas em todos os continentes, com exceção da Antártida e Austrália (Ferrarezzi, 1994; Terrible *et al.*, 2009). São caracterizadas por apresentar o mais sofisticado aparelho inoculador de peçonha dentre as serpentes (Wüster *et al.*, 2008), composto por um par de presas tubulares retráteis, ligadas a parte superior de um maxilar móvel (Campbell & Lamar, 2004; Wüster, *et al.*, 2008; Vitt & Caldwell, 2009). Este aparato bucal, associado a um hábito predatório de emboscada, permite que essas serpentes ataquem presas relativamente grandes (Pough & Groves, 1983; Greene, 1992), o que as tornam responsáveis pela maioria dos casos de acidentes ofídicos na América do Sul (Warrel, 2004). Anteriormente, a família Viperidae era dividida em quatro subfamílias: Azemiopinae, Causinae, Viperinae e Crotalinae (McDiarmid *et al.*, 1999). No entanto, Wüster e colaboradores (2008) propuseram uma reformulação na família, subdividindo-a apenas em três subfamílias: (I) Azemiopinae - com um único representante: *Azemiops feae* Boulenger, 1888, ocorrendo no sudeste da Ásia; (II) Viperinae - na Eurásia e África; e (III) Crotalinae nas Américas, sul da Ásia e leste da Europa. Neste estudo, a subfamília Causinae, que até então era considerada basal na classificação dos viperídeos, foi suprimida e tornou-se um grupo interno à subfamília Viperinae.

A subfamília Crotalinae é formada por aproximadamente 190 espécies, distribuídas em cerca de 29 gêneros, sendo a mais rica das três subfamílias (Zhang, 1998; McDiarmid *et al.*, 1999; Ziegler *et al.*, 2000; Gutberlet & Campbell, 2001; Malhotra & Thorpe, 2004; Castoe & Parkinson, 2006). São popularmente conhecidas como víboras de covinhas (*pitvipers*), devido a sua principal sinapomorfia: a presença da fosseta loreal numa concavidade do osso maxilar (Campbell & Lamar, 2004; Vitt & Caldwell, 2009; Carrasco *et al.* 2012). Esta estrutura termo-sensorial lhes permitem identificar e dimensionar presas como pequenos mamíferos devido a endotermia (Campbell & Lamar, 2004). Entre os viperídeos, as víboras de covinha são as mais amplamente distribuídas, com radiações de espécies no Velho e Novo Mundo (Gloyd & Conant, 1990; McDiarmid *et al.*, 1999; Campbell & Lamar, 2004; Castoe & Parkinson, 2006). Em vários trabalhos, o monofiletismo de Crotalinae tem sido considerada consenso (Kraus *et al.*, 1996; Parkinson *et al.*, 2002; Malhotra & Thorpe, 2004; Castoe & Parkinson, 2006). Wüster e colaboradores (2008) sugeriram uma origem recente dos crotalíneos americanos (em relação aos representantes asiáticos), a partir de um único evento de colonização pelo estreito de Bering entre o final do Oligoceno e o início do Mioceno.

Colonização que foi seguida por um rápido processo de diversificação adaptativa, permitindo ampla diversificação morfológica e ecológica (Martins *et al.*, 2001; Wüster *et al.*, 2002a, 2008).

Ao longo dos anos foram realizados vários estudos sobre a sistemática de viperídeos neotropicais, envolvendo dados morfológicos, moleculares e ecológicos (Hoge & Romano, 1981, 1983; Campbell & Lamar, 1992; Werman, 1992; Wüster *et al.*, 1996, 1997, 2002a, 2002b, Parkinson, 1999, 2002; Salomão *et al.*, 1997, 1999; Vidal *et al.*, 1996, 1999, Werman, 1999; Malhotra & Thorpe, 2000; Castoe *et al.*, 2003; Creer *et al.*, 2003; Grazziotin *et al.*, 2006; Fenwick *et al.*, 2009; Jadin *et al.*, 2011; Carrasco *et al.*, 2012). Apesar do esforço de numerosos autores, a sistemática da subfamília Crotalinae permanece controversa, particularmente, em nível intergenérico (por exemplo, Parkinson *et al.*, 2002; Gutberlet & Harvey, 2004; Malhotra & Thorpe, 2004; Wüster *et al.*, 2008; Castoe *et al.*, 2009; Fenwick *et al.*, 2009; Carrasco *et al.*, 2012).

Inicialmente, a classificação de serpentes era baseada exclusivamente em caracteres morfológicos externos, utilizando espécimes de coleções de museus. Linnaeu (1758) classificou cerca de duzentas espécies, distribuídas em três gêneros: *Crotalus* (caracterizada principalmente pela presença do guizo na extremidade da cauda), *Boa* (escudos dérmicos abdominais e subcaudais) e *Coluber* (escudos dérmicos abdominais e escamas subcaudais). Desde então, assim como nos outros dois, diversas espécies do gênero *Coluber* foram reclassificadas à medida que os critérios de caracterização morfológica foram sendo refinados, dando origem a outros gêneros. A cabeça em forma de lança e a cauda lisa (ausência do guizo comum nas representantes do gênero *Crotalus*) foram utilizadas por Opperl (1811) como características principais na descrição do gênero *Trigonocephalus*. Wagler (1824) identificou a fosseta loreal como elemento principal na caracterização da atual subfamília Crotalinae. Essa característica também serviu de base para a criação do gênero *Bothrops* Wagler, 1824 (do grego *Bothros* “cova”, *ops* “olhos”), diferenciando-o dos demais integrantes do gênero *Trigonocephalus*, por apresentar na parte superior da cabeça duas placas supraoculares bem definidas e as demais escamas cefálicas posteriores menores e homogêneas (Duméril *et al.*, 1854).

As espécies do gênero *Bothrops* Wagler, 1824, são conhecidas popularmente no Brasil como jararacas ou *lanceheads*, nos países de língua inglesa. Sua distribuição envolve grande parte da América do Sul, até a Argentina, sendo que apenas uma das espécies (*B. asper*) ocorre até o sul do México. Cinco espécies são exclusivamente insulares: *B. caribbaeus* (Santa Lúcia – Caribe), *B. lanceolatus* (Martinica – Caribe), *B. insularis* (Queimada Grande –

São Paulo), *B. alcatraz* (Alcatrazes – São Paulo) (ver Campbell & Lamar, 2004) e *B. otavioi* (Vitória – São Paulo) (Barbo *et al.*, 2012), além de outra forma apontada para a ilha da Moela, também do litoral paulista (Travaglia-Cardoso, comunicação pessoal). Apresentam uma grande variedade de padrões morfológicos e habitam um amplo espectro de habitats em toda sua distribuição (Campbell & Lamar, 2004). Devido a sua ampla distribuição e variedade de espécies, representam o principal grupo de serpentes neotropicais de interesse médico, sendo responsáveis pela maioria dos acidentes ofídicos na América Latina (Campbell & Lamar 1989). Estudos filogenéticos e biogeográficos do grupo sugerem que *Bothrops*, muito provavelmente, se constitui numa linhagem única que chegou à América do Sul há cerca de 13 milhões de anos (mioceno médio), antes mesmo da existência de conexões com a América Central pelo estreito do Panamá, tendo assim oportunidade para ocorrência de radiação adaptativa nesse grupo (Wüster *et al.*, 2002a, 2008). Assim, sua rápida dispersão e diversificação pode ter ocorrido por meio de radiações adaptativas em habitats desprovidos de concorrentes viperídeos. Desse modo, é comum encontrar um grande número de estudos (por exemplo, Gutberlet & Campbell, 2001; Parkinson *et al.*, 2002; Castoe & Parkinson, 2006) que corroboram o monofiletismo de *Bothrops* (considerando *Bothriopsis* como sinônimo, conforme descrito abaixo).

Até meados da década de 1960, todas as populações sul americanas de víboras com cauda lisa eram designadas ao gênero *Bothrops*, enquanto os representantes centro americanos de porte físico pequeno e arbóreo foram designados de *Bothriechis* (Brattstrom, 1964), num total de 60 grupos (Hoge & Romano-Hoge, 1979). Posteriormente, resultados de outros estudos de natureza morfológica e bioquímica contribuíram na reestruturação do gênero *Bothrops*, separando as espécies em outros gêneros. Além do gênero *Bothriechis*, foram propostos os gêneros *Porthidium* (Burger, 1971), *Atropoides* Werman, 1992, *Cerrophidion* Campbell & Lamar, 1992, *Bothrocophias* Gutberlet Jr, 2001, e revalidados os gêneros *Bothriopsis* (Peters, 1861) e *Ophryacus* (Cope, 1887). No entanto, diversas análises posteriores vem demonstrando consenso em relação ao parafiletismo de *Bothrops* em relação a *Bothriopsis*, sugerindo a sinonimização destes dois gêneros, ficando como válido o gênero *Bothrops* (Salomão *et al.*, 1997; 1999; Wüster *et al.*, 2002a). Outros propõem divisão de *Bothrops* em gêneros menores monofiléticos (Parkinson, 1999; Gutberlet & Campbell, 2001; Harvey, Aparício & Gonzales, 2005; Castoe & Parkinson, 2006). E ainda, seguindo tendências na sistemática de viperídeos neotropicais de se reconhecer linhagens morfológicamente distintas como gêneros diferentes, Gutberlet & Campbell (2001) criaram o gênero *Bothrocophias* numa tentativa de tornar monofiléticos alguns representantes sul

americanos com o rostro elevado, anteriormente designados como *Porthidium*. Contudo, nestes estudos, não foram analisadas conjuntamente todas as espécies taxonomicamente descritas, o que ainda provoca controvérsias quanto à classificação de *Bothrops* (*sensu lato*).

Os trabalhos mais recentes que analisaram número maior de *taxa* e a associação de dados morfológicos e moleculares buscando aprofundar o conhecimento sobre as relações filogenéticas entre o clado envolvendo *Bothrops*, *Bothriopsis* e *Bothrocophias* (botropídeos) também apresentaram resultados conflitantes, resultando em diferentes hipóteses filogenéticas para este grupo (Fenwick *et al.*, 2009; Carrasco *et al.*, 2012) (Tabela 1). Fenwick e colaboradores (2009) identificaram em sua maioria os mesmos grupos de espécies em cada gênero como os obtidos em análises moleculares anteriores (por exemplo, Salomão *et al.*, 1997; Parkinson *et al.*, 2002; Wüster *et al.*, 2002a), porém propuseram manter *Bothrocophias* e *Bothriopsis*, dividindo *Bothrops* em três gêneros: *Rhinocerophis* Garman, 1881, *Bothropoides* gen. n. e *Bothrops stricto sensu*.

Por outro lado, Carrasco e colaboradores (2009) encontraram variação em caracteres morfológicos que Fenwick *et al.* (2009) relataram como sinapomorfia de *Rhinocerophis*. E ainda, Carrasco *et al.* (2010) em revisão morfológica do grupo, fizeram a redescrição da espécie tipo deste gênero, mantendo a taxonomia tradicional (*Bothrops ammodytoides*). Carrasco e colaboradores (2010) também observaram que a classificação proposta por Fenwick e colaboradores (2009) não resolveu a parafilia de *Bothrops*, porque a atribuição genérica de algumas espécies (por exemplo, *Bothrops andianus*) não foi consistente com os resultados filogenéticos obtidos. Recentemente, Carrasco e colaboradores (2012) descrevem que os gêneros *Bothriopsis*, *Bothropoides* e *Rhinocerophis* devem ser considerados sinônimos de *Bothrops*, permanecendo apenas os gêneros *Bothrocophias* e *Bothrops* como gêneros válidos para esta subfamília (Tabela 1).

Dentro de *Bothrops*, vários grupos de espécies foram repetidamente recuperados e denominados como: grupo *B. alternatus*, grupo *B. neuwiedi*, grupo *B. jararaca*, grupo *B. atrox* e *Bothriopsis* (a lista de espécies completa pode ser encontrada no Apêndice 1 de Fenwick *et al.*, 2009). Numerosos estudos ecológicos e evolutivos (por exemplo, Martins *et al.*, 2001; Martins *et al.*, 2002; Araújo & Martins, 2006) têm tradicionalmente usado estes grupos de espécies, bem como, reconhecendo outros dois grupos *B. jararacussu* (parte do grupo *B. atrox*) e *B. taeniatus* (= *Bothriopsis*).

Tabela 1. Integrantes do gênero *Bothrops* segundo Fenwick *et al.* (2009) e Carrasco *et al.* (2012).

Fenwick <i>et al.</i>, 2009		Carrasco <i>et al.</i>, 2012	
<i>Bothrocophias</i>	<i>Bothrocophias campbelli</i> (Freire-Lascano, 1991) <i>Bothrocophias colombianus</i> (Rendahl & vestergren, 1940) <i>Bothrocophias hyoprora</i> (Amaral, 1935) <i>Bothrocophias microphthalmus</i> (Cope, 1876) <i>Bothrocophias myersi</i> Gutberlet & Campbell, 2001	<i>Bothrocophias</i>	<i>Bothrocophias campbelli</i> (Freire-Lascano, 1991) <i>Bothrocophias colombianus</i> (Rendahl & vestergren, 1940) <i>Bothrocophias hyoprora</i> (Amaral, 1935) <i>Bothrocophias microphthalmus</i> (Cope, 1876) <i>Bothrocophias myersi</i> Gutberlet & Campbell, 2001 <i>Bothrocophias andianus</i> (Amaral, 1923)
<i>Bothrops</i>	<i>Bothrops andianus</i> <i>Bothrops asper</i> (Garman, 1884) <i>Bothrops atrox</i> (Linnaeus, 1758) <i>Bothrops brazili</i> Hoge, 1954 <i>Bothrops caribbaeus</i> (Garman, 1887) <i>Bothrops jararacussu</i> Lacerda, 1884 <i>Bothrops lanceolatus</i> (Bonnaterre, 1790) <i>Bothrops leucurus</i> Wagler, 1824 <i>Bothrops marajoensis</i> Hoge, 1966 <i>Bothrops moojeni</i> Hoge, 1966 <i>Bothrops muriciensis</i> Ferrarezzi & Freire 2001 <i>Bothrops osbornei</i> Freire-Lascano, 1991 <i>Bothrops pirajai</i> Amaral, 1923 <i>Bothrops punctatus</i> (Garcia, 1896) <i>Bothrops sanctaegrucis</i> Hoge, 1966 <i>Bothrops venezuelensis</i> Sandner-Montilla, 1952	<i>Bothrops</i>	<i>Bothrops asper</i> (Garman, 1884) <i>Bothrops atrox</i> (Linnaeus, 1758) <i>Bothrops brazili</i> Hoge, 1954 <i>Bothrops caribbaeus</i> (Garman, 1887) <i>Bothrops jararacussu</i> Lacerda, 1884 <i>Bothrops lanceolatus</i> (Bonnaterre, 1790) <i>Bothrops leucurus</i> Wagler, 1824 <i>Bothrops marajoensis</i> Hoge, 1966 <i>Bothrops moojeni</i> Hoge, 1966 <i>Bothrops muriciensis</i> Ferrarezzi & Freire 2001 <i>Bothrops osbornei</i> Freire-Lascano, 1991 <i>Bothrops pirajai</i> Amaral, 1923 <i>Bothrops punctatus</i> (Garcia, 1896) <i>Bothrops sanctaegrucis</i> Hoge, 1966 <i>Bothrops venezuelensis</i> Sandner-Montilla, 1952 <i>Bothrops b. bilineata</i> (Wied, 1825) <i>Bothrops b. smaragdina</i> (Wied, 1825) <i>Bothrops chloromelas</i> (Boulenger, 1912) <i>Bothrops medusa</i> (Sternfeld, 1920) <i>Bothrops oligolepis</i> (Werner, 1901) <i>Bothrops pulchra</i> (Peters, 1862) <i>Bothrops taeniata</i> (Wagler, 1824)
<i>Bothriopsis</i>	<i>Bothriopsis b. bilineata</i> (Wied, 1825) <i>Bothriopsis b. smaragdina</i> (Wied, 1825) <i>Bothriopsis chloromelas</i> (Boulenger, 1912) <i>Bothriopsis medusa</i> (Sternfeld, 1920) <i>Bothriopsis oligolepis</i> (Werner, 1901) <i>Bothriopsis pulchra</i> (Peters, 1862) <i>Bothriopsis taeniata</i> (Wagler, 1824)		

Tabela 1. continuação...

<i>Rhinocerophis</i>	<i>Rhinocerophis alternatus</i> (Duméril, Bibron, & Duméril, 1854)	<i>Bothrops alternatus</i> (Duméril, Bibron, & Duméril, 1854)
	<i>Rhinocerophis ammodytoides</i> (Leybold, 1873)	<i>Bothrops ammodytoides</i> (Leybold, 1873)
	<i>Rhinocerophis cotiara</i> (Gomes, 1913)	<i>Bothrops cotiara</i> (Gomes, 1913)
	<i>Rhinocerophis fonsecai</i> (Hoge & Belluomini, 1959)	<i>Bothrops fonsecai</i> (Hoge & Belluomini, 1959)
	<i>Rhinocerophis itapetiningae</i> (Boulenger, 1907)	<i>Bothrops itapetiningae</i> (Boulenger, 1907)
	<i>Rhinocerophis jonathani</i> (Harvey, 1994)	<i>Bothrops jonathani</i> (Harvey, 1994)
<i>Bothropoides</i>	<i>Bothropoides alcatraz</i> Marques, Martins & Sazima, 2002	<i>Bothrops alcatraz</i> Marques, Martins & Sazima, 2002
	<i>Bothropoides diporus</i> (Cope, 1862)	<i>Bothrops diporus</i> (Cope, 1862)
	<i>Bothropoides erythromelas</i> (Amaral, 1923)	<i>Bothrops erythromelas</i> (Amaral, 1923)
	<i>Bothropoides insulares</i> (Amaral, 1922)	<i>Bothrops insulares</i> (Amaral, 1922)
	<i>Bothropoides jararaca</i> (Wied-Neuwied, 1824)	<i>Bothrops jararaca</i> (Wied-Neuwied, 1824)
	<i>Bothropoides lutzi</i> (Mirand- Ribeiro, 1915)	<i>Bothrops lutzi</i> (Mirand- Ribeiro, 1915)
	<i>Bothropoides mattogrossensis</i> (Amaral, 1925)	<i>Bothrops mattogrossensis</i> (Amaral, 1925)
	<i>Bothropoides neuwiedi</i> (Wagler, 1824)	<i>Bothrops neuwiedi</i> (Wagler, 1824)
	<i>Bothropoides pauloensis</i> (Amaral, 1925)	<i>Bothrops pauloensis</i> (Amaral, 1925)

O grupo ou complexo *B. atrox* é formado por espécies que apresentam ampla distribuição geográfica nas Américas do Sul e Central, e em algumas ilhas do Caribe. Os principais representantes são: *Bothrops atrox* (Linnaeu, 1758) (região norte da América do sul, predominante amazônico); *Bothrops leucurus* Wagler, 1824 (costa leste do Brasil); *Bothrops moojeni* Hoge, 1966 (predominante Cerrado); *Bothrops marajoensis* Hoge, 1966 (Norte do Pará e Ilha do Marajó); *Bothrops asper* Garman, 1883 (América Central e noroeste da América do Sul); *Bothrops isabellae* Sandner Montilla, 1979 (Venezuela); *Bothrops colombienses* Hallowell, 1845; Hoge, 1947 (Noroeste da América do Sul); e exemplares insulares do Caribe como a *Bothrops caribbaeus* Garman, 1887 (Ilha de Santa Lúcia) e *Bothrops lanceolatus* Bonnaterre, 1790 (Ilha de Martinica) (Figura 1). Além destas, outros táxons descritos basicamente pela morfologia também tem merecido atenção, tais como: *Bothrops pictus*, *Bothrops roedingeri*, *Bothrops barnetti*, *Bothrops lojanus* (Wüster *et al.*, 2002a) e *Bothrops sanctaecrucis*, *Bothrops andianus*, *Bothrops venezuelensis* (Wüster *et al.*, 2002a, Fenwick *al et.*, 2009). Entretanto, a carência de informações sobre sua biologia, história natural ou outros caracteres informativos não tem permitido a elaboração de hipóteses de relacionamento para com os demais componentes de outros grupos.

Bothrops atrox

A primeira descrição de *B. atrox* foi feita por Linnaeus (1758) como *Coluber atrox*, na qual ele descreve suas características morfológicas básicas: cabeça deprimida e comprimida, com escamas pequenas e acinzentadas. Segundo o holótipo utilizado, a serpente em questão seria uma fêmea, encontrada no continente asiático. Segundo Schmidt & Walker (1943), deve ter havido algum equívoco na descrição do local de coleta deste exemplar, sendo mais provável sua origem ser o Suriname. Por meio de espécime depositado no Museu de Munique, Wagler (1824) descreveu *Bothrops furia* com sendo uma serpente que ocorre ao longo do rio Amazonas. A descrição continha características como: cabeça triangular, olhos pequenos, presença da fosseta loreal, escamas supra oculares maiores, coloração dorsal marrom escurecida e ventre amarelado. Outros elementos descritos foram o comportamento extremamente agressivo, a distribuição geográfica ao longo do rio Amazonas e hábito alimentar predatório de pequenas aves e mamíferos.

Em 1842, Gray descreveu uma nova espécie de serpente encontrada na Guiana, tendo como base um exemplar depositado no *British Museum*, nomeando-a de *Bothrops sabinii*. Dentre as características descritas podemos citar: escamas quilhadas marrom claro com quatro séries de manchas escuras e faixa escura que segue na lateral da cabeça (logo após os olhos),

acompanhando as escamas supralabiais. No mesmo trabalho, o autor descreve *Bothrops subscutatus*, também encontrada na Guayana, só que com coloração dorsal mais acinzentada e ventre branco. Contudo, segundo Campbell & Lamar (2004), o que foi descrito como duas espécies diferentes, devem representar apenas variação de coloração típica de *B. atrox*.

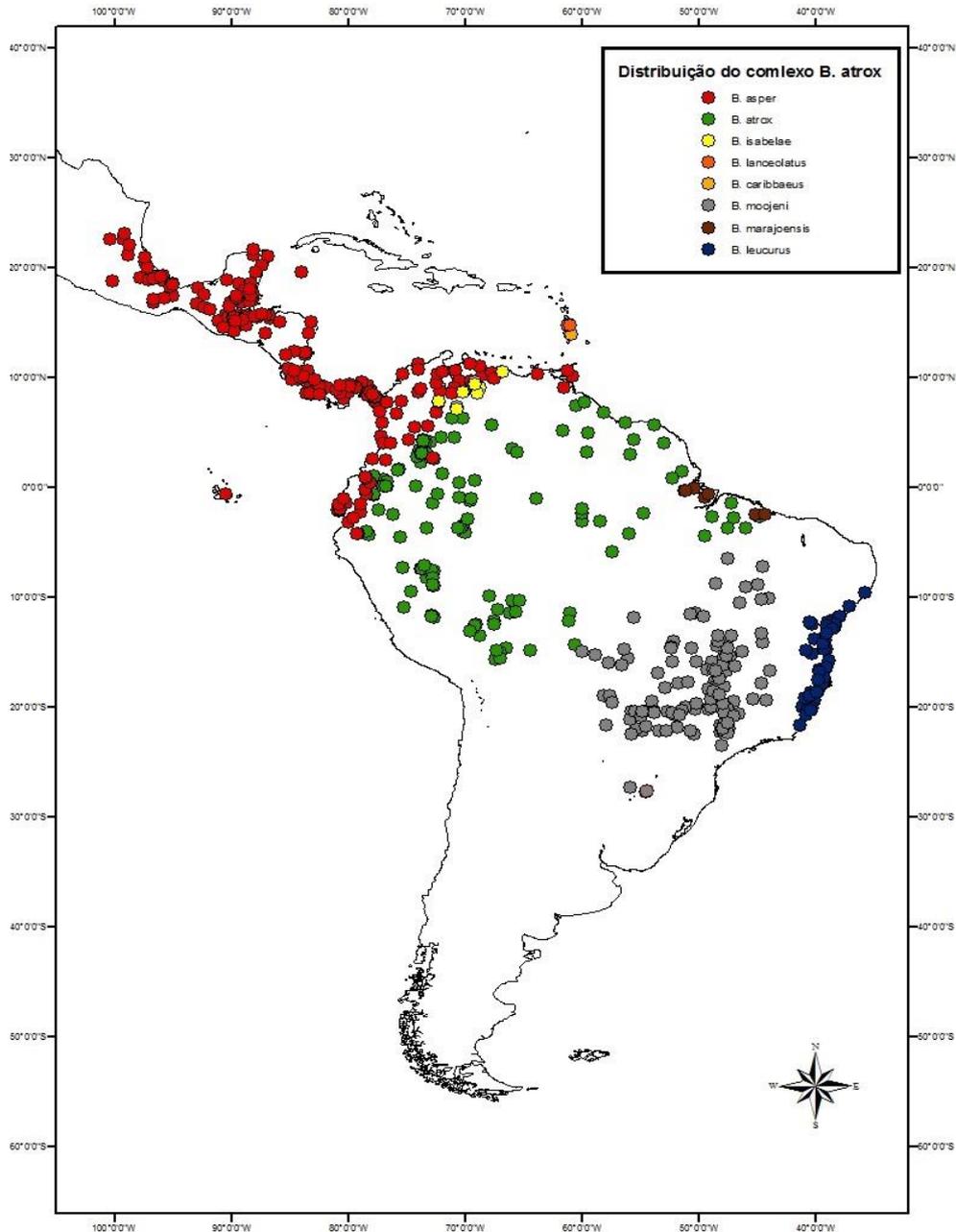


Figura 1. Pontos de ocorrência das espécies do grupo *Bothrops atrox*, segundo levantamento bibliográfico (Antunes, 2012).

O nome *B. atrox* foi empregado pela primeira vez por Duméril & Bibron (1854) sinonimizando *Coluber atrox* Linnaeus, 1758, *Vipera atrox* Laurenti, 1822, *Bothrops furia* Wagler, 1822, *Bothrops tessellatus* Wagler, 1824, *Bothrops taeniatus* Wagler, 1824, *Bothrops leucurus* Wagler, 1824, *Craspedocephalus atrox* Fitzinger, 1826 e *Trigonocephalus atrox* Schinz, 1832.

Boulenger (1896) descreveu *Lachesis atrox* juntamente com *Lachesis lanceolatus* (referindo-se possivelmente a *Bothrops lanceolatus*) e vários outros *taxa*. Corroborando com sua descrição, Quelch (1899) destacou a ampla distribuição de *Lachesis atrox* nas florestas tropicais da Colômbia, e suas diferenças entre a surucucu (*Lachesis muta*) quanto a dimensão corporal e disposição das escamas. Procter (1919), baseando-se no número e formato das manchas corporais de *Lachesis atrox*, inferiu que *Lachesis atrox* poderia representar a forma primitiva de outros exemplares de jararacas sul americanas e caribenhas. Segundo Campbell & Lamar (2004), o nome *Trimeresurus atrox* foi utilizado por Schmidt & Walker (1943) como sinonímia de *Bothrops atrox*, sendo corroborado por Pope (1955). O nome *B. atrox* passou a ser utilizado novamente por Peters & Orejas-Miranda (1970) na elaboração de um catálogo das serpentes neotropicals do *United States National Museum*.

Bothrops asper

Esta espécie foi descrita inicialmente como *Trigonocephalus asper* por Garman (1883) (*apud* Campbell & Lamar, 2004), utilizando um exemplar coletado no Istmo do Panamá. Em sua descrição, o autor avalia a serpente como sendo uma variação morfológica da *Trigonocephalus lanceolatus* encontrada nas Índias ocidentais (possivelmente *B. lanceolatus*). No entanto, Campbell & Lamar (1989, 1992) sugerem que *Trigonocephalus xanthogrammus*, descrito por Cope (1868), tenha sido o primeiro sinônimo de *Bothrops asper*.

Em alguns trabalhos, a similaridade morfológica entre *B. atrox* e *B. asper* se mostra bem evidente. Müller (1885) denomina como *Bothrops atrox septentrionalis* exemplares coletados em Costa Grande na Guatemala, local da distribuição atual de *B. asper*. Da mesma forma, Smith & Taylor (1945) e posteriormente Taylor (1949) utilizam o nome de *Bothrops atrox asper* para definir espécies do gênero *Bothrops* da América Central. Contudo, Hoge (1966) propôs a reclassificação destes últimos como *B. asper*.

Boulenger (1896) descreveu morfológicamente *Lachesis xanthogrammus* com base em exemplares encontrados em Pallanga, no Equador e nos Andes da Colômbia. No entanto, Hoge (1966) sinonimizou com *Bothrops xanthogrammus*. No mesmo trabalho, podemos ver a utilização do nome *Bothrops asper* discriminando-o de *B. xanthogrammus* (Hoge, 1966,

Peters & Orejas-Miranda, 1970). Campbell & Lamar (1989, 1992) acreditam que *B. xanthogrammus* seja uma das variações de *B. asper*, enquanto Freire-Lascano & Kuch (1992) referiu-se a ambas como *B. asper* (Campbell & Lamar, 2004).

Bothrops colombiensis

Bothrops colombiensis foi descrita pela primeira vez por Hallowell (1845) como *Trigonocephalus colombiensis* utilizando como referência espécimes depositados na *Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. Segundo a descrição, a localidade dos espécimes seria a duzentas milhas de Caracas, na região da República da Colômbia. Contudo, Roze (1959) identificou o erro na descrição da localidade tipo, uma vez que a região se tratava da Venezuela e não da Colômbia. Subsequentemente alguns autores (Harding & Welch, 1980; Hoge & Hoge, 1981) relataram que o território desta espécie se estendia até o nordeste da Colômbia. Hallowell (1845) identificou e relatou a semelhança de *Trigonocephalus colombiensis* com *Trigonocephalus lanceolatus* Oppel, 1811. Contudo destacou diferenças entre as duas espécies quanto ao hábitat (a última encontrada na ilha de Martinica) e o número de placas dérmicas abdominais e caudais. Roze (1959) examinou dois exemplares utilizados por Hallowell (1845) e propôs que se tratavam de uma variação geográfica da espécie *Bothrops atrox*.

Em 1966, Hoge identificou como válido o *status* de *Bothrops colombiensis* para as populações das florestas do norte da Venezuela sendo seguido por vários outros autores (Peter & Orejas-Miranda, 1970; Lancini, 1979; Harding & Welch, 1980; Hoge & Hoge 1981). Sandner-Montilla (1979) inferiu que, devido à semelhança morfológica, *B. colombiensis* deveria ser sinonimizado com *B. lanceolatus*. Johnson & Dixon (1984) baseando-se em análises de folidose e morfometria, corroboraram com Roze (1959) e sugeriram sinonimizar *B. colombiensis* com *B. atrox*. No entanto, Campbell & Lamar (1989) consideraram que *B. colombiensis* seria sinônimo de *B. asper*, não admitindo a validade de seu *status* em seus trabalhos posteriores (Campbell & Lamar, 1992, 2004). Wüster e colaboradores (1999) por meio de análises de DNA mitocondrial inferiram que *B. colombiensis* é monofilético com grupo *B. atrox*. Calvete e colaboradores (2009), por meio de uma análise proteômica dos venenos de *B. colombiensis*, *B. asper* e *B. atrox*, identificaram maior correspondência entre o veneno de *B. colombiensis* com *B. asper*. Contudo, foram inconclusivos quanto a sua definição taxonômica.

Bothrops isabelae

Sandner - Montilla (1979) descreveram *B. isabelae* por meio de espécimes mantidos vivos em cativeiro, coletados na cidade Guanare, no sopé dos Andes venezuelanos. Em 1989, Campbell & Lamar, inferiram que *B. isabelae* se tratava de uma das variações de *B. asper*, devendo assim sinonimizá-las. Markezich & Taphorn (1993) em um estudo sobre a variação de algumas populações de *Bothrops* venezuelanas concluiu que *B. isabelae* não é válido devendo assim sinonimizá-las com *B. atrox*. Wüster e colaboradores (1997) incluíram *B. isabelae* em suas análises e concluíram que se tratava de uma população correlacionada ao grupo *B. atrox*. Essa definição foi seguida em estudos posteriores (Wüster *et al.*, 1999, 2002a; Salomão *et al.*, 1999; McDiarmid & Campbell, 1999; Kornacker, P.M. 1999; Campbell & Lamar, 2004). No entanto, nenhum destes trabalhos foram conclusivos sobre a validade de seu *status* taxonômico.

Em Fenwick e colaboradores (2009), *B. isabelae* se mostra monofilética com *B. atrox*, com uma distância genética baixa. No entanto, os autores incluíram *B. isabelae* em sua lista de espécies do gênero *Bothrops* (portanto, aparentemente, reconhecendo-o como um táxon válido). Recentemente, Rivas e colaboradores (2012), em levantamento herpetológico da Venezuela, consideraram *B. isabelae* sinônima de *B. atrox*, assim com *B. colombiensis*, *B. lanceolatus nacaritae*, e *B. lanceolatus aidaae*.

Bothrops leucurus

O nome *B. leucurus* foi designado por Wagler (1824) para definir exemplares encontrados com frequência sob a vegetação em decomposição no solo de florestas na Bahia. No mesmo trabalho, podemos observar a descrição de *Bothrops megaera*, também encontrado na Bahia, sendo esta provavelmente possível variação de *B. leucurus* (Campbell & Lamar, 2004). Hoge (1947) descreveu *Trimeresurus pradoi* por meio de um exemplar do Instituto Butantan, coletado em Ibirapu, no Espírito Santo. Alguns anos depois, este mesmo exemplar foi reclassificado como *Bothrops pradoi* (Hoge, 1966). Alguns autores sugeriram que *B. leucurus* e *B. pradoi* sejam espécies correlacionadas entre si e ao grupo *B. atrox* (Fernandes & Pesantes, 1989; Ripa *et al.*, 1997; Wüster *et al.*, 1997; McDiarmid *et al.*, 1999). Em 2001, Puerto e colaboradores desenvolveram um estudo filogeográfico de populações de jararacas da Mata Atlântica combinando sequências de DNA mitocondrial e dados morfológicos. Os resultados obtidos sugeriram que *B. pradoi* e *B. leucurus* sejam considerados sinônimos. O nome *B. leucurus* foi então utilizado em trabalhos recentes para designar os espécimes do grupo *B. atrox* oriundas da Mata Atlântica (Fenwick *et al.*, 2009; Carrasco *et al.*, 2012).

Bothrops moojeni

A jararaca identificada como *B. moojeni* foi descrita por Hoge (1966) a partir de um exemplar do Instituto Butantan, oriundo de Brasília, no Distrito Federal. Em sua descrição, o autor aponta diferenças entre *B. moojeni*, *B. atrox* e *B. asper* quanto ao formato da cabeça, coloração corporal e composição do veneno. O epíteto específico *moojeni* foi concedido em homenagem ao Zoólogo João Moojen. Segundo alguns estudos (Wüster *et al.*, 1996, 1997; Salomão *et al.*, 1997, 1999; Fenwick *et al.*, 2009; Carrasco *et al.*, 2012), as populações das regiões sudeste e central do Cerrado seriam um grupo monofilético dentro do grupo *B. atrox*.

Bothrops marajoensis

Bothrops marajoensis foi descrita por Hoge (1966) por meio de um exemplar adulto macho, oriundo de Severino, Ilha do Marajó. No mesmo trabalho, o autor relata a semelhança entre *B. moojeni* e *B. asper*, mas aponta diferenças no formato da cabeça, nuca, coloração dorsal e atividade coagulante do veneno. Cunha & Nascimento (1993) questionaram o *status* de *B. marajoensis*, sugerindo que fossem sinonimizadas com *B. atrox* (*apud* Campbell & Lamar, 2004). Em várias reconstruções filogenéticas, utilizando dados morfológicos e moleculares, é observado a associação de exemplares de *B. marajoensis* com *B. atrox* do baixo Rio Amazonas (Wüster *et al.*, 1997; Salomão *et al.*, 1997, 1999) ou com *B. moojeni* (Fenwick *et al.*, 2009).

Bothrops caribbaeus

B. caribbaeus foi descrito por Garman (1887) com base em um exemplar capturado na ilha de Sta. Lucia, denominando-o de *Trigonocephalus caribbaeus*. Na descrição, o autor compara o espécime com os representantes da ilha de Martinica (*B. lanceolatus*), indicando diferenças entre a disposição das escamas, coloração ventral e dorsal. Lazell (1964) cita, pela primeira vez, o nome *Bothrops caribbaeus*, baseando-se em uma ampla amostragem de ambas as ilhas (Sta. Lucia e Martinica). Em seu trabalho, baseado no padrão de cores das escamas, foliose e no hábitat, ele afirma que as populações de *B. lanceolatus* e *B. caribbaeus* são claramente distintas entre si. No entanto, destaca também a grande dificuldade em diferenciá-las de alguns exemplares continentais de *B. asper* e *B. atrox*. Outra denominação apresentada foi sua classificação como *B. lanceolatus caribbaeus* (Sandner-Montilla, 1990). No entanto, o nome *Bothrops caribbaeus* é mais aceito pela maioria dos autores.

Bothrops lanceolatus

O primeiro relato de um viperídeo da Ilha de Martinica foi *Vipera caerulescens* (Laurenti, 1768). Anos depois, Lacépède (1788) denominou de *Coluber lanceolatus* um exemplar capturado na mesma ilha. No entanto, a literatura apresenta maior aceitação para a descrição de Bonnatere (1790) na utilização e classificação de *Coluber lanceolatus*. Seguindo os mesmos critérios utilizados para outras serpentes, Opell (1811) reclassificou *Coluber lanceolatus* em *Trigonocephalus lanceolatus*.

Boulenger (1896) utilizou a nome de *Lachesis lanceolatus* como sinônimo de todos os nomes referidos até então para *B. lanceolatus*, juntamente com alguns exemplares continentais de serpentes. O nome *Bothrops lanceolatus* foi descrito inicialmente por Duméril & Bibron (1844). Estes relataram características da coloração corporal, formato da cabeça, comprimento corporal, enfatizando a robustez de um exemplar coletado, aferindo dois metros de comprimento e 12 centímetros de circunferência. O nome então se manteve ao longo de vários outros trabalhos (Salomão *et al.*, 1997, 1999; Wüster *et al.*, 1997, 1999, 2002b; McDiarmid, Campbell & Touré, 1999; Campbell & Lamar, 2004; Fenwick *et al.*, 2009; Carrasco *et al.*, 2012).

Relações filogenéticas do grupo B. atrox

Ao longo dos últimos 15 anos, vários estudos buscaram compreender as relações filogenéticas entre os integrantes do grupo *B. atrox*, porém elas ainda não são bem esclarecidas. Parte deste problema ocorre devido à ausência de padrão morfológico que permita a clara discriminação das espécies deste grupo (Wüster *et al.*, 1996). Por outro lado, o monofiletismo do grupo é corroborada por um série de trabalhos (Salomão *et al.*, 1997, 1999; Wüster *et al.*, 1997, 1999, 2002a, 2002b; Martins *et al.*, 2001; Fenwick *et al.*, 2009; Carrasco *et al.*, 2012).

Wüster e colaboradores (1996) realizaram análise multivariada de oitenta e sete caracteres morfométricos de 250 espécimes sul americanos deste grupo (com exceção de *B. asper*) oriundos de quarenta e três localidades. Os autores identificaram um padrão fenotípico distinto das populações de *B. moojeni* em relação a *B. atrox*. Contudo, no mesmo trabalho, é relatado a existência de populações com fenótipos intermediários entre as duas espécies, sugerindo uma zona híbrida. Em 1997, os autores realizaram uma nova análise a qual lhes permitiu caracterizar dois fenótipos distintos: fenótipo *moojeni*, populações taxonomicamente denominadas de *B. moojeni* da região centro-sul do Brasil, e o fenótipo *atrox*, para populações Amazônicas de *B. atrox*, *B. isabellae*, *B. marajoensis* e *B. leucurus* da costa atlântica. Neste

trabalho, os autores também realizaram uma análise filogenética do grupo *B. atrox* utilizando sequências de DNAmT de dezenove haplótipos de treze localidades. Os resultados deste estudo evidenciam que os espécimes identificados como *B. moojeni* (região centro-oeste) formavam uma linhagem monofilética, assim como *B. leucurus* (costa Atlântica). E ainda, que os espécimes denominados como *B. atrox* se mostravam parafiléticos, ocupando duas linhagens distintas: uma ocorrendo a oeste da Amazônia e parte da região central do Brasil (formada por *B. atrox*, *B. marajoensis* e outro espécime não identificado); e outra que se estende do norte da América do Sul, oeste da Amazônia até a costa Atlântica na região sudeste do Brasil (formada por *B. atrox*, *B. isabellae*, *B. leucurus*). Dessa forma, tanto a caracterização morfológica dos fenótipos quanto a delimitação das linhagens mitocondriais se mostraram incongruentes com as definições taxonômicas das espécies.

Em 1999, Wüster e colaboradores realizaram um novo estudo sobre a sistemática do grupo *B. atrox*, baseando-se exclusivamente em dados moleculares. Contudo, na interpretação dos resultados, os autores utilizaram a mesma caracterização fenotípica do trabalho anterior. Nessa nova abordagem, foi ampliado o número de sequências para trinta haplótipos, de vinte e quatro localidades, das mesmas espécies utilizadas no estudo anterior, porém considerando também representantes de *B. colombiensis* e *B. lanceolatus*. Os resultados corroboraram em partes com o estudo anterior: *B. atrox* do extremo norte da distribuição se mostrou monofilético com *B. isabellae*, *B. atrox* do Acre e *B. leucurus* da costa leste. *B. lanceolatus*, se mostrou monofilético *B. caribbaeus* e ambas formando um grupo irmão com as demais espécies continentais do grupo *B. atrox*. No entanto, as populações de *B. moojeni* da região central do país, que haviam se mostrado monofilética no estudo anterior, estavam presentes em duas linhagens distintas: uma mais ao norte (incluindo *B. atrox* e *B. marajoensis*) e outra mais ao sul (incluindo *B. leucurus* do interior da Bahia). Os representantes de *B. colombiensis*, oriundo da Venezuela, formaram linhagem monofilética irmã das demais linhagens do complexo (Figura 2). Dessa forma, os novos resultados, além de não contribuir com a resolução dos problemas levantados no trabalho anterior (parafilia de *B. atrox*), demonstram dois novos problemas (a parafilia de *B. moojeni* e *B. leucurus*). Contudo, ambos os trabalhos demonstram que o *status* taxonômico das espécies não é suportado nem pela definição do fenótipo e nem pelas linhagens mitocondriais (Figura 2).

Puerto e colaboradores (2001) realizaram estudo filogeográfico das populações do grupo *B. atrox* da costa atlântica do Brasil, utilizando dados morfológicos e sequências de DNAmT. Os resultados permitiram aos autores inferirem que as populações analisadas representavam uma única espécie com variação clinal ao longo da área analisada. No mesmo

trabalho, os autores recuperaram o monofiletismo destas populações com haplótipos da região amazônica corroborando com trabalhos anteriores (Wüster *et al.*, 1997, 1999). Contudo, os autores não utilizaram espécimes identificados como *B. leucurus* de outras localidades além da costa Atlântica.

Diante do seguinte cenário fica claro que validade do *status* das espécies do grupo *B. atrox*, assim como sua delimitação geográfica, requer maiores investigações. As incongruências entre a variação morfológica e linhagens mitocondriais com as definições taxonômicas, se contrastam com a ampla distribuição geográfica do grupo na região Neotropical. Dessa forma, uma investigação de fatores históricos envolvidos na diversificação biológica na região Neotropical, conciliada como uma robusta reconstrução filogenética, poderiam contribuir para a melhor compreensão do processo de diversificação do grupo *B. atrox*.

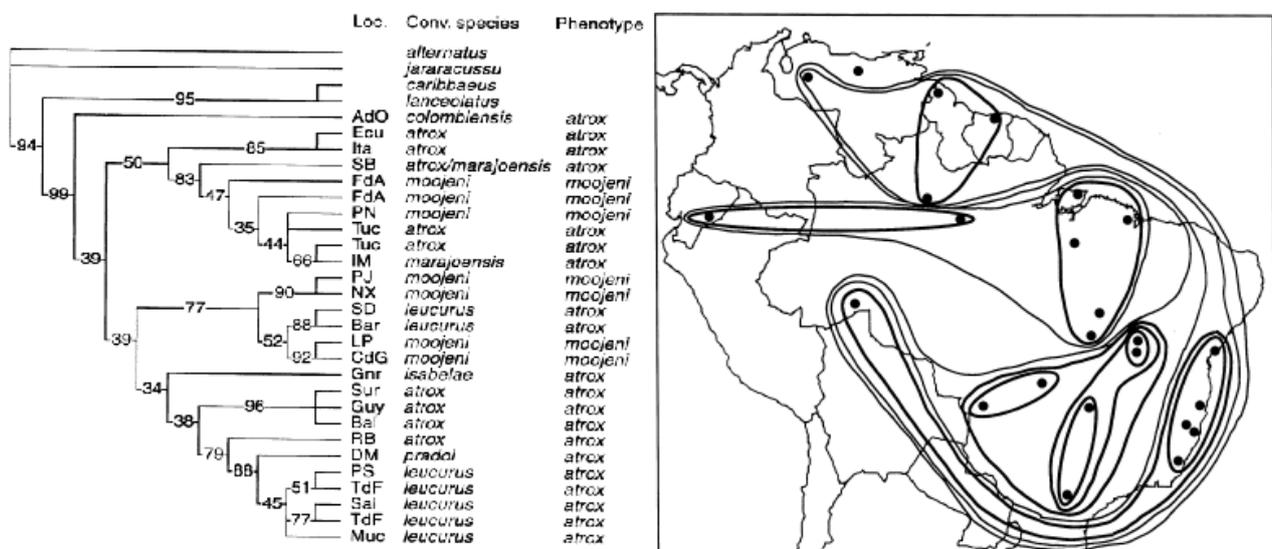


Figura 2. Reconstrução filogenética (esquerda) e distribuição geográfica (direita) das linhagens mitocondriais do grupo *B. atrox* relacionada ao fenótipo obtido por análise feita por Wüster e colaboradores (1999).

CAPÍTULO 2

RECONSTRUÇÕES FILOGENÉTICAS REFORÇAM INCONGRUÊNCIAS ENTRE A
TAXONOMIA E AS LINHAGENS MITOCONDRIAIS NO GRUPO *BOTHROPS ATROX*

INTRODUÇÃO

O histórico taxonômico vivenciado desde o início da classificação dos viperídeos neotropicais tem sido alvo de diversos estudos filogenéticos. Muitos destes envolveram a utilização de caracteres morfométricos (Gutberlet & Campbell, 2001), osteologia (Werman, 1992), morfologia do hemipênis (Pesantes, 1989; Fernandes *et al.*, 1991), eletroforese do plasma (Pesantes, 1989; Fernandes & Pesantes, 1989; Fernandes & Abe, 1991), alozimas (Werman, 1992), citogenética (Beçak & Beçak, 1969; Beçak, 1967; Singh, 1972) e, nas duas últimas décadas, abordagens moleculares utilizando sequências de DNA mitocondrial (DNAm) (Salomão *et al.*, 1997, 1999; Parkinson, 1999; Wüster *et al.*, 2002a, 2008; Castoe & Parkinson, 2006; Fenwick *et al.*, 2009; Carrasco *et al.*, 2012).

As relações filogenéticas de um grupo e as respectivas distribuições geográficas das espécies deste grupo são elementos fundamentais para se compreender sua história evolutiva. Além disso, à relação espacial das linhagens filogenéticas associada a estimativa de tempo de divergência nos permite inferir os eventos históricos responsáveis pela cladogênese das linhagens (Castoe *et al.*, 2009). O sequenciamento do DNAm se mostrou uma ferramenta importante em estudos filogenéticos, principalmente com o advento da técnica de Reação em Cadeia da Polimerase (PCR; Avise, 2004). Quando o grupo de estudo são serpentes, podemos identificar uma série de trabalhos que utilizaram o DNAm para a distinção de populações (Grazziotin *et al.*, 2006), o reconhecimento de espécies (Puerto *et al.*, 2001; Kelly *et al.*, 2008; Colston *et al.*, 2013) e rotas de dispersão (Wüster *et al.*, 2002a, 2002b, Castoe *et al.*, 2003, 2009; Quijada-Mascareñas *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2013). A identificação de espécies crípticas, em grupos morfologicamente complexos, como as najas asiáticas, também foi alvo de trabalhos envolvendo o DNAm (Wüster & Thorpe, 1994). Além disso, análises filogenéticas com sequências de DNAm em populações com alta variação morfológica, podem nos revelar informações que seriam mascaradas pelo efeito da seleção natural (Wüster *et al.*, 1997). Outra vantagem importante é que sequências moleculares nos permitem estimar o tempo de divergência entre linhagens, mesmo que a interpretação do relógio molecular possa estar sujeita a problemas analíticos e empíricos (Hillis *et al.*, 1996).

A história evolutiva do gênero *Bothrops* já foi investigada utilizando marcadores moleculares mitocondriais. Vidal e colaboradores (1996), utilizando sequências de Citb, constataram que *Bothriopsis bilineata* era grupo irmão de *Bothrops atrox*, implicando assim na parafilia do gênero *Bothrops* no caso de se aceitar o gênero *Bothriopsis*, insistentemente rejeitado por Wüster e colaboradores em diversas publicações. Resultado este, corroborado por outros trabalhos subsequentes (Salomão *et al.*, 1997, 1999; Wüster *et al.*, 1997;

Parkinson, 1999; Gutberlet & Campbell, 2001; Castoe & Parkinson, 2006). Recentemente, alguns trabalhos chegaram a propor novas classificações e formulações de novos gêneros, utilizando conjuntamente dados morfológicos, moleculares e ecológicos (Fenwick *et al.*, 2009; Carrasco *et al.*, 2012).

Em meio a esse universo, se destaca o grupo *Bothrops atrox* (*B. atrox*, *B. moojeni*, *B. leucurus*, *B. marajoensis*, *B. colombiensis*, *B. isabelae*, *B. lanceolatus* e *B. caribbaeus*) devido a sua ampla distribuição na região neotropical e complexo padrão de variação morfológica intra e interespecífica. Além de estarem relacionadas, juntamente com outros exemplares do gênero *Bothrops*, com a maioria dos acidentes ofídicos registrados na América do sul (Warrel, 2004). O monofiletismo do grupo *B. atrox* é suportado por vários trabalhos (Salomão *et al.*, 1997, 1999; Wüster *et al.*, 1997, 1999; Martins *et al.*, 2001; Wüster *et al.*, 2002a, 2002b; Fenwick *et al.*, 2009; Carrasco *et al.*, 2012). No entanto, a validade taxonômica das espécies e delimitação territorial de cada uma ainda se mostram incertas. Wüster e colaboradores (1997; 1999), investigando as relações filogenéticas do grupo *B. atrox*, identificaram incongruências entre as linhagens mitocondriais e a classificação taxonômica, devido ao parafiletismo das espécies *B. atrox*, *B. moojeni*, *B. leucurus*. Outro ponto encontrado nos estudos foi a sobreposição geográfica das linhagens mitocondriais que impediam a exata delimitação das mesmas. Contudo, nestes estudos foram utilizados apenas um pequeno segmento do DNAm (580pb) e não incluíram nas análises representantes de *B. asper*, mesmo sendo uma espécie historicamente sempre associada ao grupo *B. atrox*. Puerto e colaboradores (2001) relatam que as populações da costa Atlântica brasileira do grupo *B. atrox* representam uma única espécie. Ainda no mesmo trabalho os autores inferem sobre possíveis rotas de conexão entre linhagens de *B. atrox* Amazônicas e *B. leucurus* da Mata Atlântica por meio de conexões florestais durante o Pleistoceno. Desde então, não ocorreram estudos específicos do grupo *B. atrox* que investigassem a validade taxonômica de suas espécies, nem os eventos históricos envolvidos na diversificação do grupo.

Diante deste cenário de incertezas taxonômicas, objetivamos com esse trabalho contribuir no esclarecimento das relações filogenéticas das espécies do grupo *B. atrox*, acrescentando à análise *B. asper*, ampliando o número de marcadores mitocondriais, o número de amostras por táxon e a amplitude geográfica dos estudos anteriores. Desta forma, visamos avaliar: (I) se as espécies taxonomicamente reconhecidas constituem linhagens monofiléticas, (II) se estas linhagens encontram-se geograficamente isoladas ou se existem áreas de sobreposição, (III) qual o tempo de divergência destas linhagens, e (IV) quais

eventos e processos históricos podem ter contribuído para a atual distribuição das linhagens deste grupo.

MATERIAL E MÉTODOS

Obtenção de amostras

Foram analisadas neste estudo sequências DNAmT de 146 espécimes de *Bothrops* oriundas de 80 localidades, abrangendo praticamente toda região neotropical (Anexo 1). Dentre as sequências utilizadas 72% delas foram geradas por uma equipe coordenada pela Dra Maria da Graça Salomão, do Instituto Butantan e as demais obtidas no genbank (Tabela 2). Os espécimes utilizados na análise foram devidamente identificados por equipes de pesquisadores do Instituto Butantan e *School of Biological Sciences (University of Wales, Bangor, UK)* e nominalmente descritas como: *B. asper*, *B. isabelae*, *B. colombiensis*, *B. atrox*, *B. moojeni*, *B. marajoensis*, *B. leucurus*, *B. barnetti* e *B. punctatus*.

Tabela 2. Relação das sequências utilizadas nas análises filogenéticas.

Espécimes	Genbank	Novas	Total	Localidades
<i>B. asper</i>	20	9	29	19
<i>B. caribbaeus</i>	1	2	3	1
<i>B. lanceolatus</i>	1	-	1	1
<i>B. isabelae</i>	1	2	3	1
<i>B. colombiensis</i>	1	8	9	5
<i>B. atrox</i>	5	41	46	28
<i>B. leucurus</i>	8	13	21	9
<i>B. moojeni</i>	2	18	30	13
<i>B. marajoensis</i>	1	1	2	1
<i>B. barnetti</i>	-	1	1	1
<i>B. punctatus</i>	1	-	1	1
Total	41	105	146	80

Obtenção das sequências

Amostras de tecido e/ou sangue foram obtidas de animais vivos coletados na natureza ou mantidos em cativeiro, com procedência conhecida. As amostras de tecido foram armazenadas em etanol 70-100%, enquanto as amostras de sangue foram armazenadas em solução de 0,1M de EDTA, 0,1M tris e SDS 2%. Todas as amostras foram mantidas refrigeradas (4°C).

Amostras de DNA total foram extraídas individualmente utilizando o protocolo descrito por Hillis e colaboradores (1996). Dois segmentos do DNA mitocondrial foram amplificados via reação em cadeia da polimerase (PCR): citocromo b (Cytb) e NADH

desidrogenase subunidade 4 (ND4). O primeiro foi amplificado com os iniciadores 5'-TCA AAC ATC TCA ACC TGA TGA AA-3' e 5'-GGC AAA TAG GAA GTA TCA TTC TG-3' (Pook *et al.*, 2000), enquanto que o segundo foi amplificado com os iniciadores 5'-CAC CTA TGA CTA CCA AAA GCT CAT GTA GAA GC-3' e 5'-CAT TAC TTT TAC TTG GAT TTG CAC CA-3'.

As reações de PCR foram realizadas em volume final de 50 µl contendo 50 ng de DNA, 0,52 µM de cada iniciador, 20 mM Tris-HCl, 50 mM KCl, 0,5 mM de MgCl₂, 0,4 µM de dNTP, 2 U de Taq DNA polimerase e 0,5% de DMSO. As condições de amplificação envolveram uma desnaturação inicial de 4 min. a 94°C, 35 ciclos de desnaturação por 1 min. a 94°C, hibridação dos iniciadores por 1 min. a 50°C, extensão por 2 min. a 72°C, terminando com uma etapa de extensão de 3 min. a 72°C. Os produtos de PCR foram concentrados reunindo três produtos por amostra e purificado utilizando o *kit* de purificação de ácido nucleico GenElute (Supelco). Em seguida, foram sequenciados utilizando o *kit Big Dye Terminator Cycle Sequencing* (Life Technologies), segundo recomendações do fabricante. Os produtos do sequenciamento foram analisados em sequenciador automático ABI377 (Applied Biosystems). As sequências obtidas foram analisadas e corrigidas com o programa SeqScape v.2.1 (Applied Biosystems). O alinhamento das sequências foi realizado com o algoritmo ClustalW (Thompson *et al.*, 1997), seguido de correção manual. Os fragmentos dos dois genes foram concatenados, a fim de reuni-los em uma única matriz de dados, com o programa DNASP 5 (Librado & Rozas, 2010). Em seguida, foi realizada a identificação dos haplótipos mitocondriais utilizando o mesmo programa.

Análises filogenéticas

As reconstruções filogenéticas foram realizadas pelos métodos de máxima verossimilhança (ML) e inferência bayesiana (IB). Para análise de ML foi realizada busca heurística tendo como base uma árvore obtida pelo método de *neighbour-joining*, seguido de reconstruções desta árvore inicial com o algoritmo *Nearest-Neighbor-Interchange* com o programa MEGA 5.2 (Tamura *et al.*, 2012). O melhor modelo evolutivo e seus respectivos parâmetros de análise foram obtidos com o programa JMODELTEST 3.5 (Posada, 2008), segundo o critério de Akaike. O melhor modelo evolutivo foi selecionado a partir de uma única matriz de dados gerada com os dois segmentos de DNAm (Cytb e ND4). O suporte dos ramos foi determinada pelo método de *bootstrap* com 1.000 pseudoréplicas. A análise de IB foi realizada no programa MRBAYES v.3.0b4 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001), seguindo o mesmo modelo de evolução utilizado na ML, utilizando 5.000.000 de gerações. O *burn-in* foi

estimado e eliminado por meio da análise gráfica do programa TRACER 1.5 (Rambaut & Drummond, 2007). Sequências homólogas de *B. punctatus* e *B. barnetti* foram utilizadas como grupos externos, uma vez que estas tem sido identificadas como filogeneticamente próximas às espécies do grupo *B. atrox* estudadas (Carrasco *et al.*, 2012).

A hipótese de relógio molecular foi testada por meio da comparação dos valores de ML da topologia dos dados, com e sem restrições do relógio molecular, com auxílio do software MEGA 5.2. Ainda no mesmo programa, foi estimado tempo de divergência das linhagens, utilizando a taxa de evolução de 7×10^{-9} substituições por gene por milhão de ano (Wüster *et al.*, 2002b).

Distribuição geográfica dos clados/linhagens

Todos os espécimes analisados foram devidamente georeferenciados por meio do centroide do município o qual foi realizado a coleta. Os mapas de distribuição foram confeccionados no programa ARCVIEW v. 9.3 (ESRI, 2009).

RESULTADOS

A base de dados para análise foi formada a partir da união das sequências de 716 pb do Citb e 694 pb do ND4, totalizando 1.410 pb para cada espécime analisado. O número de sítios variáveis considerando apenas o grupo *B. atrox* foi de 365 (26%), enquanto que com os grupos externos esse número foi de 410 (29%). O número de haplótipos identificados para o grupo *B. atrox* foi de 95, sendo frequente o compartilhamento de haplótipos entre indivíduos de mesma localidade. Não houve compartilhamento de haplótipos entre as espécies taxonomicamente reconhecidas, com exceção de *B. colombiensis* e *B. isabelae* oriundas de duas localidades diferentes.

Reconstruções filogenéticas

As reconstruções filogenéticas obtidas por ambas as análises (ML e IB) foram congruentes em relação a monofilia das linhagens principais identificadas. Contudo, na reconstrução filogenética obtida pela inferência bayesiana (Anexo 2) não foi sustentada a monofilia das linhagens de *B. asper* e a linhagem das espécies insulares se mostrou basal a todas as demais linhagens continentais. As inferências taxonômicas e biogeográficas foram realizadas tendo como base na topologia recuperada pelo método de ML. A partir das reconstruções filogenéticas foi possível identificar que as espécies consideradas neste trabalho

como pertencentes ao grupo *B. atrox* formaram um grupo monofilético em relação aos grupos externos com valores de suporte de 100 de *bootstrap* (Figura 3).

Dentro do grupo *B. atrox* foram identificados dois clados principais: o clado Centro-Sul Americano e o clado Sul Americano (Figura 5). O clado Centro-Sul Americano é formado exclusivamente pelos espécimes que representam as duas espécies insulares do grupo *B. atrox* (*B. caribbaeus* e *B. lanceolatus*) e os espécimes taxonomicamente descritos como *B. asper*. O clado Sul Americano é formado por espécimes oriundos exclusivamente da América do Sul.

Clado Centro-Sul Americano

Neste clado foram identificadas quatro linhagens principais com valores de suporte superiores a 90% de *bootstrap* (Figura 3). Uma destas linhagens é composta pelos representantes das duas espécies insulares (Linhagem VII), enquanto as outras três por representantes de *B. asper* de diferentes regiões das Américas Central e Sul. As linhagens principais identificadas por meio das reconstruções filogenéticas são descritas abaixo:

Linhagem IV: *B. asper* (América Central);

Linhagem V: *B. asper* (Equador);

Linhagem VI: *B. asper* (Equador e noroeste da Colômbia) e

Linhagem VII: *B. caribbaeus* e *B. lanceolatus*.

Clado Sul Americano

Este clado pode ser dividido em três diferentes linhagens com valores de suporte superiores a 86% de *bootstrap* (Figura 3). As linhagens principais identificadas por meio das reconstruções filogenéticas são descritas abaixo:

Linhagem I: *B. leucurus*, *B. atrox* e *B. moojeni*;

Linhagem II: *B. isabellae* e *B. colombiensis* e

Linhagem III: *B. atrox*, *B. moojeni* e *B. marajoensis*.

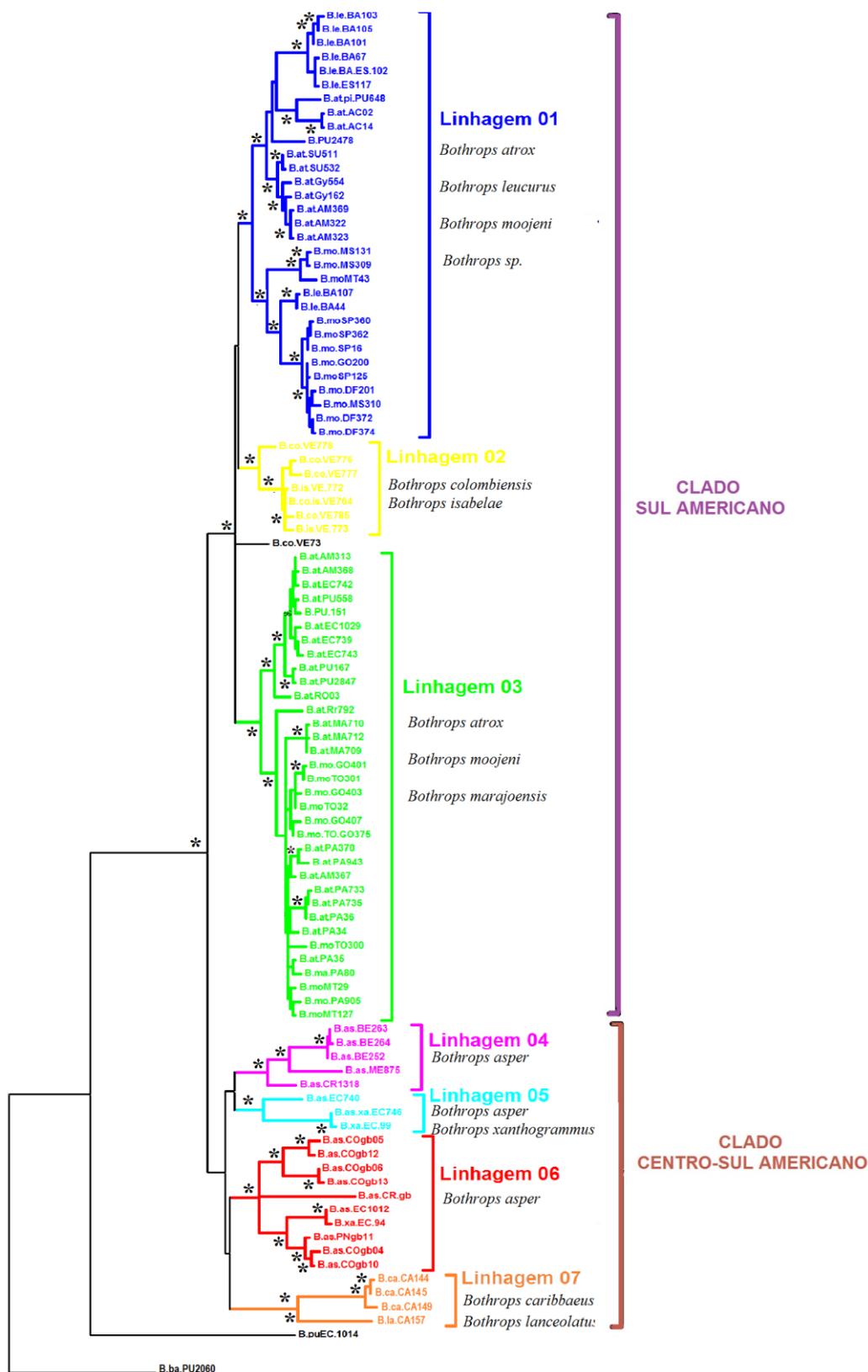
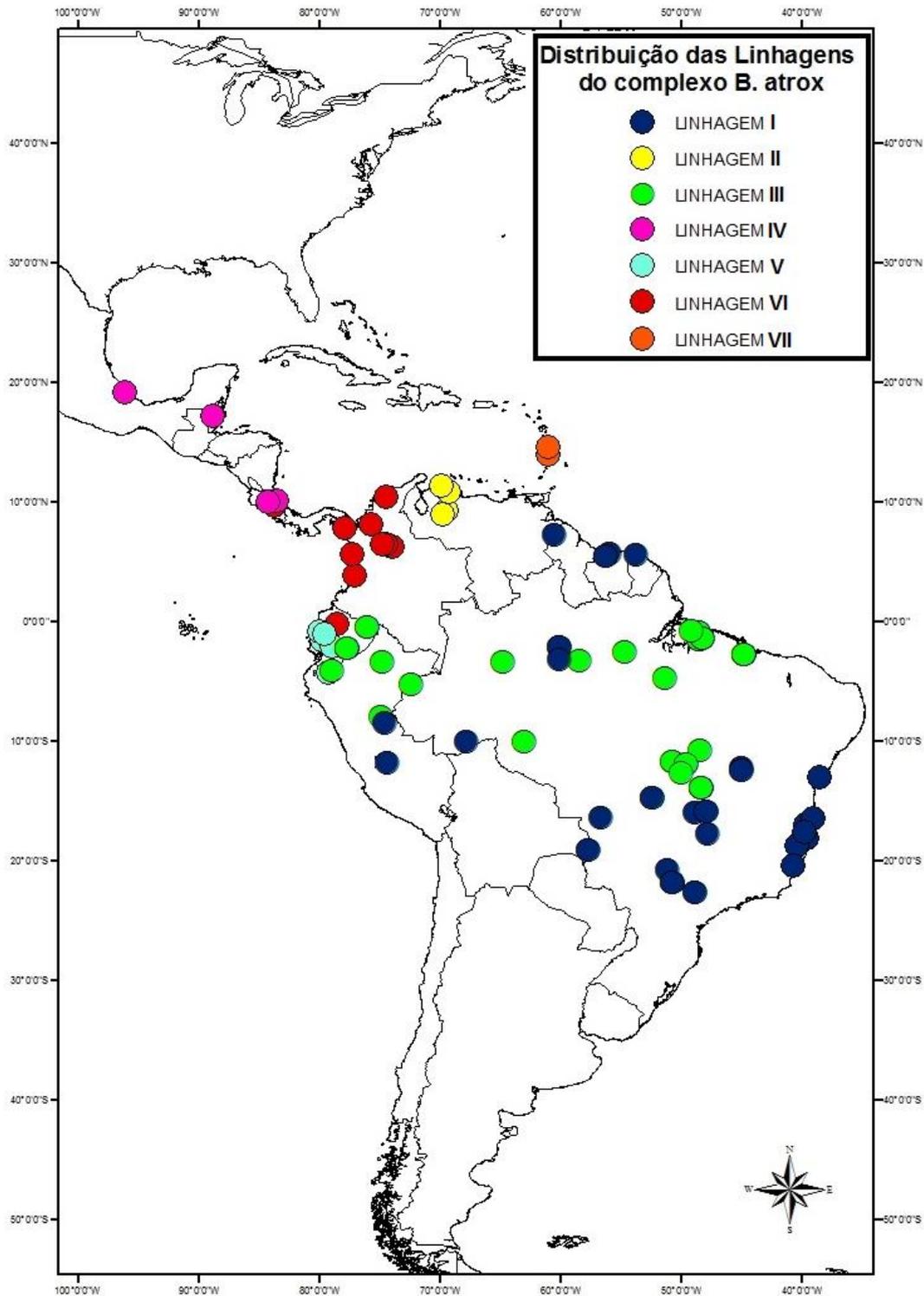


Figura 3. Filogenia do grupo *B. atrox* obtida pela análise de 95 haplótipos mitocondriais com 1.410 pb (716 do CitB e 694 do ND4) pelo método de máxima verossimilhança. As principais linhagens identificadas aparecem em destaque. Valores de suporte de ramos superiores a 86 de *bootstrap* são indicados por * na filogenia.



A

Figura 4. No mapa, é apresentada a localização geográfica dos haplótipos identificados, sendo organizados em cores de acordo com as respectivas linhagens mitocondriais.

Linhagem II apresentou integrantes oriundos exclusivamente da Venezuela, os quais correspondem aos espécimes taxonomicamente descritos como *B. isabelae* e *B. colombiensis*. As duas linhagens com maior número de haplótipos (Linhagens I e III) envolvem representantes de várias espécies do grupo, podem ser subdivididas em linhagens menores (Figuras 6 e 7), conforme apresentado abaixo:

Linhagem I

- Sub-linhagem IA: *B. leucurus* (atlântica brasileira);
- Sub-linhagem IB: *B. atrox* (presente no oeste);
- Sub-linhagem IC: *B. atrox* (presente no norte);
- Sub-linhagem ID: *B. moojeni* (região centroeste);
- Sub-linhagem IE: *B. moojeni* e *B. leucurus* (também no centro oeste)

Linhagem III

- Sub-linhagem IIIA: *B. atrox* (presente a oeste)
- Sub-linhagem IIIB: *B. moojeni*, *B. atrox* e *B. marajoensis* (leste e centroeste).

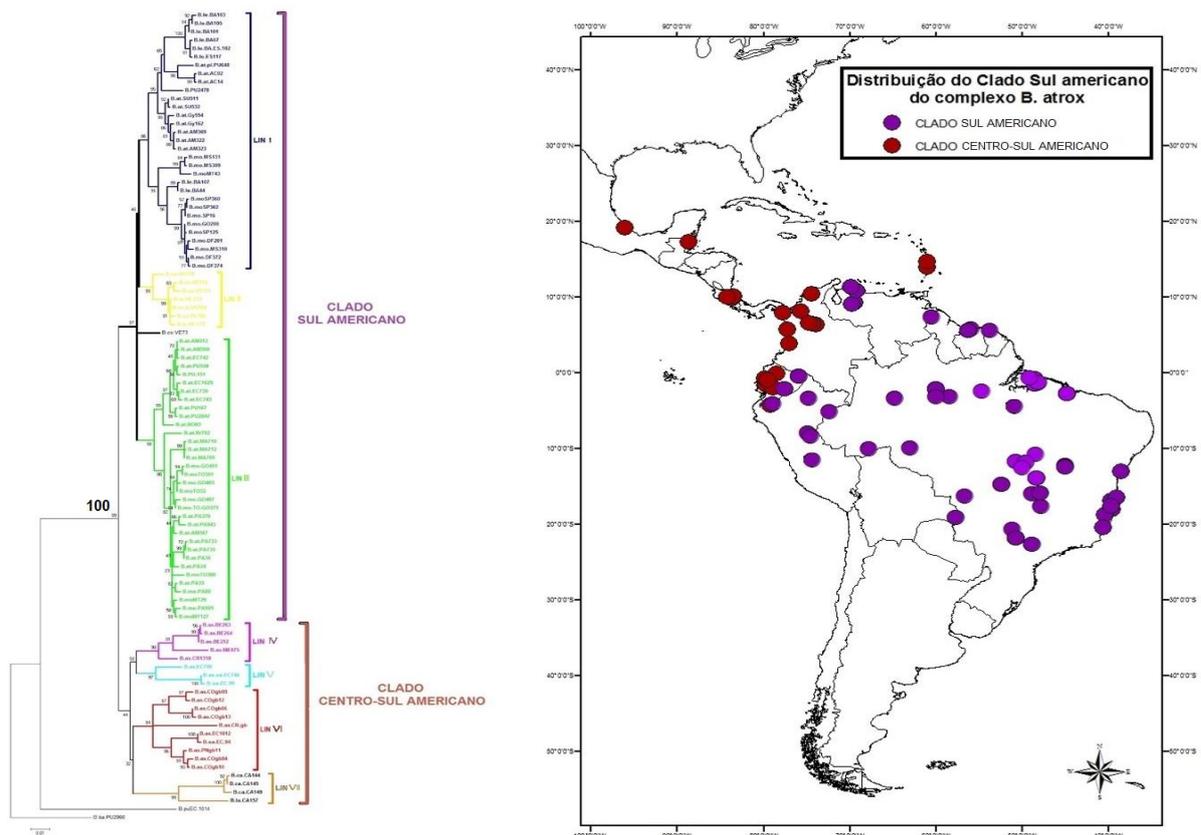


Figura 5 - Filogenia do grupo *B. atrox* obtida pela análise de 95 haplótipos mitocondriais com 1.410 pb (716 do CitB e 694 do ND4) pelo método de máxima verossimilhança. Os principais clados identificados aparecem em destaque. No mapa, é apresentada a localização geográfica dos haplótipos identificados, sendo organizados em cores de acordo com os respectivos clados mitocondriais.

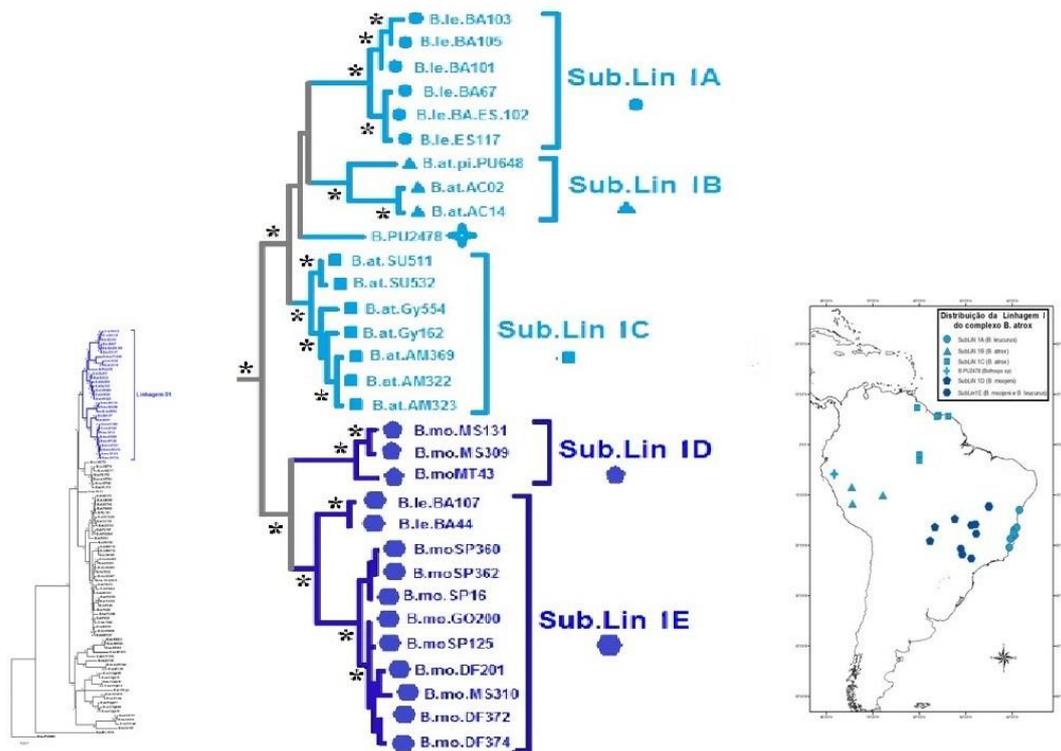


Figura 6. Relações filogenéticas e respectivas distribuições geográficas dos haplótipos mitocondriais pertencentes às sub-linhagens IA-IE do grupo *B. atrox*.

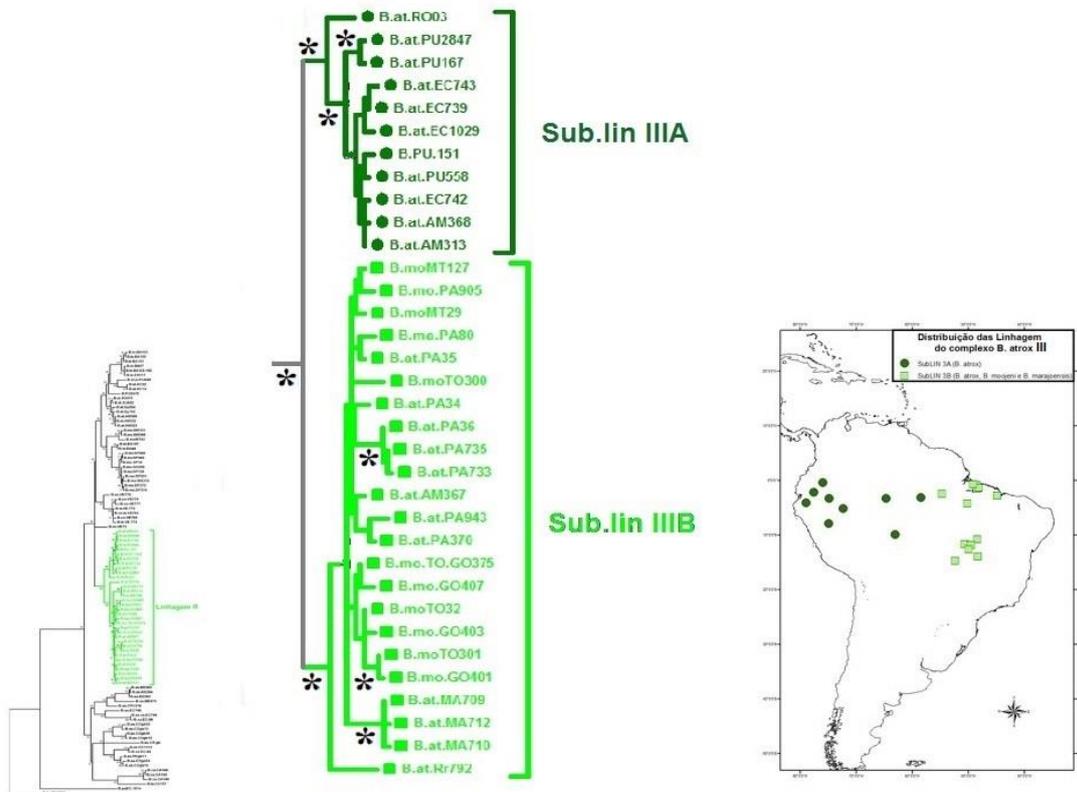


Figura 7. Relações filogenéticas e respectivas distribuições geográficas dos haplótipos mitocondriais pertencentes às sub-linhagens IIIA e IIIB do grupo *B. atrox*.

Limites geográficos dos Clados/linhagens

Clado Sul Americano

Os mapas de distribuição das linhagens nos permitiu constatar que existe sobreposição espacial entre as Linhagens I e III em quase toda a área de distribuição (Figura 8), sendo que a linhagem I apresenta abrangência um pouco maior, atingindo o extremo norte, oeste e a costa leste da América do Sul. A Linhagem II, formada exclusivamente por *B. colombiensis* e *B. isabellae*, apresenta distribuição restrita, ocorrendo exclusivamente na região noroeste da Venezuela.

Clado Centro-Sul Americano

Das quatro linhagens identificadas para este clado, três (Linhagens IV, V e VI) incluem exclusivamente representantes de *B. asper*. Apesar destas linhagens estarem associados a um único táxon, elas ocorrem geograficamente separadas com um pequena área de sobreposição entre as Linhagens IV e VII, no Equador (Figura 9). A Linhagem IV ao norte da distribuição, limítrofe com a Linhagem VI, que ocupa toda região noroeste da Colômbia se estendendo até o Panamá em um extremo, e ao Equador em outro. A Linhagem V ocupa praticamente todo o Equador, sendo simpátrica com as Linhagens VI e III. A Linhagem VII é formada pelas espécies insulares do estudo, ocupando as ilhas de Santa Lúcia e Martinica no Caribe, não apresentando representantes no continente.

Relógio molecular e tempos de divergências

A hipótese de relógio molecular não foi rejeita em nível de significância de 5% ($P = 0,998$), sendo assim possível fazer correlação direta entre as distâncias genéticas e os tempos de divergências dos *taxa*. Com base nisso, estimamos que a origem do grupo *B. atrox* teria ocorrido há pelo menos 10 milhões de anos atrás, no Mioceno médio (Figura 10). A divergência dos clados Sul e Centro-Sul Americanos teria ocorrido há pelo menos 5 milhões de anos atrás, no final do Mioceno. A formação das linhagens do clado Centro-Sul Americano ocorreu a cerca de 4,7 milhões, início do Plioceno. A diversificação das Linhagens Sul Americanas, teria ocorrido a cerca de 3,3 milhões de anos atrás, no final do Plioceno. As sublinhagens teriam se diversificado nos dois últimos milhões de anos, no Pleistoceno.

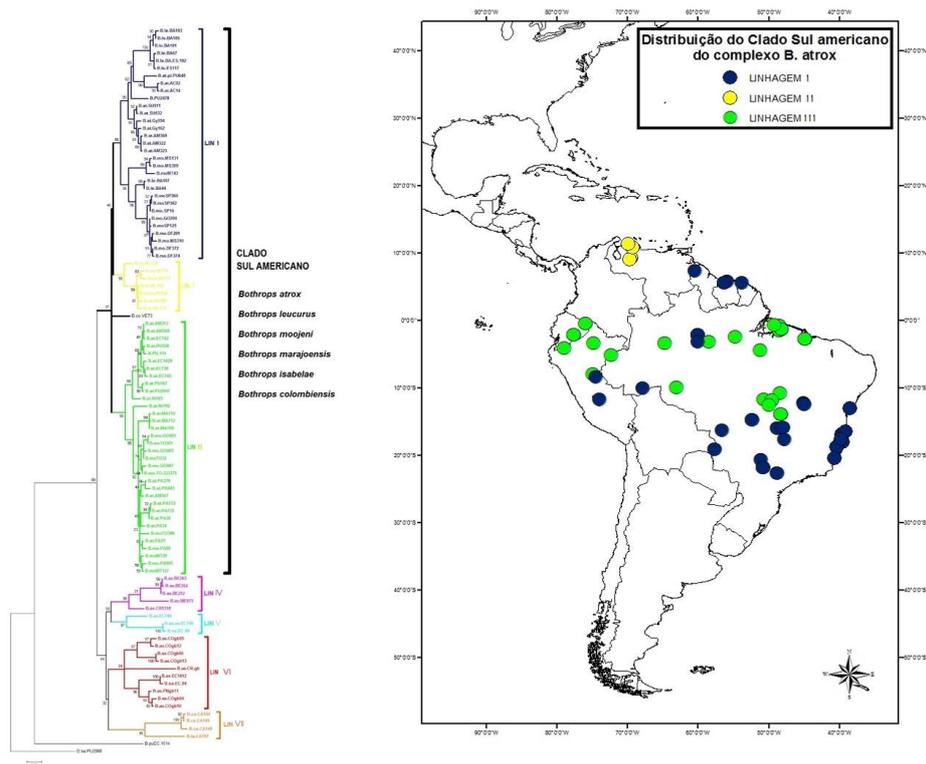


Figura 8. Distribuição geográfica das linhagens que formam o clado Sul Americano.

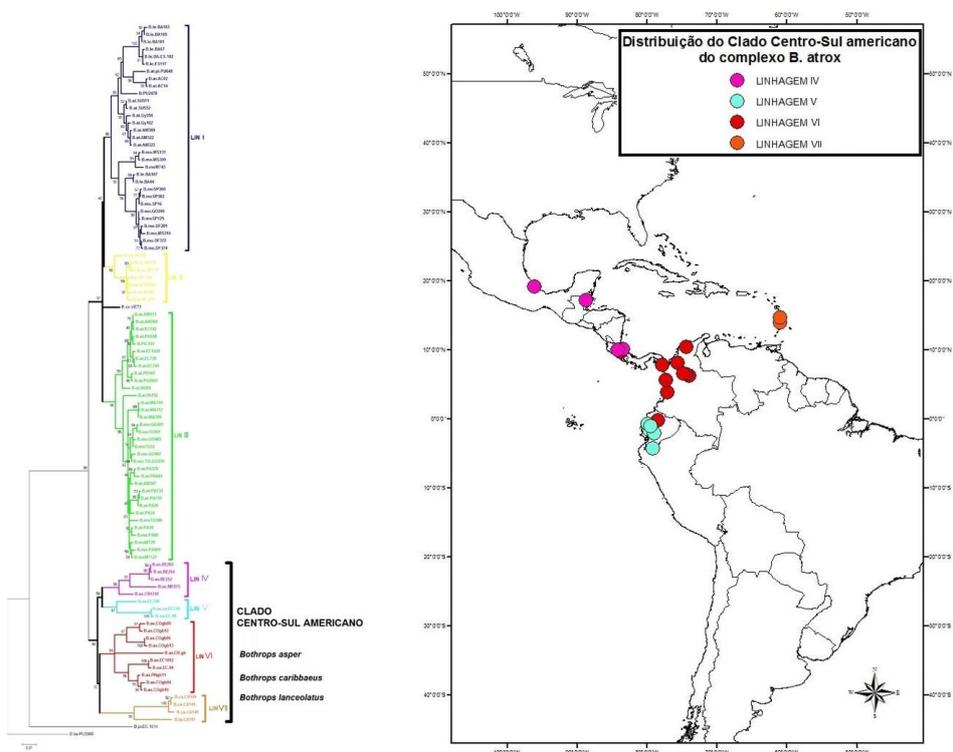


Figura 9. Distribuição geográfica das linhagens que formam o clado Centro-Sul Americano.

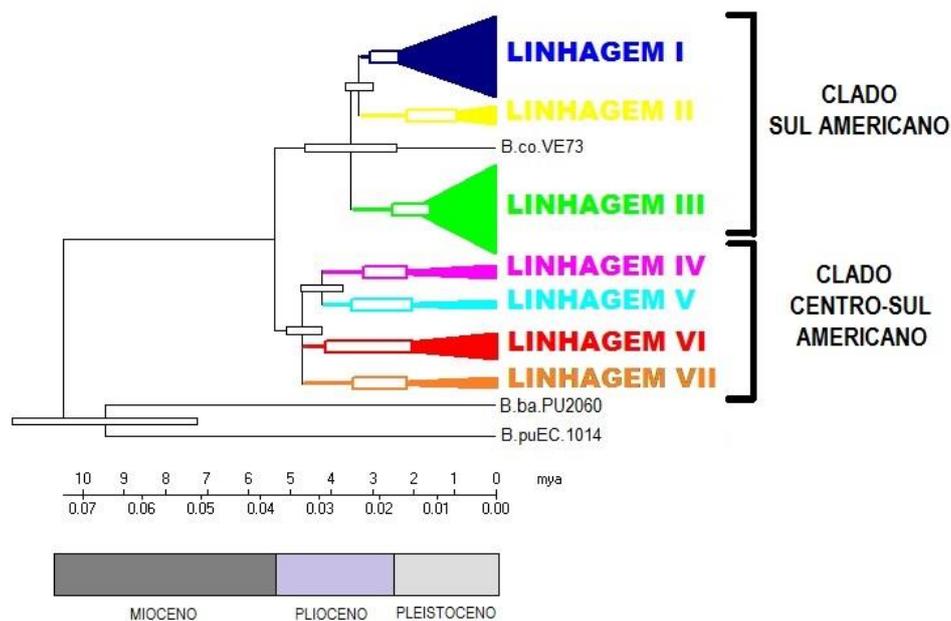


Figura 10. Estimativa dos tempos de divergências dos clados e linhagens identificados no grupo *B. atrox* com base em 1410 pb do DNA mitocondrial.

DISCUSSÃO

As reconstruções filogenéticas reforçam resultados previamente descritos (Wüster *et al.*, 1997, 1999) que retratam a incongruência entre algumas das espécies taxonomicamente descritas e as linhagens mitocondriais identificadas para o grupo *B. atrox*. Além disso, foi possível identificar clara separação entre as espécies deste grupo que ocorrem na América Central e noroeste da América do Sul em relação às espécies exclusivamente sul-americanas, sugerindo que processos e eventos históricos diferentes podem ter influenciado a diversificação destas linhagens. Com base nisso, foi possível levantar algumas hipótese biogeográficas para explicar o atual padrão de distribuição geográfica das linhagens no grupo *B. atrox*, conforme serão discutidas em detalhes nas seções abaixo.

Relação das espécies com as linhagens mitocondriais

A partir das reconstruções filogenéticas obtidas, torna-se claro que os representantes do grupo *B. atrox* que ocorrem na América Central e no noroeste da América do Sul (clado Centro-Sul Americano) apresentam monofiletismo recíproca em relação aos demais representantes sul-americanos deste grupo. E ainda, que as linhagens mitocondriais encontradas no clado Centro-Sul Americano apresentam clara associação com as espécies taxonomicamente reconhecidas para esta região. As espécies insulares aparecem como grupos

irmãos, corroborando resultados anteriores que sugerem a origem de *B. lanceolatus* tenha sido de ancestrais de *B. caribbaeus* e não de indivíduos de uma população ancestral continental (Wüster *et al.*, 2002b). Em relação às linhagens mitocondriais associadas à espécie continental, *B. asper*, os baixos valores de suporte estatístico dos ramos não permitem concluir se esta espécie constitui efetivamente uma única linhagem monofilética, assim como, qual a efetiva relação entre estas linhagens e a das espécies insulares. Contudo, considerando que a origem das espécies insulares tenha sido de ancestrais continentais, parece plausível cogitar que tenha sido da população de *B. asper* da Colômbia. E ainda, considerando que as demais linhagens de *B. asper* aparentemente estão geograficamente isoladas, seria mais plausível considerar que cada uma das linhagens deste clado seja considerada como espécies diferentes, elevando o número de espécies de três para cinco. Porém, ainda são necessários mais estudos para esclarecer as relações filogenéticas entre as espécies Centro-Sul Americanas.

Por outro lado, em relação às espécies do clado Sul Americano, não foi observada correspondência com as espécies taxonomicamente reconhecidas e as linhagens mitocondriais, com exceção da linhagem II. Esta última é formada exclusivamente por representantes identificados como *B. colombiensis* e *B. isabellae*, e esta evolutivamente mais relacionada com as linhagens de *B. atrox* do que com as de *B. asper*. Com base nisso, parece mais plausível sugerir que *B. isabellae* seja considerado sinônimo *B. colombiensis*, e considerando o critério de prioridade, seja este último utilizado para designar esta linhagem. Tal proposição contrapõe estudos anteriores que propuseram que *B. colombiensis* seja sinônimo de *B. asper* (Campbell & Lamar, 2004; Calvete *et al.*, 2009) e *B. isabellae* seja sinônimo de *B. atrox* (Johnson & Dixon, 1984; Markezich & Taphorn, 1993).

B. leucurus, *B. atrox* e *B. moojeni* se mostraram grupos parafiléticos envolvidos nas linhagens I e III. A parafiletismo destes *taxa* já havia sido identificada anteriormente por Wüster e colaboradores (1997, 1999). Particularmente no caso da sub-linhagem IA, apesar desta ser composta exclusivamente por representantes identificados como *B. leucurus* da região litorânea brasileira, a monofiletismo de *B. leucurus* não pode ser sustentada por existir haplótipos desta espécie que foram agrupados com haplótipos de *B. moojeni* na sub-linhagem IE. Estes representantes de *B. leucurus* que foram agrupados nesta última linhagem apresentam fenótipo "atrox", ao contrário dos demais representantes desta linhagem que apresentam o fenótipo "moojeni" segundo Wüster e colaboradores (1997). E ainda, segundo estes últimos, a variação morfométrica responsável pelo fenótipo "moojeni" seria uma variação do fenótipo "atrox" adaptada a vegetação de áreas abertas do Cerrado.

Por outro lado, alguns trabalhos sugerem que o hábitat típico de *B. moojeni* seriam matas ciliares (Leloup, 1984; Borges & Araújo, 1998), podendo ocorrer também em áreas de interflúvio (Nogueira *et al.*, 2003). Nogueira e colaboradores (2003) pontuam ainda que mesmo *B. moojeni* habitando o Cerrado (um bioma sazonal e relativamente mais seco), não há diferenças ecológicas em relação as demais espécies do grupo que vivem na Amazônia e Mata Atlântica. Dessa forma, o que parece consistente é que o fenótipo “moojeni” seria uma condição homoplásica de algumas linhagens do grupo *B. atrox*. Com base no exposto, parece plausível supor que *B. leucurus* constitua uma espécie válida e designe os representantes do grupo *B. atrox* que ocorrem exclusivamente na costa atlântica do Brasil e que a viabilidade de utilização do padrão fenotípico como critério de identificação de espécies para este grupo deva ser melhor investigado.

As mesmas evidências apresentadas acima que ressaltam a dificuldade de utilização das características morfométricas para definição das espécies do grupo *B. atrox* podem ser aplicadas para justificar a parafiletismo observada em *B. atrox* e *B. moojeni*. Representantes desta duas espécies aparecem em diferentes linhagens e sub-linhagens nas filogenias obtidas neste trabalho, sendo que o fenótipo das populações analisadas pode ter sido influenciado por fatores ambientais locais mesmo pertencendo a linhagens evolutivas diferentes.

Por fim, os dois representantes de *B. marajoensis* analisados foram agrupados com os representantes de *B. atrox* e *B. moojeni* na linhagem IIIB. Devido ao baixo número de indivíduos analisado a as incertezas taxonômicas observadas na definição de espécies nesta linhagem, o *status* taxonômico desta espécie ainda é incerto.

Delimitação geográficas das linhagens mitocondriais

As linhagens do clado Centro-Sul Americano (Linhagens IV, V, VI e VII) apresentam clara delimitação geográfica com pequenas áreas de sobreposição no Equador entre as linhagens V e VI. Conforme descrito anteriormente, tais distribuições podem ser vistas como evidências de isolamento geográfico entre as linhagens mitocondriais.

Por outro lado, as linhagens do clado Sul Americano apresentam um cenário de distribuição mais complexo, com várias áreas de sobreposição entre elas, com exceção da linhagem II. Esta última apresenta delimitação geográfica sem sobreposição com outras linhagens, estando restrita à Venezuela. As linhagens mitocondriais I e III apresentam grande sobreposição de distribuição na bacia Amazônica, sendo que linhagem I ainda estende sua distribuição geográfica para áreas periféricas, enquanto a linhagem III é restrita as bacias Amazônica e Araguaia/Tocantins. Tendo como base esse cenário, parece plausível considerar

que a linhagem I teria seguido uma trajetória transamazônica, provavelmente do Norte da América do Sul em direção a costa Brasileira passando a oeste da bacia Amazônica (veja relações filogenéticas das linhagens IC, IB e IA na Figura 6). A linhagem I demonstra um padrão de ocupação transamazônico por parte das sub-linhagens IC (Guyana e Suriname) e IB (Peru e estado do Acre). Enquanto a linhagem III parece ocupar toda extensão sul da bacia Amazônica, até rios correlacionados com o rio Tocantins e Araguaia. Outro ponto que chama atenção é a relação filogenética entre a sub-linhagem IA (costa atlântica) com as sub-linhagens IC e IB (Amazônicas), no outro extremo da distribuição. Este resultado corrobora com Wüster e colaboradores (1997, 1999). Puerto e colaboradores (2001) também recuperaram o mesmo padrão de relação entre as populações do grupo *B. atrox* da Amazônia com as populações da costa atlântica.

Por outro lado, a linhagem III teria seguido uma trajetória de dispersão e diversificação ao sul do Rio Amazonas (Figura 7) e ao longo da bacia do Araguaia/Tocantins, com provável influência da formação destas bacias no processo de diversificação desta linhagem.

Eventos e processos históricos relacionados à diversificação do grupo B. atrox

A biodiversidade da região neotropical sofreu influência de diversos eventos históricos desde o final do Eoceno/Oligoceno até o Pleistoceno (Zink *et al.*, 2004; Rull, 2008). Segundo Coyne & Orr (2004) as mudanças paleogeográficas ocorridas no Mioceno e Plioceno foram significativas nos processos de especiação. Durante este período a formação e o desaparecimento de barreiras geográficas, alteraram padrões de migração e isolamento, favorecendo a vicariância. Dessa forma, não podemos considerar que a divergência entre linhagens seria explicada por modelos únicos de vicariância (Costa, 2003). Possivelmente, vários fatores contribuíram na diversificação do grupo *B. atrox* e subsequentemente na formação das linhagens identificadas no presente trabalho. A partir das reconstruções filogenéticas, identificamos que as linhagens se organizam em dois grandes clados reciprocamente monofiléticos: um Sul Americano e outro Centro-Sul Americano. Pode-se inferir então que a população ancestral destes clados deveria ocorrer no noroeste da América do Sul (atualmente região limítrofe da distribuição clados), uma vez que apenas um deles se dispersou para o restante da América do Sul. Considerando que a divergência destes pode ter ocorrido há cerca de 5 milhões de anos atrás, pode-se relacionar o soerguimento da Cordilheira dos Andes (Hoorn *et al.*, 2010) e as transgressões marinhas que ocorrem na bacia amazônica no início do Plioceno (Hernández *et al.*, 2005, Figura 11) como possíveis

processos históricos responsáveis pela separação da população ancestral deste grupo em duas subpopulações, que posteriormente se diversificaram em direções opostas, uma em direção à América Central pelo istmo do Panamá e a outra em direção ao sul da América Central.

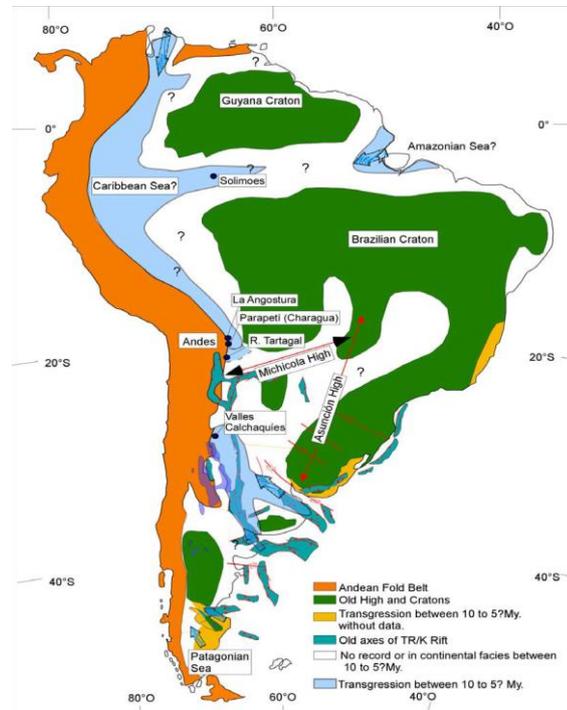


Figura 11. Hipótese de transgressões marinhas Sul Americanas do final do Mioceno que podem estar associada ao processo de diversificação dos clados Sul e Centro-Sul Americanos. Figura retirada do trabalho de Hernández e colaboradores (2005).

A análise da distribuição da linhagem VII permitir concluir que as representantes insulares do grupo *B. atrox* (*Bothrops caribbaeus* e *Bothrops lanceolatus*) se diversificaram independentemente das demais continentais. Compreender a formação da linhagem VII remonta a uma antiga investigação da origem da fauna das Antilhas (Baskin & Williams, 1966; Burgess & Franz, 1989; Donnelly, 1989; Breuil & Masson, 1991; Iturralde-Vinent, 1999; Wüster, 2002b; Santiago & Olmstead, 2004; Hedges, 1996, 2006). Segundo nossos resultados, a linhagem caribenha teria diferenciado dos demais representantes continentais a cerca de 4,9 milhões de anos atrás, no início do Plioceno. No entanto, registros de conexões de terra firme entre as Antilhas e o continente são inexistentes. Hedges (2006) propôs que vários representantes da herpetofauna das ilhas teriam origem a partir da colonização pela água, oriunda do continente. Ilhas de vegetação flutuantes (destroços, Figura 12), resultantes de tempestades na foz de alguns rios, poderiam ser impulsionadas por correntes marítimas

típicas daquele período, permitindo a colonização das Índias ocidentais (Hedges, 1996, 2006). Em Wüster *et al.*, (2002b), foi realizado um estudo sobre a origem e a filogenia de *B. caribbaeus* e *B. lanceolatus* no qual os autores fizeram inferências equivalentes as nossas. No trabalho em questão, os autores encontraram uma autapomorfia em *B. lanceolatus* quanto à disposição das escamas ventrais e dorsais, sugerindo que a colonização do gênero *Bothrops* nas Antilhas, teve início na Ilha de Santa Lúcia e depois na Ilha de Martinica, uma vez que *B. caribbaeus*, habitante da Ilha de Santa Lúcia, e as demais representantes continentais do complexo não compartilham de tais características. Contudo, a compilação dos trabalhos de Hedges (2006) e Wüster *et al.*, (2002b), nos permite inferir uma possível rota de colonização a partir do extremo norte da América do Sul, mesmo não havendo registros atuais de sua linhagem no continente.



Figura 12. Ilhas de vegetação na confluência dos rios Amazonas e Tapajós que podem estar associado ao processo de colonização das Ilhas do Caribe pelos membros do grupo *B. atrox* a partir do continente. Figura retirada do trabalho de Hedges (2006).

Ainda no Mioceno, o fluxo de água doce dos Andes e outras áreas adjacentes promoveram intensas transformações ambientais na Amazônia (Westaway, 2006) (Figura 13), as quais poderiam ser responsáveis pela diversificação inicial das linhagens do Clado Sul Americano. A transposição amazônica das linhagens I e III possivelmente ocorreu de forma independentemente. Núñez e colaboradores (2009) analisaram a variação ontogenética das proteínas da peçonha de populações do complexo *B. atrox*, de ambos os lados da Bacia Amazônica. O resultado da análise indicou que as populações de *B. atrox* da região sul

amazônica, apresentam a composição do veneno equivalente aos neonatos das populações de *B. asper*, fenômeno também descrito para as cascavéis centro e sul americanas, que apresentam veneno pedomórfico (Gutierrez *et al.*, 1991). Já as populações de *B. colombiensis* e *B. atrox* ao norte, a composição do veneno se assemelhava aos adultos de *B. asper*. O padrão pedomórfico do veneno das populações de *B. atrox* do sul permitiu aos autores inferirem uma possível fragmentação alopátrica ao longo de uma expansão para sul transamazônico por meio do corredor andino (Figura 14).

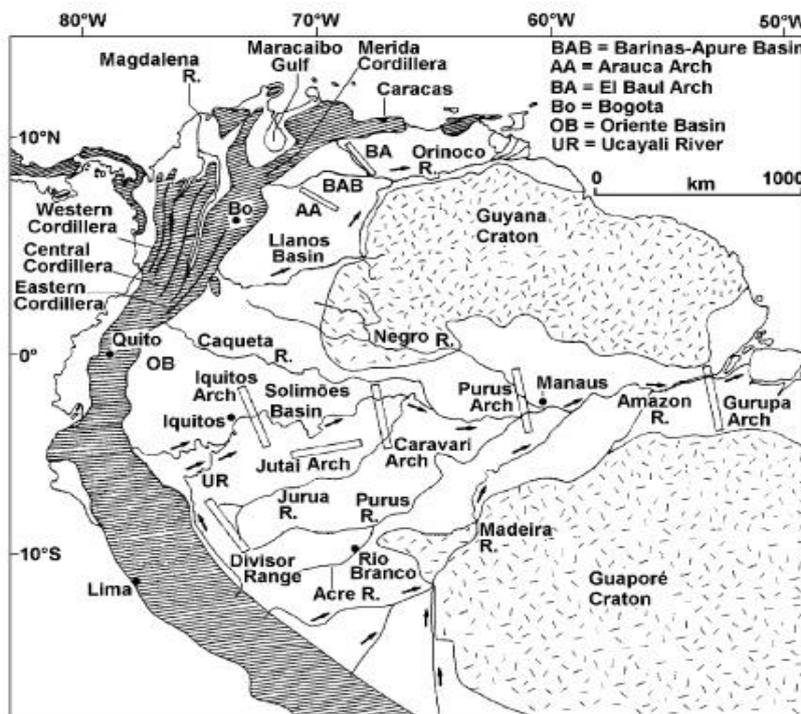


Figura 13. Mapa dos principais sistemas fluviais adjacentes da Bacia Amazônica que podem ser responsáveis pelo processo de diversificação inicial das linhagens do clado Sul Americano. Figura retirada do trabalho de Westaway e colaboradores (2006).



Figura 14. Distribuição geográfica de *B. atrox* (mancha cinza), *B. colombiensis* (mancha amarela) e *B. asper* (pontos pretos). No mapa é indicado as possíveis rota de dispersão pelo corredor andino (setas). Foto correspondente a um espécime adulto de *B. atrox* fotografado por Alejandro Ramírez (Programa de Ofidismo/ Escorpionismo, *Universidad de Medellín*, Colombia) (canto inferior esquerdo) (Núñez *et al.*, 2009). A rota inferida pelos autores corrobora com nossos resultados referentes a dispersão da linhagem I.

A dinâmica de formação dos mananciais da Bacia Amazônica possivelmente influenciou o processo de dispersão das linhagens I e III aos demais biomas brasileiros. As serpentes do complexo *B. atrox* estão normalmente associadas a formações florestais como matas de galerias, florestas tropicais decíduas e ambientes ripários (Oliveira & Martins, 2001; Oliveira, 2003; Campbell & Lamar, 2004; Abrahão, 2007). Mesmo *B. moojeni*, caracterizada como representante do Cerrado, domínio associado a áreas abertas, predominantemente é encontrada em formações mais arbóreas como matas ciliares, veredas e áreas de interflúvio (Martins *et al.*, 2001, 2002; Nogueira *et al.*, 2003). No entanto, o que chama mais a atenção é a intrínseca relação das espécies do complexo com formações vegetais mais úmidas como pântanos, veredas ou matas ciliares de lagos e riachos (Campbell & Lamar, 2004; Nogueira *et al.*, 2003). Segundo Abrahão (2007), *B. atrox* é facilmente encontrada em matas ciliares que se formam ao longo de pequenos e médios riachos, adjacentes a grandes rios. Estas áreas podem funcionar como corredores florestais, permitindo a conexão entre algumas regiões. A linhagem III em especial, é a que apresenta maior concordância com a distribuição dos rios Amazônicos (Figura 15). Por meio da mata ciliar, a colonização dessa linhagem no Cerrado poderia ter ocorrido por riachos secundários associados aos Rios Araguaia e Tocantins.

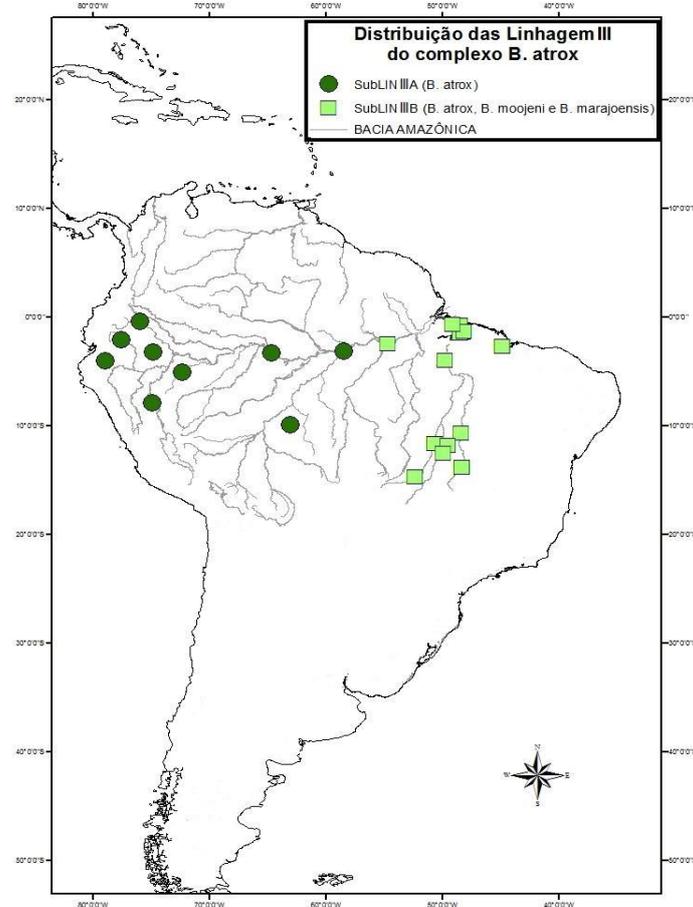


Figura 15. Bacia hidrográfica Amazônica e demais rios associados cujas matas ciliares podem ter servido de corredor florestal para dispersão da linhagem III.

A linhagem I apresenta ampla distribuição territorial abrangendo os domínios morfoclimáticos da Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica. No entanto, os ramos de *B. atrox* amazônicos (sub-linhagens IB e IC) e os representantes de *B. leucurus* da Mata Atlântica (sub-linhagem IA), são filogeneticamente mais próximos do que o ramo caracterizado como *B. moojeni* do Cerrado (sub-linhagens ID e IE). Isso nos permite inferir que antes do período de divergência destes ramos, por volta de 1,73 milhão de anos atrás, havia de alguma forma, uma conexão entre a Amazônia e a Mata Atlântica que permitiu a possível colonização de *B. leucurus*. Por (1992) (*apud* Costa, 2003) identificou três possíveis rotas florestais entre a Amazônia e a Mata Atlântica, contemporânea a este período, que permitiram a conexão entre os dois domínios: (I) principal - pelo sul na Bacia do Paraná, (II) secundária - por entre formações florestais da Caatinga, e (III) conexão menor - por entre os rios do Cerrado (Figura

16). Baseado em nossas análises filogenéticas, parece plausível considerar que a conexão pelo sul na Bacia do Paraná seja a rota mais provável de dispersão da linhagem I, corroborando com a relação evolutiva entre as sub-linhagens IB (Sul Amazônica) e IC (Mata Atlântica).

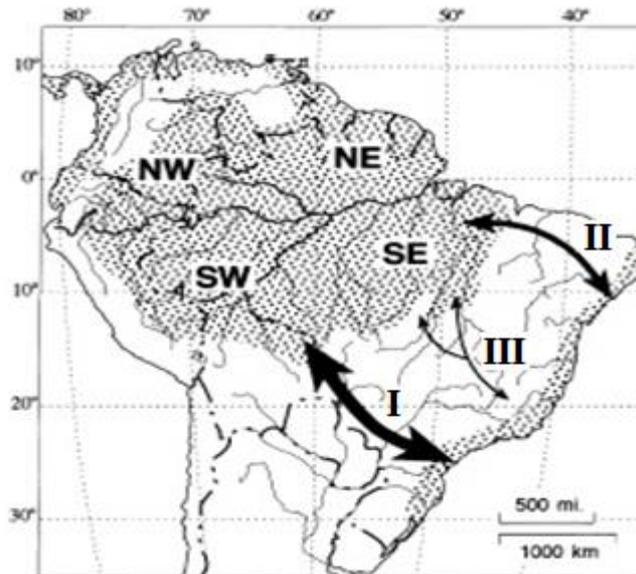


Figura 16. Possíveis rotas de dispersão entre a Amazônia e Mata Atlântica (Por, 1992; *apud* Costa, 2003). A conexão I pelo sul na Bacia do Paraná é a que mais corrobora com o padrão de ocupação da linhagem I.

O presente trabalho permitiu explorar as relações evolutivas entre as espécies do grupo *B. atrox* e compreender parte da distribuição espacial de suas linhagens. No entanto, algumas relações dentro e entre as linhagens não se mostraram bem resolvidas. Na própria filogenia apresentada podemos identificar que o haplótipo B.co.VE73 se mostrou o único representante de uma linhagem não inferida no presente trabalho. Da mesma forma, o haplótipo B.PU2478 poderia representar um nova sub-linhagem da linhagem I. Dessa forma, um número maior de amostras destas localidades e geograficamente mais abrangente, subsidiaria análises mais refinadas das linhagens. Outro ponto importante seria a exploração de mais marcadores moleculares que sejam independentes do mitocondrial, como marcadores nucleares, permitindo assim aferir se os resultados obtidos refletem a filogenia do grupo e não dos genes mitocondriais.

Por fim, vale ressaltar que a identificação das linhagens mitocondriais e suas respectivas distribuições geográficas, fornecerá subsídio para a bioprospecção de veneno e produção de soros antiofídicos mais eficientes. Calvete e colaboradores (2009) constataram

variação geográfica na composição do veneno que podemos associá-la a uma das linhagens mitocondriais por nós identificadas. O que nos permite inferir que possivelmente a variação seja maior entre linhagens diferentes.

CONCLUSÃO

As reconstruções filogenéticas reforçam os estudos anteriores que demonstram uma incongruência entre as espécies taxonomicamente reconhecidas e as linhagens mitocondriais, reforçando a necessidade de revisão taxonômica do grupo.

O grupo *B. atrox* é formado por duas grandes linhagens sendo que uma delas ocupa a América Central e o noroeste da América do Sul e a outra encontra-se amplamente distribuída na América do Sul.

As linhagens mitocondriais correspondentes à *B. asper* evidenciam a existência de três unidades taxonômicas diferentes, as quais necessitam de reclassificação.

B. caribbaeus e *B. lanceolatus* constituem linhagens independentes das demais linhagens continentais, o que reforça a classificação atual de considerá-las espécies diferentes.

As espécies insulares do grupo *B. atrox* estão evolutivamente mais relacionadas com *B. asper* do que *B. atrox*.

B. isabelae e *B. colombiensis* formam uma linhagem monofilética e, considerando o conceito filogenético de espécie (Cracraft, 1983), podem ser consideradas como uma única espécie, sendo que, com base no critério de prioridade do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, prevaleceria *B. colombiensis* para designar esta espécie.

Os *status* taxonômicos de *B. atrox* e *B. moojeni* devem ser revistos devido a parafilia encontrada em nossa reconstrução.

Os espécimes do grupo *B. atrox* da costa Atlântica, designadas por *B. leucurus*, podem representar uma única espécie.

A origem dos clados Centro-Sul e Sul Americanos possivelmente ocorreu devido ao soerguimento dos Andes e as transgressões marinhas no final do Mioceno.

A colonização da linhagem VII nas ilhas do Caribe possivelmente ocorreu por meio da água, a partir de uma linhagem continental, inicialmente ocupando a ilha de Santa Lúcia e posteriormente ilha de Martinica.

A formação dos mananciais adjacentes à bacia Amazônica podem ter influenciado a diversificação inicial das linhagens do clado Sul Americano.

As matas ciliares dos mananciais associados aos rios Amazonas, Araguaia e Tocantins podem ter servido de corredores florestais para dispersão da linhagem III.

A transposição Amazônica das linhagens I e III pode ter ocorrido por meio de um corredor andino, permitindo assim a fragmentação alopátrica das linhagens ao longo das regiões noroeste e sul Amazônico.

A rota de dispersão da linhagem I da Amazônia até a costa Atlântica pode ter ocorrido por meio de uma conexão entre a Amazônia e a Mata Atlântica pelo sul, por meio da Bacia do Paraná durante o Pleistoceno.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHÃO, C.R. Efeitos de riachos, chuva e disponibilidade de presas na ocorrência de *Bothrops atrox* (Serpente: Viperidae) em uma área de 25km² na Amazônia Central. **Dissertação (Mestrado em Ecologia)**. Instituto de Pesquisas da Amazônia (INPA) Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Manaus, AM. 2007.
- ÁLVAREZ DEL TORO, M., **Los Reptiles de Chiapas**. Instituto Zoológico del Estado, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México, p. 204. 1960.
- AMARAL, A., On the biological differentiation of the Neotropical species of snakes *Bothrops atrox* (Linné 1758), *B. jararaca* (Wied 1924), and *B. jararacussu* (Lacerda 1884). **American Journal of Tropical Medicine**, v. 4, p. 447–452. 1924.
- AMARAL, A., Estudos sobre ophidios neotropicos. XVII. Valor sistemático de varias formas de ophidios neotropicos. **Memórias do Instituto Butantan** (Brazil), v. 4, p. 3–68. 1929.
- ANTUNES, J.F. Diversidade Filogenética, Distribuição Geográfica e Prioridades de Conservação em Jararacas Sulamericanas (Serpentes: Viperidae: Bothrops e Bothrocophias). **Dissertação de Mestrado**, Universidade de Brasília, 2012.
- ARAÚJO, M.S., MARTINS, M. Defensive behaviour in pitvipers of the genus *Bothrops* (Serpentes, Viperidae). **Herpetological Journal**, v. 16, p. 297–303. 2006.
- AVISE, J.C. **Molecular markers, natural history and evolution**. ed. 2. New York: Chapman & Hall, p. 683. 2004.
- BARBO, F.E., GRAZZIOTIN, F.G., SAZIMA, I., MARTINS, M., SAWAYA, R.J. A new and threatened insular species of lancehead from southeastern Brazil. **Herpetologica**, v. 68, n. 3, p. 418-429. 2012
- BASKIN, J.N., & WILLIAMS, E.E. The Lesser Antillean Ameiva (Sauria, Teiidae): re-evaluation, zoogeography and the effects of predation. **M. Nijhoff**, 1966.
- BEÇAK, W., BEÇAK, M.L. Cytotaxonomy and chromosomal evolution in Serpentes. **Cytogenetics**, v. 8, p. 247-262. 1969.
- BEÇAK, W. Karyotypes, sex chromosomes, and chromosomal evolution in snakes. In: BUCHERL, W. (Ed). **Venomous animals and their venom**. New York-London: Academic, p. 53-96. 1967.
- BASKIN, J.N., WILLIAMS, E.E. The Lesser Antillean Ameiva (Sauria, Teiidae): re-evaluation, zoogeography and the effects of predation. **M. Nijhoff**, 1966.
- BONNATERRE, P.J. **Ophiologie, In: Tableau Encyclopédique et Méthodique des Trois Règnes de la Nature**. Panconoke, Paris, v. 44, p. 76. 1790.
- BORGES R.C., & ARAÚJO, A.F.B. Seleção de hábitat entre duas espécies de jararaca (*Bothrops moojeni* Hoge and *B. neuwiedi* Wagler) (Serpentes: Viperidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, p.591–601. 1998.
- BOULENGER, G.A. **Catalogue of the snakes in the British Museum, London** (Taylor & Francis), v. 3. p. 535-539. 1896.
- BOULENGER, G.A. **An account of the Reptilia obtained in Burma, north of Tenasserim, by M. L. Fea, of the Genova Civic Museum**. Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova, s. 2, v. 6 p. 593-604. 1888.
- BREUIL, M., & MASSON, D. Some remarks on Lesser Antillean bat biogeography. **CR Seances Soc. Biogeogr.** v. 67 p. 25–39. 1991.
- BRATTSTROM, B. H. Evolution of pit vipers. **Transactions of the San Diego Society of Natural History**, v. 13, p. 185–268. 1964.
- BRYSON Jr, R. W., OCA, A.N.M. de, VELASCO, J. R. Phylogenetic Position of *Porthidium hespere* (Viperidae: Crotalinae) and Phylogeography of Arid-Adapted Hognosed Pitvipers Based on Mitochondrial DNA. **Copeia**, v. 1, p. 172-178. 2008.
- BURGER, W. L. Genera of pitvipers. **Ph.D. Dissertation**, University of Kansas, Lawrence, Kansas, U.S.A. 1971.

- BURGESS, G.H. & FRANZ, R. Zoogeography of the Antillean freshwater fish fauna. **See Ref.** v. 193, p. 263–304. 1989.
- CALCAGNOTTO, D. Taxas de Evolução e o relógio molecular. In: MATIOLI, S. R. (ed.). **Biologia Molecular e Evolução**. Ribeirão Preto: Holos, 2001. p. 51-63.
- CALVETE, J.J., BORGES, A., SEGURA, A., FLORES-DÍAZ, M., ALAPE-GRÓN, A., GUTIÉRREZ, J.M., DIEZ, N., DE SOUSA, L., KIRIAKROS, D., SÁNCHEZ, E., FARKS, J., ESCOLANO, J., SANZ, L. Snake venomics and antivenomics of *Bothrops colombiensis*, a medically important pitviper of the *Bothrops atrox-asper* complex endemic to Venezuela: contributing to its taxonomy and snakebite management. **Journal of Proteomics**, v.72:227–40. 2009.
- CALVETE, J.J., SANZ, L., PÉREZ, A., BORGES, A., VARGAS, A. M., LOMONTE, B., ANGULO, YAMILETH, A. GUTIÉRREZ, J. M., CHALKIDIS, H. M., MOURÃO, R. H. V., FURTADO, M.F.D., MOURA-DA-SILVA, A. M. Snake population venomics and antivenomics of *Bothrops atrox*: Paedomorphism along its transamazonian dispersal and implications of geographic venom variability on snakebite management. **Journal of Proteomics**, v. 74, p. 510 – 527. 2011.
- CAMPBELL, J.A. & LAMAR, W.W. Taxonomic *status* of miscellaneous neotropical viperids, with the description of a new genus. **Occ. Pap. Mus. Texas Tech Univ.** 153: 3-31. 1992.
- CAMPBELL, J. A. e LAMAR, W. W. **The venomous reptiles of Latin America**. Cornell University Press, Ithaca, New York. 1989.
- CAMPBELL, J.A. & LAMAR, W.W. **The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere**. Vol. I and II. Cornell University Press, Ithaca, New York. 2004.
- CARRASCO P. A., HARVEY, M. B. & MUÑOZ SARAVIA, A. The rare Andean pitviper *Rhinocerophis jonathani* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae): redescription with comments on its systematics and biogeography. **Zootaxa**, v. 2283, p. 1–15. 2009.
- CARRASCO P. A., LEYNAUD, G. C. & SCROCCHI, G.J. Redescription of the southernmost snake species *Bothrops ammodytoides* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae). **Amphibia Reptilia**, v. 31, p. 323–338. 2010.
- CARRASCO P. A., MATTONI, C.I., LEYNAUD, G.C., SCROCCHI, G.J. Morphology, phylogeny and taxonomy of South American bothropoid pitvipers (Serpentes, Viperidae). **Zoologica Scripta**, v. 1, p. 1-16. 2012.
- CASTOE, T. A., CHIPPINDALE, P. T., CAMPBELL, J. A., AMMERMAN, L. K. e PARKINSON, C. L. Molecular systematic of the middle American jumping pitvipers (genus *Atropoides*) and phylogeography of the *Atropoides nummifer* complex. **Herpetologica**, v. 59, n. 3, pp. 420-431. 2003.
- CASTOE, T. A., DAZA, J. M., SMITH, E. M., SASA, M. M., KUCH, U., CAMBELL, J. A., CHIPPINDALE, P. T., PARKINSON, C. L. Comparative phylogeography of pitvipers suggests a consensus of ancient Middle American highland biogeography. **Journal of Biogeography**, v. 36, p. 88-103. 2009.
- CASTOE, T. A. & PARKINSON, C. L. Bayesian mixed models and the phylogeny of pitvipers (Viperidae: Serpentes). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 39, p. 91-110. 2006.
- CASTOE, T.C., SASA, M., PARKINSON, C.L. Modeling nucleotide evolution at the mesoscale: The phylogeny of the Neotropical pitvipers of the Porthidium group (Viperidae: Crotalinae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 37, p. 881–898. 2005.
- CHEN, X., HUANG, S., GUO P., COLLI, G.R., MONTES DE OCA, A.N., VITT, L.J. PYRON, R.A., BURBRINK, F. T. Understanding the formation of ancient intertropical disjunct distributions using Asian and Neotropical hinged-teeth snakes (*Sibynophis* and *Scaphiodontophis*: Serpentes: Colubridae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**. v. 66, p. 254-261. 2013.
- COLSTON, T. J., GRAZZIOTIN, F. G., SHEPARD, D. B. VITT, L. J. COLLI, G.R., HENDERSON, R.W., HEDGES, S.B., BONATTO, S., ZAHER, H., NOONAN, B.P., BURBRINK, F.T. Molecular systematics and historical biogeography of tree boas (*Corallus* spp.) **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 66, p. 953-959. 2013.
- COPE, E.D. An examination of the Reptilia and Batrachia obtained by the Orton Expedition to Equador and the Upper Amazon, with notes on other species. **Proc. Academy of Natural Sciences**. Philadelphia v. 20, p. 96-140.1868.
- COSTA, L.P. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography**, v. 30, p. 71–86. 2003.
- COYNE, J.A. & ORR, H.A. Speciation. Sinauer Associates Inc., Sunderland. de Queiroz, K., 2007. Species concepts and species delimitation. **Systematic Biology**, v. 56, p. 879–886. 2004.
- CRACRAFT, J. Species concepts and speciation analysis. **Current Ornithol.**, v. 1, p. 159-187. 1983.
- CREER, S., MALHOTRA, A., THORPE, R.S. Assessing the phylogenetic utility of four mitochondrial genes and a nuclear intron in the Asian pit viper genus *Trimeresurus*: Separate, simultaneous, and conditional data combination analyses. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 20, n. 8, p.1240–1251. 2003.
- CUNHA, O. R. & NASCIMENTO, F. P. Ofidios da Amazonia X: As cobras da região leste do Pará. **Publicação Avulsa Museo Paraense Emílio Goeldi**, (Série Zoologia), Belém, v. 31, p. 1-218. 1978.

- CUNHA, O. R. & NASCIMENTO, F. P. Ofidios da Amazonia X: As cobras da região leste do Pará. **Boletim Museo Paraense Emílio Goeldi** (Série Zoologia), Belém, v. 9, p.1-191. 1993.
- DAVID, P., & INEICH, I., 1999. Les serpents venimeux du monde: systematique et repartition. **Dumerilia**, v. 3, 3-499.
- DIXON, J. R. & SOINI, P. **The reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru, Milwaukee Public Museum**. 1986.
- DONNELLY, T. W. History of marine barriers and terrestrial connections: Caribbean paleogeographic inference from pelagic sediment analysis. in C. A. Woods (editor), **Biogeography of the West Indies: Past, Present, and Future. Sandhill Crane Press**, Gainesville. p. 103-117. 1989.
- DUELLMAN, W.E. The biology of an Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. **Misc. Publication of the Kansas University, Museum of Natural History**, v. 65, p.1-352. 1978.
- DUMÉRIL, A. M. C. & BIBRON, G. **Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles. Tome Sixième**. v. 10. Paris, Librairie Encyclopédique de Roret. 1844.
- DUMÉRIL, A. M. C., BIBRON, G. & DUMÉRIL, A. H. A. **Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles. Tome septième**. Deuxième partie, comprenant l'histoire des serpents venimeux. Paris, Librairie Encyclopédique de Roret: v. 12, p. 1502-1517. 1854.
- ESRI - **Environmental Systems Research Institute, Inc.** ArcGIS. Professional GIS 525 for the desktop, version 9.3.1. 2009.
- FENWICK, A. M., GUTBERLET Jr, R. L., EVANS, J. A. & PARKINSON, C. L. Morphological and molecular evidence for phylogeny and classification of South American pitvipers, genera *Bothrops*, *Bothriopsis*, and *Bothrocophias* (Serpentes: Viperidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 156, p. 617-640. 2009.
- FERNANDES, W. & ABE, A.S. An eletrophoretic approach to the relationships among the subspecies os the lancehead *Bothrops neuwiedi* (Serpentes: Viperidae). **Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology**, v. 226, n. 3/4, p. 195-201. 1991.
- FERNANDES, W., & PESANTES, O.S. Relacionamento entre as espécies do grupo *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae) pela eletroforese do plasma. In: Congresso Brasileiro de Zoologia, v. 26, 1989, João Pessoa. **Livro de Resumos XVI Congresso Brasileiro de Zoologia**, João Pessoa: UFPB, p. 75. 1989.
- FERNANDES, W., ABE, A.S. PESANTES, O.S. Sobre as afinidadess de *Bothrops brazili*, *B. iglesiasi*, *B. itapetiningae* e *B. marajoensis* estabelecidas através da morfologia do hemipênis (Serpentes: Viperidae). In: **XVIII Congresso Brasileiro de Zoologia**, Salvador. Livro de Resumos, Salvador, UFBA. v. 28, p. 336. 1991.
- FERRAREZZI, H. Uma sinopse dos gêneros e classificação das Serpentes (Squamata): I. Scolecophidia e Aletinophidia não colubrídeos. In: NASCIMENTO, L.B.; BERNARDES, A.T.; COTTA, G.A. (Eds.). **Herpetologia no Brasil** (v. 1). Belo Horizonte: PUCMG, Fundação Biodiversitas, Fundação Ezequiel Dias, p. 69-80. 1994.
- FITZINGER, L.J.F.J. **Neue classification der reptilien nach ihren natürlichen verwandtschaften**. Nebst einer verwandtschafts-tafel und einem verzeichnisse der reptilien-sammlung des K. K. zoologischen museum's zu Wien. J.G. Hübner, Wien, p. 66. 1826.
- FREIRE-LASCANO, A. & KUCH, U. A note on the geographical distribution of *Bothrops asper* (Garman, 1883) in Ecuador *The Snake*, v. 26 n.2, p.135-139. 1994.
- GARMAN, S. **The reptiles and batrachians of North America**. Kentucky Geological Survey. Stereotyped for the survey by major, Johnston & Barrett, Yeoman press, Frankfort, KY. p. 123-125. 1884.
- GARMAN, S. On West Indian reptiles in the Museum of Comparative Zoology at Cambridge, Mass. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 24, p. 278-286. 1887.
- GASC & RODRIGUES. Liste preliminaire des Serpents de la Guyane francaise. **Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.** Paris v. 2 n. 4, p. 559-598.1980.
- GLOYD, H.K., & CONANT, R. Snakes of the Agkistrodon complex: a monographic review. **SSAR Contributions to Herpetology**, v. 6, Ithaca, NY. 1990.
- GOLAY, P., SMITH, H. M., BROADLEY, D. G., DIXON, J. R., McCARTHY, C. J., RAGE, J.-C., SCHÄTTI, B. & TORIBA, M. **Endoglyphs and Other Major Venomous Snakes of the World. d Checklist**. Geneva: *Azemiops*. 1993.
- GRAY, J.E. Synopsis of the species of Rattle-Snakes, or family of Crotalidae. **Zoological Misc**. p. 47-51. 1842.
- GRAZZIOTIN, F. G., MONZEL, M., ECHEVERRIGARAY, S., BONATTO, S. L. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. **Molecular Ecology**, v. 15, p. 3969-3982. 2006.
- GREENE, H.W. The ecological and behavioral context of pitviper evolution. In: CAMPBELL, J.A., BRODIE JR., E.D. (eds). **Biology of the Pitvipers**. Texas: Selva, p. 107-118. 1992.

- GUTBERLET JR., R. L. & CAMPBELL, J. A. 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**, v. 3316: 1-16. 2001.
- GUTBERLET JR., R. L. Descriptive morphology and phylogenetic position of the Mexican black-tailed pit viper. **Dissertação de Mestrado**, Univ. Texas, Arlington. p. 94. 1993.
- GUTBERLET JR., R. L. & HARVEY M.B. Phylogenetic relationships of New World pitvipers as inferred from anatomical evidence. In G. W. Schuett, M. Höggren, M. E. Douglas, and H. W. Greene (Eds.), **Biology of the Vipers**. Eagle Mountain Publishing, Salt Lake City, Utah, U.S.A. p. 51–68. 2002.
- GUTBERLET JR., R. L. & HARVEY, M. B. The evolution of New World venomous snakes. In: Campbell, J. A. and Lamar, W. W. (Eds), **The venomous Reptiles of the Western Hemisphere**. Comstock, Ithaca, NY, p. 634-682. 2004.
- GUTIÉRREZ J.M., SANTOS, M.C., FATIMA FURTADO, M., ROJAS, G. Biochemical and pharmacological similarities between the venoms of newborn *Crotalus durissus durissus* and adult *Crotalus durissus terrificus* rattlesnakes. **Toxicon**. V. 29, n. 10, p. 1273-1277. 1991.
- HALLOWELL, E. Descriptions of reptiles from South America. **Proc. Academy of Natural Sciences**. Philadelphia, v. 2, p. 241-247. 1845.
- HARDING, K.A. & WELCH, K.R.G. Venomous snakes of the world: a checklist. No. Suppl. 1. **Pergamon Press Ltd.**, 1980.
- HARVEY, M.B., APARICIO, J.E., GONZALES, L.A. Revision of the venomous snakes of Bolivia. II: the pitvipers (Serpentes: Viperidae). **Annals of Carnegie Museum**, v. 74, p. 1–37. 2005.
- HEDGES, S.B. Historical biogeography of West Indian vertebrates. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, p.163–196. 1996.
- HEDGES, S.B. Paleogeography of the Antilles and origin of West Indian terrestrial vertebrates. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. v. 93, n. 2, p. 231-244. 2006.
- HERNÁNDEZ, R.M., JORDAN, T.E., FARJAT, A.D., ECHAVARRÍA, L., IDLEMAN, B.D., REYNOLDOS, J.H. Age, distribution, tectonics, and eustatic controls of the Paranense and Caribbean marine transgressions in southern Bolivia and Argentina. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 19, p. 495-512. 2005.
- HENDERSON, R.W., DIXON, J.R., & SOINI, P. Resource partitioning in Amazonian snake communities. Milwaukee Publication Museum, **Contrib. Biol. Geol.** v. 22, p. 1–11. 1979.
- HENDERSON, R.W., NICKERSON, M.A. & KETCHAM, S. Short term movements of the snakes *Chironius carinatus*, *Helicops angulatus* and *Bothrops atrox* in Amazonian Peru. **Herpetologica**, v. 32, p. 304–310. 1976.
- HILLIS, D.M., MORITZ, C. & MABLE, B.K., eds. **Molecular Systematics**, 2nd edn. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 1996.
- HIRTH, H.F. Observations of the fer-de-lance *Bothrops atrox* in coastal Costa Rica. **Copeia** 1964, p. 453–454. 1964.
- HOGUE, A.R. Notas erpetológicas. Revalidação de *Bothrops lanceolata* (Lacépède). **Memórias do Instituto Butantan**, v. 24, p. 231–236. 1952.
- HOGUE, A.R. Preliminary account on Neotropical Crotalinae (Serpentes, Viperidae). **Memórias do Instituto Butantan**, v. 32, p. 109-184. 1966.
- HOGUE, A.R. & ROMANO–HOGUE, S.A. Poisonous snakes of the world. Part 1. Checklist of the pitvipers Viperioidea, Viperidae, Crotalinae. **Memórias do Instituto Butantan** (Brazil), v. 42/43, p. 179–310. 1981.
- HOGUE, A.R. & ROMANO–HOGUE, S.A. Notes on micro and ultrastructure of " oberhllutschen" in Viperioidea. **Memórias do Instituto Butantan** (Brazil), v.44/45, p. 81-118. 1983.
- HOGUE, A.R & ROMANO-HOGUE, S.A. Sinopse das serpentes peçonhentas do Brasil. **Memórias do Instituto Butantan** (Brazil), v. 42/43, p. 373-496. 1979.
- HOGUE, A.R. Uma nova espécie de *Trimeresurus*. **Memórias do Instituto Butantan** (Brazil) v.20, p.193-202. 1947.
- HOORN, C., WESSELINGH, F.P., TER STEEGE,H., BERMUDEZ, M.A., MORA, A., SEVINK, J., SANMARTÍN, I., SANCHEZ-MESEGUER, A., ANDERSON, C.L., FIGUEIREDO, J.P., JARAMILLO, C., RIFF, D., NEGRI, F.R., HOOGHENMSTRA, H., LUNDBERG, J., STADLER, T., SÄRKINEN, T., ANTONELLI, A. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. **Science**, v. 330, p. 927–931. 2010.
- HUELSENBECK, J. P., F. RONQUIST, R. NIELSEN & J. P. BOLLBACK. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. **Science** ,v. 294. p.: 2310-2314. 2001.
- ITURRALDE-VINENT, M. A. & MACPHEE, R. D. E. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. **Bulletim American Museum Natural History**, v. 238, p. 1–95. 1999.

- JADIN, R.C., SMITH, E.N. & CAMPBELL, C.A. Unravelling a tangle of Mexican serpentes: a systematic revision of highland pitvipers. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 163, p. 943-958. 2011.
- JOHNSON, J.D. & DIXON, Jr. Taxonomic *status* of the Venezuelan Macagua, *Bothrops colombiensis*. **Journal Herpetology**, v.18, p.329-32. 1984.
- KELLY, C.M.R., BARKER, N.P., VILLET, M.H., BROADLEY, D.G., BRANCH, W.R. The snake family Psammophiidae (Reptilia: Serpentes): phylogenetics and species delimitation in the African sand snakes (*Psammophis* Boie, 1825) and allied genera. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 47, p. 1045-1060. 2008.
- KIMURA, M. A Simple Method for Estimating Evolutionary Rates of Base Substitutions Through Comparative Studies of Nucleotide Sequences. National Institute of Genetics 411, Japan. **Journal Molecular Evolution**, v. 16, p. 111-120. 1980.
- KOCHER T. D., THOMAS W. K., MEYER A., EDWARDS, S. V., PAABO, S., VILLABLANCA, F. X., WILSON, A. C. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. **Proc. Academy of Natural Sciences**, v. 86, p. 6196-6299. 1989.
- KORNACKER, P.M. **Checklist and Key to the Snakes of Venezuela/Lista Sistemática y Claves para las Serpientes de Venezuela**. PaKo-Verlag, Rheinbach, p. 270. 1999.
- KRAUS, F., MINK, D.G., BROWN, W.M. Crotaline intergeneric relationships based on mitochondrial DNA sequence data. **Copeia**, p. 763-773. 1996.
- LACEPÈDE, B. G. E. **Histoire Naturelle des Quadrupèdes Ovipares et de Serpens**. Imprimerie du Roi, Hôtel de Thou, Paris, v. 2, p. 671. 1789.
- LANCINI, A.R. **Serpientes de Venezuela**. Armitano, Caracas, p. 262. 1979.
- LAURENTI, J.N. **Specimen medicus exhibens synopsis reptilium**. Vienna: J. Thoma. (Facsimile edition 1966, A. Asher). p. 99-103. 1768.
- LAZELL, J.D. The Lesser Antillean representatives of *Bothrops* and *Constrictor*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 132, p. 245-273. 1964.
- LELOUP, P. Various aspects of venomous snake breeding on a large scale. **Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia**, v. 78, p.177-198. 1984.
- LIBRADO, P. & ROZAS, J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. **Bioinformatics**, v. 25, p. 1451-1452. 2010.
- LINNAEUS, C. **Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I**. Editio decima, reformata. Laurentii Salvii, Holmiæ. Ed. 10, p. 222. 1758.
- MALHOTRA, A., CREER, S., POOK, C. E., THORPE, R. S. Inclusion of nuclear intron sequence data helps to identify the Asian sister group of New World pitvipers. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 54, p. 172-178. 2010.
- MALHOTRA, A., & THORPE, R. S., A Phylogeny of four mitochondrial gene regions suggests a revised taxonomy for Asian pitvipers (*Trimeresurus* and *Ovophis*). **Molecular Phylogenetic and Evolution**. v. 32, p. 83-100. 2004.
- MALHOTRA, A., & THORPE, R.S., A Phylogeny of the *Trimeresurus* Group of Pit Vipers: New Evidence from a Mitochondrial Gene Tree. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. V. 16, n. 2, pp. 199-211. 2000.
- MALLOW, D., LUDWIG, D., NILSON, G., True Vipers. Natural History and Toxinology of Old World Vipers. **Krieger Publishing Company**, Malabar, Florida. 2003.
- MARKEZICH, A. L. & TAPHORN, D. C. A variational analysis of *Bothrops* (Serpentes: Viperidae) from western Venezuela. **Journal of Herpetology**, v. 27, n. 3, 248 - 254. 1993.
- MARTINS, M., ARAÚJO, M. S., SAWAYA, R. J., NUNES, R. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). **Journal of Zoology** (London). v. 254, p. 529-538. 2001.
- MARTINS, M., MARQUES, O.A.V., & SAZIMA, I. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*, p. 307-328. In: **Biology of the Vipers**. G. W. Schuett, M. Höggren, M. E. Douglas, and H. W. Greene (eds.). Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, Utah. 2002.
- MARTINS, M. & OLIVEIRA, M. E. Natural history of snakes in forests of the Manaus Region, Central Amazonia, Brazil. **Herpetological Natural History**, v. 6, p.78-150. (1999; dated 1998).
- MCDIARMID, R.W., CAMPBELL, J.A., TOURE, T.A. **Snake Species of the World: A Taxonomic and Geographical Reference**. The Herpetologists League, Washington, DC. 1. 1999.
- MINISTÉRIO DA SAÚDE. SINAN – Tabulação de dados (TABNET) sobre acidentes com animais peçonhentos. Brasília, DF, 2010. Disponível em <<http://dtr2004.saude.gov.br/sinanweb/index.php>>
- MORITZ, C., SCHNEIDER C. J. e WAKE, D.B. Evolutionary relationships within the *Ensatina eschscholtzii* complex confirm the ring species interpretation. **Systematic Biology**, v. 41, p. 273-291. 1992.

- MÜLLER, F. **Vierter Nachtrag zum Katalog der herpetologischen Sammlung des Basler Museums.** Verh. naturf. Ges. Basel v. 7, p. 668-717. 1885.
- NOGUEIRA, C., SAWAYA, R. J. & MARTINS, M. Ecology of the Pitviper, *Bothrops moojeni*, in the Brazilian Cerrado. **Journal of Herpetology**, v. 37, n. 4, p. 653-659. 2003.
- NÚÑEZ, V., CID, P., SANZ, L., DE LA TORRE, P., ÂNGULO, Y., LOMONTE, B., GUTIÉRREZ, J.M., CALVETE, J.J. Snake venomics and antivenomics of *Bothrops atrox* venoms from Colombia and the Amazon regions of Brazil, Perú and Ecuador suggest the occurrence of geographic variation of venom phenotype by a trend towards paedomorphism. **Journal Proteomics**. v. 73. p.57-78. 2009.
- OPELL, M. **Die ordnungen familien und gattungen der reptilien als prodrom einer naturgeschichte derselben.** Königlich-Baierischen Akademie der Wissenschaften, p. 65. 1811.
- OLIVEIRA, M. E. História natural de jararacas brasileiras do grupo *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae). **Tese de Doutorado.** UNESP – Rio Claro. p.123. 2003.
- OLIVEIRA, M. E. & MARTINS, M. When and where to find a Pitviper: Activity patterns and habitat use of the lancehead, *Bothrops atrox* in central Amazonia, Brasil. **Herpetological Natural History**, v. 8, n. 2, p.101-110. 2001.
- PARKINSON, C. L., CAMPBELL, J. A. & CHIPPINDALE, P. T. Multigene phylogenetic analysis of pitvipers, with comments on their biogeography. **Biology of the Pitvipers** (ed. By G. W. Schuett, M. Hoggren, and M. E. Douglas),. Eagle Mountain Pub Lc, Minnessota. p. 93-110. 2002.
- PARKINSON, C.L. The molecular systematics and biogeography of subfamily Crotalinae as determined by mtDNA sequences. **Copeia**, v. 3, p. 576-586. 1999.
- PESANTES, O.C. Relações entre algumas espécies do gênero *Bothrops*, pela eletroforese do plasma e morfologia do hemipênis (Serpentes: Viperidae). **Dissertação (Mestrado em Zoologia)**. Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro, SP. 1989
- PETERS, J. A. & OREJAS - MIRANDA, B. Catalogue of the neotropical Squamata Part 1 .Snakes. **Bull. U. S. Natl. Mus.** v. 297, p. 1-347. 1970.
- PETERS, W.C.H. **Über die craniologischen Verschiedenheiten der Grubenottern (Trigonocephali) und über eine neue Art der Gattung Bothriechis.** Monatsber. königl. Akad. Wiss. Berlin. (December). p. 670-674. 1862.
- PICADO, T.C., Serpientes Venenosas de Costa Rica. **Imprenta Alsina**, Sauter. Arias & Co., San José , Costa Rica. 1931.
- POOK, C. E., JOGER, U., STÜMPEL, N., WÜSTER, W. When continents collide: Phylogeny, historical biogeography and systematics of the medically important viper genus *Echis* (Squamata: Serpentes: Viperidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 53, p. 792-807. 2009.
- POOK, C. E., WÜSTER, W., THORPE, R. S. Historical Biogeography of the Western Rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus viridis*), Inferred from Mitochondrial DNA Sequence Information. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 15, p. 269-282. 2000.
- POPE, C.H. **The Reptile World.** New York: Knopf AA, p. 325. 1955.
- POR, F.D. Sooretama: the Atlantic rain forest of Brazil, **SPB Academic Publishing, The Hague.** p. 130. 1992.
- POSADA, D., JModelTest 0.1.1. **Systematic Biology**, v. 1, p. 1-23. 2008.
- POUGH, F.H., & GROVES, J.D. Specializations of the body form and food habits of snakes. **American Zoologist**. v. 23, p. 443-454. 1983.
- PROCTER, J.B. On the Variation of the Pit-Viper, *Lachesis atrox*. **La Défense contre l’Ophidisme.** São Paulo. 2° ed. v. 8, p. 163-180. 1919.
- PUORTO, G., SALOMÃO, M. G., THEAKSTON, R. D. G., THORPE, R. S., WARRELL, D. A., WÜSTER, W. 2001. Combining mitochondrial DNA sequences and morphological data to infer species boundaries: phylogeography of lanceheaded pitvipers in the Brazilian Atlantic forest, and the *status* of *Bothrops pradoi* (Squamata: Serpentes: Viperidae). **Journal of Evolutionary Biology**, v. 14, p. 527-538.
- QUELCH, J.J. The poisonous snakes of British Guiana. **The Annals and Magazine of Natural History**. v. 3. p. 402-409. 1899.
- QUIJADA-MASCAREÑAS, J. A. FERGUSON, J. E., POOK, C. E., SALOMÃO, M. G., THORPE, R. S., WÜSTER, W. Phylogeographic patterns of trans-Amazonian vicariants and Amazonian biogeography: the Neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus* complex) as an example. **Journal of Biogeography**, v. 34, p. 1296-1312. 2007.
- RAMBAUT, A. & DRUMMOND, A.J. Tracer v1.4. (<http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>). In March, 2013. 2007.
- RIPA, D.. Range extension for *Bothrops leucurus*. **Bulletin Chicago Herpetological Society**, v. 32: p. 25-26. 1997.
- RIVAS, G.A, MOLIN, C.R., UGUETO, G.N., BARROS, T.R., BARRIO-AMORÓS, C.L., KOK, P.J.R. Reptiles of Venezuela: an updated and commented checklis. **Zootaxa**, v. 3211, p. 1-64. 2012.
- ROZE, J.A. Taxonomic notes on a collection of Venezuelan reptiles in the American Museum of Natural History. **American Museum Novitates**, v. 1934, p. 1-14. 1959.

- RULL, V. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. **Molecular Ecology**, v. 17, p. 2722-2729. 2008.
- SALOMÃO, M.G., WÜSTER, W., THORPE, R.S. & BBBSP. DNA evolution of South American pitvipers of the genus *Bothrops*. In: Thorpe, R.S., Wüster, W. e Malhotra, A. (eds.), *Venomous Snakes: Ecology, Evolution and Snakebite*. OUP, Oxford. **Symposia of the Zoological Society of London**, v. 70, p. 89-98. 1997.
- SALOMÃO, M. G.; WÜSTER, W. & BBBSP. Mt DNA Phylogeny of Neotropical pitvipers of the Genus *Bothrops* (Squamata: Serpentes: Viperidae). **Kaupia**, v. 8, p. 127-134. 1999.
- SANDNER MONTILLA, F. *Bothrops lanceolatus* (Lacépède, 1789). Redescrición amplia y bastante de la especie. Estudio completo sobre su taxonomía y características morfológicas. **Memorias Científicas de Ofidiología**, v. 10, p. 1–47. 1990.
- SANDNER-MONTILLA, F. Una nueva especie de genero *Bothrops* (Serpentes, Crotalidae, Bothropinae) de la region de Guanare, estado Portuguesa, Venezuela. **Memorias Científicas de Ofidiologia**, n. 4, p. 1-19. 1979.
- SANDNER MONTILLA, F. Una nueva subespecie de *Bothrops lanceolatus* (Lacépède, 1789) Familia Crotalidae. **Memorias Científicas de Ofidiología**, v. 6, p. 1–15. 1981.
- SANTIAGO-VALENTIN, E. & OLMSTEAD, R. G. Historical biogeography of Caribbean plants: introduction to current knowledge and possibilities from a phylogenetic perspective. **Taxon** v. 53, p. 299–319. 2004.
- SCHINZ, H.R. Das Thierreich, geordnet nach einer Organisation. Grundlage der Naturgeschichte der Thiere und Ginleitung in die vergleichende Anatomie. Smeiter Band, Die Reptilien und Fisch e enthaltend. **Leipzig: F.U. Brodhaus**. P. 134. 1832.
- SCHMIDT, K.P. & WALKER, W.F. Peruvian snakes from the University of Arequipa. Publ. **Field Museum Natural History (Zoological)**, v. 24(26). p.279-296. 1943.
- SINGH, L. Evolution karyotypes in snakes. **Chromosoma**, v. 38, p. 185-236. 1972.
- SMITH, H.M., TAYLOR, E.H., An annotated checklist and key to the snakes of Mexico. **Bull. US Natl. Mus.** v. 187, 1–239. 1945.
- TAMURA, K., PETERSON, D., PETERSON, N., STECHER, G., NEI, M, KUMAR, S. Molecular Evolutionary Genetics Analisis (MEGA) using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parcimony methods. Version 5.2. **Molecular Biology and Evolution**. 2012.
- TAYLOR, E.H. Further studies on the serpents of Costa Rica. **University of Kansas Sci, Bulletin**. v. 36, 673-801. 1954.
- TAYLOR, E.H. A Preliminary Account of the Herpetology of the State of San Luis Potosí, Mexico. **University of Kansas Sci, Bulletin**. v. 33, p. 169-217. 1949.
- TERRIBLE, L. C., OLALLA-TÁRRAGA, M. A., MORALES-CASTILLA, I., RUEDA, M., VIDANES, R.M., RODRIGUEZ, M. A., DINIZ-FILHO, J.A.F. Global richness patterns of venomous snakes reveal contrasting influences of ecology and history in two different clades. **Oecologia**, v. 159, n. 3, p. 617-626, 2009.
- THOMPSON, J. D., GIBSON, T. J., PLEWNIAK, F., JEANMOUGIN, F. & HIGGINS, D. G. The ClustalX window interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality and analysis tools. **Nucleic Acids Research.**, v. 24, p. 4876-4882. 1997.
- VANZOLINI, P.E. Addenda and Corrigenda to Part I Snakes. In: Peters, J.A., R. Donoso-Barros & B. Orejas-Miranda (eds.). *Catalogue of the Neotropical Squamata*. **Smithsonian Herp. Info. Serv.**, v.70, p. 1-26. 1986.
- VIDAL, N. & LECOINTRE, G., Weighting and Congruence: A Case Study Based on Three Mitochondrial Genes in Pitvipers, **Molecular phylogenetics and Evolution**, v. 9, n. 3, p. 366-374. 1998.
- VIDAL, N., LECOINTRE, G., VIE, J. C. & GASC, J. P. Molecular systematics of pitvipers: paraphyly of the *Bothrops* complex. **Académie des sciences / Evolution / Elsevier**, Paris, v. 320, p. 95-101. 1996.
- VIDAL, N., LECOINTRE, G., VIE, J. C. & GASC, J. P. What Can Mitochondrial Gene Sequences Tell Us About Intergeneric Relationships os Pitvipers? **Kaupia**. v. 8, p. 107-112. 1999.
- VITT, L. J., & CALDWELL, J. P. Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. **Herpetology**, 3° ed. Elsevier’s Science & Technology Rights Departament in Oxford, UK. p. 566-568. 2009.
- WAGLER, J. *Serpentum Brasiliensium Species Novae, ou Histoire Naturelle des Espèces Nouvelles de Serpens*. In: Jean de Spix, *Animalia nova sive species novae*. Recueillies et observées pendant le voyage dans L’intérieur du brésil dans les années 1817, 1818, 1819, 1820. *Natrix bahiensis*: 27, Monaco, Typis Franc. Seraph. Hübschmanni, p. 50-59. 1824.
- WARRELL, D. Snakebites in Central and South America: epidemiology, clinical features, and clinical management. In: Campbell, J. A. and Lamar, W. W. (Eds), **The venomous Reptiles of the Western Hemisphere**. Comstock, Ithaca, NY, pp. 709-761. 2004.

- WERMANN, S. D. Phylogenetic relationships of Central and South American pitvipers of the genus *Bothrops* (sensu lato): cladistics analysis of biochemical and anatomical characters. In **Biology of the pitvipers**, (Eds Campbell, J. A. & Brodie Jr., E. D.) Selva, Tyler, Texas, p. 21-40. 1992.
- WERMANN, S. D. Molecular phylogenetics and morphological evolution in Neotropical pitvipers: an evaluation of mitochondrial DNA sequence information and comparative morphology of the cranium and palatamaxillary arch. **Kaupia**, v. 8, p. 113–126. 1999.
- WESTAWAY, R. Late Cenozoic sedimentary sequences in Acre state, southwestern Amazonia: Fluvial or tidal? Deductions from the IGCP 449 fieldtrip. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 21, P. 120-134. 2006.
- WÜSTER, W. e THORPE, R. S. *Naja siamensis*, a cryptic species of venomous snake revealed by mtDNA sequencing. *Experientia*, v. 50, p. 75–79. 1994.
- WÜSTER, W. S., THORPE, R. S., PUORTO, G. & BBBSP. Systematics of the *Bothrops atrox* complex (Reptilia: Serpentes: Viperidae) in Brazil: A multivariate analysis. **Herpetologica**, v. 52, n. 2, p. 263-271. 1996.
- WÜSTER, W. S., THORPE, R. S., PUORTO, G., FURTADO, M. F. D., HOGE, S. A., THEAKSTON, R. D. G., WARREL, D. A. Systematics of the *Bothrops atrox* species complex: insights from multivariate analysis and mitochondrial DNA sequences information. In: Thorpe, R. S., Wüster, W., Malhotra, A. (eds). **Venomous snakes: ecology, evolution and snakebite**. Clarendon Press, Oxford, p. 99-113. 1997.
- WÜSTER, W.; SALOMÃO, M. G., DUCKETT, G.J., THORPE, R.S., BBBSP. Mitochondrial DNA evolution of the *Bothrops atrox* complex (Squamata: Serpentes: Viperidae). **Kaupia**, v.8, p. 135-144. 1999.
- WÜSTER, W., SALOMÃO, M. G., QUIJADA-MASCAREÑAS, J. A. & THORPE, R. S. Origins and evolution of the South American pitviper fauna: evidence from mitochondrial DNA sequence analysis. **Biology of the vipers** (ed. By G. W. Schuett, M. Höggren, M. E. Douglas, and H. W. Greene), Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, UT, p. 111-128. 2002a.
- WÜSTER, W. S., THORPE, R. S., SALOMÃO, M.G., THOMAS, L., PUORTO, G., THEAKSTON, R. D. G., WARREL, D. A. Origin and phylogenetic position of the Lesser Antilean species of *Bothrops* (Serpentes, Viperidae): biogeographical and medical implications. **Bulletin of the Natural History Museum: Zoology**, London, v. 68, n. 2, p. 101-106. 2002b.
- WÜSTER, W., PEPPIN, L., POOK, C. E. e WALKER, D. E. A nesting of vipers: Phylogeny and historical biogeography of the Viperidae (Squamata: Serpentes). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 49, n. 2, p. 445-459. 2008.
- ZHANG, F.J. Description of the distinct pitviper of genus *Ermia* (Serpentes: Viperidae) of China. **Russian Journal Herpetology**. v. 5, p. 83–84. 1998.
- ZIEGLER, T., HERRMANN, H.-W., DAVID, P., ORLOV, N.L., PAUWELS, S.G. *Triceratolepidophis sieversorum*, a new genus and species of pitviper (Reptilia: Serpentes: Viperidae: Crotalinae) from Vietnam. **Russian Journal Herpetology**, v. 7, p. 199–214. 2000.
- ZIMMERMANN, B.L. & RODRIGUES, M.T. **Frogs, snakes, and lizards of the INPA/WWF reserves near Manaus, Brazil**. In: A.H. Gentry (ed.), *Four Neotropical Rainforests*, Yale University Press, New Haven, Connecticut. p. 426–454. 1990.
- ZINK, R.M. The role of subspecies in obscuring biological diversity and misleading conservation policy. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 271, p. 561–564. 2004.

Anexo 1. Referência as espécies, localidades de coleta, nome dos haplótipos utilizados nas análises, linhagem mitocondrial a qual o haplótipo pertence, *voucher* referente a amostra e o número de acesso no GenBank.

Espécie	Voucher	Localidade	Haplótipo	Linhagem	GenBank (Citb, ND4)	
<i>Bothrops asper</i>	BELIZE MgS 252	BELIZE	B.as.BE252	LIN 04	AF292600, AF292638	
	BELIZE MgS 263		B.as.BE263	LIN 04		
	BELIZE WW264		B.as.BE264	LIN 04		
	BELIZE MgS 270		B.as.BE263	LIN 04		
	BELIZE MgS 271		B.as.BE263	LIN 04		
	INS B60	COLOMBIA	B.as.COgb04	LIN 06	FJ985702, FJ985713	
	SUA 3971		B.as.CO.gb05	LIN 06	FJ985700, FJ985712	
	SUA 1691		B.as.CO.gb06	LIN 06	FJ985698, FJ985710	
	SUA 2721		B.as.CO.gb06	LIN 06	FJ985696, FJ985708	
	MHUA 14438		B.as.CO.gb10	LIN 06	FJ985703, FJ985714	
	MHUA 14447		B.as.CO.gb12	LIN 06	FJ985699, FJ985711	
	MHUA 14311		B.as.CO.gb13	LIN 06	FJ985697, FJ985709	
	CR WW1318		COSTA RICA	B.as.CR1318	LIN 04	EU624301, EU624210
	CR WW1320			B.as.CR1318	LIN 04	
	MZUCR 11152			B.as.CRgb	LIN 06	AY223599, BAU41876
	ICP 0404	B.as.CR1318		LIN 04	FJ985706, FJ985716	
	EC MgS 740	EQUADOR	B.as.EC740	LIN 05		
	EC WW746		B.as.EC746	LIN 05	AF292601, AF292639	
	EC FHGO 1263		B.as.EC740	LIN 05		
	EC FHGO live 2199		B.as.EC1012	LIN 06		
	EC FHGO live 2167		B.as.EC1012	LIN 06		
	ME coll. A Q. ZG01		MEXICO	B.as.ME875	LIN 04	
	ME coll. A Q. ZC 2	B.as.ME875		LIN 04		
	ICP 1286	PANAMÁ	B.as.PN.gb11	LIN 06	FJ985701, FJ985715	
	FHGO coll. 1099	EQUADOR	B.xa.EC.94	LIN 06		
	WW-INHMT 1 coll		B.as.xa.EC746	LIN 05		
	WW-INHMT 2 coll		B.as.xa.EC746	LIN 05		
	WW-INHMT 3 coll.		B.as.xa.EC746	LIN 05		

Continuação da tabela Anexo 1

<i>Bothrops atrox</i>	WW-INHMT 4 coll.		B.xa.EC.99	LIN 05	
	AC Biot. 4774	ACRE	B.at.AC02	LIN 01	AF246268, AF246278
	AC. Coll - 55021		B.at.AC14	LIN 01	
	AM Biot - 215	AMAZONAS	B.at.AM313	LIN 03	
	AM Biot - 9303-28		B.at.AM322	LIN 01	
	AM Biot - 9302-12		B.at.AM323	LIN 01	
	AM Biot - 9301-35		B.at.AM322	LIN 01	
	AM Coll. - 56540		B.at.AM367	LIN 03	
	AM Coll. - 56541		B.at.AM368	LIN 03	
	AM Coll. - 56542		B.at.AM369	LIN 01	
	FHGO live coll. 1424	EQUADOR	B.at.EC742	LIN 03	AF292604, AF292642
	FHGO live coll. 1387		B.at.EC742	LIN 03	
	EC FHGO 1399		B.at.EC739	LIN 03	
	EC FHGO 1395		B.at.EC739	LIN 03	GQ428476, GQ428485
	EC FHGO 1392		B.at.EC743	LIN 03	AY223598, AY223641
	PA MgS 1029		B.at.EC1029	LIN 03	
	Coll - ROM 22848	GUYANA	B.at.Gy162	LIN 01	
	GyF MgS - 554	GUYANA FRANCESA	B.at.Gy554	LIN 01	
	MA MgS - 709	MARANHÃO	B.at.MA709	LIN 03	
	MA MgS - 710		B.at.MA710	LIN 03	
	MA MgS - 712		B.at.MA712	LIN 03	
	MA MgS - 716		B.at.MA710	LIN 03	
	MA MgS - 723		B.at.MA709	LIN 03	
	PA MgS - 729	PARÁ	B.at.PA36	LIN 03	
	PA MgS - 730		B.at.PA36	LIN 03	
	PA MgS - 733		B.at.PA733	LIN 03	
	PA MgS - 734		B.at.PA36	LIN 03	
	PA MgS - 735		B.at.PA735	LIN 03	
	PA MgS 943		B.at.PA943	LIN 03	
	PA Coll. - 56548		B.at.PA370	LIN 03	
	PA Biot. - 4836		B.at.PA34	LIN 03	
	PA Biot. - 4834		B.at.PA35	LIN 03	

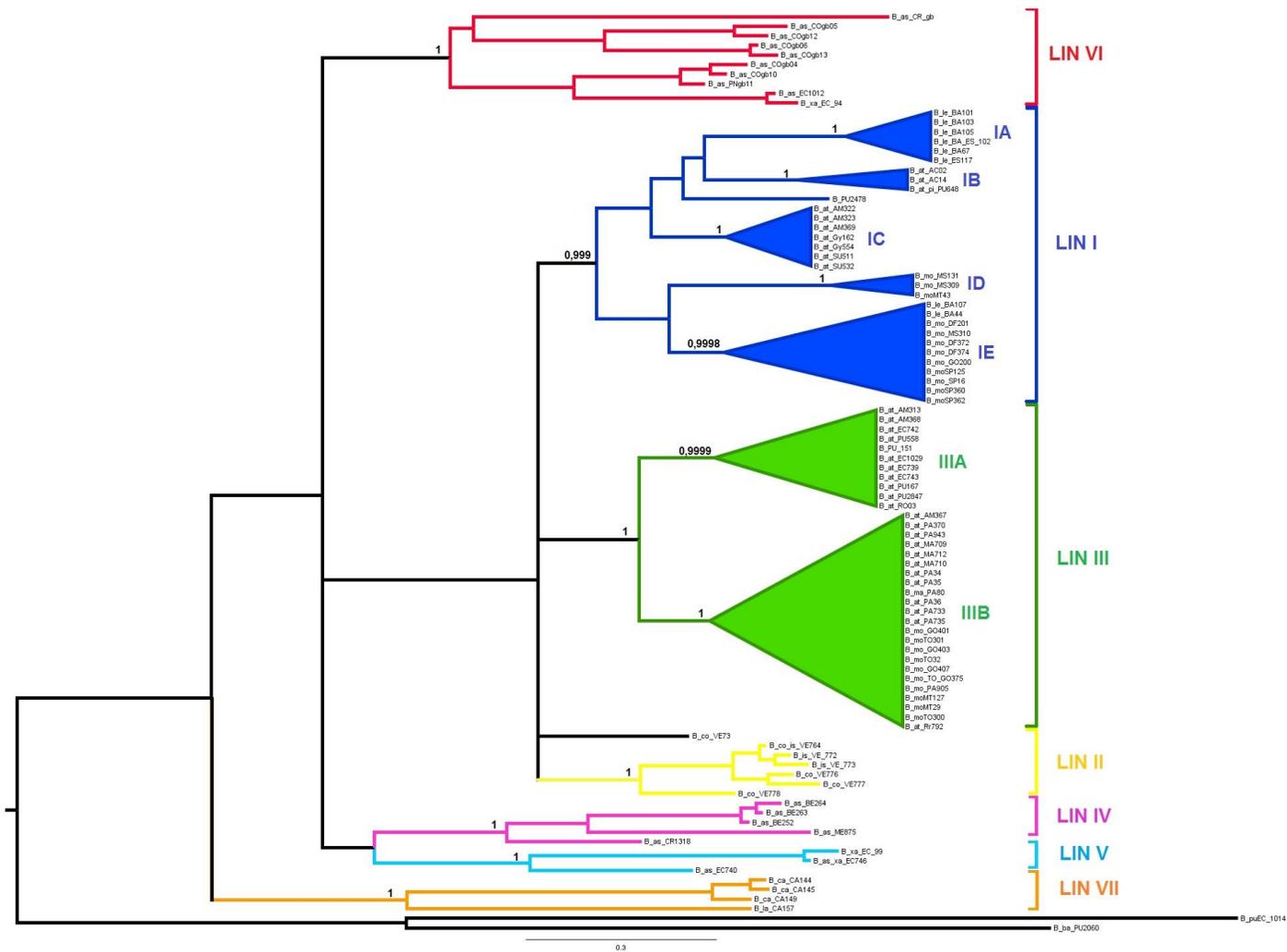
Continuação da tabela Anexo 1

	PA Biot. - 4831		B.at.PA36	LIN 03	
	PERU MgS - 151	PERU	B.PU151	LIN 03	
	PERU MgS - 167		B.at.PU167	LIN 03	
	PERU MgS - 558		B.at.PU558	LIN 03	
	PERU MgS - 648		B.at.pi.PU648	LIN 01	
	PERU MgS - 644		B.at.pi.PU648	LIN 01	
	PERU MgS 2846		B.at.PU2847	LIN 03	
	PERU MgS 2847		B.at.PU2847	LIN 03	
	RO Biot. 4775	RONDONIA	B.at.RO03	LIN 03	
	Rr coll. IB - 57239	RORAIMA	B.at.Rr792	LIN 03	
	SU MgS – 511	SURINAME	B.at.SU511	LIN 01	
	SU MgS – 532		B.at.SU532	LIN 01	
	SU MgS – 533		B.at.SU532	LIN 01	
	SU WW537		B.at.SU532	LIN 01	AF246267, AF246277
<i>Bothrops caribbaeus</i>	CA WW144	CARIBE (St. Lucia)	B.ca.CA144	LIN 07	AF292598, AF292636
	CA WW145		B.ca.CA145	LIN 07	
	CA WW149		B.ca.CA149	LIN 07	
<i>Bothrops colombiensis</i>	VE MgS 79	VENEZUELA	B.co.VE73	LIN 02	
	VE WW74		B.co.VE73	LIN 02	AF292602, AF292640
	VE MgS 763		B.co.isVE764	LIN 02	
	VE MgS 764		B.co.isVE764	LIN 02	
	VE MgS 776		B.co.VE776	LIN 02	
	VE MgS 777		B.co.VE777	LIN 02	
	VE MgS 778		B.co.VE778	LIN 02	
	VE MgS 783		B.co.VE776	LIN 02	
	VE MgS 785		B.co.VE785	LIN 02	
<i>Bothrops isabellae</i>	VE WW79	VENEZUELA	B.co.isVE764	LIN 02	AF292603, AF292641
	VE MgS 772		B.is.VE.772	LIN 02	
	VE MgS 773		B.is.VE.773	LIN 02	
<i>Bothrops lanceolatus</i>	CA WW157	CARIBE (Martinica)	B.la.CA157	LIN 07	AF292599, AF292637
<i>Bothrops leucurus</i>	BA. Coll - 55175	BAHIA	B.le.BA44	LIN 01	
	BA. Coll. - 55282		B.le.BA44	LIN 01	

Continuação da tabela Anexo 1

	BA. Coll - 55363		B.le.BA67	LIN 01	AF246272, AF246279
	BA. Coll - 55364		B.le.BA67	LIN 01	
	BA. Coll - 55365		B.le.BA67	LIN 01	
	BA. Coll - 55366		B.le.BA67	LIN 01	
	BA. Coll - 55367		B.le.BA67	LIN 01	
	BA Coll - IB 55478		B.le.BA101	LIN 01	AF246276, AF246283
	BA Coll - IB 55479		B.le.BA.ES102	LIN 01	AF246271, AF246280
	BA Coll - IB 55480		B.le.BA103	LIN 01	AF246273, AF246284
	BA Coll - IB 55481		B.le.BA103	LIN 01	
	BA Coll. - IB 55517		B.le.BA105	LIN 01	
	BA Coll.- IB 55518		B.le.BA.ES102	LIN 01	
	BA Coll.- IB 55519		B.le.BA107	LIN 01	
	ES Coll.- IB 55548	ESPIRITO SANTO	B.le.ES117	LIN 01	AF246270, AF246281
	BA Coll.- IB 55549	BAHIA	B.le.BA105	LIN 01	AF246274, AF246285
	BA Coll.- IB 55550		B.le.BA105	LIN 01	AF246275, AF246286
	ES Coll.- IB 55557	ESPIRITO SANTO	B.le.BA.ES102	LIN 01	AF246269, AF246282
	BA Biot. 4620	BAHIA	B.le.BA103	LIN 01	
	BA Biot. 4896		B.le.BA103	LIN 01	
	BA Biot. 4557		B.le.BA103	LIN 01	
<i>Bothrops marajoensis</i>	PA MgS 80	ILHA DE MARAJÓ	B.ma.PA80	LIN 03	
	PA MgS 81		B.ma.PA80	LIN 03	AF292605, AF292643
<i>Bothrops moojeni</i>	SP 55097 - ww16	SÃO PAULO	B.mo.SP16	LIN 01	
	SP 55098 - ww17		B.mo.SP16	LIN 01	AF200222
	MT Coll. - 55112	MATO GROSSO	B.mo.MS309	LIN 01	
	MT Biot. - 4755		B.moMT29	LIN 03	
	MT Biot. - 4756		B.moMT29	LIN 03	
	TO Coll - 55131	TOCANTINS	B.moTO32	LIN 03	
	MT Biot. - 4827	MATO GROSSO	B.moMT43	LIN 01	
	SP Coll. - IB 55556	SÃO PAULO	B.moSP125	LIN 01	
	SP Coll. - IB 55558	MATO GROSSO	B.moMT127	LIN 03	
	MS Coll. - IB 55591	MATO GROSSO DO SUL	B.mo.MS131	LIN 01	
	GO. MgS - 200	GOIÁS	B.mo.GO200	LIN 01	

	DF. WW201	DF	B.mo.DF201	LIN 01	AF292606, AF292644
	TO Coll - 56084	TOCANTINS	B.moTO300	LIN 03	
	TO Coll - 56114		B.moTO301	LIN 03	
	MS Biot. - 4031	MATO GROSSO DO SUL	B.mo.MS309	LIN 01	
	GO Biot - 3696	GOIÁS	B.mo.MS310	LIN 01	
	SP Coll. 56449	SÃO PAULO	B.mo.SP360	LIN 01	
	SP Coll. 56451		B.mo.SP362	LIN 01	
	DF Coll. 56556	DF	B.mo.DF372	LIN 01	
	DF Coll. 56558		B.mo.DF374	LIN 01	
	TO Coll. 56559	TOCANTINS	B.mo.TO.GO375	LIN 03	
	SP Coll. - 56742	SÃO PAULO	B.mo.SP362	LIN 01	
	SP Coll. - 56743		B.mo.SP362	LIN 01	
	SP Coll. - 56744		B.mo.SP362	LIN 01	
	GO Coll. -56653	GOIÁS	B.mo.TO.GO375	LIN 03	
	GO Coll. - 56656		B.mo.GO401	LIN 03	
	GO Coll. - 56658		B.mo.GO403	LIN 03	
	GO Coll. - 56662		B.mo.GO407	LIN 03	
	GO Coll. - 56663		B.mo.GO407	LIN 03	
	MT Biot. 4988	MATO GROSSO	B.mo.MT905	LIN 03	
<i>Bothrops sp.</i>	PERU MgS - 2478	PERU	B.PU2478	LIN 01	
<i>Bothrops punctatus</i>	FHGO coll 2452	EQUADOR	B.puEC.1014	Outgroup	AF292594, AF292632
<i>Bothrops barnetti</i>	PERU MgS 2060	PERU	B.ba.PU2060	Outgroup	



Anexo 2. Filogenia do grupo *B. atrox* obtida pela análise de 95 haplótipos mitocondriais com 1.410 pb (716 do CitB e 694 do ND4) pelo método de Inferência Bayesiana. As principais linhagens foram identificadas por cores.