

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

MILENY OTANI DE SOUZA

Revisão taxonômica do complexo *Crotalus durissus* (Squamata: Viperidae)

Maringá
2020

MILENY OTANI DE SOUZA

Revisão taxonômica do complexo *Crotalus durissus* (Squamata: Viperidae)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Limnologia.

Área de concentração: Ecologia e Limnologia

Orientador: Prof. Dr. Cláudio Henrique Zawadzki

Coorientador: Dr. Ricardo Lourenço de Moraes

Maringá

2020

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

S729r Souza, Mileny Otani de, 1996-
Revisão taxonômica do complexo *Crotalus durissus* (Squamata: Viperidae) / Mileny Otani de Souza. -- Maringá, 2020.
86 f. : il. (algumas color.).

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2020.

Orientador: Prof. Dr. Claudio Henrique Zawadzki.

Coorientador: Dr. Ricardo Lourenço de Moraes.

1. *Crotalus durissus* Linnaeus, 1758 (Squamata: Viperidae) "cascavel" - Taxonomia.
2. Serpentes peçonhentas - *Crotalus durissus* Linnaeus, 1758 (Squamata: Viperidae) -
"cascavel" - Revisão taxonômica. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento
de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos
Continentais.

CDD 23. ed. - 597.9638012

MILENY OTANI DE SOUZA

Revisão taxonômica do complexo *Crotalus durissus* (Squamata: Viperidae)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Limnologia e aprovada pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Cláudio Henrique Zawadzki
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Evanilde Benedito
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. Diego José Santana Silva
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS)

Aprovada em: 19 de fevereiro de 2020.

Local de defesa: Auditório do Nupélia, Bloco H-90, Nupélia, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico este trabalho às
mulheres da minha família.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES), código de Financiamento 001, pela bolsa de Mestrado.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais pela oportunidade de executar este projeto, pelas disciplinas de alto nível, estrutura e recursos ofertados.

À Universidade Estadual de Maringá, por ter contribuído na minha formação, fornecendo apoio técnico e estrutura.

Ao governo brasileiro pelo programa ID jovem que garante vagas gratuitas ou com desconto no sistema de transporte coletivo interestadual para jovens de baixa renda, possibilitando que eu viajasse até as coleções.

Ao meu orientador Cláudio Zawadzki pela amizade, confiança e todos os ensinamentos, sua experiência profissional e pessoal foram de grande valia para a execução deste trabalho.

Ao meu coorientador Ricardo Lourenço de Moraes pela amizade, aprendizado, conhecimento e oportunidades, sobretudo pela ideia de trabalhar com as cascavéis, me estimulando apesar de todos os desafios acerca do tema, além do auxílio na pesquisa.

À banca examinadora, Cláudio Zawadzki, Diego Santana e Evanilde Benedito pela disponibilidade e pelas contribuições. Bem como aos suplentes Felipe Siqueira Campos e Luiz Carlos Gomes.

Aos profissionais do Laboratório Especial de Coleções Zoológicas do Instituto Butantan pela amizade, estrutura, materiais e ensinamentos. Em especial ao Felipe Grazziotin, principalmente pela parceria e empréstimo de materiais; ao técnico Valdir José Germano pelo auxílio na metodologia, sendo seu apoio fundamental para a preparação dos hemipênis; à Flora Ortiz Roncolato pela hospedagem, auxílio na metodologia e discussões sobre os viperídeos; ao Francisco Luís Franco pelas discussões e fornecimento de referências; à Lívia Correia pela hospedagem e apoio técnico.

Aos profissionais da Universidade Estadual de Santa Cruz – BA (UESC), em especial Antônio Jorge Suzart Argôlo por me hospedar na sua casa juntamente a sua família, além de disponibilizar materiais e horários flexíveis para eu conseguir analisar os espécimes; ao Tadeu Medeiros e Juliana Alves pela amizade e apoio técnico.

Ao Hussam Zaher e Aline Benetti, curador e técnica do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de São Paulo (MZUSP).

Ao Paulo Passos, Manoela Voitovicz e Pedro Pinna, curador e técnicos do Museu Nacional (MNRJ).

Aos funcionários de coleções internacionais que me disponibilizaram materiais online, Olivier Pauwels (RBINS), Raffael Ernst (MTD), Rawien Jairam (NZCS), Daniela García Cobos (IAVH), Sheehy Coleman (FLMNH), Stevie Kennedy-Gold (CM), Eric Smith e Giulia

Pasquesi (UTA), Erica Ely (CAS), Amy Lathrop (ROM), Markus Auer (MTD), Dan Wylie (UIMNH), Marta Calvo (MNCN), Nicolas Vidal (MNHN), David A Kizirian e Lauren Vonnahme (AMNH), Elyse S. Freitas (OMNH) e Patrick Campbell (NHM). À Erica Mejlou do Museu de Evolução da Universidade de Uppsala pelas informações acerca do holótipo perdido. À Esther Dondorp (RMNH) por fornecer imagens e informações sobre o neótipo de *Crotalus durissus* e de outros espécimes extremamente difíceis de obter.

Ao Francisco Dal Vechio e Ilka Biondi pelas discussões a respeito do grupo.

Aos amigos Albedi Junior, César Alexandre, Rafael Benetti, Wellington Xavier e Yasmin Noris pelo empréstimo de equipamento fotográfico, tecidos para molecular, suporte na estatística, tradução de manuscritos e discussões acerca do tema.

Aos meus familiares e demais amigos pelo apoio durante este período de muito aprendizado. Em especial à Tomoko Otani e Raquel Otani por serem exemplos de mulheres fortes e determinadas, me motivando diretamente no desenvolvimento desta pesquisa.

“Qual é a maior lição que uma mulher pode aprender? Que desde o primeiro dia, ela sempre teve tudo o que precisa dentro de si mesma. Foi o mundo que a convenceu que ela não tinha.”

Rupi Kaur

Revisão taxonômica do complexo *Crotalus durissus* (Squamata: Viperidae)

RESUMO

O complexo *Crotalus durissus* é formado por 11 subespécies, sendo que seis destas ocorrem no Brasil. A descrição original de *C. durissus* foi feita por Linnaeus em 1758 e desde então, houve muita divergência a respeito da classificação taxonômica e distribuição geográfica dessa espécie. A ausência do holótipo, perdido desde 1828, o conturbado histórico taxonômico, e a grande sobreposição morfológica dificultou por muito tempo uma revisão abrangente. Aqui, analisamos a morfologia de cascavéis, considerando padrões e variações de manchas, coloração, contagem de escamas, medidas morfométricas e análise dos hemipênis. Focamos em populações do Brasil, considerando os biomas Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, áreas de ecótono, e outras ecorregiões da América do Sul, América Central e América do Norte. Através das descrições originais, literatura atual, e análises dos espécimes tombados em coleções zoológicas, verificamos a distribuição das populações, testando dimorfismo sexual e as possíveis variações e padrões dentro de cada subespécie e entre elas. As subespécies foram agrupadas morfológicamente pela NMDS em dois grandes grupos, grupo ao sul do rio Amazonas, composto por *C. d. durissus*, *C. d. ruruima* e *Crotalus vegrandis*, e ao norte, composto por *C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus*, *C. d. marajoensis* e *C. d. terrificus*. Considerando o neótipo proveniente do Suriname, definido em 2005 por Savage et al., o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica e as análises morfológicas com suporte estatístico, elevamos e redescrevemos as seguintes espécies *Crotalus durissus*, *Crotalus terrificus*, *Crotalus cascavella*, *Crotalus collilineatus*, *Crotalus marajoensis* e *Crotalus ruruima*. As principais características diagnósticas incluem extensão da faixa paravertebral, presença ou ausência do arco branco na supraocular, manchas na região anterior da cabeça, contagem de escamas dorsais e quantidade e distribuição dos espinhos pelo hemipênis. Uma chave de identificação é fornecida. Verificou-se que *C. durissus*, *C. marajoensis* e *C. ruruima* possuem distribuições mais restritas e menor tamanho amostral.

Palavras-chave: Dispersão. Espécies crípticas. Morfologia. Serpentes. Taxonomia. Veneno.

Taxonomic revision of the *Crotalus durissus* complex (Squamata: Viperidae)

ABSTRACT

Crotalus durissus complex is formed by 11 subspecies, which six occurs in Brazil. The original description of *C. durissus* was made by Linnaeus in 1758 and since then, there has been much disagreement regarding the taxonomic classification and geographical distribution of this species. The absence of the holotype, lost since 1828, the chaotic taxonomic history, and the morphological overlap impede a comprehensive taxonomic review for a long time. Here, we analyze the morphology of rattlesnakes, considering patterns and variations of spots, coloration, scales counting, morphometric measurements and analysis of hemipenis. We focus on Brazilian populations, considering the biomes Amazon, Caatinga, Cerrado, Atlantic Forest, ecotone areas, and other ecoregions of South, Central and North America. Through original descriptions, current literature, and analyzes of specimens listed in zoological collections, we verify the distribution of populations, testing sexual dimorphism and possible patterns and variations within and between subspecies. The subspecies were morphologically grouped by NMDS in two large groups, south of the Amazon River group, formed by *C. d. durissus*, *C. d. ruruima* and *Crotalus vegrandis*, and the north group, by *C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus*, *C. d. marajoensis* and *C. d. terrificus*. Considering the neotype from Suriname, defined in 2005 by Savage et al., the International Code of Zoological Nomenclature and the morphological analyzes with statistical support, we elevated and redescribed the following species *Crotalus durissus*, *Crotalus terrificus*, *Crotalus cascavella*, *Crotalus collilineatus*, *Crotalus marajoensis* and *Crotalus ruruima*. The main diagnostic characteristics include extension of the paravertebral stripes, presence or absence of a white arc in the supraocular scale, spots in the anterior region of the head, count of dorsal scales and quantity and distribution of hemipenial spines. An identification key is provided. We found that *C. durissus*, *C. marajoensis* and *C. ruruima* have more restricted distributions and smaller sample sizes.

Keywords: Cryptic species. Dispersion. Morphology. Snakes. Taxonomy. Venom.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica Herpetological Monographs. Disponível em: <<https://www.hljournals.org/userimages/ContentEditor/1490383789680/HLInstructionsforAuthors.pdf>>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
1.1	História natural	13
1.2	Histórico taxonômico	13
1.3	Filogenia	15
1.4	Importância médica	16
1.5	Conceito de espécie	16
2	METODOLOGIA	18
2.1	Material examinado	18
2.2	Análises morfológicas	19
2.3	Análises estatísticas	23
2.4	Mapa de distribuição	24
3	RESULTADOS	24
3.1	Padrão de coloração	24
3.1.1	Manchas na cabeça	24
3.1.2	Faixas	24
3.1.3	Losangos romboidais	27
3.2	Hemipênis	28
3.3	Análises estatísticas	29
3.3.1	NMDS	29
3.3.2	Morfologia dentro das subespécies	30
3.3.3	Morfologia entre as subespécies	31
3.3.4	Dimorfismo dentro das subespécies	39
3.4	Revisão morfológica	41
3.5	Mapa de distribuição	60
3.6	Chave de identificação	61
4	DISCUSSÃO	62
4.1	Taxonomia e ecologia do grupo	62
4.2	Filogenia	67
4.3	Dispersão por meio aquático	68
5	CONCLUSÃO	69
6	REFERÊNCIAS	71
	APÊNDICE A - Material Examinado: Morfologia externa	78
	APÊNDICE B – Material Examinado: Hemipênis	80
	APÊNDICE C – Tabelas	81
	APÊNDICE D - Figuras adicionais: Metodologia	84
	APÊNDICE E - Figuras adicionais: Resultado: Box plot	84

1 INTRODUÇÃO

1.1 História natural

Crotalus é um gênero com ampla distribuição geográfica, que vai desde desertos até regiões alagadas ou florestais (Place e Abramson 2004). Sua origem é proposta para a América do Norte, com posterior dispersão para a América Central e do Sul (Echeverrigaray et al. 2000). Atualmente são descritas 53 espécies (Uetz e Hallermann 2020), dentre elas *Crotalus durissus* Linnaeus 1758, restrita à América do Sul (Campbell e Lamar 2004). Essa espécie está distribuída amplamente, mas de forma descontínua pelo continente (Wuster et al. 2005), sendo encontrada até mesmo em regiões de altitude, como o Pico Naiguatá, na Venezuela (Lancini 1979).

Majoritariamente, *C. durissus* apresenta hábito terrícola e noturno (Marques et al. 2001), ocupa predominantemente áreas abertas, e também áreas antropizadas (Sant’anna e Abe 2007), como regiões florestais fragmentadas (Marques et al. 2001; Bastos et al. 2005). Esta espécie pode ainda dispersar através de inundações de rios (Klauber 1984), sendo eventualmente encontrada em regiões úmidas, como margens de mata de galerias e pântanos, e até mesmo em locais completamente alagados (Tozetti e Martins 2013). Tal aspecto estaria ligado ao fato de que estes animais selecionam microhabitats menos expostos ao sol durante o dia (Tozetti e Martins 2013).

A dieta de *C. durissus* consiste em sua maioria de roedores terrestres e pequenos marsupiais (Sant’anna e Abe 2007), porém pode também alimentar-se de aves (Vanzolini et al. 1980) e lagartos (Santos e Germano 1996; Hoyos e Almeida-Santos 2016).

1.2 Histórico taxonômico

Vanzolini e Calleffo (2002) fizeram uma ampla revisão literária sobre *C. durissus* e trazem inúmeras críticas às confusões feitas desde as primeiras descrições das espécies do gênero, como informações insuficientes e citações errôneas. A descrição de *Crotalus* (Linnaeus 1758) foi elaborada sobre uma série mista com espécimes de três espécies distintas, *Crotalus horridus*, *Crotalus dryinas* e *C. durissus*. Para *C. durissus* foi relatado somente o número de escamas ventrais, subcaudais, sexo e a localidade. Assim, a descrição original permitiria apenas a identificação para nível de gênero considerando os dias atuais (Vanzolini e Calleffo 2002).

Em 1768, o nome *Caudisona* foi sugerido para o gênero, cinco espécies foram descritas, *Caudisona terrifica*, *Caudisona durissa*, *Caudisona gronovii*, *Caudisona dryinus* e *Caudisona orientalis* (Laurenti 1768). Em 1801, *C. durissus* e *C. horridus* foram reconhecidas

para a América do Norte (Latreille 1801). Em 1802 ocorreram divergências a respeito de quantas espécies de *Crotalus* existiam e onde estariam, Shaw (1802) considerou quatro espécies, três delas para a América do Norte (*C. horridus*, *C. durissus* e *C. miliarius*) e *C. dryinas* para “América” (Vanzolini e Calleffo 2002). Daudin (1802) considerou as três descritas por Linnaeus, *C. durissus* e *C. miliarius* para a América do Norte e *C. horridus* para a América do Sul (Vanzolini e Calleffo 2002). Para Cuvier (1817), *C. horridus* deveria estar restrita à América do Norte e *C. durissus* à América do Sul, porém, o autor não fornece explicações no artigo (Vanzolini e Calleffo 2002). Merrem (1820) citou cinco espécies, *C. miliarius* para os Estados Unidos, *C. durissus* para o México e América do Sul, *C. atricaudatus* e *C. dryinas* para a América do norte, e *C. rhombifer* para “América” (Vanzolini e Calleffo 2002). Wied (1821) fez o primeiro trabalho sobre uma cascavel do Brasil, sob o nome de *C. horridus* (Vanzolini e Calleffo 2002). Em 1824, *Crotalus cascavella* Wagler 1824 é descrita, os dados incluem padrões de coloração, forma da cabeça, e contagem de escamas. Cope (1859) baseou sua definição de *C. durissus* em um espécime do México e três do Suriname, e em 1887 o autor considera *C. cascavella* sinônima de *C. terrificus* (Vanzolini e Calleffo 2002).

Nos anos seguintes, muitos autores divergiram opiniões sobre *C. durissus* e *C. d. terrificus*. Ihering (1911) usou o nome *C. terrificus* quando descreveu os padrões de coloração das cascavéis do estado de São Paulo. Amaral (1926) propôs dois nomes para *C. terrificus* baseado nas variações de coloração, *C. collirhombeatus* para os estados do Piauí, Ceará e Bahia, e *C. collilineatus* para os estados de Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Mato Grosso, Paraná e Rio Grande do Sul. Hoge (1966) propôs que *C. collilineatus* fosse considerada subespécie de *C. durissus*, definindo um lectótipo proveniente do estado de Mato Grosso, também descreve duas novas subespécies, *Crotalus durissus marajoensis* e *Crotalus durissus ruruima*, e considera o México como localidade tipo para *C. d. durissus*. Klauber (1972) tentou elucidar algumas problemáticas taxonômicas envolvendo o gênero *Crotalus* e a espécie *C. durissus*, e também define *C. d. durissus* para o México. McCranie (1992) apresentou padrões de coloração, contagem de escamas, e diferenças básicas entre as subespécies, e mantém *C. d. durissus* para o México. Campbell e Lamar (2004) fizeram uma revisão de *C. durissus*, 11 subespécies são reconhecidas para a América do Sul, *C. durissus* é restringida ao continente, *C. simus* é atribuída à população do México, e *C. d. dryinas* é sinonimizada com *C. d. durissus*. Baseado neste trabalho, Savage et al. (2005) definem um neótipo do Suriname para *C. durissus*, visto que o holótipo estava perdido (Klauber 1972). Considerando esse conturbado histórico taxonômico, é possível notar muita divergência a

respeito das nomenclaturas e localidades das diferentes populações de *C. durissus* ao longo dos anos. De forma que há muito material, mas poucas análises integrativas envolvendo a espécie. O que evidencia a urgência para uma revisão.

Atualmente, são reconhecidas seis subespécies para o Brasil (Costa e Bérnils 2018; Uetz e Hallermann 2020), *C. d. cascavella* nos estados do Maranhão, Ceará, Piauí, Pernambuco, Alagoas, Rio grande do Norte e Bahia (Uetz e Hallermann 2020); *C. d. collilineatus* no Mato Grosso, Goiás, Minas Gerais e São Paulo (Uetz e Hallermann 2020); *C. d. marajoensis* na Ilha de Marajó – Pará (Uetz e Hallermann 2020); *C. d. terrificus* que além de estar no Brasil, do Rio Grande do Sul ao Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Rondônia, Amazonas e Pará (Melgarejo 2003), também ocorreria no Uruguai, Argentina, Paraguai, Peru e Bolívia (Uetz e Hallermann 2020); *C. d. ruruima* com distribuição no monte Roraima, nos limites entre Brasil e Venezuela (Hoge 1966); e *C. d. durissus*, que ocorre na Guiana, Guiana Francesa e Suriname, e supostamente também no Amapá (Costa e Bérnils 2018).

1.3 Filogenia

Seguindo trabalhos moleculares, *C. durissus* seria um complexo de espécie (Wuster et al. 2005; Carbajal-Márquez et al. 2020), cujo populações sul americanas estariam filogeneticamente relacionadas (Wuster et al. 2005). Para Wuster et al. (2005), as populações ao sul do rio Amazonas apresentariam padrão filogeográfico mal definido, e as subespécies *C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus* e *C. d. terrificus* deveriam ser sinonimizadas. Porém os autores não analisaram a morfologia.

Para Carbajal-Márquez et al. (2020) o complexo *C. durissus* seria formado por dois grandes clados, o clado norte, representado pelas espécies *C. ehecatl*, *C. culminatus* e *C. mictlantecuhtli* restritas ao México, e o clado sul (sul do México a América do Sul), representado por *C. durissus* para América do Sul, e *C. simus* e *C. tzabcan* para o México e América Central. Os autores identificaram três principais linhagens para a América do Sul, *C. d. cumanensis* (*C. d. cumanensis* e *C. d. unicolor*), *C. d. vegrandis* (*C. d. cumanensis* - La Guaira e *C. d. vegrandis*) e *C. d. durissus* (*C. d. durissus*, *C. d. ruruima* e *C. d. terrificus*). De forma que, *C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus* e *C. d. terrificus* estariam intimamente relacionadas a *C. d. durissus* e *C. d. ruruima*, porém com baixa resolução genética (Carbajal-Márquez et al. 2020). Segundo os autores, esses dados corroboram com o padrão apresentado por Wuster et al. (2005), porém não sequenciam novas amostras para as populações sul americanas, também não realizam análises morfológicas e utilizam as identificações incorretas disponíveis no Genbank. Carbajal-Márquez et al. (2020) evitam propor

reclassificações para as populações da América do Sul, devido à falta de evidências adicionais, amostras chave, polimorfismo dos caracteres morfológicos e ausência de uma revisão abrangente.

1.4 Importância médica

Considerando a área médica, devido ao potente veneno de *C. durissus* (Place e Abramson 2004), há uma gama de trabalhos a respeito das variações desse veneno (Chávez-Olórtegui 1997; Saravia et al. 2002; Boldrini-França et al. 2010; Calvete et al. 2010), especialmente de *C. d. terrificus* (Biondo et al. 2004; Marchi-Salvador et al. 2008; Oliveira et al. 2009; Bandeira et al. 2017; Costa et al. 2018; Freitas et al. 2018).

Na década de 60, as subespécies eram diferenciadas quanto ao veneno, sendo relatada a presença/ausência de crotamina e coloração do veneno (Hoge 1966). Atualmente, muitos trabalhos têm ligado a presença de crotamina ao veneno de *C. d. terrificus* (Toyama et al. 2000; Rádis-Baptista et al. 2003; Coronado et al. 2013; Dietz et al. 2018). Porém, há uma certa divergência a respeito das composições em relação às diferentes populações. Segundo Lourenço-JR et al. (2013), o veneno de *C. d. terrificus* é altamente variável, podendo apresentar diferentes atividades e concentrações de compostos de acordo com sexo, idade, clima, intervalo de extração e dieta. E pode apresentar crotamina ou não (Barrio e Brazil 1951; Lourenço-JR et al. 2013). Todavia, Carvalho et al. (2019) analisaram os venenos de diferentes populações brasileiras e encontraram distinções considerando *C. d. collilineatus*, *C. d. terrificus* e *C. d. cascavella*. Os autores trazem que a crotamina não esteve presente no veneno de *C. d. cascavella*, e que somente os venenos de *C. d. cascavella* e *C. d. terrificus* apresentaram atividade da fosfolipase (Carvalho et al 2019). *Crotalus d. terrificus* foi a única que não apresentou L-aminoácido oxidase, e somente *C. d. collilineatus* e *C. d. cascavella* aumentaram o tempo de atividade da protrombina (TAP) e tempo de tromboplastina parcial ativada (TAPP, relacionadas com a tendência de coagulação do sangue) (Carvalho et al. 2019). Ou seja, os autores concluem que é possível diferenciar a ação local e sistêmica dos venenos de acordo com as subespécies. O que levanta questionamentos acerca da opinião de que essas subespécies deveriam ser sinonimizadas.

1.5 Conceito de espécie

Delimitação de espécie é um conceito muito discutido e problemático dentro da biologia (Nelson 2003; Wilkins 2003; Kutschera 2004; De Queiroz 2007). Para alguns pesquisadores, o conceito de espécie só é válido se for possível definir o que é a espécie e como reconhecê-la (De Pinna 1999). Por sua vez, De Queiroz (2007) defende que é

praticamente impossível para os humanos reconhecer certas espécies apenas olhando para elas. Conceitos como espécie por isolamento geográfico, isolamento reprodutivo, diferenciação morfológica, ecológica e genética atuam como caracteres secundários provenientes da especiação (De Queiroz 2007), sendo formas de expressar informações sobre a evolução.

Considerando um conceito mais amplo, espécie não seria uma linhagem inteira de uma metapopulação, mas sim um segmento desta, de forma que espécies originam outras espécies, formando distintas linhagens com traços distintos, que vão se expressando em tempos diferentes, e durante a especiação, conforme as espécies vão divergindo, traços fenotípicos e/ou ecológicos vão sendo expressados mais cedo ou mais tarde (De Queiroz 2007). Esse conceito corrobora que zonas cinzentas sejam criadas, e assim, os pesquisadores não conseguem entrar num acordo de fato, pois adotam diferentes visões sobre quando aquela população em questão se diferenciou em nível de espécie ou não. De forma que, alguns assumem a espécie em uma etapa mais recente da divergência, e outros em etapas mais tardias, ou mesmo que julgam que certos traços são mais ou menos importantes na hora da delimitação (De Queiroz 2007).

Alguns autores defendem que os pesquisadores deveriam se concentrar mais em estimar a diversidade a qualquer nível hierárquico sob a pergunta ‘quais padrões de evolução ocorrem e o que eles dizem sobre a diversificação evolutiva’ e não ‘quais ou quantas espécies são’, pois seria inviável esperar que apenas um táxon conte toda a história evolutiva de um grupo (Willis 2017). Porém, o conceito de espécie não tem apenas o papel de contar a história evolutiva, mas também assegurar táticas conservacionistas por exemplo. De forma que, espécies diferentes precisam de estratégias diferentes de conservação (Bickford et al. 2007). Seguindo essa linha de pensamento, é válido avaliarmos as diferenças presentes no complexo *C. durissus*, considerando suas variações morfológicas, moleculares, ecológicas e químicas (veneno).

Ainda que *C. durissus* seja uma espécie muito estudada e possua ampla distribuição geográfica, devido o conturbado histórico taxonômico, identificações incorretas das subespécies e alto polimorfismo de caracteres morfológicos, há problemas consideráveis para uma revisão abrangente. Este trabalho tem como objetivo realizar análises morfológicas integrativas, com enfoque nas subespécies brasileiras *C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus*, *C. d. marajoensis*, *C. d. ruruima* e *C. d. terrificus*, provenientes dos biomas Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga e áreas de ecótono, e em *C. d. durissus*, proveniente do Suriname, visando entender o que seria a espécie *C. durissus*, quais suas principais

características morfológicas, e qual seria sua distribuição geográfica, baseado no neótipo definido por Savage et al. (2005). E também analisar os padrões e variações dentro do grupo como um todo, verificando a possibilidade de elevar e redescrever espécies distintas, e delimitar as potenciais distribuições. Contribuindo assim, não só para a taxonomia do grupo, mas também para outras áreas, considerando principalmente a importância ecológica e médica dessa espécie.

2 METODOLOGIA

2.1 Material examinado

Analizamos 242 espécimes (Apêndice A), 201 provenientes de análise física nas coleções do Instituto Butantã (IBSP), Museu Nacional (MNRJ), Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz (MZUESC) e Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). E 41 provenientes de material *online* fornecidos por coleções internacionais, sendo estas, *California Academy of Sciences* (CAS), *Carnegie Museum* (CM), *Florida Museum of Natural History* (FLMNH), *Colección de Reptiles del Instituto Alexander von Humboldt* (IAVH), *Museum of Comparative Zoology* (MCZ), *Museo Nacional de Ciencias Naturales* (MNCN), *Museum National d'Histoire Naturelle* (MNHN), *Museum für Tierkunde* (MTD), *Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History* (OMNH), *Royal Belgian Institute of Natural Sciences* (RBINS), *Nationaal Natuurhistorisches Museum, Leiden* (RMNH.RENA), *Royal Ontario Museum* (ROM), *University of Illinois Museum of Natural History* (UIMNH) e *University of Texas at Arlington, Amphibian and Reptile Diversity Research Center* (UTA).

Selecionamos os indivíduos pertencentes a cada subespécie de acordo com a localidade dos holótipos, analisando os biomas que estes se encontram. De acordo com a disponibilidade dos materiais nas coleções, também foram analisados indivíduos provenientes de outras regiões da América do Sul, América Central e América do Norte, a fim de comparações visuais e/ou estatísticas, incluindo Argentina, Bolívia, Colômbia, Costa Rica, El Salvador, Estados Unidos, Guatemala, Honduras, México, Paraguai e Venezuela. As localidades dos espécimes foram baseadas nos registros de campo das coleções, e as coordenadas foram obtidas no software Google Earth Pro (2019). A extensão dos biomas seguiu os dados atuais do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE 2019). As comparações morfológicas foram feitas com as descrições originais (Linnaeus 1758; Laurenti 1768; Wagler 1824; Amaral 1926; Hoge 1966) e outras literaturas atuais sobre a espécie (Klauber 1972; McCraine 1986; Campbell e Lamar 2004; Savage et al 2005). A definição de

espécie seguiu De Queiroz (2007), que considera os caracteres secundários como evidências para se ter linhagens distintas.

2.2 Análises morfológicas

Medidas foram realizadas com o auxílio de uma fita métrica e paquímetro digital, considerando comprimento rostro-cloacal (CRC), comprimento da cauda (CCA), comprimento da cabeça (CC), largura da cabeça (LC), diâmetro começo do corpo (DCC), diâmetro meio do corpo (DMC), diâmetro final do corpo (DFC), distância ocular-rostral (DOR), distância frontal-rostral (DFR), distância interocular (DIO), distância internasal (DIN), distância ocular-boca (DOB), distância mental-ventral (DMV – entre a mental e a primeira ventral). Ainda foram tomados o formato do guizo (FGUIZO), comprimento do guizo (CGUIZO – da base do primeiro gomo até o ápice do último gomo), quantidade de gomos por guizo (GOMOS), e largura (LGOMO) e comprimento do gomo (CGOMO – estes foram baseados no primeiro ou segundo gomo).

As descrições dos caracteres morfológicos e nomenclatura seguiram Klauber (1972) e Carrasco et al. (2010), adaptados de acordo com a necessidade. Verificamos as escamas dorsais em três regiões do corpo, a contagem foi feita “em V”, ou seja, contando a primeira escama dorsal em contato com a ventral, de forma ascendente e na diagonal em sentido a região medial (coluna), depois descendo na diagonal em sentido a outra dorsal em contato com a ventral, escamas dorsais começo do corpo (DC – cerca de um palmo do final da cabeça), escamas dorsais meio do corpo (DM – região medial entre cabeça e cloaca), e escamas dorsais final do corpo (DF – cerca de quatro dedos antes da cloaca), escamas ventrais, escamas subcaudais (SUBC), escama cloacal, escama rostral, supralabiais direita (SLD) e esquerda (SLE), infralabiais direita (ILD) e esquerda (ILE), escama rostral, pré oculares (PREOC), pós oculares (POSOC), suboculares (SUBOC), supraoculares, intersupraoculares (ISO – região frontal, ou seja, região central entre as supraoculares, escamas em contato com as cantais, excluindo as escamas maiores que partem da extremidade posterior das supraoculares), interocular-labial (IOL – fileira vertical da região medial da ocular), loreais, cantais, intercantais (IC – região pré frontal), interictais (ITR), pré nasais (PREN), nasais, pós nasais (POSN), internasais, gulares (uma fileira na vertical, da mentoniana à primeira ventral), mentonianas, pré foveais (PREF), pós foveais (POSF) e sub foveais (SUBF). Algumas das características morfológicas podem ser visualizadas nas figuras 1 e 2 e apêndice D.

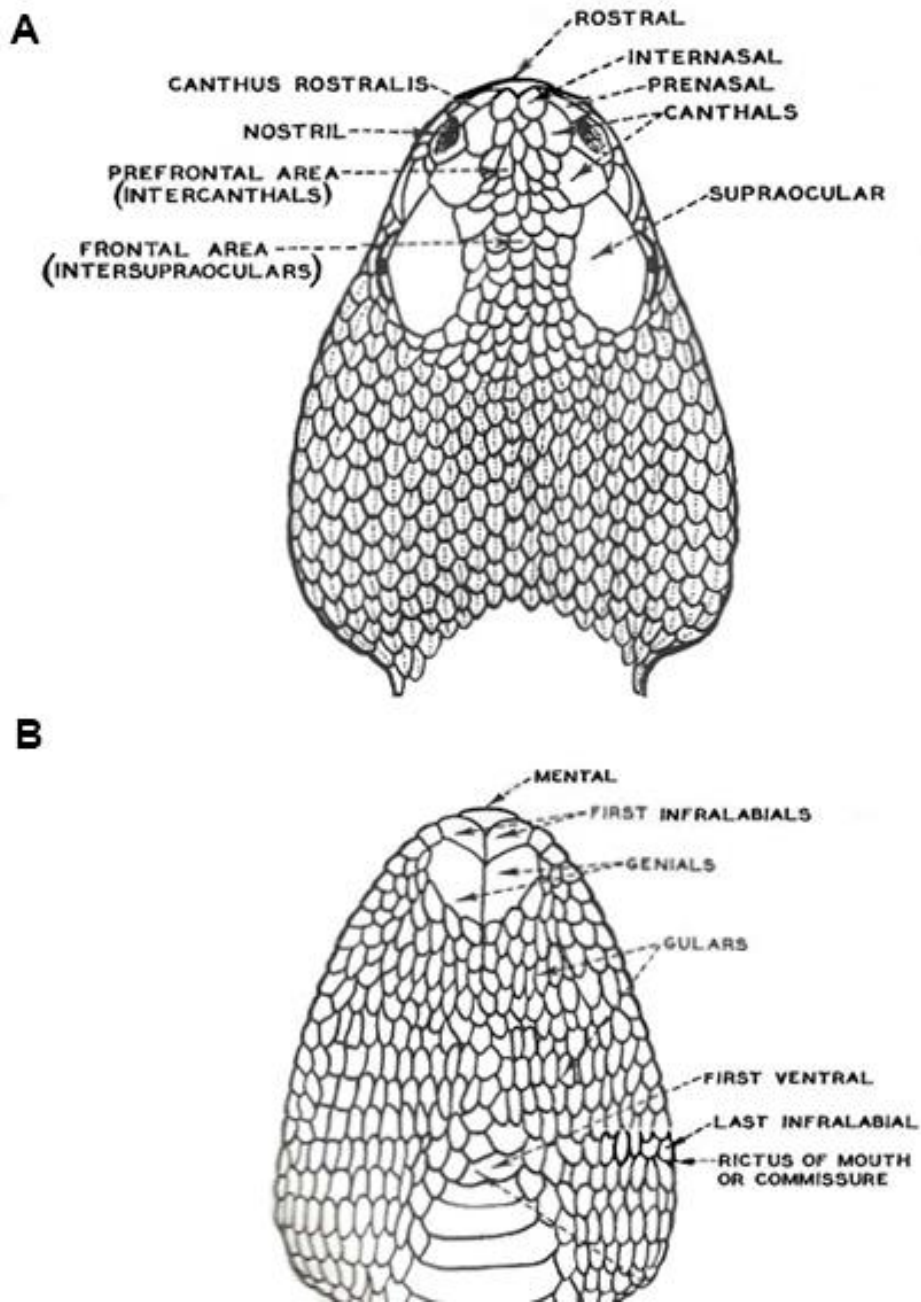


FIG. 1. —Nomenclatura da contagem de escamas em *Crotalus*, parte I. (A) Cabeça em vista dorsal. (B) Cabeça em vista ventral. Neste trabalho, genials = mentonianas. Figura retirada do livro “Rattlesnakes: their habits, life histories, and influence on mankind – Klauber, 1989”.

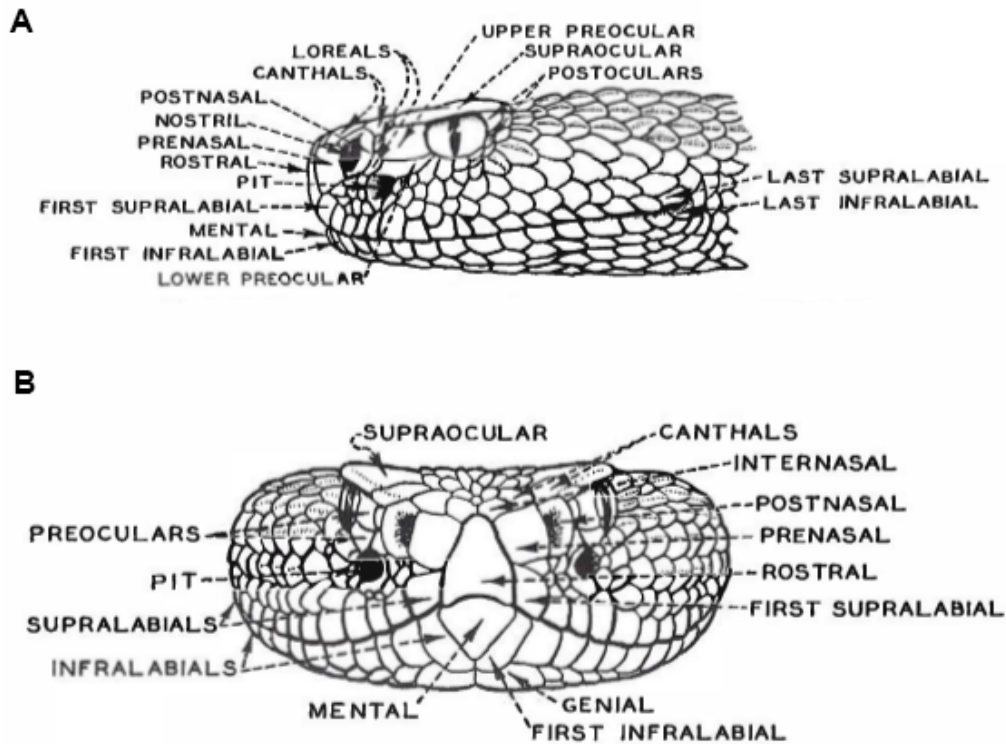


FIG. 2. —Nomenclatura da contagem de escamas em *Crotalus*, parte II. (A) Cabeça em vista lateral. (B) Cabeça vista de frente. Figura retirada do livro “Rattlesnakes: their habits, life histories, and influence on mankind – Klauber, 1989”.

Neste estudo, os padrões de coloração foram baseados apenas nos indivíduos adultos, seguindo Salomão e Almeida-Santos (2002) e Barros et al. (2012). Analisamos manchas na cabeça, considerando presença e ausência de faixa loreal e ocular, arco branco na supraocular, manchas escuras nas cantais, intercantais, supraoculares e intersupraoculares, estas manchas podem ser duplas e contínuas, formando um padrão “ninja” (Fig. 3). A distinção dessas manchas também foi avaliada, ou seja, se elas são contrastantes em relação a coloração de fundo. Também foi analisado comprimento das linhas paravertebrais, sendo estas curtas (até duas vezes o comprimento da cabeça), médias (duas a três vezes o comprimento da cabeça) ou longas (três a quatro vezes o comprimento da cabeça, ou mais) (Fig. 4). Além de quantidade e distinção dos losangos romboidais (o primeiro após a faixa paravertebral até a região da cloaca), manchas na cauda, coloração dorsal e coloração ventral. Foram realizados registros fotográficos do corpo e da cabeça de todos os indivíduos fixados, em posição ventral, dorsal e lateral para posteriores comparações de padrões e variações de coloração. Os padrões de coloração também foram baseados, quando possível, em fotografias de indivíduos vivos adultos. Alguns dos caracteres morfológicos considerando padrões de coloração podem ser visualizados na figura 3.

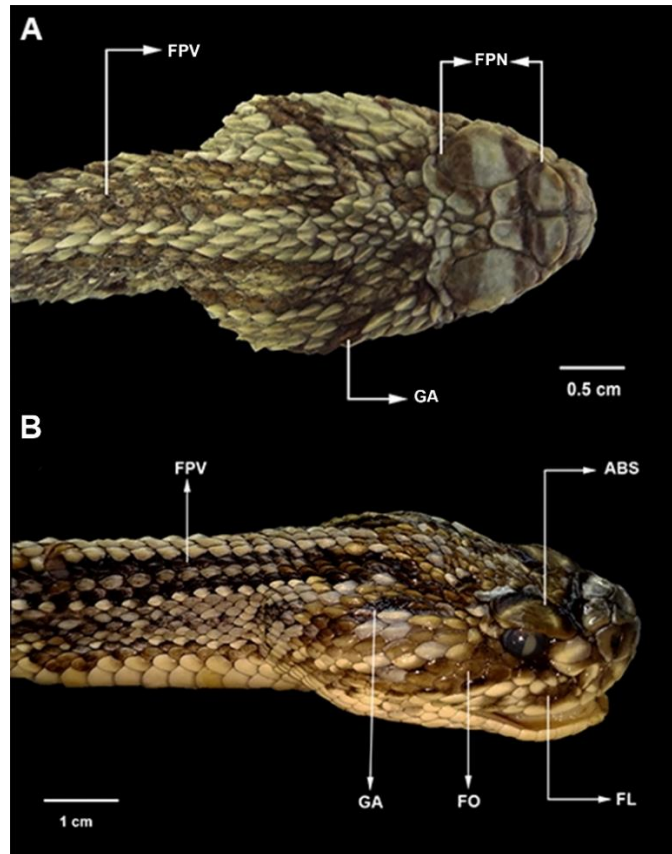


FIG. 3. —Padrão de manchas na cabeça. FPV = faixa paravertebral; FPN = faixa padrão “ninja”; GA = ganchos; ABS = arco branco na supraocular; FO = faixa ocular; FL = faixa loreal. (A) Cabeça em vista dorsal de *Crotalus durissus marajoensis* – IBSP18652. (B) Cabeça de *Crotalus durissus collilineatus* – MNRJ15353.

Para sexagem, seguimos o método para Viperidae (Bernarde 2012), que compara os diâmetros e comprimento da região caudal, logo abaixo da cloaca. Neste trabalho, espécimes com caudas mais curtas e menor número de subcaudais foram considerados fêmeas, caudas maiores e com maior número de subcaudais foram considerados machos.

A nomenclatura e metodologia para hemipênis seguiu Dowling e Savage (1960), Zaher (1999) e Jadin et al. (2010a). Preparamos 23 hemipênis provenientes da coleção do Instituto Butantan (Apêndice B). Os espécimes foram selecionados de acordo com a localidade e subespécie. A preparação seguiu Pesantes (1994), foram seccionados os hemipênis do lado direito, os mesmos foram evertidos, preenchidos com hidróxido de potássio, posteriormente inflados com vaselina sólida, corados com amarelo de alizarina, e conservados em álcool 70%. Avaliamos o comprimento total do hemipênis (CT), comprimento e largura do corpo do hemipênis, comprimento do lobo, espaçamento entre os lobos, porcentagem do lobo coberto por espinhos, distribuição dos espinhos (homogênea ou

heterogênea), e quantidade aproximada de espinhos. A observação dos caracteres foi realizada com um microscópio estereoscópico, e as medidas tomadas com auxílio do paquímetro digital.

2.3 Análises estatísticas

Verificamos a distância espacial entre as subespécies usando 41 variáveis morfométricas obtidas. Para isso, utilizamos um Escalamento Multidimensional não Métrico (NMDS) ordenando e atingindo o número de dimensões através do *R* de Person em uma máxima acurácia espacial. A adequação ideal é atingida de acordo com o número de dimensões com maior valor de *R*. O cálculo da variância é capturado por uma matriz de regressão a partir das distâncias originais (Bray-Curtis) e das distâncias finais da matriz (Euclidiana). Incluindo as subespécies *C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus*, *C. d. ruruima*, *C. d. terrificus*, *C. d. durissus*, e a espécie *Crotalus vegrandis*.

Realizamos Análise de Variância (ANOVA), testando 53 parâmetros (escamas e medidas), dentro de quatro subespécies (*Crotalus d. cascavella*; *C. d. collilineatus*; *C. d. ruruima*; *C. d. terrificus*), a fim de avaliar se as populações variaram de acordo com a biogeografia, que foi baseada na fitofisionomia do ambiente (Biomass brasileiros – IBGE 2019). Determinadas as subespécies, realizamos outra ANOVA, para verificar quais parâmetros variaram significativamente ($P < 0,05$) entre sete unidades taxonômicas (*C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus*, *C. d. durissus*, *C. d. marajoensis*, *C. d. ruruima*, *C. d. terrificus* e *C. vegrandis*). Para todos os parâmetros, foram testados Shapiro-Wilk para garantir os princípios de normalidade ($P > 0,05$) e Levene teste para homocedasticidade ($P > 0,05$). Para dados não normais, utilizamos Kruskal-Wallis. Considerando resultados significativos ($P < 0,05$), realizamos o teste de post-hoc TukeyHSD, a fim de verificar quais foram os grupos que diferiram, considerando $P_{adj} < 0,05$. Indicamos também as variações, bem como moda (*MO*), média (\bar{X}) e desvio padrão (\pm) para os parâmetros. Foram gerados gráficos Box-Plot dos parâmetros para inspeção visual das variáveis.

Para dimorfismo sexual, realizamos Teste T ($P < 0,05$) com escamas ventrais, subcaudais, comprimento rostro-cloacal e caudal, para as subespécies que apresentaram tamanho amostral suficiente, incluindo *C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus*, *C. d. ruruima* e *C. d. terrificus*. Devido baixo tamanho amostral, não foi possível testar dimorfismo para *C. d. marajoensis*, nem *C. d. durissus*.

As análises estatísticas foram feitas no programa R 3.5.3. (R Development Core Team 2017) com o pacote “vegan” (Oksanen et al. 2013).

2.4 Mapa de distribuição

A partir das coordenadas obtidas através dos espécimes examinados, após definir a distribuição dos grupos, fizemos um mínimo polígono convexo (o menor polígono no qual nenhum ângulo interno seja maior que 180° e que contenha todos os pontos de ocorrência) para obter a potencial extensão de ocorrência das subespécies analisadas (IUCN 2001). A extensão de ocorrência é definida como a área contida dentro do menor limite imaginário contínuo que possa ser traçado para englobar todos os pontos conhecidos, inferidos ou projetados da presença atual de uma espécie. O mapa e o mínimo polígono convexo foram realizados com o software ArcGis 10.4.1 (ESRI 2011).

3 RESULTADOS

3.1 Padrão de coloração

3.1.1 Manchas na cabeça

Para adultos de *C. d. cascavella*, populações da Caatinga apresentaram manchas suaves nas cantais. Espécimes de regiões de ecótono, podem apresentar manchas mais escuras, mais distintas. *Crotalus d. collilineatus* foi a subespécie que apresentou mais variações quanto às manchas na região anterior da cabeça. Muitos indivíduos possuem arco branco na supraocular, porém este é pouco distinto, também podem apresentar uma faixa escura nas cantais. *Crotalus d. marajoensis* possui o padrão mais distinto dentre as subespécies brasileiras. Aqui chamaremos de padrão “ninja”, composto por duas faixas largas, marrons, que marcam as extremidades das supraoculares e cantais (Fig. 20B). Estas faixas são separadas pela coloração de fundo de tonalidade quase creme. *Crotalus d. ruruima* é a subespécie que possui mais manchas na cabeça, sendo estas claras e escuras, que se distribuem pela região anterior e lateral da cabeça, formando um padrão de mosaico (Fig. 21). As faixas paravertebrais atingem as supraoculares e podem fundir uma a outra nessa região. Há uma mancha branca bem distinta na forma de arco ou seta na supraocular de todos os indivíduos analisados desta subespécie. *Crotalus d. terrificus* não apresenta manchas distintas na região anterior da cabeça (Fig. 17B). Populações de regiões de ecótono podem apresentar manchas escuras pouco distintas.

3.1.2 Faixas

As populações aqui analisadas apresentam duas faixas paravertebrais que se estendem geralmente pela região parietal e nugal. O comprimento, distinção e coloração destas faixas foi variável dentro das subespécies. No geral, populações de *C. d. cascavella* típicas da Caatinga apresentaram faixas paravertebrais curtas (Fig. 4B), cerca de uma ou duas vezes o

tamanho da cabeça, e podem ser distintas ou pouco distintas. Essas faixas se estendem da região nugal às escamas supraoculares, formando uma mancha com formato de gancho que parte em direção às laterais, e este pode ser distinto ou pouco distinto. Em termos de coloração, essas faixas são um pouco mais escuras que a coloração dorsal, e pode ou não serem margeadas por escamas mais claras que o fundo. Há duas faixas laterais na cabeça, de mesma coloração que a faixa paravertebral, uma que parte da região ocular, e uma da região loreal, esta é bem menos distinta, quase imperceptível em alguns indivíduos. Alguns espécimes provenientes de regiões de ecótono Caatinga-Mata Atlântica e Caatinga-Cerrado apresentaram faixas paravertebrais mais longas, que podem ser mais distintas ou não.

Crotalus d. collilineatus possui, geralmente, faixas paravertebrais longas (Fig. 4A), variando entre duas a quatro vezes o comprimento da cabeça. Populações típicas do Cerrado apresentam faixas bem distintas, sendo possível distinguir facilmente as duas, pois ambas são bem marcadas. Cada faixa apresenta cerca de três fileiras de escamas marrom escuro, margeadas externamente por uma fileira de escamas brancas, as duas faixas são separadas por uma ou duas fileiras de escamas aproximadamente da coloração do dorso. As faixas paravertebrais alcançam as supraoculares e, geralmente, formam os ganchos na região posterior da cabeça (dorsal). Estes ganchos podem estar presentes, mas desconectados da faixa, sendo menos distintos. Tanto a faixa ocular, quanto a faixa loreal são bem distintas. As populações das regiões de ecótono Cerrado-Mata Atlântica, Cerrado-Amazônia e Cerrado-Pantanal, podem não seguir esse padrão necessariamente, apresentando faixas mais claras (semelhantes à coloração de fundo).

Em *C. d. marajoensis* as faixas paravertebrais são distintas, geralmente individualizadas, se estende por duas ou três vezes o comprimento da cabeça, atingindo as supraoculares. Há formação do gancho. A faixa ocular e loreal são pouco distintas, faixa loreal quase imperceptível (Fig. 20A). A coloração de cada faixa paravertebral é marrom, composta por três fileiras de escamas, margeadas por escamas cremes, aproximadamente da mesma coloração de fundo.

Crotalus d. ruruima possui em sua maioria, faixas paravertebrais longas e bem distintas (Fig. 21C). As mesmas se estendem até as supraoculares, ocorrendo formação do gancho. O comprimento variou entre duas a quatro vezes o comprimento da cabeça. A coloração de cada faixa é marrom escura, composta por três ou quatro fileiras de escamas, margeadas de ambos os lados por uma fileira de escamas brancas, separadas pela coloração de fundo. Os ganchos também são escuros e margeados de escamas brancas, bem como as faixas ocular e loreal.

Em *C. d. terrificus*, considerando as populações de Mata Atlântica, na maioria dos indivíduos, as faixas paravertebrais praticamente se fundem, não sendo possível distinguir uma da outra com clareza. Estas se tornam fracas e indistintas conforme se aproximam da região frontal, não alcançando, assim, a supraocular. Não há formação clara de ganchos na região posterior da cabeça. Há as duas faixas laterais da cabeça (ocular e loreal) com a mesma coloração do dorso (Fig. 17A). As faixas são margeadas externamente por uma fileira de escamas claras. O comprimento é variável, podendo ser médias (Fig. 4C) ou longas, geralmente apresentam duas a três vezes o comprimento da cabeça. Populações das áreas de ecótono Mata Atlântica-Cerrado não apresentam necessariamente esse padrão, pois podem ter faixas mais distintas.

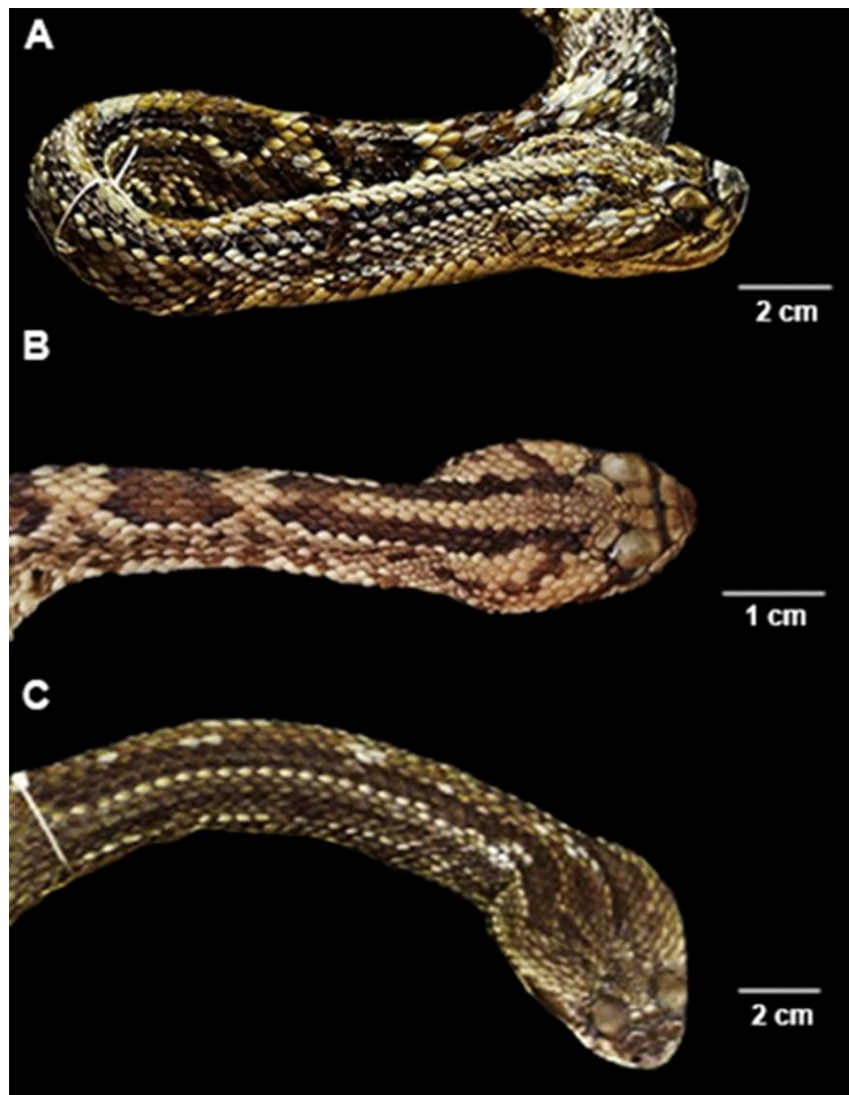


FIG. 4. —Extensão das faixas paravertebrais. (A) Faixa longa e distinta, *Crotalus durissus collilineatus* – MNRJ15353. (B) Faixa curta e distinta, *Crotalus durissus cascavella* – MNRJ17073. (C) Faixa média, pouco distinta, *Crotalus durissus terrificus* – IBSP85373.

3.1.3 Losangos romboidais

No geral, as populações brasileiras apresentam losangos centrais do final da faixa paravertebral até o final do corpo. De forma que esses losangos vão se tornando indistintos conforme se aproximam da cloaca. Nas regiões laterais do corpo, há semi losangos, que podem ou não tocar os losangos centrais, podendo formar um padrão de “x”. Em *C. d. cascavella* os losangos variaram entre 18–28 ($\bar{X} = 22 \pm 2,3$). A coloração destes, geralmente, é pouco contrastante do fundo, principalmente considerando material fixado (Fig. 18C). *Crotalus d. cascavella* apresenta, no geral, apenas dois tons de coloração, sendo uma fileira de escamas creme na parte externa e o centro marrom. Essa coloração, geralmente, é próxima da coloração de fundo, ou um pouco mais escura que o mesmo, e pode também apresentar uma fileira de escamas um pouco mais escuras que o centro do losango. *Crotalus d. collilineatus* variou entre 20–27 losangos ($\bar{X} = 23 \pm 1,8$). A coloração dos mesmos é bem contrastante, os losangos são distintos, fáceis de visualizar (Fig. 19C), apresenta, no geral, três tons de coloração. Estes tons são: uma fileira externa de escamas brancas; uma região intermediária bem escura, composta por cerca de uma fileira e meia / duas fileiras de escamas escuras; e um centro marrom, que pode ser mais claro, mais escuro ou equivalente à coloração de fundo. Geralmente a ponta das escamas do centro dos losangos apresentam pigmentações mais escuras. *Crotalus d. marajoensis* variou entre 23–27 losangos ($\bar{X} = 25 \pm 1,7$). Estes são bem destacados por serem mais escuros que a coloração de fundo, que é marrom claro, quase creme (Fig. 20C). Os losangos apresentam três tons de coloração, há uma fileira externa de escamas creme, pouco mais clara que a coloração de fundo, cerca de uma fileira/uma fileira e meia de escamas escuras, e o meio aproximadamente da mesma coloração de fundo. *Crotalus d. ruruima* variou entre 20–26 losangos ($\bar{X} = 22 \pm 1,8$). A coloração é razoavelmente contrastante (Fig. 21C), e também apresenta três tons de coloração: uma fileira externa branca ou creme; uma fileira e meia / duas fileiras escuras; e uma coloração central equivalente à coloração de fundo, que pode ser creme ou marrom escuro. A ponta das escamas do centro podem ser mais escuras. *Crotalus d. terrificus* variou entre 16–28 losangos ($\bar{X} = 23 \pm 2,5$). A coloração destes é pouco contrastante (Fig. 17C), ou seja, pouco distintos. Há, geralmente, duas tonalidades, uma fileira de escamas creme e o centro praticamente da mesma coloração de fundo (marrom escuro). Contudo, em alguns casos pode haver uma fileira intermediária um pouco mais escura.

3.2 Hemipênis

O hemipênis é profundamente bilobado, no qual os lobos apresentam maior comprimento que o tamanho do corpo do hemipênis. O sulco espermático pode partir da base ou do meio do corpo. No geral, os cálices se distribuem de forma homogênea da base do lobo até próximo ao ápice. Os espinhos são grandes nas laterais, e vão diminuindo de tamanho gradativamente em relação a região medial do corpo do hemipênis. O comprimento total, comprimento do corpo e comprimento do lobo apresentou variações, conforme maior o indivíduo, maior o comprimento total. Foi estimada a quantidade aproximada de espinhos do lobo direito, obtivemos valores significativos no teste T ($P = 0,003$). *Crotalus d. cascavella* apresentou maior quantidade de espinhos que *C. d. collilineatus* ($P_{adj} = 0,002$) e *C. d. terrificus* ($P = 0,01$), atingindo os princípios de normalidade e homocedasticidade. *Crotalus d. marajoensis* e *C. d. ruruima* não entraram nos testes, devido ao baixo tamanho amostral. Também foi possível notar que em *C. d. cascavella* esses espinhos sobem mais pelos lobos (Fig. 5C), enquanto que, nas outras subespécies se distribuem mais pelo corpo do hemipênis. Esses espinhos também aparentam ser mais desenvolvidos (maiores) que nas outras subespécies. O hemipênis de *C. d. marajoensis* possui espinhos mais espessos que as outras subespécies (Fig. 5E). Os ápices dos hemipênis de *C. d. marajoensis* e *C. d. ruruima* não everteram completamente. As variações podem ser vistas na tabela a seguir (Tabela 1).

TABELA 1.— Parâmetros analisados dos hemipênis de *Crotalus durissus* do Brasil. Comprimento total e comprimento do lobo em milímetros. QAE = quantidade aproximada de espinhos por lobo.

Subespécie	Comprimento total	Comprimento do lobo	QAE
<i>Crotalus d. cascavella</i>	27–68 ($\bar{X} = 44,6 \pm 21,07$)	17,4–52,8 ($\bar{X} = 23 \pm 4,24$)	52–86 ($\bar{X} = 65,2 \pm 10,98$)
<i>Crotalus d. collilineatus</i>	22–41,5 ($\bar{X} = 30,3 \pm 7,23$)	15–31 ($\bar{X} = 26 \pm 7,57$)	33–52 ($\bar{X} = 40,8 \pm 7,35$)
<i>Crotalus d. marajoensis</i>	46	31	59
<i>Crotalus d. ruruima</i>	26	16	58
<i>Crotalus d. terrificus</i>	27–63,9 ($\bar{X} = 33 \pm 7,93$)	15,4–45,24 ($\bar{X} = 18 \pm 1,41$)	35–60 ($\bar{X} = 46,6 \pm 10,91$)

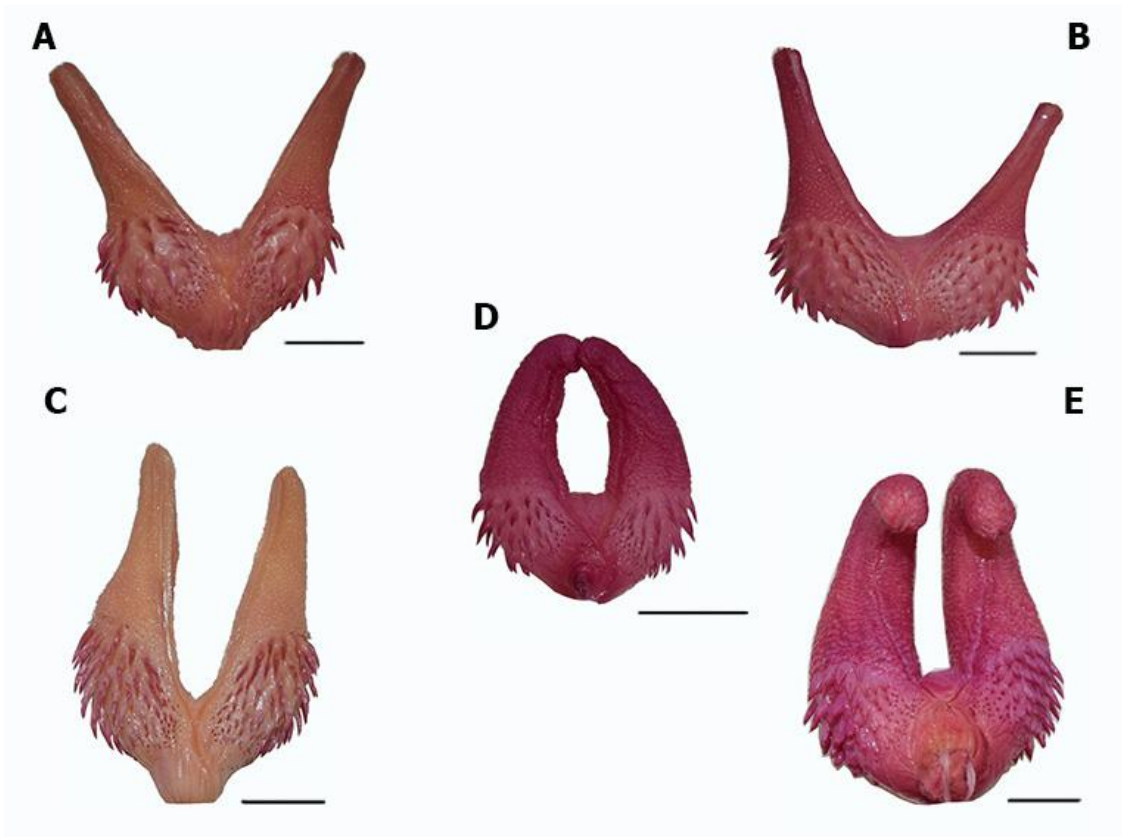


FIG. 5. —Face sulcada dos hemipênis de: (A) *Crotalus durissus terrificus* IBSP40398 – Canela, Rio Grande do Sul. CT = 4,17 cm. (B) *Crotalus durissus collilineatus* IBSP60114 – Dianópolis, Tocantins. CT = 4,14 cm. (C) *Crotalus durissus cascavella* IBSP90453 – Angicos, Rio Grande do Norte. CT = 4,36 cm. (D) *Crotalus durissus ruruima* IBSP90819 – Boa Vista, Roraima. CT = 2,43 (E) *Crotalus durissus marajoensis* IBSP18652 – Ilha do Marajó, Pará. CT = 4,52 cm. Escala 1 cm.

3.2 Análises estatísticas

3.3 NMDS

Os resultados de NMDS atingiram sua acurácia espacial em 5 dimensões ($r^2 = 1$ e $P < 0,001$). Através das características morfológicas analisadas, nossos dados mostram que as subespécies se separam espacialmente e geram dois grandes grupos (Fig 6); um grupo formado por *C. d. durissus*, *C. d. ruruima* e *C. d. vegrandis* e outro com *C. d. collilineatus*, *C. d. marajoensis*, *C. d. cascavella* e *C. d. terrificus*.

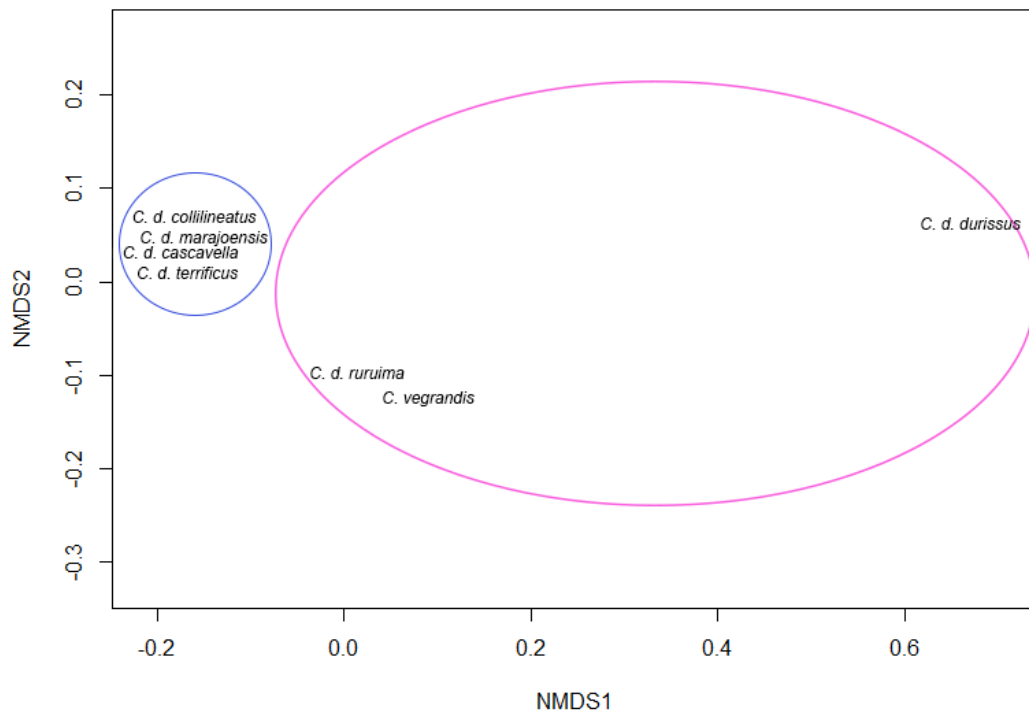


FIG. 6. —Análise NMDS mostrando agrupamento de acordo com a morfologia.

3.3.1 Morfologia dentro das subespécies

Considerando as subespécies com tamanho amostral suficiente, *C. d. cascavella* foi considerada para as populações da Caatinga. Os caracteres que diferiram entre Mata Atlântica-Caatinga foram intercantais ($P = 0,004$ e $P_{adj} = 0,011$), comprimento rostro-cloacal ($P = 0,018$ e $P_{adj} = 0,021$), comprimento da cabeça ($P = 0,003$ e $P_{adj} = 0,005$) e distância interocular ($P = 0,039$ e $P_{adj} = 0,055$). Comprimento do gomo do guizo variou entre indivíduos de áreas de ecótono-Caatinga ($P = 0,047$ e $P_{adj} = 0,032$).

Crotalus d. collilineatus foi considerada para as populações de Cerrado. Os caracteres que diferiram entre indivíduos provenientes de regiões de ecótono para o Cerrado foram, comprimento da cabeça ($P = 0,033$ e $P_{adj} = 0,089$) e distância internasal ($P = 0,03$ e $P_{adj} = 0,04$). Indivíduos da Amazônia diferiram dos indivíduos de ecótono para interictais ($P = 0,016$ e $P_{adj} = 0,034$), e em largura da cabeça (Kruskall com $P = 0,013$) para indivíduos do Cerrado ($P_{adj} = 0,027$) e Mata Atlântica = 0,008).

Crotalus d. ruruima foi considerada para as populações típicas do Lavrado (Boa Vista – RR e entorno), caracterizadas por comprimento rostro-cloacal (CRC) reduzido. Espécimes de regiões florestais, como Ilha de Maracá, apresentaram maior CRC ($P = 0,008$) e outros caracteres que diferiram foram, diâmetro começo do corpo ($P = 0,012$), diâmetro meio do

corpo ($P = 0,002$), diâmetro final do corpo ($P = 0,005$), comprimento da cabeça ($P = 0,007$), largura da cabeça ($P = 0,007$), largura do gomo ($P = 0,013$), distância ocular-rostral ($P = 0,003$), distância frontal-rostral ($P = 0,003$), distância internasal ($P = 0,005$), distância interocular ($P = 0,011$), distância ocular-boca ($P = 0,003$), e distância mentoniana-ventral ($P = 0,011$).

Crotalus d. terrificus foi considerada para as populações da Mata Atlântica. Estas diferiram das regiões de ecótono Mata Atlântica-Cerrado e Paraguai em escamas dorsais do começo do corpo ($P < 0,001$), no qual indivíduos do Paraguai diferiram significativamente daqueles da Mata Atlântica ($P_{adj} < 0,001$) e áreas de ecótono ($P = 0,001$). Suboculares variaram entre indivíduos da Mata Atlântica-ecótono ($P = 0,002$ e $P_{adj} = 0,018$). Indivíduos do Paraguai também variaram dos da Mata Atlântica para diâmetro do começo do corpo ($P = 0,034$ e $P_{adj} = 0,026$), diâmetro do final do corpo ($P = 0,015$ e $P_{adj} = 0,016$) e distância mentoniana-ventral ($P = 0,04$ e $P_{adj} = 0,006$).

As tabelas com os parâmetros significativos podem ser visualizadas no apêndice C.

3.3.2 Morfologia entre as subespécies

Definidas as subespécies, realizamos outra ANOVA para compará-las entre si. Atingindo os princípios de normalidade e homocedasticidade, os caracteres que variaram significativamente incluem escamas ventrais de machos ($P < 0,001$), no qual *C. d. durissus* diferiu de *C. d. cascavella* ($P_{adj} < 0,001$), de *C. d. collilineatus* ($P_{adj} = 0,002$) e de *C. d. terrificus* ($P_{adj} = 0,04$); subcaudais de machos ($P = 0,01$), *C. d. durissus* diferiu de *C. d. marajoensis* ($P_{adj} = 0,05$) e de *C. d. terrificus* ($P_{adj} = 0,02$); subcaudais de fêmeas ($P = 0,002$), *C. d. collilineatus* diferiu de *C. d. ruruima* ($P_{adj} = 0,007$) e de *C. d. terrificus* ($P_{adj} = 0,01$). Esses dados podem ser visualizados na figura 7. Também foram significativos infralabiais do lado direito ($P = 0,01$), *C. vegrandis* diferiu de *C. d. collilineatus* ($P_{adj} = 0,01$) e de *C. d. terrificus* ($P_{adj} = 0,05$); interictais ($P < 0,001$) (Fig. 8), *C. d. ruruima* diferiu de *C. d. cascavella* ($P_{adj} < 0,001$), de *C. d. collilineatus* ($P_{adj} = 0,004$), de *C. d. terrificus* ($P = 0,01$) e de *C. vegrandis* ($P < 0,001$), e *C. d. marajoensis* diferiu de *C. vegrandis* ($P_{adj} = 0,03$); quantidade de losangos no corpo ($P < 0,001$) (Fig.9), *C. d. durissus* diferiu de *C. d. cascavella* ($P_{adj} = 0,02$), *C. d. collilineatus* ($P_{adj} = 0,001$), *C. d. marajoensis* ($P_{adj} < 0,001$) e de *C. d. terrificus* ($P_{adj} = 0,01$).

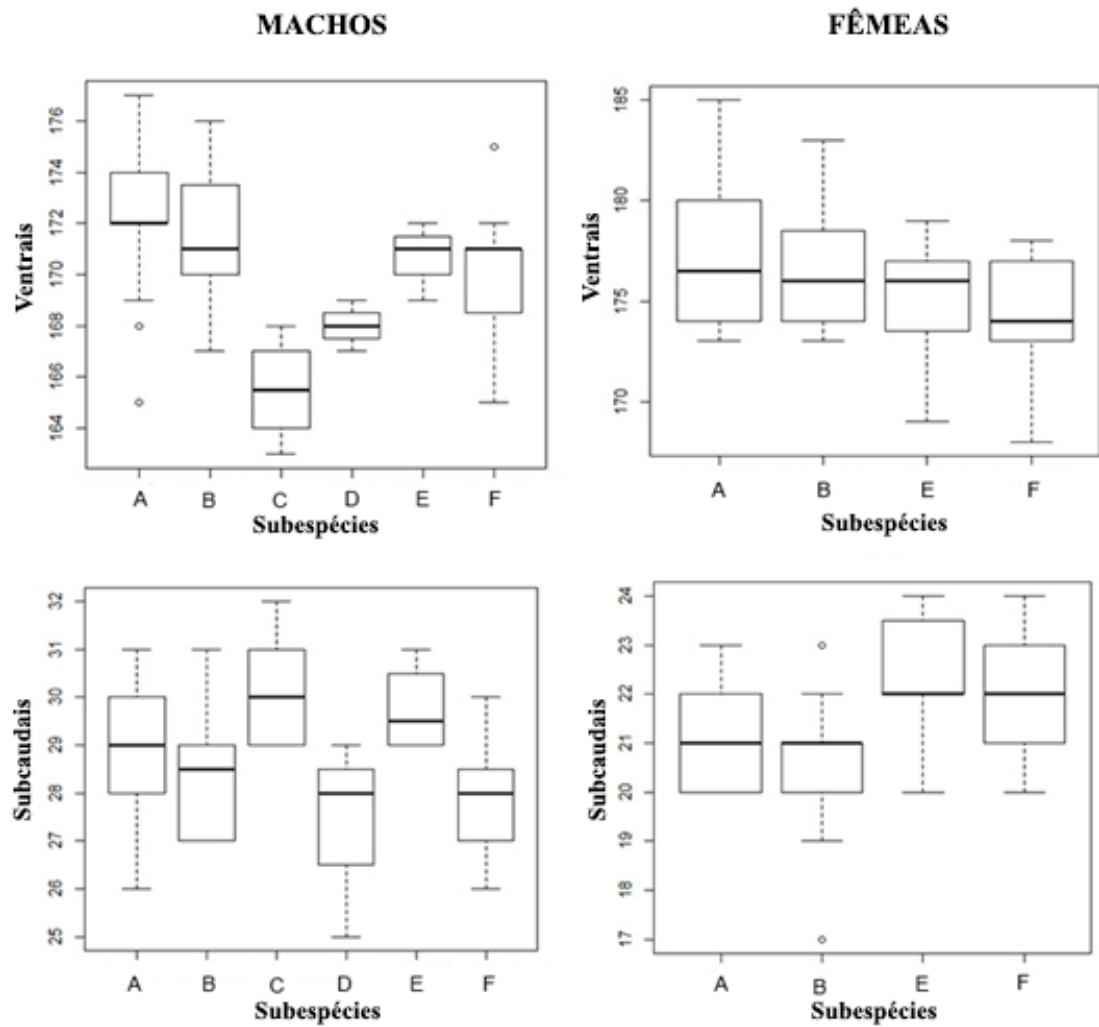


FIG. 7. —Variações das ventrais e subcaudais de acordo com as subespécies. A – *Crotalus durissus cascavella*; B – *Crotalus durissus collilineatus*; C – *Crotalus durissus durissus*; D – *Crotalus durissus marajoensis*; E – *Crotalus durissus ruruima*; *Crotalus durissus terrificus*.

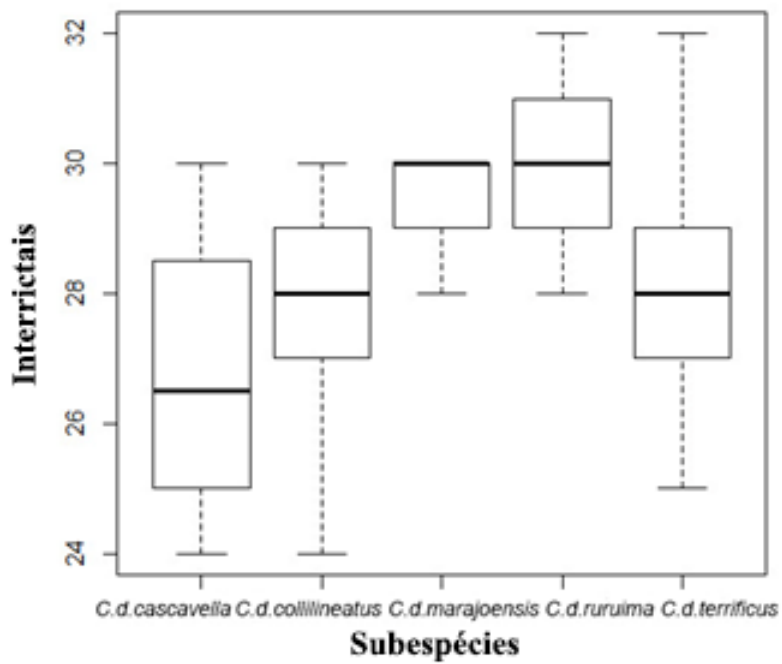


FIG. 8. —Variações nas escamas interictais. *Crotalus durissus cascavella* diferiu consideravelmente das outras subespécies.

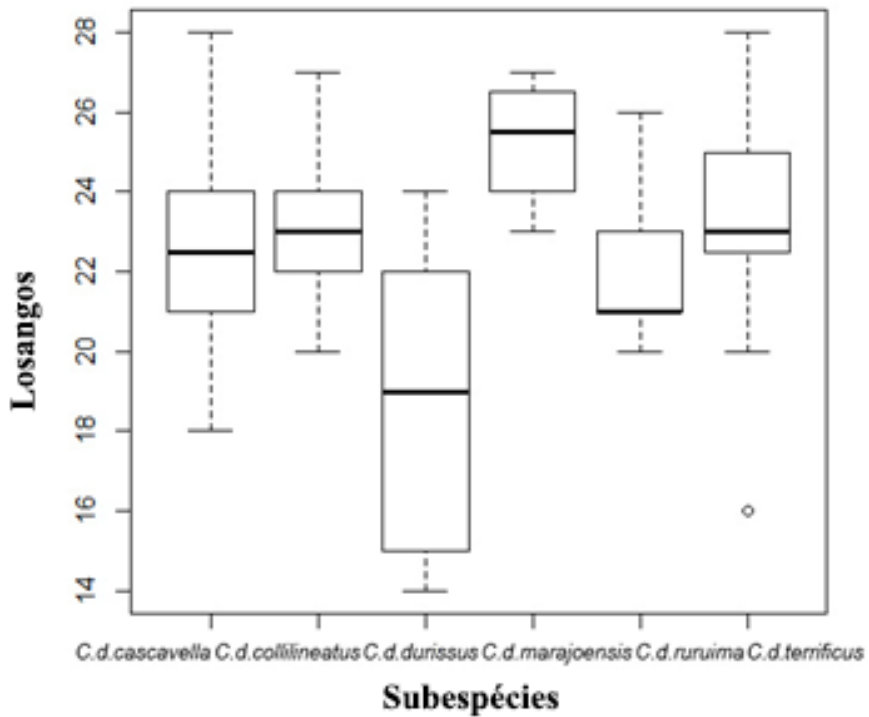


FIG. 9. —Quantidade de losangos pelo corpo nas subespécies brasileiras. *Crotalus durissus durissus* diferiu consideravelmente das outras subespécies.

Considerando as medidas para ANOVA, CRC ($P < 0,001$) (Fig.10), *C. d. ruruima* diferiu de *C. d. cascavella* ($P \text{ adj} < 0,001$), de *C. collilineatus* ($P \text{ adj} < 0,001$), e de *C. d. terrificus* ($P \text{ adj} < 0,001$); diâmetro final do corpo ($P < 0,001$), *C. vegrandis* diferiu de *C. d. cascavella* ($P \text{ adj} = 0,002$), de *C. d. collilineatus* ($P \text{ adj} = 0,003$) e de *C. d. terrificus* ($P \text{ adj} = 0,002$), e *C. d. ruruima* diferiu de *C. d. cascavella* ($P \text{ adj} = 0,04$) e de *C. d. terrificus* ($P \text{ adj} = 0,04$); comprimento da cabeça ($P < 0,001$) (Fig. 11), *C. vegrandis* diferiu de *C. d. cascavella* ($P \text{ adj} < 0,001$), *C. d. collilineatus* ($P \text{ adj} < 0,001$), *C. d. marajoensis* ($P \text{ adj} < 0,001$) e de *C. d. terrificus* ($P \text{ adj} = 0,02$), *C. d. cascavella* diferiu de *C. d. ruruima* ($P \text{ adj} = 0,004$) e *C. d. terrificus* ($P \text{ adj} = 0,005$), e *C. d. ruruima* diferiu de *C. d. collilineatus* ($P \text{ adj} < 0,001$); largura da cabeça ($P < 0,001$), *C. d. cascavella* diferiu de *C. d. terrificus* ($P \text{ adj} = 0,005$) e *C. vegrandis* ($P \text{ adj} = 0,01$), *C. d. collilineatus* também diferiu de *C. d. terrificus* ($P \text{ adj} = 0,003$), e *C. vegrandis* diferiu de *C. d. marajoensis* ($P \text{ adj} = 0,03$); largura do gomo do guizo ($P < 0,001$), *C. d. ruruima* diferiu de *C. d. cascavella* ($P \text{ adj} < 0,001$), *C. vegrandis* ($P \text{ adj} < 0,001$) e de *C. d. terrificus* ($P \text{ adj} = 0,01$), e *C. vegrandis* diferiu de *C. d. cascavella* ($P \text{ adj} < 0,001$), *C. d. collilineatus* ($P \text{ adj} = 0,004$) e de *C. d. terrificus* ($P \text{ adj} < 0,001$); comprimento do guizo ($P < 0,001$), *C. vegrandis* diferiu de *C. d. cascavella* ($P \text{ adj} < 0,001$), *C. d. collilineatus* ($P \text{ adj} = 0,04$) e de *C. d. terrificus* ($P \text{ adj} = 0,01$), e *C. d. cascavella* diferiu de *C. d. terrificus* ($P \text{ adj} = 0,01$); distância ocular-rostral ($P < 0,001$), *C. d. cascavella* diferiu de *C. d. ruruima* ($P \text{ adj} = 0,02$) e *C. vegrandis* ($P \text{ adj} < 0,001$), e *C. vegrandis* diferiu também de *C. d. collilineatus* ($P \text{ adj} < 0,001$) e *C. d. terrificus* ($P \text{ adj} < 0,001$); distância frontal-rostral ($P < 0,001$), *C. d. ruruima* diferiu de *C. d. cascavella* ($P \text{ adj} < 0,001$), *C. d. collilineatus* ($P \text{ adj} = 0,01$) e *C. d. terrificus* ($P \text{ adj} < 0,001$), e *C. vegrandis* também diferiu de *C. d. cascavella* ($P \text{ adj} < 0,001$), *C. d. collilineatus* ($P \text{ adj} < 0,001$) e de *C. d. terrificus* ($P \text{ adj} < 0,001$); distância mentoniana-ventral ($P < 0,001$), *C. d. collilineatus* diferiu de *C. d. ruruima* ($P \text{ adj} = 0,05$) e *C. vegrandis* ($P \text{ adj} < 0,001$), e *C. d. terrificus* também diferiu de *C. d. ruruima* ($P \text{ adj} = 0,01$) e *C. vegrandis* ($P \text{ adj} < 0,001$), *C. d. cascavella* diferiu de *C. vegrandis* ($P \text{ adj} = 0,002$).

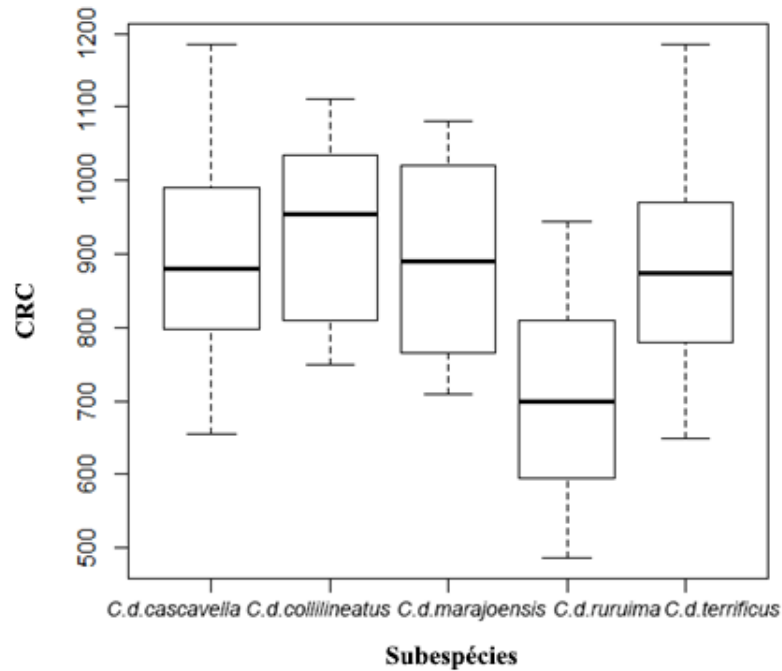


FIG. 10. —Comprimento rostro-cloacal (CRC) para as subespécies brasileiras. *Crotalus durissus ruruima* apresentando menor CRC, diferindo significativamente das demais. Medidas em milímetros.

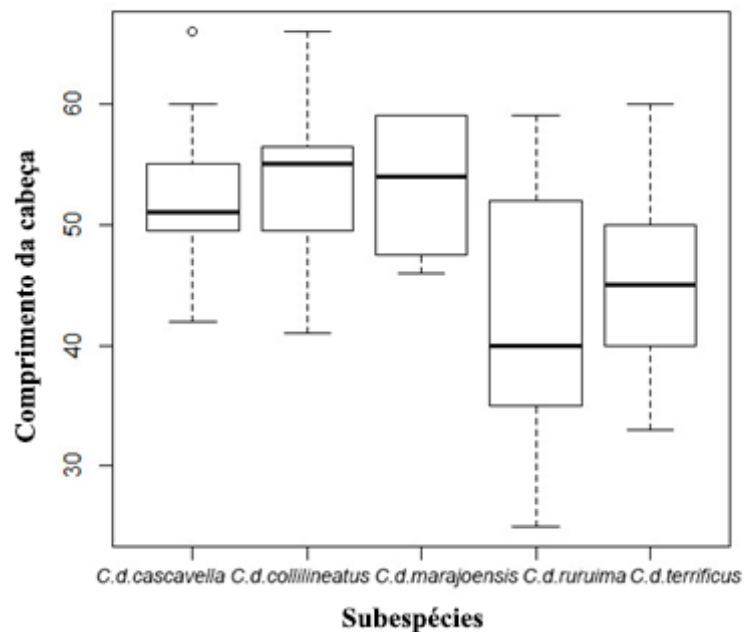


FIG. 11. —Comprimento da cabeça em milímetros. *Crotalus durissus cascavella*, *Crotalus durissus collilineatus* e *Crotalus durissus marajoensis* apresentando médias próximas.

Para os parâmetros que não atingiram normalidade, obteve-se valores significativos para escamas dorsais do começo do corpo ($P < 0,001$), *C. d. ruruima* diferiu de *C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus*, *C. d. marajoensis* e *C. d. terrificus* ($P_{adj} < 0,001$) e de *C. vegrandis* ($P_{adj} = 0,01$); escamas dorsais do meio do corpo ($P < 0,001$), *C. d. ruruima* diferiu de *C. d. collilineatus* e *C. d. terrificus* ($P_{adj} < 0,001$), de *C. d. cascavella* ($P_{adj} = 0,02$) e de *C. vegrandis* ($P_{adj} = 0,01$); escamas dorsais do final do corpo ($P = 0,006$), *C. d. terrificus* diferiu de *C. d. collilineatus* ($P_{adj} = 0,001$); interocular-labial ($P < 0,001$) (Fig. 12), *C. d. cascavella* diferiu de *C. d. collilineatus* ($P_{adj} = 0,004$), *C. d. durissus* ($P_{adj} = 0,01$), *C. d. marajoensis* ($P_{adj} = 0,02$) e de *C. d. ruruima* ($P_{adj} < 0,001$), e *C. vegrandis* diferiu de *C. d. durissus* ($P_{adj} = 0,05$), *C. d. marajoensis* ($P_{adj} = 0,03$) e *C. d. ruruima* ($P = 0,01$); intersupraocular ($P < 0,001$) (Fig. 13), *C. d. cascavella* diferiu de *C. d. collilineatus* ($P_{adj} < 0,001$), *C. d. durissus* ($P_{adj} < 0,001$), *C. d. ruruima* ($P_{adj} = 0,05$), *C. d. terrificus* ($P_{adj} < 0,001$) e de *C. vegrandis* ($P_{adj} = 0,01$); loreal ($P = 0,03$), *C. cascavella* diferiu de *C. d. collilineatus* ($P_{adj} = 0,02$); pré foveais ($P = 0,007$), *C. d. collilineatus* diferiu de *C. d. cascavella* ($P_{adj} = 0,03$) e *C. d. terrificus* ($P_{adj} = 0,01$). pós oculares ($P = 0,03$), *C. d. terrificus* diferiu de *C. d. collilineatus* ($P_{adj} = 0,01$); suboculares ($P < 0,001$), *C. d. durissus* diferiu de *C. d. cascavella* ($P_{adj} = 0,05$), *C. d. collilineatus* ($P_{adj} < 0,001$), *C. d. terrificus* ($P_{adj} = 0,01$), e *C. d. terrificus* diferiu de *C. d. collilineatus* ($P_{adj} = 0,02$).

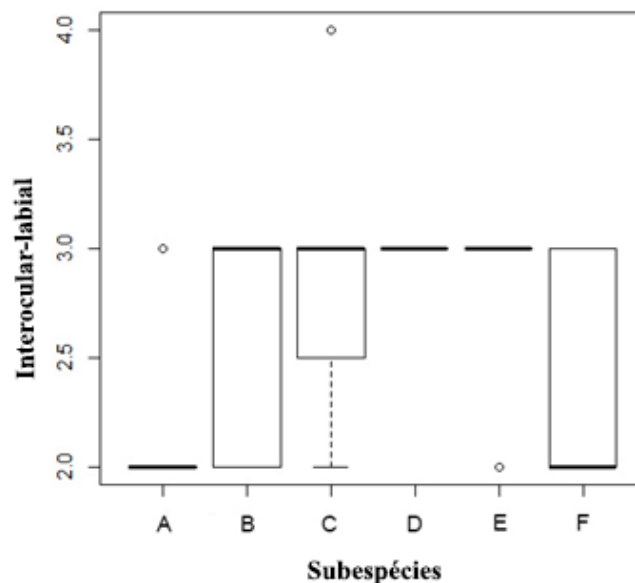


FIG. 12. —Variações nas escamas interocular-labial nas subespécies: A – *Crotalus durissus cascavella*; B – *Crotalus durissus collilineatus*; C – *Crotalus durissus durissus*; D – *Crotalus durissus marajoensis*; E – *Crotalus durissus ruruima*; F – *Crotalus durissus*

terrificus. *Crotalus durissus cascavella* diferiu consideravelmente das outras subespécies, apresentando duas fileiras de escamas.

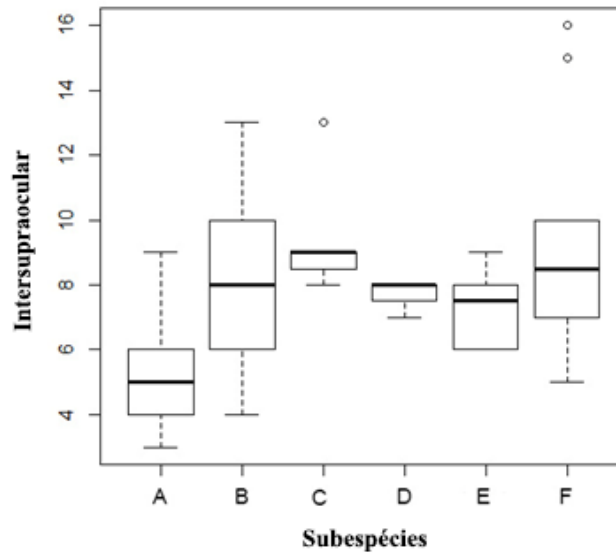


FIG. 13. —Variações nas escamas intersupraoculares nas subespécies: A – *Crotalus durissus cascavella*; B – *Crotalus durissus collilineatus*; C – *Crotalus durissus durissus*; D – *Crotalus durissus marajoensis*; E – *Crotalus durissus ruruima*; F – *Crotalus durissus terrificus*.

Para medidas, Kruskal-wallis os parâmetros que variaram significativamente foram diâmetro do começo do corpo ($P < 0,001$), *C. vegrandis* diferiu de *C. d. cascavella* ($P_{adj} = 0,001$), *C. d. collilineatus* ($P_{adj} < 0,001$) e *C. d. terrificus* ($P_{adj} < 0,001$), e *C. d. ruruima* diferiu de *C. d. collilineatus* ($P_{adj} = 0,002$) e *C. d. terrificus* ($P_{adj} = 0,02$); diâmetro do meio do corpo ($P = 0,02$), *C. vegrandis* diferiu de *C. d. cascavella* ($P_{adj} = 0,01$); comprimento da cauda das fêmeas ($P = 0,01$) (Apêndice E), *C. d. collilineatus* diferiu de *C. d. ruruima* ($P_{adj} = 0,03$) e *C. d. terrificus* ($P_{adj} = 0,04$), distância internasal ($P < 0,001$) (Fig. 14), *C. d. collilineatus* diferiu de *C. d. cascavella* ($P_{adj} < 0,001$), *C. d. marajoensis* ($P = 0,006$), *C. d. ruruima* ($P_{adj} < 0,001$), *C. d. terrificus* ($P_{adj} = 0,01$) e de *C. vegrandis* ($P_{adj} < 0,001$), e *C. d. terrificus* diferiu de *C. d. ruruima* ($P_{adj} = 0,05$) e *C. vegrandis* ($P_{adj} < 0,001$), *C. vegrandis* também diferiu de *C. cascavella* ($P_{adj} < 0,001$); distância interocular ($P < 0,001$) (Fig. 15), *C. d. collilineatus* diferiu de *C. d. cascavella* ($P_{adj} = 0,002$), *C. d. marajoensis* ($P_{adj} = 0,005$) e *C. vegrandis* ($P_{adj} < 0,001$), e *C. vegrandis* também diferiu de *C. d. terrificus* ($P_{adj} = 0,01$), distância ocular-boca ($P = 0,001$), *C. vegrandis* diferiu de *C. d.*

cascavella ($P_{adj} = 0,01$), *C. d. collilineatus* ($P_{adj} = 0,003$) e de *C. d. terrificus* ($P_{adj} = 0,005$).

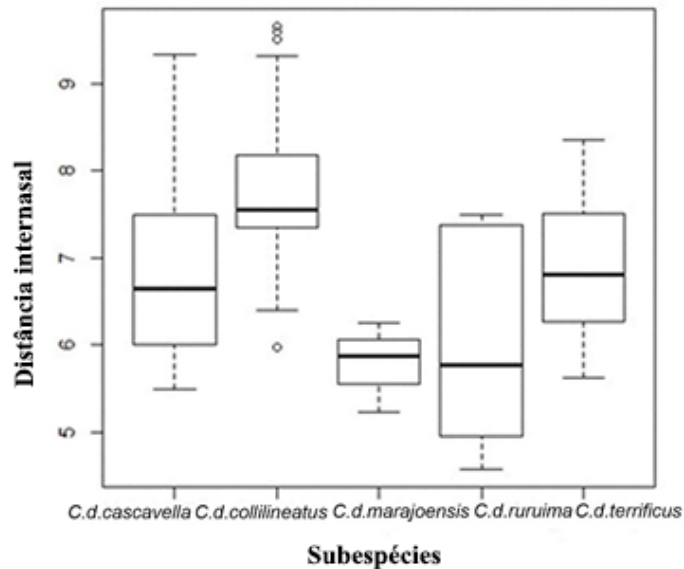


FIG. 14. —Distância internasal em milímetros. Médias de *Crotalus durissus cascavella*, *Crotalus durissus collilineatus* e *Crotalus durissus marajoensis* variaram consideravelmente uma em relação à outra.

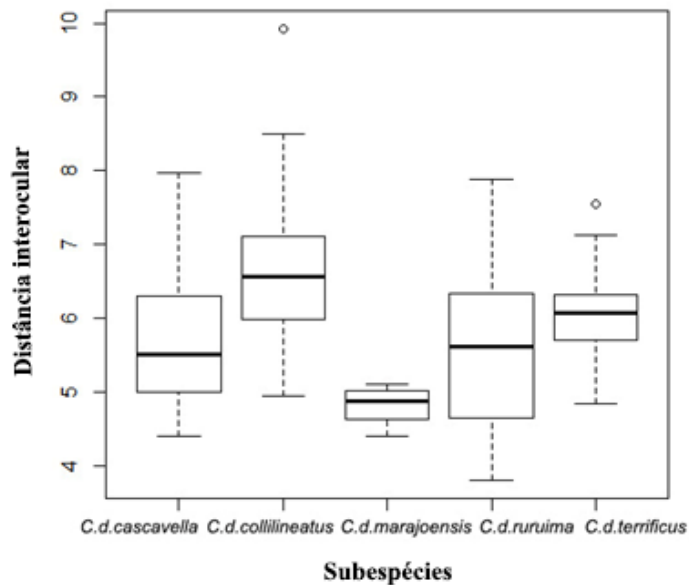


FIG. 15. —Distância interocular em milímetros. Médias de *Crotalus durissus cascavella*, *Crotalus durissus collilineatus* e *Crotalus durissus marajoensis* variaram consideravelmente uma em relação à outra.

3.3.3 Dimorfismo dentro das subespécies

Comprimento rostro-cloacal não foi significativo para nenhuma das subespécies testadas. O Teste T respeitou os princípios de normalidade e homocedasticidade para as variáveis ventrais, subcaudais e comprimento da cauda, quando não, realizamos Kruskal-Wallis. *Crotalus d. cascavella* apresentou dimorfismo para ventrais ($P < 0,001$), subcaudais ($P < 0,001$), e comprimento da cauda ($P < 0,001$). Os dados podem ser observados na tabela 2. Para *C. d. collilineatus* houve dimorfismo para ventrais ($P < 0,001$), subcaudais ($P < 0,001$) e comprimento da cauda ($P < 0,001$). Os dados podem ser observados na tabela 3. Para *C. d. ruruima* também houve dimorfismo para ventrais ($P = 0,04$), subcaudais ($P < 0,001$), mas comprimento da cauda não foi significativo ($P = 0,21$). Os dados podem ser vistos na tabela 4. Para *C. d. terrificus* foi realizado Kruskal-wallis para os três parâmetros. Diferiram ventrais ($P = 0,01$), subcaudais ($P < 0,001$) e comprimento da cauda ($P < 0,001$). Os dados podem ser visualizados na tabela 5.

Para *C. d. marajoensis*, a fêmea analisada apresentou 169 ventrais, 22 subcaudais e 60 mm de comprimento de cauda. Os machos variaram entre 167–169 escamas ventrais ($\bar{X} = 168 \pm 1$ $n = 3$), 25–29 escamas subcaudais ($\bar{X} = 27,3 \pm 2,08$ $n = 3$) e 70–117 mm ($\bar{X} = 100,6 \pm 26,57$ $n = 3$) de comprimento de cauda. Para *C. d. durissus*, a fêmea apresentou 168 ventrais e 24 subcaudais. Os machos variaram entre 163–168 escamas ventrais ($\bar{X} = 165,5 \pm 2,08$ $n = 3$) e 29–32 escamas subcaudais ($\bar{X} = 30 \pm 1,3$ $n = 4$).

TABELA 2.— Dimorfismo em *Crotalus durissus cascavella*. ♀ = fêmeas, ♂ = machos. Comprimento da cauda em milímetros.

Parâmetro	Varição	Média	Desvio padrão	Número de indivíduos	Valor de P
Ventrais ♀	173–185	177,3	3,77	10	$P < 0,001$
Ventrais ♂	165–167	172,2	2,84	17	
Subcaudais ♀	20–23	21,1	1,1	10	$P < 0,001$
Subcaudais ♂	26–31	28,7	1,4	18	
Comprimento da cauda ♀	59–76	67,3	6,56	10	$P < 0,001$
Comprimento da cauda ♂	71–147	103	21,44	18	

TABELA 3.— Dimorfismo em *Crotalus durissus collilineatus*. ♀ = fêmeas, ♂ = machos. Comprimento da cauda em milímetros.

Dimorfismo	Variação	Média	Desvio padrão	Número de indivíduos	Valor de P
Ventrais ♀	173–183	176,5	2,92	16	$P < 0,001$
Ventrais ♂	167–176	171,6	2,83	12	
Subcaudais ♀	19–23	20,5	1,41	16	$P < 0,001$
Subcaudais ♂	27–31	28,3	1,23	12	
Comprimento da cauda ♀	57–95	74,9	11,86	16	$P < 0,001$
Comprimento da cauda ♂	82–115	99,2	13,23	12	

TABELA 4.— Dimorfismo em *Crotalus durissus ruruima*. ♀ = fêmeas, ♂ = machos. Comprimento da cauda em milímetros.

Dimorfismo	Variação	Média	Desvio padrão	Número de indivíduos	Valor de P
Ventrais ♀	169–179	175	3,36	07	$P = 0,04$
Ventrais ♂	169–172	170,7	1,25	04	
Subcaudais ♀	20–24	22,4	1,39	16	$P < 0,001$
Subcaudais ♂	29–31	29,7	0,95	04	
Comprimento da cauda ♀	40–87	58,7	18,14	07	$P = 0,21$
Comprimento da cauda ♂	52–94	76,6	21,93	03	

TABELA 5.— Dimorfismo em *Crotalus durissus terrificus*. ♀ = fêmeas, ♂ = machos. Comprimento da cauda em milímetros.

Dimorfismo	Varição	Média	Desvio padrão	Número de indivíduos	Valor de <i>P</i>
Ventrais ♀	168–178	174	2,9	14	<i>P</i> = 0,01
Ventrais ♂	165–175	170	2,57	12	
Subcaudais ♀	20–24	22	1,03	14	<i>P</i> < 0,001
Subcaudais ♂	26–30	27,8	1,33	12	
Comprimento da cauda ♀	50–96	62,3	13,46	14	<i>P</i> < 0,001
Comprimento da cauda ♂	72–115	85,9	15,01	12	

3.4 Revisão morfológica

Com base nas diferenças nos padrões de coloração, escamas, medidas, hemipênis e suporte estatístico, elevamos seis subespécies a nível de espécie, *C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus*, *C. d. durissus*, *C. d. marajoensis*, *C. d. ruruima* e *C. d. terrificus*.

Crotalus durissus Linnaeus, 1758

Fig. 16.

Holótipo: perdido. Originalmente presente na Coleção Claudius Grill (também referenciada como Coleção do Suriname), posteriormente enviado para o Museu de Coleções Zoológicas da Universidade Royal de Uppsala (Klauber 1972; Campbell e Lamar 2004).

Neótipo: RMNH.RENA12857 – macho adulto, proveniente de Saramacca, Suriname (definido por Savage et al. 2005).

Descrição: *Crotalus durissus* apresenta duas faixas paravertebrais bem distintas, individualizadas, marrom escura e margeadas por uma fileira de escamas claras, que se estendem cerca de duas a três vezes o comprimento da cabeça, indo da região nugal até a supraocular, ganchos laterais são formados a partir dessas faixas, geralmente são pouco evidentes, podendo estar presentes de um lado apenas. Duas faixas escuras, bem distintas, ocorrem na região anterior da cabeça, formando um padrão de “ninja” que marcam as escamas supraoculares, intersupraoculares e cantais. Arco branco nas supraoculares. Faixa marrom escura com cerca de duas fileiras e meia estendendo da ocular às infralabiais, outra faixa marrom escura, menor, parte da loreal, pigmentando as escamas foveais até as

supralabiais. Rostral e mentoniana manchadas de marrom. Labiais com algumas pigmentações marrons. Coloração dorsal marrom com muitas manchas escuras. Ventre claro pigmentado de marrom. Losangos romboidais bem distintos, com coloração bem contrastante com a coloração de fundo. Estes losangos apresentam cerca de três tonalidades, uma fileira externa de escamas brancas, uma região intermediária com cerca de duas fileiras de escamas marrom escuro, e uma região central marrom, geralmente, mais escuro que a coloração de fundo. Formação de inúmeros semi losangos nas regiões laterais de todo o corpo, de forma que há muito mais losangos laterais do que losangos romboidais. Fêmea com 168 escamas ventrais, machos com 163–169. Fêmea com 24 subcaudais, machos entre 29–31. Intersupraoculares 9–13. Mentonianas 4. Losangos romboidais 14–24.

Diagnose: (1) Faixa paravertebral longa, bem visível, individualizada, alcançando as supraoculares; (2) arco branco presente nas supraoculares; (3) duas faixas escuras marcando a região anterior da cabeça, padrão “ninja”; (4) ganchos geralmente distintos, formados a partir da faixa paravertebral; (5) grande quantidade de semi losangos e manchas na região lateral do corpo; (6) losangos romboidais distintos, com três tonalidades, bem contrastantes com a coloração de fundo.

Variação: a faixa posterior da faixa padrão “ninja” podem ser interrompida no meio; ganchos podem ser pouco distintos ou estar presente de um só lado; supralabiais do lado esquerdo 13–14 (MO e $\bar{X} = 13 \pm 0,48$ $n = 7$), supralabiais do lado direito 13–14 (MO e $\bar{X} = 13 \pm 0,41$ $n = 6$); infralabiais do lado esquerdo 13–16 (MO e $\bar{X} = 15 \pm 0,86$ $n = 8$), infralabiais do lado direito 15–16 (MO e $\bar{X} = 16 \pm 0,51$ $n = 7$); suboculares 3–4 (MO e $\bar{X} = 4 \pm 0,48$ $n = 8$); interocular-labial 2–4 (MO e $\bar{X} = 3 \pm 0,69$ $n = 8$); intersupraoculares 8–13 (MO e $\bar{X} = 9 \pm 1,7$ $n = 8$); loreais 1–2 (MO e $\bar{X} = 2 \pm 0,41$ $n = 8$); pré foveais 2–5 (MO e $\bar{X} = 4 \pm 1,09$ $n = 5$), pós foveais 3–5 (MO e $\bar{X} = 3 \pm 0,89$ $n = 5$), sub foveais 0–1 (MO e $\bar{X} = 1 \pm 0,45$ $n = 5$).

Distribuição: Região costeira do Suriname (Fig. 22).

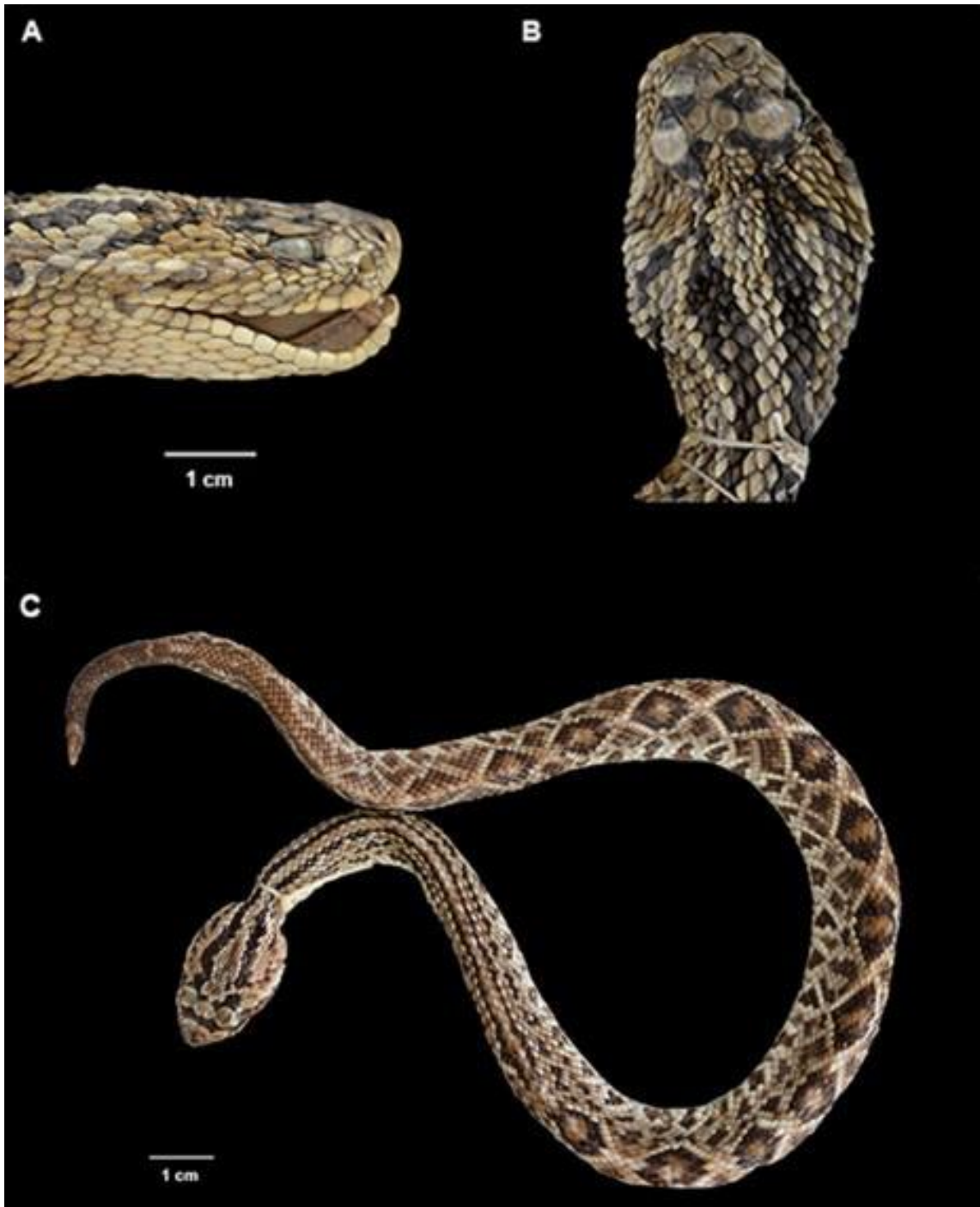


FIG. 16. —(A) Cabeça de *Crotalus durissus* em vista lateral – RMHN.RENA12857 neótipo, Saramacca, Suriname. (B) Cabeça de *Crotalus durissus* em vista dorsal – RMHN.RENA12857. Faixas padrão “ninja” presentes, ligeiramente interrompidas. Arco na supraocular pouco distinto. (C) *Crotalus durissus* em vista dorsal – RMHN.RENA12822, Commewijne, Suriname. Faixas e losangos distintos bem contrastantes da coloração de fundo. Arco branco na supraocular distinto.

Crotalus terrificus Laurenti, 1768

Fig. 5A e 17.

Holótipo: não indicado.

Neótipo: Aqui designado IBSP73782 – fêmea adulta, proveniente de Canoinhas, Santa Catarina, Brasil.

Descrição: Faixa paravertebral marrom, pouco distinta, isto é, não há duas faixas individualizadas com clareza. As faixas estendem-se da região nugal à região medial da cabeça, não alcançando as supraoculares, e se estendem por cerca de 2 a 3 vezes o comprimento da cabeça. Adicionalmente, as faixas são contornadas externamente por uma fileira de escamas creme. Não há formação clara dos ganchos a partir das faixas paravertebrais. Faixas da ocular e da loreal distintas. Não possui manchas na região anterior da cabeça (dorsal); faixas e losangos praticamente da mesma coloração do fundo do dorso. Coloração dorsal marrom escuro. Ventre creme geralmente liso, pode apresentar pigmentações escuras nas laterais das escamas a partir do meio do corpo. CRC entre 650–1185 mm. Escamas dorsais 25/27–29/19–21. Escamas ventrais, fêmeas apresentam entre 168–178 escamas, e machos 165–175. Subcaudais das fêmeas entre 20–24 escamas, e machos entre 26–30 escamas. Comprimento da cauda, fêmeas entre 50–96 mm, e machos entre 72–115 mm. Intersupraoculares 7–16. Interrictais 25–32. Losangos 16–28.

Diagnose: (1) Faixa paravertebral média ou longa, pouco visível, não alcança a supraocular com clareza; geralmente, se fundem uma à outra; (2) região anterior da cabeça sem manchas; (3) losangos romboidais e manchas praticamente da mesma coloração do dorso; (4) ganchos ausentes ou pouco distintos; (5) ausência de arco branco na supraocular; (6) escamas dorsais 25/27–29/21.

Diferenciação: *Crotalus terrificus* difere de *C. durissus* devido à ausência do arco branco nas supraoculares (vs. presente); ausência do padrão “ninja” na região anterior da cabeça (vs. presente); faixa paravertebral pouco distinta, fundida e que não alcança as supraoculares (vs. distinta, individualizadas, alcançam as supraoculares); losangos romboidais pouco distintos (vs. distintos, bem contrastantes com a coloração de fundo); menor quantidade de semilosangos nas laterais do corpo (vs. grande quantidade).

Descrição do neótipo: Corpo cilíndrico; cabeça alongada; CRC 877 mm; comprimento da cauda 52 mm; comprimento da cabeça 33 mm, largura 18 mm; DOR 11,80 mm; DFR 8,29 mm; DIN 6,11 mm; DIO 5,85 mm; DOB 5,40 mm; DMV 24,57 mm; DCC 59 mm, DMC 117 mm, DFC 101 mm; comprimento do gomo 4,16 mm, largura 10,76 mm; escamas dorsais 25/29/21; escamas ventrais 173; subcaudais 21, sendo as duas primeiras divididas; SLE 15,

SLD 16; pós ocular 02, pré ocular 02, sub ocular 04; IOL 02; ISO 09; loreal 02; cantal 02; mentonianas 04, sendo as duas primeiras invadidas pela mental e 1/3 menor que as outras duas mentonianas; pré foveais 03, sub foveais 02, pós foveais 04; ITR 29; losangos romboidais 25; dorso marrom escuro; ventre creme com as extremidades laterais marrom escuro; cauda marrom escuro, sem manchas; faixa paravertebral da mesma coloração de fundo, pouco distinta, uma se funde a outra, se estende por cerca de 2,5 vezes o comprimento da cabeça, não atingindo as supraoculares, margeada externamente por uma fileira de escamas de coloração creme; ganchos paravertebrais ausentes; losangos romboidais da mesma coloração de fundo, margeados por uma fileira de escamas creme, estes tocam os semi losangos, formando um padrão de “x”; região anterior da cabeça (dorsal) sem manchas; regiões laterais da cabeça marcadas com duas faixas escuras contornadas por escamas creme, faixa loreal e faixa ocular; labiais de coloração creme, com poucas pigmentações escuras; mental manchada de marrom escuro na forma de triângulo.

Variação: losangos romboidais podem ter mais uma tonalidade de marrom além da cor de fundo; faixa paravertebral pode ser um pouco mais distinta em alguns indivíduos, porém não alcança as supraoculares; escamas dorsais no começo do corpo 23–27 ($MO = 27 \bar{X} = 27,7 \pm 1,02 n = 26$) e dorsais no meio do corpo 25–29 ($MO = 27 \bar{X} = 27,7 \pm 1,02 n = 26$) e dorsais no final do corpo 19–21 ($MO = 21 \bar{X} = 20,7 \pm 0,67 n = 26$); supralabiais do lado esquerdo 11–16 ($MO = 14 \bar{X} = 14,1 \pm 1,26 n = 25$), supralabiais do lado direito 11–16 ($MO = 13 \bar{X} = 13,7 \pm 1,33 n = 25$); infralabiais do lado esquerdo 14–17 ($MO = 15 \bar{X} = 15,4 \pm 0,86 n = 25$), infralabiais do lado direito 14–17 ($MO = 16 \bar{X} = 15,3 \pm 0,9 n = 24$); suboculares 2–4 ($MO = 3 \bar{X} = 2,8 \pm 0,51 n = 26$); interocular labial 2–3 ($MO = 2 \bar{X} = 2,4 \pm 0,5 n = 26$); intersupraoculares 5–16 ($MO = 10 \bar{X} = 8,6 \pm 2,63 n = 24$); loreais 1–3 ($MO = 2 \bar{X} = 1,9 \pm 0,4 n = 25$); interictais 25–32 ($MO = 28 \bar{X} = 28 \pm 2,04 n = 25$); mentonianas 2–6 ($MO = 2 \bar{X} = 3,1 \pm 1,15 n = 26$); pré foveais 2–5 ($MO = 3 \bar{X} = 3,4 \pm 1,06 n = 15$), sub foveais 1–2 ($MO = 1 \bar{X} = 1,2 \pm 0,41 n = 15$), pós foveais 2–6 ($MO = 4 \bar{X} = 3,6 \pm 1,05 n = 15$); CRC 650–1185 mm ($\bar{X} = 890,3 \text{ mm} \pm 132 n = 26$), comprimento da cauda 50–115 mm ($\bar{X} = 73,2 \pm 18,38 n = 26$); comprimento da cabeça 33–60 mm ($\bar{X} = 44,8 \text{ mm} \pm 6,76 n = 26$), largura 18–50 mm ($\bar{X} = 32,5 \text{ mm} \pm 7,78 n = 26$); distância ocular-rostral 10,2–15,6 mm ($\bar{X} = 12,5 \text{ mm} \pm 2,12 n = 25$); distância frontal-rostral 6–11,3 mm ($\bar{X} = 8 \text{ mm} \pm 1,63 n = 26$); distância internasal 5,6–8,3 mm ($\bar{X} = 6,5 \text{ mm} \pm 0,7 n = 26$); distância interocular 4,8–7,5 mm ($\bar{X} = 5,6 \text{ mm} \pm 0,57 n = 26$); distância ocular-boca 5,3–9,1 mm ($\bar{X} = 8 \text{ mm} \pm 1 n = 25$); distância mentoniana-ventral 24–36,3 mm ($\bar{X} = 28,5 \text{ mm} \pm 3,4 n = 26$); largura do gomo 10,7–16 mm ($\bar{X} = 12 \text{ mm} \pm 1,73 n = 25$), comprimento 3,8–5,7 mm ($\bar{X} = 5,5 \text{ mm} \pm 0,7 n = 25$); diâmetro começo do corpo 45–95

mm ($\bar{X} = 68,5 \text{ mm} \pm 12,37 \text{ } n = 25$), meio do corpo 61–195 mm ($\bar{X} = 127,6 \text{ mm} \pm 29,24 \text{ } n = 26$), e final do corpo 55–121 mm ($\bar{X} = 89,6 \text{ mm} \pm 16,95 \text{ } n = 26$).

Distribuição: Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina e São Paulo (Fig. 22).

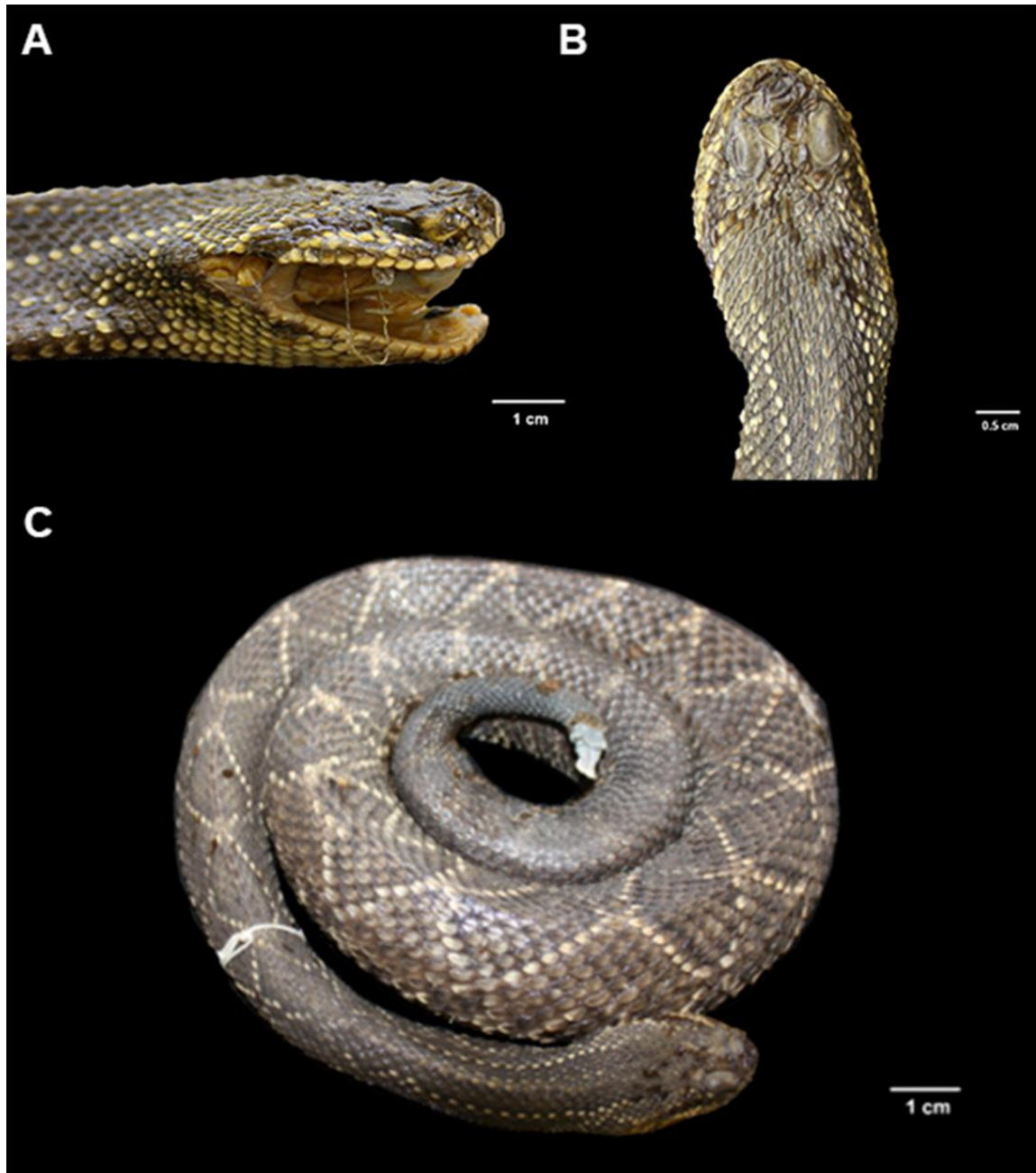


FIG. 17. —*Crotalus terrificus* – IBSP73782, Canoinhas, Santa Catarina. (A) Cabeça em vista lateral. Faixa loreal e ocular distintas. (B) Cabeça em vista dorsal. Ausência de manchas na região anterior da cabeça. (C) Vista dorsal. Faixa paravertebral média, fundida, pouco distinta, não alcança a supraocular. Losangos pouco contrastantes, mesma coloração que o fundo.

Crotalus cascavella Wagler, 1824

Fig. 5C e 18.

Holótipo: não designado.

Neótipo: Aqui definido MZUESC20817 – macho adulto proveniente de Rio de Contas, Bahia, Brasil.

Descrição: Indivíduos com faixas paravertebrais curtas, que se estendem cerca de uma ou duas vezes o comprimento da cabeça e atingem as supraoculares, coloração marrom, pouco mais escura que a coloração de fundo. Essas faixas podem ser contínuas ou interrompidas. Ganchos laterais são formados a partir das faixas, estes podem ser distintos ou pouco distintos. Coloração dorsal marrom. Ventre creme, pode apresentar pigmentações escuras nas laterais das escamas. Faixas e losangos romboidais distintos, geralmente um pouco mais escuros que a coloração de fundo. CRC 655–1185 mm. Escamas dorsais 25/27–31/21. Ventrals, fêmeas entre 173–185 escamas e machos entre 165–177 escamas. Comprimento da cauda, fêmeas entre 59–76 mm, e machos entre 71–147 mm. Subcaudais, fêmeas entre 20–23 escamas, machos entre 26–31 escamas. Intersupraoculares 4–9. Interrictais 24–30.

Diagnose: (1) Faixas paravertebrais curtas, distintas ou pouco distintas, alcançam as supraoculares; (2) ganchos visíveis, partem geralmente da faixa paravertebral; (3) arco branco na supraocular ausente; (4) faixa ocular distinta; (5) losangos romboidais com duas tonalidades; (6) dorsais 25/29/21; (7) duas fileiras de escamas interoculares labiais; (8) espinhos do hemipênis distribuídos pelo corpo e parte do lobo.

Diferenciação: *Crotalus cascavella* se diferencia de *C. durissus* e *C. terrificus* devido à faixa paravertebral curta; de *C. durissus* devido à ausência do arco branco na supraocular (vs. presente); ausência de padrão “ninja” na região anterior da cabeça (vs. presente); losangos romboidais menos contrastantes (vs. muito contrastantes); menor quantidade de semi losangos (vs. grande quantidade); e de *C. d. terrificus* devido às faixas paravertebrais que atingem as supraoculares (vs. não atingem); ganchos partindo das faixas paravertebrais (vs. pouco visíveis); pelas duas fileiras de escamas interocular-labial (vs. duas ou três fileiras); e pela distribuição e maior quantidade de espinhos no hemipênis (vs. menor quantidade de espinhos, mais espaçados, distribuídos pelo corpo do hemipênis).

Descrição do neótipo: Corpo cilíndrico; cabeça alongada verticalmente, alargada na base; CRC 1075 mm; comprimento da cauda 124 mm; comprimento da cabeça 58 mm, largura 40 mm; DOR 15,1 mm; DFR 11,12 mm; DIN 8,8 mm; DIO 7,1 mm; DOB 8,5 mm; DMV 27,2 mm; DCC 81 mm; DMC 178 mm; DFC 102 mm; comprimento do gomo 6,1 mm,

largura 16,4 mm; guizo com 9 gomos, comprimento do guizo 52,4 mm; Escamas dorsais 25/29/21; ventrais 172; subcaudais 28 inteiras; SLE 14, SLD 14; ILE 16, ILD 15, as duas infralabiais em contato com a mental se tocam na região do queixo; pós ocular 2, pré ocular 2, sub ocular 3; IOL 02; ISO 4; loreal 1; cantal 2; mentonianas 2 grandes; pré foveais 4; sub foveais 1; pós foveais 3; ITR 27; losangos romboidais 23; dorso marrom; ventre creme, a partir do meio do corpo com pigmentações marrons nas extremidades laterais; cauda marrom escura, sem manchas na região dorsal, região ventral, cauda com coloração creme e pigmentações marrons na porção inicial, tornando-se escura gradualmente até ficar marrom na região próxima ao guizo. Faixas paravertebrais um pouco mais escuras que a coloração de fundo, distintas, individualizadas, estendendo por cerca de 1,5 vezes o comprimento da cabeça; atinge as supraoculares; margeada externamente de ambos os lados por uma fileira de escamas de coloração creme; ganchos presentes, mas pouco distintos. Losangos romboidais com duas tonalidades, centro da mesma coloração de fundo, envoltos por uma fileira de escamas marrom escuro, margeados externamente por uma fileira de escamas creme, tocam os semi losangos apenas no final do corpo, não formando um padrão de “x” distinto. Região anterior do dorso da cabeça sem manchas. Regiões laterais da cabeça marcadas com faixas loreal e ocular, coloração marrom, não há contorno evidente por escamas creme. Labiais de coloração creme, com algumas pigmentações marrons. Mental creme com pigmentações fracas de coloração marrom.

Variação: alguns indivíduos apresentaram manchas na cabeça; alguns apresentaram ganchos pouco distintos; alguns apresentaram faixas paravertebrais descontínuas. Escamas dorsais no começo do corpo 24–27 ($MO = 25 \bar{X} = 25,3 \pm 0,8 n = 28$), dorsais no meio do corpo 26–30 ($MO = 29 \bar{X} = 28,2 \pm 1,57 n = 28$) e dorsais no final do corpo 21–23 ($MO = 21 \bar{X} = 21,1 \pm 0,78 n = 28$); supralabiais do lado esquerdo 13–16 ($MO = 14 \bar{X} = 13,9 \pm 0,8 n = 27$), supralabiais do lado direito 13–16 ($MO = 13 \bar{X} = 13,7 \pm 0,71 n = 28$); infralabiais do lado esquerdo 13–17 ($MO = 16 \bar{X} = 15,2 \pm 0,9 n = 26$), infralabiais do lado direito 13–17 ($MO = 15 \bar{X} = 15,1 \pm 1 n = 26$); pós oculares 2–3 ($MO = 2 \bar{X} = 2,1 \pm 0,32 n = 26$), sub oculares 2–4 (MO e $\bar{X} = 3 \pm 0,57 n = 26$); interocular-labial 2–3 ($MO = 2 \bar{X} = 2,2 \pm 0,41 n = 28$); intersupraoculares 4–9 ($MO = 4 \bar{X} = 4,9 \pm 1,33 n = 25$); loreais 1–2 ($MO = 2 \bar{X} = 1,6 \pm 0,5 n = 27$); interictais 24–30 ($MO = 26 \bar{X} = 26,8 \pm 1,85 n = 24$); mentonianas 2–4 ($MO = 4 \bar{X} = 3 \pm 0,89 n = 27$); pré foveais 3–5 ($MO = 3 \bar{X} = 3,3 \pm 0,75 n = 7$), sub foveais 1–2 ($MO = 1 \bar{X} = 1,4 \pm 0,53 n = 7$), pós foveais 3–4 ($MO = 3 \bar{X} = 3,3 \pm 0,51 n = 6$); CRC 655–1185 mm ($\bar{X} = 899,2 \text{ mm} \pm 123,33 n = 28$) e comprimento da cauda 59–137 mm ($\bar{X} = 90,28 \pm 24,66 n = 28$); comprimento da cabeça 42–66 mm ($\bar{X} = 51,6 \text{ mm} \pm 5,51 n = 27$), largura 30–55 mm ($\bar{X} = 39,8$

mm \pm 6,11 n = 24); distância ocular-rostral 9,8–16,3 mm (\bar{X} = 14 mm \pm 1,41 n = 25); distância frontal-rostral 6,6–13,6 mm (\bar{X} = 8,3 mm \pm 0,57 n = 26); distância internasal 5,8–9,3 mm (\bar{X} = 6,2 mm \pm 0,44 n = 26); distância interocular 4,4–7,9 mm (\bar{X} = 5,3 mm \pm 0,57 n = 26); distância ocular-boca 4,7–8,5 mm (\bar{X} = 7 mm \pm 1, n = 26); distância mentoniana-ventral 18–36,3 mm (\bar{X} = 27,6 mm \pm 4,13 n = 22); largura do gomo 10,2–20,2 mm (\bar{X} = 14,2 mm \pm 1,5, n = 25), comprimento 4,1–6,1 mm (\bar{X} = 5,2 mm \pm 0,5 n = 27). Diâmetro começo do corpo 46–89 mm (\bar{X} = 65,7 mm \pm 9,69 n = 27), meio do corpo 63–215 mm (\bar{X} = 133,5 mm \pm 34,8 n = 27), final do corpo 45–140 mm (\bar{X} = 89,2 mm \pm 21,51 n = 27).

Distribuição: Nordeste brasileiro, regiões de Caatinga. Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí e Rio Grande do Norte (Fig. 22).

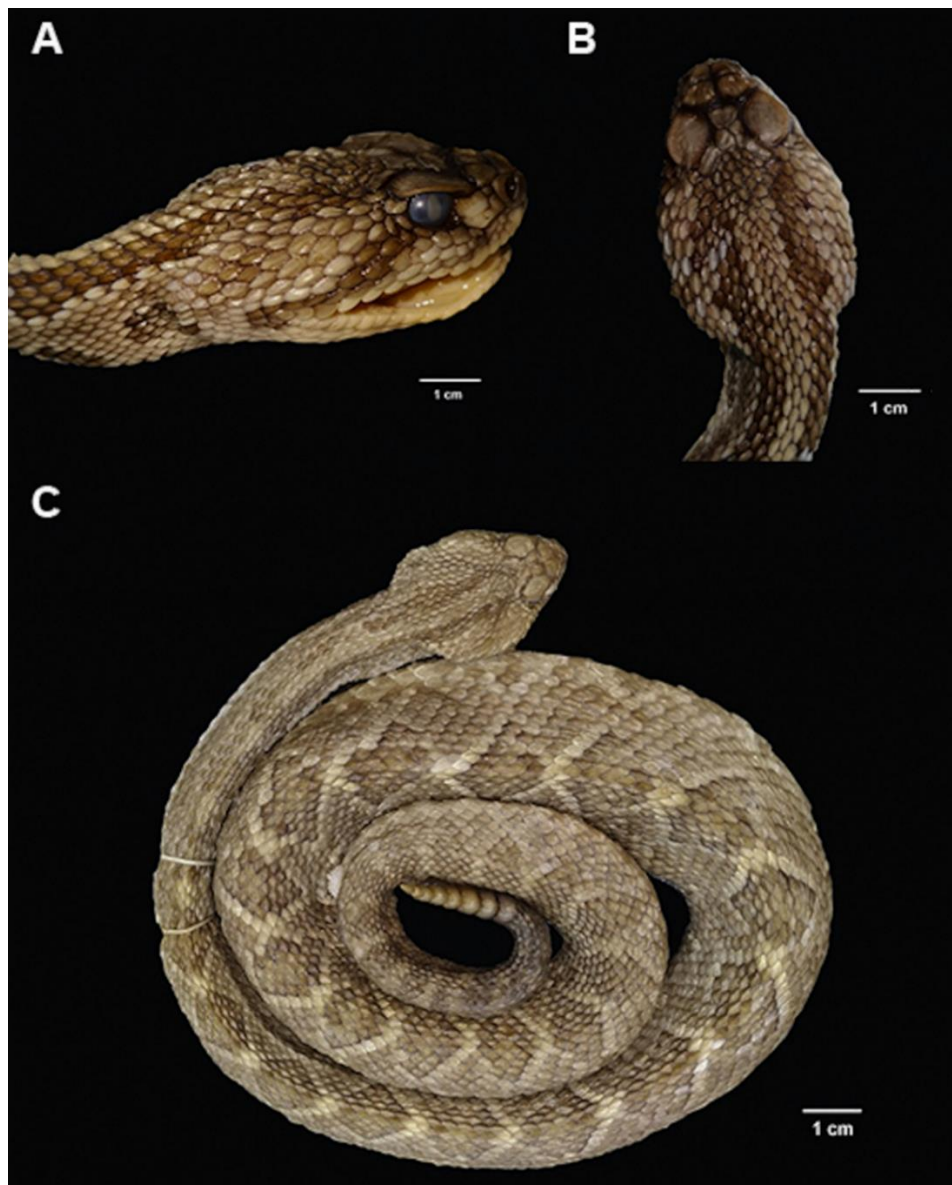


FIG. 18. —(A) Cabeça de *Crotalus cascavella* em vista lateral – MZUESC14767, Morro do Chapéu, Bahia. Faixa ocular distinta, faixa loreal ausente. (B) Cabeça de *Crotalus*

cascavella em vista dorsal – MZUESC20817, Rio de Contas, Bahia. Faixa paravertebral atinge a supraocular, ganchos pouco distintos. (C) *Crotalus cascavella* em vista dorsal – IBSP90451, Angicos, Rio Grande do Norte. Faixa paravertebral curta, pouco distinta, interrompida.

Crotalus collilineatus Amaral, 1926

Fig. 5B e 19.

Holótipo: Não especificado.

Lectótipo: IBSP2180 – Mato Grosso (definido por Hoge 1966).

Descrição: Faixas paravertebrais bem definidas, individualizadas, contínuas e longas, estendendo cerca de duas a quatro vezes o tamanho da cabeça, atingindo as supraoculares, coloração marrom escura. Cada faixa é margeada de ambos os lados por uma fileira de escamas brancas ou cremes. Ganchos laterais bem distintos, geralmente formados a partir das faixas paravertebrais. Faixa escura na região anterior da cabeça, que passa pelas cantais, esta pode ser distinta ou pouco distinta. Arco branco usualmente pouco distinto nas supraoculares. Coloração dorsal marrom escuro. Ventre creme, geralmente com pigmentações escuras nas laterais das escamas. Losangos romboidais bem distintos, contrastando da coloração de fundo, geralmente com três tonalidades, margem externa branca ou creme, região intermediária marrom escuro, centro marrom, geralmente um pouco mais escuros que a coloração de fundo. CRC 750–1110 mm. Escamas dorsais 23–25/27–29/21–23. Ventrals, fêmeas 173–183 escamas, machos entre 167–176 escamas. Subcaudais fêmeas 19–23 escamas, machos entre 27–31 escamas. Comprimento da cauda fêmeas 57–95 mm, machos entre 82–115 mm. Intersupraoculares 4–9. Interrictais 24–30.

Diagnose: (1) faixa paravertebral longa, distinta, alcança as supraoculares; (2) manchas presentes na região anterior da cabeça; (3) faixas ocular e loreal visíveis; (4) ganchos visíveis, geralmente partem da faixa paravertebral; (5) losangos, faixas e manchas geralmente bem contrastantes em relação a coloração de fundo; (6) losangos geralmente com três tonalidades de coloração; (7) três fileiras de escamas interocular-labial.

Diferenciação: *Crotalus collilineatus* difere de *C. durissus* devido à ausência do padrão “ninja” na região anterior da cabeça (vs. presente apenas a primeira faixa), e quantidade intermediária de semi losangos (vs. grande quantidade); de *C. terrificus* e *C. cascavella* pelo arco branco pouco distinto na supraocular (vs. ausente), e losangos romboidais bem distintos da coloração de fundo (vs. pouco distintos, coloração próxima a cor de fundo em *C. terrificus*, vs. pouco distinto ou distinto com duas tonalidades em *C. cascavella*); de *C. terrificus* devido às faixas paravertebrais distintas, individualizadas,

atingindo as supraoculares (vs. pouco distinta, não alcança as supraoculares); presença de manchas escuras na região anterior da cabeça na forma de faixa escura nas cantais (vs. ausente); pelos ganchos distintos (vs. indistinto ou pouco distinto em *C. terrificus*; de *C. cascavella* pelas faixas paravertebrais longas (vs. curta) e bem distinta (vs. distinta ou pouco distinta); pelas três fileiras de escamas interocular-labial (vs. geralmente duas fileiras); e hemipênis com menor quantidade de espinhos, distribuídos mais pelo corpo do hemipênis (vs. maior quantidade, distribuídos pelo corpo e parte do lobo); de *Crotalus unicolor* devido aos losangos e faixas conspícuas (vs. não visíveis ou pouco visíveis).

Variação: Alguns indivíduos apresentam arco branco pouco distinto nas supraoculares, outros não os têm; alguns apresentaram ganchos paravertebrais descontínuos em um dos lados (não ligados a faixa); alguns indivíduos podem apresentar menor contraste entre losangos, manchas e coloração de fundo; dorsais no começo do corpo 23–27 ($MO = 25 \bar{X} = 24,3 \pm 1,09 n = 29$), dorsais no meio do corpo 25–29 ($MO = 27 \bar{X} = 27,6 \pm 1,05 n = 29$), dorsais no final do corpo 20–23 ($MO = 21 \bar{X} = 21,5 \pm 0,94 n = 29$); supralabiais do lado esquerdo 13–15 ($MO = 14 \bar{X} = 14,2 \pm 0,55 n = 29$), supralabiais do lado direito 13–16 ($MO e \bar{X} = 14 \pm 0,96 n = 29$); infralabiais do lado esquerdo 14–18 ($MO = 15 \bar{X} = 15,6 \pm 0,97 n = 29$), infralabiais do lado direito 14–17 ($MO = 16 \bar{X} = 15,5 \pm 0,87 n = 29$); pré oculares 2–3 ($MO = 2 \bar{X} = 2,1 \pm 0,25 n = 29$), pós oculares 2–3 ($MO = 2 \bar{X} = 2,3 \pm 0,45 n = 29$), sub oculares 1–4 ($MO = 2 \bar{X} = 2,2 \pm 0,68 n = 29$); interocular-labial 2–3 ($MO = 3 \bar{X} = 2,7 \pm 0,47 n = 29$); intersupraoculares 4–13 ($MO = 8 \bar{X} = 6 \pm 2,43 n = 29$); loreais 1–3 ($MO = 2 \bar{X} = 1,96 \pm 0,32 n = 29$); interrietais 24–30 ($MO = 28 \bar{X} = 27,7 \pm 1,61 n = 26$); mentonianas 2–4 ($MO = 4, \bar{X} = 3,4 \pm 0,9 n = 29$); pré foveais 3–6 ($MO = 5 \bar{X} = 4,5 \pm 1,03 n = 26$), pós foveais 2–5 ($MO = 4 \bar{X} = 3,7 \pm 0,82 n = 26$), sub foveais 1–2 ($MO = 1 \bar{X} = 1,3 \pm 0,68 n = 25$). CRC 750–1110 mm ($\bar{X} = 930,7 \text{ mm} \pm 110,3 n = 29$) e comprimento da cauda 57–129 mm ($\bar{X} = 85,9 \pm 17,21 n = 29$); comprimento da cabeça 41–66 mm ($\bar{X} = 53,1 \text{ mm} \pm 5,85 n = 29$), largura 30–49 mm ($\bar{X} = 40,7 \text{ mm} \pm 4,84 n = 19$); distância ocular-rostral 7–15,5 mm ($\bar{X} = 8,5 \text{ mm} \pm 2,12 n = 29$), distância frontal-rostral 6,7–11,8 mm ($\bar{X} = 9,5 \text{ mm} \pm 0,7 n = 29$), distância internasal 6–9,6 mm ($\bar{X} = 6,3 \text{ mm} \pm 0,7 n = 29$), distância interocular 4,9–9,9 mm ($\bar{X} = 6,5 \text{ mm} \pm 1 n = 29$), distância ocular-boca 5,5–9,8 mm ($\bar{X} = 6,6 \text{ mm} \pm 1,15 n = 29$), distância mentoniana-ventral 20,5–33,6 mm ($\bar{X} = 29,3 \text{ mm} \pm 3,05 n = 29$); largura do gomo 10,7–14,4 mm ($\bar{X} = 12,5 \text{ mm} \pm 2,12 n = 8$), comprimento 3,3–5,9 mm ($\bar{X} = 4,6 \text{ mm} \pm 0,57 n = 27$). Diâmetro começo do corpo 55–95 mm ($\bar{X} = 71,2 \text{ mm} \pm 8,48 n = 28$), meio do corpo 80–159 mm ($\bar{X} = 121,8 \text{ mm} \pm 17,7 n = 28$), final do corpo 60–125 mm ($\bar{X} = 87,8 \text{ mm} \pm 14,15 n = 28$).

Distribuição: Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Piauí, São Paulo e Tocantins (Fig. 22).

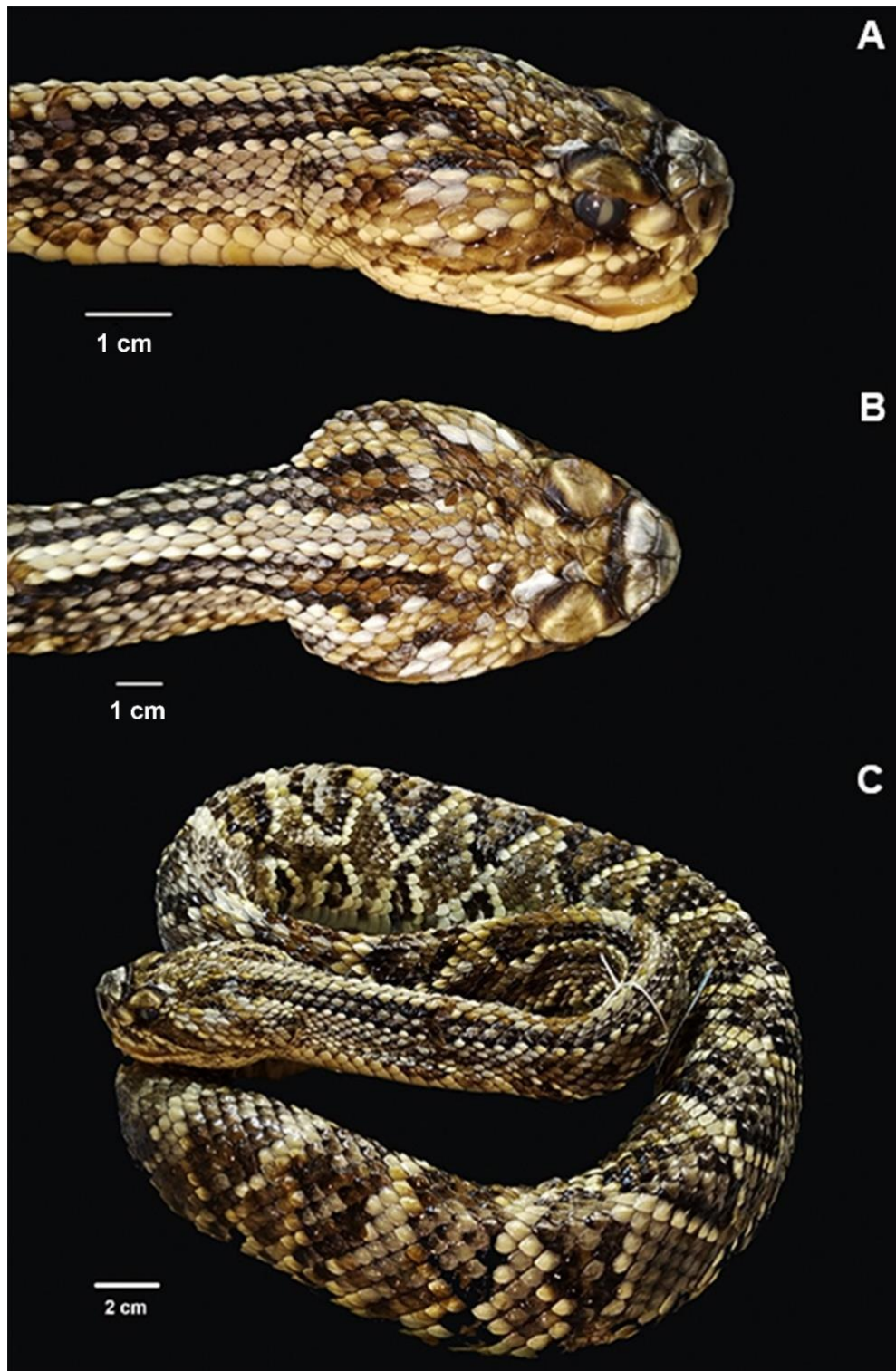


FIG. 19. — *Crotalus collilineatus* – MNRJ15353, João Pinheiro, Minas Gerais. (A) Cabeça em vista lateral. Faixa ocular e loreal distintas. Faixa escura nas cantais. (B) Cabeça em vista dorsal. Ganchos distintos, formados a partir da faixa paravertebral. (C) *Crotalus collilineatus* em vista dorsal.

Crotalus marajoensis Hoge, 1966

Fig. 5E e 20.

Holótipo: IBSP17779, queimado no incêndio da coleção do Instituto Butantan.

Parátipos: IBSP15401, 17726 e 18652 (Hoge 1966).

Neótipo: Aqui designado IBSP18652 – macho adulto proveniente da Ilha de Marajó, Pará, Brasil.

Descrição: Coloração dorsal marrom clara. Ventre claro com as laterais das escamas ventrais geralmente com pigmentações escuras. Faixas paravertebrais marrons distintas, individualizadas, cerca de 2 a 3 vezes o tamanho da cabeça. As duas faixas são contornadas externamente por uma fileira de escamas creme, e ambas se estendem da região nugal à supraocular, sendo separadas pela coloração de fundo; formação evidente de ambos os ganchos laterais na cabeça provenientes das faixas paravertebrais. Padrão de manchas na região anterior da cabeça com formato de “ninja”, onde as duas faixas marrons são bem distintas, completas e marcam as cantais, intersupraoculares e extremidades das supraoculares. Losangos romboidais distintos, estreitos, uma fileira de escamas mais claras que o fundo circunda os mesmos, uma ou duas fileiras marrom escuras na região intermediária, e o centro é da mesma coloração do fundo do dorso. Semi losangos geralmente acompanham os losangos romboidais. Cauda escura com poucas manchas. Cabeça alongada. CRC 710–1080 mm. Escamas dorsais 25/27–29/21. Ventrais 169 escamas na fêmea, 167–169 nos machos. Subcaudais 22 escamas na fêmea, 25–29 nos machos. Comprimento da cauda, fêmea com 60 mm e machos entre 70–117 mm. Três fileiras de escamas interocular-labial. Intersupraoculares 7–8. Interrictais 28–30.

Diagnose: (1) duas faixas escuras marcando a região anterior da cabeça, padrão “ninja”; (2) faixas paravertebrais médias ou longas, distintas, alcançam as supraoculares; (3) formação de ganchos a partir das faixas paravertebrais; (4) arco branco na supraocular ausente; (5) losangos e faixas com coloração contrastante em relação a coloração de fundo; (6) escamas dorsais 25/27–29/21; (7) três fileiras de escamas interocular-labial.

Diferenciação: *Crotalus marajoensis* diferencia-se de *C. terrificus*, *C. cascavella*, e *C. collilineatus* pela presença de duas faixas escuras presentes na região anterior da cabeça, formando um padrão “ninja” (vs. ausente), e por apresentar espinhos mais espessos no corpo do hemipênis (vs. espinhos mais finos); de *C. durissus* pela ausência de arco branco na supraocular (vs. presente); pela faixa loreal pouco distinta (vs. distinta); pelos semi losangos laterais praticamente proporcionais aos losangos romboidais (vs. maior quantidade); centro dos losangos romboidais da mesma coloração de fundo (vs. mais escuro); e as duas faixas da

região anterior da cabeça (padrão de “ninja”) são inteiramente conectadas, completas (vs. incompletas); de *C. terrificus* pelas faixas distintas, individualizadas, alcançando as supraoculares (vs. pouco distintas, se fundem, não alcançam as supraoculares); de *C. cascavella* pelas faixas paravertebrais longas (vs. curtas); por apresentar três fileiras de escamas interocular-labial; e pelos espinhos no corpo do hemipênis (vs. corpo e parte dos lobos); de *C. collilineatus* pela tonalidade dos losangos e das faixas (vs. bem contrastantes, escuras, com três tonalidades); de *C. unicolor* e *Crotalus vegrandis* devido ao padrão dos losangos e faixas (vs. não visível ou pouco visível em *C. unicolor*, padrão de mosaico, pigmentados em *C. vegrandis*).

Descrição do neótipo: Corpo cilíndrico; cabeça alongada; CRC 1080 mm; comprimento da cauda 115 mm; comprimento da cabeça 59 mm, largura 49 mm; DOR 12,36 mm; DFR 9,74 mm; DIN 6,26 mm; DIO 4,41 mm; DOB 5,83 mm; DMV 26,54 mm; DCC 70 mm; DMC 140 mm; DFC 78 mm; comprimento do gomo 4 mm, largura 11,37 mm. Escamas dorsais 25/29/21; ventrais 168; subcaudais 28; SLE 14, SLD 14; ILE 15, ILD 15; as duas infralabiais em contato com a mental quase se tocam na região do queixo, porém são separadas por uma mentoniana; pós ocular 02; pré ocular 02; sub ocular 03; IOL 03; ISO 08; loreal 02; cantal 02; mentonianas 03, sendo a primeira 1/3 do tamanho das outras duas; pré foveais 04; sub foveais 01; pós foveais 04; ITR 30; losangos romboidais 27; dorso marrom claro, quase creme; ventre creme, com pigmentações escuras nas extremidades laterais; cauda marrom escura, com poucas manchas na região dorsal, na região ventral, começo tem coloração creme com manchas marrons, escurecendo gradualmente até ficar completamente escura; faixas paravertebrais mais escuras que a coloração de fundo, distintas, individualizadas, estendendo por cerca de duas vezes o comprimento da cabeça, sendo interrompidas em uma região, atinge as supraoculares, margeada externamente de ambos os lados por uma fileira de escamas de coloração creme; ganchos paravertebrais presentes e bem distintos; losangos romboidais com três tonalidades, sendo o centro da mesma coloração do fundo do dorso, uma área intermediária marrom escuro, e uma fileira externa de escamas creme; essas fileiras externas do losango tocam os semi losangos, formando o padrão de “x” na região lateral do corpo. Região anterior do dorso da cabeça com duas faixas marrons que marcam as extremidades de ambas as supraoculares, formando um padrão de “ninja”. Regiões laterais da cabeça marcadas fracamente com faixa ocular de coloração marrom, não há contorno evidente por escamas creme. Faixa loreal ausente; labiais de coloração creme, com fracas pigmentações marrons; mental creme com pigmentações marrons quase imperceptíveis.

Variação: *Crotalus marajoensis* pode apresentar faixa paravertebral descontínua; ganchos podem estar desconectados da faixa paravertebral; escamas dorsais no começo do corpo 24–25 (MO e $\bar{X} = 25 \pm 0,5$ $n = 4$), dorsais no meio do corpo 27–29 ($MO = 27$ $\bar{X} = 27,5 \pm 0,95$ $n = 4$); supralabiais do lado esquerdo 13–16 ($MO = 13$, $\bar{X} = 13,5 \pm 1,41$ $n = 4$), supralabiais do lado direito 13–14 ($MO = 13$ $\bar{X} = 13,5 \pm 0,5$ $n = 4$); infralabiais do lado esquerdo 14–16 (MO e $\bar{X} = 15 \pm 0,81$ $n = 4$), infralabiais do lado direito 13–16 (MO e $\bar{X} = 15 \pm 1,25$ $n = 4$); intersupraoculares 7–8 (MO e $\bar{X} = 8 \pm 0,5$ $n = 4$); interrietais 28–30 (MO e $\bar{X} = 30 \pm 1$ $n = 4$); mentonianas 2–4 ($MO = 2$ $\bar{X} = 2,5 \pm 0,9$ $n = 4$); pós foveais 4–5 (MO e $\bar{X} = 4 \pm 0,57$ $n = 3$). CRC 710–1080 mm ($\bar{X} = 890$ mm ± 161 $n = 4$) e comprimento da cauda 70–117 mm ($\bar{X} = 92,5 \pm 29,7$ $n = 4$); comprimento da cabeça 49–59 mm ($\bar{X} = 54$ mm $\pm 6,7$ $n = 4$), largura 38–49 mm ($\bar{X} = 41$ mm ± 5 $n = 4$); distância ocular-rostral 10,6–12,3 mm ($\bar{X} = 12$ mm $\pm 1,5$ $n = 3$), distância frontal-rostral 7–9,7 mm ($\bar{X} = 7,5$ mm $\pm 0,7$ $n = 3$), distância internasal 5–6 mm ($\bar{X} = 5,5$ mm $\pm 0,7$ $n = 3$), distância interocular 4,4–5 mm ($\bar{X} = 5$ mm ± 0 $n = 4$), distância ocular-boca 5,6–6,1 mm ($\bar{X} = 6$ mm ± 0 $n = 4$), distância mentoniana-ventral 21,4–26,4 mm ($\bar{X} = 23,5$ mm $\pm 0,7$ $n = 4$); largura do gomo 11,37–12,7 mm ($\bar{X} = 12$ mm ± 1 $n = 3$), comprimento 4–5,34 mm ($\bar{X} = 4,5$ mm $\pm 0,7$ $n = 3$). Diâmetro começo do corpo 50–70 mm ($\bar{X} = 60,5$ mm $\pm 8,4$ $n = 4$), meio do corpo 111–140 mm ($\bar{X} = 120$ mm $\pm 12,2$ $n = 4$), final do corpo 68–87 mm ($\bar{X} = 80$ mm ± 8 $n = 4$).

Distribuição: Ilha de Marajó, Tuiuiu, Pará (Fig. 22).

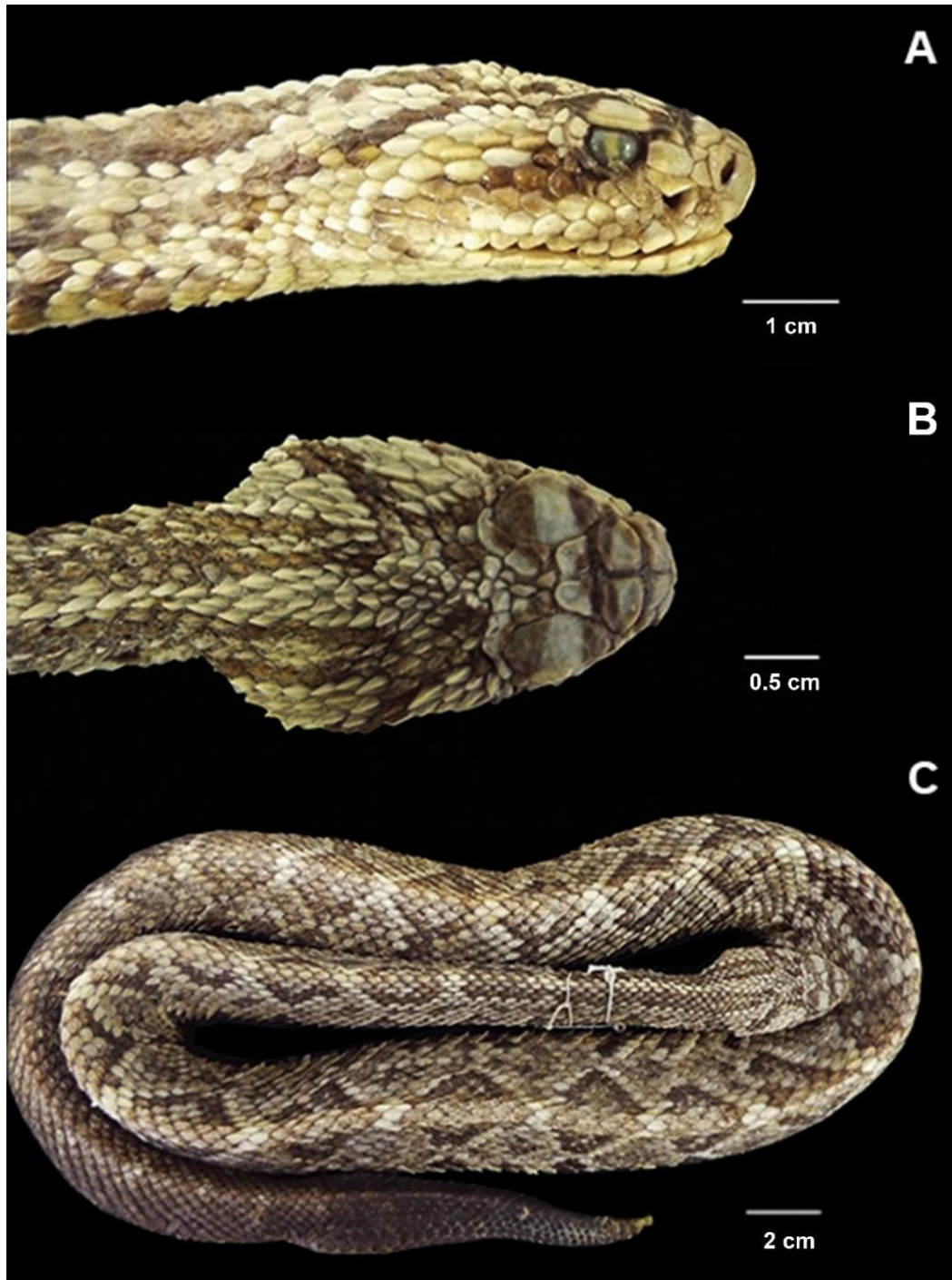


FIG. 20. —*Crotalus marajoensis* – IBSP18652, Ilha de Marajó, Pará. (A) Cabeça em vista lateral. Faixa ocular distinta. Faixa loreal ausente. (B) Cabeça em vista dorsal. Padrão “ninja” na região anterior da cabeça. Ganchos distintos, formados a partir das faixas paravertebrais. (C) *Crotalus marajoensis* em vista dorsal. Faixa parvertebral descontínua, distinta, individualizada, atingindo as supraoculares. Losangos e faixas com coloração distinta da coloração de fundo.

Crotalus ruruima Hoge, 1966

Fig. 5D e 21.

Holótipo: AMNH3605 – macho proveniente do Monte Roraima, Roraima, Brasil, divisa com a Venezuela.

Parátipos: AMNH36049, 36051, 36055, 36057, 38115, UUMMZ85267, 85269.

Descrição: mancha branca presente nas supraoculares no formato de seta ou arco; menor comprimento rostro-cloacal (\bar{X} = 699,7 mm). Faixas paravertebrais distintas, individualizadas, partem da região nugal até as supraoculares, se estendem por cerca de 2 a 4 vezes o comprimento da cabeça; pode ou não formar os ganchos diretamente. Grande quantidade de manchas escuras e claras na cabeça, formando um padrão de “mosaico”. Faixa escura na região anterior da cabeça, marcando as cantais. Dorso marrom ou marrom escuro. Ventre claro, geralmente com muitas manchas. Losangos romboidais estreitos, com três tonalidades, uma fileira externa creme ou branca, uma ou duas fileiras marrom escuro e centro um pouco mais escuro que o fundo. Escamas dorsais 27/28–31/21 escamas; ventrais, fêmeas entre 169–179 escamas, e machos entre 169–172. subcaudais, fêmeas entre 20–24 escamas, e machos entre 29–31, Comprimento da cauda das fêmeas entre 40–87 mm, e dos machos entre 52–94 mm. Três fileira de escamas interocular-labial; intersupraoculares 6–9. Interrictais 28–32.

Diagnose: (1) Escamas dorsais do começo do corpo 27 ou mais; (2) faixas paravertebrais médias ou longas, distintas, alcançam as supraoculares; (3) arco branco presente nas supraoculares; (4) padrão “ninja” ausente; (5) grande quantidade de manchas claras e escuras pela cabeça e corpo, formando um padrão de “mosaico”; (6) comprimento rostro-cloacal reduzido (máximo 94 cm);

Diferenciação: *Crotalus ruruima* difere de *C. terrificus*, *C. cascavella*, *C. collilineatus* e *C. marajoensis* devido ao menor CRC (vs. maior CRC); padrão de manchas na forma de “mosaico” na cabeça (vs. padrão “mosaico” ausente); e por possuir 27 escamas dorsais no começo do corpo (vs. 25); de *C. terrificus*, *C. cascavella* e *C. marajoensis* devido ao arco branco na supraocular (vs. ausente), e pelo padrão de manchas da cabeça; de *C. durissus* e *C. marajoensis* pela presença de apenas uma faixa escura na região anterior da cabeça, padrão de “ninja” ausente (vs. presente); de *C. terrificus* pelas faixas paravertebrais individualizadas, distintas, alcançando as supraoculares com clareza (vs. pouco distintas, se fundem, não alcançam as supraoculares com clareza); ganchos distintos, geralmente formados a partir da faixa paravertebral (vs. ganchos indistintos ou pouco distintos); de *C. collilineatus* pelo arco branco distinto (vs. ausente ou pouco distinto); de *C. unicolor* e *C. vegrandis* devido ao

padrão dos losangos e faixas (vs. não visível ou pouco visível em *C. unicolor*, faixas e losangos com formato pouco distintos, pigmentados em *C. vegrandis*).

Varição: escamas dorsais no começo do corpo 25–27 ($MO = 27, \bar{X} = 26,8 \pm 0,6, n = 11$), dorsais no meio do corpo 28–31 ($MO = 30, \bar{X} = 29,5 \pm 1,03, n = 11$) e dorsais no final do corpo 21–23 ($MO = 21, \bar{X} = 21,3 \pm 0,64, n = 11$); supralabiais do lado esquerdo 13–15 ($MO = 15, \bar{X} = 14 \pm 0,86, n = 9$), supralabiais do lado direito 13–14 ($MO = 14, \bar{X} = 13,6 \pm 0,51, n = 10$); infralabiais do lado esquerdo 14–16 ($MO = 15, \bar{X} = 15,1 \pm 0,6, n = 09$), infralabiais do lado direito 14–17 ($MO = 15, \bar{X} = 15,1 \pm 1,05, n = 9$); pós oculares 2–3 ($MO = 2, \bar{X} = 2 \pm 0,3, n = 11$), sub oculares 3–4 ($MO = 3, \bar{X} = 3,2 \pm 0,4, n = 11$); interocular-labial 2–3 ($MO = 3, \bar{X} = 2,9 \pm 0,3, n = 11$); intersupraoculares 6–9 ($MO = 8, \bar{X} = 7,3 \pm 1,05, n = 10$); loreais 1–3 ($MO = 2, \bar{X} = 2 \pm 0,63, n = 11$); interictais 28–32 ($MO = 30, \bar{X} = 30,2 \pm 1,31, n = 10$); mentonianas 2–4 ($MO = 4, \bar{X} = 3,1 \pm 0,87, n = 10$); pré foveais 3–6 ($MO = 4, \bar{X} = 4,4 \pm 0,88, n = 9$), sub foveais 1–2 ($MO = 1, \bar{X} = 1,1 \pm 0,33, n = 9$), pós foveais 3–5 ($MO = 4, \bar{X} = 3,8 \pm 0,66, n = 9$). CRC 487–944 mm ($\bar{X} = 699,7 \text{ mm} \pm 153,12, n = 10$) e comprimento da cauda 40–94 mm ($\bar{X} = 64,1 \pm 20,04, n = 10$); comprimento da cabeça 25–59 mm ($\bar{X} = 42,3 \text{ mm} \pm 10,22, n = 10$), largura 20–49 mm ($\bar{X} = 34,3 \text{ mm} \pm 9,73, n = 10$); distância ocular-rostral 8,3–14,2 mm ($\bar{X} = 12,5 \text{ mm} \pm 2,12, n = 10$), distância frontal-rostral 5,6–9,5 mm ($\bar{X} = 7 \text{ mm} \pm 1,41, n = 10$), distância internasal 4,6–7,5 mm ($\bar{X} = 5,5 \text{ mm} \pm 1, n = 10$), distância interocular 3,8–7,8 mm ($\bar{X} = 6,5 \text{ mm} \pm 0,7, n = 10$), distância ocular-boca 3,9–9,2 mm ($\bar{X} = 4,6 \text{ mm} \pm 0,57, n = 10$), distância mentoniana-ventral 16,7–30,5 mm ($\bar{X} = 26,33 \text{ mm} \pm 3,21, n = 9$); largura do gomo 6,7–13,9 mm ($\bar{X} = 9,5 \text{ mm} \pm 4,24, n = 9$), comprimento 3–5,6 mm ($\bar{X} = 4 \text{ mm} \pm 1,41, n = 9$). Diâmetro começo do corpo 32–78 mm ($\bar{X} = 55,8 \text{ mm} \pm 15,43, n = 10$), meio do corpo 79–160 mm ($\bar{X} = 109 \text{ mm} \pm 30,01, n = 10$), final do corpo 50–96 mm ($\bar{X} = 70,2 \text{ mm} \pm 18,05, n = 10$).

Distribuição: Monte Roraima, divisa com a Venezuela e Boa Vista, Roraima, Brasil (Fig. 22).

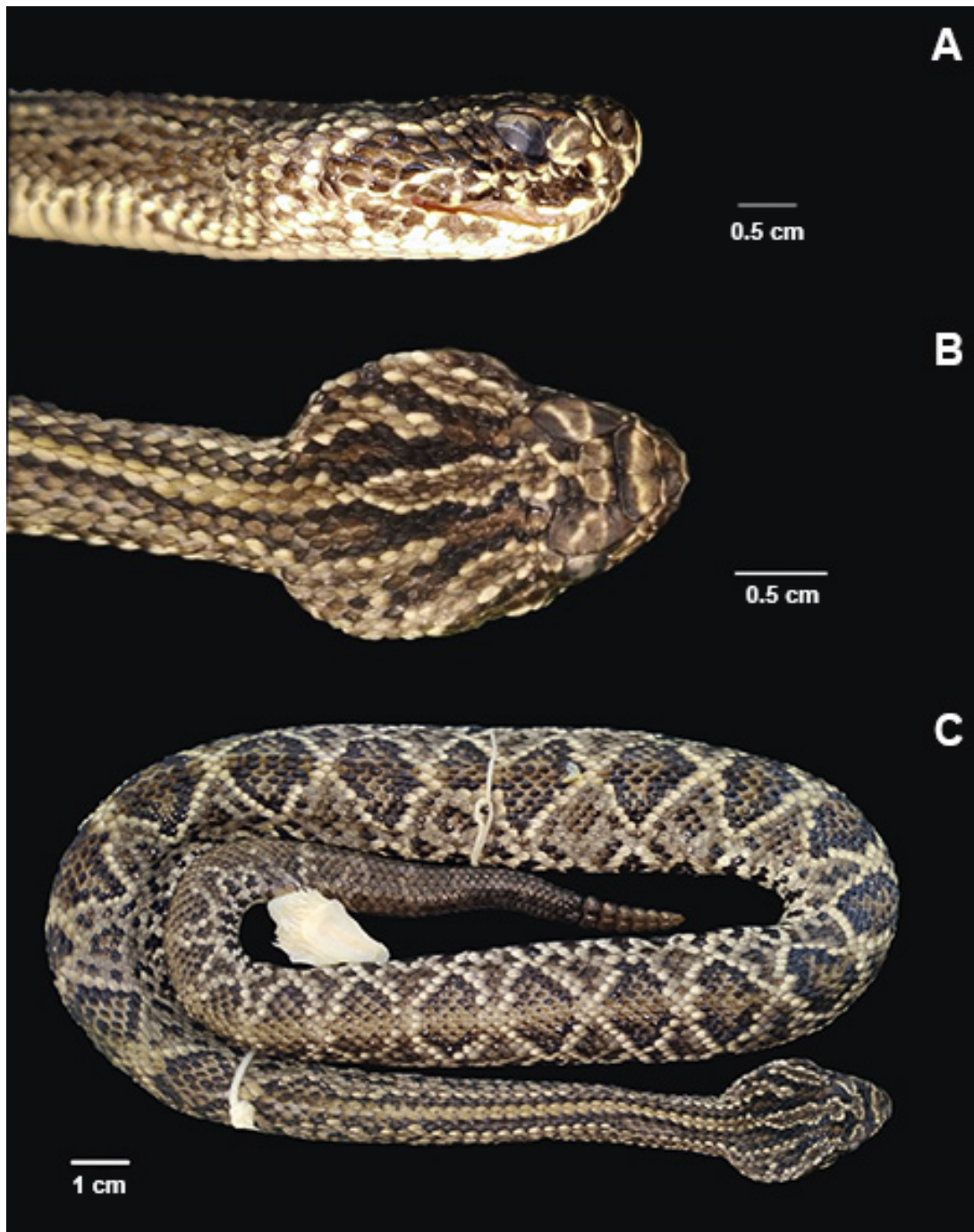


FIG. 21. —*Crotalus ruruima* – IBSP90819, Boa Vista, Roraima. (A) Cabeça em vista lateral. Faixas ocular e loreal distintas. Muitas manchas e pigmentações escuras e claras, formando o padrão de “mosaico”. (B) Cabeça em vista dorsal. Ganchos distintos, arco branco distinto na supraocular. (C) *Crotalus ruruima* em vista dorsal. Faixas paravertebrais longas, distintas, individualizadas, se estendendo até as supraoculares.

3.5 Mapa de distribuição

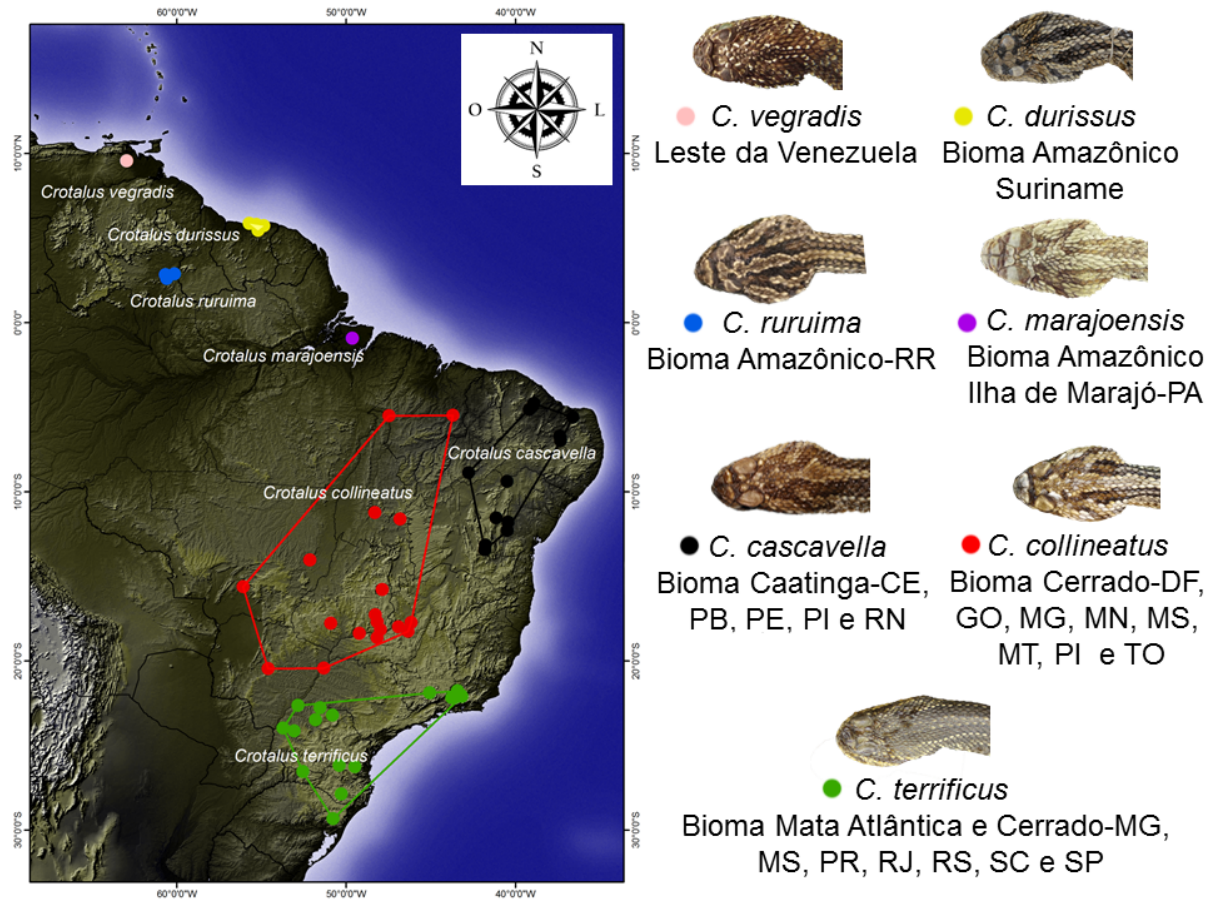


FIG. 22. —Mapa de distribuição das espécies do complexo *Crotalus durissus* aqui analisadas.

3.6 Chave de identificação

Chave de Identificação para as espécies do complexo *Crotalus durissus* do Brasil

- 1a. Padrão “ninja” na região anterior da cabeça formado pela presença de duas faixas escuras que marcam as cantais, supraoculares e intersupraoculares.....2
- 1b. Manchas na região anterior da cabeça não formam as duas faixas escuras com padrão “ninja”.....3
- 2a. Presença de arco branco na supraocular.....*Crotalus durissus*
- 2b. Ausência de arco branco na supraocular.....*Crotalus marajoensis*
- 3a. 27 ou mais escamas dorsais no começo do corpo (região do pescoço, cerca de um palmo após a cabeça).....4
- 3b. Menos que 27 escamas dorsais no começo do corpo.....5
- 4a. Presença de arco branco na supraocular; muitas manchas escuras e brancas pela cabeça e corpo, formando um padrão de “mosaico”; menor comprimento rostro-cloacal (máximo 90 cm).....*Crotalus ruruima*
- 4b. Padrão “mosaico” ausente; faixas paravertebrais longas, cerca de duas a quatro vezes o comprimento da cabeça; faixas paravertebrais alcançam as supraoculares.....5
- 5a. Manchas na cabeça em formato de ganchos ausentes ou pouco visíveis; faixas paravertebrais médias ou longas, ou seja, cerca de 2 a 4 vezes o comprimento da cabeça; faixas paravertebrais não alcançam a supraocular, e geralmente se fundem; região anterior da cabeça sem manchas; losangos praticamente da mesma coloração que o dorso.....*Crotalus terrificus*
- 5b. Faixas paravertebrais alcançam as supraoculares; ganchos e faixas paravertebrais visíveis.....6
- 6a. Faixas paravertebrais curtas, cerca de uma a duas vezes o comprimento da cabeça; ausência de arco branco na supraocular; losangos pouco contrastantes com coloração de fundo.....*Crotalus cascavella*
- 6b. Faixas paravertebrais individualizadas, longas, se estendem cerca de três a quatro vezes, ou mais, o comprimento da cabeça; losangos geralmente bem contrastantes com a coloração de fundo.....*Crotalus collilineatus*

4 DISCUSSÃO

4.1 Taxonomia e ecologia do grupo

Vanzolini e Calleffo (2002) fazem uma extensa revisão literária sobre *C. durissus* e sugerem, assim como trabalhos moleculares (Wuster et al. 2005; Carbajal-Márquez et al. 2020), que *C. durissus* é um complexo de espécies. Embora haja uma grande sobreposição de caracteres, através de análises morfológicas e estatísticas, avaliamos uma série de diferenças nas espécies aqui trabalhadas. Através da NMDS, foi possível verificar o agrupamento das espécies de acordo com a morfologia, e através da ANOVA, foi possível verificar um conjunto de parâmetros que diferiram entre as espécies. Dentre as principais características diagnósticas, destacamos a importância dos padrões de manchas na cabeça que suportam as espécies do complexo *C. durissus* aqui analisadas, como comprimento e distinção das faixas paravertebrais, manchas na região anterior da cabeça, presença, ausência do arco branco na supraocular, presença, ausência e distinção dos ganchos, contraste dos losangos em relação a coloração de fundo. Os resultados estatísticos demonstram que as espécies não foram separadas apenas pelos padrões de coloração, mas também, pela contagem de escamas e medidas morfométricas. Analisar a variação de cada caracter possibilita verificar se este é significativo ou não, e compará-lo com outros caracteres. Como exemplo, apesar de *C. cascavella*, *C. collilineatus* e *C. marajoensis* terem apresentado medidas semelhantes para comprimento da cabeça, as distâncias entre as narinas e as oculares variaram significativamente entre essas espécies.

Analisar o neótipo de *C. durissus* (Savage et al. 2005) e definir as principais características diagnósticas dessa espécie, possibilita não só comparações e reconhecimento das diferentes espécies de cascavéis que ocorre no Brasil, mas também permite que trabalhos morfológicos, biogeográficos e filogenéticos sejam realizados com maior precisão no futuro. Considerando o histórico, houve muita divergência a respeito dos nomes e localidades para as diferentes populações de *C. durissus* ao longo dos anos. Linnaeus (1758) cita apenas “América” como localidade tipo de *C. durissus*. Alguns autores chegaram a considerá-la para a América do Norte (Laurenti 1758; Shaw 1802). Com o passar dos anos, foi aceita para América Central (Meerem 1820; Cope 1859; Klauber 1972; McCraine 1993). E, posteriormente, é restringida para a América do Sul (Campbell e Lamar 2004; Savage et al. 2005). Devido ao holótipo perdido, é definido um neótipo proveniente de Saramacca, região costeira do Suriname, autores apontam que é muito provável que o holótipo seja proveniente dessa região, já que o mesmo era originário da ‘*Claudius Grill Collection/Surinam Collection*’ (Savage et al. 2005). Em comunicação pessoal com a curadoria do Museu de

Evolução da Universidade de Uppsala, foi destacado que a coleção de Grill foi doada à Universidade de Uppsala em 1746, e constam-se registros de *C. durissus* do *Systema Naturae* na lista de inventário de Uppsala até 1828 (Holm 1957), mas nada após isso. De forma que os curadores não sabem o que aconteceu com o material, outros itens da coleção de Linnaeus e da Coleção “Claudius Grill” podem ser encontrados na lista que o Museu disponibiliza, porém, não há nenhum espécime de *C. durissus*. Dessa forma, considerando que o material encontra-se definitivamente perdido há anos, e seguindo o ICZN, reconhecemos este neótipo, e atribuímos *C. durissus* ao Suriname, embora não descartamos a possibilidade de que a espécie ocorra na região costeira das Guianas.

As subespécies brasileiras possuem diferenças morfológicas significativas entre si, tanto para padrões de manchas, como para contagem de escamas, medidas e hemipênis. Porém, devido ao histórico taxonômico conturbado envolvendo *C. durissus*, as grandes variações morfológicas, difícil acesso a determinados materiais, e inconsistência para dados moleculares, existia grande dificuldade para comparações abrangentes e eventuais separações. Assim, analisar o neótipo e outros indivíduos provenientes da localidade tipo foi essencial para notar que existem diferenças significativas entre certas populações, e que *C. durissus* seria de fato um complexo de espécies. Até o momento, mesmo sem uma base bem definida do que é *C. durissus*, duas populações da Venezuela, que teriam sido consideradas subespécies de *C. durissus*, são reconhecidas como espécies distintas, *Crotalus unicolor* Van Lidth de Jeude, 1887, restrita à Aruba, próxima à costa da Venezuela e *Crotalus vegrandis* Klauber 1941, com ocorrência na Venezuela (Uetz e Hallerman 2020). *Crotalus vegrandis* apresenta um padrão de manchas muito diferenciado, não possui losangos romboidais e nem faixa paravertebral típica (Fig. 23), apresenta muitas pigmentações na cabeça e no corpo, tendo um “padrão de mosaico” de manchas claras muito mais evidente que *C. ruruima*, se distinguindo facilmente das cascavéis do Brasil.

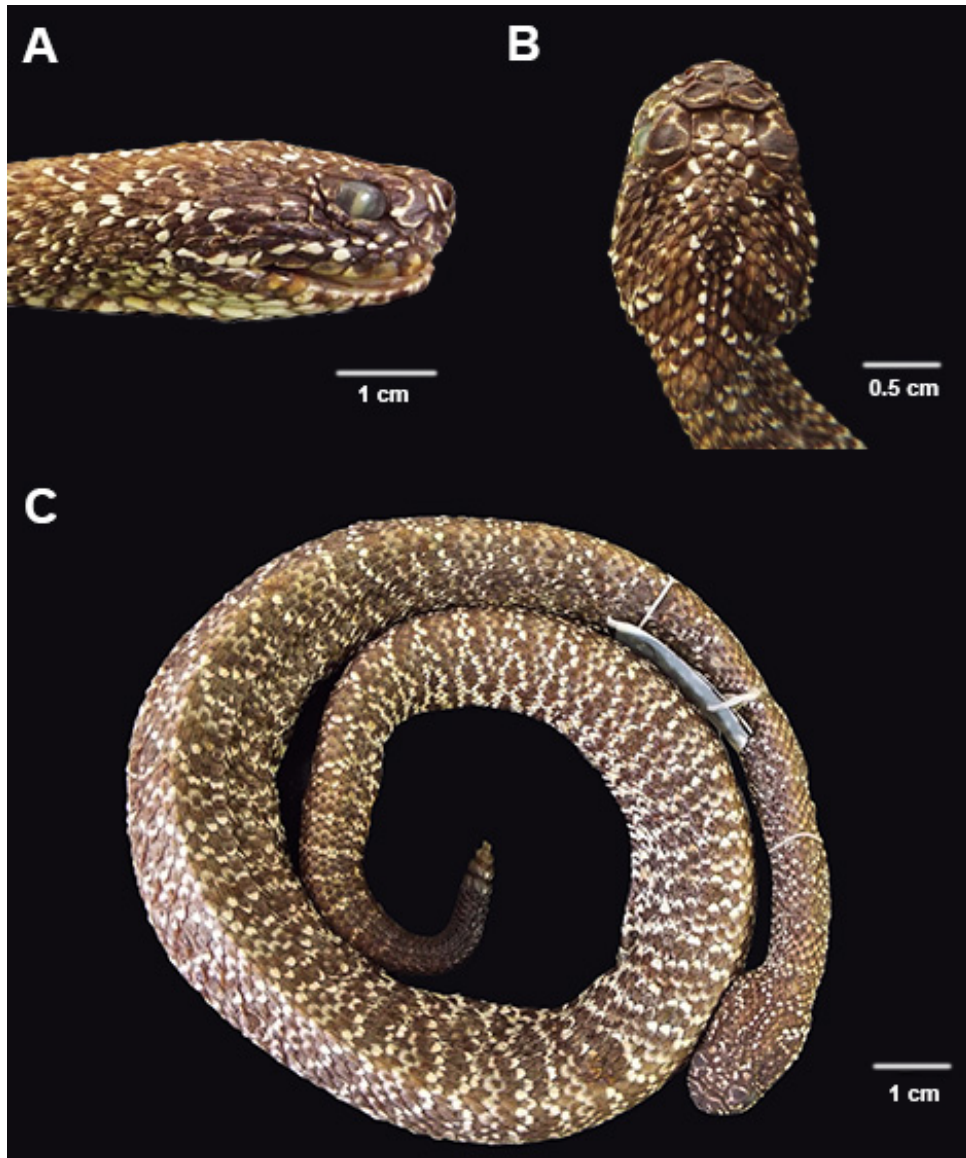


FIG. 23. —*Crotalus vegrandis* – IBSP25672, Venezuela. (A) Cabeça em vista lateral. (B) Cabeça em vista dorsal. (C) *Crotalus vegrandis* em vista dorsal. Faixa paravertebral e losangos indistintos.

Crotalus terrificus não tem holótipo citado. Um neótipo foi definido por Hoge (1966) proveniente de Julio de Castilho, município de Taquari – Rio Grande do Sul, Brasil. Porém, este neótipo além de ter sido perdido no incêndio, não é seguido os pressupostos da ICZN, violando o artigo 75.3.2 (ICZN 1999), pois o autor não diferencia *C. terrificus* de outras subespécies, ainda que *C. terrificus* seja a espécie mais antiga do grupo no Brasil, seria necessária sua comparação à *C. durissus*. Após o incêndio da coleção do Instituto Butantan, os responsáveis técnicos elaboraram uma planilha com todo material que foi recuperado e sua condição. Assim, ressaltam que há desde exemplares só com alguma parte do corpo até exemplares que não sofreram nenhum tipo de dano, e o neótipo de Hoge não é constado na

lista. Considerando o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, a ausência de tipos, e a fim de estabilizar o status taxonômico da espécie, definimos o neótipo IBSP73782, proveniente da região Sul do Brasil, o qual representa de maneira satisfatória as características aqui sugeridas para *C. terrificus*. Embora essa espécie tenha como localidade tipo a região Sul do Brasil, a mesma está associada a regiões de Mata Atlântica, englobando Paraná, Rio Grande do Sul e Santa Catarina, e também São Paulo, Rio de Janeiro e Minas Gerais, e possivelmente outras regiões. Através de análises estatísticas os indivíduos provenientes do Paraguai foram descartados de *C. terrificus*, porém não inviabilizamos a possibilidade da ocorrência dessa espécie para o país. A ocorrência em regiões de ecótono pode possibilitar o encontro de diferentes populações, neste caso, diferentes espécies. Os espécimes de *C. terrificus* dessas áreas de ecótono podem apresentar características menos precisas para questões morfológicas, como faixa paravertebral mais distinta, individualizada.

Não há holótipo especificado na descrição de *C. cascavella*. Hoge (1966) propôs ‘Mina Caraíba’ (Bahia) como localidade tipo e definiu IBSP23400 como neótipo. A definição também é inválida, pois viola o artigo 75 do Código (Hoogmoed e Gruber 1983; ICZN 1999). Não foram apresentadas as características da até então subespécie, e nem as diferenças com as outras existentes. Considerando que *C. cascavella* tem Bahia como localidade tipo (Wegler 1824), e o Código (ICZN 1999), definimos um novo neótipo proveniente de Rio de Contas – Bahia. Porém, destacamos atenção para as variações que ocorrem nas populações de cascavéis desse estado, possivelmente devido aos diferentes biomas que ocorrem na Bahia, que propiciariam encontro de diferentes espécies, e que melhor do que considerar a Bahia como localidade tipo, seria considerar as áreas de caatinga. Considerando a morfologia, apesar da semelhança, sobreposição de caracteres e possível sobreposição geográfica em algumas regiões, entre *C. cascavella* e *C. collilineatus* e *C. terrificus*, há características marcantes que diferem *C. cascavella*, destacamos principalmente a curta faixa paravertebral, ausência de arco branco na supraocular e hemipênis com maior quantidade de espinhos, que se distribuem não só pelo corpo, mas também pelo começo e região intermediária do lobo.

Amaral (1926) não especifica sítios para *C. collilineatus*, porém traz três ilustrações distintas, IBSP2180 proveniente do Mato Grosso, IBSP1538 de Minas Gerais, e um espécime sem tombo de São Paulo (Campbell e Lamar 2004). Há a possibilidade de ter duas subespécies distintas nas ilustrações de Amaral (Hoge 1966). Dessa forma, Hoge (1966) juntamente com Amaral, decidem definir o indivíduo IBSP2180 do Mato Grosso como lectótipo. Não é especificado o local exato, o que levanta uma problemática, visto que Mato Grosso é um estado de grande extensão territorial que abrange três biomas distintos,

Amazônia, Cerrado e Pantanal. Dadas as variações e os padrões aqui analisados para esta espécie, os dados indicam que populações típicas de Cerrado, como indivíduos de Goiás ou Minas Gerais representariam melhor o grupo. Havendo possibilidade de mais espécies. Porém, respeitando o ICNZ, mantemos IBSP2180 como lectótipo e pelo artigo 76.2 do referido código, Mato Grosso é mantido, por hora, como localidade tipo de *C. collilineatus*.

O holótipo de *C. marajoensis* (IBSP17779) também foi perdido no incêndio da coleção do Instituto Butantan, não sendo mais encontrado. Assim, a fim de manter um representante para o grupo, definimos o parátipo IBSP17726 como neótipo, respeitando a localidade tipo, Tuiuiu, Ilha do Marajó, no estado do Pará. Porém, é possível notar diferenças na metodologia em termos de contagem de escamas com a descrição original de Hoge (1966), pois o autor traz a contagem de dorsais como 32/27/19. Aqui, não analisamos indivíduos com mais de 25 escamas no começo do corpo, essa grande diferença possivelmente deve-se a região escolhida para a contagem ou a forma de realizar a mesma, por estes motivos, procuramos detalhar ao máximo as metodologias utilizadas, e ressaltamos a necessidade de análises físicas dos materiais para eventuais trabalhos morfológicos.

A contagem de escamas dorsais do começo do corpo, e presença do arco branco nas supraoculares de todos os indivíduos, difere prontamente *C. ruruima* das demais espécies brasileiras. Hoge (1966) faz uma descrição detalhada e diferencia essa espécie de *C. terrificus* e *C. vegrandis* pelo padrão peculiar de manchas na cabeça e pelo menor comprimento rostro-cloacal. Diferentemente de *C. ruruima*, indivíduos da Ilha de Maracá – Roraima, apresentaram grande CRC (826, 1205 e 1086 mm) e levantam a problemática acerca das possíveis diferenças ecológicas envolvendo as populações de cascavéis da região. Allen e Neill (1957) apontam que há duas populações distintas ecologicamente na Guiana, as cascavéis de savana, de menor CRC e as de florestas, que teriam maior CRC. Outro fator relevante a respeito dessa espécie, é que ela possui menor número de indivíduos nas coleções do que as demais espécies brasileiras (exceto *C. marajoensis*), o que estimula uma preocupação acerca de seu possível status de conservação.

Considerando os aspectos reprodutivos, estudos apontam que indivíduos de determinadas localidades alocariam mais energia para o crescimento antes de iniciar as atividades reprodutivas (Shine 1980; Aubret et al. 2002), o que poderia explicar as diferenças para comprimento rostro-cloacal envolvendo *C. ruruima* e as outras espécies. Barros et al. (2002) citam essa relação para comprimento rostro-cloacal comparando indivíduos de *Crotalus* do Sudeste do Brasil (*C. terrificus*) em relação aos indivíduos do Nordeste (*C. cascavella*) e da América Central. De acordo com os estudos, o tempo para os eventos

reprodutivos femininos são iguais entre populações do sudeste e nordeste, porém para os machos há diferenças significativas, variando o comprimento rostro-cloacal em relação a maturidade sexual, a época da espermatogênese e regressão testicular (Barros et al. 2002). Neste trabalho, *C. cascavella* e *C. marajoensis* foram as espécies que diferiram consideravelmente considerando o hemipênis, devido distribuição, quantidade e desenvolvimento dos espinhos. Hemipênis são úteis em estudos evolutivos envolvendo viperídeos, pois os mesmos estão associados à diferenciação de espécies e comportamentos reprodutivos (Jadin et al. 2010b). Jadin et al. (2010a) verificaram os hemipênis de três espécies de cascavéis de cauda longa do México, *Crotalus ericsmithi* Campbell e Flores-Villela 2008, *Crotalus lannomi* Tanner 1966 e *Crotalus stejnegeri* Dunn 1919, os autores apontam uma série de semelhanças entre os hemipênis dessas espécies, mas consideram algumas diferenças quanto formato do ápice dos lobos, quantidade de espinhos, e transição dos espinhos para os cálices. Os autores ainda diferenciam essas três espécies de *Crotalus polystictus* Cope 1865, apontando que os espinhos de *C. polystictus* ocorrem em sua maioria na base do hemipênis, invés dos lobos, como nas outras espécies analisadas, sendo quase todo o lobo coberto por cálices (Jadin et al. 2010a). Esse fato é similar ao que ocorre na maioria das espécies aqui analisadas, de forma que, *C. cascavella* seria a única espécie que se diferencia quanto a distribuição dos espinhos, distribuídos pelo corpo e parte dos lobos. Outra característica relevante que diferencia o hemipênis de *C. cascavella*, principalmente em relação à *C. collilineatus* e *C. terrificus* é a quantidade aproximada de espinhos. O baixo tamanho amostral para *C. marajoensis* e *C. ruruima* não permitiu diferenciações quanto quantidade de espinhos. Porém, o hemipênis analisado de *C. marajoensis* apresenta espinhos mais espessos que as demais espécies.

4.2 Filogenia

Estudos indicam que possivelmente, existiu um corredor central, o corredor transamazônico do Pleistoceno, que supostamente explicaria o atual padrão filogeográfico para as cascavéis, sendo que, as populações da região norte da bacia amazônica seriam populações mais basais (Wuster et al. 2005). Os autores sugerem que há uma proximidade filogenética entre as populações de *C. durissus* do Brasil, e deduzem que *C. d. cascavella* e *C. d. collilineatus* são sinônimas de *C. d. terrificus* (Wuster et al. 2005), porém, existe a possibilidade de que identificações incorretas, e a falta de dados com base na morfologia, podem ter levado os autores a essas conclusões. Há áreas em que essas espécies se encontram, como o estado de São Paulo, em que há ocorrência de *C. collilineatus* e *C. terrificus*. Análises

das variações morfológicas e dos padrões de manchas em ambas espécies, mostra que, apesar da similaridade para alguns caracteres, elas possuem características diagnósticas que permitem a diferenciação, principalmente pelo comprimento e distinção das faixas paravertebrais, pelas manchas na região anterior da cabeça, as manchas nas supraoculares, os contrastes dos losangos, e para *C. cascavella* também o hemipênis.

Carbajal-Márquez et al. (2020) encontraram cinco linhagens independentes para *Crotalus simus* Latreille 1801 no México, com evidências morfológicas e moleculares para três táxons reconhecidos, *Crotalus simus*, *Crotalus culminatus* Klauber 1952, *Crotalus tzabcan* Klauber 1952 e duas novas espécies, *Crotalus mictlantecuhтли* e *Crotalus ehecatl*. Essas espécies já foram consideradas *C. d. durissus* por alguns autores (Klauber 1972; McCraine 1993). Carbajal-Márquez et al. (2020) diferenciam as novas espécies pelas fileiras das faixas paravertebrais, interrupção ou não das faixas da região anterior da cabeça e algumas variações em relação à contagem de escamas. A respeito da filogeografia de *C. durissus*, os autores consideram todas as subespécies da América do Sul como *C. d. durissus* (Carbajal-Márquez et al. 2020). Os autores concordam com o trabalho de Wuster et al. (2005) em alguns pontos, e consideram que *C. durissus*, *C. cascavella*, *C. collilineatus*, *C. ruruima* e *C. terrificus* estariam intimamente relacionadas molecularmente, mas devido à falta de amostras para algumas espécies, como *C. marajoensis*, o grande polimorfismo nos caracteres morfológicos e a falta de uma revisão abrangente, não propõem nenhuma reclassificação para essas linhagens e ressaltam que, embora tenham adicionado novas sequências de marcadores mitocondriais e nucleares, o trabalho em questão não é capaz de resolver os problemas envolvendo *C. durissus* (Carbajal-Márquez et al. 2020). No entanto, os autores trazem que seus estudos indicam uma possível diversidade de linhagem críptica para o complexo *C. durissus* (Carbajal-Márquez et al. 2020). Sugerimos mais trabalhos atrelando morfologia e molecular para maiores explicações dos padrões filogeográficos de *C. durissus* na América do Sul.

4.3 Dispersão por meio aquático

Com o elevado desmatamento e a preferência por áreas abertas, a densidade populacional das cascavéis tem aumentado (Sazima 1992). Porém, sua dispersão acontece, também, por outros meios, como o deslocamento para novas áreas através de inundações (Klauber 1984). Acredita-se que *C. terrificus* dispersou para algumas regiões do Rio de Janeiro já na década de 1950 através deste método, de forma que, devido ao tipo de topografia, alguns rios funcionariam como barreiras e outros como corredores (Bastos et al.

2005). Fato relevante para a espécie, considerando que *C. terrificus* nada suficientemente bem quando se é necessário (Klauber 1984). Porém, *C. terrificus* não seria a única espécie do complexo a apresentar essas relações, segundo Tozetti e Martins (2013), cascavéis de Itirapina – São Paulo estão presentes também em regiões úmidas, como margens de mata de galerias e pântanos, e até em locais completamente alagados. Aqui analisamos espécimes provenientes dessa localidade (IBSP58781, 67177), e inferimos que a espécie encontrada trata-se de *C. collilineatus*. Verificamos que essa espécie também está presente em ilha, ocorrendo na Ilha Solteira – São Paulo (IBSP38054, 36061, 38056), que fica às margens do Rio Paraná. Outra espécie que vale ser destacada nesse contexto é *C. marajoensis*, com distribuição, até o presente momento, restrita para Ilha de Marajó – Pará. Tais questões levantam a possibilidade de a dispersão por enchentes não ser um fato relevante apenas para *C. terrificus*, mas também para outras espécies do gênero.

É necessário cautela quanto às inferências à respeito das dispersões das cascavéis, pois a perspectiva de que elas estariam se expandindo no Brasil cria uma falsa percepção de que esse animal não merece preocupação ou proteção (Duarte e Menezes 2013), considerando principalmente as espécies que ocorrem em regiões florestadas e isoladas. Aparentemente, cascavéis de áreas florestais são raras, sendo encontrados poucos indivíduos, enquanto populações de áreas abertas são mais comuns (Beebe 1946). Nesse estudo, houve uma grande dificuldade de encontrar indivíduos de *C. durissus* e *C. marajoensis*, seguida de *C. ruruima* e em menor grau *C. cascavella*. *Crotalus collilineatus* e *C. terrificus* apresentaram maior tamanho amostral, porém foram encontradas em diferentes níveis de acordo com a região. Mais estudos visando a ecologia devem ser realizados, a fim de melhor entender os padrões de distribuição, densidade populacional e status de conservação de cada espécie.

5 CONCLUSÃO

Apesar da grande quantidade de trabalhos envolvendo *C. durissus*, sua importância médica, a alta densidade populacional em algumas regiões, a amplitude de se ter uma única espécie para toda a América do Sul, e por determinados momentos, ter a mesma espécie até o México, e as diferenças morfológicas e de veneno entre as populações, não havia até então uma revisão precisa com foco morfológico integrativo considerando o complexo *C. durissus*. Aqui, realizamos análises de padrões e variações de manchas, colorações, contagem de escamas, medidas morfométricas, análise dos hemipênis, e testes estatísticos nas diferentes populações de cascavéis pela América do Sul, com enfoque nas populações do Brasil, na tentativa de melhor estruturar o grupo. Verificamos que há uma complexidade muito grande

na revisão desse grupo, não só pelas sobreposições morfológicas, mas principalmente pelo denso e conturbado histórico taxonômico, que por muitos anos manteve ideias errôneas sobre a taxonomia de *C. durissus*. Após Savage et al. (2005) definirem um neótipo para *C. durissus* proveniente do Suriname, considerando que o holótipo de *C. durissus* está perdido desde 1828, foi possível comparar as populações de diferentes localidades e verificar padrões bem distintos entre as populações. Analisamos as distribuições pelas diferentes fitofisionomias, verificando diferenças entre as populações de acordo com os biomas. E após definidas as subespécies, e comparadas umas com as outras, encontramos caracteres relevantes que as distinguem, considerando principalmente faixas paravertebrais, mancha na supraocular, manchas na região anterior da cabeça, contraste dos losangos e das manchas em relação a coloração dorsal, contagem de escamas dorsais, comprimento rostro-cloacal, medidas da cabeça e quantidade e distribuição dos espinhos pelo hemipênis. Com base nesses dados, definimos diagnoses para *C. durissus*, *C. cascavella*, *C. collilineatus*, *C. marajoensis*, *C. ruruima* e *C. terrificus*. Elaboramos uma chave de identificação, com o intuito de auxiliar os demais pesquisadores na hora das identificações.

Morfológicamente, algumas espécies apresentam maiores semelhanças do que outras. *Crotalus durissus* e *C. ruruima* são as espécies encontradas ao norte do rio Amazonas. Estas espécies apresentam grande quantidade de manchas claras e escuras (padrão mosaico) e coloração mais contrastantes de manchas em relação à coloração de fundo, e ambas apresentarem o arco branco nas supraoculares de todos os indivíduos analisados. Esta última característica também pode ser visualizada em alguns indivíduos de *C. collilineatus*. Essa espécie apresenta diferenças consideráveis entre populações de Goiás, Minas Gerais, São Paulo e Mato Grosso, o que levanta a necessidade de maiores investigações morfológicas e moleculares com foco em *C. collilineatus*, acreditamos que as populações da Amazônia sejam distintas das populações do Cerrado. As espécies encontradas ao sul do Rio Amazonas (*C. cascavella*, *C. collilineatus*, *C. marajoensis* e *C. terrificus*) formariam um agrupamento pela morfologia. *Crotalus marajoensis* apresenta um maior isolamento geográfico, pois a mesma foi encontrada apenas na Ilha do Marajó – Pará, e devido as duas faixas escuras que marcam as extremidades das supraoculares e cantais (padrão “ninja”) na região anterior da cabeça, e ausência de arco branco na supraocular, seria a espécie mais facilmente reconhecível. As outras três espécies, apresentam grandes variações e sobreposições, porém a ausência do arco branco na supraocular em todos os indivíduos analisados de *C. terrificus* e *C. cascavella* as separam das outras espécies. E a maior quantidade de espinhos e distribuição dos mesmos

pelo corpo e parte do lobo do hemipênis de *C. cascavella* a diferiria das outras espécies brasileiras.

Embora aqui indicado que *C. cascavella* ocorra no Nordeste, no bioma Caatinga, *C. collilineatus* ocorra na região Central, Cerrado, e *C. terrificus* ocorra no Sul e Sudeste, região de Mata Atlântica, possivelmente há encontro dessas espécies em certas localidades, como áreas de ecótonos. A identificação das espécies nessas áreas é mais difícil, visto que alguns indivíduos dessas regiões podem não apresentar com clareza todas as características aqui apresentadas. Diferenças quanto a distribuição e densidade populacional entre as espécies também são relevantes. Tivemos grande dificuldades em encontrar indivíduos de *C. ruruima* e principalmente de *C. marajoensis* e *C. durissus*. O que evidencia a necessidade de maiores estudos com foco conservacionista. Porém isso não significa que essas espécies necessitem de táticas de conservação e *C. collilineatus*, *C. cascavella* e *C. terrificus* não, visto a importância ecológica e médica do complexo *C. durissus* como um todo. Considerando as variações e complexidade do grupo, sugerimos maiores estudos envolvendo análises integrativas, incluindo mais caracteres morfológicos, morfometria geométrica, estudos ecológicos, moleculares e bioquímicos (veneno), a fim de melhor compreender o complexo *C. durissus*.

REFERÊNCIAS

- Amaral, A. 1926. Collectanea ophiologica. Variações das marcas dorsaes de *Crotalus terrificus* Laurenti, 1768. Revista do Museu Paulista 15:89–91.
- Aubret, F., X. Bonnet, R. Shine, e O. Lourdais. 2002. Fat is sexy for females but not males: the influence of body reserves on reproduction in snakes (*Vipera aspis*). Hormones and Behavior 42:135–147. DOI: 10.1006/hbeh.2002.1793
- Bandeira, I.C.J., D. Bandeira-Lima, C.P. Mello, T.P. Pereira, R.R.P.P.B. De Menezes, T.L. Sampaio, C.B. Falcão, G. Rádis-Baptista, e A.M.C. Martins. 2017. Antichagasic effect of crotalidicin, a cathelicidin-like viperidicin, found in *Crotalus durissus terrificus* rattlesnake's venom gland. Parasitology 145:1059–1064. DOI:10.1017/s0031182017001846
- Barrio, A., e O.V. Brazil. 1951. Neuromuscular action of the *Crotalus durissus terrificus* (Laurenti) poisons. Acta Physiologica Latinoamericana 1:291–308.
- Barros, V.A., L.R. Sueiro, e S.M. Almeida-Santos. 2012. Reproductive biology of the neotropical rattlesnake *Crotalus durissus* from northeastern Brazil: a test of phylogenetic conservatism of reproductive patterns. Herpetological Journal 22:97–104.

- Bastos, E.G.M., A.F.B. Araújo, e H.R. Silva. 2005. Records of the rattlesnakes *Crotalus durissus terrificus* (Laurenti) (Serpentes, Viperidae) in the State of Rio de Janeiro, Brazil: a possible case of invasion facilitated by deforestation. *Revista Brasileira de Zoologia* 22:812–815. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81752005000300047>
- Beebe, W. 1946. Field notes on the snakes of Kartabo, British Guiana, and Caripito, Venezuela. *Zoologica* 31:11–52.
- Bernarde, P.S. 2012. Anfíbios e répteis: introdução ao estudo da herpetofauna brasileira. Anolis Books, Brasil.
- Bickford, D., D.J. Lohman, N.S. Sodhi, K.L. Peter, R. Meier, K. Winker, K.K. Ingram, e I. Das. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 22:148–155. DOI: 10.1016/j.tree.2006.11.004
- Biondo, R., A.M. Soares, B.W. Bertoni, S.C. França, e A.M.S. Pereira. 2004. Direct organogenesis of *Mandevilla illustris* (Vell) Woodson and effects of its aqueous extract on the enzymatic and toxic activities of *Crotalus durissus terrificus* snake venom. *Plant Cell Reports* 22:549–552. DOI:10.1007/s00299-003-0722-6
- Calvete, J.J., L. Sanz, P. Cid, P. Torre, M. Flores-Díaz, M.C. Dos Santos, A. Borges., A. Brems, Y. Angulo, B. Lomonte, A. Alape-Girón, e J.M. Gutiérrez. 2010. Snake venomomics of the central american rattlesnake *Crotalus simus* and the south american *Crotalus durissus* complex points to neurotoxicity as an adaptive paedomorphic trend along *Crotalus* dispersal in South America. *Journal of Proteome Research* 9:528–544. DOI: 10.1021/pr9008749
- Campbell, J. A., e W.W. Lamar. 2004. The venomous reptiles of the western hemisphere. 2:539–546. Ithaca Cornell University, USA.
- Carrasco, P., G. Scrocchi, e G. Leynaud. (2010). Redescription of the southernmost snake species, *Bothrops ammodotyoides* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae). *Amphibia-Reptilia* 31:323–338. DOI: 10.1163/156853810791769491
- Carvalho, L.H., L.F. Teixeira, K.D. Zaqueo, J.F. Bastos, N.M. Nery, S.S. Setubal, A.S. Pontes, D. Butzke, W. Cavalcante, M. Gallacci, C.F.C. Fernandes, R.G. Stabeli, A.M. Soares, e J.P. Zuliani. 2019. Local and systemic effects caused by *Crotalus durissus terrificus*, *Crotalus durissus collilineatus*, and *Crotalus durissus cascavella* snake venoms in swiss mice *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical* 52:1–10. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/0037-8682-0526-2018>
- Chávez-Olórtegui, C., C.L. Penaforte, R.R. Silva, A.P. Ferreira, N.A. Rezende, C.F.S. Amaral, e C.R. Diniz. 1997. An enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) that

- discriminates between the venoms of Brazilian *Bothrops* species and *Crotalus durissus*. *Toxicon* 35:253–260. DOI: 10.1016/S0041-0101(96)00119-5
- Costa, H.C., e R.S. Bérnils. 2018. Répteis brasileiros: lista de espécies. *Herpetologia Brasileira* 7:11–57.
- Costa, C., M. Belchor, C. Rodrigues, D. Toyama, M. de Oliveira, D. Novaes, e M. Toyama. 2018. Edema induced by a *Crotalus durissus terrificus* venom serine protease (Cdtp2) involves the PAR pathway and PKC and PLC activation. *International Journal of Molecular Sciences* 19:1–17. DOI: 10.3390/ijms19082405
- Cope, E.D. 1859. Catalogue of the venomous serpents in the Museum of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, with notes on the families, genera and species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 332–347.
- Cope, E.D. 1887. Synopsis of the Batrachia and Reptilia obtained by H.H. Smith in the Province of Matto Grosso, Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society* 24:44–60.
- Coronado, M.A., A. Gabdulkhakov, D. Georgieva, B. Sankaran, M.T. Murakami, R.K. Arni, e C. Betzel. 2013. Structure of the polypeptide crotamine from the Brazilian rattlesnake *Crotalus durissus terrificus*. *Acta Crystallographica* 69 :1958–1964. DOI: 10.1107/S0907444913018003
- Cuvier, G. 1817. Le règne animal distribué d’après son organisation. Tome II, contenant les reptiles, les poissons, les mollusques et les annélidés. Déterville, França.
- Dietz, J.C., D.A. Almeida, L.C. Cintra, B.F.R. Oliveira, M.R. Magalhães, e R.S.A. Jesupino. 2018. Evaluation of the antibacterial activity of *Crotalus durissus terrificus* crude venom. *Ciência Animal Brasileira* 19:1–12. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1809-6891v19e-51322>
- De Pinna, M.C.C. 1999. Species concepts and phylogenetics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 9:353–373.
- De Queiroz, K. 2007. Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology* 56:879– 886. DOI: <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>
- Dowling, H.G., e J.M. Savage. 1960. A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. *Zoologica*, 45:17-28.
- Duarte, M.R., e F.A. Menezes. 2013. Is the population of *Crotalus durissus* (Serpentes, Viperidae) expanding in Brazil? *Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases* 19:1–4. DOI: <http://dx.doi.org/10.1186/1678-9199-19-30>

- Echeverrigaray, S., G. Grazziotin, F. Grazziotin, e G. Agostini. 2000. Random Amplified Polymorphisms between two South American subspecies of rattlesnakes (*Crotalus durissus collilineatus* e *Crotalus durissus terrificus*). Brazilian Archives of Biology and Technology 44:313-317. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S1516-89132001000300014>
- Environmental Systems Research, Inc. (ESRI). 2011. ArcGIS Software: Version 10.1. ESRI, Redlands, CA.
- Freitas, A.P., B.C. Favoretto, P.B. Clissa, S.C. Sampaio, e E.L. Faquim-Mauro. 2018. Crotoxin isolated from *Crotalus durissus terrificus* venom modulates the functional activity of dendritic cells via formyl peptide receptors. Journal of Immunology Research 2018:1–15. DOI: 10.1155/2018/7873257
- Google Earth. 2019. Pesquisa de coordenadas geográficas. Versão 73.2. Disponível em <http://www.google.com/carthindex.html>. Acesso em setembro de 2019.
- Hoge, A.R. 1966. Preliminary account on neotropical Crotalinae (Serpentes Viperidae). Memórias do Instituto Butantan 32:137–184.
- Holm, A. 1957. Specimina Linnaeana. I Uppsala Bevarade Zoologiska Samlingar Fran Linnés Tid. Uppsala Universitets Arsskrift. Acta Universitatis Upsaliensis.
- Hoogmoed, M.S., e U. Gruber. 1983. Spix and Wagler type specimens of reptiles and amphibians in the Natural History Museums in Munich (Germany) and Leiden (the Netherlands). Spixiana 338–339.
- Hoyos, M.A., e S.M. Almeida-Santos. 2016. The South-American rattlesnake *Crotalus durissus*: feeding ecology in the central region of Brazil. Biota Neotropica 16:1–5. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/16760611-BN-2014-0027>
- Ihering, R. 1911. As cobras do Brasil. Primeira parte. Revista do Museu Paulista 8:273–379.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). 2019. Mapa de Biomas do Brasil. Disponível em <https://www.ibge.gov.br/geociencias/informacoes-ambientais/15842-biomas.html?=&t=acesso-ao-produto>. Acesso em novembro de 2019.
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). 1999. International code of zoological nomenclature. Fourth edn. International Trust for Zoological Nomenclature, c/o The Natural History Museum, London.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K.

- Jadin, R.C., J.R. Velasco, e E.N. Smith. 2010a. Hemipenes of the long-tailed rattlesnakes (Serpentes: Viperidae) from Mexico. *Phyllomedusa* 9:69–73. DOI: <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v9i1p69-73>
- Jadin, R.C., R.L. Gutberlet, e E.N. Smith. 2010b. Phylogeny, evolutionary morphology, and hemipenis descriptions of the Middle American jumping pitvipers (Serpentes: Crotalinae: *Atropoides*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. doi: 10.1111/j.1439-0469.2009.00559.x
- Klauber LM. 1948. Some misapplications of the Linnaean names applied to American snakes. *Copeia* 1:1–14.
- Klauber, L.M. 1972. Rattlesnakes: their habits, life histories, and influence on mankind, 2nd edition. University of California Press, USA.
- Klauber, L.M. 1984. Rattlesnakes: their habits, life histories, and influence on mankind, 2nd. University of California Press, USA.
- Kutschera U. 2004. Species concepts: Leeches versus bacteria. *Lauterbornia*, 52:171 – 175.
- Lancini, A.R. 1979. Serpientes de Venezuela. Armitano, Venezuela.
- Latreille, P. 1801. Tome III in C.S. Sonnini e P. Latreille, *Histoire naturelle des Reptiles*. Seconde partie: Serpens, Paris.
- Laurenti, J.N. 1768. *Specimen medicus exhibens synopsis reptilium*. J. Thoma, Vienna.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio Decima, reformata. Salvius.
- Lourenço-JR, A, C.F. Zorzella, L.C. Barros, L.S. Delazari, D.C. Pimenta, B. Barraviera, e R.S. Ferreira-JR. 2013. Individual venom profiling of *Crotalus durissus terrificus* specimens from a geographically limited region: Crotamine assessment and captivity evaluation on the biological activities. *Toxicon* 69:75–81. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.toxicon.2013.01.006>
- Marchi-Salvador, D.P., L.C. Corrêa, A.J. Magro, C.Z. Oliveira, A.M. Soares, e M.R.M. Fontes. 2008. Insights into the role of oligomeric state on the biological activities of crotoxin: Crystal structure of a tetrameric phospholipase A2 formed by two isoforms of crotoxin B from *Crotalus durissus terrificus* venom. *Proteins: Structure, Function, and Bioinformatics* 72:883–891. DOI:10.1002/prot.21980
- Marques, O.A.V., A. Eterovic, e I. Sazima. 2001. *Serpentes da Mata Atlântica*. Guia ilustrado para a Serra do Mar. Holos Editora Ltda, Brasil.

- McCranie, J.R., 1986. *Crotalus unicolor* van Lidth de Jeude. Aruba Island rattlesnake. Catalogue of American Amphibians and Reptiles 389: 1–2.
- Melgarejo, A.R. 2003. Serpentes peçonhentas do Brasil. In: Cardoso, L.C. et al. Animais peçonhentos no Brasil: biologia, clínica e terapêutica dos acidentes. Savier 33–61.
- Merrem, B. 1820. Versuch eines systems der amphibien. Marburg: J.C. Krieger. (Tentamen systematis amphibiorum).
- Nelson, G. 2003. Species concepts and phylogenetic theory: a debate. Cladistics 19:274–275.
- Oksanen, J., F.G. Blanchet, M.F.R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P.R. Minchin, R.B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H.H. Stevens, E. Szoecs, H. Wagner. 2013. Vegan: Community Ecology Package. *R Development Core Team*. Retrieved from <http://cran.r-project.org/package=vegan>.
- Oliveira, J. G., S.G. Soares, A.M. Soares, J.R. Giglio, J.E. Teixeira, e J. Barbosa. 2009. Expression of human recombinant antibody fragments capable of partially inhibiting the phospholypase activity of *Crotalus durissus terrificus* venom. Basic & Clinical Pharmacology & Toxicology 105:84–91. DOI: 10.1111/j.1742-7843.2008.00322.x
- Pesantes, O.S. 1994. A Method for Preparing the Hemipenis of Preserved Snakes. Journal of Herpetology 28:93–95. DOI:10.2307/1564686
- Place, A.J., e C.I.A. Abramson. 2004. Quantitative analysis of the ancestral area of rattlesnakes. Journal of Herpetology 38:152–156. DOI: 10.1670/103-03N.
- R Development Core Team, R. 2017. A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing*. Vienna, Austria.
- Rádis-Baptista, G., T. Kubo, N. Oguiura, M. Svartman, T.M. Almeida, R.F. Batistic, E.B. Oliveira, A.M. Vianna-Morgante, e T. Yamane. 2003. Structure and chromosomal localization of the gene for crotamine, a toxin from the South American rattlesnake, *Crotalus durissus terrificus*. Toxicon 42:747–752. DOI: 10.1016/j.toxicon.2003.10.019
- Sant'anna, S.S., e A.S. ABE. 2007. Diet of the rattlesnake *Crotalus durissus* in southeastern Brazil (Serpentes, Viperidae). Studies on Neotropical Fauna and Environment 42:169–74. DOI: <https://doi.org/10.1080/01650520601148313>
- Santos, S. M., e V.J. Germano. 1996. *Crotalus durissus* (neotropical rattlesnake) prey. Herpetological Review 27:143.
- Saravia, P., E. Rojas, V. Arce, C. Guevara, J.C. López, E. Chaves, R. Velásquez, G. Rojas, e J.M. Gutiérrez. 2002. Geographic and ontogenic variability in the venom of the

- neotropical rattlesnake *Crotalus durissus*: pathophysiological and therapeutic implications. *Revista Biologia Tropical* 50:337–46.
- Savage, J. M., J.A. Campbell, e W.W. Lamar. 2005. On Names for Neotropical Rattlesnakes (Reptilia: Serpentes: Viperidae: Crotalus). *Herpetological Review* 36:369–371.
- Sazima, I. 1992. Natural history of the jararaca pitviper, *Bothrops jararaca*, in southeastern Brazil. In *Biology of the Pitvipers*. 199–216. Silver, EUA.
- Shaw, G. 1802. *General Zoology, or Systematic Natural History*. Vol. 3. 2 parts, Amphibia. G. Kearsley, UK.
- Shine, R. 1980. Costs of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46:92–100. DOI: 10.1007/BF00346972
- Toyama, M.H., E.M. Carneiro, S. Marangoni, R.L. Barbosa, G. Corso, e A.C. Boschero. 2000. Biochemical characterization of two crotoamine isoforms isolated by a single step RP-HPLC from *Crotalus durissus terrificus* (South American rattlesnake) venom and their action on insulin secretion by pancreatic islets. *Biochimica et Biophysica Acta* 1474:56–60. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-4165\(99\)00211-1](https://doi.org/10.1016/S0304-4165(99)00211-1).
- Tozetti, A. M., e M. Martins. 2008. Habitat use by the South-American rattlesnake (*Crotalus durissus*) in south-eastern Brazil. *Journal of Natural History* 42:1435–1444. DOI: 10.1080/00222930802007823
- Uetz, P., e J. Hallermann. 2020. *Crotalus durissus* Linnaeus, 1758. Reptile database. Disponível em <http://reptile-database.reptarium.cz/species?genus=Crotalusespecies=durissus>. Acesso em janeiro de 2020.
- Vanzolini, P.E., e M.E.V. Calleffo. 2002. A taxonomic bibliography of the South American snakes of the *Crotalus durissus* complex (Serpentes, Viperidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 74:37–83. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0001-37652002000100005>
- Vanzolini, P.E., A.M. Ramos-Costa, L.J. Vitt. 1980. Répteis das Caatingas. *Academia Brasileira de Ciências, Brasil*.
- Wagler, J. 1824. *Serpentum brasiliensium species novae ou histoire naturelle des espèces nouvelles de serpens, recueillies et observées pendant le voyage dans l'intérieur du Brésil dans les années 1817. 1818. 1819. 1820*. F.S. Hübschmann, Monaco.
- Wilkins, J.S. 2003. How to be a chaste species pluralist-realist: the origins of species modes and the synapomorphic species concept. *Biology & Philosophy* 18:621–638. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1026390327482>

- Willis, S.C. 2017. One species or four? Yes!...and, no. Or, arbitrary assignment of lineages to species obscures the diversification processes of Neotropical fishes. PLoS ONE 12:1–26. DOI: 10.1371/journal.pone.017234
- Wuster, W., J.E. Ferguson, J.A. Quijada-Mascareñas, C.E. Pook, M.D. Salomão, e R.S. Thorpe. 2005. Tracing an invasion: landbridges, refugia, and the phylogeography of the neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). Molecular Ecology 14:1095–1108. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02471.x
- Zaher, H. 1999. Hemipenial morphology of the South American Xenodontinae, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of Colubroid hemipenes. Bulletin of the American Museum of Natural History 240:1–168.

APÊNDICE A - Material Examinado: Morfologia externa

***Crotalus cascavella* (N = 53).** BRASIL: ALAGOAS: Macéio: IBSP9794; Rio Largo: IBSP 1170; Viçosa: IBSP23991; BAHIA: Angical: 90702; Bom Jesus da Lapa: MNRJ2994; Guanambi: IBSP64041, 4152; Ibiraba: MZUSP1075; Jequié: MZUESC9209; Lajedo Tobocal: MZUESC8917, 10867; Morro do Chapéu: MZUESC9706, 9724, 9727, 11247, 11257, 14767, 14816; Mundo Novo: MZUESC11271; Piatã: MZUESC10075, 15210; Poções: MZUESC9103, 9656, 9658, 10136, 10137; Rio de Contas: MZUESC2649, 9139, 10043, 10044, 10984, 20814, 20817, 20857, 20865; Rui Barbosa: MZUESC12603; São Felix do Coribe: MZUESC14041; CEARÁ: Quixadá: IBSP1523; Quixeramobim: IBSP1524; São Vicente: IBSP1460; Uruquê: IBSP1537; IBSP23968; PARAÍBA: Campina Grande: MNRJ17073; Patos: IBSP33801; São José dos Espinhares: IBSP33804; PERNAMBUCO: Pesqueira: IBSP1388; Petrolina: IBSP31179; Recife: IBSP1616; 53113; PIAUÍ: São Raimundo Nonato; IBSP40246; Teresina: IBSP32392; RIO GRANDE DO NORTE: Angicos: IBSP90451, 90453; Natal: MNRJ14254.

***Crotalus collilineatus* (48).** BRASIL: GOIÁS: Brasília: IBSP20438, 20505; Catalão: IBSP57508; Ipameri: IBSP22954, 57169; Itumbiara: IBSP78222. 89454; Pires do Rio: MNRJ7133, 7138; Rio Verde: IBSP60653; MARANHÃO: IBSP22014; Imperatriz: IBSP56899, 56903, Parnarama: IBSP54540; São Luís: IBSP33264; MATO GROSSO: 2180 (Lectótipo); Água Boa: IBSP59260, 67984; Cuiabá: IBSP33096; Gaúcha do Norte: IBSP69224; Vila Bela da Santíssima Trindade: MNRJ24680; MATO GROSSO DO SUL: Bataguassu: IBSP62572; Campo Grande: IBSP12417; Porto Murtinho: IBSP87439; MINAS GERAIS: Araguari: IBSP12680; João Pinheiro: MNRJ15045, 15335, 15353, 17216;

Presidente Olegário: MNRJ8597; Três Marias: MNRJ8598; Vazante: IBSP52339, 54509; PARÁ: Conceição do Araguaia: IBSP23968; Serra do Cachimbo: MNRJ9064; RONDONIA: Vilhena: IBSP23426, 69588, SÃO PAULO: Araçatuba: IBSP48962; Colina: IBSP11192; Ilha Solteira: IBSP38054, 36061, 38056; Itirapina: IBSP58781, 67177; Pompéia: IBSP85385, 865113, 998080; TOCANTIS: Dianópolis: IBSP60114; Palmas: IBSP65939, 66303.

Crotalus durissus cumanensis (1). VENEZUELA: MONAGAS: IBSP25804.

Crotalus durissus (10). SURINAME: RBINS60G; Commewijne: RMNH.RENA.12821-23, 23512 Saramacca: CM52394, RMNH.RENA.12857; Wanica: R126; Zanderij: R25, RMNH.RENA.12849.

Crotalus aff. durissus (5). GUIANA: UTA21912; Berbice: NHM1853.4.6.42-43, GUIANA FRANCESA: MNHN1986.569, 1988.132.

Crotalus horridus (1). ESTADOS UNIDOS: GEORGIA: MZUSP5731.

Crotalus marajoensis (5). BRASIL: PARÁ: Ilha do Marajó: IBSP14937, 15401, 17726, 18652.

Crotalus molossus (1). ESTADOS UNIDOS: ARIZONA: Brown canyon: MZUSP2086.

Crotalus pricei (1). ESTADOS UNIDOS: ARIZONA: Mount Graham: MZUSP2084.

Crotalus ruruima (23). BRASIL: RORAIMA: AMNH36056 (Holótipo); IBSP24001, 24002, 90819; MUSP1097, 9793, 9864, 9958, 10098, 10918; Boa Vista: IBSP90814, MZUSP9188-91, 9193, 10378, 10732; Bonfim: MZSP9789; Cantá: IBSP69075; Ilha de Maracá: MZUSP0307, 10010, 10016; Vila Três Corações: MZSP10918.

Crotalus aff. ruruima (4). GUIANA: Rupununi: UF16157, 16158, 16160, 16161.

Crotalus simus (7). MÉXICO: CHIAPAS: MCZ5036, 147425; GUERRERO: Chilpancingo: MCZ34353; OAXACA: MCZ46487; Tehuantepec: RBINS60D; San Pedro Tapanatepec: MCZ27819, 2781921.

Crotalus sp. (27). ARGENTINA: CORDOBA: San Francisco: MTD28706, BOLÍVIA: Santa Cruz de la Sierra: IBSP41339, COLÔMBIA: IAVH8404; ATLANTICO: IAVH5634; BOLIVAR: Santa Rosa: MZUSP629, 6297; CESAR: IAVH5616; MAGDALENA: IAVH8282; META: UTA3838; TOLIMA: IAVH7303; Honda: MZUSP8092; Ibagué: MNCN17446, COSTA RICA: IAVH7500, MNRJ8752. 8752. EL SALVADOR: SAN SALVADOR: ROM4222. GUATEMALA: JALAPA: CAS67048, HONDURAS: UTA31827; Cofradia: OMNH3647, VENEZUELA: IBSP27527, MZUSP7831, UIMNH 95132; GUARICO: ROM18137, 18138; MIRANDA: Cabo Codera Miranda: IBSP19453; VARGAS: IBSP19455, 19456.

Crotalus terrificus (45). BRASIL: MINAS GERAIS: Conceição do Rio Verde: IBSP78967-69, MNRJ14209; PARANÁ: Centenário do Sul: IBSP55452. 55460; Cerro Azul: IBSP13809; Curitiba: IBSP53476; Diamante do Norte: IBSP61192; Goioerê: IBSP18331; Iporã: IBSP59129, 70666; Marialva: IBSP61202; Uraí: IBSP11212; RIO DE JANEIRO: BR040: MNRJ21637, 22949, 25557, 25971; BR140: MNRJ26694; Comendador Levy Gasparin: MNRJ26352; Rio das Flores: MNRJ14414; Valença: IBSP52879, IBSP55531; RIO GRANDE DO SUL: Caçapava do Sul: IBSP52759, IBSP52760; Cambará: IBSP45498; Canela: IBSP15366, IBSP40398; Ijuí: IBSP18066; Santa Cruz do Sul: IBSP26986; Vacaria: IBSP34342.SANTA CATARINA: Canoinhas: IBSP73782; Lajes: IBSP11931; Rio Negrinho: IBSP12505, 18065; São Domingos: IBSP89848; SÃO PAULO: IBSP01, 85373; Botucatu: MNRJ430, 21875; Campinas: MNRJ10156; Itú: IBSP81632. 81635, 81637; Sorocaba: IBSP79536.

Crotalus aff. terrificus (5). PARAGUAI: IBSP30510, 32166, 32929, 33198, 33231.

Crotalus tzcaban (1). MÉXICO: YUCATAN: MZUSP10830.

Crotalus vegrandis (5). VENEZUELA: IBSP25672. 25699; MONAGAS: IBSP26166, 41138; Sotillo: IBSP42629.

APÊNDICE B - Material Examinado: Hemipênis

Crotalus cascavella (8). BRASIL: ALAGOAS: Viçosa: IBSP23991; BAHIA: Angical: IBSP90702; CEARÁ: Quixeramobim: IBSP1524; PARAÍBA: Patos: IBSP33801; PERNAMBUCO: Recife: IBSP53113; PIAUÍ: Teresina: IBSP32392; RIO GRANDE DO NORTE: Angicos: IBSP90451, 90453.

Crotalus collilineatus (6). BRASIL: GOIÁS: Catalão: IBSP57508; Rio Verde: IBSP60653; MINAS GERAIS: Vazante: IBSP52339; RONDONIA: Vilhena: IBSP23426; SÃO PAULO: Pompéia: IBSP86513; TOCANTIS: Dianópolis: IBSP60114.

Crotalus marajoensis (1). BRASIL: PARÁ: Ilha de Marajó: IBSP18652.

Crotalus ruruima (1). BRASIL: RORAIMA: Boa Vista: IBSP90819.

Crotalus terrificus (7). BRASIL: PARANÁ: Iporã: IBSP59129; MINAS GERAIS: Conceição do Rio Verde: IBSP78969; RIO GRANDE DO SUL: Canela: IBSP40398; Santa Cruz do Sul: IBSP26986; SANTA CATARINA: Rio Negrinho: IBSP12505; SÃO PAULO: Itú: IBSP81635; Sorocaba: IBSP79536.

Crotalus aff. terrificus (1). PARAGUAI: IBSP32929.

APÊNDICE C – Tabelas

TABELA 1. —Parâmetros significativos dentro de *Crotalus cascavella*.

Parâmetros	Valor de <i>F</i>	Valor de <i>P</i>
Intercantal	4,883	0,004
CRC	3,666	0,001
Comprimento da cabeça	5,447	0,002
Comprimento do gomo	2,852	0,004
Distância interocular	3,025	0,03
Dimorfismo ventrais	21,09	< 0,001
Dimorfismo subcaudais	263,6	< 0,001
Comprimento da cauda	30,36	< 0,001

TABELA 2. —Parâmetros significativos dentro de *Crotalus collilineatus*.

Parâmetros	Valor de <i>F</i>	Valor de <i>P</i>
Interrictal	4,18	0,01
Comprimento da cabeça	3,245	0,03
Largura da cabeça	4,388	< 0,001
Distância internasal	3,32	0,03
Dimorfismo ventrais	15,05	< 0,001
Dimorfismo subcaudais	239,2	< 0,001
Comprimento da cauda	19,24	< 0,001

TABELA 3. —Parâmetros significativos dentro de *Crotalus ruruima*.

Parâmetros	Valor de <i>F</i>	Valor de <i>P</i>
Diâmetro começo do corpo	9,262	0,01
Diâmetro meio do corpo	15,71	0,002
Diâmetro final do corpo	12,59	0,005
CRC	7,123	0,008
Comprimento da cabeça	7,582	0,007
Largura da cabeça	11,12	0,007
Largura do gomo	9,753	0,01
Distância ocular-rostral	14,92	0,003
Distância frontal-rostral	15,49	0,002
Distância internasal	12,4	0,005
Distância interocular	9,465	0,01
Distância ocular-boca	15,26	0,002
Distância mentoniana-ventral	10,3	0,01
Dimorfismo ventrais	4,373	0,03
Dimorfismo subcaudais	129	< 0,001

TABELA 4. —Parâmetros significativos dentro de *Crotalus terrificus*.

Parâmetros	Valor de <i>F</i>	Valor de <i>P</i>
Escamas dorsais meio	4,448	0,01
Sub ocular	3,523	0,002
Diâmetro começo do corpo	3,791	0,03
Diâmetro final do corpo	4,793	0,01
Distância mentoniana-ventral	6,043	0,006
Dimorfismo ventrais	14,98	< 0,001
Dimorfismo subcaudais	148,5	< 0,001

TABELA 5. —Parâmetros significativos entre as espécies.

Parâmetro	Valor de <i>F</i>	Valor de <i>P</i>
Escamas dorsais começo	9,572	< 0,001
Escamas dorsais meio	5,648	< 0,001
Escamas dorsais fim	3,292	0,006
Ventrais – macho	2,672	0,04
Subcaudais – macho	3,38	0,01
Sub ocular	5,463	< 0,001
Interocular-labial	7,684	< 0,001
Intersupraocular	12,51	< 0,001
Loreal	3,918	0,005
Interrictal	7,142	< 0,001
Infralabiais esquerda	3,782	0,009
Quantidade de losangos	5,785	< 0,001
Diâmetro começo do corpo	7,381	< 0,001
Diâmetro meio do corpo	2,832	< 0,001
Diâmetro fim do corpo	5,1	< 0,001
CRC	7,287	< 0,001
Comprimento da cauda fêmeas	3,775	0,01
Comprimento da cabeça	10,32	< 0,001
Largura da cabeça	6,224	< 0,001
Largura do gomo	9,46	< 0,001
Comprimento do gomo	5,548	< 0,001
Distância ocular-rostral	6,172	< 0,001
Distância frontal-rostral	7,253	< 0,001
Distância interocular	7,355	< 0,001
Distância internasal	13,45	< 0,001
Distância ocular-boca	4,26	0,001
Distância mentoniana-ventral	7,915	< 0,001

APÊNDICE D - Figura adicional: Metodologia

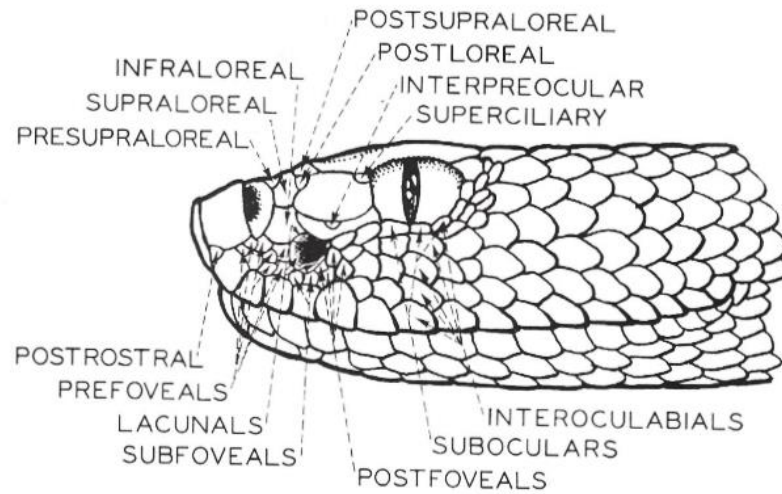


FIG. 1. — Nomenclatura da contagem de escamas em *Crotalus*. Destaque para escamas interocular-labial e foveais. Figura retirada do livro “Rattlesnakes: their habits, life histories, and influence on mankind – Klauber, 1989”.

APÊNDICE E - Figuras adicionais: Resultados: Gráficos *box plot*

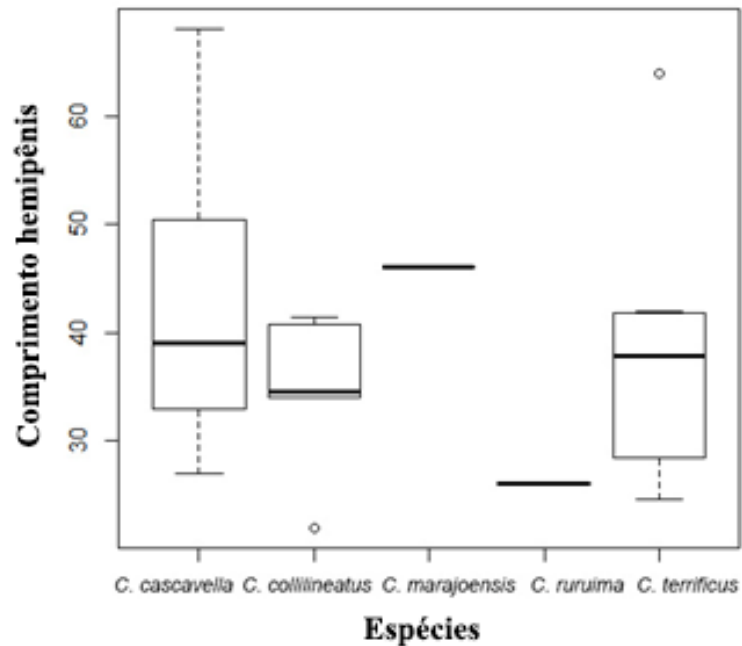


FIG. 2. —Comprimento total dos hemipênis nas subespécies. Medidas em milímetros.

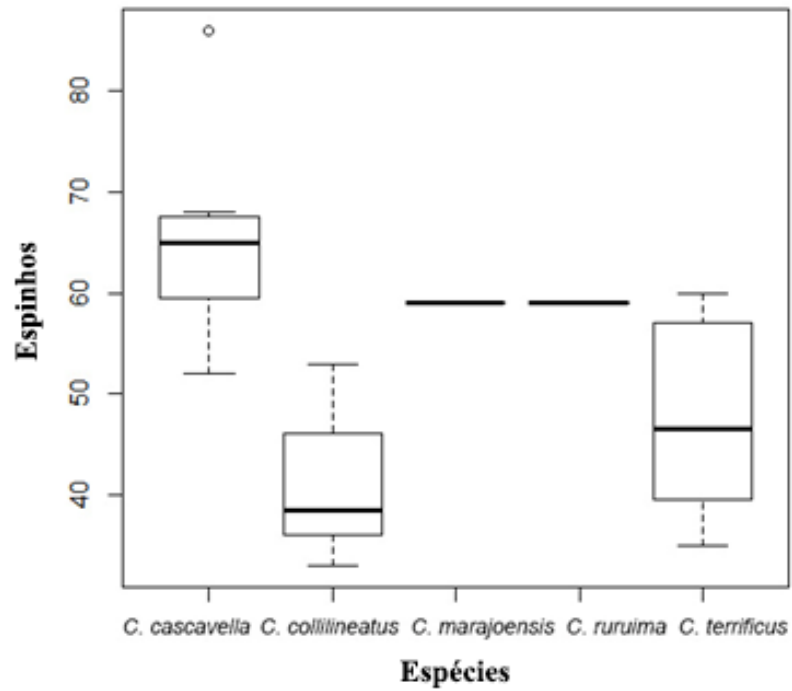


FIG. 3. —Quantidade aproximada de espinhos por lobo dos hemipênis nas subespécies.

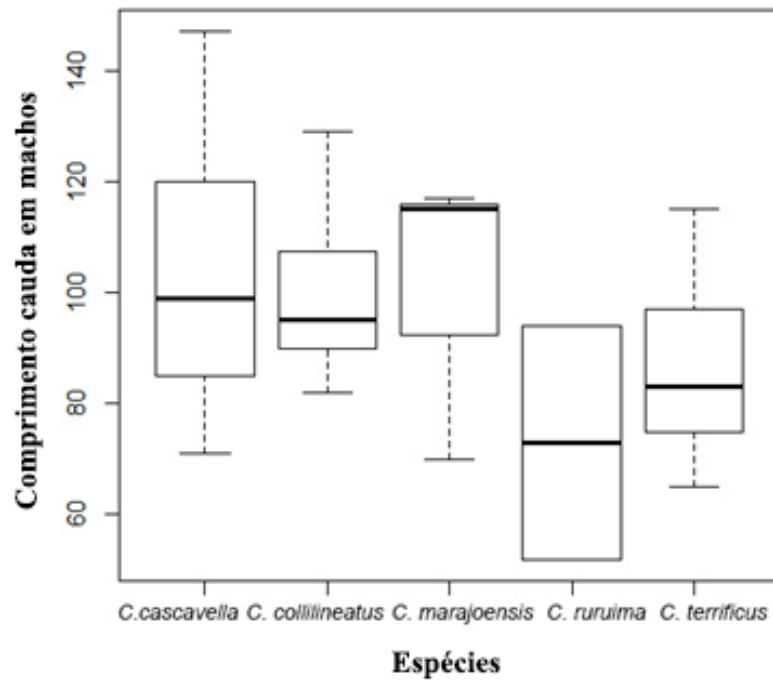


FIG. 4. —Comprimento da cauda em machos em milímetros.

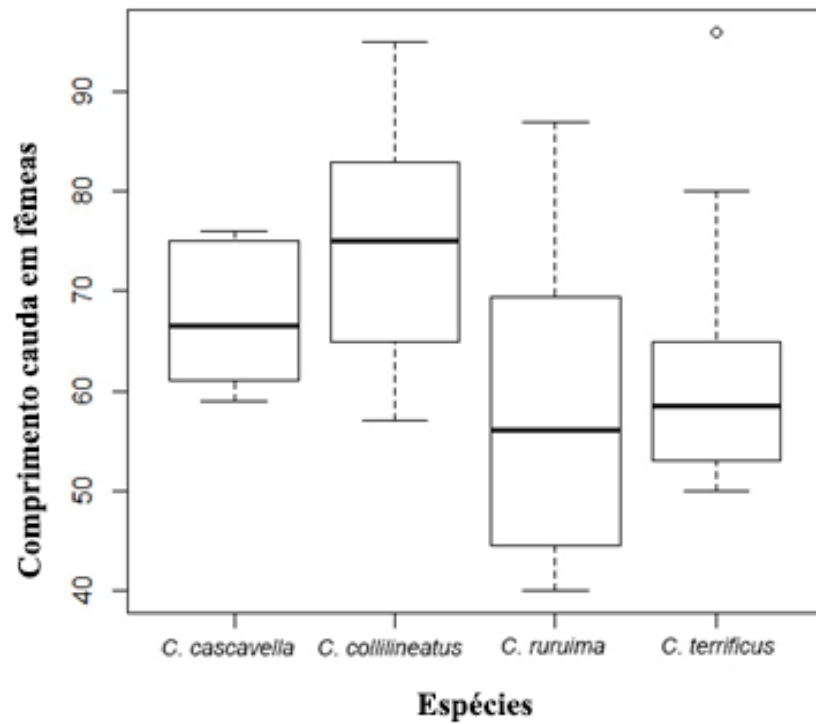


FIG. 5. —Comprimento da cauda em fêmeas para as espécies que apresentaram tamanho amostral suficiente. Medidas em milímetros.