



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE
E BIOTECNOLOGIA DA REDE BIONORTE



**DIVERSIDADE E DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DE ASSEMBLEIAS
DE SERPENTES NA AMAZÔNIA**

LUCIANA FRAZÃO LUIZ

Manaus – AM

2019

LUCIANA FRAZÃO LUIZ

**DIVERSIDADE E DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DE ASSEMBLEIAS
DE SERPENTES NA AMAZÔNIA**

Tese de doutorado apresentada ao Curso de Doutorado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biotecnologia da Rede BIONORTE, na Universidade Federal do Amazonas – UFAM, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Biodiversidade e Conservação.

Orientador: Dr. Tomas Hrbek

Coorientador: Dr. Igor L. Kaefer

Manaus - AM

Junho/2019

L953d

Luiz, Luciana Frazão

Diversidade e distribuição potencial de assembleias de serpentes na Amazônia / Luciana Frazão Luiz. 2019

1 f.: il. color; 31 cm.

Orientador: Tomas Hrbek

Coorientador: Igor Luis Kaefer

Tese (Doutorado em Biodiversidade e Biotecnologia da Rede Bionorte) - Universidade Federal do Amazonas.

1. Squamata. 2. Diversidade beta. 3. Diversidade críptica. 4. Diversidade filogenética. 5. gradientes ecológicos. I. Hrbek, Tomas II. Universidade Federal do Amazonas III. Título

Sinopse:

Estudou-se a diversidade de serpentes na Amazônia por meio de métodos de amostragens comparados e também por estimativas de cripticidade utilizando filogenias expandidas e um modelo biogeográfico conhecido. Além disso foram estimadas as regiões com maior adequabilidade para as espécies e quais fatores modulam suas distribuições potenciais.

Palavras-chave: Squamata, diversidade beta, diversidade crípticas, diversidade filogenética, gradientes ecológicos.

LUCIANA FRAZÃO LUIZ


"DIVERSIDADE E DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DE ASSEMBLEIAS DE
SERPENTES NA AMAZÔNIA".

Tese de doutorado apresentada ao Curso de
Doutorado do Programa de Pós-Graduação em
Biodiversidade e Biotecnologia da Rede de
Biodiversidade e Biotecnologia da Amazônia
Legal, na Universidade do Estado do
Amazonas, como requisito para obtenção do
título de Doutora em Biodiversidade e
Conservação.


Orientador (a): **Prof. Dr. Tomas Hrbek**

Co-orientador (a): **Prof. Dr. Igor Luis Kaefer**

Banca Examinadora:



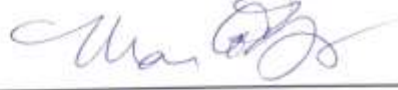
Prof. Dr. Tomas Hrbek (UFAM)
Presidente da banca



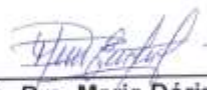
Prof. Dr. Sérgio Henrique Borges (UFAM)
Membro



Profa. Dra. Cintia Cornelius Frische (UFAM)
Membro



Prof. Dr. Mário Eric Cohn-Haft (INPA)
Membro



Profa. Dra. Maria Dóris Escobar Lizarazo (UEA)
Membro

MANAUS-AMAZONAS
Junho/2019

Agradecimentos

Em primeiro lugar gostaria de agradecer à minha família, que sempre me apoiou no árduo caminho que é seguir a carreira acadêmica em nosso país. Sem o incentivo de vocês eu nada seria.

Aos meus orientadores Dr. Tomas Hrbek e Dr. Igor Kaefer, que além de me guiarem pelos caminhos dessa pesquisa, sempre estiveram disponíveis para me aconselhar e incentivar, nunca me deixando desistir, mas sempre respeitando as minhas escolhas. Afinal, como já dizia Paulo Freire: “Ensinar não é transferir conhecimento, mas criar as possibilidades para a sua própria produção ou a sua construção.”. Obrigada a vocês por me criarem tantas possibilidades!

Trabalhar com serpentes, ainda mais em uma região tão grande e complexa como a Amazônia, é um desafio. Por isso eu gostaria de agradecer a parceria e ajuda dos colaboradores Dr. Thaís Guedes, Dra. Ana Prudente, Dra. Fernanda Werneck, Dr. Diego F. Cisneros-Heredia, M.Sc. Thaís Almeida Corrêa, M.Sc. Wellyngton Espídola Ayala e M.Sc. Érico Pólo. Esse trabalho nunca teria sido concluído sem a disponibilidade de vocês.

Quero agradecer especialmente à Dra. Izeni Pires Farias, coordenadora do projeto SISBIOTA – UFAM (CNPq / SISBIOTA-BioPHAM 563348/2010) e aos demais integrantes da equipe da herpetofauna Alexandre Almeida, Juliana Campos, Fábio Muniz, Priscila Azarak, Rommel Roberto Rojas, Vinícius Tadeu de Carvalho, Sérgio Marques, Elciomar Araújo e Deyla Oliveira. Ter participado desse projeto foi uma experiência única na vida e que com certeza me moldou como pessoa e como pesquisadora. Quatro anos coletando serpentes em lugares remotos da Amazônia foi um privilégio e uma honra da qual jamais eu vou me esquecer.

Essa tese é o resultado não somente desses quatro anos e meio, mas de um longo caminho que começou quando eu entrei na UFAM no curso de Ciências Biológicas em 2005 e me apaixonei pela Herpetologia. Nesse longo caminho pude contar com os ensinamentos de professores que participaram diretamente dessa formação e que hoje se tornaram amigos queridos e que continuam me orientando nessa jornada: Dra. Ermelinda Oliveira, Dr. Marcelo Menin e Dr. Marcelo Gordo, muito obrigada!

Essa tese não seria possível sem o inestimável apoio dos órgãos de fomento à ciência. Agradeço à FAPEAM pela bolsa de doutorado no Brasil (POSGRAD-FAPEAM/UEA 2015, RESOLUÇÃO N. 018/2015 - POSGRAD 2015 - UEA) ao longo dos quatro anos de pesquisa e ao CNPq pela bolsa de apoio técnico a pesquisa (DTI-C) durante minha participação no Projeto SISBIOTA.

Gostaria também de agradecer ao Programa de Pós-Graduação Rede de Biodiversidade e Biotecnologia da Amazônia Legal (BIONORTE), principalmente ao coordenador estadual

Dr. Jair Max Fortunato e as secretárias Isabel Pontes, Tânia e Lúcia, por sempre estarem dispostos a me ajudar.

Agradeço aos amigos de UFAM e de laboratório que sempre acompanharam os altos e baixos dessa minha jornada, principalmente aqueles amigos da vida que a Biologia me deu e que sempre estiveram presentes em vários momentos importantes dessa fase. Eduardo, Alexandre, Elis, Maiara e Suemi: vocês não fazem ideia de como a companhia de vocês ao longo desses anos me ajudou a seguir em frente. Obrigada!

Por fim, Sylker, sem você e seu apoio incondicional, eu teria desistido várias vezes. Obrigada por não deixar a peteca cair, mesmo quando eu já a tinha jogado para bem longe. Te amo 3000 vezes

Resumo Geral

Entender os padrões de diversidade das espécies sempre foi uma das grandes questões em Ecologia, principalmente em ambiente com alta heterogeneidade e uma rica biodiversidade como a Amazônia. Dentre os grupos com alta diversidade nesse bioma estão as serpentes, sendo atualmente conhecidas cerca de 225 espécies no bioma. Muitos estudos (ecológicos, de história natural, genéticos, etc.) têm sido realizados com serpentes na última década, mas ainda existe muita escassez de informação com relação à diversidade taxonômica, filogenética e distribuição. Isso porque as serpentes apresentam hábitos crípticos e são dificilmente detectadas, principalmente em regiões de florestas densas como a Amazônia. Estudos sobre conhecimento taxonômico, riqueza, distribuição espacial e biogeografia da biota são urgentes, considerando o alto grau de ameaça que a Amazônia sofre com relação a mudanças climáticas de uso da terra. Nesse sentido nós objetivamos caracterizar a composição, diversidade taxonômica e filogenética e a distribuição potencial de assembleias de serpentes na Amazônia. Para isso organizamos este estudo em três capítulos com objetivos distintos, porém convergentes em fornecer embasamento científico para a conservação da biodiversidade. No capítulo I relatamos a composição de assembleias de serpentes em seis áreas pouco exploradas da Amazônia brasileira, com base em amostragem de campo realizada ao longo de quatro anos usando métodos padronizados. Verificamos que a diversidade de serpentes é maior do que a esperada, o que foi apoiado pela amostragem de pelo menos três grupos de indivíduos que não puderam ser identificados ao nível da espécie e pela alta taxa de substituição de espécies nas assembleias. Destacamos ainda a importância de pesquisas de fauna padronizadas em áreas menos amostradas no bioma amazônico. No capítulo II, testamos por meio de modelos de distribuição de espécies (SDMs) se as espécies de serpentes são amplamente distribuídas no bioma e quais variáveis modulam essa distribuição potencial. A maioria das espécies não apresenta ampla adequabilidade de habitat, sendo os extremos leste e oeste da Amazônia as regiões mais adequadas. Por fim observamos que a vegetação e a precipitação modulam a distribuição de espécies no bioma. No capítulo III, investigamos a diversidade críptica de serpentes no bioma, utilizando filogenias expandidas e um modelo biogeográfico. Verificamos que a diversidade de serpentes é subestimada em até 19,6% e enfatizamos a importância de levar em consideração a cripticidade das espécies e suas histórias evolutivas, principalmente em estudos em grandes escalas e ambiente heterogêneo como a Amazônia.

Palavras-chave: Squamata, diversidade taxonômica, diversidade filogenética, distribuição geográfica.

Abstract

To understand the patterns of species diversity has always been one of the great questions in Ecology, especially on environments with high heterogeneity and rich biodiversity such as the Amazonia. One of the groups with high diversity in this biome is the snakes, currently comprising about 225 species. Many studies (e.g., ecological, natural history, genetics) have been performed with snakes over the last decade but there is still a large gap of information about taxonomic and phylogenetic diversity, as well as species distribution. The reason resides on the fact that snakes are cryptic animals and very difficult to spot, especially in regions with dense forests like Amazonia. Therefore, studies about taxonomy, richness, spatial and biogeographical distribution of snake's biota are urgent, particularly considering the elevate degree of threat Amazonia region is suffering mostly related to human activities. This study is organized in three chapters with distinct goals but all converging to provide scientific basis towards biodiversity conservation. In the Chapter I we reported the composition of snake assemblages in six poorly explored regions in Brazilian Amazonia, based on four years of field sampling using standardized methods. It was possible to verify that the diversity of snakes is greater than expected, which was supported by the sampling of at least three groups of individuals that could not be identified at species level and for the high rate of species replacement among assemblages. We also demonstrated that standardized faunal inventories in poorly sampled areas in the Amazon biome are of paramount importance. In the Chapter II we used Species Distribution Modeling (SDMs) to test if snake species are widely distributed in the biome and which variables modulate this potential distribution. Most of species do not show a broad habitat suitability being the East and West of Amazonia the most suitable regions. Finally, we observed that vegetation and precipitation modulate the species distribution in Amazonia. In Chapter III we investigated the cryptic diversity of snakes in the biome by using extended phylogenies and a biogeographic model. We verified that the diversity of snakes is underestimated at up to 19,6% and emphasized the importance of taking species crypticity and their evolutionary histories into consideration, particularly in large scale studies and heterogeneous environments such as Amazonia.

Keywords: Squamata, taxonomic diversity, phylogenetic diversity, geographic distribution.

Sumário

Resumo	01
Abstract	02
Introdução Geral	03
Capítulo I: Riqueza de espécies e composição de assembleias de serpentes em áreas pouco acessíveis na Amazônia brasileira	11
Abstract.....	11
Resumo.....	11
Introdução.....	12
Métodos.....	13
Área de estudo.....	13
Amostragem.....	15
Identificação de espécies e considerações taxônomicas.....	15
Análise de dados.....	16
Resultados.....	17
Discussão.....	31
Referências.....	34
Apêndice I.....	42
Capítulo II: Vegetação e precipitação regulam a distribuição de serpentes na Amazônia	48
Resumo.....	48
Introdução.....	48
Material e Métodos.....	50
Área de estudo.....	50
Dados de distribuição de serpentes amazônica.....	51
Variáveis ambientais.....	52

Modelos de distribuição de espécies.....	53
Avaliação de acurácia do modelo.....	54
Resultados.....	54
Discussão.....	58
Referências.....	61
Material Suplementar.....	75
Capítulo III: Estimando diversidade críptica de serpentes na Amazônia por meio de	
filogenias expandidas baseadas em modelos biogeográficos.....	101
Resumo.....	101
Introdução.....	101
Material e Métodos.....	104
Área de estudo.....	104
Obtenção de dados.....	105
Análises.....	107
Resultados.....	109
Discussão.....	111
Referências.....	114
Conclusões Gerais.....	124

Introdução Geral

A Amazônia é a maior floresta tropical úmida do mundo, compreendendo aproximadamente 5,7 bilhões de hectares e correspondendo a 50% dos remanescentes florestais do planeta (WWF 2019). A floresta amazônica está relacionada ao funcionamento de diversos ecossistemas e desempenha um papel vital na manutenção da biodiversidade, ciclo hidrológico e sequestro de carbono (Fearnside 2018). O planejamento de estratégias de conservação e de uso de terra, frente a ausência de informações robustas para a maioria dos grupos biológicos, é um dos maiores desafios para os tomadores de decisão na Amazônia. A falta de informações básicas sobre a diversidade e distribuição de espécies, por exemplo, combinada com o conhecimento incipiente a respeito do ecossistema, tornam o desenvolvimento de planos de conservação difícil. O sucesso na determinação de áreas ou para a conservação ou uso sustentável na Amazônia brasileira seria muito melhor se a diversidade e distribuição das diferentes espécies animais e vegetais fossem bem conhecidas (Azevedo-Ramos & Galatti 2002, Hortal et al. 2015).

O conceito de diversidade biológica durante muito tempo se referia ao número de espécies que habitavam um determinado espaço geográfico. Tal pensamento foi sendo modificado ao longo do tempo, e passou a englobar a abundância dessas espécies no ambiente, a variação entre os organismos da mesma espécie e a forma como esses organismos se relacionam com outros organismos e com o ambiente. Dessa forma, diversidade biológica passou a ser entendida como um conjunto de três componentes: diversidade genética (diversidade intraespecífica), diversidade taxonômica (número de espécies) e diversidade funcional (diversidade de comunidades) (Lovejoy 1980, Norse et al. 1986, Magurran 2004, Amâncio & Caldas 2010, Podani et al. 2018).

Estudos tradicionais buscaram entender a diversidade através das interações locais bióticas e abióticas, utilizando informações taxonômicas consideradas básicas para estudos sobre diversidade faunística. Uma delas, a riqueza, é a forma mais direta e comum de medir diversidade, e consiste simplesmente no número de espécies que temos numa determinada área de interesse (Melo 2008). Existe também a abundância de espécies, que consiste no número de indivíduos de uma mesma espécie. Outra informação taxonômica básica é a distribuição geográfica de uma espécie que visa delimitar a área de ocorrência em que determinada espécie é encontrada. Contudo, esses dados sobre composição de comunidades e distribuição das espécies são relativamente escassos para a maioria dos grupos taxonômicos e regiões, resultando nos chamados impedimentos Linneano e Wallaceano. Além disso, esses estudos não podiam inferir sobre as relações de parentesco, visto que não dispunham de filogenias

moleculares (Whittaker 1965, Peet 1974, Ricklefs 1990, Whittaker et al. 2005, Wilsey et al. 2005b, Hamdan et al. 2017).

Na diversidade filogenética, padrões filogenéticos resumem padrões gerais de variação no nível dos genes ou outras características das espécies, como características funcionais (Faith 1994b). Diferentes cenários de extinção de *taxa* podem ser interpretados como perdas potenciais em diversidade de características e, desta forma, podem orientar as prioridades de conservação. Sendo assim, estratégias de conservação bem-sucedidas abrigam uma quantidade substancial de diversidade filogenética quanto os recursos disponíveis permitirem (Faith & Baker 2006, Faith 2018).

Mudanças no padrão de distribuição das espécies afetam tanto a diversidade taxonômica quanto a filogenética, conseqüentemente afetando a estruturação das assembleias devido à alteração de riqueza e composição das espécies em uma determinada região (Buisson et al. 2008, Bellard et al. 2012). Processos ecológicos potencialmente geram padrões distintos de distribuição de espécies (Braga 2016), sendo que os limites de distribuição geográfica tendem a refletir limites de nicho, uma vez que espécies podem ter densidades reduzidas ou estar ausentes quando há redução do *fitness* devido a restrições bióticas e abióticas (Holt 2003, Sexton et al. 2009). Dentre as interações abióticas que podem influenciar as distribuições das espécies estão os filtros ambientais, os quais podem ser acessados por meio de variáveis ambientais (Di-Bernardo et al. 2007, Fraga et al. 2011, 2013b, 2018).

Variáveis ambientais são relativamente fáceis de quantificar, principalmente em largas escalas, e por isso têm sido bastante utilizadas em estudos macro ecológicos (Elith & Leathwick 2009, Peterson et al. 2011). Uma ferramenta comumente utilizada para quantificar a distribuição de espécies baseada nessas variáveis é a modelagem de distribuição de espécies (SDM), que investiga conjuntos de condições ambientais adequadas para as espécies manterem populações viáveis (Soberón & Peterson 2005, Elith et al. 2011, Sexton et al. 2017).

A herpetofauna da região Neotropical, em especial da região amazônica, é considerada uma das mais ricas do mundo (Vitt 1987, Duellman 1990, Vogt et al. 2001). Somente na Amazônia brasileira, 189 espécies de serpentes são conhecidas (Prudente et al. 2019). Esse número de espécies aumenta continuamente à medida que novas localidades são acessadas e novas espécies descritas. Enquanto algumas regiões têm sido bastante estudadas, como o Estado do Pará (Cunha & Nascimento 1993, Avila-Pires & Hoogmoed 1997, Frota et al. 2005, Prudente et al. 2018, 2019) e a Amazônia Central (Martins & Oliveira 1998, Lima et al. 2006, Vitt et al. 2008, Ilha & Dixó 2010, Fraga et al. 2013, Masseli et al. 2019), outros lugares permanecem desconhecidos (Azevedo-Ramos & Galatti 2001, Guedes et al. 2018).

Em comparação com outros grupos de vertebrados pesquisados, as serpentes, animais de hábitos crípticos, são raramente encontradas (Kéry 2002, Steen 2010). Detectar serpentes pode ser ainda mais difícil em florestas tropicais como a Amazônia, a qual apresenta uma densa vegetação (Fraga et al. 2014) e ainda é uma região com informações escassas sobre a taxonomia e distribuição de serpentes (Guedes et al. 2018). Sendo animais ectotérmicos, as serpentes podem estar sujeitas a certas condições ambientais relacionadas ao ambiente que podem filtrar a sua distribuição ou reduzir sua capacidade de dispersão e fluxo gênico (Fraga et al. 2017, 2018, Gibbs et al. 2018, Masseli et al. 2019).

Nos últimos anos, muitos estudos genéticos sobre serpentes têm sido publicados (e.g. Grazziotin et al. 2012, Zaher et al. 2009, Pyron et al. 2013, Machado et al. 2013, Zheng & Wiens 2016, Figueroa et al. 2016, Gibbs et al. 2018, Zaher et al. 2019) e mostrado que existe uma grande diversidade críptica de espécies (Arteaga et al. 2017, Hamdan et al. 2017, Torres-Carvajal et al. 2019). Apesar disso, a maior parte das espécies ainda é considerada amplamente distribuída por áreas de floresta úmida ao longo da bacia amazônica, o que tem gerado similaridades entre regiões superiores a 60% na composição de espécies (Silva & Sites 1995, Fraga et al. 2018). Desse modo, a maioria das espécies são classificadas na lista da IUCN (International Union for Conservation of Nature) como Pouco Preocupantes (do inglês, *Least Concern* – LC - IUCN 2019) apesar de terem sido incluídas em estimativas sobre o declínio global de répteis (Gibbons et al. 2000).

Considerando o exposto acima, o objetivo geral deste estudo foi caracterizar a composição, diversidade taxonômica e filogenética e a distribuição potencial de assembleias de serpentes na Amazônia. Para isso dividimos este trabalho em três capítulos:

- Capítulo I: Riqueza de espécies e composição de assembleias de serpentes em áreas pouco acessíveis na Amazônia brasileira
- Capítulo II: Vegetação e precipitação regulam a distribuição de serpentes na Amazônia
- Capítulo III: Estimando diversidade críptica de serpentes na Amazônia por meio de filogenias expandidas baseadas em um modelo biogeográfico

Referências

AMÂNCIO, M.C. & CALDAS, R.A. 2010. Biotecnologia no contexto da Convenção de Diversidade Biológica: análise da implementação do Art. 19 deste Acordo. *Desenvol. Meio Ambient.* 22: 125-140.

ARTEAGA, A., MEBERT, K., VALENCIA, J.H., CISNEROS-HEREDIA, D., PEÑAFIEL, N., REYES-PUIG, C., VIEIRA-FERNANDES, J.L. & GUAYASAMIN, J.M. 2017. Molecular phylogeny of *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae), with emphasis on Ecuadorian species and description of three species. *Zookeys* 661: 91-123.

AZEVEDO-RAMOS, C., Galatti, U. 2002. Patterns of amphibian diversity in Brazilian Amazonia: conservation implications. *Biol. Conserv.* 103: 103-111.

AZEVEDO-RAMOS, C. & GALATTI, U. 2001. Relatório técnico diversidade de anfíbios na Amazônia brasileira. In Capobianco, J.P.R., Veríssimo, A., Moreira, A., Sawyer, D., Santos, I. & Pinto, L.P. (eds.), *Biodiversidade na Amazônia Brasileira: avaliação e ações prioritárias para a conservação, uso sustentável e repartição de benefícios*. São Paulo: Instituto Socioambiental, 540 p.

BELLARD, C., BERTELSMEIER, C., LEADLEY, P., THUILLER, W. & COURCHAMP, F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Lett.* 15: 365-377.

BRAGA, R.T. 2016. Spatial patterns of population abundance: A review of predictions and theoretical models in ecology and biogeography. *Bioikos* 30(1): 19-31.

BUISSON, L., THUILLER, W., LEK, S., LIM, P. & GRENOUILLET, G. 2008. Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Glob. Change Biol.* 14: 2232-2248.

CUNHA, O.R. & NASCIMENTO, P. 1993. Ofídios da Amazônia. As cobras da região do Pará. *Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi, Zool.* 9: 1-191.

DI-BERNARDO, M., BORGES-MARTINS, M., OLIVEIRA, R.B. & PONTES, G.M.F. 2007. Taxocenoses de serpentes de regiões temperadas do Brasil. In *Herpetologia no Brasil II*, Nascimento L.B. & Oliveira, M.E. (eds.), Sociedade Brasileira de Herpetologia, Belo Horizonte, p. 222-263.

DUELLMAN, W.E. 1990. Herpetofaunas in neotropical rainforests: comparative composition, history, and resource use. In Gentry, A.H. (ed.), *Four Neotropical Rainforests*, New Haven, Yale University, p. 455-505.

ELITH, J. & LEATHWICK, J.R. 2009. Conservation prioritization using species distribution models. In *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*, Moilanen, A., Wilson, K.A. & Possingham, H.P. (eds.), Oxford: Oxford Univ. Press., p. 70-93.

ELITH, J., PHILLIPS, S.J., HASTIE, T., DUDÍK, M., CHEE, Y.E. & YATES, C.J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers. Distrib.* 17: 43-57.

FAITH, D.P. & BAKER, A.M. 2006. Phylogenetic diversity (PD) and biodiversity conservation: some bioinformatics challenges. *Evol. Bioinform. Online* 2: 70-77.

FAITH D.P. 2018. Phylogenetic diversity and conservation evaluation: Perspectives on multiple values, indices, and scales of application. In Scherson, R. & Faith, D. (eds.), *Phylogenetic Diversity*, Springer, Cham, pp.1-26.

FEARNSIDE, P.M. 2018. Maintaining carbon stocks in extractive reserves in Brazilian Amazonia. *Desenvolvimento e Meio Ambiente* 48: 446-476.

FIGUEROA, A., MCKELVY, A.D., GRISMER, L.L., BELL, C.D. & LAILVAUX S.P. 2016. A species-level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *Plos One* 11: e0161070.

FRAGA, R., ALMEIDA, A.P., MORAES, L.J.C.L., GORDO, M., PIRANI, R., ZAMORA, R.R., CARVALHO, V.T., PASSOS, P. & WERNECK, F. 2017. Narrow endemism or insufficient sampling? Geographical range extension and morphological variation of the poorly known *Atractus riveroi* Roze, 1961 (Serpentes: Dipsadidae). *Herpet. Rev.* 48: 281-284.

FRAGA, R., FERRÃO, M., STOW, A.J., MAGNUSSON, W.E. & LIMA, A.P. 2018. Different environmental gradients affect different measures of snake β -diversity in the Amazon rainforests. *PeerJ* 6: e5628.

FRAGA, R., LIMA, A.P & MAGNUSSON, W.E. 2011. Mesoscale spatial ecology of a tropical snake assemblage: the width of riparian corridors in central Amazonia. *Herpetol. J.* 21: 51-57.

FRAGA, R., MAGNUSSON, W.E., ABRAHÃO, C.R., SANAIOTTI, T. & LIMA, A.P. 2013. Habitat selection by *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae) in central Amazonia, Brazil. *Copeia* 4: 684-690.

FRAGA, R., STOW, A.J., MAGNUSSON, W.E. & LIMA, A.P. 2014. The costs of evaluating species densities and composition of snakes to assess development Impacts in Amazonia. *Plos One* 9(8): 1-9.

FROTA, J.G., SANTOS-JUNIOR, A.P., CHALKIDIS, H.M. & GUEDES, A.G. 2005. As serpentes do baixo Rio Amazonas, Oeste do estado do Pará, Brasil (Squamata). *Biociências* 13: 211-220.

GIBBS, H.L., SOVIC, M., AMAZONAS, D., CHALKIDIS, H., SALAZAR-VALENZUELA, D & MOURA-DA-SILVA, A.N. 2018. Recent lineage diversification in a venomous snake through dispersal across the Amazon River. *BioL. J. Linn. Soc.* 123(3): 651-665.

GIBBONS, J.W., SCOTT, D.E., RYAN, R.J., BUHLMANN, K.A., TUBERVILLE, T.D., METTS, B.S., GREENE, J.L., MILLS, T., LEIDEN, Y., POPPY, S. & WINNE, C.T. 2000. The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *Bioscience* 50: 653-666.

GRAZZIOTIN, F.G., ZAHER, H., MURPHY, R.W., SCROCCHI, G., BENAVIDES, M.A., ZHANG, Y.P. & BONATTO, S.L. 2012. Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics* 28: 437-459.

GUEDES, T.B., SAWAYA, R.J., ZIZKA, A., LAFFAN, S., FAURBY, S., PYRON, R.A., BÉRNILS, R.S., JANSEN, M., PASSOS, P., PRUDENTE, A.L.C., CISNEROS-HEREDIA, D.F., BRAZ, H.B., NOGUEIRA, C.C., ANTONELLI, A. & MEIRI, S. 2018. Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of neotropical snakes. *Global Ecol. Biogeogr.* 27: 14-21.

HAMDAN, B., PEREIRA, A.G., LOSS-OLIVEIRA, L., RÖDDER, D. & SCHRAG, C.G. 2017. Evolutionary analysis of *Chironius* snakes unveils cryptic diversity and provides clues to diversification in the Neotropics. *Mol. Phylogenet. Evol.* 116: 108-119.

HORTAL, J., DE BELLO, F., DINIZ-FILHO, J.A.F., LEWINSOHN, T.M., LOBO, J.M. & LADLE, R.J. 2015. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 46: 523-549.

HOLT, R.D. 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evol. Ecol. Res.* 5: 159-178.

IUCN. 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-1. <https://www.iucnredlist.org/>.

ILHA, P. & DIXO, M. 2010. Anurans and lizards, Rio Preto da Eva, Amazonas, Brazil. *Check List* 6: 17-21.

KÉRY, M. 2002. Inferring the absence of a species—a case study of snakes. *J. Wildl. Manage.* 66: 330-338.

LIMA, A.P., MAGNUSSON, W.E., MENIN, M., ERDTMANN, L.K., RODRIGUES, D.J., KELLER, C. & HÖDL, W. 2006. Guia de sapos da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central. Attema Design Editorial, Manaus, 177 p.

LOVEJOY, T. 1980. A projection of species extinctions. In Council on Environmental Quality and U.S. Department of State, The global 2000 report to the president, the technical report. U.S. Government Printing Office, Washington, DC., p. 328-332.

MACHADO, T., SILVA, V.X. & SILVA, M.J.J. 2013. Phylogenetic relationships within *Bothrops neuwiedi* group (Serpentes, Squamata): Geographically highly structured lineages, evidence of introgressive hybridization and Neogene/Quaternary diversification. *Mol. Phylogenet. Evol.*: 1-14.

MAGURRAN, A.E. 2004. Measuring biological diversity. Oxford: Blackwell Publishing, 256 p.

MARTINS, M. & OLIVEIRA, M.E. 1998. Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonian, Brazil. *Herpetol. Nat. Hist.* 6: 78-150.

MASSELLI, G.S., BRUCE, A.D., SANTOS, J.G., VINCENT, T. & KAEFER, I.L. 2019. Composition and ecology of a snake assemblage in an upland forest from Central Amazonia. *An. Acad. Bras. Cienc.* 91: e20190080.

MELO, A.S. 2008. What do we win 'confounding' species richness and evenness in a diversity index? *Biota Neotrop.* 8(3): 21-27.

NORSE, E.A., ROSENBAUM, K.L., WILCOVE, D.S., WILCOX, B.A., ROMME, W.H., JOHNSTON, D.W., AND STOUT, M.L. 1986. *Conserving biological diversity in our natural forests.* The Wilderness Society, Washington, USA.

PEET, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 285-307.

PETERSON, A.T., SOBERÓN, J., ANDERSON, R.P., PEARSON, R.G., MARTÍNEZ-MEYER, E., NAKAMURA, M. & ARAÚJO, M.B. 2011. *Ecological niches and geographic distributions: A modeling perspective.* Princeton University Press, Princeton, 329 p.

PODANI, J., PAVOINE, S. & RICOTTA, C. 2018. A generalized framework for analyzing taxonomic, phylogenetic, and functional community structure based on presence-absence data. *Mathematics* 6(11): 250.

PRUDENTE, A.L.C., RAMOS L, SILVA T, SARMENTO J, DOURADO A, SILVA F, ALMEIDA P, SANTOS C, SOUSA M. 2019. Dataset from the snakes (Serpentes, Reptiles) collection of the Museu Paraense Emílio Goeldi, Pará, Brazil. *Biodiversity Data Journal* 7: e34013.

PRUDENTE, A.L.C., SARMENTO, J.F.M., AVILA-PIRES, T.C.S., MASCHIO, G. & STURARO, M.J. 2018. How much do we know about the diversity of Squamata (Reptilia) in the most degraded region of Amazonia? *South Am. J. Herpetol.* 13(2): 117-130.

PYRON, R.A., BURBRINK, F.T. & WIENS, J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evol. Biol.* 13: 93.

RICKLEFS, R.E. 1990. Seabird life histories and the marine environment: some speculations. *Colon. Waterbird.* 13: 1-6.

SEXTON, J.P., MCINTYRE, P.J., ANGERT, A.L. & RICE, K.J. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40: 415-436.

SEXTON, J.P., MONTIEL, J., SHAY, J.E., STEPHENS, M.R. & SLATYER, R.A. 2017. Evolution of ecological niche breadth. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48: 183-206.

da SILVA Jr., N.J., SITES, Jr. & J.W. 1995. Patterns of diversity of neotropical squamate reptile species with emphasis on the Brazilian Amazon and the conservation potential of indigenous reserves. *Conserv. Biol.* 9(4): 873-901.

SOBERÓN, J. & PETERSON, A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodivers. Inform.* 2: 1-10.

STEEN, D.A. 2010. Snakes in the grass: Secretive natural histories defy both conventional and progressive statistics. *Herpetol. Conserv. Bio.* 5: 183-188.

TORRES-CARVAJAL, O., ECHEVARRÍA, L.Y., LOBOS, S.E., VENEGAS, P.J., & KOK, P.J. 2019. Phylogeny, diversity and biogeography of neotropical sipo snakes (Serpentes: Colubrinae: *Chironius*). *Mol. Phylogenet. Evol.* 130: 315-329.

WILSEY, B.J., CHALCRAFT, D.R., BOWLES, C.M. & WILLIG, M.R. 2005. Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. *Ecology* 86(5): 1178-1184.

WHITTAKER, R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147: 250-260.

WHITTAKER, R.J., ARAÚJO, M.B., JEPSON, P., LADLE, R.J., WATSON, J.E.M. & WILLIS, K.J. 2005. Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Divers. Distrib.* 11: 3-23.

WORLD WILDLIFE FUND. 2019. <https://www.worldwildlife.org>.

VITT, L.J. 1987. Communities. In Seigel, R.A., Collins, J.T. & Novak, S.S. (eds.), *Snakes: ecology and evolutionary biology*, New York, McGraw-Hill Publishing, p. 335-365.

VITT, L. J., MAGNUSSON, W. E., AVILA-PIRES, T. C. S. & LIMA, A. P. 2008. *Guia de lagartos da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central*. Manaus: Attema Design Editorial Ltda, 176 p.

VOGT, R.C., MOREIRA, G. & DUARTE, A.C.O.C. 2001. Biodiversidade de répteis do bioma floresta Amazônica e Ações prioritárias para sua conservação. In Capobianco, J.P.R. (ed.), *Biodiversidade na Amazônia brasileira, avaliação e ações prioritárias para a conservação, uso sustentável e repartição de benefícios*, Estação Liberdade: Instituto Socioambiental, São Paulo, p. 89-96.

ZAHER, H., GRAZZIOTIN, F.G., CADLE, J.E., MURPHY, R.W., MOURA-LEITE, J.C. & BONATTO, S.L. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Pap. Avulsos Zool.* 49(11): 115-153.

ZAHER, H., MURPHY, R.W., ARREDONDO, J.C., GRABOSKI, R., MACHADO-FILHO, P.R., MAHLOW, K., MONTINGELLI, G.G., QUADROS, A.B., ORLOV, N.L., WILKINSON, M., ZHANG, Y. & GRAZZIOTIN, F.G. 2019. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *Plos One* 14(5): e0216148.

ZHENG, Y. & WIENS, J.J. 2016. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Mol. Phyl. Evol.* 94: 537-547.

Capítulo I: Riqueza de espécies e composição de assembleias de serpentes em áreas pouco acessíveis na Amazônia brasileira

Luciana Frazão, Maria Ermelinda Oliveira, Marcelo Menin, Juliana Campos, Alexandre Almeida, Igor L. Kaefer & Tomas Hrbek

(Em revisão na revista *Biota Neotropica* desde 25 de setembro de 2018)

Abstract: Snakes are a diverse group of terrestrial vertebrates of the order Squamata. Despite that, in the Amazonian biome, information about distribution and identification of snakes is limited when compared to other groups. Additionally, in Amazonia there is a sampling bias towards sampling areas geographically close to urban centers and more densely populated areas. This in turn leads to false distribution gaps in poorly accessible areas of Amazonia. In this article we report the composition of snake assemblages in six areas of the Brazilian Amazonia, based on field sampling conducted over four years using standardized methods. We sampled seventy species from eight families: Typhlopidae (n=1), Leptotyphlopidae (n=1), Anillidae (n=1), Boidae (n=5), Colubridae (n=15), Dipsadidae (n=35), Elapidae (n=7) and Viperidae (n=5). The largest number of species was recorded in the Trombetas River area and the lowest in the Jatapu River area. The *total beta diversity* was 0.40 and the snake assemblages were structured mainly by replacement (72.5%). The time-limited search was the method that recorded the greatest number of individuals in the studied areas (44.1%) and also the greatest number of species (n=40). However, some species were recorded only by other methods such as interception and pitfall traps with directional fences. Despite the large number of species sampled in the study, no particular area comprised more than 40% of species registered in all the areas, indicating that snakes are poorly detected even with large sampling effort across multiple areas of a species distribution.

Resumo: Serpentes compõem um diverso grupo de animais vertebrado terrestres pertencentes à ordem Squamata. Apesar de serem um dos grupos mais diversos do mundo, na Amazônia, as informações acerca da taxonomia e distribuição de serpentes são limitadas quando comparadas com as disponíveis para outros grupos de vertebrados. Além disso, na Amazônia existe um viés de amostragem em áreas geograficamente próximas aos centros urbanos e locais densamente povoados. Isso por sua vez leva a falsas diferenças de distribuição em áreas pouco amostradas. Neste artigo nós apresentamos a composição de assembleias de serpentes em seis áreas na Amazônia brasileira, baseada em amostragens de campo padronizadas e realizadas durante quatro anos. Foram amostradas 70 espécies de oito famílias: Typhlopidae (n=1), Leptotyphlopidae (n=1), Anillidae (n=1), Boidae (n=5), Colubridae (n=15), Dipsadidae (n=35),

Elapidae (n=7) e Viperidae (n=5). A maior riqueza foi registrada no Rio Trombetas e a menor no Rio Jatapu. A beta diversidade total foi de 0.40 e a substituição foi a principal força que estruturou as comunidades (72.5%). A Procura Visual Limitada por Tempo foi o método que registrou a maior abundância de serpentes nas áreas amostradas (44.1%) e também a maior riqueza (n=40). Entretanto, algumas espécies foram registradas somente por outros métodos como armadilhas de interceptação e queda. Apesar do grande número de espécies registradas, nenhuma das áreas compreendeu mais de 40% das espécies amostradas em todas as áreas, indicando que as serpentes são pouco detectadas mesmo com grande esforço amostral em diferentes áreas da distribuição das espécies.

Keywords: Amazon Basin, Brazil, Ophidia, sampling methods, Squamata.

Palavras-chave: Bacia Amazônica, Brasil, métodos de amostragem, Ophidia, Squamata.

Introduction

Snakes are a diverse group of terrestrial vertebrates of the order Squamata with approximately 3500 known species. They inhabit temperate to tropical environments, and are found in terrestrial and aquatic habitats (Wallach et al. 2014, Uetz & Hošek 2016). The Neotropical region comprises one of the world's richest herpetofaunas (Böhm et al. 2013, Meiri & Chapple 2016) with Brazilian Amazonia comprising 189 snake species (Prudente 2017). In spite of this, the knowledge of snakes is poor when compared to other herpetofaunal groups and distribution data for snake species remain incomplete (Guedes et al. 2018). This is mainly due to the cryptic habits of snakes which makes them difficult to encounter (Kéry 2002, Steen 2010).

Detection of snakes is even more difficult in densely vegetated tropical forests (Fraga et al. 2014). Additionally, the large number of rare, fossorial and semi-fossorial species, which are usually ignored or sub-sampled, is an aggravating factor for the reliable inference of patterns of distribution and abundance (Couto et al. 2007). This scenario makes it difficult to study taxonomy and systematics, infer biogeographic patterns and direct conservation efforts. Although some studies of Amazonian herpetofauna have been conducted in places far from urban centers (e.g. Frota et al. 2005; Prudente & Santos-Costa 2005, Bernarde et al. 2006, 2011, 2013, Turci et al. 2008, França & Venancio 2010, Pantoja & Fraga 2012, Santos-Costa 2015, Vaz-Silva et al. 2015, Rodrigues et al. 2016, França et al. 2017, Fonseca et al. 2019), there is a sampling bias in favor of densely populated areas (Nelson et al. 1990).

For snakes, occurrence points are usually close to large urban centers (Guedes et al. 2018), such as Manaus (Martins & Oliveira 1998, Fraga et al. 2013) and Belém (Avila-Pires

1995, Silva et al. 2011, Prudente et al. 2013, 2018). In addition, comparisons between areas become difficult due to the different methods and sampling efforts employed in each study (Magnusson et al. 2005, Bernarde et al. 2012), which is also an issue for snakes (Bernarde et al. 2011, Guedes et al. 2018). Bernarde et al. (2013) observed that even though snakes have large geographic distributions in the Amazonian biome, only a small proportion of the total expected number of species occur—or are detected—at each location.

An indication of the lack of knowledge of assemblage composition and distribution of Amazonian snakes is the frequent description of new species (e.g. Hoogmoed & Prudente 2003, Myers & McDowell 2014, Feitosa et al. 2015, Passos et al. 2016, Bernarde et al. 2018) and new occurrence records (e.g. Bernarde & Moura-Leite 1999, Franco & Ferreira 2003, Luiz et al. 2017, Fraga et al. 2017). Thus, faunal surveys are important tools to generate basic knowledge on regional diversity and its spatial distribution in Amazonia (Vaz-Silva 2009, França & Venâncio 2010, Miranda et al. 2014), being essential for decision-making and formulation of conservation policies.

The present study aims to increase the knowledge of distribution and beta diversity of snake assemblages in six unexplored areas of Amazonia. We provide information on the structure of snake assemblages such as composition, richness and relative abundance of species. We also compared the efficacy of the different sampling methods used in this study.

Materials and Methods

1. Study area

Sampling was carried out in six areas of Amazonia, on opposite margins of major Amazonian rivers (Figure 1). These areas are characterized as upland *terra firme* (non-flooded) forests and four areas (Jatapu River, Negro River, Purus River and Japurá River) are located in the western and central Amazonia, which has a climate characterized as Af - Equatorial fully humid (Kottek et al. 2006). The other two areas (Tapajós River and Trombetas River) are located in eastern Amazonia in a region characterized as Am - Equatorial monsoonal (Kottek et al. 2006). The annual mean temperature within these areas ranges from 25°C to 27.5°C and the annual mean precipitation ranges from 2000 mm to 2800 mm (Bastos 1972, Radambrasil 1976, 1977, Embrapa 1983, Parrota et al. 1995, Goulding et al. 2003, Peel et al. 2007, Silva et al. 2008, Morato et al. 2018) (Table 1). These areas were chosen because they are still poorly studied in terms of Amazonian biodiversity, and generally are thought to belong to distinct areas of endemism (Cracraft 1985, Ribas et al. 2012).

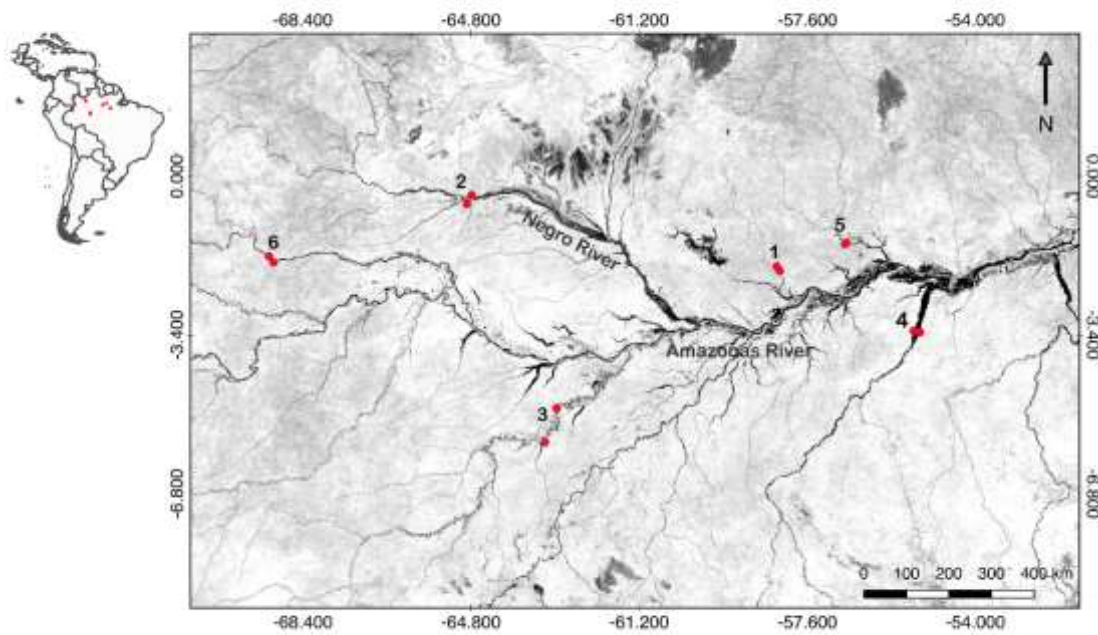


Figure 1: Location of study areas (pairs of red dots) in the Brazilian Amazonia based on the distribution of the main tributaries of the Amazon River, Brazil: 1) Jatapu River; 2) Purus River; 3) Negro River; 4) Tapajós River; 5) Trombetas River and 6) Japurá River.

Table 1: Geographical location and environmental characteristics of each area sampled in the Brazilian Amazonia.

Area name	Bank	Coordinates	Annual Mean	Annual Mean	Rainy
			Temperature (°C)	Precipitation (mm)	Season
Jatapu River	Right	58°11'24" W; 02°01'31" S	26.7	2026	Nov-Apr
	Left	58°15'21" W; 01°55'53" S			
Negro River	Right	64°53'30.4" W; 00°35'15.5" S	27.5	2800	Mai-Jul
	Left	64°47'12.98" W; 00°23'57.58" S			
Purus River	Right	63°13'2.4" W; 05°41'37.1" S	26.5	2300	Nov-Mar
	Left	62°58'10.1" W; 04°58'0.2" S			
Tapajós River	Right	55°11'6.3" W; 03°20'39.2" S	25	2000	Dec-Jun
	Left	55°19'19.8" W; 03°18'54.36" S			
Trombetas River	Right	56°47' 35.80" W; 01° 27' 16.48" S	27	2000	Mar-Apr
	Left	56°46' 8.50" W; 01°25' 55.92" S			
Japurá River	Right	69°01'46.3" W; 01°50'46.1" S	25	2687	Dec-Jun
	Left	69°07'42.1" W; 01°43'7.7" S			

2. Sampling

Sampling was carried out between September 2011 and September 2014, always in the end of the dry season. In each sampling area two modules were established, one on each river margin. Each module was approximately 1 km from the river bank and was composed of three parallel 3000 meter linear transects separated by 1000 m. Access to the trail system was via a 500 to 1500 m trail. If any settlements were present, they were situated at least 10 km from the trail system, and consisted of few houses. The snakes were sampled in each module using the Time Constrained Search (TCS), pitfall traps with drift fences (PIT), Opportunistic Encounters (OE) and Occasional Encounters by Third Parties (OET).

Time Constrained Search method consists of walking very slowly along forest trails searching for snakes; the search effort has been extended to all visually accessible microhabitats (Martins & Oliveira 1998). Each transect was sampled ten times by this method between 18:30 and 22:00 by two observers, totaling an effort of 420 hours of searching in each area.

The pitfall traps (PIT) remained open for 20 days. Four trapping stations 500 m apart were set along each trail. Each array contained four bins (100 L; 51-cm mouth diameter × 69 cm deep) in a Y-formation (e.g. Cechin & Martins 2000). The bins were separated by 10 m and linked by a polyethylene fence guide (10 m long × 1 m high, with the bottom 10 cm of the fence buried in the ground). Specimens were recovered from the buckets daily. Thus, a total of 24 pitfall trap stations were checked each day to yield a total effort of 480 pitfall-days in each area.

Occasional Encounters by Third Parties consist of other researchers (in our case researchers sampling other taxonomic groups) collecting animals of interest (Cunha & Nascimento 1978, Marques 1998) and Opportunistic Encounter occurs when the specimens are occasionally found during other activities performed by the researchers other than sampling such as during the survey of the area to be sampled (Martins & Oliveira 1998, Bernarde & Abe 2006, Sawaya et al. 2008).

After collection, the specimens were euthanized, fixed in 10% formaldehyde, and subsequently deposited in the Coleção Zoológica Prof. Paulo Bührnheim (CZPB-RP) of the Universidade Federal do Amazonas and in the Coleção de Anfíbios e Répteis (INPA-H) of the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), both in Manaus, Brazil (Appendix I). The collections in the sampling areas were authorized by the Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio/Brazil) through licenses 41180-2, 35424 and 40186.

3. Species identification and taxonomic considerations

Specimens were identified to the level of species by taxonomists specializing in Neotropical snakes with any uncertainties resolved by conferring specialized literature (e.g. Cunha &

Nascimento 1993, Martins & Oliveira 1998, Fraga et al. 2013, Bernarde et al. 2017). The names adopted in the present study follow Zaher et al. (2009), Carrasco et al. (2012), Grazziotin et al. (2012) and Costa & Bérnils (2018), where Colubridae and Dipsadidae are classified as distinct families within the superfamily Colubroidea. Even after a careful morphological verification by specialists, following upto date taxonomic keys, we could not assign multiple specimens of the genera *Apostolepis*, *Drymoluber* and *Taeniophallus* to species level. Therefore, we used the epithets *Apostolepis* aff. *nigrolineata*, *Drymoluber* aff. *dichrous* and *Taeniophallus* aff. *occipitalis*. Although these epithets do not necessarily imply the existence of new species, they are a recognition of greater-than-expected morphological variation and likely lineage variation within these genera.

4. Data analysis

The diversity of the sampled assemblages was evaluated through species richness which consists of the total number of species identified in an area of interest (Peet 1974, Wilsey et al. 2005). To compare diversity among snake assemblages in the sampled areas we used beta diversity (Whittaker 1960) and diversity profiles, based on the Hill's series (Peet 1974).

Beta (P) diversity is used to describe the spatial dynamics of the snake communities sampled through the processes of replacement and nestedness (Legendre 2014). The replacement process measures the rate at which one set of species replaces the other between areas (Lastrom et al. 2015). Nestedness measures the difference of richness between areas, being defined by the degree of dissimilarity between them, but only in the form of subsets where sites with fewer species are subsets of areas with more species (Baselga 2010, Padoni & Salmora 2011, Legendre 2014). To estimate beta diversity and the type of process (nesting or turnover) that predominated in the sampled snake assemblages, we used the "beta.div" function (Legendre 2014) implemented in R to measure total beta diversity (BDtotal), estimated as Jaccard distance, between the sampled areas (BDtotal ranging from 0 to 0.5, with 0.5 indicating high dissimilarity). To evaluate the relative importance of each site to the estimate of beta diversity we used the index of local contribution to total beta diversity (LCBD) suggested by Legendre & De Cáceres (2013). This index represents the degree of singularity of a sample unit in relation to the composition of assemblages sampled. All these analyzes were performed in the R environment (R Core Team 2019) using the "adesspatial" package (Legendre & Cáceres 2013).

The diversity profile was calculated from Hill's series using the equation $N_{\alpha} = [\text{Log}(p_1^{\alpha} + p_2^{\alpha} + p_3^{\alpha} + \dots + p_s^{\alpha})] / (1/\alpha)$, where N_{α} is an index of diversity given an α and p_s , where p_s is the proportion of individuals of a species s in a given locality. When the value of $\alpha=0$ the

diversity index is equivalent to species richness, when $\alpha=1$ the diversity index is equivalent to the Shannon index and when $\alpha=2$ the diversity index is equivalent to the Simpson index. The use of Hill's series allows one to not only isolate the effects of using different indexes when estimating species diversity, but also to estimate how completely the local assembly was sampled (Melo 2008).

In order to analyze the structure of the snake assemblages in the six study areas, we generated graphs of relative abundance of species. Relative abundance is a component of biodiversity and refers to how common or rare a species is relative to other species in a determined area. It is the percent composition of a specimen relative to the total number of specimens in the area (Magurran 2004). This method is used as an indicator of community structure and can be compared with theoretical models that try to describe, for example, how competition determines the structuring of a biological community (Margalef 1991, Magurran 2004).

To compare the efficacy of each sampling method (TCS, PIT, EO e OET) used in this study, we used the abundance and richness of snake species separated by sampling method. Abundance was standardized in terms of efficiency (abundance/effort) for each method (Rocha et al. 2014). For this comparison we used only the data referring to the TCS and PIT methods, since EO and OET methods had non-standard sampling efforts.

Results

Seventy snake species belonging to eight families were recorded: Aniliidae (n=1), Boidae (n=5), Colubridae (n=15), Dipsadidae (n=35), Elapidae (n=7), Leptotyphlopidae (n=1), Viperidae (n=5) and Typhlopidae (n=1). The highest number of species was recorded from the Trombetas River, where 28 snake species were collected (40% of the total species), followed by the Japurá and Tapajós Rivers with 25 species each (35.7% each), Purus River with 21 species (30%), Negro River with 19 species (27.1%) and Jatapu River with 10 species (14.3%) (Table 2, Figures 2-7).

Table 2: Richness and abundance (N) of snakes sampled in the areas of the Jatapu River (Jat), Negro River (Neg), Purus River (Pur), Tapajós River (Tap), Trombetas River (Tro) and Japurá River (Jap), located in Brazilian Amazonia.

Family	Species	Jat	Neg	Pur	Tap	Tro	Jap	N
Typhlopidae	<i>Amerotyphlops reticulatus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	4	-	1	-	5

Leptotyphlopidae	<i>Trilepida macrolepis</i> (Peters, 1858)	-	-	-	-	-	1	1
Aniliidae	<i>Anilius scytale</i> (Linnaeus, 1758)	-	1	-	-	1	-	2
	<i>Boa constrictor</i> <i>constrictor</i> Linnaeus, 1758	-	-	-	1	-	-	1
	<i>Corallus caninus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	2	-	2
Boidae	<i>Corallus hortulanus</i> (Linnaeus, 1758)	-	2	3	3	11	1	20
	<i>Epicrates cenchria</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	1	1	-	-	2
	<i>Eunectes murinus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	1	-	-	1
	<i>Chironius exoletus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	1	-	-	1
	<i>Chironius fuscus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	1	1	-	-	3
	<i>Chironius multiventris</i> Schmidt & Walker, 1943	-	1	3	-	1	-	5
	<i>Chironius scurrulus</i> (Wagler in Spix, 1824)	-	1	-	1	-	-	2
	<i>Drymoluber</i> aff. <i>dichrous</i>	-	-	-	-	1	-	1
	<i>Drymoluber dichrous</i> (Peters, 1863)	-	1	1	2	-	-	4
	<i>Leptophis ahaetulla</i> <i>ahaetulla</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	2	-	2
Colubridae	<i>Mastigodryas boddaerti</i> <i>boddaerti</i> (Sentzen, 1796)	-	-	-	3	-	-	3
	<i>Oxybelis aeneus</i> (Wagler in Spix, 1824)	-	-	-	1	-	-	1
	<i>Oxybelis fulgidus</i> (Daudin, 1803)	-	-	-	1	-	-	1
	<i>Phrynonax polylepis</i> (Peters, 1867)	-	3	-	1	1	1	6
	<i>Rhinobothryum</i> <i>lentiginosum</i> (Scopoli, 1785)	-	-	-	-	1	-	1
	<i>Spilotes pullatus pullatus</i> (Linnaeus, 1758)	1	-	-	2	-	-	3
	<i>Spilotes sulphureus</i> <i>sulphureus</i> (Wagler in Spix, 1824)	-	-	1	2	1	-	3

	<i>Tantilla melanocephala</i> (Linnaeus, 1758)	-	1	-	2	1	-	4
	<i>Apostolepis</i> aff. <i>nigrolineata</i>	-	-	-	-	2	-	2
	<i>Atractus latifrons</i> (Günther, 1868)	1	1	-	-	-	-	2
	<i>Atractus major</i> Boulenger, 1894	-	-	-	-	-	1	1
	<i>Atractus torquatus</i> (Duméril, Bibron & Duméril, 1854)	-	1	2	-	-	2	5
	<i>Drepanoides anomalus</i> (Jan, 1863)	-	-	1	-	-	-	1
	<i>Dipsas catesbyi</i> (Sentzen, 1796)	-	-	-	-	2	3	5
	<i>Erythrolamprus</i> <i>aesculapii aesculapii</i> (Linnaeus, 1758)	-	3	-	-	-	-	3
	<i>Erythrolamprus</i> <i>pygmaeus</i> (Cope, 1868)	-	-	-	-	3	-	3
	<i>Erythrolamprus reginae</i> <i>semilineatus</i> (Linnaeus, 1758)	2	-	-	-	1	3	6
Dipsadidae	<i>Erythrolamprus typhlus</i> <i>typhlus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	2	-	5	1	8
	<i>Helicops angulatus</i> (Linnaeus, 1758)	-	1	-	-	2	2	5
	<i>Helicops hagmanni</i> Roux, 1910	2	1	-	-	-	-	3
	<i>Helicops leopardinus</i> (Schlegel, 1837)	-	-	-	-	2	-	2
	<i>Helicops tapajonicus</i> Frota, 2005	-	-	-	5	-	-	5
	<i>Hydrops triangularis</i> (Wagler in Spix, 1824)	-	-	-	-	-	1	1
	<i>Imantodes cenchoa</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	1	3	1	8	13
	<i>Imantodes lentiferus</i> (Cope, 1894)	-	-	-	-	-	2	2
	<i>Leptodeira annulata</i> <i>annulata</i> (Linnaeus, 1758)	1	-	2	2	1	-	6
	<i>Oxyrhopus formosus</i> (Wied-Neuwied, 1820)	-	1	-	-	1	-	2

<i>Oxyrhopus occipitalis</i> Wagler in Spix, 1824	-	-	-	-	-	1	1
<i>Oxyrhopus petolarius</i> <i>digitalis</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	3	3
<i>Oxyrhopus vanidicus</i> Lynch, 2009	2	-	-	-	-	1	3
<i>Philodryas</i> <i>georgeboulengeri</i> Grazziotin, Zaher, Murphy, Scrocchi, Benavides, Zhang & Bonatto, 2012	-	-	-	-	-	1	1
<i>Pseudoboa coronata</i> Schneider, 1801	1	2	-	-	-	-	3
<i>Pseudoboa martinsi</i> Zaher, Oliveira & Franco, 2008	-	1	-	-	-	-	1
<i>Pseudoboa neuwiedii</i> (Duméril, Bibron & Duméril, 1854)	-	-	-	1	-	-	1
<i>Siphlophis cervinus</i> (Laurenti, 1768)	1	-	-	-	-	1	2
<i>Siphlophis compressus</i> (Daudin, 1803)	-	1	1	1	1	2	6
<i>Taeniophallus</i> <i>brevirostris</i> (Peters, 1863)	-	-	-	-	-	1	1
<i>Taeniophallus nicagus</i> (Cope, 1895)	1	-	-	-	-	-	1
<i>Taeniophallus occipitalis</i> (Jan, 1863)	-	-	2	1	-	-	3
<i>Taeniophallus</i> aff. <i>occipitalis</i>	-	-	-	-	1	-	1
<i>Xenodon rabdocephalus</i> <i>rabdocephalus</i> (Wied, 1824)	-	-	-	-	-	1	1
<i>Xenodon severus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	1	1
<i>Xenopholis scalaris</i> (Wucherer, 1861)	-	1	3	-	-	-	4
<i>Micrurus averyi</i> Schmidt, 1939	-	-	-	-	1	-	1
<i>Micrurus hemprichii</i> <i>hemprichii</i> (Jan, 1858)	-	-	1	3	-	-	4

Elapidae

	<i>Micrurus langsdorffii</i> Wagler in Spix, 1824	-	2	1	-	-	2	5
	<i>Micrurus lemniscatus</i> <i>lemniscatus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	1	-	1
	<i>Micrurus paraensis</i> Cunha & Nascimento, 1973	-	-	-	1	-	-	1
	<i>Micrurus spixii spixii</i> Wagler in Spix, 1824	-	-	1	2	1	-	4
	<i>Micrurus surinamensis</i> (Cuvier, 1817)	-	-	-	-	1	-	1
	<i>Bothrops atrox</i> (Linnaeus, 1758)	1	5	1	23	7	7	44
	<i>Bothrops bilineatus</i> <i>smaragdinus</i> (Wied, 1821)	-	-	2	-	-	-	2
Viperidade	<i>Bothrops brazili</i> Hoge, 1954	-	-	-	-	-	1	1
	<i>Bothrops taeniatus</i> Wagler in Spix, 1824	-	-	-	-	-	2	2
	<i>Lachesis muta</i> (Linnaeus, 1766)	-	-	1	-	-	-	1
	Number of individuals from each area	13	30	35	65	56	50	249
	Richness from each area	10	19	21	25	28	25	
<hr/>								70
<hr/>								



Figure 2: Snake species recorded in Jatapu River, Amazonas state, Brazil. A) *Atractus latifrons*; B) *Bothrops atrox*; C) *Helicops hagmanni*; D) *Leptodeira annulata annulata*; E) *Oxyrhopus vanidicus*; F) *Pseudoboia coronata*; G) *Siphlophis cervinus*; H) *Taeniophallus nicagus*.



Figure 3: Snake species recorded in Negro River, Amazonas state, Brazil. A) *Anilius scytale*; B) *Chironius scurrulus*; C) *Erythrolamprus aesculapii aesculapii*; D) *Helicops angulatus*; E) *Helicops hagmanni*; F) *Pseudoboa coronata*; G) *Pseudoboa martinsi* e H) *Phrynonax polylepis*.



Figure 4: Snake species recorded in Purus River, Amazonas state, Brazil. A) *Atractus torquatus*; B) *Chironius fuscus*; C) *Chironius multiventris*; D) *Epicrates cenchria*; E) *Erythrolamprus typhlus typhlus*; F) *Lachesis muta*; G) *Micrurus hemprichii hemprichii* e H) *Micrurus spixii spixii*.

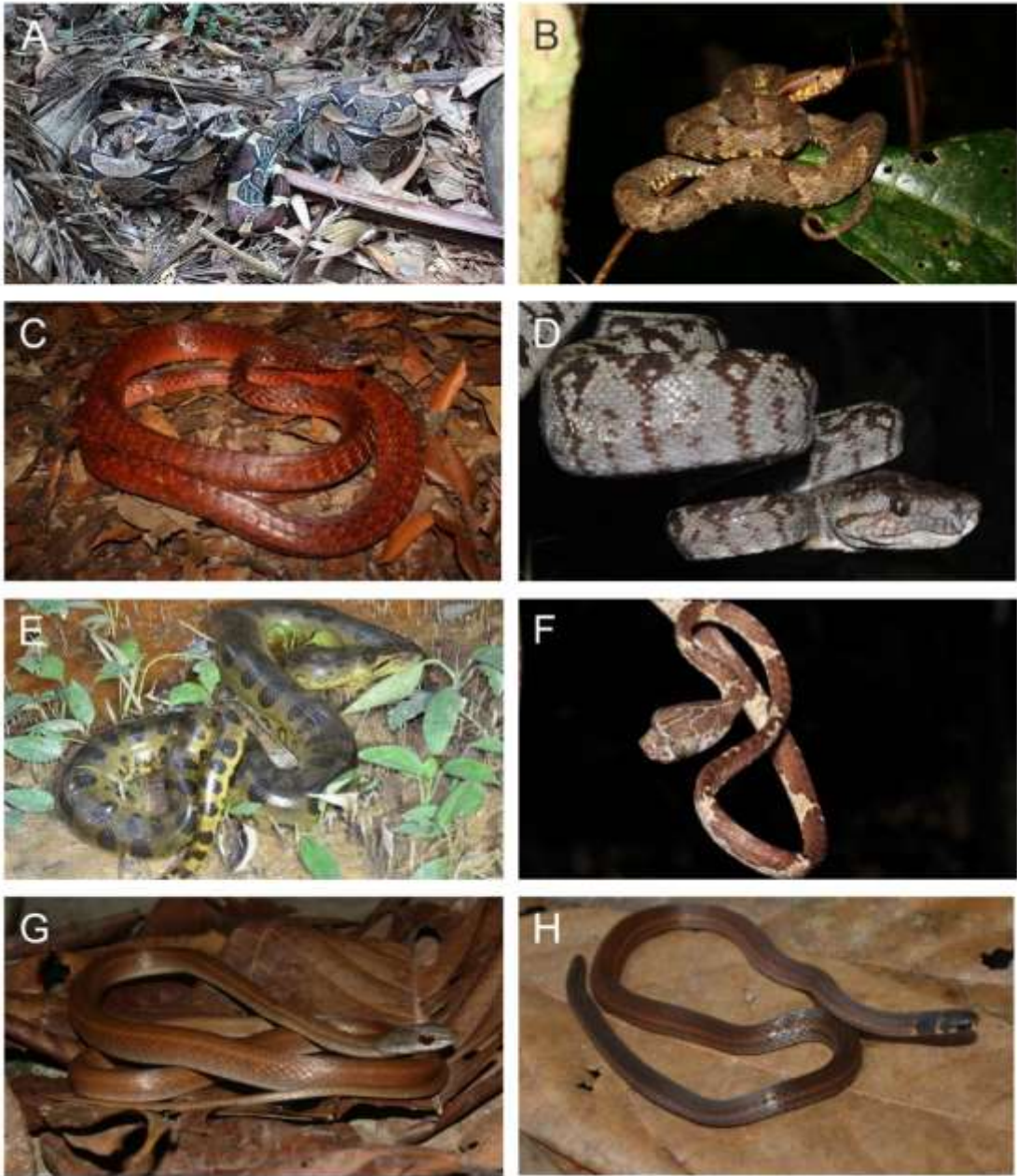


Figure 5: Snake species recorded in Tapajós River, Pará state, Brazil. A) *Boa constrictor constrictor*; B) *Bothrops atrox*; C) *Chironius scurrulus*; D) *Corallus hortulanus*; E) *Eunectes murinus*; F) *Imantodes cenchoa*; G) *Mastigodryas boddaerti boddaerti* e H) *Tantilla melanocephala*.



Figure 6: Snake species recorded in Trombetas River, Pará state, Brazil. A) *Amerotyphlops reticulatus*; B) *Corallus caninus*; C) *Dipsas catesbyi*; D) *Erythrolamprus typhlus typhlus*; E) *Helicops leopardinus*; F) *Micrurus lemniscatus lemniscatus*; G) *Oxyrhopus occipitalis* e H) *Rhinobothryum lentiginosum*.



Figure 7: Snake species recorded in Japurá River, Amazonas state, Brazil. A) *Atractus major*; B) *Atractus torquatus*; C) *Bothrops taeniatus*; D) *Hydrops triangularis*; E) *Micrurus langsdorffii*; F) *Oxyrhopus petolarius digitalis*; G) *Trilepida macrolepis* e H) *Xenodon rabdocephalus rabdocephalus*.

There was pronounced variation in patterns of species composition (Figure 8A), as suggested by the high value (0.40) of BDtotal using the Jaccard distance. Replacement was responsible for most of the differences in beta diversity patterns among our sampled areas, with a value of 0.29 (72.5% of the 0.40 value). Nestedness had a minor effect, with a value of 0.11 (27.5% of the 0.40 value). We examined the interrelationships between these variables in a triangular plot (Figure 8B) that represents the replacement and nestedness values for all pairs of sampling areas according to Podani & Schmera (2011). The LCBD analysis showed that

Jatapu River was the only area with a significant contribution for the overall beta diversity pattern ($p = 0.012$).

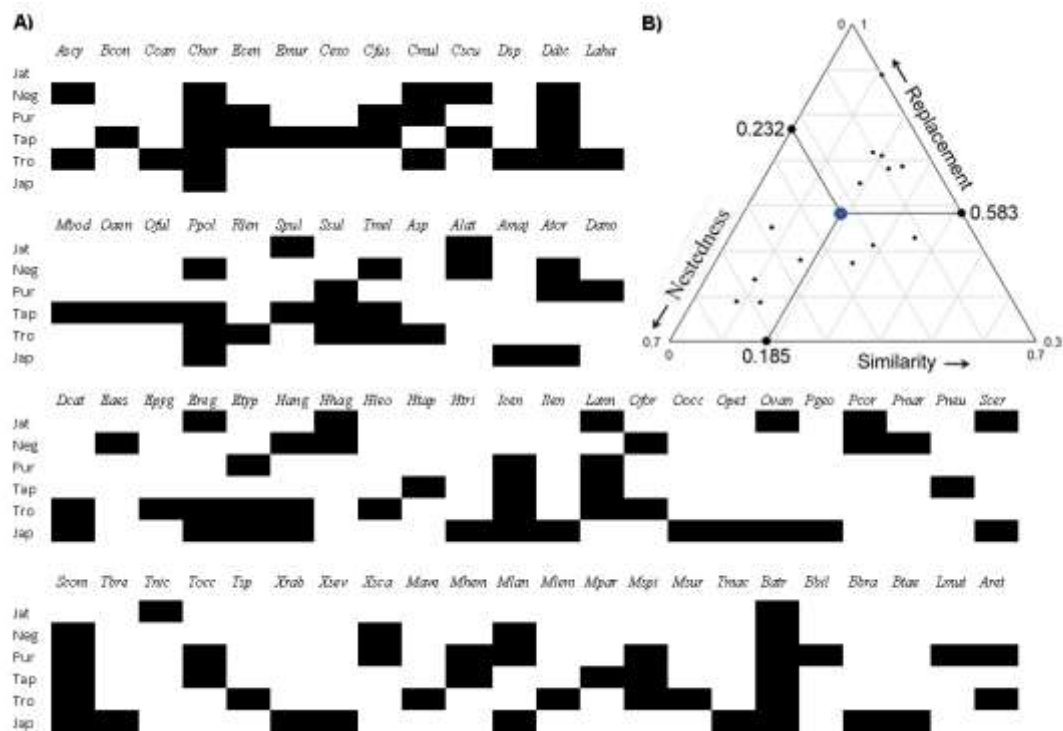


Figure 8: A) Graphic representation of beta diversity analysis. (A) Matrix of presence-absence of snake species sampled in each area. Species codes in the columns represent: Ascy: *Anilus scytale*, Bcon: *Boa constrictor constrictor*, Ccan: *Corallus caninus*, Chor: *Corallus hortulanus*, Ecen: *Epicrates cenchria*, Emur: *Eunectes murinus*, Cexo: *Chironius exoletus*, Cfus: *Chironius fuscus*, Cmul: *Chironius multiventris*, Cscu: *Chironius scurrulus*, Dsp: *Drymoluber* aff. *dichrous*, Ddic: *Drymoluber dichrous*, Laha: *Leptophis ahaetulla ahaetulla*, Mbod: *Mastigodryas boddaerti boddaerti*, Oaen: *Oxybelis aeneus*, Oful: *Oxybelis fulgidus*, Ppol: *Phrynonax polylepis*, Rlen: *Rhinobothryum lentiginosum*, Spul: *Spilotes pullatus pullatus*, Ssul: *Spilotes sulphureus sulphureus*, Tmel: *Tantilla melanocephala*, Asp: *Apostolepis* aff. *nigrolineata*, Alat: *Atractus latifrons*, Amaj: *Atractus major*, Ator: *Atractus torquatus*, Dano: *Drepanoides anomalus*, Dcat: *Dipsas catesbyi*, Eaes: *Erythrolamprus aesculapii aesculapii*, Epyg: *Erythrolamprus pygmaeus*, Ereg: *Erythrolamprus reginae semilineatus*, Etyp: *Erythrolamprus typhlus typhlus*, Hang: *Helicops angulatus*, Hhag: *Helicops hagmanni*, Hleo: *Helicops leopardinus*, Htap: *Helicops tapajonicus*, Htri: *Hydrops triangularis*, Icen: *Imantodes cenchoa*, Ilen: *Imantodes lentiferus*, Lann: *Leptodeira annulata annulata*, Ofor: *Oxyrhopus formosus*, Oocc: *Oxyrhopus occipitalis*, Opet: *Oxyrhopus petolaris digitalis*, Ovan: *Oxyrhopus vanidicus*, Pgeo: *Philodryas georgeboulengeri*, Pcor: *Pseudoboa coronata*, Pmar: *Pseudoboa martinsi*, Pneu: *Pseudoboa newwiedii*, Scer: *Siphlophis cervinus*, Scom: *Siphlophis compressus*, Tbre: *Taeniophallus brevirostris*, Tnic: *Taeniophallus nicagus*, Tocc: *Taeniophallus occipitalis*, Tsp: *Taeniophallus* aff. *occipitalis*, Xrab: *Xenodon rabdocephalus rabdocephalus*, Xsev: *Xenodon severus*, Xsca: *Xenopholis scalaris*, Mave: *Micrurus averyi*, Mhem: *Micrurus hemprichii hemprichii*, Mlan: *Micrurus langsdorffii*, Mlem: *Micrurus lemniscatus lemniscatus*, Mpar: *Micrurus paraensis*, Mspi: *Micrurus spixii spixii*, Msur: *Micrurus surinamensis*, Tmac: *Trilepida macrolepis*, Batr: *Bothrops atrox*, Bbil: *Bothrops bilineatus smaragdinus*, Bbra: *Bothrops brazili*, Btae: *Bothrops taeniatus*, Lmut: *Lachesis muta*, Aret: *Amerotyphlops reticulatus*. (B) Triangular chart with breakdown of beta diversity components (nestedness and replacement) for

each area sampled. This graph represents the turnover and nesting values for all pairs of sampling areas. The larger blue point represents the centroid, and points interconnected by the centroid are mean values of similarity, turnover, and nestedness.

The Hill's series (Figure 9) shows that the values of beta diversity could only be compared between the Trombetas and Tapajós, Japurá and Tapajós, Japurá and Jatapu and between Purus, Negro and Jatapu rivers. The diversity among the combinations of remaining areas could not be compared since the generated curves intersect, revealing that those assemblages are not comparable to each other (Tóthmérész 1995). The highest diversity was found in the Trombetas River, and the lowest diversity was observed in the Jatapu River.

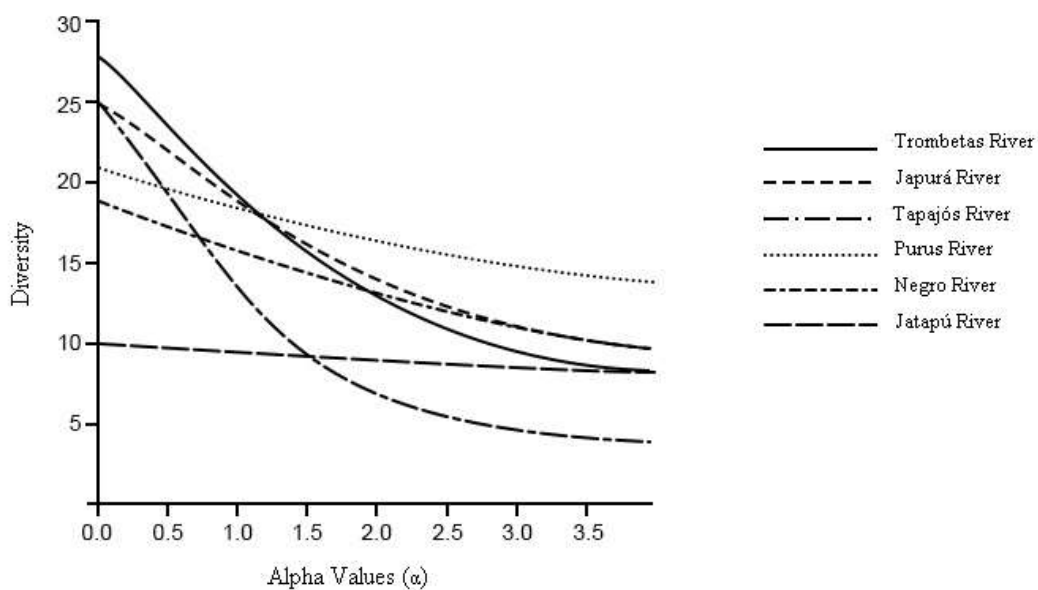


Figure 9: Diversity profiles of snake assemblages calculated for six sampled areas in the Brazilian Amazonia using the Hill's series. When $\alpha=0$, the index is equal to the species richness, when $\alpha=1$, we have a value almost identical to the Shannon index and when $\alpha=2$, we have the Simpson index.

The distribution of relative abundances in each area shows that the most abundant species were *Erythrolamprus reginae semilineatus*, *Helicops hagmanni* and *Oxyrhopus vanidicus* (Jatapu River), *Bothrops atrox* (Negro and Tapajós Rivers), *Amerotyphlops reticulatus* (Purus River), *Corallus hortulanus* (Trombetas River) and *Imantodes cenchoa* (Japurá River) (Figure 10).

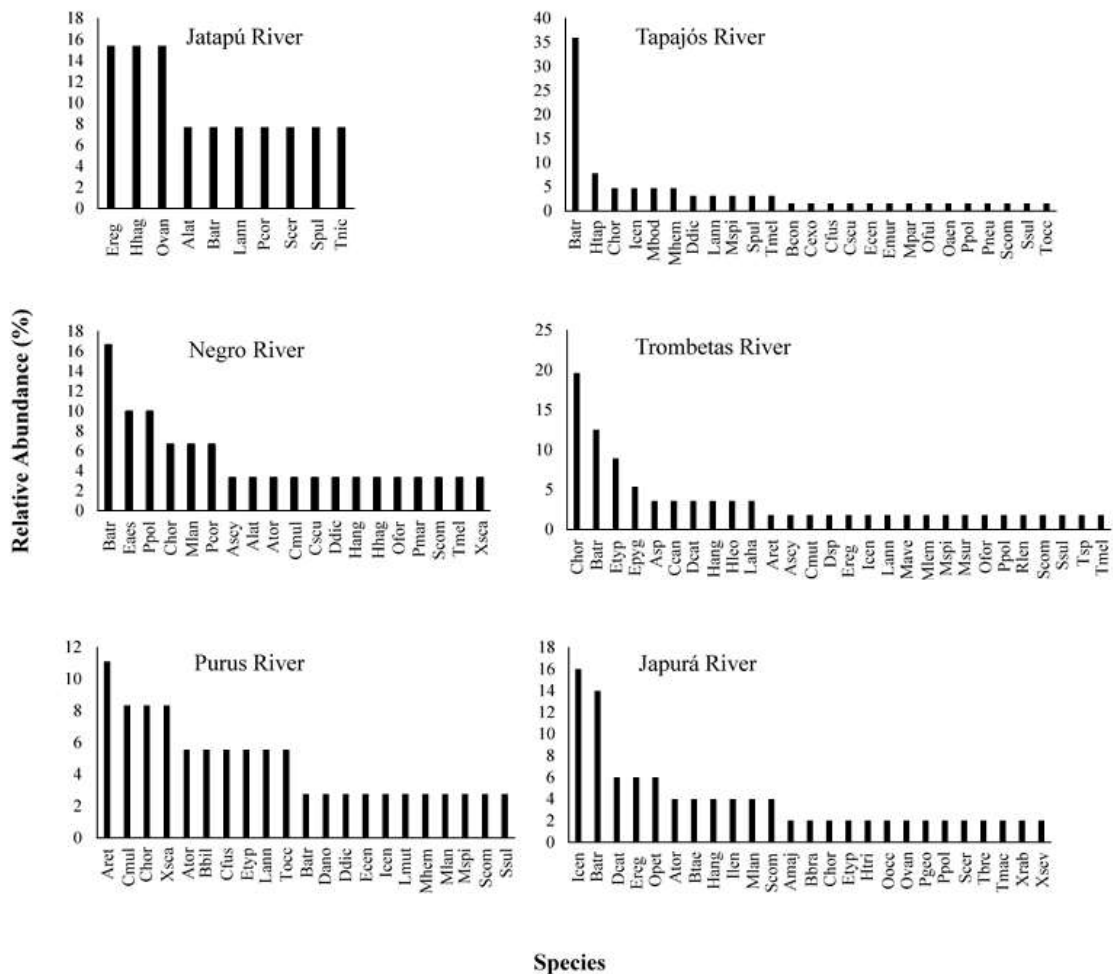


Figure 10: Distribution of the relative abundances of snake species in each of the six sampled areas in the Brazilian Amazonia. See Figure 8 for acronyms.

TCS was the method that registered the highest number of individuals in the studied areas ($n = 110$, 44.1% of the individuals sampled), with an efficacy of 0.27 individuals / hour. It was also the method that registered the highest number of species ($n=41$). The use of PIT resulted in 28 records of individuals (11.2% of the total number of individuals), and an efficacy of 0.05 individuals / day, with 17 species being registered by this method of which 7 species were registered only by PIT.

The OET and OE methods represented 22.4% and 22.0% of the collected individuals, respectively, with 27 species collected by OET and 29 species by OE (Table 3).

Table 3: Abundance of snake species sampled in six areas in the Brazilian Amazonia by the different sampling methods used. TCS: Time Constrained Search; PIT = Pitfalls traps with drift fences; OET = Occasional Encounters by Third Parties collection by third parties and OE = Occasional Encounters.

Species	Sampling Methods			
	PIT	OET	OE	TCS

<i>Amerotyphlops reticulatus</i>	5	-	-	-
<i>Trilepida macrolepis</i>	-	-	1	-
<i>Anilius scytale</i>	-	-	-	2
<i>Boa constrictor constrictor</i>	-	1	-	-
<i>Corallus caninus</i>	-	-	-	2
<i>Corallus hortulanus</i>	-	8	1	11
<i>Epicrates cenchria</i>	-	-	1	1
<i>Eunectes murinus</i>	-	1	-	-
<i>Chironius exoletus</i>	-	1	-	-
<i>Chironius fuscus</i>	-	-	2	1
<i>Chironius multiventris</i>	-	-	2	3
<i>Chironius scurrulus</i>	-	1	-	1
<i>Drymoluber aff. dichrous</i>	-	-	1	-
<i>Drymoluber dichrous</i>	-	-	-	4
<i>Leptophis ahaetulla ahaetulla</i>	-	1	1	-
<i>Mastigodryas boddaerti boddaerti</i>	-	1	2	-
<i>Oxybelis aeneus</i>	-	1	-	-
<i>Oxybelis fulgidus</i>	-	1	-	-
<i>Phrynonax polylepis</i>	-	-	1	5
<i>Rhinobothryum lentiginosum</i>	-	-	-	1
<i>Spilotes pullatus pullatus</i>	-	-	3	-
<i>Spilotes sulphureus sulphureus</i>	-	1	1	1
<i>Tantilla melanocephala</i>	1	1	1	1
<i>Apostolepis aff. nigrolineata</i>	-	-	2	-
<i>Atractus latifrons</i>	2	-	-	-
<i>Atractus major</i>	-	-	-	1
<i>Atractus torquatus</i>	2	1	-	2
<i>Depranoides anomalus</i>	-	1	-	-
<i>Dipsas catesbyi</i>	-	1	-	4
<i>Erythrolamprus aesculapii aesculapii</i>	-	-	-	3
<i>Erythrolamprus pygmaeus</i>	1	1	-	1
<i>Erythrolamprus reginae semilineatus</i>	3	-	2	1
<i>Erythrolamprus typhlus typhlus</i>	1	3	1	3
<i>Helicops angulatus</i>	-	-	-	5
<i>Helicops hagmanni</i>	-	-	2	1
<i>Helicops leopardinus</i>	-	-	-	2
<i>Helicops tapajonicus</i>	-	5	-	-
<i>Hydrops triangularis</i>	-	-	-	1
<i>Imantodes cenchoa</i>	-	2	-	11
<i>Imantodes lentiferus</i>	-	-	-	2
<i>Leptodeira annulata annulata</i>	-	-	1	5
<i>Oxyrhopus formosus</i>	-	-	-	2
<i>Oxyrhopus occipitalis</i>	-	-	-	1
<i>Oxyrhopus petolarius digitalis</i>	-	-	-	3
<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	-	1	-	2
<i>Philodryas georgeboulengeri</i>	-	1	-	-
<i>Pseudoboa coronata</i>	1	-	1	1
<i>Pseudoboa martinsi</i>	1	-	-	-

<i>Pseudoboa newwiedii</i>	-	1	-	-
<i>Siphlophis cervinus</i>	-	-	1	1
<i>Siphlophis compressus</i>	-	1	2	3
<i>Taeniophallus brevirostris</i>	1	-	-	-
<i>Taeniophallus nicagus</i>	-	-	1	-
<i>Taeniophallus occipitalis</i>	2	-	1	-
<i>Taeniophallus aff. occipitalis</i>	1	-	-	-
<i>Xenodon rabdocephalus rabdocephalus</i>	-	-	1	-
<i>Xenodon severus</i>	-	-	1	-
<i>Xenopholis scalaris</i>	1	-	1	2
<i>Micrurus averyi</i>	-	-	-	1
<i>Micrurus hemprichii hemprichii</i>	3	1	-	-
<i>Micrurus langsdorffii</i>	-	2	-	3
<i>Micrurus lemniscatus lemniscatus</i>	-	-	1	-
<i>Micrurus paraensis</i>	1	-	-	-
<i>Micrurus spixii spixii</i>	1	2	-	1
<i>Micrurus surinamensis</i>	-	-	-	1
<i>Bothrops atrox</i>	-	14	18	12
<i>Bothrops bilineatus smaragdinus</i>	-	-	-	2
<i>Bothrops brazili</i>	1	-	-	-
<i>Bothrops taeniatus</i>	-	1	1	-
<i>Lachesis muta</i>	-	-	1	-
Total number of individuals	28	56	55	110
Richness	17	27	29	40

Discussion

The snake fauna recorded in this study corresponds to 37% of the species listed for the Brazilian Amazonia (Prudente 2017). The number of species collected per area was approximately 21, a quantity comparable to that found in other studies of Amazonian snakes employing similar methods and efforts (e.g. Turci & Bernarde 2008, França et al. 2017). However, other studies of Amazonian snakes (e.g. Bernarde 2011, Waldez et al. 2013, Morato et al. 2014, Freitas et al. 2017) registered more species and this difference is most likely due to the much greater sampling effort employed in these studies (ranging from a few months to years). Considering that our sampling was conducted for less than a month (20 days), it is very likely that the snake assemblages of each of the six studied areas contain additional still-to-be-recorded species.

The highest species richness and diversity was detected from the Trombetas River, probably due to the number of species (n=11) sampled exclusively in this area (*Apostolepis aff. nigrolineata*, *Corallus caninus*, *Drymoluber aff. dichrous*, *Erythrolamprus pygmaeus*, *Helicops leopardinus*, *Leptophis ahaetulla ahaetulla*, *Rhinobothryum lentiginosum*, *Micrurus averyi*,

Micrurus lemniscatus lemniscatus, *Micrurus surinamensis* and *Taeniophallus aff. occipitalis*). With the exception of the three unidentified species, the remaining eight species sampled only in Trombetas region are considered to be widely distributed in Amazonia (Costa & Bérnils 2018, Uéty et al. 2018) and they probably have not been observed in other areas due to the low detectability of snakes, especially those from tropical forests (Kéry 2002, Steen 2010, Fraga et al. 2014). Low detectability of snakes causes false absences in tropical assemblages (Fraga et al. 2014), but we have to consider that some species, even with low detectability, are sampled more frequently than others (e.g. *Bothrops atrox*, *Corallus hortulanus*), probably due to their high abundances.

There is low similarity of species among the sampled areas since the snake assemblages in this study are structured mainly by replacement. It means that there is a strong heterogeneity in the Amazonian snake assemblages supported by the low species similarity and consequently high species substitution (turnover) indicated by beta diversity. However, it is important to consider that such high species turnover is partially related with differences in species richness among sampling localities. As an example, the Jatapu River area—the most depauperate area when considering number of species—showed a significant contribution for the overall beta diversity pattern. These results show the importance of spatially replicated snake surveys and corroborate Neckel-Oliveira & Gordo (2010) and Bernarde et al. (2012, 2013) in showing that although many snake species are widely distributed in the Amazonian biome, only a small proportion of the species occur—or are detected—in each locality. However, it is important to note that the high substitution of snake species in the sampled areas could be related to the broad spatial scale of our study (Soininen et al. 2017). This is because environmental variation increases with geographic scale (Heino et al. 2015).

The most abundant species (n=44), which was responsible for dominance in two of the six localities, was the common lancehead (*Bothrops atrox*). This species is widely distributed throughout the Amazon Basin and has been reported as the most frequently sampled species in Amazonian snake surveys (Oliveira & Martins 2001, Fraga et al. 2011, Masseli et al. 2019). *Corallus hortulanus* and *Imantodes cenchoa* were other species with high abundance in this study. Within the genus *Corallus*, *C. hortulanus* has the largest geographic distribution (pan South American) and is the most abundant species of the genus. This is probably due to the fact that they prey on a wide variety of animals, using diversity of hunting tactics (Henderson & Pauers 2012). *Imantodes cenchoa* is distributed from the east coast of Mexico to Argentina. In Brazil, it occurs in the north, central-west and northeast regions and is relatively abundant throughout Amazonia (e.g. Fraga et al. 2011). In our study the highest abundance of this species was in the Japurá River, however, its elevated abundance in Japurá is an artefact of sampling

since on one night we collected a reproductive aggregation of one female and four males (Doan & Arriaga 1999, Prudente & Santos-Costa 2005). Many of the less abundant species of snakes registered in this study were singletons with poorly known natural histories and distributions (e.g., *Pseudoboa martinsi*) or species with secretive habits and patchy geographic distributions (e.g., *Micrurus averyi*, *Micrurus l. lemniscatus*) (Luiz et al. 2018, Prudente et al. 2018, Martins & Oliveira 1999). These characteristics explain their low occurrence in faunistic surveys (e.g. Masseli et al. 2019).

The TCS was the method that most frequently registered individuals in the study areas (44.1% of the total), sampling 40 species (57.1%). The following species were recorded only by this method: *Anilius scytale*, *Corallus caninus*, *Rhinobothryum lentiginosum*, *Atractus major*, *Erythrolamprus aesculapii aesculapii*, *Helicops angulatus*, *Helicops leopardinus*, *Hydrops triangularis*, *Imantodes lentifurus*, *Oxyrhopus occipitalis*, *Oxyrhopus petolarius digitalis*, *Micrurus averyi* and *Micrurus surinamensis*. Typically, TCS is the method that registers the greatest number of species (Avila-Pires et al., 2007) and this pattern is observed in surveys conducted in Amazonia (Duellman 1978, França & Venâncio 2010, Prudente et al. 2010, Pantoja & Fraga 2012, Waldez et al. 2013, Maynard et al. 2016). Arboreal and aquatic snake species are almost exclusively registered by this method (Avila-Pires et al. 2007, Prudente et al. 2010).

The pitfall traps captured 28 individuals (11.2%) representing 17 species (24.2%). The low rate of snake capture by this technique was expected. Greenberg et al. (1994) reported that PIT captured fewer species, but sampling with complementary techniques is highly recommended to obtain a better representation of the local fauna (Cechin & Martin 2000, Avila-Pires et al. 2007), since individual techniques do not sample all environments or even all organisms in an environment. PIT mainly captures semifossorial and highly camouflaged terrestrial species, as observed in the present study where the species *Amerotyphlops reticulatus*, *Atractus latifrons*, *Bothrops brazili*, *Micrurus paraensis*, *Pseudoboa martinsi*, *Taeniophallus brevirostris* and *Taeniophallus* aff. *occipitalis* were recorded only by this method. Most of these species have secretive habits and high camouflage capacity which also makes them less detectable by visual search.

The OET and OE, although not used for comparisons because they were not standardized, contributed 17 species sampled exclusively by these methods. The OET method was the only one that recorded *Boa constrictor*, *Eunectes murinus*, *Chironius exoletus*, *Oxybelis aeneus*, *Oxybelis fulgidus*, *Drepanoides anomalus*, *Helicops tapajonicus*, *Philodryas georgeboulengeri* and *Pseudoboa newiedii*, while OE was the only method to record *Spilotes pullatus pullatus*, *Apostolepis* aff. *nigrolineata*, *Taeniophallus nicagus*, *Xenodon*

rhabdocephalus rabdocephalus, *Xenodon severus*, *Micrurus lemniscatus lemniscatus*, *Trilepida macrolepis* and *Lachesis muta*. These results corroborate other herpetofaunal studies in which OE and OET constitute complementary methods to TCS and PIT registering species that are not easily recorded using these last two methods (Macedo et al. 2008, Turci & Bernarde 2008).

In conclusion, Amazonia is highly diverse with 189 broadly distributed snake species known from the Brazilian portion of the biome, however, this number is likely an underestimate. In many taxonomic groups “widely distributed” taxa in reality are distinct lineages or species often structured by areas of endemism or ecoregions (e.g. Schultz et al. 2016). The existence of this greater-than-expected diversity of snakes is supported by the collection of at least 3 groups of individuals that could not be identified to the species level, i.e. were morphologically distinct from any known described species, and the high rate of species substitution of species in the local assemblages (72.5% of beta diversity explained by species turnover). These observations and conclusions only reinforce the conclusions of Fraga et al. (2014) and Guedes et al. (2018) that Amazonia has a high potential to contain still-to-be-discovered and described species, and parallel observations in other Amazonian herps (e.g. Carminer et al. 2017, Muniz et al. 2018, Bittencourt et al. 2019). Our results further highlight the importance of standardized faunal surveys in less well sampled areas in the Amazonian biome.

References

- AVILA-PIRES, T.C.S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). Zool. Verh. Leiden 299: 1-706.
- AVILA-PIRES, T.C.S., HOOGMOED, M.S. & VITT, L.J. 2007. Herpetofauna da Amazônia. Herpetologia no Brasil II (In L.B. Nascimento & M.E. Oliveira, eds.). Sociedade Brasileira de Herpetologia, Belo Horizonte, p.13-43.
- BASTOS, T.X. 1972. O estado atual dos conhecimentos das condições climáticas da Amazônia brasileira. (In: IPEAN). Zoneamento agrícola da Amazônia. Belém, p. 68-122.
- BERNARDE, P.S., MOURA-LEITE, J.C. 1999. Geographic distribution: *Hydrodynastes gygas* (Surucucu-do-pantanal). Herpetol. Rev. 30: 54.

- BERNARDE, P.S. & ABE, A.S. 2006. A snake community at Espigão do Oeste, Rondônia, southwestern Amazon, Brazil. *South. Am. J. Herpetol.* 1: 102-113.
- BERNARDE, P.S., ALBUQUERQUE, S., OLIVEIRA, T. & TURCI, L.C.B. 2012. Serpentes do Estado de Rondônia, Brasil. *Biota Neotrop.* 12(3): 154-182.
- BERNARDE, P.S., ALBUQUERQUE, S., MIRANDA, D.B. & TURCI, L.C.B. 2013. Herpetofauna da floresta do baixo rio Moa em Cruzeiro do Sul, Acre - Brasil. *Biota Neotrop.* 13(1): 220-244.
- BERNARDE, P.S., MACHADO, R.A. & TURCI, L.C.B. 2011. Herpetofauna da área do igarapé Esperança na Reserva Extrativista Riozinho da Liberdade, Acre – Brasil. *Biota Neotrop.* 11(3): 117-144.
- BERNARDE, P.S., TURCI, L.C.B., ABEGG, A.D. & FRANCO, F.L. 2018. A remarkable new species of coral snake of the *Micrurus hemprichii* species group from the Brazilian Amazon. *Salamandra* 54 (4):249–258.
- BERNARDE, P.S., TURCI, L.C.B. & MACHADO, R.A. 2017. Serpentes do Alto Juruá, Acre – Amazônia Brasileira. 1 ed. Edufac, Acre.
- BITTENCOURT, P.S., CAMPOS, Z., MUNIZ, F.L., MARIONI, B., SOUZA, B.C., DA SILVEIRA, R., DE THOISY, B., HRBEK, T. & FARIAS, I.P. 2019. Evidence of cryptic lineages within a small South American crocodylian: the Schneider's dwarf caiman *Paleosuchus trigonatus* (Alligatoridae: Caimaninae). *PeerJ* 7: e6580.
- BÖHM, M., COLLEN, B., BAILIE, J.E.M., BOWLES, P., CHANSON, J., COX, N., ... & ZUG, G. 2013. The conservation status of the world's reptiles. *Biol. Cons.* 157: 372–385.
- CAMINER, M.A., MILÁ, B., JANSEN, M., FOUQUET, A., VENEGAS, P.J., CHAVÉZ, G., LOUGHEED, S.C. & RON, S.R. 2017. Correction: Systematics of the *Dendropsophus leucophyllatus* species complex (Anura: Hylidae): Cryptic diversity and the description of two new species. *Plos One* 12(4): e0176902.

- CARRASCO, P.A., MATTONI, C.I., LEYNAUD, G.C., SCROCCHI, G.J. 2012. Morphology, phylogeny and taxonomy of South American bothropoid pitvipers (Serpentes, Viperidae). Zool. Scr. 41: 1-15.
- CECHIN, S.Z. & MARTINS, M. 2000. Eficiência de armadilhas de queda (*pitfall traps*) em amostragens de anfíbios e répteis no Brasil. Rev. Bras. Zool. 17: 729-740.
- COSTA, H.C. & BÉRNILS, R.S. 2018. Répteis do Brasil e suas unidades federativas: Lista de espécies. Herpetologia Brasileira (8)1: 11-57.
- COUTO, L.F., TERRIBILE, L.C., FELIZOLA, D.F. & JOSÉ, A. 2007. Padrões espaciais e conservação da diversidade de serpentes do bioma cerrado. Acta Sci. Bio. Sci. 29 (1): 65-73.
- CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. Ornithol. Monogr. 36: 49-84.
- CUNHA, O.R. & NASCIMENTO, F.P. 1978. Ofídios da Amazônia X - As cobras da região leste do Pará. Publicações Avulsas do Museu Paraense Emílio Goeldi 31: 1-218.
- CUNHA, O.R. & NASCIMENTO, F.P. 1993. Ofídios da Amazônia. As cobras da região Leste do Pará. Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, Zool. 9: 1-191.
- DOAN, T.M. & ARRIAGA, W.A. 1999. *Imantodes cenchoa* aggregation. Herpetol. Rev. 30: 102.
- DUELLMAN, W.E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Miscellaneous Publication. Museum of Natural History, University of Kansas 65: 1-352.
- DUELLMAN, W.E. 1990. Herpetofaunas in Neotropical rainforests: Comparative composition, history, and resource use. In: Gentry, A. (Ed.). Four Neotropical rainforests. New Haven: Yale University Press. p. 455-505.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. 1983. Serviço Nacional de Levantamento e Classificação de Solos. Levantamento de reconhecimento de

média intensidade dos solos e avaliação da aptidão agrícola das terras do Pólo Tapajós. Rio de Janeiro, 284 p.

FONSECA, W.L., SILVA, J.D., ABEGG, A. D., ROSA, C.M. & BERNARDE, P.S. 2019. Herpetofauna of Porto Walter and surrounding areas, Southwest Amazonia, Brazil. Herpetol. Notes 12: 91-107.

FRAGA, R., ALMEIDA, A.P., MORAES, L.J.C.L., GORDO, M., PIRANI, R., ZAMORA, R.R., CARVALHO, V.T., PASSOS, P. & WERNECK, F. 2017. Narrow endemism or insufficient sampling? Geographical range extension and morphological variation of the poorly known *Atractus riveroi* Roze, 1961 (Serpentes: Dipsadidae). Herpet. Rev. 48: 281-284.

FRAGA, R., LIMA, A.P & MAGNUSSON, W.E. 2011. Mesoscale spatial ecology of a tropical snake assemblage: the width of riparian corridors in central Amazonia. Herpetol. J. 21: 51-57.

FRAGA, R., LIMA, A.P., PRUDENTE, A.L.C. & MAGNUSSON, W.E. 2013. Guia de cobras da região de Manaus, Amazônia central. Editora INPA, Manaus.

FRAGA, R., MAGNUSSON, W.E., ABRAHÃO, C.R., SANAIOTTI, T. & LIMA, A.P. 2013. Habitat selection by *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae) in central Amazonia, Brazil. Copeia 4: 684-690.

FRAGA, R., STOW, A.J., MAGNUSSON, W.E. & LIMA, A.P. 2014. The costs of evaluating species densities and composition of snakes to assess development Impacts in Amazonia. Plos One 9(8): 1-9.

FRANÇA, F.G.R. & VENÂNCIO, N.M. 2010. Reptiles and amphibians of a poorly known region in southwest Amazonia. Biotemas 23(3): 71-84.

FRANÇA, D.P.F., FREITAS, M.A., RAMALHO, W.P. & BERNARDE, P.S. 2017. Diversidade local e influência da sazonalidade sobre taxocenoses de anfíbios e répteis na Reserva Extrativista Chico Mendes, Acre, Brasil. Iheringia, Zool. 107: e2017023.

- FRANCO, F.L. & FERREIRA, T.G. 2003. Descrição de uma nova espécie de *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae) do nordeste brasileiro, com comentários sobre o gênero. *Phyllomedusa* 1: 57-74.
- FROTA, J.G., SANTOS-Jr, A.P., CHALKIDIS, H.M. & GUEDES, A.G. 2005. As serpentes da região do baixo rio Amazonas, oeste do Estado do Pará, Brasil (Squamata). *Biociências* 13(2): 211-220.
- GOULDING, M., BARTHEM, R. & FERREIRA, E.J.G. 2003. *The Smithsonian Atlas of the Amazon*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- GRAZZIOTIN, F.G., ZAHER, H., MURPHY, R.W., SCROCCHI, G., BEVAVIDES, M.A., ZHANG, Y. & BONATTO, S.L. 2012. Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics* 28: 437-459.
- GREEBERG, C.H., NEARY, D.G. & HARRIS, L.D. 1994. A comparison of herpetofaunal sampling effectiveness of pitfall, single-ended, and double-ended funnel traps used with drift fences. *J. Herpetol.* 28: 319-324.
- GUEDES, T.B., SAWAYA, R.J., ZIZKA, A., LAFFAN, S., FAURBY, S., PYRON, R.A., BÉRNILS, R.S., JANSEN, M., PASSOS, P., PRUDENTE, A.L.C., CISNEROS-HEREDIA, D.F., BRAZ, H.B., NOGUEIRA, C.C., ANTONELLI, A. & MEIRI, S. 2018. Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of neotropical snakes. *Global Ecol. Biogeogr.* 27: 14-21.
- HAYES, F.E. & SEWLAL, J.N. 2004. The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. *J. Biogeogr.* 31: 1809-1818.
- HERDENSON, R.W. & PAUERS, M.J. 2012. On the diets of the neotropical treeboas (Squamata: Boidae: *Corallus*). *South Am. J. Herpetol.* 7(2): 172-180.
- HEINO, J., NOKELA, T., SOININEN, J., TOLKKINEN, M., VIRTANEN, L. & VIRTANEN, R. 2015. Elements of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms. *Freshwater Biology* 60: 973– 988.

HOOGMOED, M.S. & PRUDENTE, A.L.C. 2003. A new species of *Atractus* (Reptilia: Ophidia: Colubridae: Dipsadinae) from the Amazon forest region in Brazil. *Zool. Meded.* 77: 425-439.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA – IBGE. 2002. Mapa de Climas do Brasil. IBGE. Last access in 18/03/2019.

KÉRY, M. 2002. Inferring the absence of a species—a case study of snakes. *J. Wildl. Manage.* 66: 330-338.

KOTTEK, M., GRIESER, J., BECK, C., RUDOLF, B. & FRANZ, R. 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Z.* 15: 259-263.

LUIZ, L.F., CAMPOS, J., OLIVEIRA, M. E., CARVALHO, V. T. & HRBEK, T. 2017. New record and revised distribution map of *Pseudoboa martinsi* Zaher et al., 2008 (Serpentes: Colubridae: Dipsadinae) in the state of Amazonas, Brazil. *Herpetol. Notes* 10: 193-195.

MAGNUSSON, W.E., LIMA, A.P., LUIZÃ, R., LUIZÃO, F., COSTA, F.R.C., CASTILHO, C.V. & KINUPPI, V.F. 2005. RAPELD: uma modificação do método de Gentry para inventários de biodiversidade em sítios para pesquisa ecológica de longa duração. *Biota Neotrop.* 5(2): 1-6.

MAGURRAN, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd, Oxford.

MARGALEF, R. 1991. *Ecologia*. Barcelona, Omega, XXVII+951p.

MARQUES, O. A. V. 1998. *Composição faunística, história natural e ecologia de serpentes da Mata Atlântica, na região da Estação Ecológica Juréia-Itatins, São Paulo, SP*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.

MARTINS, M. & OLIVEIRA, M.E. 1998. Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonian, Brazil. *Herpetol. Nat. Hist.* 6: 78-150.

MARTINS, I.C.M. & FONSECA, C. 2015. The usefulness of different methods for biodiversity surveys in the Amazonia/Cerrado ecotone. *Natureza Online* 13: 32-44.

MASSELLI, G.S., BRUCE, A.D., SANTOS, J.G., VINCENT, T. & KAEFER, I.L. 2019. Composition and ecology of a snake assemblage in an upland forest from Central Amazonia. *An. Acad. Bras. Cienc.* 91: e20190080.

MAYNARD, R.J., AALL, N.C., SAENZ, D., HAMILTON, P.S. & KWIATKOWSKI, M. A. 2016. Road-edge effects on herpetofauna in a lowland amazonian rainforest. *Trop. Conserv. Sci.* 9(1):264-290.

MEIRI, S. & CHAPPLE, D.G. 2016. Biases in the current knowledge of threat status in lizards, and bridging the ‘assessment gap’. *Biol. Conserv.* 204: 6–15.

MELO, A.S. 2008. O que ganhamos ‘confundindo’ riqueza de espécies e equabilidade em um índice de diversidade? *Biota Neotrop.* 8(3): 21-27.

MIRANDA, D., VENÂNCIO, N. & De ALBURQUERQUE, S. 2014. Rapid survey of the herpetofauna in an area of forest management in eastern Acre, Brazil. *Check List* 10(4): 893-899.

MORATO, S.A.A., FERREIRA, G.N. & SCUPINO, M.R.C. 2018. Herpetofauna da Amazônia central: Estudos na FLONA de Saracá-Taquera. STCP Engenharia de Projetos Ltda., Porto Trombetas: MRN - Mineração Rio do Norte S.A., Curitiba, p.1-210.

MUNIZ, F.L., CAMPOS, Z., HERNÁNDEZ-RANGEL, S.M., MARTÍNEZ, J.G., SOUZA, B.C., DE THOISY, B., BOTERO, R., HRBEK, T. & FARIAS, I.P. 2018. Delimitation of evolutionary units in Cuvier's dwarf caiman, *Paleosuchus palpebrosus* (Cuvier, 1807): insights from conservation of a broadly distributed species. *Conserv. Genet.* 19: 599-610.

MYERS, C.W. & McDOWELL, S.B. 2014. New taxa and cryptic species of Neotropical snakes (Xenodontinae), with commentary on hemipenes as generic and specific characters. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 385: 1-112.

NECKEL-OLIVEIRA, S. & GORDO, M. 2004. Anfíbios, lagartos e serpentes do Parque Nacional do Jaú. In Borges, S.H., Iwanaga, S., Durigan, C.C. & Pinheiro, M.R. (eds.). *Janelas*

para a biodiversidade no Parque Nacional do Jaú: Uma estratégia para o estudo na biodiversidade da Amazônia. Manaus, Fundação Vitória Amazônica. p. 161-173.

NELSON, B.W. 1990. Analysis of the phytogeographical sample for vegetation mapping in the Brazilian Amazon. VI Simposio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, p.10-14.

OLIVEIRA, M.E. & MARTINS, M. 2001. When and where to find a pitviper: activity patterns and habitat use of the lancehead, *Bothrops atrox*, in central Amazonia, Brazil. Herpetol. Nat. Hist. 8(2): 101-110.

PANTOJA, D. L. & DE FRAGA, R. 2012 Herpetofauna of the Reserva Extrativista do Rio Gregório, Juruá Basin, southwest Amazonia, Brazil. Check List 8(3):360-374.

PARROTA, J.A., FRANCIS, J.K. & ALMEIDA, R.R. 1995. Trees of the Tapajós: a photographic field guide. Río Piedras: USDA; Forest Service; International Institute of Tropical Forestry.

PASSOS, P., SCANFERLA, A., MELO-SAMPAIO, P.R., BRITO, J. & ALMENDARIZ, A. 2019. A giant on the ground: another large-bodied *Atractus* (Serpentes: Dipsadinae) from Ecuadorian Andes, with comments on the dietary specializations of the goo-eaters snakes. An. Acad. Bras. de Ciênc. 9: e20170976.

PEEL, M.C., FINLAYSON, B.L. & McMAHON, T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrol. Earth Syst. Sci. 11: 1633–1644.

PEET, R.K. 1974. The measurement of species diversity. Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 5: 285-307.

POMARA, L.Y., RUOKOLAINEN, K. & YOUNG, K.R. 2014. Avian species composition across the Amazon River: the roles of dispersal limitation and environmental heterogeneity. J. Biogeogr. 41: 784-796.

PRESTON, F.W. 1948. The commonness and rarity of species. Ecology 29: 254-283.

PRESTON, F.W. 1960. Time and space and the variation of species. Ecology 41: 611-627.

PRUDENTE, A.L.C., MASCHIO, G.F., SANTOS-COSTA, M.C. & FEITOSA, D.T. 2010. Serpentes da Bacia Petrolífera de Urucu, Município de Coari, Amazonas, Brasil. *Acta Amazon.* 40(2): 381-386.

PRUDENTE, A.L.C., SANTOS-COSTA & M.C. 2005. Checklist of snakes from "Estação Científica Ferreira Penna", eastern Amazonia, Pará State, Brasil. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi* 1(2): 153:180.

PRUDENTE, A.L.C. 2017. Censo da biodiversidade da Amazônia Brasileira – MPEG: Serpentes. <https://www.museu-goeldi.br/> (Last access in 08/08/2018).

PRUDENTE, A.L.C., SARMENTO, J.F.M., AVILA-PIRES, T.C.S., MASCHIO, G. & STURARO, M.J. 2018. How much do we know about the diversity of Squamata (Reptilia) in the most degraded region of Amazonia? *South Am. J. Herpetol.* 13(2): 117-130.

PRUDENTE, A.L.C., SILVA, F.M., MENKS, A. & MELO, J. F. 2013. Checklist of Lizards of the Juruti, state of Pará, Brazil. *Check List* 9: 42-50.

R CORE TEAM. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

RADAMBRASIL. 1976. Santarém, geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro: Ministério de Minas e Energia do Brasil.

RADAMBRASIL 1977. Folha SA.19 Içá; geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, DNPM - Ministério das Minas e Energia

RIBAS, C.C., ALEIXO, A., NOGUEIRA, C.R., MIYAKI, C.Y. & CRACRAFT, J. 2012. A paleobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proc. R. Soc. Edinb. Sect. B., Biol. Sci.* 279: 681-689.

ROCHA, C.F.D., VAN SLUYS, M., HATANO, F.H., BOQUIMPANI-FREITAS, L., MARRA, R.V. & MARQUES, R.V. 2004. Relative efficiency of anuran sampling methods in a restinga habitat (Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brazil). *Braz. J. Biol.* 64(4): 879-884.

ROCHA, R.G., FERREIRA, E., SERAFINI, A., COSTA, L.P., NOGUERIA, A.J.A., MALVASIO, A., RODRIGUES, M.T. 2005. Conservação dos répteis brasileiros: os desafios para um país megadiverso. *Megadiversidade* 1(1): 87-94.

RODRIGUES, G.M., MASCHIO, G.F. & PRUDENTE, A.L.C. 2016. Snake assemblages of Marajó Island, Pará state, Brazil. *Zoologia* 33(1): e20150020.

SANTOS-COSTA, M.C., MASCHIO, G.F. & PRUDENTE, A.L.C. 2015. Natural history of snakes from Floresta Nacional de Caxiuanã, eastern Amazonia, Brazil. *Herpetol. Notes* 8: 69-98.

SAWAYA, R.J., MARQUES, O.A.V. & MARTINS, M. 2008. Composição e história natural das serpentes de Cerrado de Itirapina, São Paulo, sudeste do Brasil. *Biota Neotrop.* 8(2): 127-149.

SCHULTZ, E.D., BURNEY, C.W., BRUMFIELD, R.T., POLO, E.M., CRACRAFT, J. & RIBAS, C.C. 2016. Systematics and biogeography of the *Automolus infuscatus* complex (Aves; Furnariidae): Cryptic diversity reveals western Amazonia as the origin of a transcontinental radiation. *Mol. Phylogenet. Evol.* 107: 503-515.

SILVA, A.E.P., ANGELIS, C.F., MACHADO, L.A.T. & WAICHMAN, A.V. 2008. Influência da precipitação na qualidade da água do Rio Purus. *Acta Amazon.* 38(4): 733-742.

SILVA, F.M., MENKS, A.C., PRUDENTE, A.L.C., COSTA, J.C.L., TRAVASSOS, A.E.M. & GALATTI, U. 2011. Squamata reptiles from municipality of Barcarena and surroundings, state of Pará, north of Brazil. *Check List* 7(3): 220-226.

da SILVA, M.B. 2011. Áreas de endemismo: as espécies vivem em qualquer lugar, onde podem ou onde historicamente evoluíram? *Revista da Biologia*: 12-17.

SOININEN, J., BARTELS, P., HEINO, J., LUOTO, M., & HILLEBRAND, H. 2015. Toward more integrated ecosystem research in aquatic and terrestrial environments. *BioScience* 65: 174– 182.

STEEN, D.A. 2010. Snakes in the grass: Secretive natural histories defy both conventional and progressive statistics. *Herpetol. Conserv. Bio.* 5: 183-188.

TÓTHMÉRÉSZ, B. 1995. Comparison of different methods for diversity ordering. *J. Veg. Sci.* 6(2): 283-290.

TURCI, L.C.B. & BERNARDE, P.S. 2008. Levantamento herpetofaunístico em uma localidade no município de Cacoal, Rondônia, Brasil. *Bioikos.* 22: 101-108.

VAZ-SILVA, W., OLIVEIRA, R.M., GONZAGA, A.F.N., PINTO, K.C., POLI, F.C., BILCE, T.M., PENHACEK, M., WRONSLI, L., MARTINS, J.X., JUNQUEIRA, T.G., CESCA, L.C.C., GUIMARÃES, V.Y., PINHEIRO, R.D. 2015. Contributions to the knowledge of amphibians and reptiles from Volta Grande do Xingu, northern Brazil. *Braz. J. Biol.* 75(3): 205-218.

UETZ, P. 2018. The Reptile Database <http://www.reptile-database.org/> (último acesso em 04/06/2019).

WALDEZ, F., MENIN, M. & VOGT, R.C. 2013. Diversity of amphibians and Squamata reptilians from lower Purus River Basin, Central Amazonia, Brazil. *Biota Neotrop.* 13(1): 300-316.

WALLACH, V., WILLIAMS, K.L. & BOUNDY, J. 2014. Snakes of the world. A catalogue of living and extinct species. New York, NY: CRC Press.

WHITTAKER, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30: 280-338.

WILSEY, B.J., CHALCRAFT, D.R., BOWLES, C.M. & WILLIG, M.R. 2005. Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. *Ecology* 86(5): 1178-1184.

VAZ-SILVA, W., 2009. Herpetofauna im zentral brasilianischen Cerrado. *Terraria* 17: 75-78.

VITT, L.J. 1987. Communities. in snakes: ecology and evolutionary biology (R. A. Seigel, J. T. Collins & S.S. Novak, eds). MacMillan, New York, p. 335-365.

ZAHER, H., GRAZZIOTIN, F.G., CADLE, J.E., MURPHY, R.W., MOURA-LEITE, J.C. & BONATTO, S.L. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Pap. Avulsos Zool.* 49(11): 115-153.

Apêndice I

Data availability: Voucher specimens collected at the study sites.

Jatapu River: *Atractus latifrons* (CZPB-RP 955); *Bothrops atrox* (CZPB-RP 914); *Erythrolamprus reginae semilineatus* (INPA-H 31967, 31968); *Helicops hagmanni* (CZPB-RP – 897, 917); *Leptodeira annulata annulata* (CZPB-RP 892); *Oxyrhopus vanidicus* (CZPB-RP 887, 891); *Pseudoboa coronata* (CZPB-RP 910); *Siphlophis cervinus* (CZPB-RP 893); *Spilotes pullatus pullatus* (CZPB-RP 924); *Taeniophallus nicagus* (CZPB-RP 874).

Negro River: *Anilius scytale* (CZPB-RP 866); *Atractus latifrons* (CZPB-RP 952); *Atractus torquatus* (CZPB-RP 954); *Bothrops atrox* (CZPB-RP 720, 721, 730, 754, 755); *Chironius multiventris* (INPA-H31675); *Chironius scurrulus* (CZPB-RP 870); *Corallus hortulanus* (CZPB-RP 871, 872); *Drymoluber dichrous* (CZPB-RP 923); *Erythrolamprus aesculapii aesculapii* (CZPB-RP 864, 865); *Helicops angulatus* (CZPB-RP – 888); *Helicops hagmanni* (CZPB-RP – 913); *Micrurus langsdorffii* (CZPB-RP – 867, 911); *Oxyrhopus formosus* (CZPB-RP 931); *Phrynonax polylepis* (CZPB-RP – 886, 920, INPA-H31674); *Pseudoboa coronata* (CZPB-RP 869, INPA-H31678); *Pseudoboa martinsi* (INPA-H 31580); *Siphlophis compressus* (CZPB-RP 889); *Tantilla melanocephala* (CZPB-RP – 793).

Purus River: *Amerotyphlops reticulatus* (CZPB-RP – 915, 918, 919, 922); *Atractus torquatus* (CZPB-RP 948, 950); *Bothrops atrox* (CZPB-RP 890); *Bothrops bilineatus smaragdinus* (CZPB-RP 772, INPA-H 31563); *Chironius fuscus* (CZPB-RP 873, 921); *Chironius multiventris* (CZPB-RP 895, 896, 898); *Corallus hortulanus* (CZPB-RP 876, 877, INPA-H31676); *Drepanoides anomalus* (CZPB-RP 769); *Drymoluber dichrous* (CZPB-RP 935); *Epicrates cenchria* (INPA-H 31673); *Erythrolamprus typhlus typhlus* (CZPB-RP 909, INPA-H 31679); *Imantodes cenchoa* (CZPB-RP 882); *Lachesis muta* (INPA-H31672); *Leptodeira annulata annulata* (CZPB-RP 881, 894); *Micrurus hemprichii hemprichii* (CZPB-RP 885); *Micrurus langsdorffii* (CZPB-RP 879); *Micrurus spixii spixii* (INPA-H31677); *Siphlophis compressus* (CZPB-RP 880); *Spilotes sulphureus sulphureus* (CZPB-RP 926); *Taeniophallus occipitalis* (CZPB-RP 875, 912); *Xenopholis scalaris* (CZPB-RP 878, 883, 884).

Tapajós River: *Boa constrictor constrictor* (CZPB-RP 621); *Bothrops atrox* (CZPB-RP 722-727, 729, 732-734, 736, 739, 741, 748-750, 752, 753, 756-759, 861); *Chironius exoletus* (INPA-H31675); *Chironius fuscus* (CZPB-RP 801); *Chironius scurrulus* (CZPB-RP 925); *Corallus hortulanus* (CZPB-RP 760, 762, 928); *Drymoluber dichrous* (CZPB-RP 804, 860); *Epicrates cenchria* (CZPB-RP 858); *Helicops tapajonicus* (CZPB-RP – 795-797, 799, 959); *Imantodes cenchoa* (CZPB-RP 807-809); *Leptodeira annulata annulata* (CZPB-RP 805, 806); *Mastigodryas boddaerti boddaerti* (CZPB-RP 792, 794, 798); *Micrurus hemprichii hemprichii* (CZPB-RP 814, 816, 817); *Micrurus paraenesis* (CZPB-RP 815), *Micrurus spixii spixii* (CZPB-RP 812, 813), *Oxybelis fulgidus* (CZPB-RP 789); *Oxybelis aeneus* (CZPB-RP 863); *Phrynonax polylepis* (CZPB-RP 791); *Pseudoboa newwedii* (CZPB-RP 803); *Siphlophis compressus* (CZPB-RP 862); *Spilotes pullatus pullatus* (CZPB-RP 790, 811); *Spilotes sulphureus sulphureus* (CZPB-RP 929); *Taeniophallus occipitalis* (CZPB-RP 868); *Tantilla melanocephala* (CZPB-RP – 800, 802).

Trombetas River: *Anilius scytale* (CZPB-RP 957); *Bothrops atrox* (CZPB-RP 719, 742-747); *Chironius multiventris* (CZPB-RP 856); *Corallus hortulanus* (CZPB-RP 761, 763-768, 771, 831, 857, 932); *Corallus caninus* (CZPB-RP 854, 930); *Dipsas catesbyi* (CZPB-RP 837, 838); *Erythrolamprus pygmaeus* (CZPB-RP 818, 822, 823); *Erythrolamprus reginae semilineatus* (CZPB-RP 821);); *Erythrolamprus typhlus typhlus* (CZPB-RP 819, 826, 828, 832, 841); *Helicops angulatus* (CZPB-RP – 825, 833); *Helicops leopardinus* (CZPB-RP – 827, 835); *Imantodes cenchoa* (CZPB-RP 775); *Leptodeira annulata annulata* (CZPB-RP 840); *Leptophis ahaetulla ahaetulla* (CZPB-RP 829, 855); *Micrurus averyi* (CZPB-RP 839); *Micrurus lemniscatus lemniscatus* (CZPB-RP 842); *Micrurus spixii spixii* (CZPB-RP 843); *Micrurus surinamensis* (CZPB-RP 836); *Oxyrhopus formosus* (CZPB-RP 830); *Phrynonax polylepis* (CZPB-RP – 933); *Rhinobothryum lentiginosum* (CZPB-RP – 824); *Siphlophis compressus* (CZPB-RP 773); *Spilotes sulphureus sulphureus* (CZPB-RP 934); *Taeniophallus aff. occipitalis* (CZPB-RP 820); *Tantilla melanocephala* (CZPB-RP – 834).

Japurá: *Atractus major* (CZPB-RP 953); *Atractus torquatus* (CZPB-RP 949, 951); *Bothrops atrox* (CZPB-RP 728, 731, 735, 737, 738, 740, 751); *Bothrops brazili* (CZPB-RP 899); *Bothrops taeniatus* (CZPB-RP 844, 845); *Corallus hortulanus* (CZPB-RP 770); *Dipsas catesbyi* (CZPB-RP 778, 847, 848); *Erythrolamprus reginae semilineatus* (CZPB-RP 905, 906); *Erythrolamprus typhlus typhlus* (CZPB-RP 900); *Helicops angulatus* (CZPB-RP – 774, 779); *Hydrops triangularis* (CZPB-RP – 903); *Imantodes cenchoa* (CZPB-RP 776, 777, 783-788); *Imantodes lentiferus* (CZPB-RP 850, 916); *Micrurus langsdorffii* (CZPB-RP 902, 907); *Oxyrhopus occipitalis* (CZPB-RP 958); *Oxyrhopus petolarius digitalis* (CZPB-RP 782, 849, 908); *Oxyrhopus vanidicus* (CZPB-RP 780); *Philodryas georgeboulengeri* (CZPB-RP 956);

Phrynonax polylepis (CZPB-RP – 810); *Siphlophis cervinus* (CZPB-RP 851); *Siphlophis compressus* (CZPB-RP 846, 852); *Taeniophallus brevirostris* (CZPB-RP 901); *Trilepida macrolepis* (CZPB-RP 904); *Xenodon rabdocephalus rabdocephalus* (CZPB-RP 853); *Xenodon severus* (CZPB-RP 781).

Capítulo II: Vegetação e precipitação regulam a distribuição de espécies de serpentes na Amazônia

Luciana Frazão, Thaís Guedes, Wellyngton Ayala, Thaís Almeida-Correa, Ana Lúcia Prudente, Fernanda Werneck, Diego Cisneros-Heredia, Igor L. Kaefer & Tomas Hrbek

(A ser submetido para a revista *Diversity and Distributions*)

Resumo

Na região Neotropical, a Amazônia apresenta o menor número de registros de serpentes em relação à sua área e isso se deve não somente à baixa detectabilidade do grupo, como também à elevada inacessibilidade da região, os baixos investimentos em pesquisa local e a relativa escassez de especialistas para explorar essa imensa área. Nesse sentido, a modelagem de distribuição de espécies é uma ferramenta para prever locais não acessíveis que favorecem a ocorrência dessas espécies. Nesse estudo verificamos quais regiões da Amazônia são mais adequadas para a ocorrência de 156 espécies de serpentes na Amazônia e também que fatores ambientais regulam estas ocorrências. As regiões com maior probabilidade de ocorrência para as serpentes são as regiões oeste e leste da Amazônia, sendo que vegetação e precipitação regulam essa adequabilidade. Compilações provenientes de bancos de dados e de coleções biológicas, juntamente com SDMs, têm sido amplamente utilizadas como uma forma de reduzir o déficit Wallaceano. Dessa forma esperamos que futuras amostragens possam ser utilizadas para testar a acurácia dos modelos de distribuição de serpentes aqui fornecidos.

Introdução

A Amazônia representa a maior floresta tropical contínua do mundo e abriga a maior biodiversidade conhecida, mas o chamado déficit Wallaceano (lacunas no nosso conhecimento sobre a distribuição de organismos - Whittaker et al. 2005) ainda é pronunciado e dificulta o entendimento de questões ecológicas, biogeográficas e evolutivas para diversos grupos animais e vegetais (Monnet et al. 2014, Rangel et al. 2015), e conseqüentemente dificulta o estabelecimento de políticas eficientes de conservação para as espécies (Diniz-Filho et al. 2013, Redding et al. 2014, Forest et al. 2015).

As florestas tropicais são conhecidas por abrigarem uma alta diversidade de serpentes (Bernarde et al. 2012, Fraga et al. 2013a) e na Amazônia são conhecidas 189 espécies somente na Amazônia brasileira (Prudente et al. 2019). Estudos têm sido realizados com serpentes nas últimas décadas, sejam de distribuição (e.g. França & Venancio 2010, Bernarde et al. 2013, Pantoja & Fraga 2012, Fraga et al. 2013a, Vaz-Silva et al. 2015, Rodrigues et al. 2016, Fonseca

et al. 2019, Prudente et al. 2019), de história natural (e.g. Bernarde et al. 2012, Santos-Costa et al. 2015), ecológicos (e.g. França et al. 2017, Fraga et al. 2018, Prudente et al. 2018, Almeida-Correa et al. 2019, Masseli et al. 2019, Piatti et al. 2019) e filogenéticos (e.g. Figueroa et al. 2016, Hamdan et al. 2017, Gibbs et al. 2018). Apesar disso, o conhecimento sobre serpentes na Amazônia ainda é incipiente quando comparado com outros grupos da herpetofauna e muitas espécies ainda são pouco conhecidas com relação a informações básicas que permanecem incompletas, como dados de distribuição e ecologia (Guedes et al. 2018, Prudente et al. 2019), principalmente daquelas espécies que são raras ou que ocorrem em apenas um determinado tipo de ambiente.

Isso ocorre porque as serpentes são animais de hábitos crípticos e por isso dificilmente detectadas, principalmente em área de vegetação densa como a Amazônia (Kéry 2002, Steen 2010, Fraga et al. 2014). Além do mais, serpentes possuem padrões irregulares de atividade, o que as torna um dos grupos de répteis mais difíceis de serem estudados e particularmente desafiadores para desenvolver e implementar estratégias de conservação (Parker & Plummer 1987, Durso et al. 2011). Devido a essa lacuna de informação, serpentes são consideradas animais amplamente distribuídos, apesar das espécies não serem sempre amostradas em todos os lugares (Bernarde et al. 2012) e dos estudos filogenéticos recentes (Figueroa et al. 2016, Hamdam et al. 2017, Gibbs et al. 2018) mostrarem que na realidade espécies amplamente distribuídas são complexos de espécies.

A Amazônia é uma região ambientalmente heterogênea e sua biodiversidade varia consideravelmente no espaço (Ritter et al. 2018). Estudos ecológicos mostraram que mudanças sutis ao longo de gradientes ambientais influenciam padrões de coocorrência de serpentes em escala regional (Fraga et al. 2011, Almeida-Correa et al. 2019) e local (Masseli et al. 2019). O clima pode ser um fator importante na determinação da distribuição da biodiversidade, tanto em escala espacial quanto em escala temporal, e pode limitar a distribuição das espécies através de filtros fisiológicos, especialmente em animais ectotérmicos como é o caso das serpentes (Martins & Oliveira 1998, Blain et al. 2009). Como animais ectotérmicos, as serpentes são influenciadas por condições climáticas que afetam, em diferentes escalas, seus padrões de forrageamento, fecundidade e sobrevivência, limitando quando e onde uma espécie ocorre na paisagem (Oliveira & Martins 2001, Fraga et al. 2013b). Além do clima, fatores estruturais (altitude, vegetação, solo, etc.), desempenham um papel importante na estruturação da distribuição de espécies de plantas e animais em toda a Amazônia e para serpentes, estudos têm mostrado a importância da vegetação, abertura do dossel e zona ripária na distribuição e estruturação das assembleias de serpentes em escalas locais (Masseli et al. 2019) e regionais (Fraga et al. 2011, Almeida-Correa et al. 2019).

Na Amazônia, estudos testando a influência de variáveis climáticas e estruturais sobre a distribuição das serpentes foram conduzidos em escalas locais e regionais, porém pouco se sabe sobre o efeito dessas variáveis sobre a distribuição de serpentes na escala ampla do bioma (e.g., Cavalheri et al. 2015). Entender o papel de variáveis ambientais e estruturais na distribuição das espécies é crucial, (Moreno-Rueda et al. 2009, Reading et al. 2010, Nori et al. 2013, Wu 2016, Terribile et al. 2018) face a perda de habitats, causada principalmente pelo desmatamento, e também o aquecimento global que tem alterado distribuição de algumas espécies, incluído serpentes (Penman et al. 2010, Wu 2016), restringindo distribuições (Penman et al. 2010, Terribile et al. 2018) e promovendo declínios populacionais drásticos (Reading et al. 2010).

Dessa forma, o objetivo desse trabalho foi utilizar dados de distribuição de espécies de serpentes Amazônicas para, por meio ferramentas de modelagem de distribuição de espécies (SDM) testar: 1) Se a adequabilidade de habitat é homogênea ao longo da Amazônia e caso não seja, identificar as áreas mais adequadas e 2) Quais variáveis ambientais mais contribuem para a adequabilidade de habitat para serpentes na Amazônia.

Material e Métodos

Área de Estudo

O bioma Amazônia abrange cerca de 7 milhões de km² (Fig. 1) cobertos, predominantemente, por floresta tropical úmida densa (Hansen et al. 2013). O clima é tropical úmido equatorial, podendo ser Af (tropical úmido) ou Am (tropical de monções) de acordo com a classificação de Köppen-Geiger (Kottek et al. 2006), com precipitação anual variando de 1.500 a 3.000 mm e temperatura média de 27,9 °C durante a época seca a 25,8 °C na época de chuvas. A umidade relativa é alta com média de 88% na época de chuva e 77% na época seca (Bastos 1972, Radambrasil 1976, 1977, Embrapa 1983, Parrota et al. 1995, Goulding et al. 2003, Peel et al. 2007, Silva et al. 2008, Morato et al. 2018).

Diferentes tipos de vegetação podem ser encontrados na Amazônia: 1) florestas de terra firme (Falesi 1984); 2) várzeas (Junk et al. 1989); 3) igapós (Junk et al. 2011) e 4) áreas naturalmente abertas, como campinas e capoeiras (Fine et al. 2006). Tais habitats distintos desempenham papel importante na estruturação da distribuição de espécies de plantas e animais em toda a Amazônia (Gibbs et al. 2018).

Dados de distribuição das serpentes amazônicas

Os dados de distribuição (coordenadas) de serpentes no bioma Amazônia foram os disponibilizados por Thaís Guedes e são uma parte dos dados utilizados por Guedes et al. 2018, complementados com dados da literatura e dados de coleta de campo realizadas durante quatro anos (2011-2014) nas áreas do Rio Jatapú, Negro, Purus, Tapajós, Trombetas e Japurá (Tabela 01), por meio de coletas padronizadas (Pitfall traps e Procura Visual Limitada por Tempo) e coletas por terceiros e encontros ocasionais, realizadas pelo Projeto Sisbiota BioPHAM/CNPq (563348/2010).

Tabela 1: Localização geográfica de cada uma das áreas amostradas pelo Projeto Sisbiota na Amazônia brasileira.

Áreas	Margem	Coordenadas
Rio Jatapu	Right	58°11'24" W; 02°01'31" S
	Left	58°15'21" W; 01°55'53" S
Rio Negro	Right	64°53'30,4" W; 00°35'15,5" S
	Left	64°47'12,98" W; 00°23'57,58" S
Rio Purus	Right	63°13'2,4" W; 05°41'37,1" S
	Left	62°58'10,1" W; 04°58'0,2" S
Rio Tapajós	Right	55°11'6,3" W; 03°20'39,2" S
	Left	55°19'19,8" W; 03°18'54,36" S
Rio Trombetas	Right	56°47' 35,80" W; 01° 27' 16,48" S
	Left	56°46' 8,50" W; 01°25' 55,92" S
Rio Japurá	Right	69°01'46,3" W; 01°50'46,1" S
	Left	69°07'42,1" W; 01°43'7,7" S

Os registros incluídos foram georreferenciados usando o Sistema de Posicionamento Global (*Global Position System, GPS*) com uma acurácia entre 10 e 20 metros. Registros com múltiplas observações da mesma espécie e no mesmo lugar foram tratados como única amostra. A base de dados usada nas análises soma 17.138 registros totais, dos quais 9.950 são localidades únicas. Foram obtidos dados satisfatórios (mais do que cinco registros por espécie, de acordo com Hernandez et al. 2006, Peterson et al. 2007) de distribuição para 161 das 225 espécies de serpentes com ocorrência reportada para a Amazônia (Figura 1).

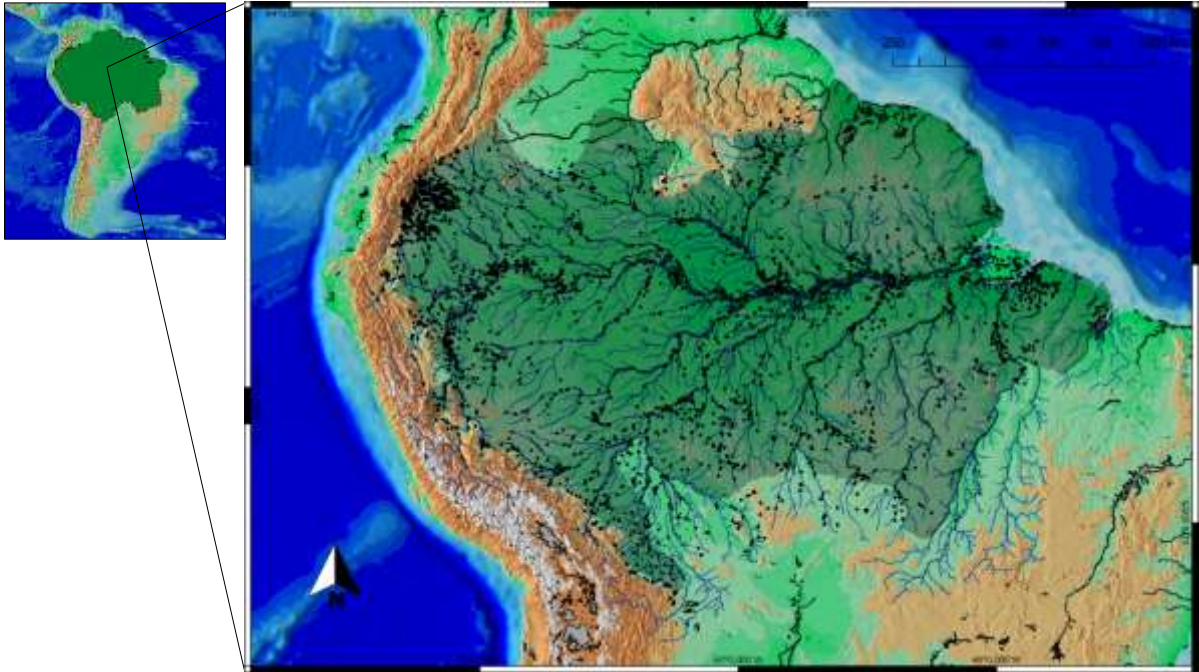


Figura 1: Dados de ocorrência de 225 espécies de serpentes levantados em museus de história natural e coleções científicas, bases de dados públicas, artigos científicos e trabalhos de campo, distribuídos pelo bioma amazônico.

Variáveis ambientais

Foram utilizadas 19 variáveis bioclimáticas obtidas na plataforma WorldClim 2.0 (Fick & Hijmans 2017) (disponível em: <http://www.worldclim.org/com>). Também inserimos como variáveis camada topográfica SRTM (*The Shuttle Radar Topography Mission*, Farr et al. 2007), índice de aridez global, potencial de evapotranspiração (Trabucco & Zomer 2009), e cobertura vegetal relativa (Hansen et al. 2013). Consideramos este conjunto de variáveis de alta relevância para as serpentes, baseados nos dados disponíveis e no conhecimento sobre ecologia e fatores que afetam a distribuição e riqueza das espécies (e.g., Di Cola et al. 2008, Mullin & Seigel 2009, Zanella & Cechin 2009) (Tabela 1). A relevância biológica das variáveis foi avaliada considerando o hábito da espécie e a contribuição das variáveis em MDS preliminares usando o teste de Jackknife (Phillips et al. 2009). Esse método avalia a contribuição de cada variável para o desempenho dos modelos através da construção de modelos com cada variável isolada e depois removendo cada uma das variáveis por vez. Para observar a importância das variáveis individualmente nos modelos de distribuição das espécies, construímos um gráfico com a frequência (%) dos valores de percentual de contribuição e permutação das variáveis para as espécies de serpentes amostradas.

Utilizamos correlação de Pearson, para testar o grau de interdependência entre variáveis e eliminar aquelas variáveis altamente correlacionadas do modelo. Dentre os pares de variáveis auto correlacionadas ($>0,75$) utilizamos apenas uma variável dos modelos com intenção de

deixar o conjunto mais heterogêneo possível. Ao final do teste de correlação 13 variáveis foram validadas como independentes e empregadas nos modelos (Tabela 2). As variáveis foram padronizadas com a resolução de cinco arc minutos (~8,3 km² no Equador) por célula na extensão do bioma Amazônia. Essa resolução é considerada adequada para serpentes, uma vez que abriga a área de vida de espécies da família Boidae (entre 5 e 8 km²), consideradas as maiores serpentes viventes, e portanto com as maiores áreas de vida em potencial, uma vez que nas serpentes tamanho corporal e área de vida são correlacionados (Puente-Rolón & Bird-Picó 2004).

Tabela 2: Variáveis bioclimáticas utilizadas para elaborar os modelos de distribuição de espécies de serpentes na Amazônia.

Variável	Código
Média da amplitude diurna	BIO 02
Isotermalidade	BIO 03
Temperatura mínima do mês mais frio	BIO 06
Amplitude da temperatura anual	BIO 07
Precipitação do mês mais úmido	BIO 13
Precipitação do mês mais seco	BIO 14
Sazonalidade de precipitação	BIO 15
Precipitação do período mais quente	BIO 18
Precipitação do período mais frio	BIO 19
Índice de aridez global	IAG
Potencial de evapotranspiração	PET
Cobertura vegetal	C_VEG
Altitude	STRM

Modelos de Distribuição de Espécies

A partir dos dados de ocorrência e das variáveis ambientais selecionadas, foram elaborados modelos de distribuição para cada espécie de serpente amostrada utilizando o algoritmo MaxEnt 3.3.3k (Phillips et al. 2006) com o pacote “dismo” (Hijmans et al. 2017) implementado na linguagem R (R Core Team 2019). MaxEnt gera previsões a partir de dados de presença, com base no princípio da entropia máxima, que assume que a melhor aproximação para uma distribuição de probabilidade desconhecida é aquela que satisfaz qualquer restrição à sua distribuição (Phillips et al. 2006, Elith et al. 2011). Devido à escassez de estudos de longo prazo que coletam dados confiáveis de ausência para espécies, MaxEnt é um algoritmo

adequado e amplamente utilizado, sendo considerado mais robusto que outros métodos para gerar modelos a partir de um número reduzido de pontos de ocorrência (Elith et al. 2011), como ocorre para muitas espécies de serpentes amazônicas.

Para regular a parametrização dos modelos gerados para cada espécie utilizamos um método que automatiza a seleção dos parâmetros *features* (ajuste das funções aos conjuntos de dados em diversas escalas de complexidade) e β (regularizador dos parâmetros), através do pacote ENMeval (Muscarella et al. 2014). O pacote utiliza todas as combinações possíveis de parâmetros e calcula o valor de AIC (*Akaike Information Criterion*) e suas derivações (Δ AIC, peso AIC) para cada modelo. O AIC tem maior capacidade de avaliar o tipo de modelo do que métricas dependentes de AUC, *area under the receiver operating characteristic curve* (Lobo et al. 2008, Warren & Seifert 2011) e menores valores de Δ AIC indicam os melhores modelos. Foi escolhido para cada espécie o modelo com menor valor de Δ AIC.

Avaliação da acurácia do modelo

Os modelos foram executados 20 vezes de forma independente utilizando o método de validação cruzada. Em cada réplica foram divididos 75% dos dados de ocorrência para a calibração dos modelos (treino) e os outros 25% para avaliação (teste). O desempenho foi avaliado através do AUC, uma métrica independente de um único limiar de probabilidade que quantifica o grau em que o modelo identifica acuradamente dados de presença de espécies em comparação ao acaso (Lobo et al. 2008). Ao final foi calculada a média dos AUCs e das superfícies de adequabilidade entre as 20 corridas independentes. Valores de AUC menores do que 0,5 indicam modelos com distribuição iguais ao acaso, valores entre 0,5-0,7 indicam modelos com habilidade de predição fraca, valores entre 0,7–0,9 indicam modelos com habilidade moderada de predição e valores de AUC maiores que 0,9 indicam modelos com uma forte habilidade de predição (Hemsging 2010). Foram gerados mapas de distribuição potencial das espécies, com cada pixel representando adequação de 0 (representando condições inadequadas) a 1 (adequação máxima) (Phillips et al. 2006). Posteriormente esses mapas foram sobrepostos e foram calculadas as médias dos valores de adequabilidade total, utilizando a linguagem R (R Core Team 2019), de forma que pudéssemos obter um mapa com o padrão de adequabilidade geral para serpentes na Amazônia.

Resultados

Das 225 espécies de serpentes com distribuição levantadas para este estudo, 156 seguiram os critérios para as análises de modelagem de distribuição de espécies (Material

Suplementar – Figuras S1 – S26). Em média, a performance dos modelos foi boa ($AUC_{\text{Training}} = 0,86$ e $AUC_{\text{Test}} = 0,83$) com valores de AUC variando de 0,63 – 0,99, sendo que apenas duas espécies (1,2%) apresentaram modelos com habilidade de predição fraca (*Trilepida macrolepis* - $AUC_{\text{Training}} = 0,63$ e *Philodryas patagoniensis* - $AUC_{\text{Training}} = 0,66$). A maioria das espécies de serpentes (71,2%) apresentaram modelos com habilidade de predição moderada e o restante das espécies (27,6%) apresentaram modelos com habilidade forte de predição ($AUC_{\text{Training}} > 0,9$), sendo que as espécies que tiveram melhor predição de distribuição foram *Helicops apiaka*, *Eunectes deschauenseei* e *Phimophis guianensis*, cada uma com $AUC_{\text{Training}} = 0,99$. Na Tabela 2 apresentamos todos os valores de AUC para as espécies de serpentes utilizadas nos modelos de distribuição de espécies.

Tabela 3: Valores de AUC de treino (AUC_{Training}) e AUC de teste (AUC_{Test}) para 156 espécies de serpentes amazônicas.

Espécie	AUC Training	AUC Test	Espécie	AUC Training	AUC Test
<i>Helicops apiaka</i>	0,99	0,99	<i>Micrurus filiformis</i>	0,86	0,84
<i>Eunectes deschauenseei</i>	0,99	0,99	<i>Boa constrictor</i>	0,86	0,82
<i>Phimophis guianensis</i>	0,99	0,99	<i>Hydrodynastes bicinctus</i>	0,86	0,86
<i>Micrurus nattereri</i>	0,98	0,98	<i>Micrurus paraensis</i>	0,85	0,83
<i>Atractus trilineatus</i>	0,98	0,96	<i>Bothrops atrox</i>	0,85	0,83
<i>Bothrops marajoensis</i>	0,98	0,97	<i>Siphlophis compressus</i>	0,85	0,83
<i>Trilepida dimidiata</i>	0,98	0,91	<i>Dipsas pavonina</i>	0,85	0,82
<i>Micrurus ornatissimus</i>	0,97	0,97	<i>Clelia clelia</i>	0,85	0,84
<i>Chironius laurenti</i>	0,97	0,92	<i>Atractus snethlageae</i>	0,85	0,81
<i>Bothrops matogrossensis</i>	0,97	0,95	<i>Atractus caxiuana</i>	0,85	0,84
<i>Erythrolamprus dorsocorallinus</i>	0,97	0,95	<i>Corallus caninus</i>	0,85	0,84
<i>Atractus alphonsehogeii</i>	0,97	0,87	<i>Oxyrhopus petolarius</i>	0,85	0,83
<i>Thamnodynastes lanei</i>	0,96	0,95	<i>Erythrolamprus reginae</i>	0,85	0,83
<i>Micrurus putumayensis</i>	0,96	0,92	<i>Spilotes pullatus</i>	0,85	0,83
<i>Micrurus narduccii</i>	0,96	0,95	<i>Xenodon rabdocephalus</i>	0,84	0,82
<i>Epicrates maurus</i>	0,95	0,89	<i>Chironius exoletus</i>	0,84	0,83
<i>Atractus emmeli</i>	0,95	0,94	<i>Chironius fuscus</i>	0,84	0,82
<i>Phalotris nasutus</i>	0,95	0,93	<i>Drymoluber dichrous</i>	0,84	0,81
<i>Atractus poeppigi</i>	0,95	0,94	<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	0,84	0,80
<i>Pseudoboa newwiedii</i>	0,95	0,93	<i>Oxyrhopus occipitalis</i>	0,84	0,82

<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	0,95	0,93	<i>Micrurus hemprichii</i>	0,84	0,83
<i>Atractus collaris</i>	0,94	0,93	<i>Leptophis ahaetulla</i>	0,84	0,82
<i>Atractus elaps</i>	0,94	0,93	<i>Taeniophallus brevirostris</i>	0,84	0,81
<i>Micrurus langsdorffi</i>	0,94	0,93	<i>Drepanoides anomalus</i>	0,84	0,82
<i>Helicops trivittatus</i>	0,94	0,90	<i>Atractus natans</i>	0,84	0,85
<i>Amerotyphlops minuisquamus</i>	0,93	0,90	<i>Pseudoboa coronata</i>	0,84	0,81
<i>Micrurus albicinctus</i>	0,93	0,87	<i>Eunectes murinus</i>	0,83	0,82
<i>Lygophis meridionalis</i>	0,93	0,91	<i>Erythrolamprus miliaris</i>	0,83	0,81
<i>Erythrolamprus almadensis</i>	0,93	0,90	<i>Helicops angulatus</i>	0,83	0,81
<i>Siagonodon septemstriatus</i>	0,93	0,93	<i>Xenodon severus</i>	0,83	0,79
<i>Atractus albuquerquei</i>	0,93	0,91	<i>Mastigodryas moratoi</i>	0,83	0,87
<i>Mastigodryas bifossatus</i>	0,93	0,89	<i>Imantodes lentiferus</i>	0,83	0,80
<i>Helicops hagmanni</i>	0,92	0,90	<i>Oxybelis aeneus</i>	0,83	0,80
<i>Helicosp polylepis</i>	0,92	0,91	<i>Erythrolamprus typhlus</i>	0,83	0,76
<i>Micrurus scutiventris</i>	0,92	0,91	<i>Oxyrhopus melanogenys</i>	0,83	0,81
<i>Helicosp pastazae</i>	0,92	0,93	<i>Erythrolamprus pygmaeus</i>	0,82	0,81
<i>Micrurus annellatus</i>	0,92	0,90	<i>Philodryas argentea</i>	0,82	0,79
<i>Apostolepis pymi</i>	0,92	0,88	<i>Anilius scytale</i>	0,82	0,80
<i>Atractus torquatus</i>	0,92	0,88	<i>Mastigodryas boddaerti</i>	0,82	0,77
<i>Apostolepis nigrolineata</i>	0,91	0,88	<i>Bothrops bilineatus</i>	0,82	0,80
<i>Pseudoboa nigra</i>	0,91	0,89	<i>Dipsas indica</i>	0,82	0,80
<i>Taeniophallus nicagus</i>	0,91	0,90	<i>Micrurus spixii</i>	0,82	0,78
<i>Bothrocophias microphthalmus</i>	0,91	0,90	<i>Dipsas catesbyi</i>	0,82	0,81
<i>Psomophis joberti</i>	0,90	0,71	<i>Epicrates cenchria</i>	0,82	0,81
<i>Taeniophallus quadriocellatus</i>	0,90	0,83	<i>Chironius multiventris</i>	0,82	0,79
<i>Ninia hudsoni</i>	0,90	0,84	<i>Xenopholis scalaris</i>	0,81	0,78
<i>Taeniophallus occipitalis</i>	0,90	0,87	<i>Philodryas viridissima</i>	0,81	0,78
<i>Bothrocophias hyoprora</i>	0,90	0,88	<i>Micrurus collaris</i>	0,81	0,73
<i>Bothrops moojeni</i>	0,90	0,93	<i>Leptodeira annulata</i>	0,81	0,78
<i>Philodryas georgeboulengeri</i>	0,90	0,86	<i>Corallus batesii</i>	0,81	0,77
<i>Siphlophis cervinus</i>	0,90	0,88	<i>Oxybelis fulgidus</i>	0,81	0,78
<i>Dipsas bucephala</i>	0,90	0,87	<i>Erythrolamprus breviceps</i>	0,80	0,72
<i>Oxyrhopus trigeminus</i>	0,89	0,87	<i>Tantilla melanocephala</i>	0,80	0,76
<i>Micrurus averyi</i>	0,89	0,87	<i>Drymarchon corais</i>	0,80	0,77
<i>Drymobius rhombifer</i>	0,89	0,83	<i>Helicops leopardinus</i>	0,79	0,76

<i>Chironius carinatus</i>	0,89	0,88	<i>Bothrops taeniatus</i>	0,79	0,74
<i>Bothrops brazili</i>	0,89	0,85	<i>Dendrophidion dendrophis</i>	0,79	0,72
<i>Erythrolamprus cobella</i>	0,89	0,85	<i>Phrynonax poecilonotus</i>	0,79	0,72
<i>Pseudoeryx plicatilis</i>	0,89	0,87	<i>Rhinobothryum lentiginosum</i>	0,79	0,72
<i>Atractus major</i>	0,88	0,87	<i>Lachesis muta</i>	0,78	0,74
<i>Erythrolamprus oligolepis</i>	0,88	0,84	<i>Epicrates crassus</i>	0,78	0,63
<i>Erythrolamprus taeniogaster</i>	0,88	0,85	<i>Atractus schach</i>	0,78	0,72
<i>Erythrolamprus poecilogyrus</i>	0,88	0,84	<i>Xenodon merremii</i>	0,78	0,76
<i>Hydrodynastes gigas</i>	0,88	0,86	<i>Micrurus remotus</i>	0,78	0,62
<i>Hydrops martii</i>	0,88	0,86	<i>Spilotes sulphureus</i>	0,77	0,75
<i>Amerotyphlops reticulatus</i>	0,87	0,83	<i>Siphlophis worontzowi</i>	0,77	0,71
<i>Chironius scurrulus</i>	0,87	0,85	<i>Philodryas olfersii</i>	0,77	0,66
<i>Pseudoboa martinsi</i>	0,87	0,86	<i>Phrynonax polylepis</i>	0,76	0,71
<i>Amerotyphlops brongersmianus</i>	0,87	0,81	<i>Corallus hortulanus</i>	0,76	0,73
<i>Oxyrhopus formosus</i>	0,87	0,85	<i>Micrurus surinamensis</i>	0,76	0,71
<i>Crotalus durissus</i>	0,87	0,80	<i>Chironius flavolineatus</i>	0,76	0,69
<i>Atractus latifrons</i>	0,87	0,83	<i>Oxyrhopus rhombifer</i>	0,74	0,72
<i>Hydrops triangularis</i>	0,86	0,85	<i>Apostolepis nigroterminata</i>	0,74	0,74
<i>Epictia tenella</i>	0,86	0,82	<i>Sibon nebulatus</i>	0,72	0,67
<i>Micrurus lemniscatus</i>	0,86	0,84	<i>Phrynonax sexcarinatus</i>	0,72	0,74
<i>Imantodes cenchoa</i>	0,86	0,84	<i>Dipsas variegata</i>	0,71	0,68
<i>Drymoluber brazili</i>	0,86	0,68	<i>Philodryas patagoniensis</i>	0,67	0,55
<i>Thamnodynastes pallidus</i>	0,86	0,82	<i>Trilepida macrolepis</i>	0,64	0,49

Áreas mais propícias à ocorrência de serpentes dominaram principalmente os extremos oeste e leste da Amazônia. A região com a menor adequabilidade para as espécies foi a sudeste (Figura 2). Os mapas de adequabilidade mostram que muitas espécies apresentam distribuição potencial restrita (Figura S1 – S26), mesmo sendo consideradas como espécies amplamente distribuídas, como é o caso de *Atractus major* e *Hydrops martii* (Figura S3 e S14). Algumas espécies, como por exemplo *Atractus caxiuana* e *Bothrops moojeni*, apesar de terem poucos registros de ocorrência, apresentam ampla distribuição potencial (Figura S3 e S5).

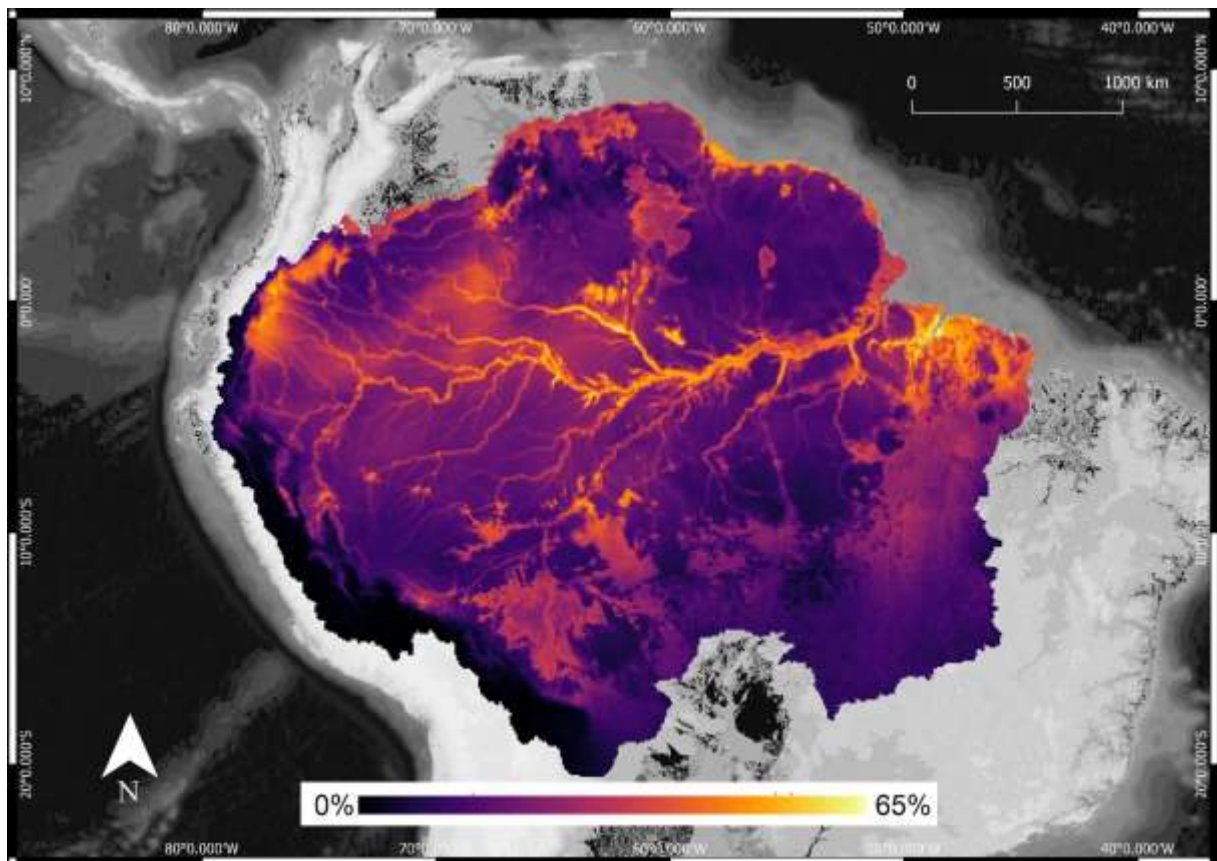


Figura 2: Mapa de adequabilidade média de habitat para as serpentes amazônicas. Áreas com maiores probabilidades de ocorrência de espécies de serpentes se concentram nos extremos oeste e leste da Amazônia.

A análise da frequência de importância das variáveis escolhidas para os SMDs de serpentes amazônicas mostrou que a cobertura vegetal (C_VEG) foi a variável mais frequentemente importante para a modelagem da maioria das espécies (N=49), correspondendo a uma frequência de importância de 31,41%. A segunda variável com maior contribuição para os SMDs foi a precipitação do mês mais seco (BIO 14 – 28,84%), seguida por precipitação do período mais frio (BIO 19 – 11,53%), temperatura mínima do mês mais frio (BIO 6 – 8,33%), altitude (STRM – 7,05%), sazonalidade de precipitação (BIO 15 – 5,12%), precipitação do período mais quente (BIO 18 – 3,84%), média da amplitude diurna (BIO 2 – 1,28%), amplitude da temperatura anual (BIO 7 – 1,28%), índice de aridez global (IAG – 0,64%), potencial de evapotranspiração (PET – 0,64%), isothermalidade (BIO 3 – 0%) e precipitação do mês mais úmido (BIO 13 – 0%) (Figura 3).

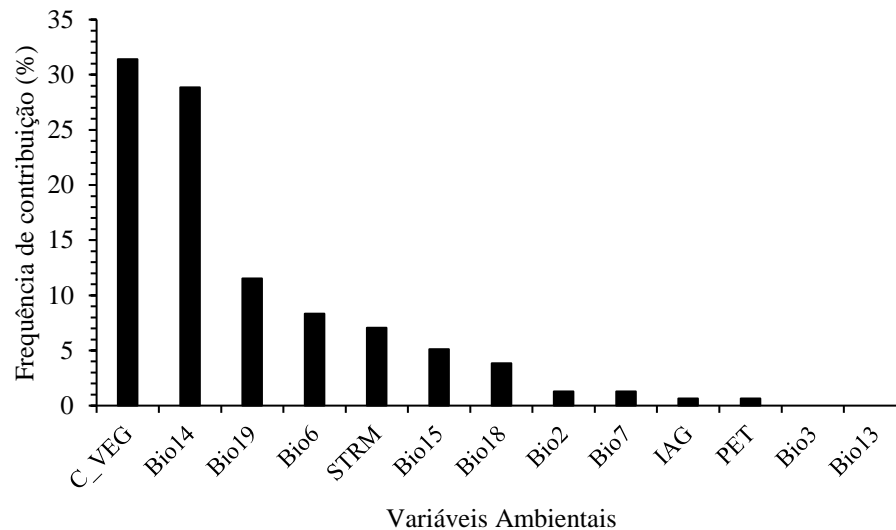


Figura 3: Frequência relativa (%) de importância de cada variável utilizada na modelagem de distribuição para a riqueza de serpentes na Amazônia. Para acrônimos, ver Tabela 1.

Discussão

As serpentes amazônicas apesar de serem consideradas amplamente distribuídas, de modo geral apresentam distribuições potenciais geograficamente restritas dentro do bioma. As regiões com melhor adequabilidade média de habitat para as serpentes são os extremos leste e oeste da Amazônia, sendo que a cobertura vegetal e precipitação modulam essa adequabilidade.

As regiões da Amazônia com maior adequabilidade para as serpentes foram a leste (área de endemismo Belém) e a oeste (mais precisamente as áreas de endemismo de Napo e Imeri). A área de endemismo de Belém apresenta 101 espécies de serpentes conhecidas (Prudente et al. 2018), o que representa cerca de 45% das espécies estimadas para a Amazônia. Apenas 28% da cobertura florestal original dessa região se encontra intacta, sendo representada por formações naturais (floresta de palmeiras, pequenas manchas de formações abertas e savanas amazônicas), formações pioneiras (mangue, restinga, comunidades aluviais) e áreas alagadas (Almeida et al. 2014). Embora essa região tenha sido originalmente coberta predominantemente por formações florestais, ela apresenta fitofisionomias de vegetação aberta que abrigam uma fauna em grande parte distinta daquela que ocorre em habitats florestais. A maioria destas espécies (e.g., *Amerotyphlops brongersmianus*, *Anilius scytale* e *Mastigodryas boddaerti*) de vegetação aberta estão presentes também nos biomas vizinhos como o Cerrado ou Caatinga (por exemplo, Behling et al. 2000, Silva & Bates 2002) o que mostra a natureza historicamente dinâmica do contato entre esses biomas e a importância dessa área para a distribuição das espécies de serpentes amazônicas.

A região oeste da Amazônia é considerada uma das áreas prioritárias de conservação do mundo, devido à elevada riqueza de espécies de diferentes *taxa*. Esse padrão é congruente com os resultados encontrados para anfíbios (Bass et al. 2010, Godinho & Da Silva 2018), aves, mamíferos e plantas (Terborgh et al. 1990, Haugassen & Peres 2005, Steege et al. 2006). Essa região apresenta um clima mais estável que, combinado com solos mais ricos originados de sedimentos andinos, pode estar relacionado ao gradiente de diversidade oeste-leste detectado por alguns grupos de organismos amazônicos, como árvores e mamíferos (Hoorn et al. 2010). Isto sugere que um clima favorável e/ou relativamente estável pode ser um fator importante na diversificação, seja através de um aumento nas taxas de especiação ou numa diminuição nas taxas de extinção ou ambos (Cheng et al. 2013). Além disso, esta região contém algumas das maiores precipitações anuais da Amazônia, onde no extremo oeste da região chega até 4.000 mm e 2.500 a 3.000 mm nas regiões mais ao leste (Brown 1987, Prance 1989, Duellman 1990, Bass et al. 2010), sendo este um fator importante para a distribuição das espécies de serpentes (Martins & Oliveira 1998).

Nossos modelos mostram que algumas serpentes apresentam distribuição potencial restrita, como por exemplo as espécies *Bothrocophias hyoprora* e *Micrurus natterii*, ocorrendo em apenas uma ou duas áreas de endemismo. Áreas de endemismo representam unidades biogeográficas onde houve restrição espacial de parte de uma biota causada por um processo comum de isolamento (Platnick 1991). Na Amazônia, estudos têm mostrado que diversas espécies de primatas, lagartos, anuros e pássaros não são amplamente distribuídas na região (Avila-Pires 1995, Ron 2000, Ribas et al. 2012, Hamdan et al. 2017) e que elas na verdade constituem complexos de espécies, com ocorrência limitada nessas áreas de endemismo, fundamentadas pela hipótese de rios como barreira (Wallace 1852, Wiley 1988, Fernandes et al. 2012, Smith et al. 2014, Oliveira et al. 2017) e refúgios do Pleistoceno (Haffer 1969, Vanzolini & Williams 1970, Rocha & Kaefer 2019). A Amazônia não é homogênea e sim um mosaico de distintas áreas de endemismo separadas pelos principais rios, cada uma com suas próprias relações evolutivas e assembleias bióticas (da Silva et al. 2005, Ribas et al. 2012) e, portanto, diferentes espécies adaptadas a essas condições particulares.

Algumas espécies (e.g., *A. major*, *D. rhombifer* e *H. martii*), apresentam distribuição potencial restrita, sendo essa menor do que a distribuição apontada pelos pontos de ocorrência, da mesma forma que outras espécies (*A. caxiuana*, *A. natans* e *E. crassus*) apresentam distribuição restrita de acordo com os pontos de ocorrência, porém ampla distribuição potencial. Isso ocorre porque a modelagem prevê a distribuição potencial das espécies baseada apenas nas variáveis abióticas, o que, portanto, caracteriza o nicho climático da espécie (Grinnell 1917). As condições ambientais atuais (temperatura, chuva e sazonalidade ambiental) limitam a

distribuição espacial das espécies de répteis (Guisan & Hofer 2003, Santos et al. 2006, Feldman et al. 2015), porém interações bióticas, como competição por alimento, são reconhecidas como potencialmente fortes entre as serpentes simpátricas em áreas tropicais (Andreone & Luiselli 2000, Madsen & Shine 2000, Teixeira et al. 2017), agindo sobre o padrão de coocorrência de espécies e, conseqüentemente, possivelmente afetando a estrutura de assembleias de serpentes. Outro fator que influencia a distribuição das espécies e que não é incorporado na modelagem são as barreiras físicas, como os rios. Os rios atuam como barreira geográfica para a dispersão das espécies, e vários estudos já demonstraram que a distribuição de espécies de diferentes grupos de vertebrados terrestres como aves, primatas, anfíbios e répteis (Ribas et al. 2012, Boubli et al. 2015, Moraes et al. 2016) é limitada pelos rios, sendo este um importante fator a ser incorporado em estudos usando SDMs.

A variável que mais contribuiu para os modelos de distribuição das espécies de serpentes foi a cobertura vegetal e a precipitação no mês mais seco. Ainda que a cobertura vegetal seja predominantemente de floresta densa, diferentes tipos de vegetação são encontrados na Amazônia e desempenham um papel importante na estruturação da distribuição de espécies de plantas e animais em toda a Amazônia, incluindo as serpentes (por exemplo, Cavalheri et al. 2015). Espera-se que a variação na porcentagem de cobertura vegetal afete a biodiversidade, já que a adição de complexidade estrutural vertical aumenta o volume total de nicho disponível para as espécies. De fato, estudos recentes sugerem que a evolução do micro-habitat modula a maior parte da diversidade morfológica em serpentes (Grundler & Rabosky 2014, Esquerre & Keogh 2016, Alencar et al 2017) e a arborealização provavelmente resulta de pressões seletivas sobre caracteres morfológicos, incluindo o comprimento da cauda, o tamanho e robustez do corpo e a posição do coração (Lillywhite & Henderson 1993, Martins et al. 2001, Alencar et al 2017). Indiretamente, a cobertura vegetal pode afetar a distribuição de serpentes devido a variação em fatores como a intensidade de luz e a disponibilidade de presas (Foley et al. 2005, Mayaux et al. 2005). Para as espécies arborícolas em especial (por exemplo, *L. ahaetulla*, *C. batesii*, *O. aeneus*, *P. viridissima* e *B. bilineatus*) a cobertura vegetal é um fator ainda mais determinante, uma vez que esta limita a habilidade de forrageio e a disponibilidade de sítios de repouso (Martins & Oliveira 1998). No entanto, é preciso levar em consideração que as áreas mais adequadas para a ocorrência de espécies em nossos modelos, são áreas próximas aos rios e também locais onde há desmatamento. Essas regiões apresentam maior acessibilidade, o que possibilita um maior encontro e registro de serpentes e causa um viés de amostragem que acaba sendo nos modelos de distribuição de espécies.

Poucas espécies são fisiologicamente equipadas para tolerar ambientes considerados hostis (Fraser & Currie 1996). Dessa forma a precipitação no mês mais seco funcionaria como

filtro para a distribuição das espécies, especialmente em animais ectotérmicos como as serpentes. Muitas espécies (e.g., *Micrurus* e *Atractus* spp.) possuem hábito fossorial e requisitos específicos de micro-habitat. Solos mais secos, causados por temperaturas mais quentes e precipitação reduzida, podem forçar essas espécies a cavar mais fundo no solo para encontrar umidade suficiente ou caçar outras presas fossoriais (Bickford et al. 2010). Se mudanças na umidade do solo causarem mudanças nas populações de outras espécies de presas fossoriais, como anfisbenas e cecílias, essas espécies provavelmente também serão afetadas uma vez que, em geral, as serpentes respondem fortemente às densidades de presa (Shine & Madsen 1997, Bickford et al. 2010, Almeida et al. 2016). Além disso, a fisiologia e ecologia das serpentes são fortemente dependentes de faixas específicas de variáveis climáticas, tais como temperatura para termorregulação e precipitação e umidade do solo para ciclos de reprodução e atividade de forrageio (Almeida et al. 2016, Bisneto & Kaefer 2019).

No Neotrópico a Amazônia apresenta o menor número de registros de serpentes em relação à sua área (Guedes et al. 2018) e isso se deve não somente à baixa detectabilidade do grupo, como também à elevada inacessibilidade da região, os baixos investimentos em pesquisa local e a relativa escassez de especialistas para explorar essa imensa área. Dessa forma, compilações provenientes de bancos de dados e de coleções biológicas, juntamente com SDMs, têm sido amplamente utilizadas como uma forma de reduzir o déficit Wallaceano. Esperamos que futuras amostragens possam ser utilizadas para testar a acurácia dos modelos de distribuição de serpentes aqui fornecidos.

Referências

ALENCAR, L.R.V., MARTINS, M., BURIN, G. & QUENTAL, T.B. 2017 Arboreality constrains morphological evolution but not species diversification in vipers. *Proc. R. Soc. B* 284: 20171775.

ALMEIDA, A.S., VIEIRA, I.C.G., BARROS, M.N.R. & ROCHA D.P.N. 2014. Áreas de endemismo Belém e Xingu: configuração e espacialização do uso da terra e da cobertura vegetal. In Emílio T., Luizão F. (eds.), *Cenários para a Amazônia: Clima, Biodiversidade e Uso da Terra*. Editora INPA, Manaus, p. 57–66.

ALMEIDA-CORREA, T., AYALA, W. E., DAYRELL, J. S., FRAGA, R. & KAEFER, I. L. 2019. Scale-dependent estimates of niche overlap and environmental effects on two sister species of neotropical snakes. *Stud. Neotrop. Fauna E.*, in press.

- ANDREONE, F. & LUISELLI, L., 2000. Are there shared general patterns of specific diversity, abundance, and guild structure in snake communities of tropical forests of Madagascar and Continental Africa? *Rev. Ecol.* 55: 215–239.
- AVILA-PIRES, T.C.S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zool. Verh. Leiden* 299: 1-706.
- BASS, M.S., FINER, M., JENKINS, C.N., KREFT, H., CISNEROS-HEREDIA, D.F., McCracken, S.F., et al. 2010. Global conservation significance of Ecuador's Yasuní National Park. *Plos One* 5(1): e8767.
- BASTOS, T.X. 1972. O estado atual dos conhecimentos das condições climáticas da Amazônia brasileira. In IPEAN, Zoneamento agrícola da Amazônia. Belém, p. 68-122.
- BEHLING, H., ARZ, H.W., PÄTZOLD, J. & WEFER, G. 2000. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Sci. Rev.* 19:981-994.
- BERNARDE, P.S, ALBUQUERQUE, S., OLIVEIRA, T. & TURCI, L.C.B. 2012. Serpentes do estado de Rondônia, Brasil. *Biota Neotrop.* 12(3): 154-182.
- BERNARDE, P.S, ALBUQUERQUE, S., MIRANDA, D.B. & TURCI, L.C.B. 2013. Herpetofauna da floresta do baixo rio Moa em Cruzeiro do Sul, Acre - Brasil. *Biota Neotrop.* 13(1): 220-244.
- BICKFORD, D., HOWARD, S.D., NG, D.J.J. & SHERIDAN, J.A. 2010. Impacts of climate change on the amphibians and reptiles of southeast Asia. *Biodivers Conserv.* 19: 1043-1062.
- BISNETO, P.F. & KAEFER, I.L. 2019. Reproductive and feeding biology of the common lancehead *Bothrops atrox* (Serpentes, Viperidae) from central and southwestern Brazilian Amazonia. *Acta Amaz.* 49(2): 105-113.
- BLAIN, H-A., BAILON, S., CUENCA-BESCÓS, G., ARSUAGA, J.L., CASTRO, J.M.B.D. & CARBONELL E. 2009. Long-term climate record inferred from early-middle Pleistocene

amphibian and squamate reptile assemblages at the Gran Dolina Cave, Atapuerca, Spain. *J. Hum. Evol.* 56(1): 55-65.

BOUBLI, J.P., RIBAS, C., LYNCH ALFARO, J.W., ALFARO, M.E., DA SILVA, M.N., PINHO, G.M. & FARIAS, I.P. 2015. Spatial and temporal patterns of diversification on the Amazon: a test of the riverine hypothesis for all diurnal primates of Rio Negro and Rio Branco in Brazil. *Mol. Phylogenet. Evol.* 82: 400-412.

BROWN, K.S. 1987. Biogeography and evolution of neotropical butterflies. In Whitemore, T. & Prance, G. (eds.), *Biogeography and quaternary history in Tropical America*. Oxford Science Publications, p. 66-104.

CAVALHERI, H., BOTH, C. & MARTINS, M. 2015. The interplay between environmental filtering and spatial processes in structuring communities: the case of neotropical snake communities. *Plos One* 10: e0127959.

CHENG, H., SINHA, A., CRUZ, F.W., WANG, X., EDWARDS, R.L., d'HORTA, F.M., RIBAS, C.C., VUILLE, M., STOTT, L.D. & AULER, A.S. 2013. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nat. Commun.* 4: 1411.

Di COLA, V., CARDOZO, G., LANFRI, M., SCAVUZZO, C.M. & CHIARAVIGLIO, M., 2008. Modelling the distribution of the boid snakes, *Epicrates cenchria alvarezi* and *Boa constrictor occidentalis* in the gran Chaco (south America). *Amphibia-Reptilia* 29: 299–310.

DINIZ-FILHO, J.A., LOYOLA, R.D., RAIÁ, P., MOOERS, A.O. & BINI, L.M. Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. *Trends Ecol. Evol.* 28: 689-695.

DUELLMAN, W. E. 1990. Herpetofauna in neotropical rainforests: comparative composition, history, and resource use. In Gentry, A.H. (ed.), *Four neotropical forests*. New Haven: Yale University Press, p. 455-505.

DURSO, A.M., WILLSON, J.D. & WINNE, C.T. 2011. Needles in haystacks: Estimating detection probability and occupancy of rare and cryptic snakes. *Biol. Conserv.* 144: 1508-1515.

- ELITH, J., PHILLIPS, S.J., HASTIE, T., DUDÍK, M., CHEE, Y.E. & YATES, C.J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers. Distrib.* 17: 43-57.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. 1983. Serviço nacional de levantamento e classificação de solos. Levantamento de reconhecimento de média intensidade dos solos e avaliação da aptidão agrícola das terras do Pólo Tapajós. Rio de Janeiro, 284 p.
- ESQUERRE, D. & KEOGH, J.S. 2016 Parallel selective pressures drive convergent diversification of phenotypes in python and boas. *Ecol. Lett.* 19: 800- 809.
- FARR, T., ROSEN, P., CARO, E., CRIPPEN, R., DUREN, R., HENSLEY, S., KOBRICK, M., PALLER, M., RODRIGUEZ, E., ROTH, L., SEAL, D., SHAFFER, S., SHIMADA, J., UMLAND, J., WERNER, M., OSKIN, M., BURBANK, D. & ALSDORF, D. 2007. The shuttle radar topography mission. *Rev. Geophys.* 45: 1-33.
- FELDMAN, A., BAUER, A.M., CASTRO-HERRERA, F., CHIRIO, L., DAS, I. & DOAN, T.M. 2015. The geography of snake reproductive mode: a global analysis of the evolution of snake viviparity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24: 1433-1442.
- FERNANDES, A.M., WINK, M. & ALEIXO, A. 2012. Phylogeography of the chestnut-tailed antbird (*Myrmeciza hemimelaena*) clarifies the role of rivers in Amazonian biogeography. *J. Biogeogr.* 39:1524-1535.
- FICK, S.E. & HIJMANS, R.J. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37: 4302-4315.
- FIGUEROA, A., MCKELVY, A.D., GRISMER, L.L., BELL, C.D. & LAILVAUX S.P. 2016. A species-level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *Plos One* 11: e0161070.
- FOLEY, J.A., DeFRIES, R., ASNER, G.P., BARFORD, C., BONAN, G., CARPENTER, S.R., et al. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309: 570-574.

- FONSECA, W.L., SILVA, J.D., ABEGG, A. D., ROSA, C.M. & BERNARDE, P.S. 2019. Herpetofauna of Porto Walter and surrounding areas, southwest Amazonia, Brazil. *Herpetol. Notes* 12: 91-107.
- FOREST, F., CRANDALL, K.A., CHASE, M.W. & FAITH, D.P. 2015. Phylogeny, extinction and conservation: embracing uncertainties in a time of urgency. *Philos. Trans. Royal Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 370: 20140002.
- FRAGA, R., FERRÃO, M., STOW, A.J., MAGNUSSON, W.E. & LIMA, A.P. 2018. Different environmental gradients affect different measures of snake β -diversity in the Amazon rainforests. *PeerJ* 6: e5628.
- FRAGA, R., LIMA, A.P & MAGNUSSON, W.E. 2011. Mesoscale spatial ecology of a tropical snake assemblage: the width of riparian corridors in central Amazonia. *Herpetol. J.* 21: 51-57.
- FRAGA, R., LIMA, A.P., PRUDENTE, A.L.C. & MAGNUSSON, W.E. 2013a. Guia de cobras da região de Manaus, Amazônia central. Editora INPA, Manaus.
- FRAGA, R., MAGNUSSON, W.E., ABRAHÃO, C.R., SANAIOTTI, T. & LIMA, A.P. 2013b. Habitat selection by *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae) in central Amazonia, Brazil. *Copeia* 4: 684-690.
- FRAGA, R., STOW, A.J., MAGNUSSON, W.E. & LIMA, A.P. 2014. The costs of evaluating species densities and composition of snakes to assess development Impacts in Amazonia. *Plos one* 9(8): 1-9.
- FRANÇA, F.G.R. & ARAÚJO, A.F.B. 2006. The conservation status of snakes in central Brazil. *S. Am. J. Herpetol.* 1(1):25-36.
- FRANÇA, F.G.R. & VENÂNCIO, N.M. 2010. Reptiles and amphibians of a poorly known region in southwest Amazonia. *Biotemas* 23(3): 71-84.

- FRANÇA, D.P.F., FREITAS, M.A., RAMALHO, W.P. & BERNARDE, P.S. 2017. Diversidade local e influência da sazonalidade sobre taxocenoses de anfíbios e répteis na Reserva Extrativista Chico Mendes, Acre, Brasil. *Iheringia, Zool.* 107: e2017023.
- FRASER, R.H. & CURRIE, D.J. 1996. The species richness-energy hypothesis in a system where historical factors are thought to prevail: coral reefs. *Am. Nat.* 148: 138-159.
- GIBBS, H.L., SOVIC, M., AMAZONAS, D., CHALKIDIS, H., SALAZAR-VALENZUELA, D & MOURA-DA-SILVA, A.N. 2018. Recent lineage diversification in a venomous snake through dispersal across the Amazon River. *BioL. J. Linn. Soc.* 123(3): 651-665.
- GODINHO, M.B. & DA SILVA, C.F.R. 2018. The influence of riverine barriers, climate, and topography on the biogeographic regionalization of amazonian anurans. *Scientific Reports* 8: 3427.
- GOULDING, M., BARTHEM, R. & FERREIRA, E.J.G. 2003. *The Smithsonian Atlas of the Amazon*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- GRINNELL, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher (PDF). *The Auk.* 34 (4): 427-433.
- GRUNDLER, M.C. & RABOSKY, D.L. 2014 Trophic divergence despite morphological convergence in a continental radiation of snakes. *Proc. R. Soc. B* 281: 20140413.
- GUEDES, T.B., SAWAYA, R.J., ZIZKA, A., LAFFAN, S., FAURBY, S., PYRON, R.A., BÉRNILS, R.S., JANSEN, M., PASSOS, P., PRUDENTE, A.L.C., CISNEROS-HEREDIA, D.F., BRAZ, H.B., NOGUEIRA, C.C., ANTONELLI, A. & MEIRI, S. 2018. Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of neotropical snakes. *Global Ecol. Biogeogr.* 27: 14-21.
- GUISAN, A. & HOFER, U. 2003. Predicting reptile distributions at the mesoscale: relation to climate and topography. *J. Biogeogr.* 30: 1233-1243.
- GUISAN, A. & ZIMMERMANN, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135: 147-186.

- HAFFER, J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science* 165 (3889): 131-137.
- HAMDAN, B., PEREIRA, A.G., LOSS-OLIVEIRA, L., RÖDDER, D. & SCHRAG, C.G. 2017. Evolutionary analysis of *Chironius* snakes unveils cryptic diversity and provides clues to diversification in the Neotropics. *Mol. Phylogenet. Evol.* 116: 108-119.
- HANSEN, M.C., POTAPOV, P. V, MOORE, R., HANCHER, M., TURUBANOVA, S.A., TYUKAVINA, A., THAU, D., STEHMAN, S.V., GOETZ, S.J. & LOVELAND, T.R. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342: 850-853.
- HAUGASSEN, T. & PERES, C.A. 2005. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *J. Trop. Ecol.* 21: 133-145.
- HERNANDEZ, P.A., GRAHAM, C., MASTER, L.L., & ALBERT, D.L. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773-785.
- HEMSING, L.O. 2010. GIS-modelling of potential natural vegetation (PNV): a methodological case study from south-central Norway (Master's thesis). Norwegian University of Life Sciences, Norway, pp 8-13.
- HIJMANS, R.J., PHILLIPS, S., LEATHWICK, J., ELITH, J. & HIJMANS, M.R.J. 2017. Package 'dismo'. *Circles* 9(1):1-68.
- HOORN, C., WESSELINGH, F.P., ter STEEGE, H., BERMUDEZ, M.A., MORA, A., SEVINK, J., SANMARTÍN, I., SANCHEZ-MESEGUE, A., ANDERSON, C.L., FIGUEREIDO, J.P., JARAMILLO, C., RIFF, D., NEGRI, F.R., HOOGHMSTRA, H., LUNDBERG, J., STADLER, T., SARKINEN, T. & ANTONELLI, A. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330(6006): 927-931.
- KÉRY, M. 2002. Inferring the absence of a species-a case study of snakes. *J. Wildl. Manage.* 66: 330-338.

- KOTTEK, M., GRIESER, J., BECK, C., RUDOLF, B. & FRANZ, R. 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Z.* 15: 259-263.
- LOBO, J.M., JIMENEZ-VALVERDE, A. & REAL, R. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecol. Biogeogr.* 17: 145-151.
- LILLYWHITE, H.B. & HENDERSON, R.W. 1993. Behavioral and functional ecology of arboreal snakes. In *Snakes: Ecology and Behavior*, Seigel, R.A. & Collins, J.T. (eds.), New York: McGraw-Hill, p. 1–48.
- MADSEN, T. & SHINE, R. 2000. Rain, fish and snakes: climatically driven population dynamics of Arafura file snakes in tropical Australia. *Oecologia* 124: 208-215.
- MARITZ, B., PENNER, J., MARTINS, M., CRNOBRNJA-ISAILOVIĆ, J., SPEAR, S., ALENCAR, L.R.V., SIGALA-RODRIGUEZ, J., MESSENGER, K., CLARK, R.W., SOORAE, P., LUISELLI, L., JENKINS, C. & GREENE, H.W. 2016. Identifying global priorities for the conservation of vipers. *Biol. Conserv.* 204: 94-102.
- MARTINS, M., ARAÚJO, M.S., SAWAYA, R.J. & NUNES, R. 2001. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of neotropical pitvipers (*Bothrops*). *J. Zool.* 254: 529-538.
- MARTINS, M. & OLIVEIRA, M.E. 1998. Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonian, Brazil. *Herpetol. Nat. Hist.* 6: 78-150.
- MASSELLI, G.S., BRUCE, A.D., SANTOS, J.G., VINCENT, T. & KAEFER, I.L. 2019. Composition and ecology of a snake assemblage in an upland forest from Central Amazonia. *An. Acad. Bras. Cienc.* 91: e20190080.
- MAYAUX P., HOLMGREN, P., ACHARD, F., EVA, H.D., STIBIG, H.J. & BRANTHOMME, A. 2005. Tropical forest cover change in the 1990's and options for future monitoring. *Phil. Trans. B.* 360: 373-384.

- MONNET, A.C., JIGUET, F., MEYNARD, C.N., MOUILLOT, D., MOUQUET, N., THUILLER, T. & DEVICTOR, V. 2014. Asynchrony of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in birds. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23: 780-788.
- MORAES, L., PAVAN, D., BARROS, M. C. & RIBAS, C. 2016. Combined influence of riverine barriers and flooding gradient on biogeographical patterns of amphibians and squamates in south-eastern Amazonia. *J. Biogeogr.* 43: 2113-2124.
- MORATO, S.A.A., FERREIRA, G.N. & SCUPINO, M.R.C. 2018. Herpetofauna da Amazônia central: Estudos na FLONA de Saracá-Taquera. STCP Engenharia de Projetos Ltda., Porto Trombetas: MRN - Mineração Rio do Norte S.A., Curitiba, p.1-210.
- MORENO-RUEDA, G., PLEGUEZUELOS, J.M. & ALAMINOS, E. 2009. Climate warming and activity period extension in the Mediterranean snake *Malpolon monspessulanus*. *Clim Change* 92: 235-242.
- MULLIN, S.J., SEIGEL, R.A. 2009. Snakes: Ecology and Conservation. Comstock Publishing, Associates, Cornell University Press, New York.
- MUSCARELLA, R., GALANTE, P.J., SOLEY-GUARDIA, M., BORIA, R.A., KASS, J.M., URIARTE, M., & ANDERSON, R.P. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods Ecol. Evol.* 5: 1198-1205.
- NORI, J., CARRASCO, P.A. & LEYNAUD, G.C. 2013. Venomous snakes and climate change: Ophidism as a dynamic problem. *Clim Change*.122: 67–80.
- OLIVEIRA, M.E. & MARTINS, M. 2001. When and where to find a pitviper: activity patterns and habitat use of the lancehead, *Bothrops atrox*, in central Amazonia, Brazil. *Herpetol. Nat. Hist.* 8(2): 101-110.
- OLIVEIRA, U., VASCONCELOS, M.F. & SANTOS, A.J. 2017. Biogeography of Amazon birds: rivers limit species composition, but not areas of endemismo. *Sci. Rep.* 7: 2992.

- PANTOJA, D. L. & DE FRAGA, R. 2012 Herpetofauna of the Reserva extrativista do Rio Gregório, Juruá Basin, southwest Amazonia, Brazil. *Check List* 8(3): 360-374.
- PARKER, W.S. & M.V. PLUMMER. 1987. Population ecology. In Seigel, R.S., Collins, J.T. & Novak, S.S. (eds.), *Snakes: ecology and evolutionary biology*. New York, MacMillan Publish Co, p. 253-301.
- PARROTA, J.A., FRANCIS, J.K. & ALMEIDA, R.R. 1995. *Trees of the Tapajós: a photographic field guide*. Río Piedras: USDA; Forest Service; International Institute of Tropical Forestry.
- PEEL, M.C., FINLAYSON, B.L. & McMAHON, T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 11: 1633–1644.
- PENMAN, T.D., PIKE, D.A., WEBB, J.K. & SHINE, R. 2010. Predicting the impact of climate change on Australia's most endangered snake, *Hoplocephalus bungaroides*. *Divers. Distrib.* 16: 109-118.
- PETERSON, A.T., PAPES, M., & EATON, M. 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: A comparison of GARP and MaxEnt. *Ecography* 30: 550-560.
- PHILLIPS, S.J., ANDERSON, R.P. & SCHAPIRE, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Model.* 190:31-259.
- PLATNICK, N. I. 1991. On areas of endemism. *Aust. Syst. Bot.* 4:(unnumbered).
- PIATTI, L., ROSAUER, D.F., NOGUEIRA, C.C, STRUSSMANN, C., FERREIRA, V.L. & MARTINS, M. 2019. Snake diversity in floodplains of central South America: Is flood pulse the principal driver? *Acta Oecol.* 97: 34-41.
- PHILLIPS, S.J., DUDÍK, M., ELITH, J., GRAHAM H., C., LEHMAN, A., LEATHWICK, J., & FERRIER, S. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecol. Appl.* 19(1): 181-197.

PRANCE, G. 1989. Phylogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae, and Lecythydaceae. *Acta Amazon.* 3: 5-28.

PRUDENTE, A.L.C., SARMENTO, J.F.M., AVILA-PIRES, T.C.S., MASCHIO, G. & STURARO, M.J. 2018. How much do we know about the diversity of Squamata (Reptilia) in the most degraded region of Amazonia? *South Am. J. Herpetol.* 13(2): 117-130.

PRUDENTE, A.L.C., RAMOS, L., SILVA, T., SARMENTO, J., DOURADO, A., SILVA, F., ALMEIDA, P., SANTOS, C. & SOUSA, M. 2019. Dataset from the Snakes (Serpentes, Reptiles) collection of the Museu Paraense Emílio Goeldi, Pará, Brazil. *Biodiversity Data Journal* 7: e34013.

PUENTE-ROLÓN, A. & BIRD-PICÓ, F. 2004. Foraging behavior, home range, movements and activity patterns of *Epicrates inornatus* (Boidae) at Mata de Plátano Reserve in Arecibo, Puerto Rico. *Caribb. J. Sci.* 40(3): 343-352.

R CORE TEAM. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

RADAMBRASIL. 1976. Santarém, geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro: Ministério de Minas e Energia do Brasil.

RADAMBRASIL 1977. Folha SA.19 Içá; geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, DNPM - Ministério das Minas e Energia.

RANGEL, T.F., COLWELL, R.K., GRAVES, G.R., FUČÍKOVÁ, K., RAHBEK, C. & DINIZ-FILHO, J.A. 2015. Phylogenetic uncertainty revisited: Implications for ecological analyses. *Evolution* 69: 1301-1312.

READING C.J., LUISELLI, L.M., AKANI, G.C., BONNET, X., AMORI, G., BALLOUARD, J.M., FILIPPI, E., NAULLEAU, G., PEARSON, D. & RUGIERO, L. 2016. Are snake populations in widespread decline? *Biol Lett.* 6: 777-780.

REDDING, D.W., MAZEL, F. & MOOERS, A.O. 2014. Measuring evolutionary isolation for conservation. *Plos One* 9: e113490.

RIBAS, C.C., ALEIXO, A., NOGUEIRA, A.C.R., MIYAKI, C.Y. & CRACRAFT, J. 2012. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *P. Roy. Soc. Bio. Sci.* 279(1729): 68-689.

RITTER, C.D., ZIZKA, A., BARNES, C., NILSSON, R.H., ROGER, F. & ANTONELLI, A. 2018. Locality or habitat? Exploring predictors of biodiversity in Amazonia. *Ecography* 41: e1-e13.

ROCHA, D.G. & KAEFER, I.L. 2019. What has become of the refugia hypothesis to explain biological diversity in Amazonia? *Ecol. Evol.*9(7): 4302-4309.

RODRIGUES, G.M., MASCHIO, G.F. & PRUDENTE, A.L.C. 2016. Snake assemblages of Marajó Island, Pará state, Brazil. *Zoologia* 33(1): e20150020.

RON, S. 2000. Biogeographic area relationships of lowland neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biol. J. Linn. Soc.* 2000(71): 379-402.

SANTOS, X., BRITO, J.C., SILLERO, N., et al. 2006. Inferring habitat-suitability areas with ecological modelling techniques and GIS: a contribution to assess the conservation status of *Vipera latastei*. *Biol. Conserv.* 130: 416-425.

SANTOS-COSTA, M.C., MASCHIO, G.F. & PRUDENTE, A.L.C. 2015. Natural history of snakes from Floresta Nacional de Caxiuanã, eastern Amazonia, Brazil. *Herpetol. Notes* 8: 69-98.

SHINE, R. & MADSEN, T. 1997. Prey abundance and predator reproduction: rats and phytons on a tropical Australian floodplain. *Ecology* 78: 1078-1086.

SILVA, A.E.P., ANGELIS, C.F., MACHADO, L.A.T. & WAICHMAN, A.V. 2008. Influência da precipitação na qualidade da água do Rio Purus. *Acta Amazon.* 38(4): 733-742.

da SILVA, J. M. C.; RYLANDS, A. B.; FONSECA, G. A. B. 2005. O destino das áreas de endemismo da Amazônia. *Megadiversidade* 1(1): 124-131.

SILVA, J.M.C. & BATES J. M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience* 52: 225-234.

SMITH, B.T., MCCORMACK, J.E., CUERVO, A.M., HICKERSON, M.J., ALEIXO, A., CADENA, C.D., PÉREZ-EMÁN, J., BURNEY, C.W., XIE, X., HARVEY, M.G., FAIRCLOTH, B.C., GLENN, T.C., DERRYBERRY, E.P., PREJEAN, J., FIELDS, S. & BRUMFIELD, R.T. 2014. The drivers of tropical speciation. *Nature* 515: 406-409.

ter STEEGE, H., PITMAN, N.C.A., PHILLIPS, O.L., CHAVE, J., SABATIER D., et al. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444-447.

STEEN, D.A. 2010. Snakes in the grass: Secretive natural histories defy both conventional and progressive statistics. *Herpetol. Conserv. Bio.* 5: 183-188.

TEIXEIRA, C.C., MONTAG, L.F.A. & SANTOS-COSTA, M.C. 2017. Diet composition and foraging habitat use by three species of water snakes, *Helicops* Wagler, 1830, (Serpentes: Dipsadidae) in eastern Brazilian Amazonia. *J. Herpetol.* 51(2): 215-222.

TERBORGH, J.W., ROBINSON, S.K., PARKER, T.A. III, MUNN, C.A. & PIERPONT, N. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecol. Monogr.* 60: 213-238.

TERRIBILE, L.C., FEITOSA, D.T., PIRES, M.G., DE ALMEIDA, P.C.R., DE OLIVEIRA, G., DINIZ-FILHO, J.A.F., et al. 2018. Reducing Wallacean shortfalls for the coral snakes of the *Micrurus lemniscatus* species complex: Present and future distributions under a changing climate. *Plos One* 13(11): e0205164.

TINGLEY, R., MEIRI, S. & CHAPPLE, D.G. 2016. Addressing knowledge gaps in reptile conservation. *Biol. Conserv.* 204: 1-5.

TRABUCCO, A. & ZOMER, R. 2009. Global aridity index and global potential evapotranspiration geospatial database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Disponível em: <http://csi.cgiar.org/aridity/>.

VAZ-SILVA, W., OLIVEIRA, R.M., GONZAGA, A.F.N., PINTO, K.C., POLI, F.C., BILCE, T.M., PENHACEK, M., WRONSLI, L., MARTINS, J.X., JUNQUEIRA, T.G., CESCO, L.C.C., GUIMARÃES, V.Y. & PINHEIRO, R.D. 2015. Contributions to the knowledge of amphibians and reptiles from Volta Grande do Xingu, northern Brazil. *Braz. J. Biol.* 75(3): 205-218.

VANZOLINI, P.E. & WILLIAMS, E.E. 1970. South American anoles: Geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia* 19: 1-298.

WALLACE, A. R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *P. Zool. Soc. Lond.* 20: 107-110.

WARREN, D.L. & SEIFERT, S.N. 2011. Ecological niche modeling in MaxEnt: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecol. Appl.* 21: 335-342.

WILEY, E.O. 1988. Vicariance biogeography. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 513-542.

WHITTAKER, R.J., ARAÚJO, M.B., JEPSON, P., LADLE, R.J., WATSON, J.E.M. & WILLIS, K.J. 2005. Conservation biogeography: assessment and prospect. *Divers. Distrib.* 11: 3-23.

WU, J. 2016. Detecting and attributing the effects of climate change on the distributions of snake species over the past 50 years. *Environ Manage. Springer US* 57: 207-219.

ZANELLA, N. & CECHIN, S.Z. 2009. Influência dos fatores abióticos e da disponibilidade de presas sobre comunidade de serpentes do Planalto Médio do Rio Grande do Sul. *Iheringia Ser. Zool.* 99: 111-114.

Material Suplementar

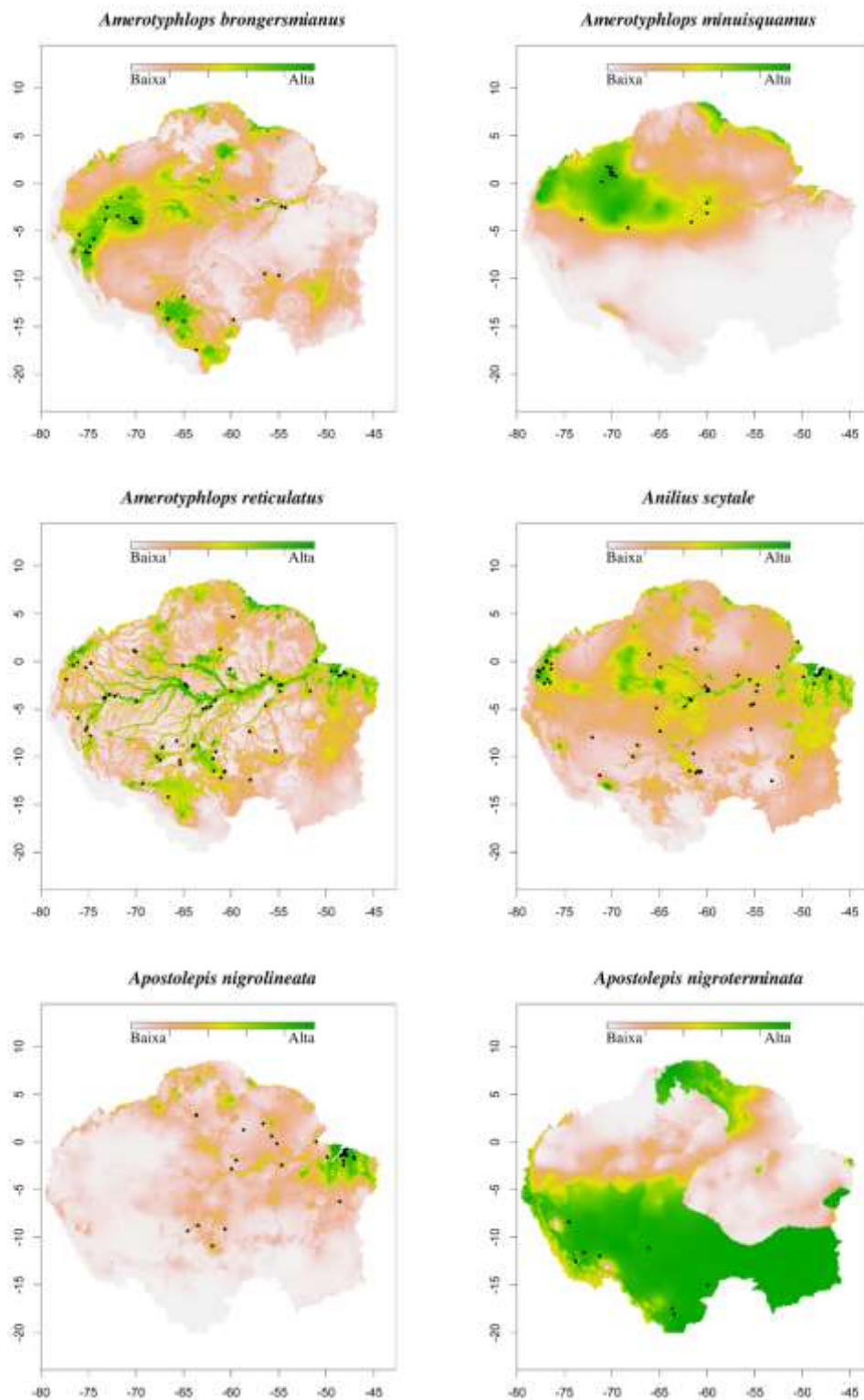


Figura S1: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Amerotyphlops brongersmianus*, *Amerotyphlops minuisquamus*, *Amerotyphlops reticulatus*, *Anilius scytale*, *Apostolepis nigrolineata* e *Apostolepis nigroterminata*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

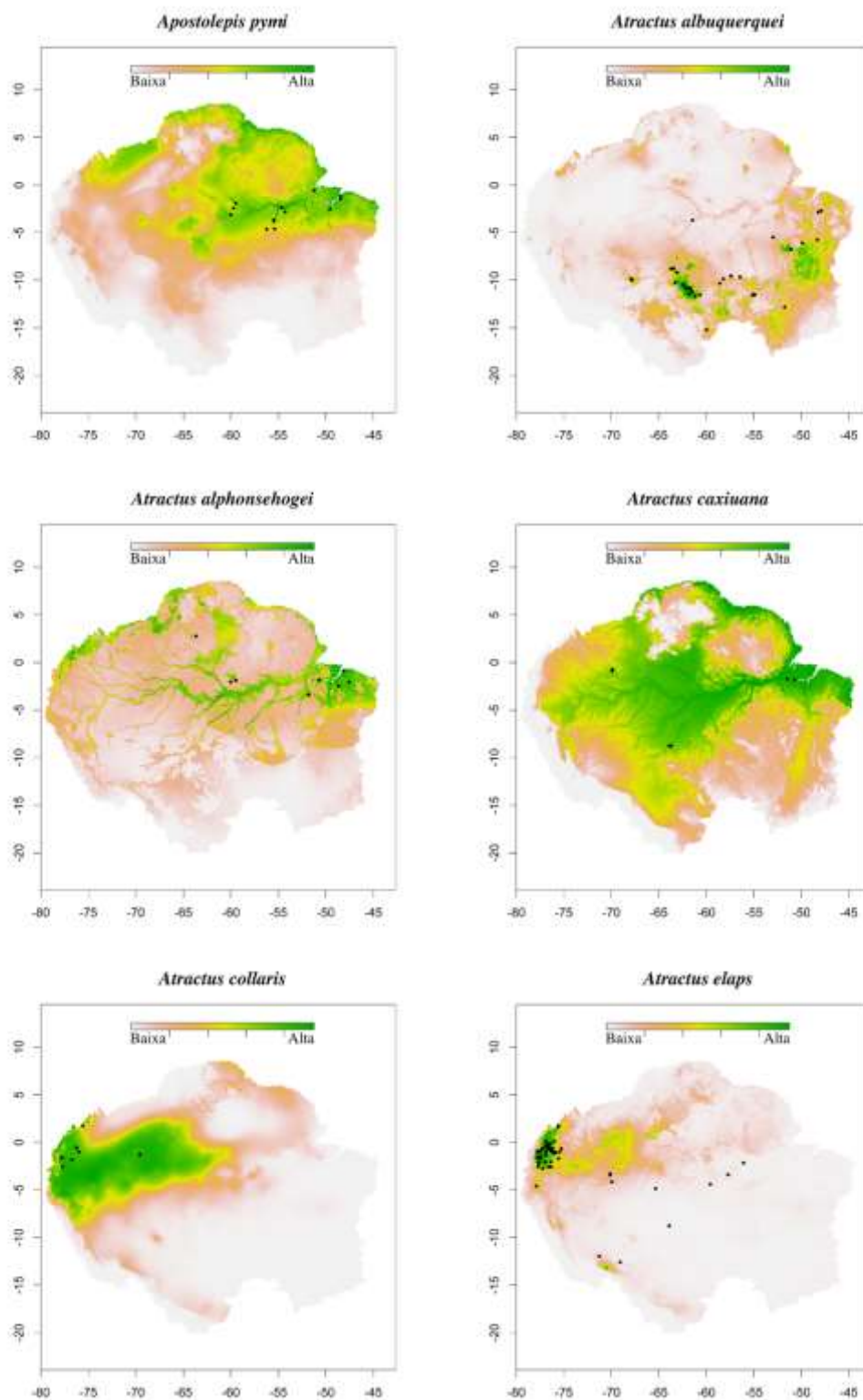


Figura S2: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Apostolepis pymi*, *Atractus albuquerquei*, *Atractus alphonsehoegi*, *Atractus caxiuana*, *Atractus collaris* e *Atractus elaps*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

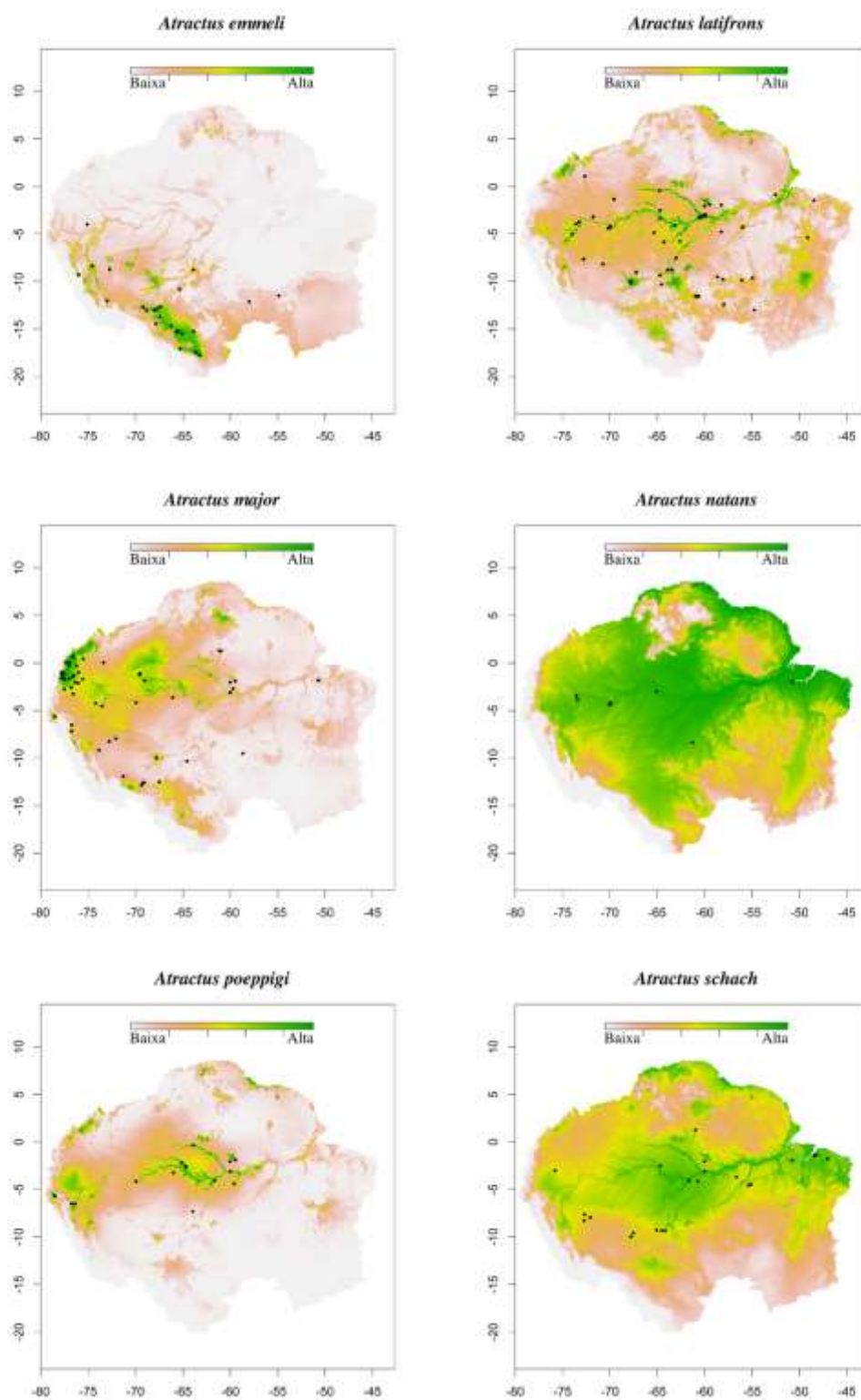


Figura S3: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Atractus emmeli*, *Atractus latifrons*, *Atractus major*, *Atractus natans*, *Atractus poeppigi* e *Atractus schach*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

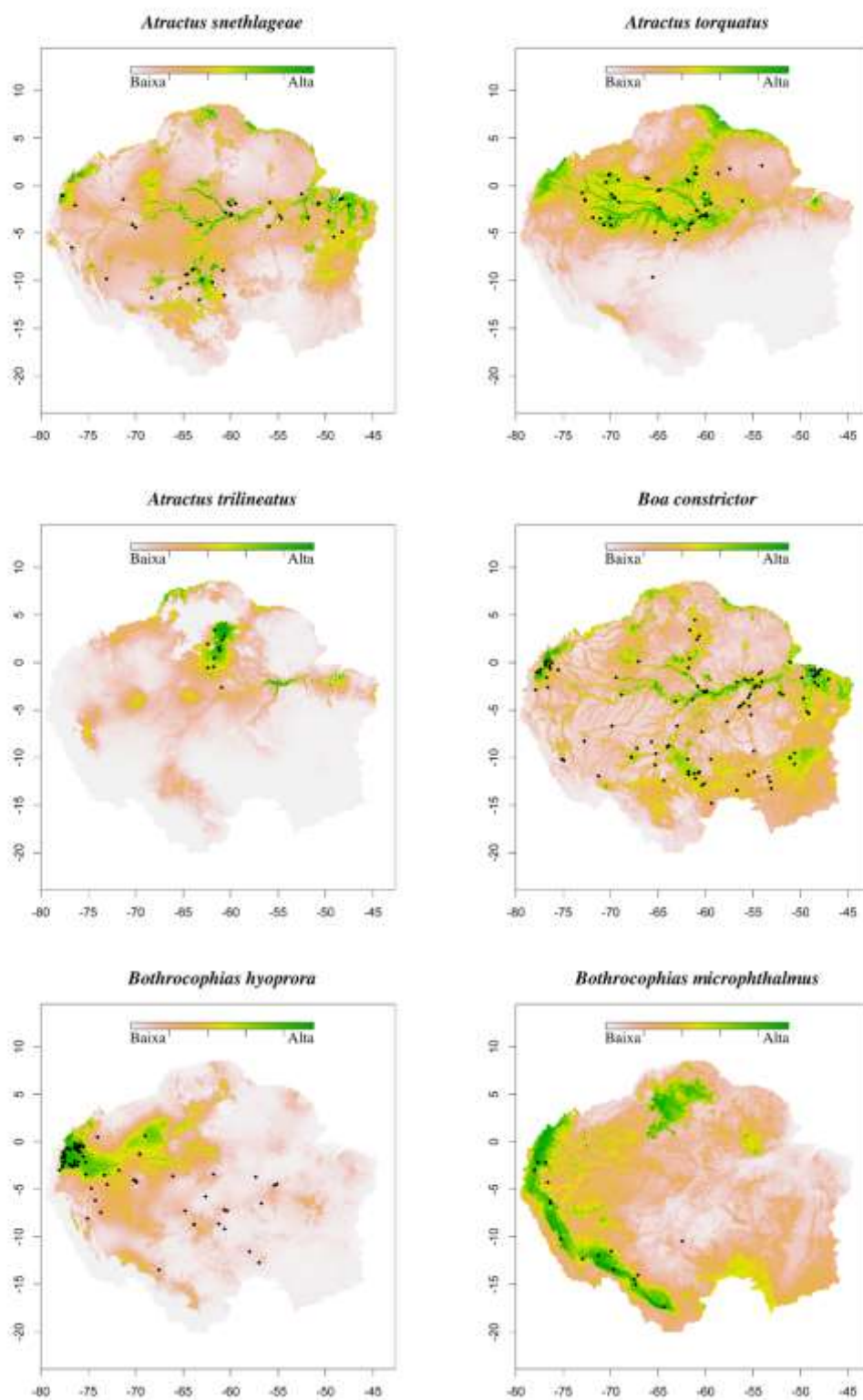


Figura S4: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Atractus snethlageae*, *Atractus torquatus*, *Atractus trilineatus*, *Boa constrictor*, *Bothrocophias hyoprora* e *Bothrocophias*

microphthalmus. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

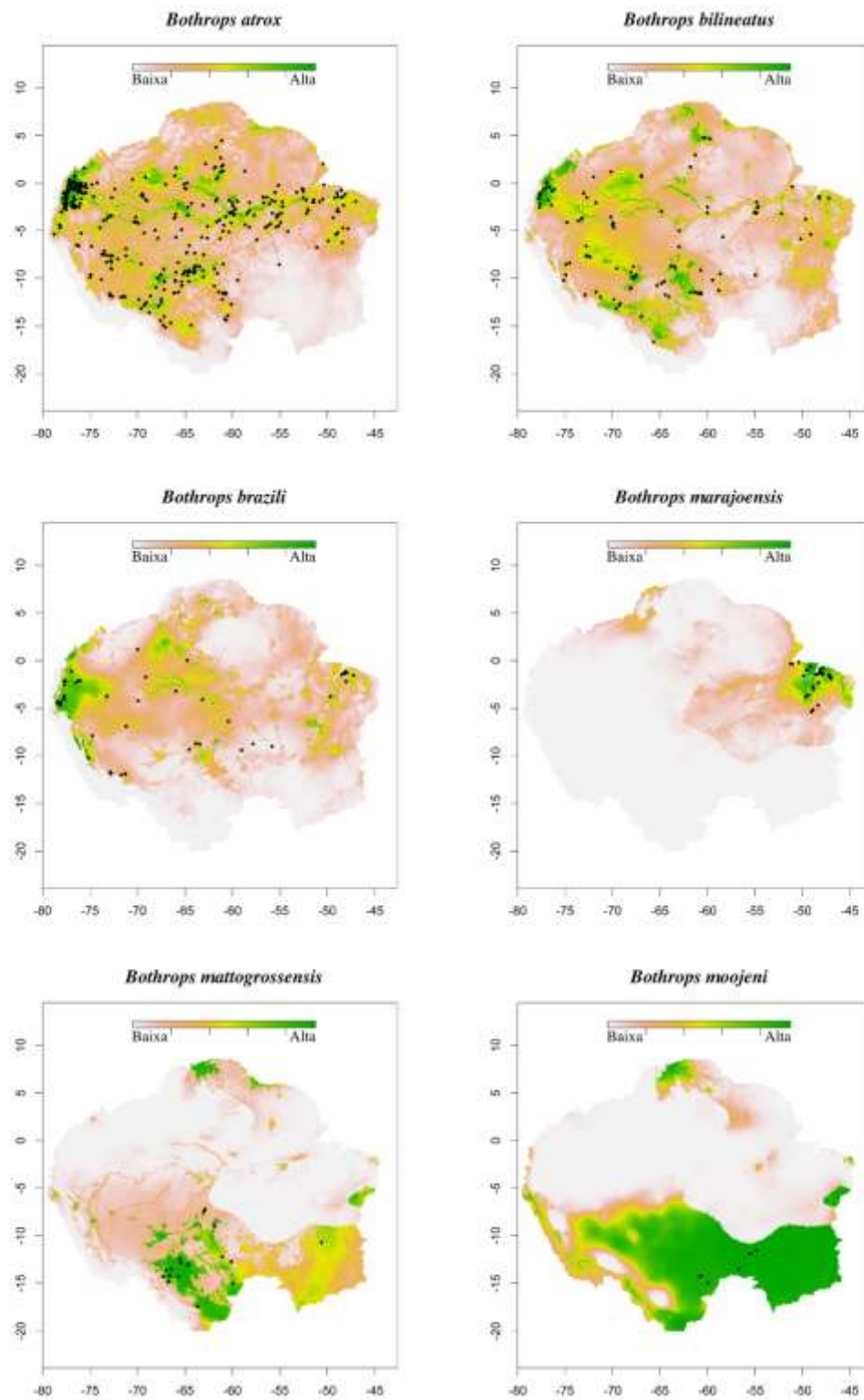


Figura S5: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Bothrops atrox*, *Bothrops bilineatus*, *Bothrops brazili*, *Bothrops marajoensis*, *Bothrops mattogrossensis* e *Bothrops moojeni*. Áreas

brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

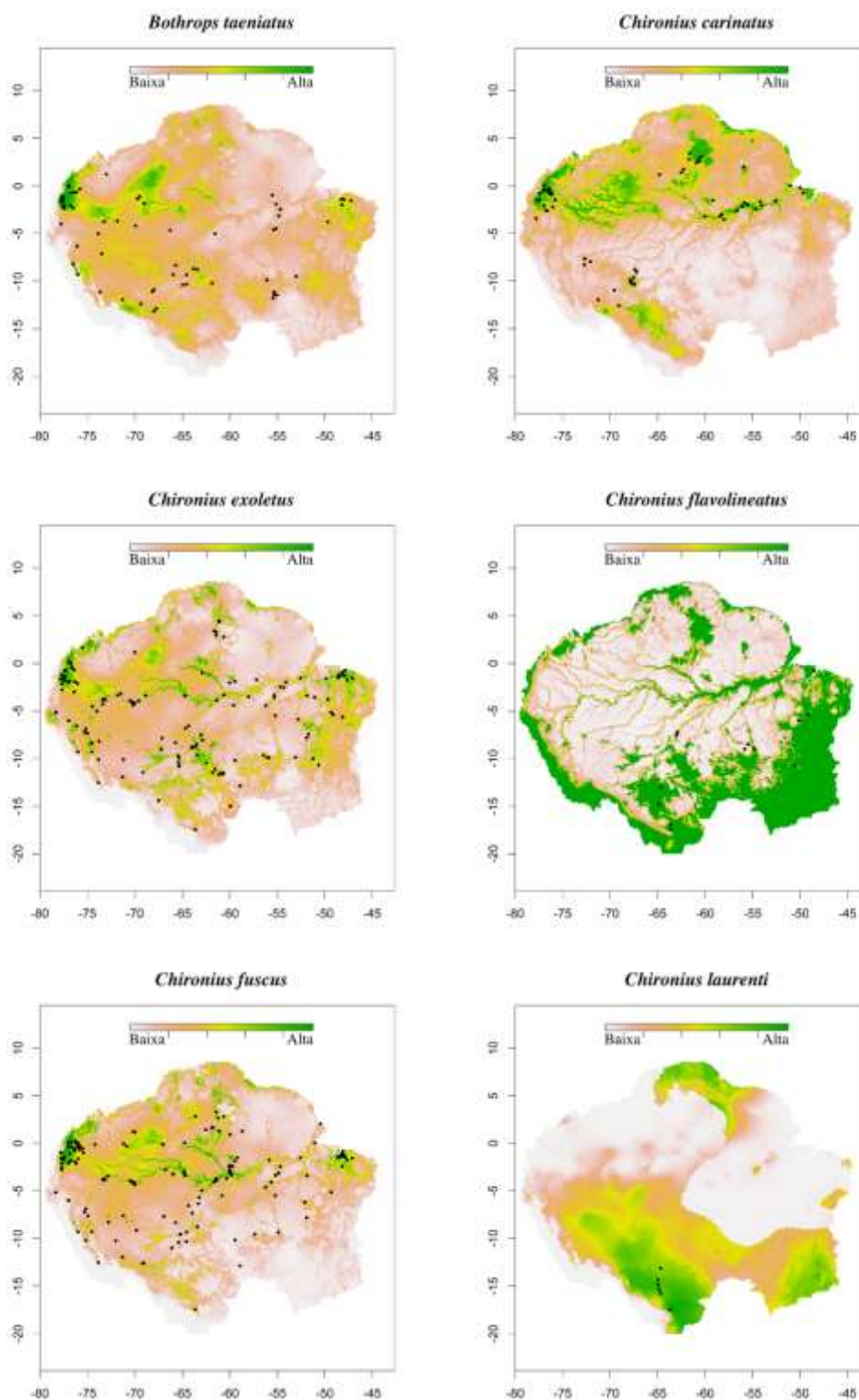


Figura S6: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Bothrops taeniatus*, *Chironius carinatus*, *Chironius exoletus*, *Chironius flavolineatus*, *Chironius fuscus* e *Chironius laurenti*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

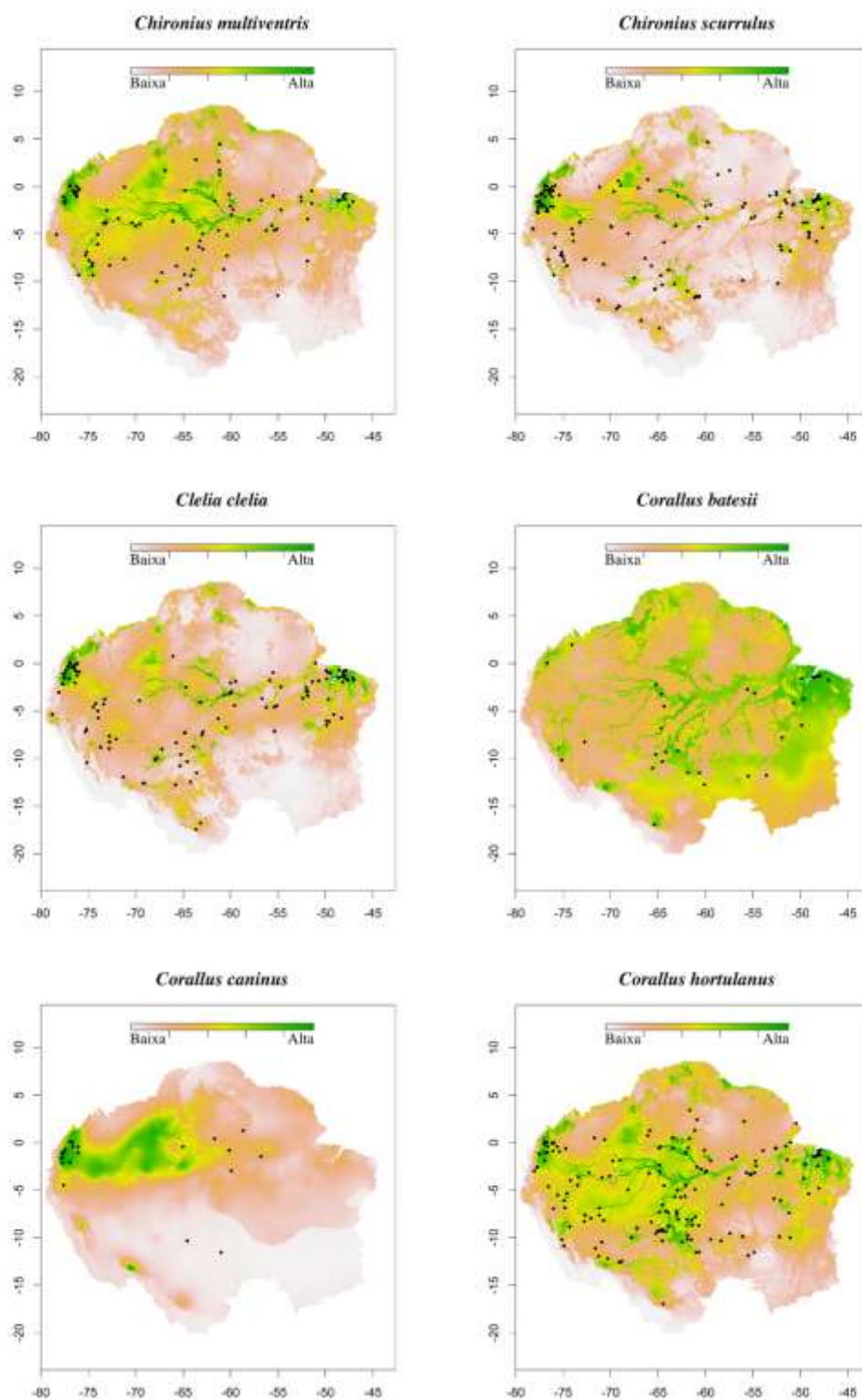


Figura S7: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Chironius multiventris*, *Chironius scurrulus*, *Clelia clelia*, *Corallus batesii*, *Corallus caninus* e *Corallus hortulanus*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

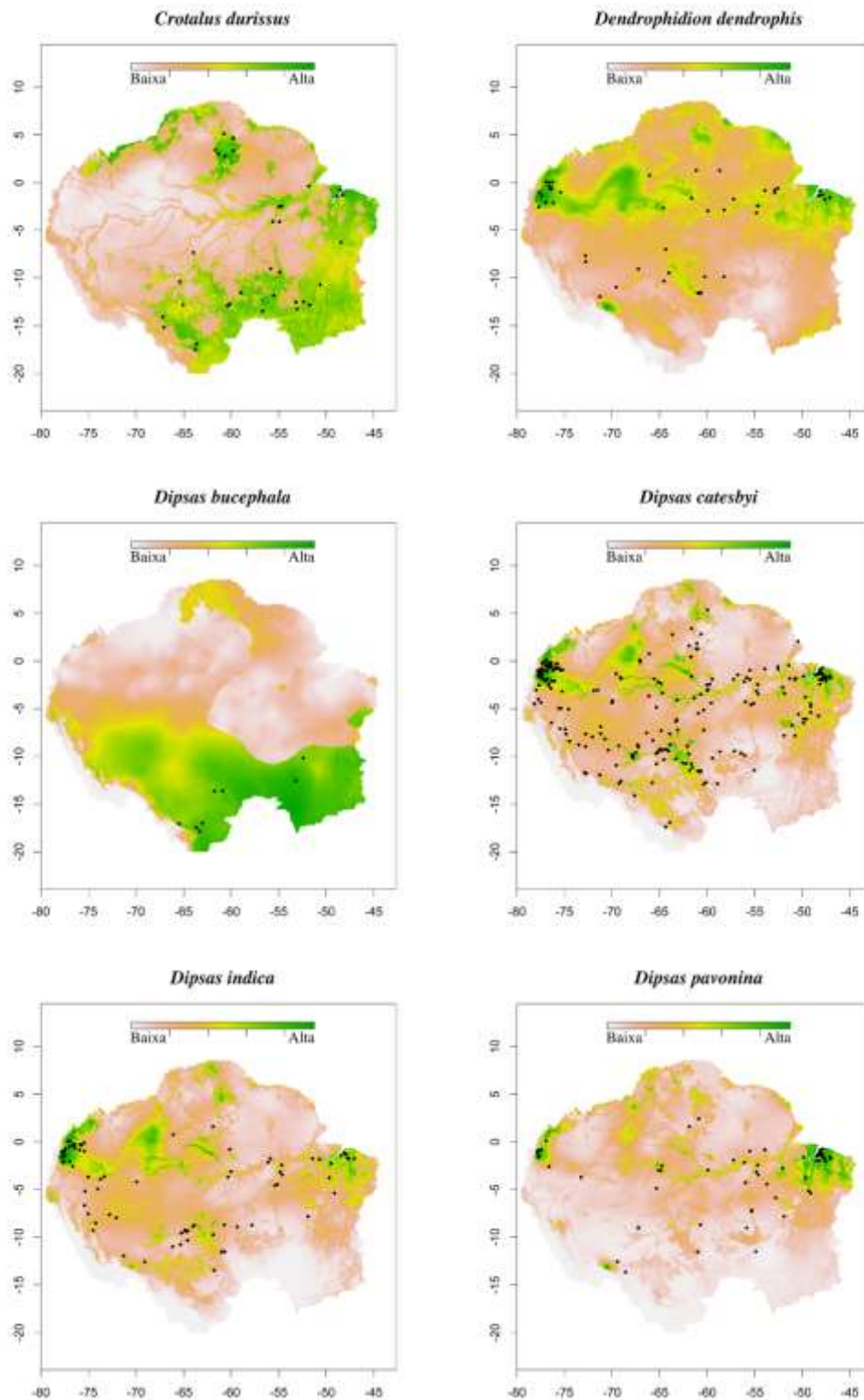


Figura S8: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Crotalus durissus*, *Dendrophidion dendrophis*, *Dipsas bucéfala*, *Dipsas catesbyi*, *Dipsas indica* e *Dipsas pavonina*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

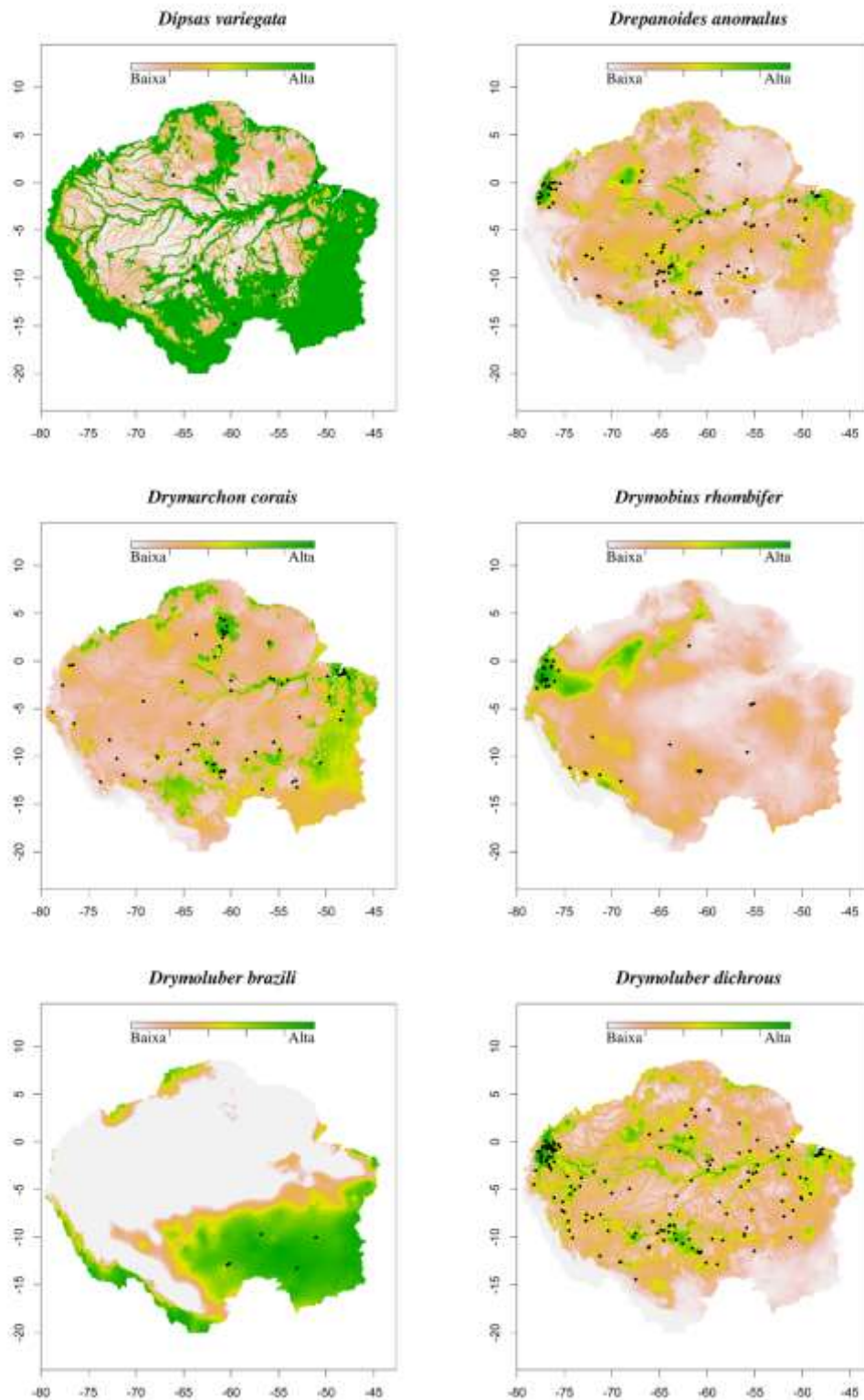


Figura S9: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Dipsas variegata*, *Drepanoides anomalus*, *Drymarchon corais*, *Drymobius rhombifer*, *Drymoluber brazili* e *Drymoluber dichrous*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

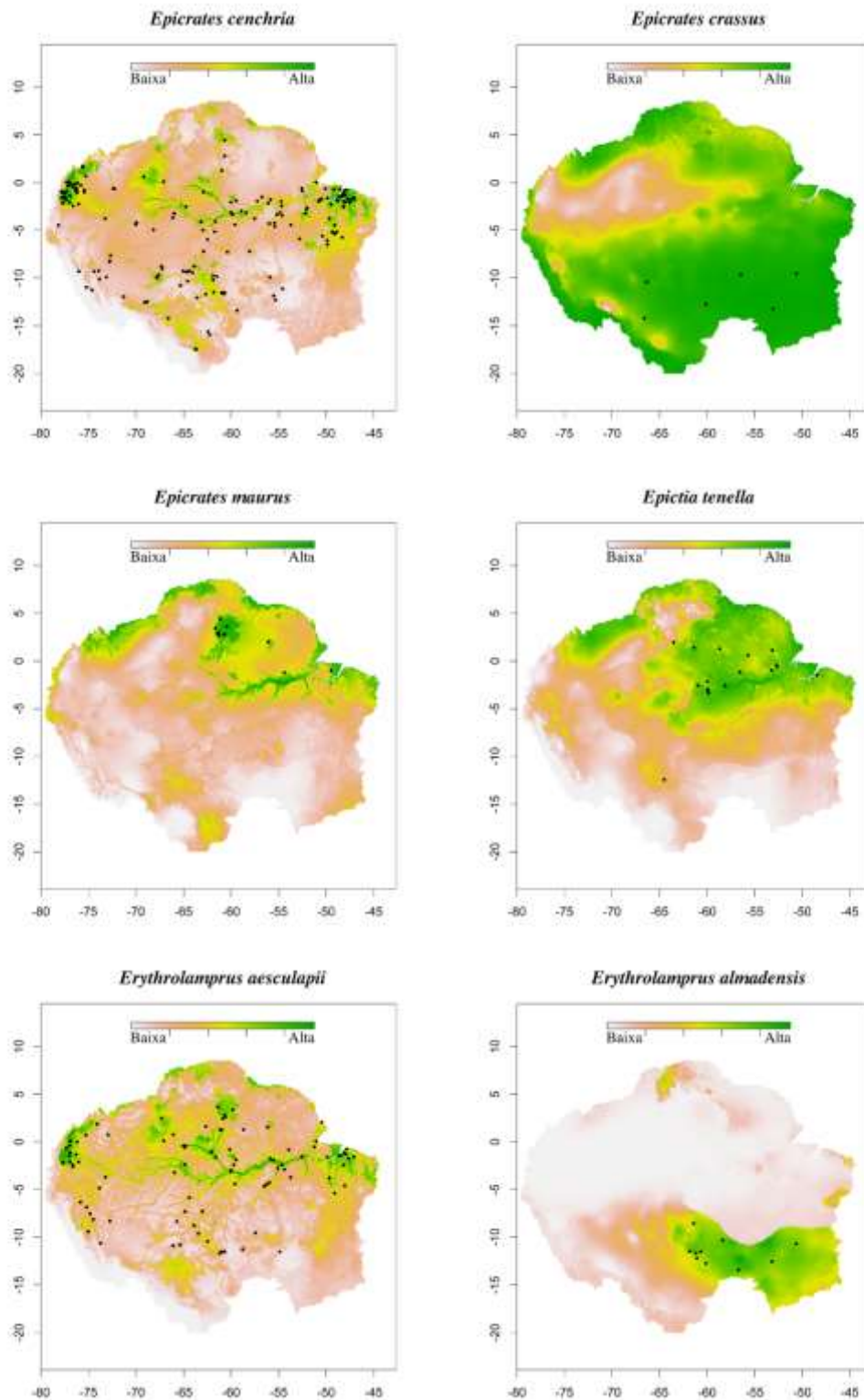


Figura S10: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Epicrates cenchria*, *Epicrates crassus*, *Epicrates maurus*, *Epicitia tenella*, *Erythrolamprus aesculapii* e *Erythrolamprus almadensis*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

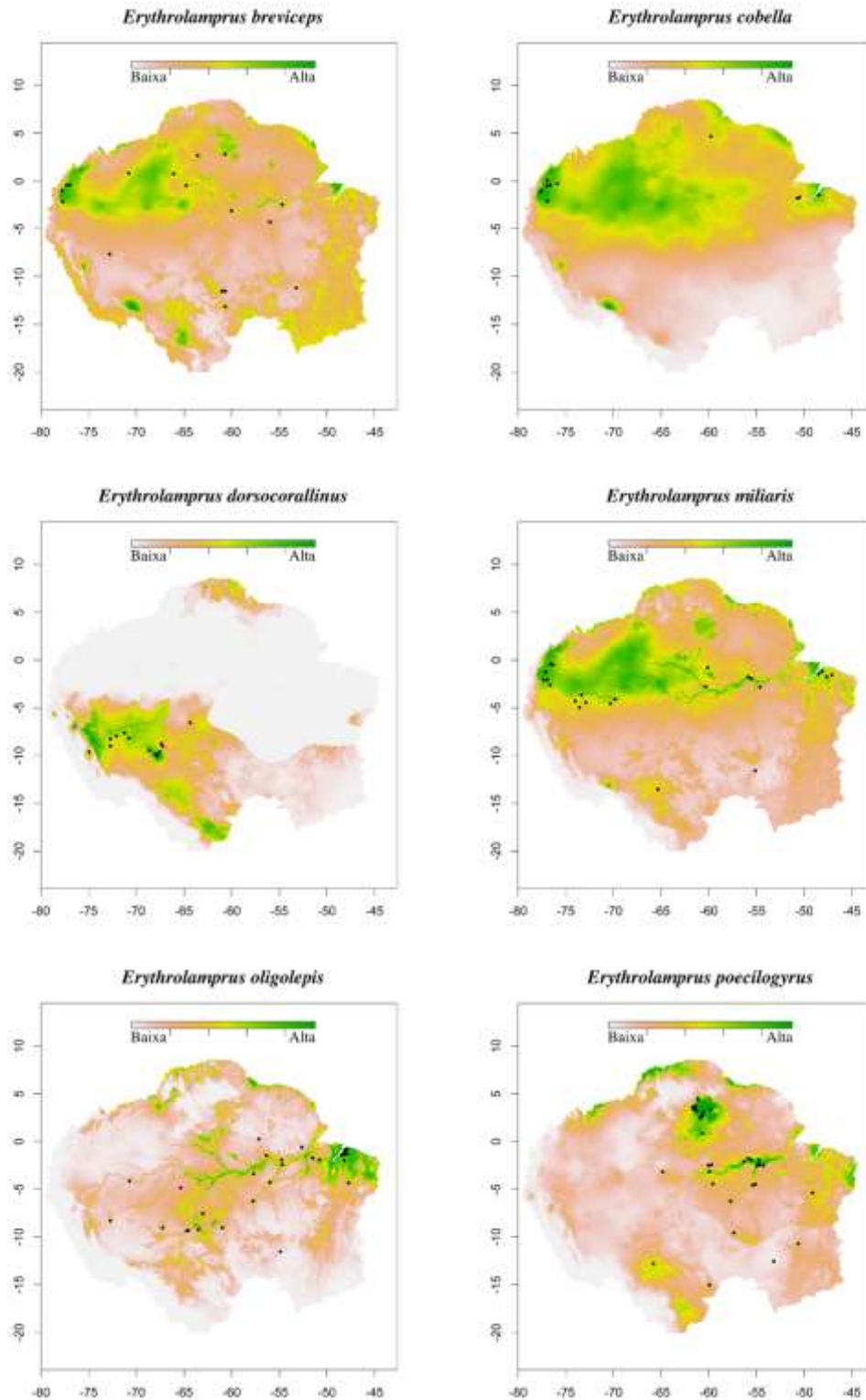


Figura S11: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Erythrolamprus breviceps*, *Erythrolamprus cobella*, *Erythrolamprus dorsocorallinus*, *Erythrolamprus miliaris*, *Erythrolamprus oligolepis* e *Erythrolamprus poecilogyrus*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

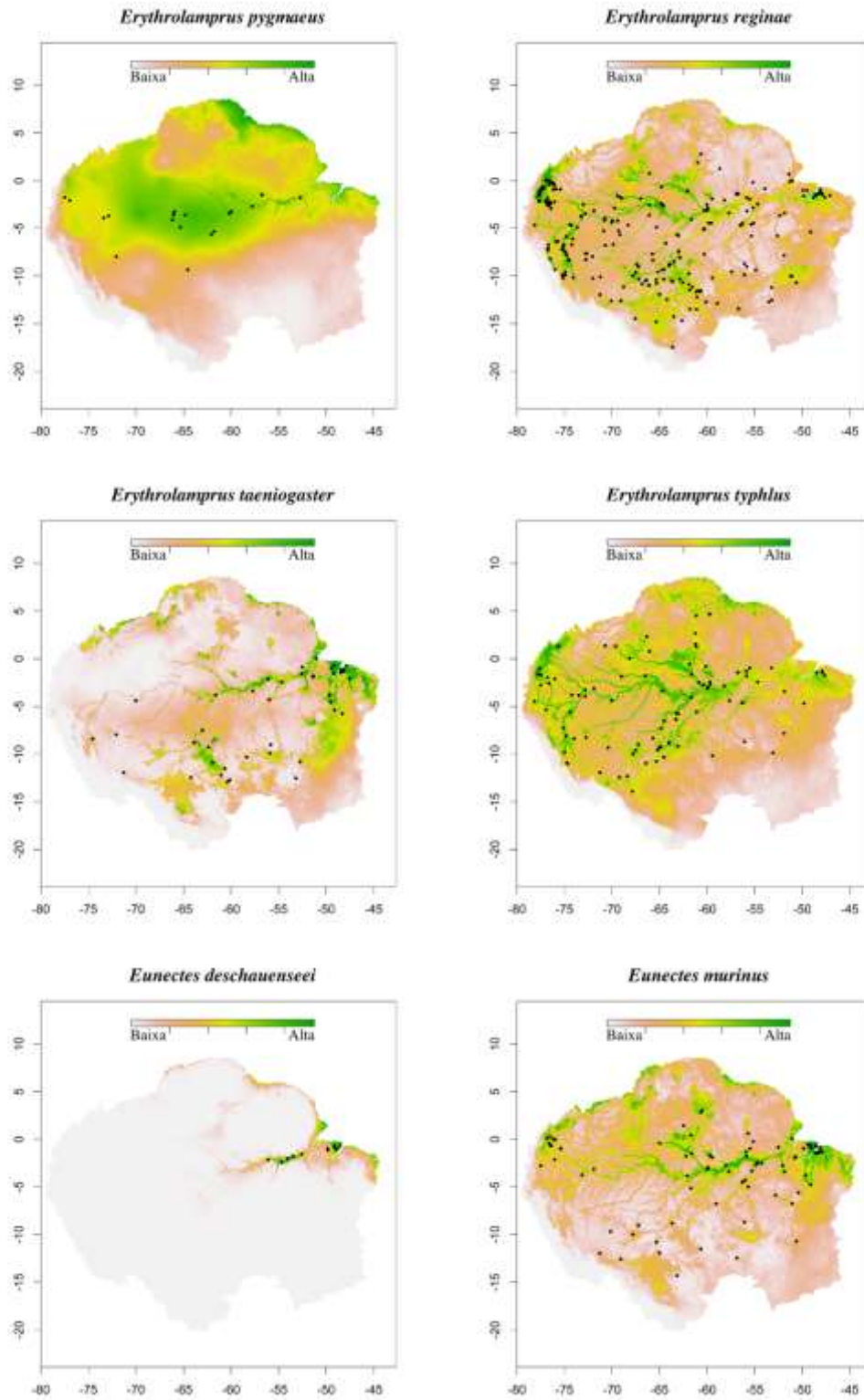


Figura S12: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Erythrolamprus pygmaeus*, *Erythrolamprus reginae*, *Erythrolamprus taeniogaster*, *Erythrolamprus typhlus*, *Eunectes deschauenseei* e *Eunectes murinus*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

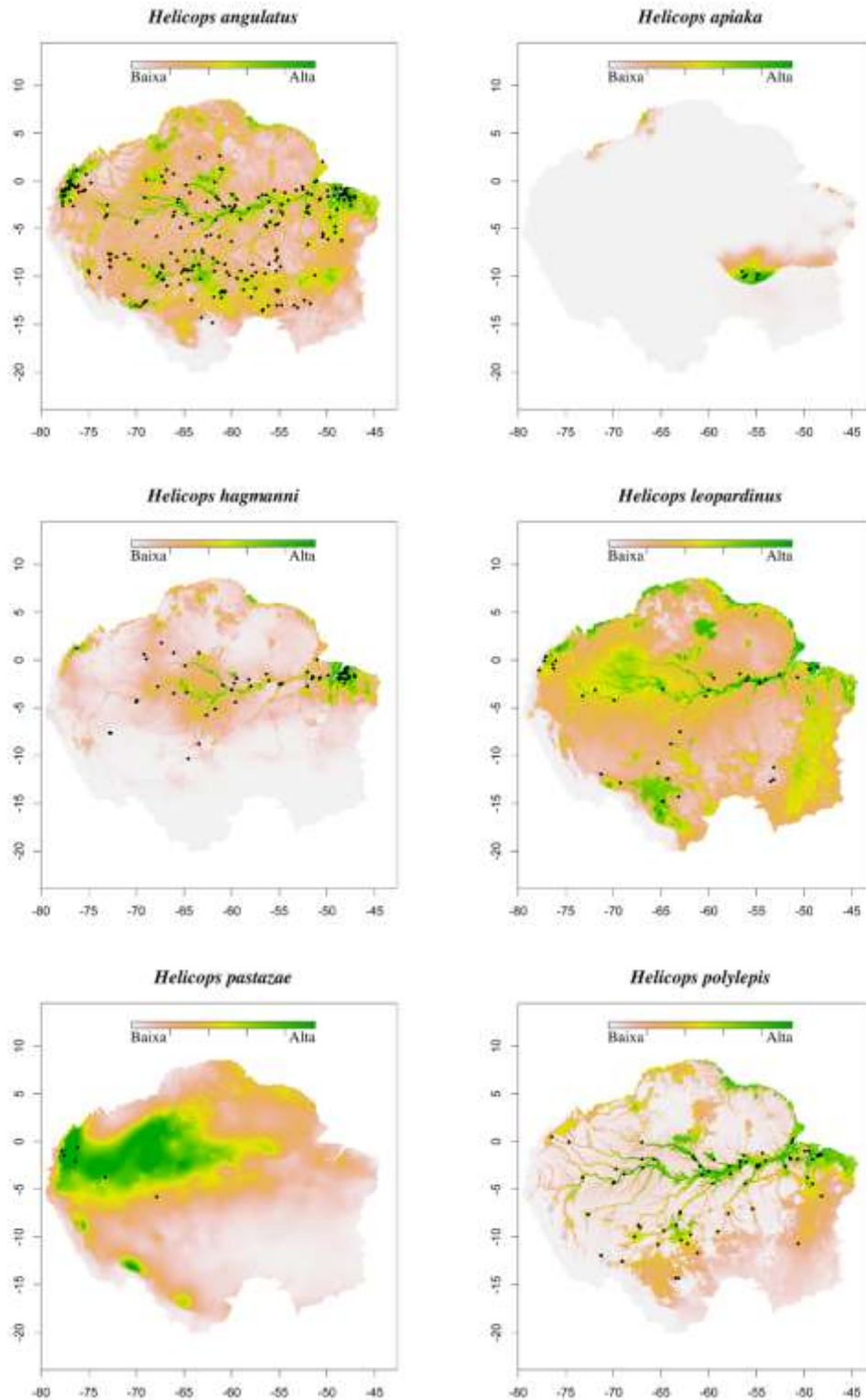


Figura S13: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Helicops angulatus*, *Helicops apiaka*, *Helicops hagmanni*, *Helicops leopardinus*, *Helicops trivittatus*, *Helicosp pastazae* e *Helicosp polylepis*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

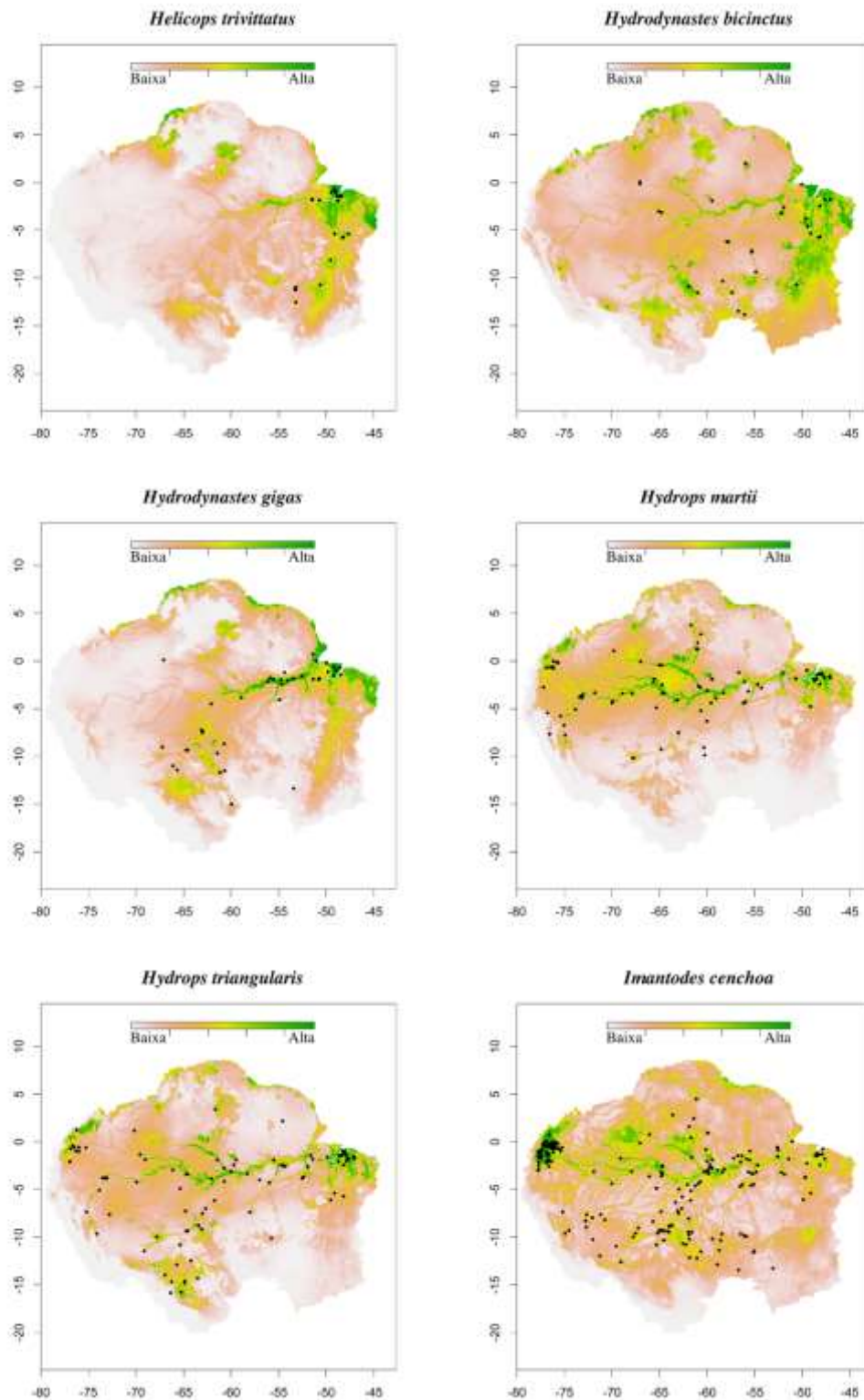


Figura S14: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Helicops trivittatus*, *Hydrodynastes bicinctus*, *Hydrodynastes gigas*, *Hydrops martii*, *Hydrops triangularis* e *Imantodes cenchoa*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

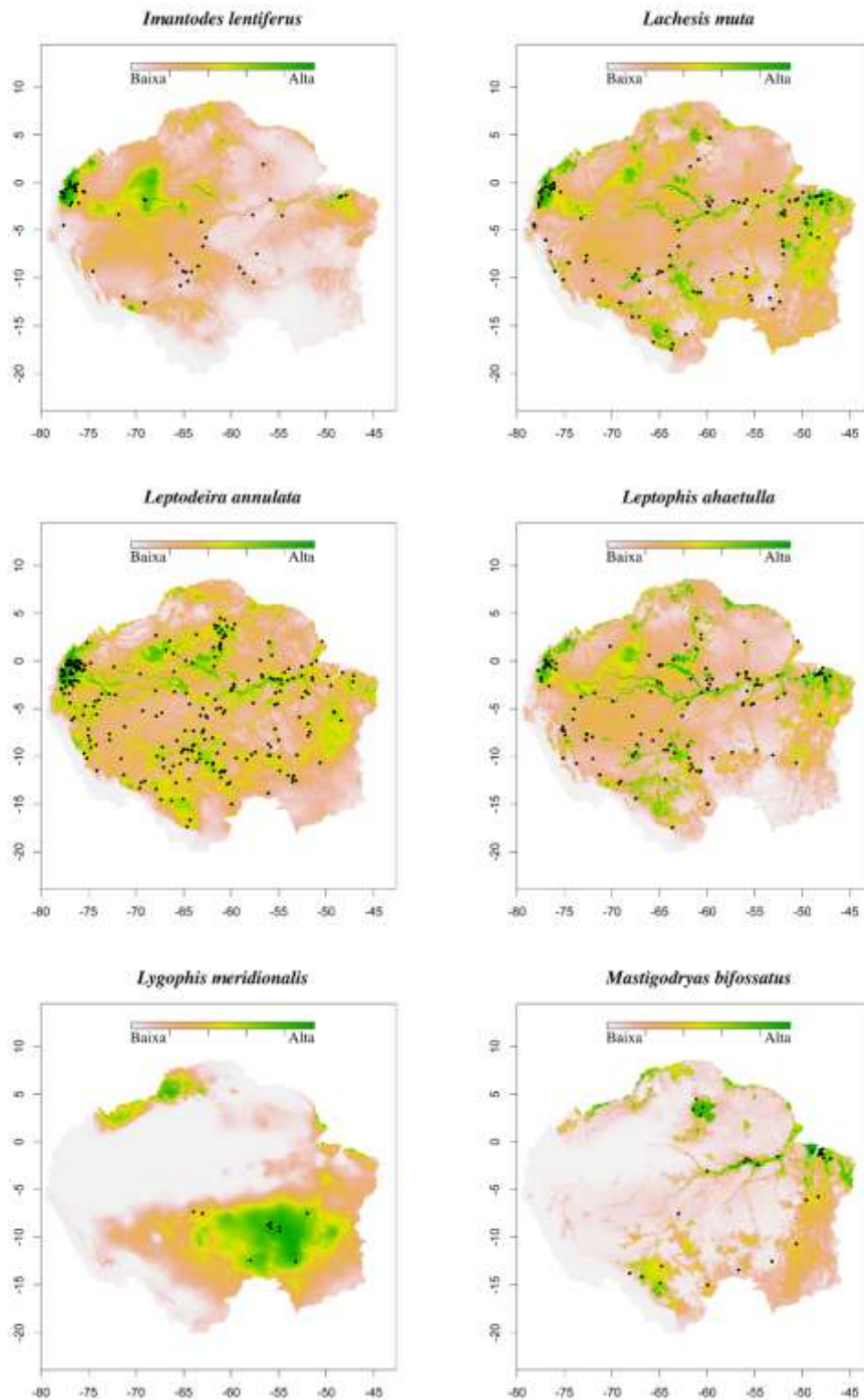


Figura S15: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Imantodes lentiferus*, *Lachesis muta*, *Leptodeira annulata*, *Leptophis ahaetulla*, *Lygophis meridionalis* e *Mastigodryas bifossatus*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

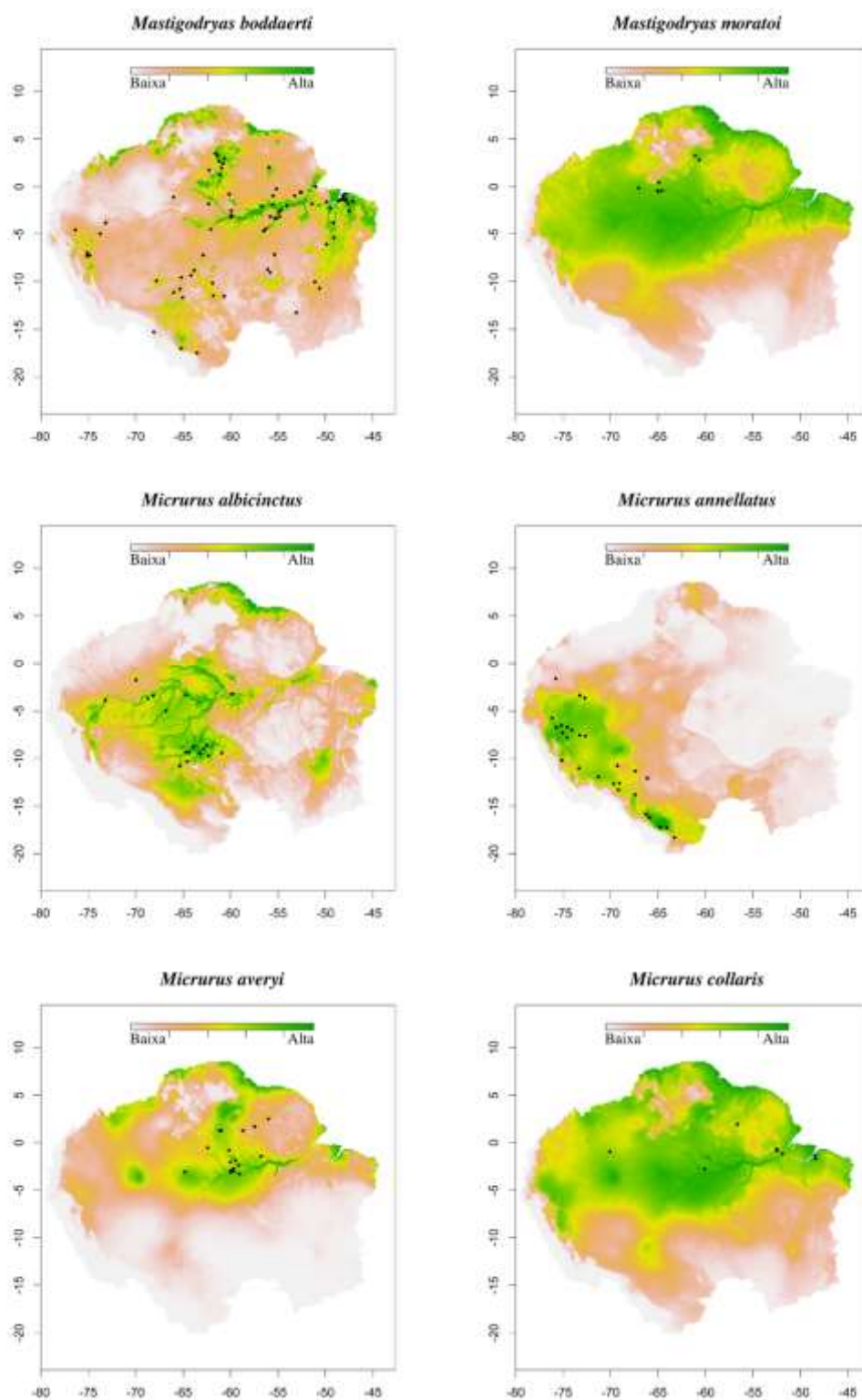


Figura S16: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Mastigodryas boddaerti*, *Mastigodryas moratoi*, *Micrurus albicinctus*, *Micrurus annellatus*, *Micrurus averyi* e *Micrurus collaris*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

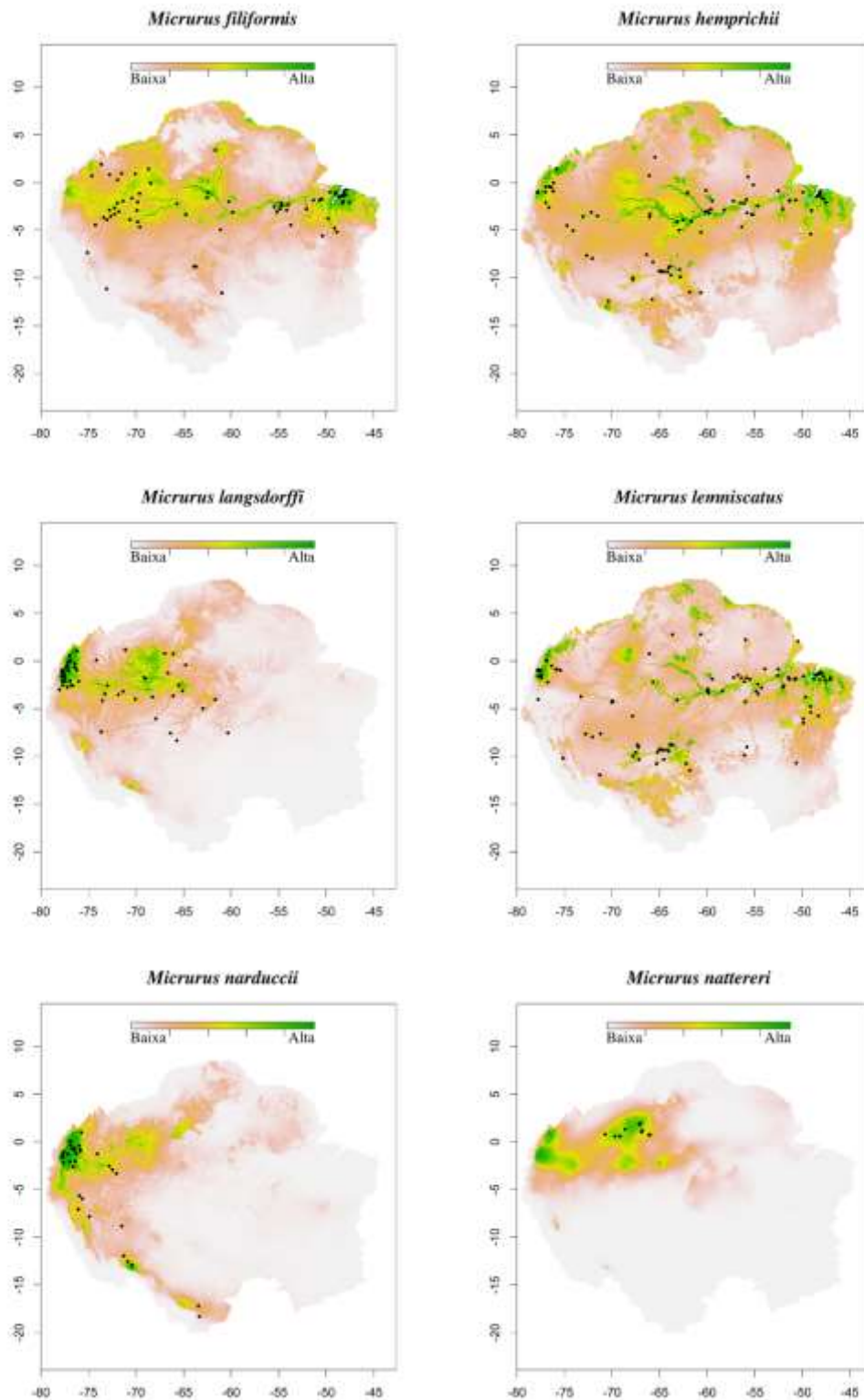


Figura S17: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Micrurus filiformis*, *Micrurus hemprichii*, *Micrurus langsdorffi*, *Micrurus lemniscatus*, *Micrurus narducci* e *Micrurus nattereri*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

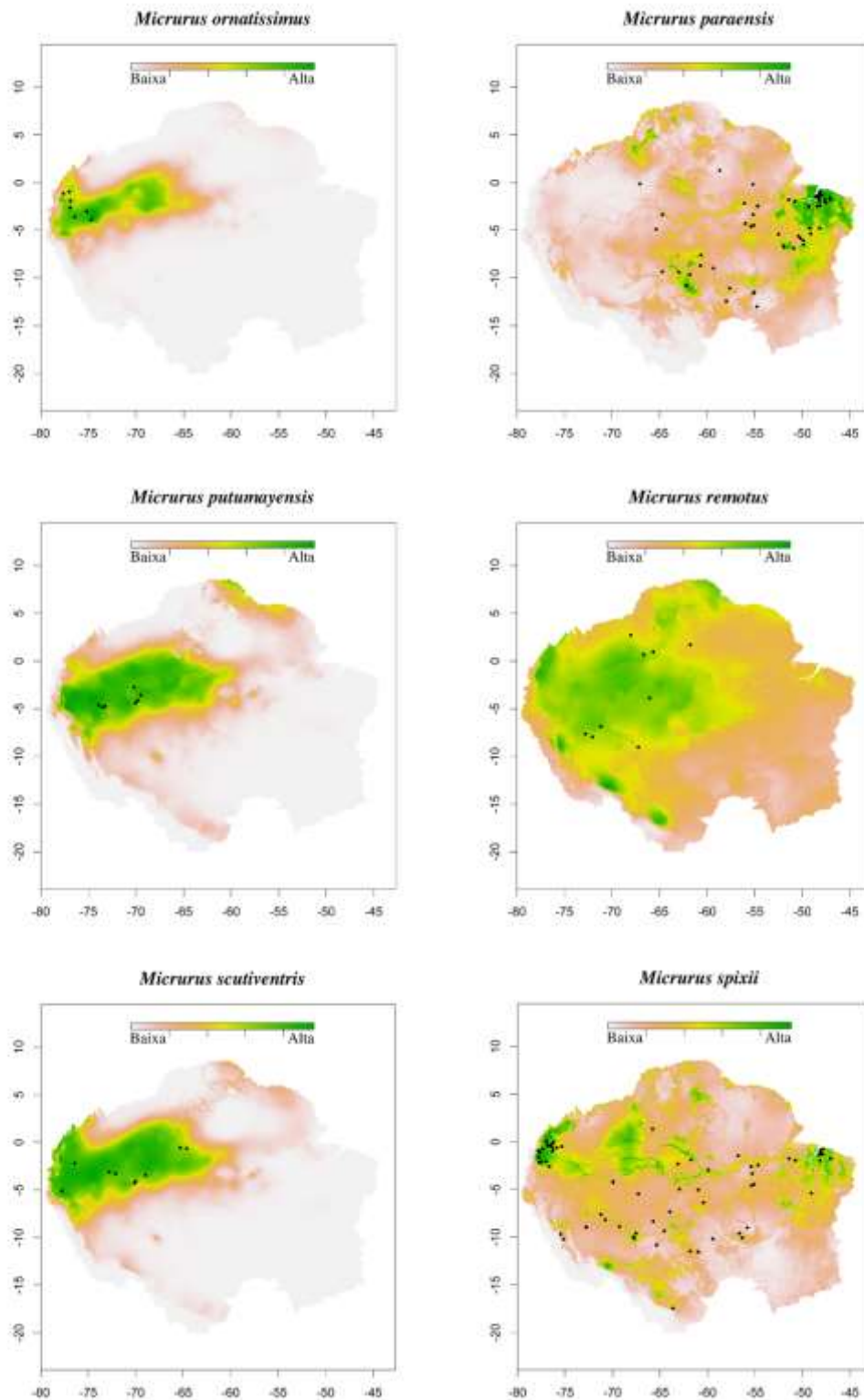


Figura S18: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Micrurus ornatus*, *Micrurus paraensis*, *Micrurus putumayensis*, *Micrurus remotus*, *Micrurus scutiventris* e *Micrurus spixii*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

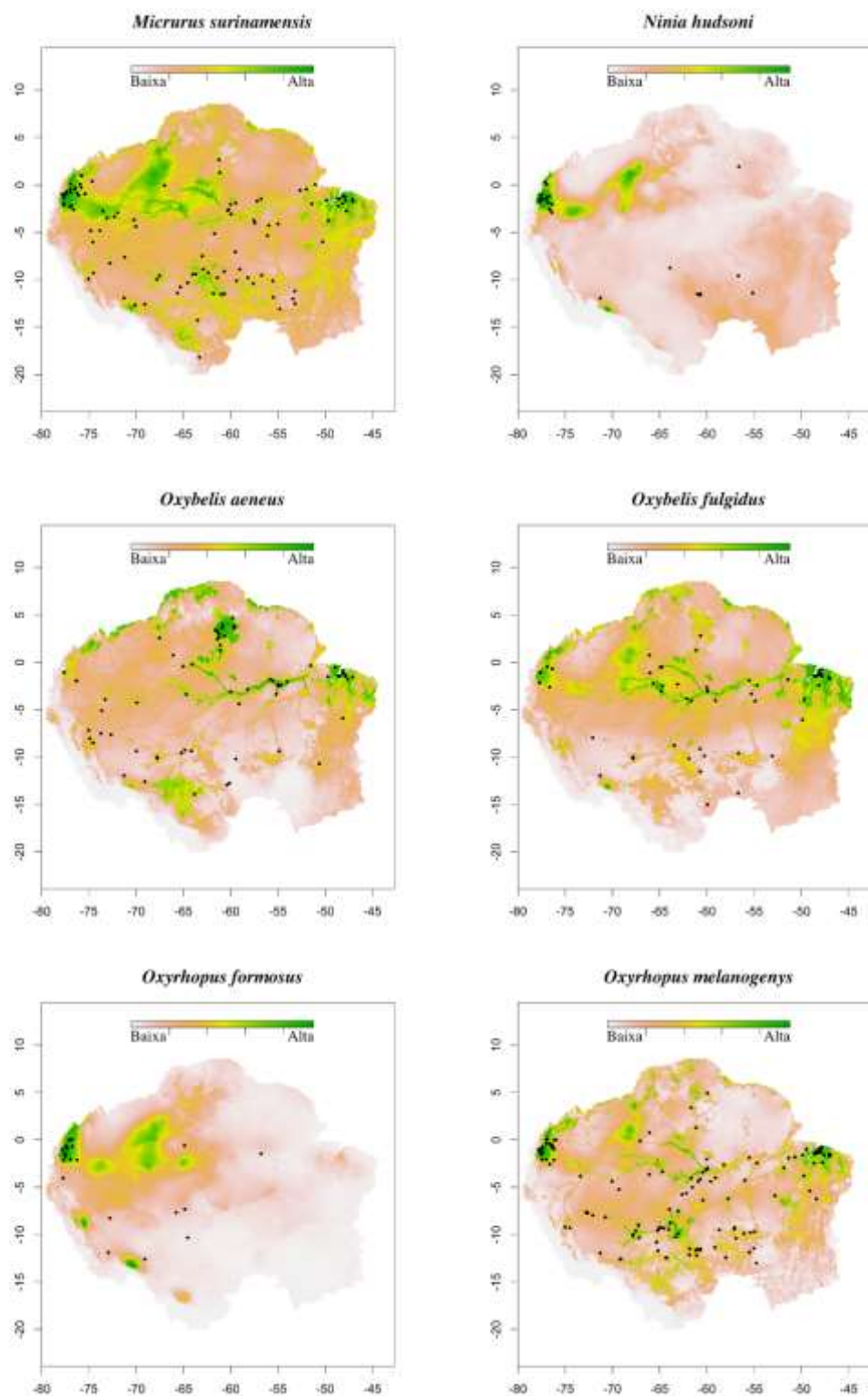


Figura S19: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Micrurus surinamensis*, *Ninia hudsoni*, *Oxybelis aeneus*, *Oxybelis fulgidus*, *Oxyrhopus formosus* e *Oxyrhopus melanogenys*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

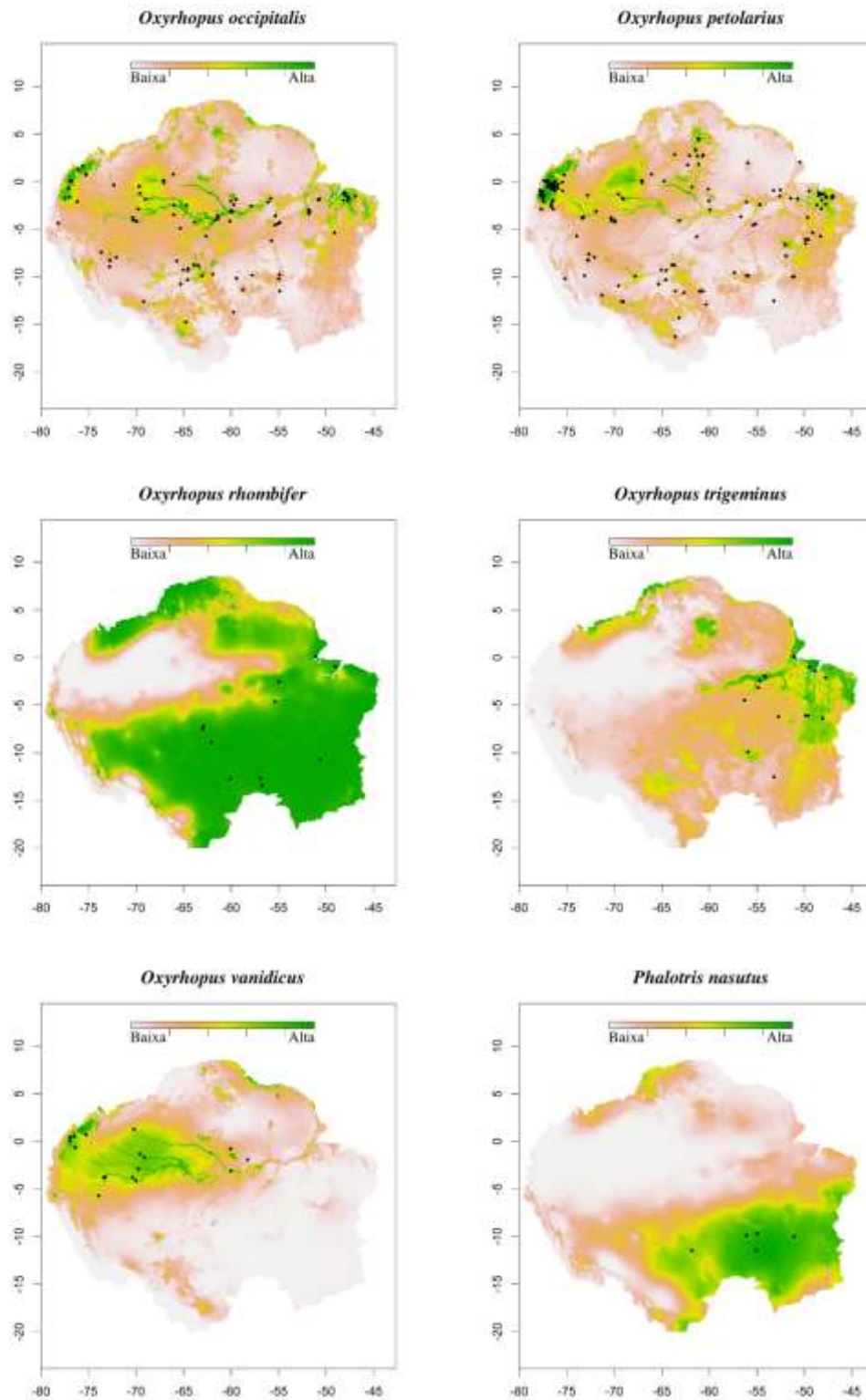


Figura S20: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Oxyrhopus occipitalis*, *Oxyrhopus petolarius*, *Oxyrhopus rhombifer*, *Oxyrhopus trigeminus*, *Oxyrhopus vanidicus* e *Phalotris nasutus*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

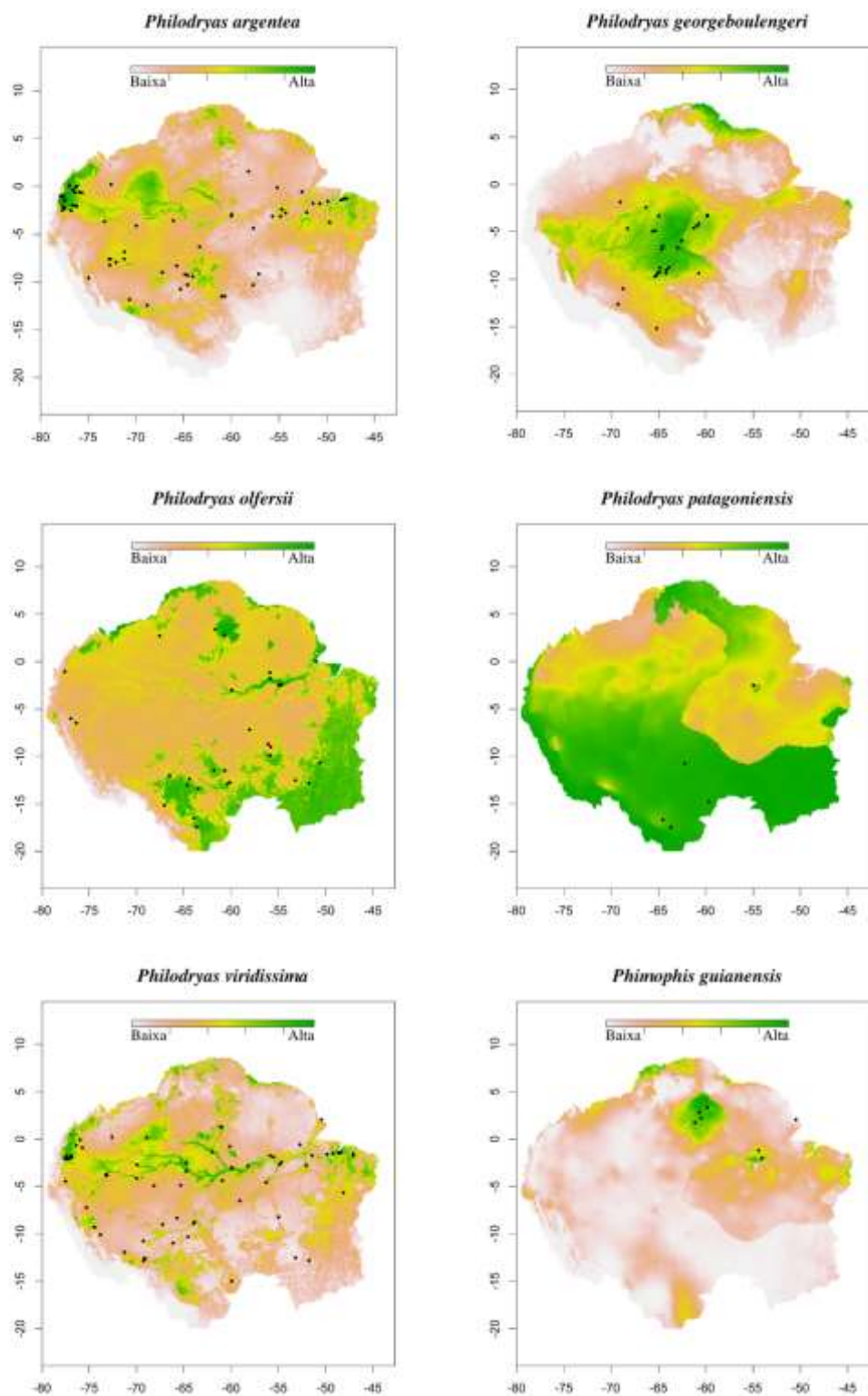


Figura S21: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Philodryas argentea*, *Philodryas georgeboulengeri*, *Philodryas olfersii*, *Philodryas patagoniensis*, *Philodryas viridissima* e *Phimophis guianensis*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

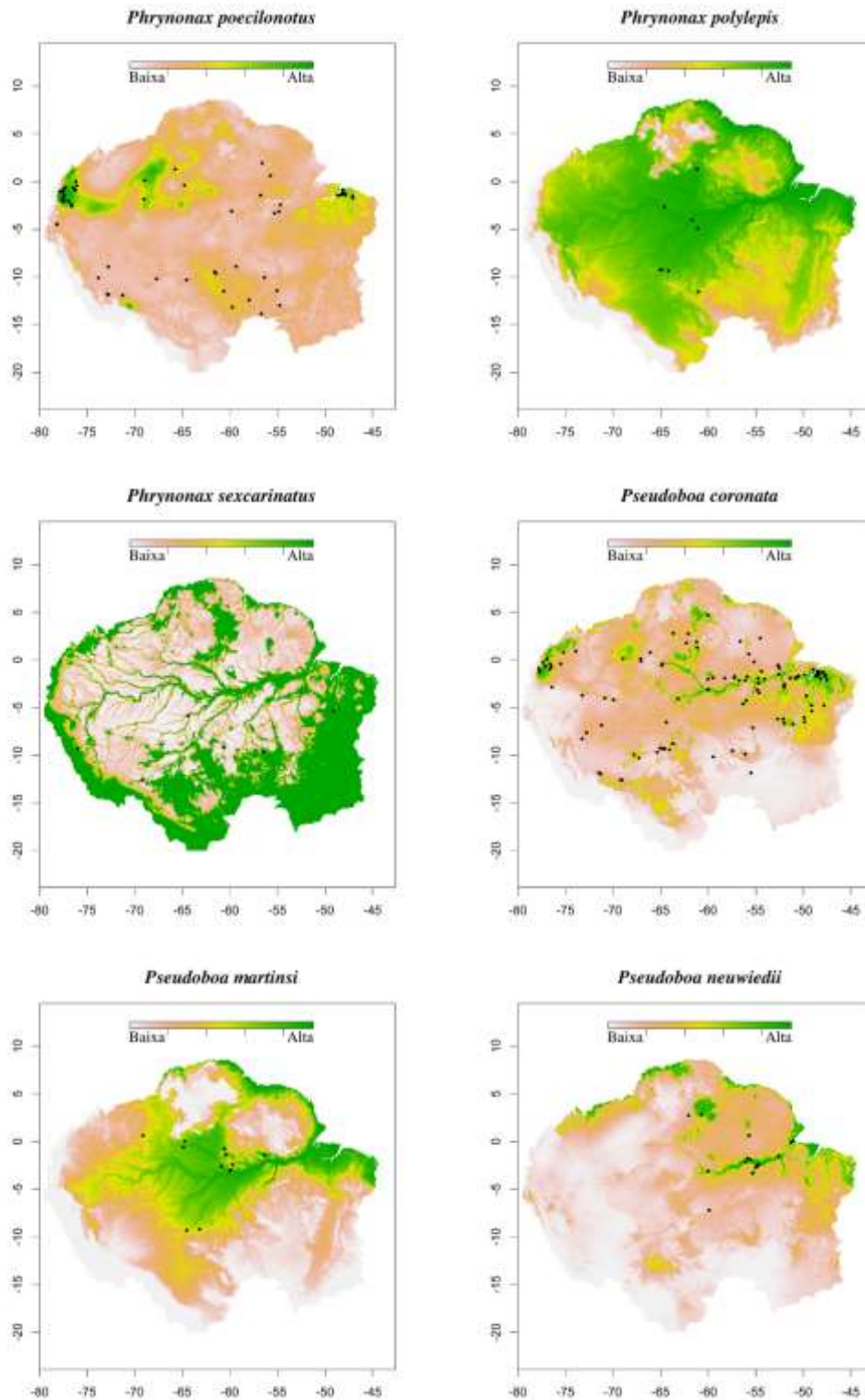


Figura S22: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Phrynonax poecilonotus*, *Phrynonax polylepis*, *Phrynonax sexcarinatus*, *Pseudoboa coronata*, *Pseudoboa martinsi* e *Pseudoboa newwedii*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

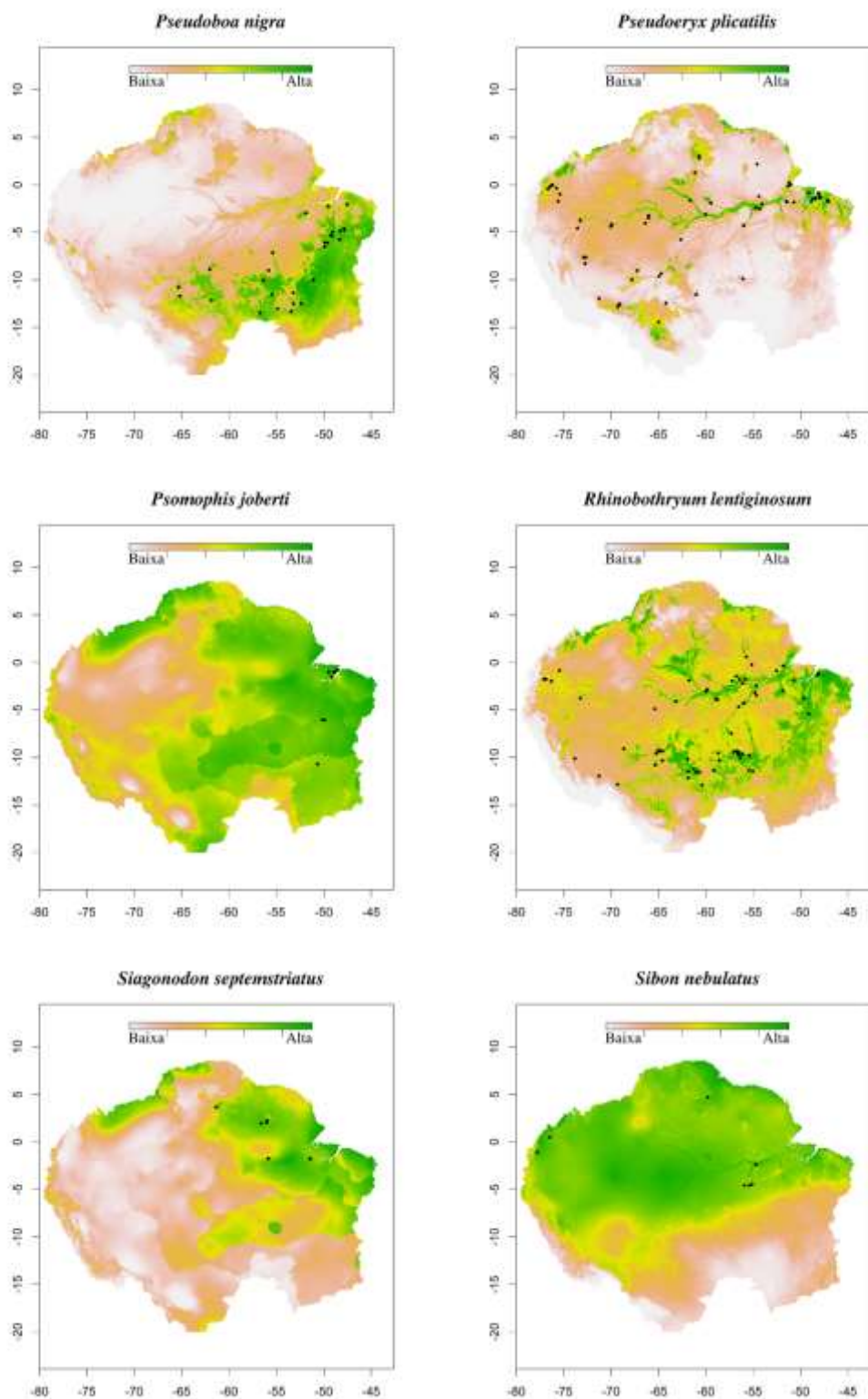


Figura S23: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Pseudoboa nigra*, *Pseudoeryx plicatilis*, *Psomophis joberti*, *Rhinobothryum lentiginosum*, *Siagonodon septemstriatus* e *Sibon nebulatus*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

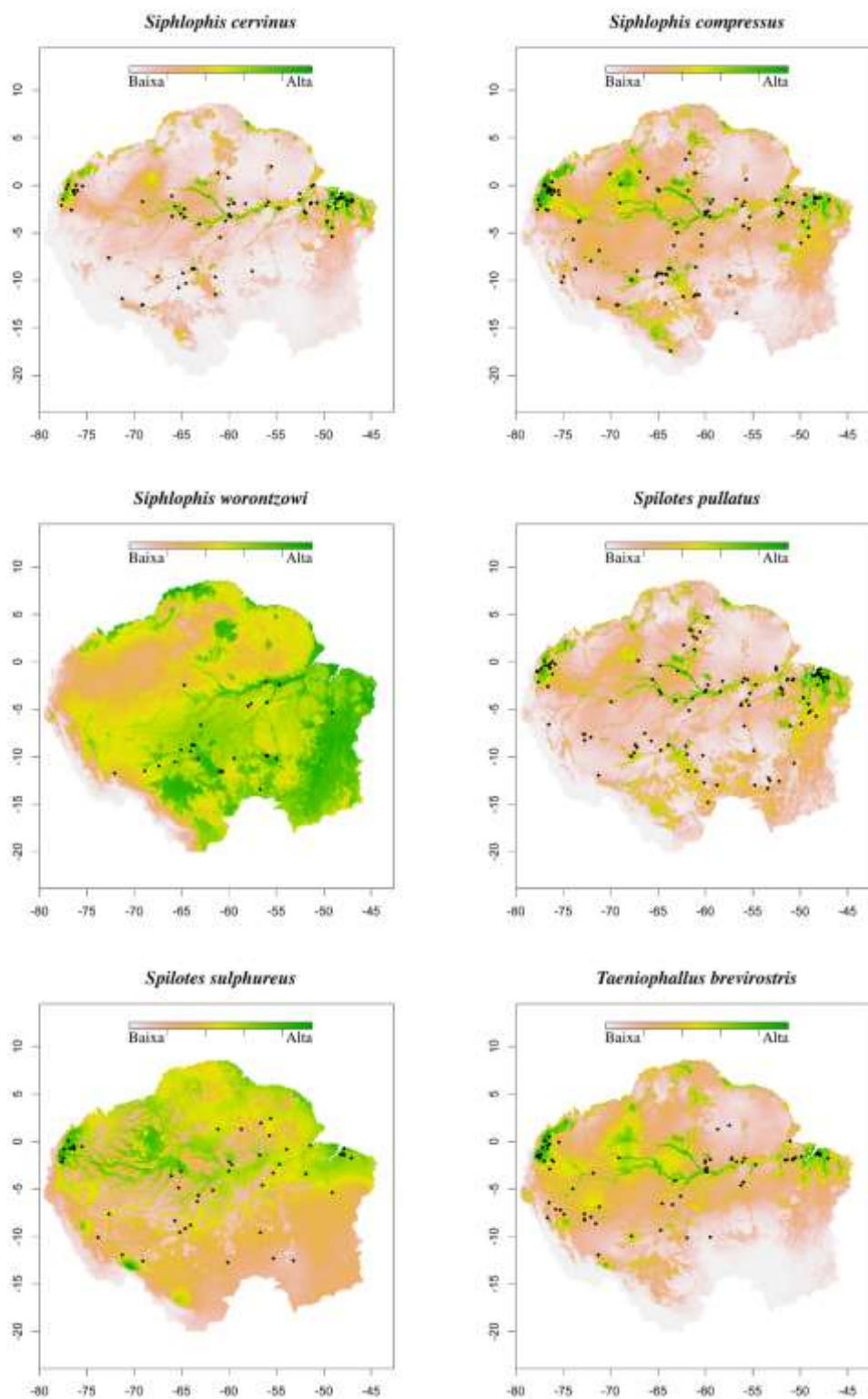


Figura S24: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Siphlophis cervinus*, *Siphlophis compressus*, *Siphlophis worontzowi*, *Spilotes pullatus*, *Spilotes sulphureus* e *Taeniophallus brevirostris*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

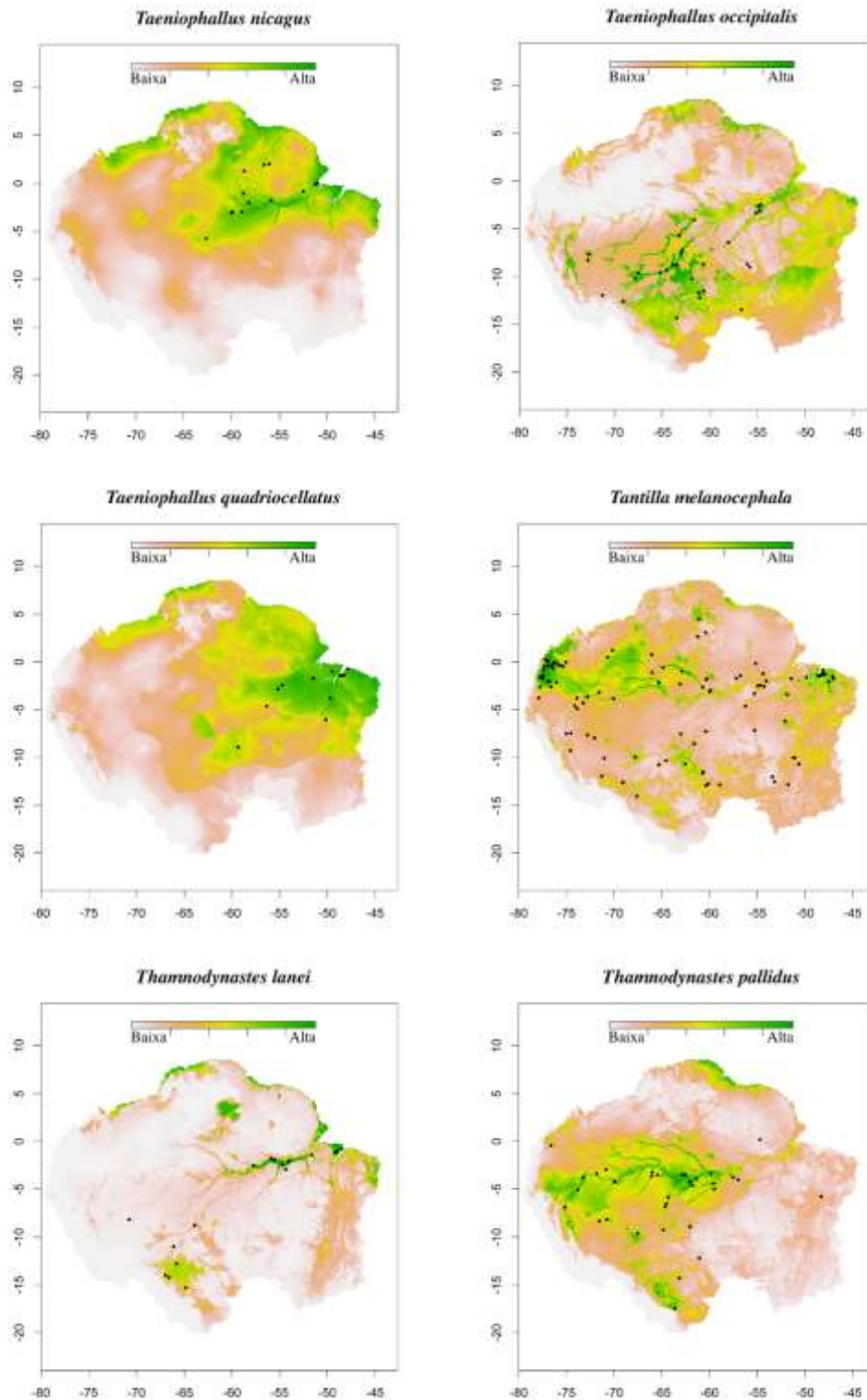


Figura S25: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Taeniophallus nicagus*, *Taeniophallus occipitalis*, *Taeniophallus quadriocellatus*, *Tantilla melanocephala*, *Thamnodynastes lanei* e *Thamnodynastes pallidus*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

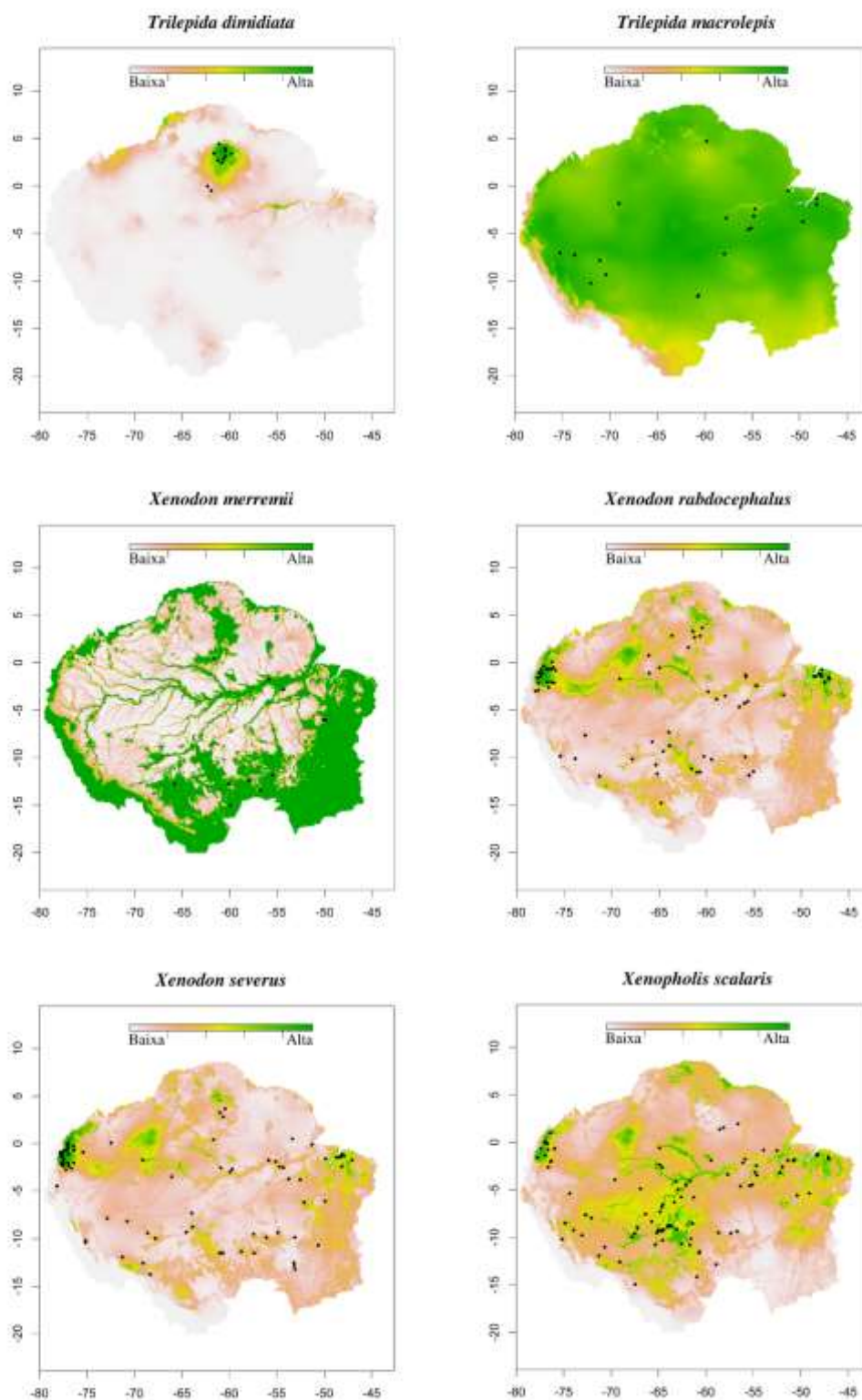


Figura S26: Áreas de distribuição potencial e registros de ocorrência das espécies de serpentes *Trilepida dimidiata*, *Trilepida macrolepis*, *Xenodon merremii*, *Xenodon rabdocephalus*, *Xenodon severus* e *Xenopholis scalaris*. Áreas brancas e laranjas indicam habitat inadequados e de baixa adequabilidade e áreas verdes habitats altamente adequados. Os pontos pretos indicam os locais em que as espécies foram registradas.

Capítulo III: Estimando diversidade críptica de serpentes na Amazônia por meio de filogenias expandidas baseadas em um modelo biogeográfico

Luciana Frazão, Érico Polo, Igor L. Kaefer & Tomas Hrbek

(A ser submetido para a revista Scientific Reports)

Resumo

A identidade das espécies é uma das grandes lacunas do conhecimento da biodiversidade, especialmente em regiões megadiversas como na Amazônia, sendo a cripticidade das espécies uma das principais causas. Nos últimos anos, muitos estudos filogenéticos sobre serpentes têm sido publicados e mostrado que existe uma grande diversidade críptica de espécies. Apesar disso, as espécies de serpentes são ainda consideradas taxonomicamente únicas e amplamente distribuídas por áreas de floresta úmida ao longo da bacia amazônica. Nesse estudo, investigamos se existe variação da diversidade filogenética em assembleias de serpentes amazônicas baseados em modelos hipotéticos de diversificação críptica e verificamos quanto de é subestimada nesses modelos ao ignorar a cripticidade das espécies. Para isso utilizamos filogenias expandidas e modelos hipotéticos de cripticidade, baseados em uma filogenia datada de serpentes e também em um modelo biogeográfico de diversificação na Amazônia, as áreas de endemismo. Nossos resultados mostram que as serpentes não estão amplamente distribuídas na Amazônia e que a variação na diversidade filogenética pode ser de até 19,6% entre os modelos de cripticidade, sendo que a maior parte da variação está entre o norte e sul da Amazônia. Nesse sentido é preciso considerar a cripticidade das espécies de serpentes na Amazônia e incluir pelo menos os principais eventos de divergência, como o padrão norte e sul. Ainda não sabemos em que grau a falta de reconhecimento das espécies crípticas afeta a o reconhecimento de padrões biogeográficos e a conservação da biodiversidade no geral, mas devemos considerá-las como uma parte importante do ecossistema ao invés de um fenômeno raro.

Introdução

Estudos têm mostrado que diferentes grupos taxonômicos de vertebrados são considerados complexos de espécies, como primatas, lagartos, anuros e pássaros (Avila-Pires 1995, Ron 2000, Ribas et al. 2012), caracterizados por apresentar várias linhagens evolutivas independentes nomeadas como uma única espécie ao longo de sua distribuição geográfica. Esses complexos podem apresentar espécies restritas e aparentadas entre si ocorrendo em diferentes áreas adjacentes delimitadas por rios (interflúvios), denominadas áreas de

endemismo (da Silva et al. 2005). As áreas de endemismo são fundamentadas pela hipótese de rios como barreira (Wallace 1852, Wiley 1988, Fernandes et al. 2012) e dos refúgios do Pleistoceno (Haffer 1969, Vanzolini & Williams 1970, Rocha & Kaefer 2019).

Na hipótese de rios como barreira, sucessivos eventos de vicariância, direcionados pela dinâmica dos rios, isolaram a biota e promoveram especiação alopátrica (Cracraft 1985, Ribas et al. 2012). Dessa forma, muitos estudos têm mostrado que os grandes rios da Bacia Amazônica são as principais barreiras isoladoras para as comunidades atuais de animais, delineando a distribuição de espécies em muitos grupos de vertebrados (da Silva et al. 2005), estabelecendo as áreas de endemismo na Amazônia. Atualmente, com base na distribuição de aves e primatas, nove áreas de endemismo são reconhecidas para a Amazônia: Guiana, Imeri, Napo, Inambari, Rondônia, Negro, Tapajós, Xingu e Belém (da Silva et al. 2005, Borges & da Silva 2012, Smith *et al.* 2014).

Sendo assim, as comunidades não são homogêneas na Amazônia, sendo esse bioma um mosaico de diferentes áreas de endemismo separadas pelos principais rios (Ribas et al. 2012). Além disso, espécies que são consideradas únicas e amplamente distribuídas, de baixa preocupação de conservação, podem na verdade ser múltiplas espécies crípticas, morfologicamente similares (Angulo & Icochea 2010). Dessa maneira, as relações filogenéticas das espécies devem ser incorporadas em diferentes abordagens usadas para medir biodiversidade, e diminuir essa lacuna de conhecimento sobre a identidade e diversidade de espécies crípticas. Nesse sentido a diversidade filogenética (Magurran 2004) é uma medida que formou a base da conservação global e tem sido amplamente utilizada por pesquisadores para orientar as prioridades de conservação (Barak et al. 2016, Pollock et al. 2017) por incorporar a história evolutiva compartilhada dessas espécies.

Ainda que haja o reconhecimento de que espécies crípticas ocorrem e não são raras, não se sabe o quanto dessa diversidade permanece desconhecida, especialmente em regiões tropicais ricas e relativamente pouco exploradas, como a Amazônia (Funk et al. 2012). Sendo a maior e possivelmente mais diversificada floresta tropical de terras baixas da Terra (Primack & Corlett 2005), a Amazônia abriga uma quantidade significativa de diversidade críptica. Parte da razão pela qual a diversidade críptica permanece mal caracterizada na Amazônia é uma amostragem insuficiente, já que muitas regiões são de difícil acesso. Além disso, há poucos estudos genéticos em larga escala de organismos amazônicos e, portanto, estimativas confiáveis do nível de diversidade críptica são escassas (Funk et al. 2012), o que leva ao negligenciamento dessa diversidade críptica, principalmente em espécies consideradas amplamente distribuídas, como é o caso da maior parte das serpentes.

As serpentes apresentam alta diversidade na Amazônia, com 189 espécies descritas somente na porção brasileira (Prudente et al. 2019), e apesar disso o conhecimento taxonômico e filogenético do grupo é baixo em relação ao restante do Neotrópico (Guedes et al. 2018). Essa riqueza de espécies ainda é subestimada, porque em comparação com outros grupos de vertebrados pesquisados, as serpentes, animais de hábitos crípticos, são raramente encontradas (Kéry 2002, Steen 2010, Fraga et al. 2018), principalmente em florestas tropicais como a Amazônia, a qual apresenta uma densa vegetação (Fraga et al. 2014).

Nos últimos anos, muitos estudos filogenéticos sobre serpentes têm sido publicados (e.g. Zaher et al. 2009, Grazziotin et al. 2012, Pyron et al. 2013, Machado et al. 2013, Zaher et al. 2019) e mostrado grande diversidade críptica de espécies (Arteaga et al. 2017, Hamdan et al. 2017, Torres-Carvajal et al. 2019, Jadin et al. 2019), inclusive no bioma amazônico (Figueroa et al. 2016, Carrasco et al. 2019). Apesar disso, espécies de serpentes são ainda consideradas unidades taxonômicas amplamente distribuídas por áreas de floresta úmida ao longo da bacia amazônica (Fraga et al. 2018).

Muitos estudos que objetivam entender os padrões das comunidades utilizando a diversidade filogenética acabam por utilizar filogenias de comunidades pontuais extrapolando para outras regiões (por exemplo, Fraga et al. 2018, Santorelli et al. 2018). Isso pode gerar similaridade entre regiões superior a 60% na composição de espécies (da Silva & Sites-Jr 1995), representando, portanto, uma subestimativa das diversidades filogenéticas das comunidades de serpentes amazônicas. Delimitar as espécies de serpentes torna-se fundamental para a conservação da diversidade biológica levando-se em consideração que o número de espécies atualmente reconhecidas para a Amazônia encontra-se subestimado (Prudente et al. 2019). E qualquer mudança no conceito de espécie afeta diretamente muitos campos de pesquisa importantes, incluindo taxonomia, biogeografia, ecologia, conservação e macroevolução (Agapow et al. 2004). Desconsiderar a cripticidade das espécies leva a subestimativas da diversidade, e, portanto, pode acarretar em tomadas de decisões errôneas do ponto de vista conservacionista.

Considerando que a Amazônia apresenta elevada diversidade críptica, que as espécies de serpentes possuem forte estruturação genética em nível populacional e que esta pode estar correlacionada com as áreas de endemismo, tivemos como objetivos: 1) verificar se existe variação da diversidade filogenética em assembleias de serpentes amazônicas em modelos hipotéticos de diversificação e 2) se houver variação, verificar quanto de diversidade filogenética é subestimada nesses modelos.

Material e Métodos

Área de Estudo

O bioma Amazônia corresponde a uma área de cerca de 7 milhões de km² coberta predominantemente por floresta tropical úmida densa, onde é encontrada a maior diversidade biológica de todas as florestas do mundo (Hansen et al. 2013). O clima é tropical úmido equatorial, podendo ser Af (tropical úmido) ou Am (tropical de monções) de acordo com a classificação de Köppen-Geiger (Kottek et al. 2006), com precipitação anual variando de 1.500 a 3.000 mm e temperatura média de 27,9 °C durante a época seca e 25,8 °C na época de chuvas.

Nove áreas de endemismo são reconhecidas para a Amazônia, sendo elas Guiana, Imeri, Napo, Inambari, Rondônia, Negro, Tapajós, Xingu e Belém (Cracraft 1985, da Silva et al. 2005, Borges & da Silva 2012, Smith *et al.* 2014), separadas por grandes rios que cortam o bioma (Figura 1).



Figura 1: Bioma amazônico e áreas de endemismo propostas para a região, mostrando os principais rios que as delimitam.

Obtenção dos Dados

Três fontes principais de dados foram utilizadas para as análises do modelo testado: 1) um modelo biogeográfico de diversificação de espécies para a Amazônia, 2) dados de distribuição das espécies de serpentes amazônicas, estimadas via pontos de ocorrência (coordenadas geográficas) e 3) uma hipótese filogenética na forma de uma topologia com

comprimento dos ramos e tempo de diversificação da análise de caracteres moleculares das espécies de serpentes amostradas na Amazônia.

Modelo Biogeográfico

Utilizamos como modelo biogeográfico de diversificação as áreas de endemismo da Amazônia e o tempo de divergência entre elas como proposto por Ribas et al. (2012), baseado no estudo de aves do gênero *Psophia*. Neste modelo as áreas de endemismo na Amazônia se formaram seguindo a seguinte ordem: (a) 3.0–2.7 Ma a planície ocidental Amazônica é um grande sistema interligado de zonas úmidas e seus limites não são conhecidos com precisão, (b) 2.7–2.0 Ma: separação das zonas norte e sul da Amazônia, (c) 2.0–1.0 Ma: separação da área de endemismo Inambari, (d) 1.3–0.8 Ma: estabelecimento da área de endemismo Rondônia e Napo, (e) 1.0–0.7 Ma: origem das áreas de endemismo Jaú e Guiana e (f) 0.8–0.3 Ma: isolamento das áreas de endemismo Tapajós, Belém e Xingu.

Dados de distribuição de serpentes

Compilamos quatro bancos de dados de distribuição geográfica de serpentes no bioma Amazônico, sendo incluídos somente registros identificados em nível de espécie. O primeiro consiste de registros georreferenciados disponibilizados em Guedes et al. (2018); o segundo consiste em registros verificados presentes na Coleção Herpetológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA); o terceiro consiste nos dados geográficos de serpentes coletadas ao longo da execução do projeto SISBIOTA durante um período de quatro anos (2011-2015); o quarto consiste no levantamento de ocorrência de espécies amazônicas em literatura específica. Foram levantados dados de 225 espécies de serpentes com 17138 pontos de ocorrência no total, cobrindo grande parte do bioma Amazônico (Figura 2).

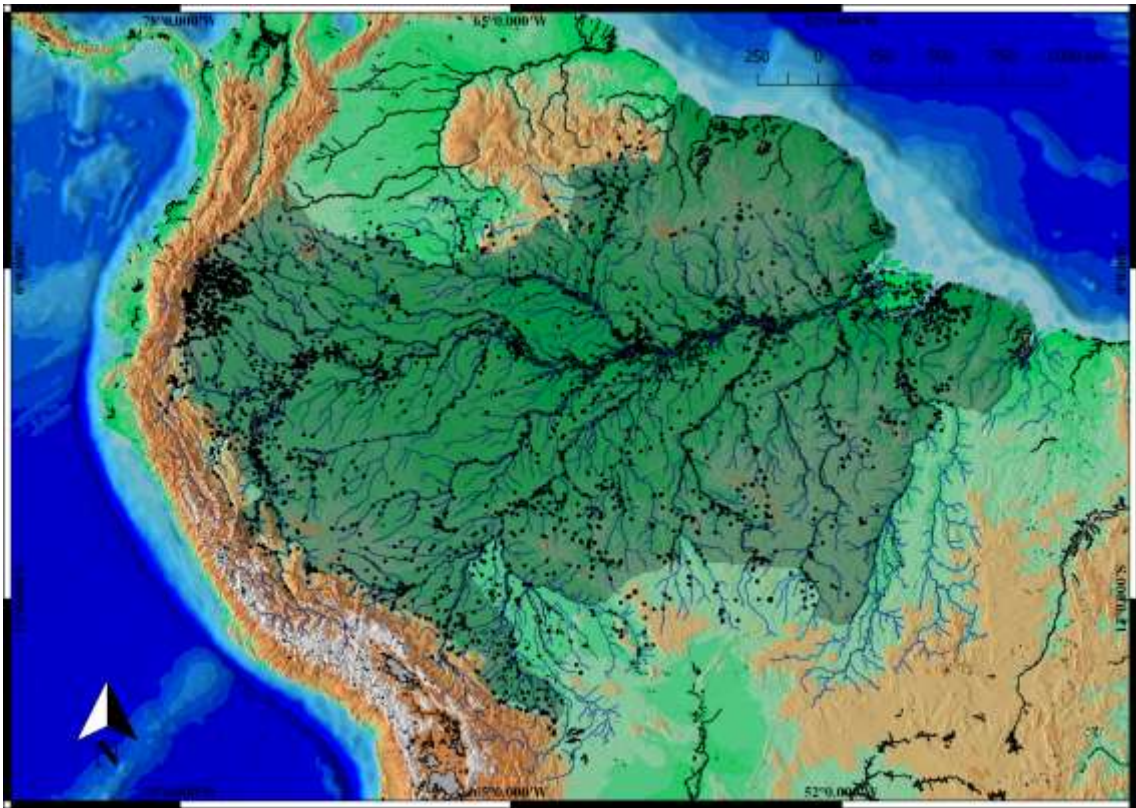


Figura 2: Distribuição geográfica de 225 espécies de serpentes no bioma amazônico. Cada ponto preto consiste no registro (coordenada geográfica) de ocorrência das diferentes espécies.

Dados Filogenéticos de Serpentes

Utilizamos como base o modelo filogenético proposto por Zheng & Wiens (2016), sendo essa uma das filogenias datadas de Squamata mais completas e recentes disponíveis na literatura. Essa filogenia foi construída com base na análise de máxima verossimilhança de um conjunto de dados combinado de 52 genes e 4162 espécies, o qual inclui 212 táxons que ocorrem na Amazônia.

Análises

Assumindo-se que as linhagens de serpentes amazônicas se diversificaram de acordo com o modelo biogeográfico proposto por Ribas et al. (2012), a árvore filogenética de Zheng & Wiens (2016) foi editada de modo a incluir espécies crípticas hipotéticas para as espécies amostradas no presente trabalho. Para isto, considerou-se que a filogenia proposta para o gênero *Psophia* representa uma filogenia de áreas de endemismo amazônicas, extensível a qualquer grupo de organismos que ocupe duas ou mais dessas áreas e que tenha origem igual ou maior que os 2,74 milhões de anos. Por exemplo, uma espécie cuja idade seja estimada em 5 m.a. e que ocupe as oito áreas de endemismo seria considerada como sendo um complexo de oito espécies crípticas, cada qual ocupando uma das áreas.

Foram considerados também modelos intermediários mais conservadores. A filogenia proposta por Ribas et al. (2012) contém sete eventos de especiação (nós). Além de considerarmos a hipótese de até oito espécies crípticas por espécie, consideramos também cada uma das seis possibilidades de agrupamento dos descendentes de cada nó, totalizando sete modelos de especiações crípticas (modelos biogeográficos hipotéticos). Em cada um desses modelos, cada espécie na filogenia de Zheng & Wiens (2016), considerada nosso modelo nulo, foi substituída por uma sub-árvore da filogenia de Ribas et al. (2012) subordinada ao modelo biogeográfico hipotético e às áreas de ocorrência da espécie (como exemplificado na Figura 3).

Para verificar se existe variação da diversidade filogenética em assembleias de serpentes amazônicas, em cada filogenia resultante dos modelos biogeográficos hipotéticos foi calculado o valor de Diversidade Filogenética (PD- Faith 1992a). A PD é uma métrica de diversidade filogenética amplamente utilizada e é obtida pela soma dos comprimentos dos ramos da árvore filogenética das espécies que compõem uma determinada comunidade (Faith 1992a).

Para avaliar o quanto cada um dos modelos biogeográficos hipotéticos afetaria medidas de diversidade em estudos reais, foram simuladas parcelas de 5 Km², tamanho normalmente utilizado em levantamentos de espécies de serpentes (e.g. Fraga et al. 2018), distribuídas aleatoriamente por toda extensão dos pontos amostrados e que contivessem pelo menos 10 espécies diferentes, com o auxílio do programa QGis (2019). As parcelas obtidas foram então utilizadas para se calcular a Diversidade Média Beta Taxonômica (TBD – Whitaker 1960) e a Diversidade Beta Filogenética (PBD – Graham & Fine 2008) em cada um dos modelos biogeográficos hipotéticos. Para evidenciar as variações entre TBD e PBD médias em cada um dos modelos, calculamos as diferenças entre as diversidades médias entre os modelos biogeográficos hipotéticos.

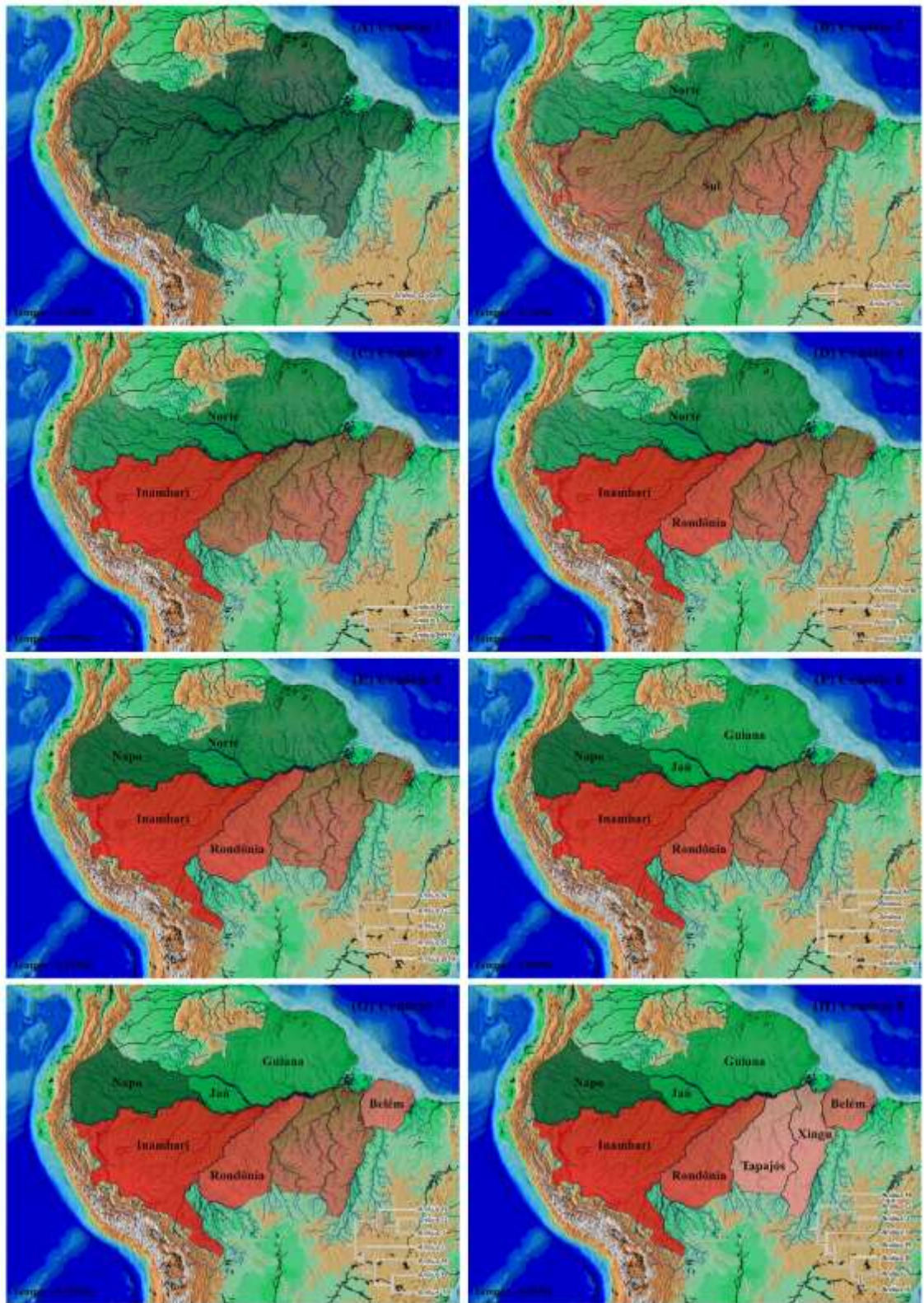


Figura 3: Modelos de cripticidade de serpentes seguindo o modelo biogeográfico proposto por Ribas et al. (2012) e a filogenia datada para serpentes de Zheng et al. (2016). Utilizamos como exemplo uma espécie do gênero *Anilius*. (A) Cenário 1: Uma única espécie distribuída amplamente na Amazônia; (B) Cenário 2: Diversificação das linhagens norte e sul; (C) Cenário 3: Surgimento da linhagem Inambari; (D) Cenário 4: Surgimento da linhagem Rondônia; (E) Cenário 5: Surgimento da linhagem Napo; (F) Cenário 6: Surgimento das linhagens Guiana e Jáú; (G) Cenário 7: Surgimento da linhagem Belém e (H) Cenário 8: Surgimento das linhagens Xingu e Tapajós.

O ambiente R (R Core Team 2019) foi utilizado para todas as simulações, edições das árvores e cálculos. As edições das árvores foram realizadas com funções dos pacotes “ape” (Paradis & Schliep 2018) e “phytools” (Revell 2012). A PD foi calculada somando-se o tamanho de todos os ramos das árvores utilizando os pacotes “vegan” e “picante” (Kembel et al. 2010) e o programa Phylocom. A TBD foi calculada a partir da variância das dissimilaridades de Jaccard com a função “beta.div” do pacote “adespatial” (Dray et al. 2018), com 1000 permutações. A PBD foi calculada como sendo a média das similaridades retornadas pela função “phylosor” (Bryant et al. 2008) e subtraída de 1 para refletir as distâncias entre as parcelas.

Resultados

Das 212 espécies de serpentes amazônicas encontradas em Zheng & Wiens (2016), 118 foram utilizadas nesse estudo, 129 espécies de serpentes ocorrem na área de endemismo Guiana, 51 na Jaú, 116 na Napo, 133 na Inambari, 118 na Rondônia, 91 na Belém, 110 na Tapajós e 111 espécies na Xingu. A riqueza entre os modelos biogeográficos hipotéticos testados variou de 118 a 582 espécies de serpentes. A diversidade filogenética (PD) variou de 2695,705 a 3352,665, o que representa uma variação de até 19,6% entre os modelos biogeográficos hipotéticos testados (Figura 4)

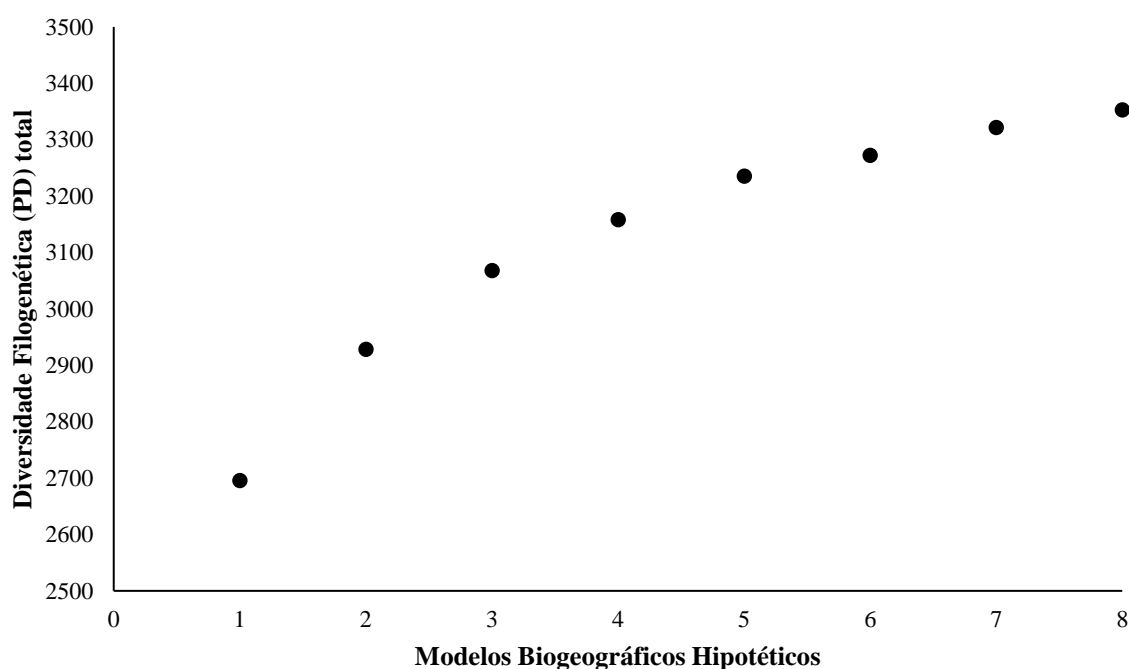


Figura 4: Diversidade Filogenética (PD) total calculada pra cada árvore filogenética de espécies de serpentes amazônicas gerada em cada um dos modelos de biogeográficos hipotéticos.

Foram geradas 144 parcelas ao total, sendo 33 na área de endemismo Napo, 31 na Inambari, 22 na Guiana, 17 na Belém, 16 na Rondônia, 13 na Tapajós, 12 na Xingu e nenhuma na Jaú. Com relação às Diversidades Beta Taxonômica e Filogenética calculadas nas parcelas simuladas, os resultados variaram em média de 0,407-0,478 a 0,458 – 0,471 (Figura 5), o que representa uma variação de 15,0% e 2,8%, respectivamente (Figura 6).

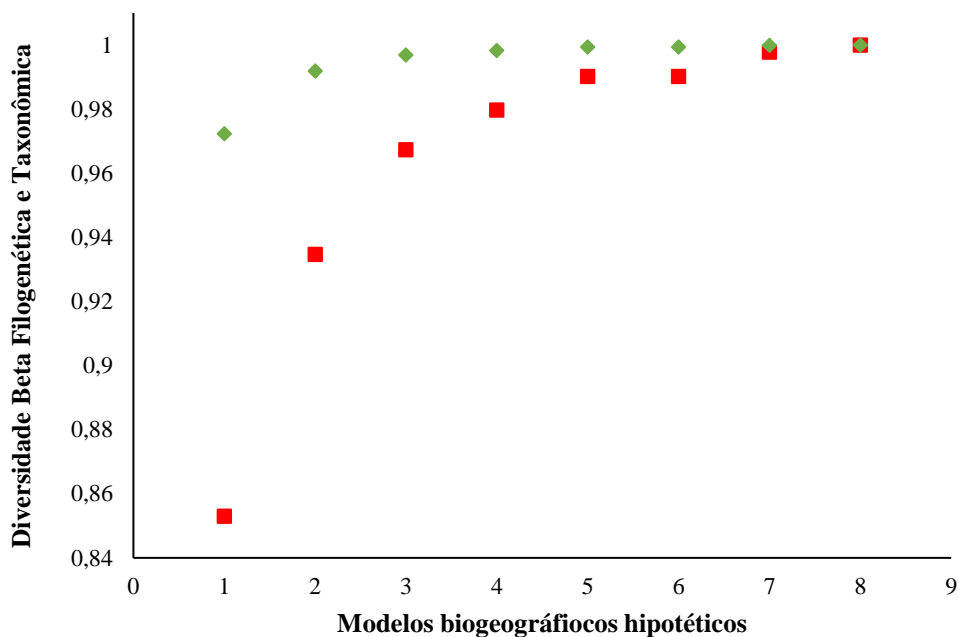


Figura 5: Diversidade beta filogenética (PDB – losangos verdes) e taxonômica (BTD – quadrados vermelhos), de serpentes amazônicas calculada para cada conjunto de parcelas de amostragem simuladas em cada um dos oito modelos biogeográficos.

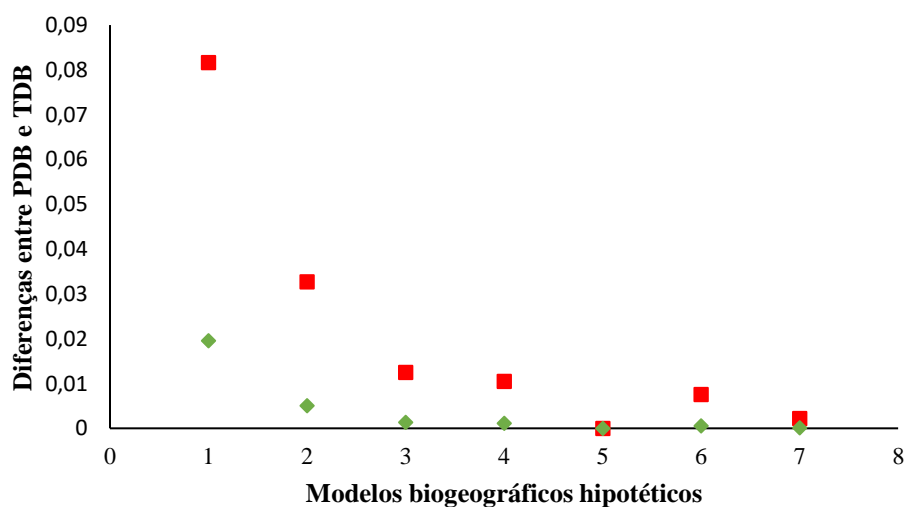


Figura 6: Diferenças entre as diversidades beta filogenética (BPD - losangos verdes) e taxonômica (BTD – quadrados vermelhos) de serpentes amazônicas calculadas para cada conjunto de parcelas de amostragem simuladas em cada um dos modelos biogeográficos hipotéticos.

Discussão

A identidade das espécies é uma das grandes lacunas do conhecimento da biodiversidade, especialmente em regiões megadiversas como na Amazônia, sendo a cripticidade das espécies uma das principais causas (Funk et al. 2012). Descobrir espécies crípticas e consequentemente entender com mais precisão os padrões de diversidade é fundamental do ponto de vista da conservação por duas razões principais: (1) O conhecimento dos padrões geográficos de diversidade é essencial para identificar regiões com altos níveis de riqueza e endemismo de espécies, às vezes denominadas *hotspots* de biodiversidade, que garantem status de conservação especial (Myers et al. 2000, Orme et al. 2005) e (2) entender a distribuição de espécies individuais é indispensável para compreensão de padrões biogeográficos e da história evolutiva das espécies e assim atribuir status de conservação a cada uma delas (Angulo & Icochea 2010).

A variação de 19,6% na PD entre os diferentes modelos biogeográficos hipotéticos pode parecer baixa, ainda mais levando em consideração que outros grupos biológicos, como anuros, chegam a ter níveis de cripticidade taxonômica de até 39% para a região Neotropical (Giam et al. 2011). É importante ressaltar que nosso estudo subestima a cripticidade das espécies, pois não inclui nas análises barreiras bióticas para a diversificação (ex. competição), fatores climáticos, além de não incluir espécies que diversificaram recentemente, com diversificação datadas muito depois do surgimento das áreas de endemismo (2,74 m.a.), como é o caso da espécie *Bothrops atrox*, conhecida popularmente como jararaca-do-norte, para a qual estudos têm demonstrado que a espécie dispersou-se rapidamente pela bacia amazônica, gerando diferentes linhagens e constituindo, portanto, um complexo recente de espécies não descritas (Wüster et al. 1996, Carrasco et al. 2012, Pyron et al. 2013).

A maior variação de PD entre os modelos biogeográficos hipotéticos 1 (nulo) e 2 (norte e sul) enfatizam a importância dos eventos de diversificações mais antigos, como a diversificação entre as regiões norte e sul da Amazônia, separadas pelo Rio Amazonas. De fato, esse é um padrão comum em muitos grupos de espécies de vertebrados analisados no bioma Amazônia (e.g., Kaefer et al. 2012, Ribas et al. 2012, Fouquet et al. 2015, Oliveira et al. 2016, Rojas et al. 2018). No caso de serpentes, características ecológicas como tamanho corporal pequeno (Feldman et al. 2016), comportamento de forrageio (Fraga et al. 2017) e ectotermia

(Hilman et al. 2014) evidenciam a baixa vagilidade do grupo. Isso implicaria que grandes rios, como é o caso do Rio Amazonas, devem limitar a distribuição de espécies de serpentes no bioma, o que corrobora estudos envolvendo diferentes espécies na Amazônia, como *Atractus zidoki* e *A. hoogmoedi* (Prudente & Passos 2010) e *Bothrops atrox* (Gibbs et al. 2018).

A área de endemismo Inambari apresentou a maior riqueza de espécies em nosso estudo. Esse resultado é corroborado por outros estudos sobre diversidade na Amazônia (da Silva et al. 2005, López-Ororio et al. 2010) e por isso esta área tem sido colocada como prioritária para a conservação no bioma. Inambari é a maior área de endemismo da Amazônia, com 1,326,684 Km² (da Silva et al. 2005), o que pode explicar sua alta diversidade de espécies, uma vez que áreas maiores tendem a abrigar um maior número de espécies (da Silva et al. 2005, López-Ororio et al. 2010). Além disso, Inambari é a área de endemismo mais antiga, tendo sido formada entre 2,0-1,0 Ma (Ribas et al. 2012), o que também explica a alta riqueza desta área, uma vez o tempo de persistência de uma linhagem em uma região é positivamente relacionado a taxas de diversificação e, conseqüentemente, resulta em maior número de espécies compondo as comunidades (Stephens & Wiens 2003, Smith et al. 2014).

As diversidades betas taxonômica e filogenética apresentam maiores diferenças entre os modelos com divergência mais profunda. A diversidade beta é a mudança de espécies ao longo de um gradiente ambiental (Whitaker 1960). Este conceito tem sido usado para quantificar a dissimilaridade entre comunidades biológicas e como uma maneira de explorar como as comunidades ecológicas são montadas, bem como quais mecanismos são responsáveis pela distribuição espacial desigual da biodiversidade na Terra (Hillebrand 2004). No entanto, a diversidade beta taxonômica não leva em consideração que as espécies não representam unidades independentes devido à história evolutiva compartilhada (Qian & Xiao 2012). A incorporação da história evolutiva dentro do conceito de diversidade beta leva a uma abordagem evolutiva para explorar padrões espaciais de biodiversidade: o conceito de diversidade beta filogenética (Graham & Fine 2008). Assim, a diversidade beta filogenética mede como as relações entre espécies mudam ao longo de um espaço geográfico da mesma forma que a diversidade beta taxonômica mede as mudanças na composição de espécies (Graham & Fine 2008). Dessa forma, espécies que são consideradas amplamente distribuídas, mas que na realidade seriam complexos de espécies crípticas com distribuição restrita, indicariam que tanto a diversidade beta como a diversidade gama total (total) de serpentes é subestimada. Estudos filogenéticos têm mostrado que existe uma grande diversidade críptica de espécies na Amazônia (e.g. Grazziotin et al. 2012, Zaher et al. 2009, Pyron et al. 2013, Machado et al. 2013, Zheng & Wiens 2016, Figueroa et al. 2016, Gibbs et al. 2018, Zaher et al. 2019, Arteaga et al. 2017, Hamdan et al. 2017, Torres-Carvajal et al. 2019). Dessa forma tornou-se evidente que

essas espécies, inicialmente consideradas como um único táxon, representam de fato complexos caracterizados por muitas linhagens profundamente divergentes e que deveriam ser consideradas em medidas conservacionistas.

No geral, estudos que analisaram um táxon amazônico amplamente distribuído não apontaram a existência de apenas uma espécie amplamente distribuída (e.g. Colston et al. 2013, Hamdan et al. 2017, Torres-Carvajal et al. 2019). Estas descobertas implicam que os dados públicos depositados em, por exemplo, GenBank, Gbif ou IUCN são frequentemente falhos e que análises baseadas em tais dados podem ser imprecisas. Como consequência de não reconhecer a verdadeira diversidade das serpentes, os estudos macroecológicos não reconhecerão os padrões reais de estruturação geográfica e, em última instância, não contribuirão para a compreensão dos processos evolutivos e ecológicos que levam a essa diversidade e a mantê-la, o que dificulta o estabelecimento de medidas conservacionistas.

Ainda não sabemos em que grau a falta de reconhecimento das espécies crípticas afeta o entendimento de padrões biogeográficos e evolutivos, bem como a conservação da biodiversidade no geral, mas devemos considerá-las como uma parte importante do ecossistema ao invés de um fenômeno raro. Espécies crípticas merecem nossa atenção (Espíndola et al. 2016), devendo ser identificadas e seus traços biológicos estudados cuidadosamente (Goldstein & DeSalle 2011, Jörger & Schrödl 2013, Renner 2016). A falta de dados moleculares de serpentes e utilização daqueles disponíveis de forma generalizada, leva a negligenciar centenas de possíveis espécies ao mapear áreas prioritárias para conservação (por exemplo, Jenkins et al. 2013). Sendo assim, é preciso considerar que as espécies não são amplamente distribuídas na Amazônia e estudos que utilizam informações de filogenias disponíveis devem incluir pelo menos os principais eventos de divergências na Amazônia, como o padrão norte e sul.

Referências

AGAPOW, P.M., BININDA-EMONDS, O.R.P., CRANDALL, K.A., GITTLEMAN, J.L., MACE, G.M., MARSHALL, J.C. & PURVIS, A. 2004. The impact of species concept on biodiversity. *Q. Rev. Biol.* 79: 161-179.

ANGULO, A. & ICOCHEA, J. 2010 Cryptic species complexes, widespread species and conservation: lessons from Amazonian frogs of the *Leptodactylus marmoratus* group (Anura: Leptodactylidae). *Syst. Biodivers.* 8: 357-370.

ARTEAGA, A., MEBERT, K., VALENCIA, J.H. CISNEROS-HEREDIA, D., PEÑAFIEL, N., REYES-PUIG, C., VIEIRA-FERNANDES, J.L. & GUAYASAMIN, J.M. 2017. Molecular

phylogeny of *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae), with emphasis on Ecuadorian species and description of three species. *Zookeys* 661: 91-123.

AVILA-PIRES, T.C.S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zool. Verh. Leiden* 299: 1-706.

BARAK, R., HIPPEL, A., CAVENDER-BARES, J., PEARSE, W., HOTCHKISS, S., LYNCH, E.A., CALLAWAY, J.C., CALCOTE, R. & LARKIN, D.J. 2016. Taking the long view: integrating recorded, archeological, paleoecological, and evolutionary data into ecological restoration. *Int. J. Plant Sci.* 177: 90-102.

BORGES, S. H. & DA SILVA, J.M.C. 2012. A new area of endemism for Amazonian birds in the Rio Negro basin. *Wilson J. Ornithol.* 124: 15-24.

BRYANT, J.B., LAMANNA, C., MORLON, H., KERKHOFF, A.J., ENQUIST, B.J. & GREEN, J.L. 2008. Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *P. Natl. Acad. Sci.* 105: 11505-11511.

CARRASCO, P.A., MATTONI, C.I., LEYNAUD, G.C. & SCROCCHI, G.J. 2012. Morphology, phylogeny and taxonomy of South American bothropoid pitvipers (Serpentes, Viperidae). *Zool. Scr.* 41: 1-15.

CARRASCO, P.A., GRAZZIOTIN, F.G., FARFÁN, R.S.C, KOCH, C., OCHOA, J.A., SCROCCHI, G.J., LEYNAUD, G.C. & CHAPARRO, J.C. 2019. A new species of *Bothrops* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) from Pampas del Heath, southeastern Peru, with comments on the systematics of the *Bothrops newwiedi* species group. *Zootaxa* 4565(3): 301-344.

COLSTON, T.J., GRAZZIOTIN, F.G., SHEPARD, D.B., VITT, L.J., COLLI, G.R., HENDERSON, R.W., HEDGES, S.B., BONATTO, S., ZAHER, H., NOONAN, B.P. & BURBRINK, F.T. 2013. Molecular systematics and historical biogeography of tree boas (*Corallus* spp.). *Mol. Phylogenet. Evol.* 66(3): 953-959.

CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithol. Monographs*: 49-84.

DRAY, S., BAUMAN, D., BLANCHET, G., BORCARD, D., CLAPPE, S., GUENARD, G., JOMBART, T., LAROCQUE, G., LEGENDRE, P., MADI, N. & WAGNER, H.H. 2018. Adespatial: Multivariate multiscale spatial analysis. R package version 0.3-2. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>.

ESPÍNDOLA, A. RUFFLEY, M., SMITH, M.L., CARSTENS, B.C., TANK, D.C. & SULLIVAN, J. 2016. Identifying cryptic diversity with predictive phylogeography. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283: 20161529.

FAITH, D.P. 1992a. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.* 61: 1-10.

FELDMAN, A., SABATH, N., PYRON, A. R., MAYROSE, I., & MEIRI, S. 2016. Body sizes and diversification rates of lizards, snakes, amphisbaenians and the tuatara. *Global Ecol. Biogeogr.* 25: 187-197.

FERNANDES, A.M., WINK, M. & ALEIXO, A. 2012. Phylogeography of the chestnut-tailed antbird (*Myrmeciza hemimelaena*) clarifies the role of rivers in Amazonian biogeography. *J. Biogeogr.* 39: 1524-1535.

FIGUEROA, A., MCKELVY, A.D., GRISMER, L.L., BELL, C.D. & LAILVAUX S.P. 2016. A species-level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *Plos One* 11: e0161070.

FOUQUET, A., SANTANA, C.C., FERNANDO, B.H.C, PECH, N., TREFAUT, R.M. 2014. Species delimitation, patterns of diversification and historical biogeography of the Neotropical frog genus *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae). *J. Biogeogr.* 41: 855-870.

FRAGA, R., LIMA, A.P, MAGNUSSON, W.E., FERRÃO, M. & STOW, A.J. 2018. Contrasting patterns of gene flow for amazonian snakes that actively forage and those that wait in ambush. *J. Hered.* 108(5): 524-534.

FRAGA, R., FERRÃO, M., STOW, A.J., MAGNUSSON, W.E. & LIMA, A.P. 2018. Different environmental gradients affect different measures of snake β -diversity in the Amazon rainforests. *PeerJ* 6: e5628.

FRAGA, R., STOW, A.J., MAGNUSSON, W.E. & LIMA, A.P. 2014. The costs of evaluating species densities and composition of snakes to assess development Impacts in Amazonia. *Plos One* 9(8): 1-9.

FUNK, W.C.; CAMINER, M. & RON, S.R. 2012. High levels of cryptic species diversity uncovered in Amazonian frogs. *Proc. R. Soc. B.* 279: 1806-1814.

QGIS. 2019. Sistema de Informações Geográficas do QGIS. Projeto Código Aberto Geospatial Foundation. <http://qgis.osgeo.org>.

GIAM, X., SCHEFFERS, B.R., SODHI, N.S., WILCOVE, D.S., CEBALLOS, G. & EHRLICH, P.R. 2011. Reservoirs of richness: least disturbed tropical forest are centers of undescribed species diversity. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 279: 67-76.

GIBBS, H.L., SOVIC, M., AMAZONAS, D., CHALKIDIS, H., SALAZAR-VALENZUELA, D & MOURA-DA-SILVA, A.N. 2018. Recent lineage diversification in a venomous snake through dispersal across the Amazon River. *BioL. J. Linn. Soc.* 123(3): 651-665.

GOLDSTEIN, P.Z. & DESALLE, R. 2011. Integrating DNA barcode data and taxonomic practice: Determination, discovery, and description. *BioEssays.* 33: 135-147.

GRAHAM, C.H. & FINE, P.V.A. 2008. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecol. Lett.* 11: 1265-1277.

GRAZZIOTIN, F.G., ZAHER, H., MURPHY, R.W., SCROCCHI, G., BEVAVIDES, M.A., ZHANG, Y. & BONATTO, S.L. 2012. Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics* 28: 437-459.

GUEDES, T.B., SAWAYA, R.J., ZIZKA, A., LAFFAN, S., FAURBY, S., PYRON, R.A., BÉRNILS, R.S., JANSEN, M., PASSOS, P., PRUDENTE, A.L.C., CISNEROS-HEREDIA, D.F., BRAZ, H.B., NOGUEIRA, C.C., ANTONELLI, A. & MEIRI, S. 2018. Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of neotropical snakes. *Global Ecol. Biogeogr.* 27: 14-21.

- HAFFER, J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science* 165(3889): 131-137.
- HAMDAN, B., PEREIRA, A.G., LOSS-OLIVEIRA, L., RÖDDER, D. & SCHRAG, C.G. 2017. Evolutionary analysis of *Chironius* snakes unveils cryptic diversity and provides clues to diversification in the Neotropics. *Mol. Phylogenet. Evol.* 116: 108-119.
- HANSEN, M.C., POTAPOV, P. V, MOORE, R., HANCHER, M., TURUBANOVA, S.A., TYUKAVINA, A., THAU, D., STEHMAN, S.V., GOETZ, S.J. & LOVELAND, T.R. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342: 850-853.
- HILLEBRAND, H. 2004. On the generality of the latitudinal gradient. *Am. Nat.* 163: 192e211.
- HILLMAN, S.S., DREWES, R.C., HEDRICK, M.S. & HANCOCK, T.V. 2014. Physiological vagility and its relationship to dispersal and neutral genetic heterogeneity in vertebrates *J. Exp. Biol.* 217: 3356-3364.
- JADIN, R.C., BLAIR, C., JOWERS, M.J., CARMONA, A. & MURPHY, J.C. 2019. Hiding in the lianas of the tree of life: Molecular phylogenetics and species delimitation reveal considerable cryptic diversity of new world vine snakes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 134: 61-65.
- JENKINS, C.N., PIMM, S.L. & JOPPA, L.N. 2013. Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110(28): E2602–2610.
- JÖRGER, K.M. & SCHRÖDL, M. 2013. How to describe a cryptic species? Practical challenges of molecular taxonomy. *Front. Zool.* 10: 59.
- KAEFER, I.L., TSUJI-NISHIKIDO, B.M., MOTA, E.P., FARIAS, I.P. & LIMA, A.P. 2012. The early stages of speciation in Amazonian forest frogs: Phenotypic conservatism despite strong genetic structure. *Evol. Biol.* 40: 228-245.
- KEMBEL, S.W., COWAN, P.D., HELMUS, M.R., CORNWELL, W.K., MORLON, H., ACKERLY, D.D., BLOMBERG, S.P. & WEBB, C.O. 2010. Applications note - Phylogenetics: Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26: 1463-1464.

- KÉRY, M. 2002. Inferring the absence of a species—a case study of snakes. *J. Wildl. Manage.* 66: 330-338.
- KOTTEK, M., GRIESER, J., BECK, C., RUDOLF, B. & FRANZ, R. 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Z.* 15: 259-263.
- LOPEZ-OSORIO F. & MIRANDA-ESQUIVEL D.R. 2010. A phylogenetic approach to conserving Amazonian biodiversity. *Conserv. Biol.* 24(5): 1359-1366.
- MACHADO, T., SILVA, V.X. & SILVA, M.J.J. 2013. Phylogenetic relationships within *Bothrops neuwiedi* group (Serpentes, Squamata): Geographically highly structured lineages, evidence of introgressive hybridization and Neogene/Quaternary diversification. *Mol. Phylogenet. Evol.*: 1-14.
- MAGURRAN, A.E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell, Malden, MA.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., DA FONSECA, G.A.B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- ORME, C.D.L., DAVIES, R.G., BURGESS, M., EIGENBROD, F., PICKUP, N., OLSON, V.A., WEBSTER, A.J., DING, T., RASMUSSEN, P.C., RIDGELY, R.S., STATTERSFIELD, A.J., BENNETT, P.M., BLACKBURN, T.M., GASTON, K.J. & OWENS, I.P.F. 2005 Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* 436: 1016-1019.
- PARADIS, E. & SCHLIEP, K. 2018. Ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35(3): 526-528.
- PRIMACK, R.B. & CORLETT, R.T. 2005. Tropical rain forests: An ecological and biogeographical comparison. Blackwell Science, Oxford.
- PRUDENTE, A.L.C. & PASSOS, P. 2010. New cryptic species of *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae) from Brazilian Amazonia. *Copeia* 2010: 397-404.

PRUDENTE, A.L.C., RAMOS, L., SILVA, T., SARMENTO, J., DOURADO, A., SILVA, F., ALMEIDA, P., SANTOS, C. & SOUSA, M. 2019. Dataset from the Snakes (Serpentes, Reptiles) collection of the Museu Paraense Emílio Goeldi, Pará, Brazil. *Biodiversity Data Journal* 7: e34013.

POLLOCK, L.J., THULLER, W. & JETZ, W. 2017. Large conservation gains possible for global biodiversity facets. *Nature* 546: 141-144.

PYRON, R.A., BURBRINK, F.T. & WIENS, J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evol. Biol.* 13: 93.

QIAN, H. & XIAO, M. 2012. Global patterns of the beta diversity e energy relationship in terrestrial vertebrates. *Acta Oecol.* 39: 67-71.

R CORE TEAM. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

RENNER, S.S. 2016. A return to Linnaeus's focus on diagnosis, not description: The use of DNA characters in the formal naming of species. *Syst. Biol.* 65: 1086-1095.

REVELL, L.J. 2012. Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol. Evol.* 3: 217-223.

ROCHA, D.G. & KAEFER, I.L. 2019. What has become of the refugia hypothesis to explain biological diversity in Amazonia? *Ecol. Evol.* 9(7): 4302-4309.

ROJAS, R.R., FOUQUET, A., RON, S., HERNANDEZ, E., MELO-SAMPAIO, P., CHAPARRO, J., VOGT, R., CARVALHO, V., PINHEIRO, L., ÁVILA, R., PIRES, I., GORDO, M. & HRBEK, T. 2018. A Pan-Amazonian species delimitation: high species diversity within the genus *Amazophrynella* (Anura: Bufonidae). *PeerJ* 6: e4941.

RON, S.R. 2000. Biogeographic area relationships of lowland neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biol. J. Linn. Soc.* 71: 379-402.

- RIBAS, C.C., ALEIXO, A., NOGUEIRA, C.R., MIYAKI, C.Y. & CRACRAFT, J. 2012. A paleobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proc. R. Soc. Edinb. Sect. B., Biol. Sci.* 279: 681-689.
- SANTORELLI, S.Jr., MAGNUSSON, W.E. & DEUS, C.P. 2018. Most species are not limited by an Amazonian river postulated to be a border between endemism areas. *Sci. Rep.* 8(1): 2294.
- da SILVA, J. M. C.; RYLANDS, A. B.; FONSECA, G. A. B. 2005. O destino das áreas de endemismo da Amazônia. *Megadiversidade* 1(1): 124-131.
- da SILVA, N.J. & SITES-JR, J.W. 1995. Patterns of diversity of Neotropical squamate reptile species with emphasis on the Brazilian Amazon and the conservation potential of indigenous reserves. *Cons. Biol.* 9: 873-901.
- SMITH, B.T., MCCORMACK, J.E., CUERVO, A.M., HICKERSON, M.J., ALEIXO, A., CADENA, C.D., PÉREZ-EMÁN, J., BURNEY, C.W., XIE, X., HARVEY, M.G., FAIRCLOTH, B.C., GLENN, T.C., DERRYBERRY, E.P., PREJEAN, J., FIELDS, S. & BRUMFIELD, R.T. 2014. The drivers of tropical speciation. *Nature* 515: 406-409.
- STEEN, D.A. 2010. Snakes in the grass: Secretive natural histories defy both conventional and progressive statistics. *Herpetol. Conserv. Bio.* 5: 183-188.
- STEPHENS, P.R. & WIENS, J.J. 2003. Explaining species richness from continents to communities: the time-for-speciation-effect in emydid turtles. *Am. Nat.* 161: 112-128.
- TORRES-CARVAJAL, O., ECHEVARRÍA, L.Y., LOBOS, S.E., VENEGAS, P.J., & KOK, P.J. 2019. Phylogeny, diversity and biogeography of neotropical sipo snakes (Serpentes: Colubrinae: *Chironius*). *Mol. Phylogenet. Evol.* 130: 315-329.
- VANZOLINI, P.E. & WILLIAMS, E.E. 1970. South American anoles: Geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia* 19: 1-298.
- WALLACE, A.R. 1852. On the monkeys of the Amazon. London. *Proc. Zool. Soc.* 1852: 107-110.

WILEY, E.O. 1988. Vicariance Biogeography. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 513-542.

WHITTAKER, R. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30: 279-338.

WÜSTER, W., THORPE, R.S. & PUORTO, G. 1996. Systematics of the *Bothrops atrox* complex (Reptilia: Serpentes: Viperidae) in Brazil: a multivariate analysis. *Herpetologica* 52: 263-271.

ZAHER, H., GRAZZIOTIN, F.G., CADLE, J.E., MURPHY, R.W., MOURA-LEITE, J.C. & BONATTO, S.L. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Pap. Avulsos Zool.* 49(11): 115-153.

ZAHER, H., MURPHY, R.W., ARREDONDO, J.C., GRABOSKI, R., MACHADO-FILHO, P.R., MAHLOW, K., MONTINGELLI, G.G., QUADROS, A.B., ORLOV, N.L., WILKINSON, M., ZHANG, Y. & GRAZZIOTIN, F.G. 2019. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *Plos One* 14(5): e0216148.

ZHENG, Y. & WIENS, J.J. 2016. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Mol. Phyl. Evol.* 94: 537-547.

Conclusões Gerais

- Serpentes amazônicas constituem um grupo com diversidade taxonômica maior do que a esperada, visto que nossas amostragens revelaram pelo menos três grupos de indivíduos que não puderam ser identificados a nível de espécie;
- As assembleias de serpentes na Amazônia apresentam altas taxas de substituição de espécies, uma vez que 72,5% da diversidade beta foi explicada pelo *turnover* das espécies;
- Métodos de coletas complementares são essenciais para a amostragem de serpentes na Amazônia, principalmente devido à baixa detectabilidade do grupo e visto que elas são encontradas em diferentes tipos de ambientes, podendo ser terrestres, aquáticas, arborícolas e fossoriais. Além disso, métodos de coleta padronizados permitiram a comparação de riqueza de espécies serpentes entre as áreas amostradas, possibilitando ampliar o conhecimento sobre padrões de diversidade de serpentes na Amazônia;
- Os modelos de distribuição de espécies mostraram que as regiões com maior adequabilidade para serpentes são os extremos leste e oeste da Amazônia, sendo que muitas espécies não apresentam ampla distribuição potencial no bioma, sendo limitadas a uma ou duas áreas de endemismo.
- Algumas espécies apresentaram distribuição potencial ampla, ainda que sua ocorrência observada seja restrita. Isso sugere que, além de fatores climáticos, barreiras geográficas e interações bióticas, como competição, também podem ser responsáveis pelos padrões de distribuição das espécies.
- Dois fatores, vegetação e precipitação do mês mais seco, são potencialmente importantes na distribuição potencial de serpentes amazônicas via efeitos diretos (e.g. fisiológicos) e indiretos (e.g. disponibilidade de habitat e presas).
- A diversidade filogenética de serpentes pode ser subestimada em até 19,6% na Amazônia. Isso porque as espécies são consideradas amplamente distribuídas, não sendo levados em conta os fatores históricos e a cripticidade das espécies. Conseqüentemente, estimativas de diversidade taxonômica e de diversidade beta também devem ser subestimadas.