



## Evolução das serpentes boidae: relações entre fatores ambientais, tamanho corporal e viviparidade

Rodolfo Honorato Lacerda\*; Andréa Cristina Tomazelli\*\*; Pamela Moura Cassiano\*; Catarina Candido de Salles\*

\*Biólogos pelo Centro Universitário Barão de Mauá.

\*\*Doutora em Ciências Biologia Comparada, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, FFCLRP. Atualmente é Professora titular do Centro Universitário Barão de Mauá.

\*Autor para correspondência e-mail: [rodolfo.honorato.lacerda19@gmail.com](mailto:rodolfo.honorato.lacerda19@gmail.com)

### Palavras-chave

Origem  
Filogenia  
Massa corporal  
Paleoecologia  
Morfologia

### Keywords

Origin  
Phylogeny  
Bodymass  
Paleoecology  
Morphology

**Resumo:** As pesquisas sobre serpentes possuem um amplo leque de estudos dada a grande diversidade de espécimes extintas e viventes, propiciando inúmeros questionamentos acerca do surgimento, desenvolvimento e sucesso evolutivo destes animais. Assim, este trabalho tem como principal objetivo apresentar uma visão geral da origem e evolução dos Boídeos de acordo com diferentes hipóteses, assim como, identificar e relatar fatores ambientais que possam estar relacionados com a redução do tamanho do corpo das serpentes ao longo do tempo geológico. Para tanto, foi realizada uma revisão bibliográfica em que se buscou explorar as diversas hipóteses evolutivas e taxonômicas disponíveis atualmente na literatura como, por exemplo, a questão do monofiletismo do grupo Boidae, considerando aspectos morfológicos, moleculares ou ambos, para uma melhor comparação, além de identificar quais pressões ambientais possivelmente foram importantes na seleção de animais com menor porte físico. Os resultados do levantamento bibliográfico permitiram constatar que há suporte teórico consistente para correlacionar as características morfológicas e fisiológicas dos Boídeos com as alterações climáticas, principalmente com a diminuição da temperatura média global ao longo das eras geológicas, que contribuiu para a diminuição do corpo destes animais. A diminuição da temperatura também pode ter sido um fator seletivo importante para o surgimento da viviparidade em substituição à oviparidade, uma vez que contribui para um maior êxito reprodutivo em serpentes em condições de temperaturas mais baixas.

### Evolution of Boidae snakes: relationships between environmental factors, body size and viviparity

**Abstract:** Research on snakes has a wide range of studies given the great diversity of extinct and living specimens, raising numerous questions about the emergence, development and evolutionary success of these animals. Thus, the main objective of this work is to present an overview of the origin and devolution of Boids according to different hypotheses, as well as to identify and report environmental factors that may be related to the reduction in the size of the snakes' body over geological time. For this purpose, a bibliographical review was carried out in which we sought to explore the various evolutionary and taxonomic hypotheses currently available in the literature, such as the issue of monophyeticism of the Boidae group, considering morphological, molecular or both aspects, for a better comparison, in addition to identify which environmental pressures were possibly important in the selection of animals with smaller physical size. The results of the bibliographic survey showed that there is consistent theoretical support to correlate the morphological and physiological characteristics of Boids with climate change, especially with the decrease in global average temperature over geological eras, which contributed to the decrease in the body of these animals. The decrease in temperature may also have been an important selective factor for the emergence of viviparity to replace oviparity, as it contributes to greater reproductive success in snakes under lower temperature conditions, strengthening these considerations.

Recebido em: 01/02/2023

Aprovação final em: 15/05/2023



## Introdução

As cobras (Serpentes ou Ophidia) pertencem ao grupo dos Squamata e surgiram de ancestrais lagartos. Os referidos animais são conhecidos desde o Cretáceo inferior e irradiaram-se durante o Terciário (RAGE, 1984 *apud* BENTON, 2008). Suas principais características incluem a falta de membros, veneno em certas formas complexas e um grande aumento no número de vértebras (120-500) e na cinesia craniana (BENTON, 2008).

Esses animais compreendem mais de 3.400 espécies, com distribuição cosmopolita, ocupando diferentes tipos de ambientes em climas que variam de desertos áridos a oceano aberto. O grupo Ophidia tradicionalmente pode ser dividido em dois grandes grupos principais: Scolecophidia e Alethinophidia, este último inclui as serpentes Boidae (HSIANG *et al.*, 2015).

De acordo com Fraga *et al.* (2013), o grupo das serpentes Boinae, inclusa em Boidae, é representada por quatro gêneros e 28 espécies com distribuição por todo continente americano. No Brasil, 13 espécies dos quatro gêneros existentes se fazem presentes, tendo como principais representantes as jiboias, salamantas e sucuris. Dentre suas características, observa-se o crânio extremamente móvel, assim como a mandíbula, e com formato triangular sendo recoberto por uma pele com escamas pequenas e distribuídas irregularmente (FRAGA *et al.*, 2013). Estas serpentes possuem caracteres plesiomórficos, como por exemplo, a presença de vestígios ósseos da cintura pélvica e das patas posteriores assemelhados a esporões que se localizam próximos à cloaca, são animais vivíparos e exclusivamente carnívoros constritores (BURBRINK; CROTHER, 2011).

Em relação às serpentes, muitas mudanças ocorreram através do tempo. Algumas das mudanças podem estar relacionadas às alterações ambientais que ocorreram ao longo da história geológica do planeta. A separação dos continentes, por exemplo, proporciona maior diversidade de fitofisiologias o que pode ser um fator importante para a evolução dos grupos de seres vivos garantindo, assim, sucesso ou fracasso evolutivo (CHIMETTO, 2008). No caso das serpentes, Prado (2006) observou que as condições climáticas de altas temperaturas favoreciam maior da massa corpórea, assim, é esperado que durante os períodos de glaciação haja um prejuízo ao desenvolvimento e manutenção do metabolismo de animais ectotérmicos.

Considerando este cenário, neste trabalho pretende-se descrever características gerais das serpentes pertencentes ao grupo Boidae, procurando identificar e relatar fatores ambientais que possam ser relacionados com a evolução do tamanho do corpo das serpentes ao longo do tempo, baseando-se em estudos descritos na literatura para organismos atuais e fósseis.

## Metodologia

A origem e a evolução dos Boidae ainda são amplamente discutidas na literatura. O presente trabalho apresentará uma visão geral dos possíveis cenários evolutivos com base na filogenia e em hipóteses biogeográficas, pois não existe um consenso geral ou uma hipótese melhor aceita pelos pesquisadores (PRADO, 2006).

Para a confecção deste trabalho foi realizado uma revisão sistemática integrativa da literatura sobre o assunto. A busca pelos artigos, livros, teses e dissertações foi realizada nos meses de fevereiro a agosto de 2021, e foram considerados trabalhos publicados em qualquer ano e nos idiomas português, inglês e espanhol, utilizando-se como critério de inclusão artigos relacionados às serpentes do grupo dos bóideos e a presença das palavras-chave: origem; filogenia; massa corporal; paleoecologia e morfologia. No total, foram encontrados 45 trabalhos, dentre estes, 22 foram efetivamente utilizados na produção desta revisão por melhor se encaixarem aos critérios estabelecidos, como a centralização dos bóideos, a especificidade do tempo geológico bem como as relações ecológicas. O critério de exclusão dos 23 trabalhos restantes baseou-se nos anos das publicações, ou seja, demos preferência aos trabalhos publicados recentemente. Esse critério de exclusão não foi utilizado para trabalhos recorrentemente citados na literatura. As bases de dados utilizadas foram o Google Acadêmico, Biblioteca Virtual Scielo, Teses USP e Biblioteca Virtual Pearson.



## Resultados e discussão

Após o levantamento bibliográfico e a análise dos trabalhos selecionados, foi possível observar considerações que embasam os estudos sobre origem e evolução das serpentes, bem como as relações filogenéticas do grupo, para enfim sustentar as relações entre o clima e o tamanho do corpo destes animais ao longo tempo geológico.

### Origem e Evolução

As serpentes fazem parte da linhagem Squamata, pertencente aos Lepidosauria, o qual inclui cerca de 9.000 espécies de répteis. Jones *et al.* (2013), integrando dados moleculares e de um novo fóssil de lepidossauro da Alemanha, estimaram a origem do grupo entre 238 e 249,5 milhões de anos, no Triássico médio e inferior, concluindo que sua origem e diversificação ocorreram após a extinção em massa do final do Permiano. Para os autores, o grupo dos Squamata teve origem entre 175 e 212 milhões de anos, no final do Triássico e início do Jurássico, sendo que a origem das principais linhagens viventes tenha ocorrido durante e após a fragmentação da Pangeia (JONES *et al.*, 2013).

Burbrink *et al.* (2020), relatam que os Squamata originados no Mesozoico rapidamente se diversificaram em todas as principais famílias durante o Cenozoico, produzindo as 10.800 espécies atualmente conhecidas. Em relação às serpentes, os autores, segundo Fraga *et al.* (2013), colocam a origem dos Alethinophidia (formado pela maioria das cobras e que tem como característica principal a capacidade de deslocar o osso quadrado, que conecta o maxilar à mandíbula, conferindo ao animal uma grande abertura da boca) no Cretáceo, enquanto os diferentes grupos de Boidae teriam divergido no Cretáceo Superior, e as suas principais famílias divergindo após o limite Cretáceo-Paleógeno.

Embora as cobras tenham surgido no planeta há milhões de anos, sua origem ainda é tema de debates entre os cientistas. A origem nos oceanos foi consenso geral durante muito tempo, mas recentemente estudos genéticos (filogenia molecular) e novas evidências de fósseis, indicaram que as cobras podem ter origem terrestre (FRAGA *et al.*, 2013). Para Hsiang *et al.* (2015), os ancestrais das cobras eram caçadores furtivos noturnos que procuravam presas de corpo mole em ecossistemas quentes, amenos, bem irrigados e com vegetação abundante.

Segundo as hipóteses filogenéticas que consideram características morfológicas, os Boidae fazem parte dos Macrostromata e estão inclusos no clado dos Alethinophidia (KLUGE, 1991). Porém, existem várias divergências entre os autores quando se questiona o monofiletismo dos Boidae, principalmente, quando se analisa as comparações entre as hipóteses filogenéticas morfológicas e as moleculares, como será apresentado no tópico 3.2.

Com base na análise de dados genômicos de 289 espécies de 75 famílias de Squamata, Burbrink *et al.* (2020) não encontraram suporte para o monofiletismo dos Macrostromata, embora o grupo continue a ser considerado devido às análises de dados morfológicos que suportam o monofiletismo do clado (HSIANG *et al.*, 2015).

Em relação à origem geográfica do grupo ainda há muitas incertezas. O estudo de Hsiang *et al.* (2015) reuniu dados anatômicos de cobras vivas e fósseis combinados com dados genéticos, sugerindo que enquanto o ancestral comum mais recente das cobras vivas provavelmente se originou no hemisfério sul (Gondwana) há cerca de 100 milhões de anos, o ancestral comum mais recente das serpentes no geral, vivos ou extintos, que está mais intimamente relacionado às cobras vivas do que qualquer outro grupo pode ter habitado a Laurásia há cerca de 128 milhões de anos atrás.

O processo de separação dos continentes ainda é controverso e duas hipóteses são levantadas (PRADO, 2006). A hipótese que melhor se adequa ao que foi analisado neste trabalho é a de Sanmartín e Ronquist (2004), que afirmam que a Gondwana começou a se dividir no Jurássico (165-150 Ma) e que o bloco principal da parte tropical se separou do bloco principal da parte temperada. E, no decorrer dos milhares de anos, as transformações geológicas nos blocos continentais podem ter contribuído para que ocorresse vicariância entre os indivíduos em consequência da fragmentação



primária dos continentes.

No continente brasileiro, segundo Fachiniet *al.* (2020), as cobras cegas *Boipeba tayasuensis* (Scoleophidia) teriam surgido durante o Cretáceo Superior e estas possuíam tamanhos estimados de mais de um metro de comprimento, muito maiores do que os escolecofidianos modernos. Essa descoberta é importante pois estende o registro do grupo para o Cretáceo Superior, preenchendo assim uma lacuna de tempo e espaço durante o Mesozoico, análise esta que estava prevista por dados moleculares e que anteriormente careciam de evidências paleontológicas. Além disso, ao se analisar a evolução inicial das cobras cegas é possível embasar a hipótese de que a origem para Typhlopoidea ocorreu na Gondwana em que as linhagens da época tinham corpos grandes e só mais tarde foram selecionadas massas corpóreas menores.

Portanto, por mais que não haja consenso entre os pesquisadores acerca da origem dos Boídeos pode-se estimar que, considerando o que melhor se adequa ao proposto neste artigo, a origem do grupo ocorreu no Cretáceo Superior e sua diversificação ocorreu após a extinção do Cretáceo-Paleógeno (Quadro 1).

**Quadro 1** – Resumo com eventos importantes na evolução dos lepidossauros, segundo os autores JONES *et al.* (2020), e dos squamatas, segundo os autores BURBRINCK *et al.* (2013).

JONES <i>et al.</i> (2020)		BURBRINCK <i>et al.</i> (2013)	
Lepidosauria	Origem no Triássico Médio e Inferior (238 e 249,5 milhões de anos) e diversificação após extinção em massa no final do Permiano.	Serpentes	Originadas no Cretáceo (145 e 65 milhões de anos).
Squamata	Origem no final do Triássico e início do Jurássico (175 e 212 milhões de anos). Origem das principais linhagens viventes durante e após a fragmentação da Pangeia.	Boidae	Originadas no Cretáceo Superior (99,6 e 65,5 milhões de anos). Principais famílias divergindo após o limite Cretáceo-Paleógeno (65 Ma).

### Relações Filogenéticas

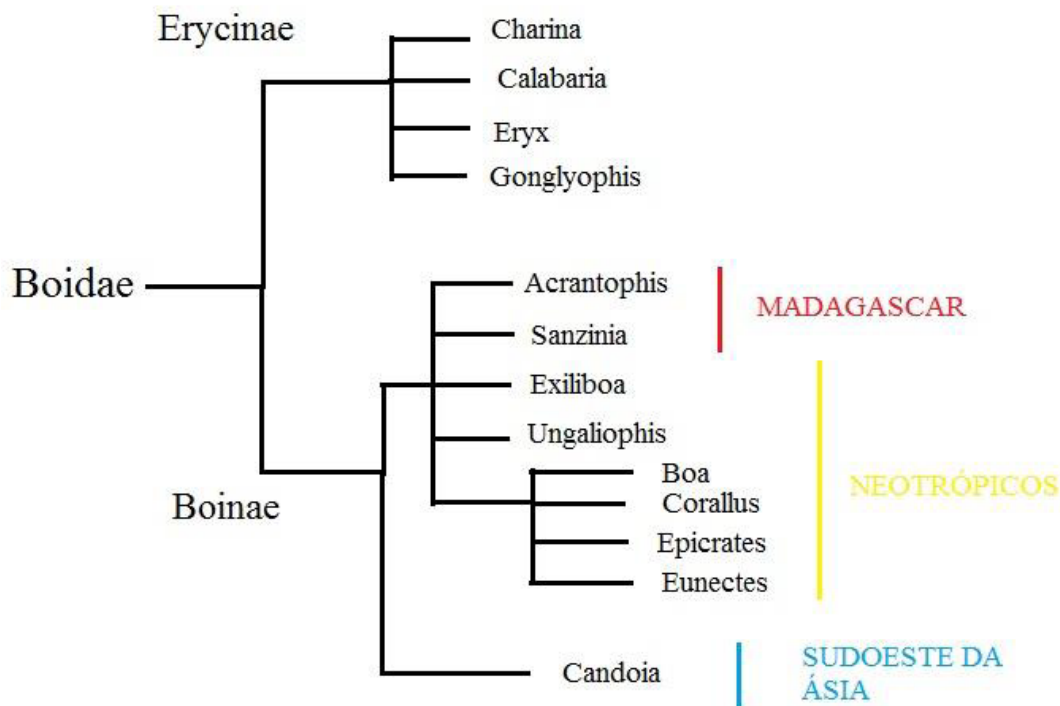
A filogenia é o campo que abrange o estudo da história evolutiva da espécie ou um grupo de espécies, relacionando diferentes caracteres que podem aproximar ou afastar grupos entre si durante a construção taxonômica de árvores filogenéticas. Essas árvores são construídas de acordo com a homologia morfológica ou genética dos grupos estudados revelando as relações evolutivas e os genes mais conservados. Segundo Burbrink e Crother (2011), a classificação sistemática é tradicionalmente orientada por traços morfológicos, usando métodos filogenéticos relacionados com a evolução histórica ou pela interpretação morfológica de especialistas na área. Ademais, a sistemática molecular vem avançando na compreensão das relações de serpentes existentes principalmente nos níveis de espécies, gêneros e famílias, trazendo grande ajuda no entendimento da origem de características morfológicas, ecologia e comportamento.

Assim, como toda a ciência, a filogenia possui certa fluidez conforme surgem novas evidências e as antigas hipóteses são contestadas (BURBRINK; CROTHER, 2011). Desse modo, a taxonomia de Boidea não se exclui desse princípio, havendo diferentes hipóteses com o passar dos anos e com os novos métodos de análises. Com isso, serão abordadas a seguir duas hipóteses: Burbrink e Crother (2011) e Pyron, Reynolds e Burbrink (2014).



Segundo análises morfológicas e análises morfológicas combinadas com dados moleculares a família Boidea encontra-se dentro do grupo dos Macrostomatas (Pythonidae, Boidae, Colubroidea e Acrochordidae) (LEE; SCANLON, 2002) e é dividida em duas subfamílias: Erycinae e Boinae, alocando, respectivamente, quatro e nove gêneros em cada. Dentro da subfamília Boinae encontram-se gêneros que ocorrem em Madagascar (*Acrantophis* e *Sanzinia*), no Sudoeste da Ásia (*Candoia*) e nos Neotrópicos (*Exiliboa*, *Ungaliophis*, *Boa*, *Corallus*, *Epicrates* e *Eunectes*) e de acordo com estudos de dados moleculares é demonstrado o monofiletismo entre os gêneros encontrados em Madagascar e nos Neotrópicos (BURBRINK, 2005; NOONAN; CHIPPINDALE, 2006) e entre os gêneros *Boa*, *Corallus*, *Epicrates* e *Eunectes* (BURBRINK, 2005) (Figura 1)

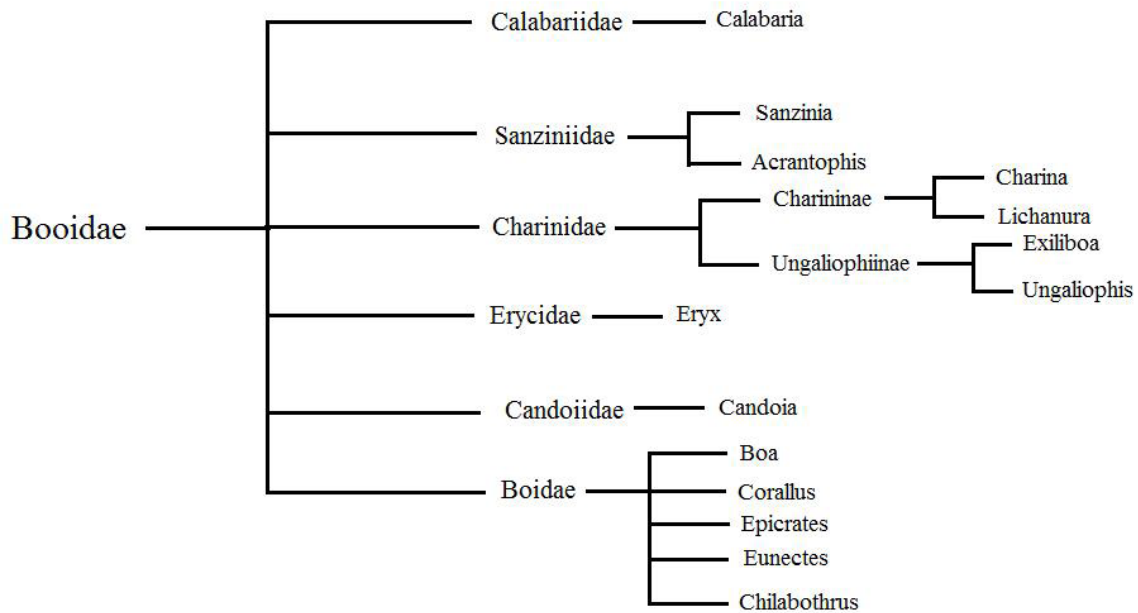
**Figura 1** – Relações filogenéticas da família Boidae segundo Burbrink; Crother (2011).



Inicialmente, Pyron, Reynolds e Burbrink (2014) se embasam na definição sobre a família Boidea feita por Underwood 1967 e corroborada por Kluge 1991 analisando as distinções morfológicas e biogeográficas presentes entre os grupos e, desse modo, compreende cinco subfamílias: Sanziniinae, Chariniinae, Erycinae, Candoiinae e Boinae. Ademais, o grupo é resgatado como parafilético em relação à família Calabariidae.

No entanto, análises filogenéticas moleculares combinadas com dados morfológicos sustentam fortemente as famílias como monofiléticas, apesar de serem biogeograficamente distintas, e esta taxonomia atual não reflete aos grupos seu monofiletismo. Portanto, sugerem a mudança da classificação das subfamílias de bóideos para famílias, formando a superfamília Booidea que compreendem as famílias: Calabariidae (*Calabaria*), Sanziniidae (*Sanzinia* e *Acrantophis*), Charinidae (subfamílias Chariniinae [*Charina* e *Lichanura*] e Ungaliophiinae [*Exiliboa* e *Ungaliophis*]), Erycidae (*Eryx*), Candoiidae fam. nov. (*Candoia*) e Boidae (*Boa*, *Corallus*, *Eunectes*, *Epicrates* e *Chilabothrus*). Tornando essa classificação uma base estável para futura revisão e descrição de novas espécies ou caracteres adicionais em análises filogenéticas e comparativas (PYRON; REYNOLDS; BURBRINK, 2014).



**Figura 2** – Relações filogenéticas da superfamília Booidea segundo Pyron *et. al* (2014).

Desse modo, considerando a temática do trabalho em analisar as questões de morfologia associadas às pressões evolutivas e adaptativas no grupo dos Boídeos, o embasamento teórico se dará, em maior parte, a partir de hipóteses de dados anatômicos e morfológicos.

### O tamanho das serpentes ao longo do tempo

Os artigos publicados sobre fósseis de serpentes do grupo Boidae permitem concluir que o tamanho do corpo destes animais foi sendo modificado ao longo do tempo geológico, o que pode ter relação direta com fatores como temperatura ambiente (clima) e fisiologia da reprodução destes animais.

Head *et al.* (2009) descreveram o fóssil de *Titanoboa cerrejonensis*, que ficou conhecida como a maior de todas as serpentes, com comprimento estimado de 13 m e massa de 1.135 kg. *Titanoboa cerrejonensis* foi descrita como uma cobra Boidae da floresta tropical da formação Cerrejón, no nordeste da Colômbia, datada em 58-60 milhões de anos atrás. Segundo os autores, o tamanho máximo de animais poiquilotérmicos a uma determinada temperatura é limitada por taxa metabólica, e uma serpente com o tamanho da *Titanoboa cerrejonensis* exigiria uma média mínima de temperatura anual de 30–34 °C para sobreviver.

No Eoceno inferior da Argentina, há uma diversidade de fósseis de Boidae e, provavelmente, Erycinae para a formação Sarmiento. Hsiou (2010) descreveu a grande serpente fóssil *Chubutophis grandis*, de dimensões superiores aos gêneros recentes *Eunectes* e *Python*.

Segundo Terribile (2009), em regiões tropicais com maior disponibilidade de energia, as restrições termo regulatórias são menores, o que permite aos organismos atingir um tamanho maior. Ainda de acordo com Pough, Janis e Heiser (2008), o tamanho do corpo afeta profundamente a temperatura de equilíbrio de um organismo exposto ao sol.

Como relatado por Chimetto (2008), o Paleógeno sofreu diversas mudanças climáticas severas, como um rápido aquecimento do Planeta na fronteira Paleoceno/Eoceno, ou uma forte queda na temperatura no limite Eoceno/Oligoceno. Para Chimetto (2008), estas mudanças nos padrões climáticos provocam alterações estruturais nos organismos sujeitos a elas, como vegetação e fauna em regiões continentais terrestres, gerando uma pressão seletiva sobre a morfologia dos organismos.

Como resultado de pressões seletivas, segundo Stewart; Rothwell (1993), na fronteira Eoceno/Oligoceno, devido à queda brusca da temperatura, a calota polar Antártica se forma, mudando



as condições do planeta, que passam de um clima quente e úmido para frio e seco, com fortes implicações nas mudanças paleofaunísticas continentais terrestres, o que possivelmente tenha contribuído para a seleção de organismos com tamanho de corpo reduzido.

Assim, com a mudança do clima resultando na queda de temperatura no final do Eoceno e início do Oligoceno, como relatado por Frakes (1979) *apud* Chimetto (2008), é possível inferir que indivíduos de tamanho grande foram sendo gradativamente eliminados da população, favorecendo o aumento de indivíduos de tamanho reduzido.

Segundo Shine *et al.* (2000) *apud* Terribile (2009) organismos com tamanho menor, cuja área de superfície corpórea seja maior em relação ao volume, são favorecidos pelo fato de poderem aquecer mais rapidamente, otimizando o controle de temperatura e, portanto, possuindo mais tempo disponível para outras atividades ecológicas.

A temperatura ambiente também parece ter sido um fator importante na fisiologia da reprodução das serpentes, que também tem relação com o tamanho do corpo destes animais. Braz (2013) em sua tese de doutorado fez um estudo sobre a evolução da viviparidade nas serpentes da tribo Hydropsini. Segundo Shine *et al.* (1985) *apud* Braz (2013) a ampla maioria das origens de viviparidade nos vertebrados ocorreu nos répteis Squamata. Embora aproximadamente 20% das espécies de Squamata sejam vivíparas, a mudança evolutiva da oviparidade para viviparidade nesse grupo ocorreu cerca de cem vezes de forma independente, ou seja, mais que o dobro das origens da viviparidade ocorridas nos demais grupos de vertebrados.

Blackburn (1982) *apud* Braz (2013) diz que as associações entre viviparidade e climas frios colocam as baixas temperaturas ambientais como uma provável força seletiva por trás da transição da oviparidade para a viviparidade. Shine (1985) *apud* Braz (2013) incita que em particular, os efeitos deletérios das baixas temperaturas nos ninhos sobre os ovos e os benefícios das temperaturas mais quentes para os ovos dentro do útero (via termorregulação materna) são considerados os principais mecanismos pelos quais os climas frios favorecem a origem da viviparidade.

Assim, de acordo com a hipótese do clima frio, a prolongada retenção de ovos e a consequente aquisição da viviparidade seriam favorecidas nas regiões de climas frios porque, devido à termorregulação, as fêmeas podem fornecer temperaturas mais elevadas para os ovos no útero do que se eles tivessem sido depositados no solo (SHINE *et al.*, 2004 *apud* BRAZ, 2013).

Shine *et al.* (1995) *apud* Braz (2013) diz que o desenvolvimento embrionário dos répteis é diretamente afetado pelo regime térmico durante a incubação. Em baixas temperaturas, os ovos presentes em ninhos colocados no ambiente ficam sujeitos aos efeitos do clima e podem sofrer várias consequências: desaceleração das taxas de desenvolvimento embrionário, mortalidade dos embriões, produção de filhotes malformados, além de afetar negativamente características fenotípicas dos filhotes, importantes para a sobrevivência como, morfologia, taxa de crescimento e desempenho locomotor.

Shine *et al.* (1998) *apud* Braz (2013) conclui que basicamente, por reterem os ovos por mais tempo e por meio da termorregulação, as fêmeas podem elevar seu sucesso reprodutivo pelo menos de três formas: (1) por acelerar a embriogênese, (2) por reduzir a mortalidade embrionária ou (3) aumentar a viabilidade dos filhotes.

Quanto à relação entre o tamanho corporal e a fecundidade, Shine (1994) *et al.* *apud* Prado (2006), relataram que o tamanho corporal da fêmea tem forte influência sobre sua fecundidade, incluindo o número, tamanho e massa dos filhotes. Para a maioria das espécies, a fecundidade parece ser a principal pressão seletiva responsável pelo incremento evolutivo do tamanho corpóreo das fêmeas.

Nesse sentido, como já visto anteriormente a diminuição do tamanho corporal favorece uma termorregulação mais rápida e agora sob essa perspectiva, também favorece o ciclo reprodutivo. Quanto mais leve for o corpo da serpente, menos tempo ela leva para alcançar o equilíbrio de suas taxas metabólicas, compensando o ganho de peso por conta de sua prole em gestação.

Logo, em temperaturas mais baixas, animais vivíparos apresentam vantagens adaptativas, aumentando a taxa de sobrevivência e de reprodução da espécie, já que os embriões se desenvolvem dentro do corpo, não sendo afetados diretamente pela temperatura ambiente.



Atualmente, representantes do grupo Boinae são exclusivamente vivíparos, o que leva a pensar que exista uma relação entre o surgimento da viviparidade e a diminuição do tamanho corporal, contando que, no período analisado do final do Eoceno e início do Oligoceno, esse grupo contava com ancestrais consideravelmente grandes, conforme relatado por Albino (1996).

### Conclusão

Diante da história evolutiva das serpentes, observa-se pelo menos duas hipóteses bem pautadas. Uma de análise substancialmente morfológica em que a família Boidea encontra-se presente no grupo Macrostromata e é dividida nas subfamílias Erycinae e Boinae, sendo consideradas monofiléticas entre si. Enquanto, considerando uma análise de dados morfológicos e moleculares em conjunto, é possível inferir que apesar de haver distinção biogeográfica entre os grupos, esses permanecem sendo monofiléticos, porém, com uma diferente classificação a fim de facilitar possíveis análises futuras, criando então a classificação de superfamília Booidea e rearranjando os grupos dentro de novas famílias.

O levantamento realizado neste trabalho permitiu concluir que a seleção de organismos de tamanho corporal reduzido foi o resultado de pressões seletivas por conta da queda de temperatura no limite Eoceno/Oligoceno, considerando as serpentes fósseis que evidenciaram esse fato ao longo do tempo. As vantagens relatadas também na evolução da viviparidade em relação à diminuição da temperatura, podem, portanto, estar estritamente ligadas à diminuição do tamanho corporal dos Boinae, o que possibilita a termorregulação mais rápida e eficiente, além de favorecer o desenvolvimento do embrião dentro do corpo da mãe. Com o tamanho de corpo reduzido é possível compensar o ganho de massa na gestação sem que atrapalhe muito sua locomoção e configuração metabólica, garantindo o desenvolvimento dos filhotes.

### Referências

- ALBINO, A. M. Snakes from the Miocene of Patagonia (Argentina). Part I: The Booidea. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, Stuttgart, v. 199, n. 3, p. 417-434, 1996.
- BENTON, M. J. **Paleontologia dos vertebrados**. 3. ed. São Paulo: Atheneu, 2008.
- BRAZ, H. B. P. **Evolução da viviparidade nas serpentes da tribo Hydropsini**. Tese (Doutorado) – Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Departamento de cirurgia, Universidade de São Paulo – USP, São Paulo, 2013. Disponível em: [https://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/10/10132/tde-24062014-102635/publico/Tese\\_Completa\\_HenriqueBraz.pdf](https://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/10/10132/tde-24062014-102635/publico/Tese_Completa_HenriqueBraz.pdf). Acesso em: 20 ago. 2021.
- BURBRINK, F. T. Inferring the phylogenetic position of *Boa constrictor* among the Boinae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 34, n. 1, p. 167-180, 1 fev. 2005. Disponível em: [https://www.researchgate.net/publication/8149218\\_Burbrink\\_F\\_T\\_Inferring\\_the\\_phylogenetic\\_position\\_of\\_Boa\\_constrictor\\_among\\_the\\_Boinae\\_Molecular\\_Phylogenetics\\_and\\_Evolution](https://www.researchgate.net/publication/8149218_Burbrink_F_T_Inferring_the_phylogenetic_position_of_Boa_constrictor_among_the_Boinae_Molecular_Phylogenetics_and_Evolution). Acesso em: 23 ago. 2021.
- BURBRINK, F. T.; CROTHER, B. I. Evolution and taxonomy of snakes. *In*: BARRIE, G. M. J. **Reproductive biology and phylogeny of snakes**. Australia: The University of Queensland, 2011. v. 9, cap. 2, p. 19-53.
- BURBRINK, F. T.; GRAZZIOTIN, F. G.; PYRON, R. A.; CUNDALL, D.; DONNELLAN, S.; IRISH, F.; KEOGH, J. S.; KRAUS, F.; MURPHY, R. W.; NOONAN, B.; RAXWORTHY, C. J.; RUANE, S.; LEMMON, A. R.; LEMMON, E. M.; ZAHER, H. Interrogating genomic-scale data for Squamata (Lizards, Snakes, and Amphisbaenians) shows no support for key traditional morphological relationships. **Systematic Biology**, v. 69, n. 3, p. 502–520, 24 set. 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz062>. Acesso em: 10 jul. 2021.





CHIMETTO, E. N. **Mudanças ambientais e desdobramentos evolutivos durante o Paleogeno**. 2008. TCC (Graduação) – Curso de Ecologia, Universidade Estadual Paulista – Instituto de Biociências, Rio Claro, 2008. Disponível em: <https://repositorio.unesp.br/handle/11449/118669>. Acesso em: 10 jul. 2021.

FACHINI, T. S.; ONARY, S.; PALCI, A.; LEE, M. S. Y.; BRONZATI, M.; HSIOU, A. S. Cretaceous Blind Snake from Brazil Fills Major Gap in Snake Evolution. **I Science**, v. 23, n. 12, p. 1018-1034, 18 dez. 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.isci.2020.101834>. Acesso em: 8 jul. 2021.

FRAGA, R.; LIMA, A. P.; PRUDENTE, A. L. C.; MUGNUSSON, W. E. **Guia de cobras da região de Manaus e Amazônia Central**. 1. ed. Manaus: Inpa, 2013. v. 1, p. 303. 1. ed.

HEAD, J. J.; BLOCH, J. I.; HASTINGS, A. K.; BOURQUE, J. R.; CADENA, E. A.; HERRERA, F. A.; POLLY, P. D.; JARAMILLO, C. A. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. **Nature**, v. 457, p. 715-717, 5 fev. 2009. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/nature07671>. Acesso em: 26 abr. 2023.

HSIANG, A. Y.; FIELD, D. J.; WEBSTER, T. H.; BEHLKE, A. D. B.; DAVIS, M. B.; RACICOT, R. A.; GAUTHIER, J. A. The origin of snakes: revealing the ecology, behavior, and evolutionary history of early snake susing genomics, phenomics, and the fossil record. **BMC Evolutionary Biology**, v.15, n.87, 2015. Disponível em: <https://bmcecolevol.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12862-015-0358-5>. Acesso em: 19 ago. 2021.

HSIOU, S. A. **Lagartos e serpentes (Lepidosauria, Squamata) do Mioceno médio-superior da região norte da América do Sul**. 2010. Tese (Doutorado) - Curso de Biologia, Universidade Federal do Rio grande do Sul, Porto Alegre, 2010. Disponível em: <https://www.lume.ufrgs.br/bitstream/handle/10183/23712/000742707.pdf?sequence=1>. Acesso em: 20 ago. 2021.

JONES, M. E. H.; ANDERSON, C. L.; HIPSLEY, C. A.; MÜLLER, J.; EVANS, S. E.; SHOCH, R. R. Integration of molecules and new fossil supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara). **BMC Evolutionary Biology**, v.13, n.208, 25 set. 2013. Disponível em: <https://bmcecolevol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2148-13-208>. Acesso em: 19 ago. 2021.

KLUGE, A. G. Boine snake phylogeny and research cycles. **Miscellaneous Publications Museum of Zoology**, University of Michigan, n.178, p. 1-58, 29 jan. 1991. Disponível em: <https://www.semanticscholar.org/paper/Boine-Snake-Phylogeny-and-Research-Cycles-Kluge/325dbdb21ccb66043ea6ed6ebbf67a71c3f4a42f>. Acesso em: 20 ago. 2021.

LEE, M. S. Y.; SCANLON, J. D. Snake phylogeny base do osteology, soft anatomy and ecology. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, United Kingdom, v. 77, n. 3. p. 333-401, 7 fev. 2002. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1017/S1464793102005924>. Acesso em: 9 ago. 2021.

NOONAN, B. P.; CHIPPINDALE, P. T. Dispersal and vicariance: the complex evolutionary history of boid snakes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 40, ed. 2, p. 347-358, 19 abr. 2006. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1055790306000935?via%3Dihub>. Acesso em: 23 ago. 2021.

PRADO, L. P. **Ecomorfologia e estratégias reprodutivas nos Boidae (Serpentes), com ênfase nas espécies neotropicais**. 2006. Tese (Doutorado) – Curso de Ecologia, Universidade Estadual de Campinas – Instituto de Biologia, Campinas, 2006. Disponível em: <http://repositorio.unicamp.br/jspui/>



handle/REPOSIP/316156. Acesso em: 20 ago. 2021.

POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. **A vida dos vertebrados**. 4. ed. São Paulo: Atheneu, São Paulo LTDA, 2008.

PYRON, R.; REYNOLDS, R. G.; BURBRINK, F. T. A taxonomic revision of Boas (Serpentes: Boidae). **Zootaxa**. v. 3846, n. 2, 1 ago. 2014. Disponível em: <https://www.biotaxa.org/Zootaxa/article/view/zootaxa.3846.2.5>. Acesso em: 01 jul. 2021.

STEWART, W. N.; ROTHWELL, G. M. Paleobotany and Evolution of Plants. **Cambridge University Press**, 1993. ed. 2, p. 521.

SANMARTÍN, I.; RONQUIST, F. Southern Hemisphere biogeography in ferred byevent based models: plant versus animal patterns. **Systematic Biology**, Uppsala – Suécia, v. 53, n. 2, p. 216-243, 1 abr. 2004. Disponível em: <https://academic.oup.com/sysbio/article/53/2/278/1688731>. Acesso em: 20 ago. 2021.

TERRIBILE, L. C. **Padrões ecológicos globais de dois clados de serpentes, Viperidae e Elapidae (Serpentes, Squamata)**. 2009. Tese (Doutorado) - Curso de Biologia, Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Brasília, 2009. Disponível em: <https://repositorio.unb.br/handle/10482/4578>. Acesso em: 20 ago. 2021.