



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Zoologia

Osteologia craniana e das vértebras cervicais de duas espécies amazônicas de *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes: Dipsadidae)

Pílade Bergamaschi Robert Filho
Brasília - DF
2026



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Zoologia

Osteologia craniana e das vértebras cervicais de duas espécies amazônicas de
Helicops Wagler, 1828 (Serpentes: Dipsadidae)

Pílade Bergamaschi Robert Filho

Dissertação de Mestrado
apresentada ao Programa de
Pós-graduação em Zoologia,
Instituto de Ciências Biológicas, da
Universidade de Brasília, como parte
dos requisitos necessários à
obtenção do título de Mestre em
Zoologia.

Orientadora: Dra. Angele Martins
Coorientadora: Dra. Nathalie K. Citeli

Brasília - DF
2026

Osteologia craniana e das vértebras cervicais de duas espécies amazônicas de
Helicops Wagler, 1828 (Serpentes: Dipsadidae)

Pílade Bergamaschi Robert Filho

Angele Martins

Nathalie Citeli

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Aprovada por

Nathalie Queirolo Kaladinsky Citeli Presidente – UCB (Presidente)

Roberta Murta-Fonseca – UnB (Titular)

Pedro M. Sales Nunes – UFPE (Titular)

Julia Klaczko (Suplente)

Brasília - DF

2026

A todos que me apoiaram, acompanharam e ajudaram.

“What you do today influences tomorrow, not the other way around. Love Today, and
seize All Tomorrows!”
(All tomorrows - C. M. Kösemen)

Agradecimentos

Gostaria de agradecer ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade de Brasília, assim como à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela oportunidade de poder fazer esse trabalho.

Aos meus pais, Pilade e Fabiana, por estarem sempre comigo e não só me apoiarem na minha escolha profissional como fazerem o possível pra me ajudar, assim como terem influenciado quem eu sou hoje. Não estaria aqui sem os dois. Amo vocês.

Aos meus irmãos, Davi e Isabela, por também me apoiarem e me mostrarem como é bom ter alguém pra dividir a vida e te entender. Teria sido muito mais complicado, desde que me conheço por gente, se vocês não estivessem presentes. Amo vocês.

Às minhas orientadoras, Angele Martins e Nathalie Citeli, não só pela melhor orientação que eu poderia pedir, como também por me tranquilizarem em momentos de tensão e dúvida (mesmo que não saibam), servirem de exemplo pra mim (pessoal e profissionalmente), e por serem pacientes com erros e tropeços (que muitas vezes eu mesmo considerei coisas básicas).

À banca, Roberta Murta-Fonseca e Pedro M. Sales Nunes pela disponibilidade.

Aos meus irmãos não sanguíneos, Vinícius, Feijó e Leo por a essa altura serem tão importantes pra mim que não consigo imaginar como seria a vida sem a amizade de vocês. Obrigado por existirem e que bom que somos amigos, amo vocês cara.

Aos meus familiares: vó Nelci e vô Galeno, vó Vera e vô Roberto, tio Marcelo e tia Flávia, tio “têê”, Larissa, Marcelinho, Lucas, tio Beto e tia Roziane e Lorena, por serem uma família da qual eu não tenho o que reclamar. Se eu tô aqui hoje é porque cada um de vocês teve participação e influência nisso também. Amo vocês.

A TODOS os meus amigos de Brasília, em especial os mais próximos (Stubb, Felipe, Assis, Kiyoe, Bahia, Beck, Andressa, João Otávio, João Pedro, Isaías), por terem me recebido tão bem e me proporcionarem dois dos melhores anos da minha vida. Tenho certeza absoluta que o mestrado seria muito pior se nos meus momentos de lazer vocês não estivessem presentes.

A TODOS os meus amigos de Campo Grande (aqui sim são muitos), por me fazerem sentir falta dessa cidade e me proporcionarem tanta alegria nos vários

momentos em que eu estava na cidade. Todos vocês moram no meu coração (sim tem espaço).

Aos grupos “bffs e lerdões”, “bola campeã”, “sbmssers”, “Liga das Nações”, “serelepes”, “Cavalo Bim”, e “mites” pelas amizades, risadas, companhia, conversas e por deixar a jornada mais leve. Sei que posso contar com vocês.

Ao laboratório Mapinguari e seus integrantes por terem despertado em mim a paixão pela herpetologia, pelas amizades, pelo companheirismo e ajuda quando eu precisei. Um agradecimento especial ao professor Diego, por ter aberto as portas para o mestrado em Brasília e ter me guiado em várias ocasiões.

A todo o pessoal do LACV, LAFUC, Serpentes do DF, CHUNB e a turminha que entrou comigo no mestrado. Vocês me mostram que não dá pra ser biólogo sozinho, e conseguem deixar essa tarefa mais leve.

A todos os meus professores que me influenciaram e me moldaram até aqui.

Aos curadores das coleções científicas que cederam os exemplares para a confecção do estudo: Fernanda Werneck (INPA), Wuelton Monteiro (FMT, IMTM), Ana Prudente (MPEG) e Guarino Colli (CHUNB). O trabalho não seria possível sem a ajuda de vocês.

OBRIGADO!!!

Sumário

Resumo.....	10
Abstract.....	12
1. Introdução.....	14
1.1. Taxonomia e Sistemática de <i>Helicops</i>	14
1.2. Relevância de estudos de morfologia craniana em Serpentes.....	17
2. Objetivo.....	19
3. Material e métodos.....	20
4. Resultados.....	23
4.1. Descrição do crânio, mandíbula e vértebras cervicais de <i>Helicops hagmanni</i>	23
4.2. Descrição do crânio, mandíbula e vértebras cervicais de <i>Helicops polylepis</i>	52
5. Discussão.....	81
5.1. Padrão geral do crânio e comparação com demais espécies de <i>Helicops</i>	81
5.2. Variação intraintraespecífica do crânio em <i>H. polylepis</i> e <i>H. hagmanni</i>	84
5.3. Morfologia das vértebras cervicais em <i>Helicops</i>	86
6. Conclusão.....	87
Referências.....	88
Material examinado.....	95

Osteologia craniana e das vértebras cervicais de duas espécies amazônicas de
Helicops Wagler, 1828 (Serpentes: Dipsadidae)

Pílade Bergamaschi Robert Filho

Angele Martins

Nathalie Citeli

Resumo da Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Zoologia.

O gênero *Helicops* (tribo Hydropsini) possui atualmente 20 espécies reconhecidas, que apresentam um histórico taxonômico complexo, sendo marcado por redescrições, baseadas em diversos estudos sistemáticos e taxonômicos sobretudo fundamentados em dados de morfologia externa e padrões de coloração. Estudos de morfologia craniana possuem um papel central na sistemática de Serpentes, não somente sendo utilizados em diversos estudos de variadas áreas, como também têm sido utilizados para compor os caracteres diagnósticos de diversas linhagens, incluindo para descrição de novos gêneros e espécies, assim como na diferenciação de linhagens crípticas. Mesmo assim, trabalhos focados em anatomia descritiva comparada deste gênero ainda são escassos, incluindo descrição de elementos ósseos como morfologia craniana. Sendo assim, tendo em vista a relevância de estudos de morfologia para resolução de questões taxonômicas, este trabalho tem como objetivo descrever a morfologia craniana, da mandíbula e de vértebras cervicais de *H. polylepis* e de *H. hagmanni*, verificando se há a existência de variação intraespecífica. Os crânios das duas espécies possuem no geral uma morfologia semelhante às demais espécies do gênero, com maior variação intraespecífica em formato geral dos elementos ósseos do crânio, quantidade de forames, e nível de desenvolvimento de processos. Essas diferenças não mostraram relação com variação ontogenética, dimorfismo sexual ou distribuição geográfica. Para *H. polylepis*, um processo nasal não fusionado ao premaxilar foi encontrado, podendo representar uma característica exclusiva da espécie. Já para

H. hagmanni, a falta de um forame milo-hiódeo no seu angular pode também representar uma característica exclusiva da espécie.

Palavras chave: morfologia, Hydropsini, crânio, vértebras, anatomia.

Osteologia craniana e das vértebras cervicais de duas espécies amazônicas de
Helicops Wagler, 1828 (Serpentes: Dipsadidae)

Pílade Bergamaschi Robert Filho

Angele Martins

Nathalie Citeli

Abstract da Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Zoologia.

The genus *Helicops* (tribe Hydropsini) currently comprises 20 recognized species and exhibits a complex taxonomic history, marked by multiple redescriptions based on a variety of systematic and taxonomic studies, primarily grounded in external morphological data and color pattern variation. Studies of cranial morphology play a central role in snake systematics, not only being widely applied across different research areas, but also contributing to the establishment of diagnostic characters for numerous lineages, including the description of new genera and species, as well as the differentiation of cryptic lineages. Nevertheless, studies focused on the comparative descriptive anatomy of this genus remain scarce, including detailed descriptions of skeletal elements such as cranial morphology. Therefore, given the relevance of morphological studies for resolving taxonomic questions, the aim of this work is to describe the cranial, mandibular, and cervical vertebral morphology of *H. polylepis* and *H. hagmanni*, and to assess the presence of intraspecific variation in these characters. The skulls of both species conform to the general morphological patterns of the genus, with greater intraspecific variation observed in overall bone shape, number of foramina, and level of development of processes. These differences showed no association with ontogenetic variation, sexual dimorphism, or geographic distribution. In *H. polylepis*, a nasal process not fused to the premaxilla was observed and may represent a species-specific character; while in *H. hagmanni*, the absence of a mylohyoid foramen in the angular bone may also represent an exclusive character for the species.

Keywords: morphology, Hydropsini, skull, vertebrae, anatomy.

Brasília - DF

2026

1. INTRODUÇÃO

1.1 Taxonomia e Sistemática de *Helicops*

A família Dipsadidae constitui um grupo diverso de serpentes do novo mundo, composto atualmente por mais de 800 espécies e 97 gêneros (Ramírez, Velasco, Reeder, 2025; Uetz et al., 2025) com ampla distribuição na América do Sul e Central (Nogueira et al., 2019; Serrano et al., 2024). As espécies da família podem ocupar os mais variados nichos ecológicos, com indivíduos que possuem desde hábitos fossoriais a terrestres, secretivos, arborícolas e aquáticos (de Paula Orofino et al., 2010; Brown et al., 2018; Kok & Means, 2024). A dieta dos representantes desta família é variável, podendo incluir anfíbios, lagartos, serpentes, pequenos mamíferos, aves, peixes, moluscos, anelídeos e ovos (De Paula Orofino et al., 2010; Vidal et al., 2010; Stender-Oliveira et al., 2016; De Carvalho Teixeira et al., 2017; Brown et al., 2018). Os táxons alocados em Dipsadidae são atualmente distribuídos em quatro grupos distintos (Serrano et al., 2024), a saber: linhagens que se distribuem pela região neotropical, sendo compostas pelas subfamílias Dipsadinae e Xenodontinae; uma linhagem que ocorre na América do Norte e é composta pela subfamília Carphophiinae e os gêneros *Heterodon* e *Farancia*; e finalmente uma linhagem formada por dois gêneros de serpentes do Leste asiático (*Thermophis* e *Stichophanes*) (Cadle & Greene, 1993; Grazziotin et al., 2012; Zaher et al., 2019; Serrano et al., 2024; Ramírez, Velasco, Reeder, 2025; Uetz et al., 2025). As atuais sinapomorfias para Dipsadidae incluem um hemipênis com uma fileira de espinhos laterais aumentados em cada lado, lobos hemipenianos com regiões ornamentadas distintamente, incluindo um *capitulum* sulcado e uma região asulcada nua ou fracamente caliculada (Vidal et al., 2000; Zaher et al., 2009).

Hydropsini constitui uma tribo monofilética em Dipsadidae (Zaher et al., 2009, 2019), sendo composta atualmente por três gêneros: *Hydrops* Wagler, 1830 com três espécies, *Pseudoeryx*, Fitzinger 1826 com duas espécies, e *Helicops* Wagler, 1828 com 20 espécies (Uetz et al., 2025). A tribo foi nomeada pela primeira vez por Dowling & Duellman (1978), sendo originalmente um agrupamento artificial de seis gêneros de serpentes. Atualmente a tribo engloba apenas três gêneros pois os representantes alocados em Hydropsini, além de serem comumente encontrados em ambientes aquáticos da América do Sul, possuem algumas características: uma

única escama internasal, olhos e narinas posicionados no topo da cabeça, e como sinapomorfia um grande desenvolvimento do músculo adutor *mandibularis externus superficialis* em sua origem (Nunes, 2006; Braz, 2013; Di Pietro et al., 2014).

O gênero *Helicops* Wagler, 1828 possui atualmente 20 espécies reconhecidas (Uetz et al., 2025), que ocorrem em ambientes aquáticos sul-americanos (Moraes-da-Silva et al., 2019, 2021, 2022) se estendendo desde a parte norte da América do Sul até a Argentina e Uruguai (Nogueira et al., 2019; Schöneberg & Köhler, 2022). As espécies que compõem o gênero, além de possuírem as características supramencionadas para a tribo, possuem tanto viviparidade quanto oviparidade, apenas uma escama temporal anterior (com exceções), narinas laterais e superiores geralmente com uma escama subdividida, último dente longo e escamas carenadas (= quilhadas) (Wagler, 1830; Peters & Orejas-Miranda, 1986; Braz et al., 2016). Porém, o padrão de coloração dorsal das espécies é bastante variado, podendo variar desde manchas circulares, selas (i.e., bandas transversais) até dorso completamente liso (Moraes-da-Silva et al. 2021). As espécies de *Helicops* apresentam um histórico taxonômico complexo, sendo marcado por sinonimizicações e redescrições, baseadas em diversos estudos sistemáticos e taxonômicos sobretudo fundamentados em dados de morfologia externa e padrões de coloração (Rossman, 1975; Carvalho, 2022; Citeli, 2022; Schöneberg & Köhler, 2022). Uma das características sistemáticas do gênero é a divisão das espécies em grandes grupos artificiais baseados em padrões de coloração dorsal, sem estarem relacionados com hipóteses filogenéticas moleculares (Moraes-da-Silva et al., 2021). Tais padrões variam entre manchas circulares (*H. acangussu*, *H. polylepis*, *H. hagmanni*, *H. leopardinus*, *H. yacu*, *H. danieli*, *H. pastaze*, *H. petersi*), manchas em formato de “sela” (*H. angulatus*, *H. apiaka*, *H. gomesi*), manchas em blocos transversais (*H. boitata* e *H. scalaris*), listras (*H. carinicaudus*, *H. trivittatus*, *H. infrataeniatus*, *H. modestus*), coloração uniforme (*H. tapajonicus* e *H. nentur*) e coloração em forma de bandas transversais (*H. phantasma*) (Hurtado-Gómez et al., 2024).

Helicops hagmanni Roux, 1910 é caracterizada por possuir escamas subcaudais que variam de 46-57 em fêmeas e 54-67 em machos, 2 escamas preoculares, pode apresentar fileiras de escamas dorsais no meio do corpo entre 23 e 29 (Citeli, 2022), e foi descrita por Roux em 1910, a partir de um único indivíduo. Rossman em 1975 redescreve a espécie a partir da grande diferença do número de

escamas dorsais em relação ao seu holótipo (23 e 27, respectivamente). Em 2021, Moraes-da-Silva e colaboradores resgataram *H. hagmanni* como táxon irmão do clado formado por *H. polylepis*, *H. gomesi* e *H. angulatus*, porém com baixo valor de suporte. A espécie é amplamente distribuída na Amazônia, podendo inclusive ocorrer em simpatria com outras espécies do mesmo gênero (Nogueira et al., 2019). Um estudo recente com base em variação morfológica externa de *Helicops hagmanni* (Citeli 2022) indica que tal táxon pode apresentar linhagens crípticas, dada a ampla variação encontrada em caracteres fenotípicos de populações associadas a este táxon. Quatro caracteres se sobressaíram sobre os demais apresentando uma variação relacionada à distribuição geográfica dos espécimes, sendo eles: número de fileira de escamas no meio do corpo, número de escamas ventrais, número de manchas dorsais, e a região da junção da mancha paraventral e banda ventral. A variação desses caracteres forma uma clina decrescente em direção Leste-Oeste ao longo do Rio Amazonas. Entretanto, nenhuma decisão taxonômica foi tomada a partir desses resultados, uma vez que mais dados podem elucidar essas variações, i.e., dados moleculares e osteológicos.

Helicops polylepis Günther, 1861, se caracteriza por possuir o ventre predominantemente negro com pigmentos brancos espalhados e fileiras de escamas dorsais em 26 no meio do corpo, dorso do corpo amarronzado com manchas circulares dispostas lateralmente (Schöneberg & Köhler 2022). Foi descrita por Günther em 1861. Após isso, Rossman (1976), em função da semelhança morfológica, cria o grupo “*polylepis*” com as seguintes espécies: *Helicops polylepis*, *H. pastaze*, *H. yacu* e *H. petersi*. Atualmente, *H. polylepis* foi recuperada como táxon irmão do clado de *H. gomesi* e *H. angulatus* (Moraes-da-Silva et al., 2021). A espécie possui uma ampla distribuição no bioma amazônico, sendo registrada também no Cerrado (Nogueira et al., 2019). Porém, sua ampla distribuição geográfica, assim como *H. hagmanni*, exhibe grande variação morfológica que é facilmente observável entre populações de diferentes localidades, com espécimes de coloração mais clara e manchas menos evidentes, e espécimes de coloração mais escura, com manchas bem demarcadas (Citeli, dados não publicados). Soma-se a isso a variação no número de fileiras dorsais (entre 25 e 27) (Citeli, dados não publicados).

Finalmente, considerando a ampla distribuição geográfica, a acentuada variação morfológica intraespecífica de *Helicops polylepis* e *Helicops hagmanni*,

bem como o histórico taxonômico conturbado do gênero, tornam-se necessários estudos que explorem outras fontes de dados, como a osteologia, visando à confirmação de padrões de variação clinal e/ou à identificação de possíveis linhagens crípticas.

1.2 Relevância de estudos de morfologia craniana em Serpentes

Estudos de morfologia craniana possuem um papel central na sistemática de Serpentes, tendo sido utilizados em diversos estudos no âmbito da paleontologia, biologia do desenvolvimento, evolução e morfologia funcional (Holman, 2000; Lee & Scanlon, 2002; Cundall & Irish, 2008; Zaher et al., 2019). Para Serpentes, a combinação de diversos caracteres cranianos tem sido utilizada para compor os caracteres diagnósticos de diversas linhagens, incluindo para descrição de novos gêneros e espécies, assim como na diferenciação de linhagens crípticas (Martins et al. 2019, 2023; Citeli, 2022; Orlov et al., 2022; Graboski et al., 2023; Kok & Means, 2024).

Com o advento das imagens de tomografia computadorizada de alta resolução que ganharam força nos últimos quinze anos, trabalhos de anatomia descritiva osteológica de serpentes ganharam mais destaque, tendo sido relevantes não somente do ponto de vista taxonômico e sistemático, bem como do ponto de vista evolutivo de diversas linhagens (Citeli et al., 2025; Das et al., 2022; Martins et al., 2019, 2021, 2023; Strong et al., 2021; Passos et al., 2024). No entanto, ainda que o advento da tomografia computadorizada tenha sido crucial para a retomada de estudos osteológicos em Serpentes, os estudos disponíveis para esta linhagem ainda são insuficientes, dado que para diversas espécies, a morfologia craniana e pós-craniana ainda é totalmente desconhecida.

Estudos de morfologia craniana em Hydropsini são restritos a alguns táxons atualmente reconhecidos, de modo que para o restante da diversidade do grupo, estes dados ainda são ausentes. Em 1984, Cundall e Rossman fornecem um dos primeiros estudos para um representante de Hydropsini, descrevendo o crânio de *Pseudoeryx plicatilis* juntamente com duas espécies de *Farancia*. Albuquerque em 2002 descreve de forma comparativa interespecífica o crânio de *Hydrops triangularis* e *H. marti*, e Yuki e Lema em 2005 descrevem o crânio de *Helicops infrataeniatus* e *H. carinicaudus*. Nunes em 2006 faz uma breve comparação de

caracteres de diferentes elementos do crânio de várias espécies inseridas em Hydropsini, com o objetivo de usar de subsídio para elaborar uma hipótese filogenética acerca do monofiletismo da tribo e suas relações interespecíficas. Di Pietro e colaboradores em 2014 descrevem de forma comparativa a variação do crânio de *Helicops infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *Hydrops caesurus*, e *Pseudoeryx plicatilis*. Em seguida, em 2022, Citeli faz uma breve descrição dos caracteres cranianos de *Helicops hagmanni* a fim de reavaliar seu status taxonômico. Mais recentemente, o crânio e vértebras cervicais de *Helicops acangussu* foi descrito por Citeli et al (2025).

Tendo em vista a alta variabilidade de caracteres de morfologia externa em *H. hagmanni* e *H. polylepis*, e a relevância de dados de morfologia craniana na taxonomia de serpentes, bem como a ausência de informações acerca das vértebras cervicais, torna-se relevante um estudo que vise investigar e descrever a anatomia craniana e das vértebras cervicais das espécies supramencionadas.

2. OBJETIVO

Investigar a osteologia craniana, da mandíbula e de vértebras cervicais de *Helicops hagmanni* e *Helicops polylepis* por meio de imagens de tomografia computadorizada de alta resolução.

3. MATERIAL E MÉTODOS

Foram analisados um total de nove indivíduos adultos de *Helicops hagmanni* (incluindo o holótipo) e 16 indivíduos de *Helicops polylepis*, provenientes das seguintes coleções: Museu Paraense Emílio Goeldi, (MPEG); Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA-H); Fundação de Medicina Tropical Heitor Vieira Dourado, Amazonas, Brasil (FMT, IMTM); Coleção Herpetológica da UnB, Brasília, Brasil (CHUNB); e o holótipo de *H. hagmanni* proveniente do Naturhistorisches Museum Basel (NMBA). Os indivíduos foram identificados a nível de espécie com base em Citeli (2022) e Moraes-da-Silva (2019, 2021, 2022). O sexo dos indivíduos foi definido com incisão na base da cauda para identificação da presença de hemipênis e estruturas associadas. O crânio e as vértebras cervicais dos espécimes (fora o holótipo de *H. hagmanni*, tomografado no NMBA) foram tomografados com um microtomógrafo (μ CT) Bruker Skyscan 1273 em alta resolução no Instituto Alberto Luiz Coimbra de Pós-graduação e Pesquisa de Engenharia (COPPE), Laboratório de Instrumentação Nuclear, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. Os escaneamentos de *H. polylepis* foram conduzidos em um raio de raio-X com a voltagem base de 40-65kV e 200-230 μ A de corrente sem o uso de um filtro. Foram utilizados *rotation steps* de 0.3 graus com uma média de *frame* de 5. A rotação foi obtida por meio de um valor de 180° , resultando em 689 projeções de 110-295 ms de tempo de exposição cada, com 00:27:28s - 00:37:50s de duração de escaneamento total. Os escaneamentos de *H. hagmanni* foram conduzidos em um raio de raio-X com a voltagem base de 40-50kV e 200-230 μ A de corrente sem o uso de um filtro. Os passos de rotação de 0.3 graus foram usados com uma média de *frame* de 5, gravados sobre uma rotação de 180° , resultando em 689 projeções de 178-320 ms de tempo de exposição cada, com 00:31:00s - 00:38:26s de duração de escaneamento total. O μ CT-dataset foi reconstruído usando N-Recon software (Microftomógrafo Bruker) e as imagens geradas dos crânios foram renderizadas e analisadas por meio de reconstruções 3D no software CTVox Windows 64bit versão 2.6 (Bruker, μ CT). A dissecação virtual dos elementos ósseos foi realizada no 3D Slicer versão 5.8.1. As pranchas de ilustração foram elaboradas no Inkscape versão 1.3.2.

A terminologia osteológica seguiu Cundall & Irish (2008) e Das et al. (2022) para crânio e mandíbula, e Holman (2000) para as vértebras cervicais.

Tabela 1: Tabela com o sexo e CRC (Comprimento rostro-cloacal) dos indivíduos de *Helicops polylepsis*.

Espécime	Sexo	CRC
FMT 2947	M	445 mm
INPA 39992	M	191 mm
MPEG 15086	M	380 mm
MPEG 15116	M	485 mm
MPEG 18523	M	390 mm
MPEG 21855	M	525 mm
MPEG 23250	M	480 mm
Rebrandao 05335	M	350 mm
CHUNB 25951	M	310 mm
CHUNB 31180	M	270 mm
CHUNB 31181	M	200 mm
CHUNB 31182	M	190 mm
CHUNB 31183	F	190 mm
CHUNB 31184	F	170 mm
CHUNB 33911	F	370 mm
CHUNB 45396	M	210 mm

Tabela 2: Tabela com o sexo e CRC (Comprimento rostro-cloacal) dos indivíduos de *Helicops hagmanni* (fora o holótipo).

Espécime	Sexo	CRC
FMT 1225	M	152 mm
FMT2314	M	335 mm
FMT2791	M	259 mm
INPA 2174	M	360 mm
IMTM 538	F	130 mm
MPEG 4662	M	396 mm
MPEG 6891	M	399 mm
MPEG 13351	M	400 mm

4. RESULTADOS

4.1 Descrição do crânio, mandíbula e vértebras cervicais de *Helicops hagmanni*

4.1.1 Complexo do focinho

Premaxilar (Figuras 1, 3 e 4): O premaxilar é um elemento único, tem um formato geral trirradiado e está localizado anteroventralmente ao crânio, sendo visível em vistas lateral, dorsal e ventral, e apresenta-se em contato direto com pelo menos os nasais, septomaxilares e vômeres. Sua lâmina anterior projeta-se anteriormente, possui canais premaxilares uma leve concavidade no centro de sua base. O processo ascendente é bem desenvolvido e tem formato trapezoidal (n=3), losangular (n=1), triangular (n=4*) ou retangular (n=1) em vista anterior, podendo possuir uma leve concavidade direcionada frontalmente (n=5), e possui seu limite dorsal reto (n=5) ou bifurcado (n=4*) e curvado posteriormente (Figuras 3b,c e 4b,c). Na sua face posterior, o processo ascendente pode possuir um processo nasal reduzido que se expande em direção ao nasal (n=2). Anterodorsalmente aos processos vomerianos há uma escavação visível (Figuras 3b e 4b). Os processos transversos são alongados, quase em contato com a porção anterior dos maxilares, possuindo o limite distal levemente arredondado. Em dois indivíduos uma pequena elevação dorsal antes da metade do comprimento dos processos está presente. Os processos vomerianos (Figuras 3a,b,d e 4a,b,d) estão localizados na porção ventroposterior do osso, são pareados, sobrepõem a extremidade anterior do vômer em vista ventral, são relativamente alongados (n=7*) (Figura 5a) ou não (n=2) (Figura 6a) e com as bases da mesma largura das extremidades, essas que são arredondadas, separados por um espaço medial mais largo que os processos em si em formato de “u”, os deixando paralelos um ao outro.

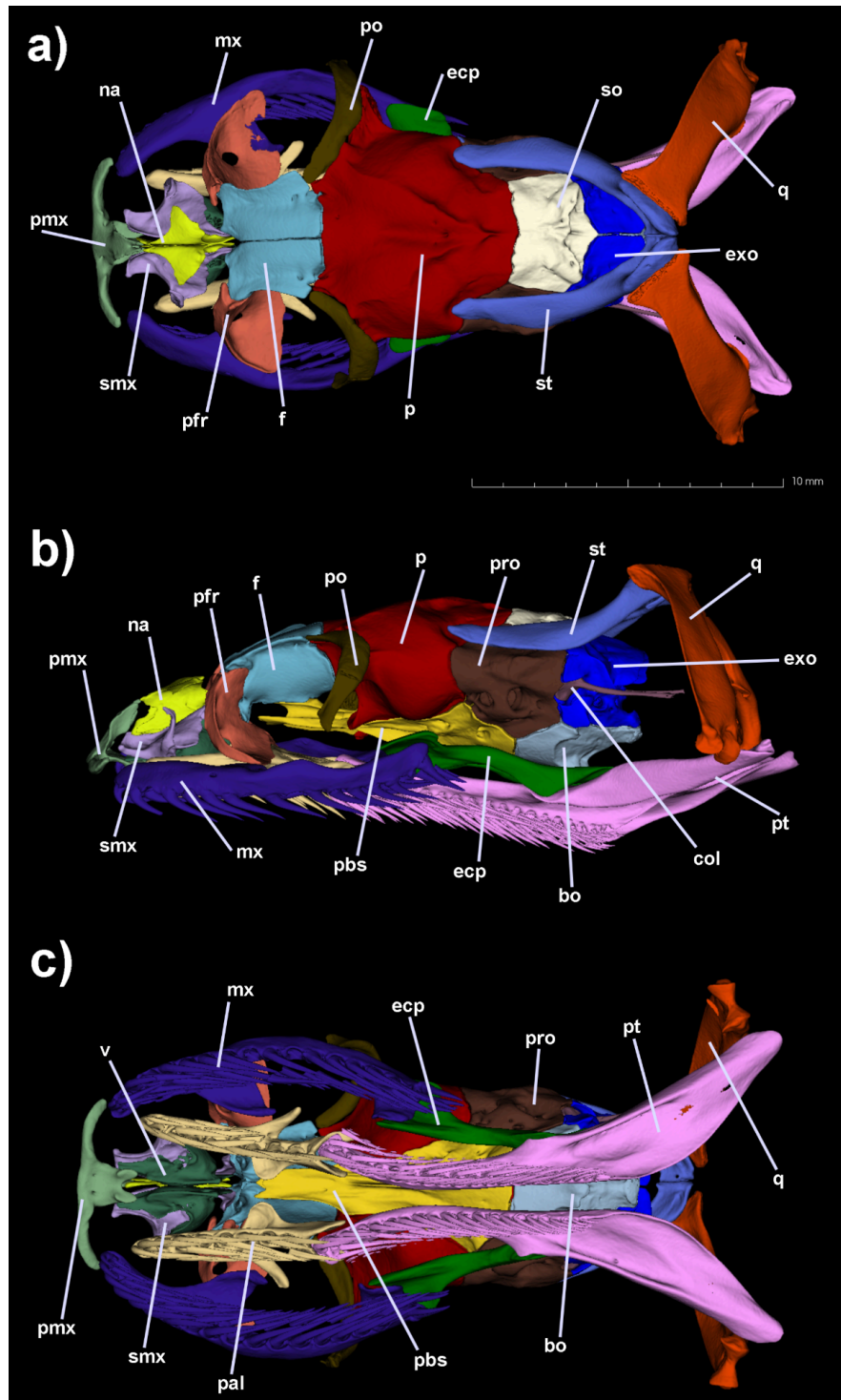


Figura 1: Reconstrução tridimensional do crânio do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas dorsal (a), lateral (b), e ventral (c). Cada elemento ósseo foi colorido digitalmente para facilitar a visualização de cada elemento ósseo. bo, basioccipital; col, columela; ecp, ectopterigóide; exo, exoccipital; f, frontais; mx, maxilar; na, nasais; p, parietal; pal, palatino; pbs, parabasisfenóide; pfr, pré-frontal; pmx, premaxilar; po, pós-orbital; pro, proótico; pt, pterigóide; q, quadrado; smx, septomaxilar; so, supraoccipital; st, supratemporal; v, vômer.

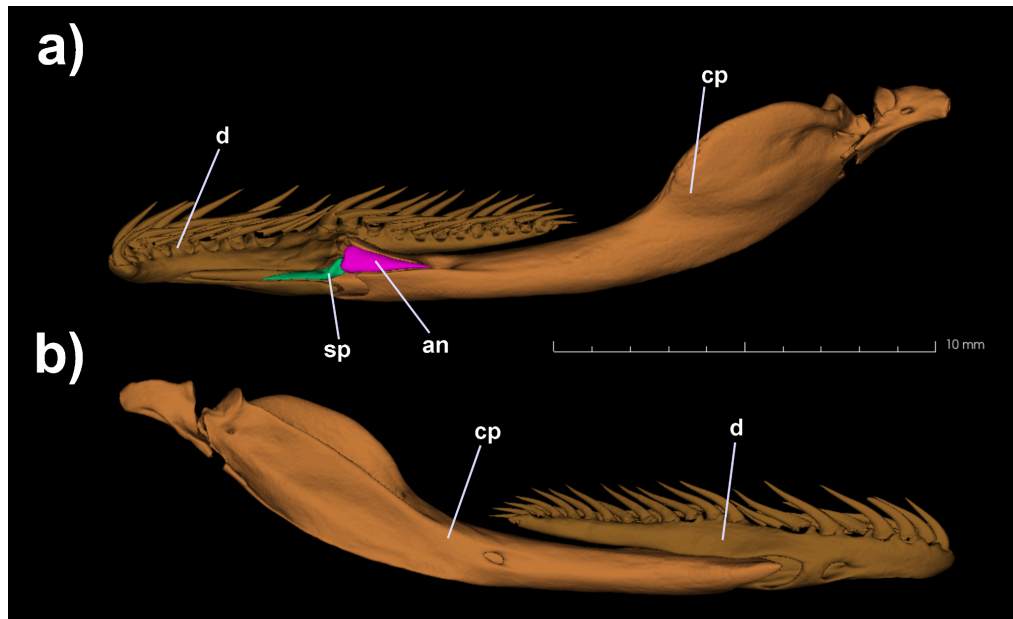


Figura 2: Reconstrução tridimensional da mandíbula direita do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMB6281). Vistas medial (a), e lateral (b). Cada elemento ósseo foi colorido digitalmente para facilitar a visualização de cada elemento ósseo. an, angular; cp, osso composto; d, dentário; sp, esplenial.

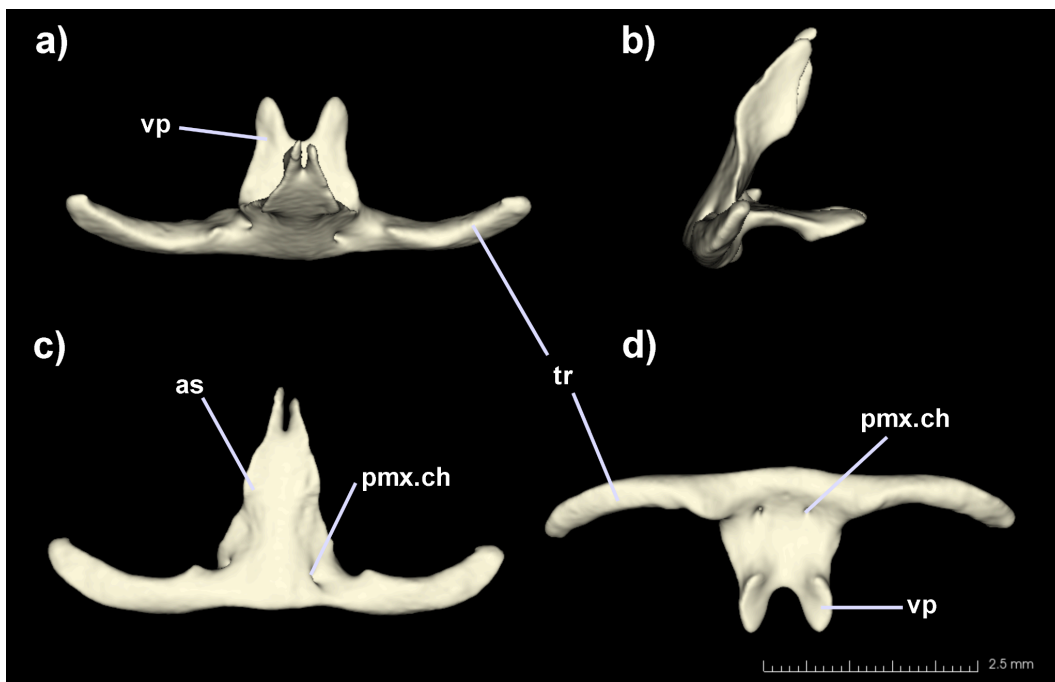


Figura 3: Reconstrução tridimensional do premaxilar do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMB6281). Vistas dorsal (a), lateral (b), anterior (c), e ventral (d). as, processo ascendente; pmx.ch, canal premaxilar; tr, processo transverso; vp, processo vomeriano.

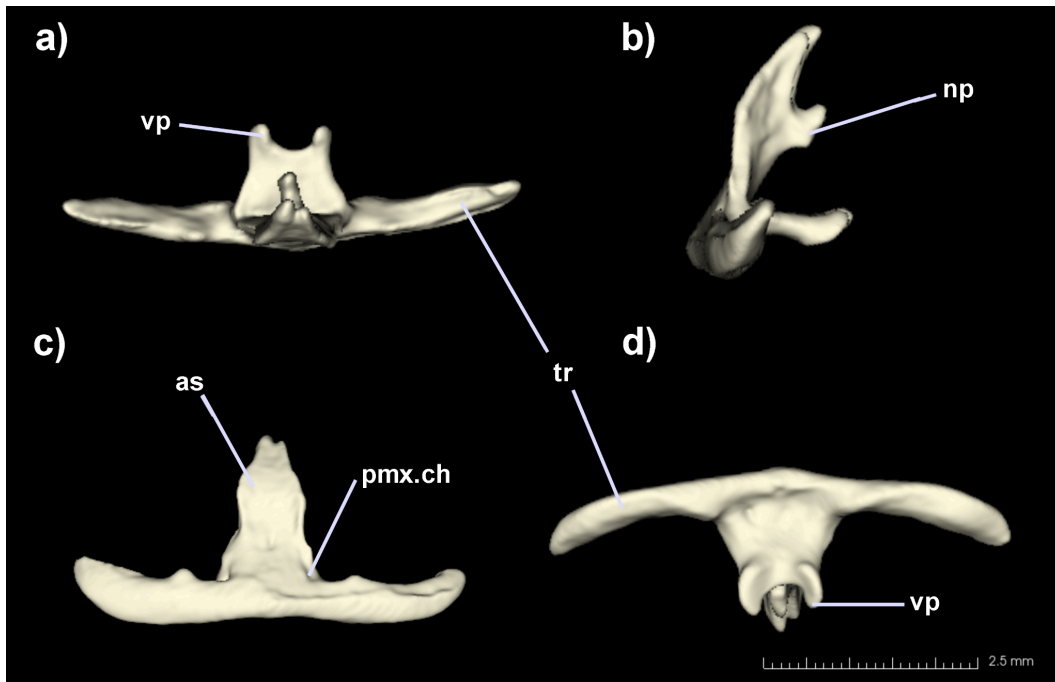


Figura 4: Reconstrução tridimensional do premaxilar com variação de *Helicops hagmanni* (MPEG4662). Vistas dorsal (a), lateral (b), anterior (c), e ventral (d). as, processo ascendente; np, processo nasal; pmx.ch, canal premaxilar; tr, processo transverso; vp, processo vomeriano.

Nasal (Figuras 1 e 5): Os nasais são pareados, estando localizados dorsalmente no crânio, e visíveis em vistas dorsal, lateral, frontal e sua extremidade mais anterior pode ser visualizada em vista ventral. O par é menor que o par de frontais em todas as três dimensões. Em vista dorsal, a lâmina horizontal do par apresenta um formato geral triangular, onde o terço mais anterior de cada elemento é mais estreito, a porção do segundo terço se alarga em um formato triangular abruptamente que não se toca na parte medial, podendo adquirir um formato de “M” (n=8*) ou não (n=1) (Figura 5a), com as margens laterais se curvando levemente para a direção ventral, e o terço posterior se estreita novamente de forma gradual. O processo do premaxilar se estende anteriormente, quase entrando em contato com o processo ascendente (n=3*). O septo nasal é composto por duas lâminas não fusionadas, descendendo e entrando em contato ventralmente com o septomaxilar. O osso também toca o frontal posteriormente. A lâmina vertical também se projeta posteriormente, possuindo uma pequena crista de cada lado (Figura 5b,c), participando assim da junta prócinética.

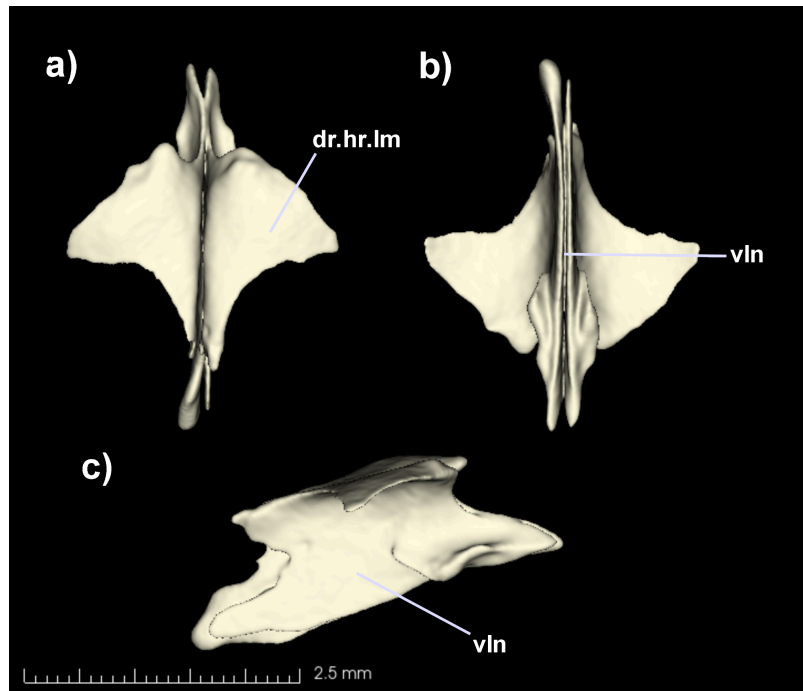


Figura 5: Reconstrução tridimensional dos nasais do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas dorsal (a), ventral (b), e lateral (c). dr.hr.lm, lâmina horizontal; vln, lâmina vertical.

Septomaxilar (Figuras 1 e 6): Os septomaxilares são pareados, não estando em contato com sua contraparte medialmente. O septomaxilar delimita a fenestra vomeronasal dorsalmente e anterolateralmente. É visível em vista dorsal, frontal, ventral e lateral, e faz contato direto ventralmente com o vômer, anteriormente com o premaxilar posteriormente com os frontais e dorsalmente com os nasais. Sua lâmina dorsal se estreita anteriormente, com suas extremidades sendo retas com uma leve elevação direcionada anterolateralmente. Sua porção mediana é côncava e se expande lateralmente para formar a cúpula vomeronasal juntamente com o vômer. Um processo conchal está presente, sendo bem desenvolvido mas que apenas se sobrepõe ao vômer e palatino. Este processo é mais alargado na base e se afila dorsalmente e levemente medialmente (Figura 6a). Cada septomaxilar se expande em um processo posterior com a extremidade dorsal fazendo uma dobra abrupta, direcionando os processos lateroventralmente, com extremidades afiladas (n=3) ou levemente arredondadas (n=6*) (Figura 6a,b,c).

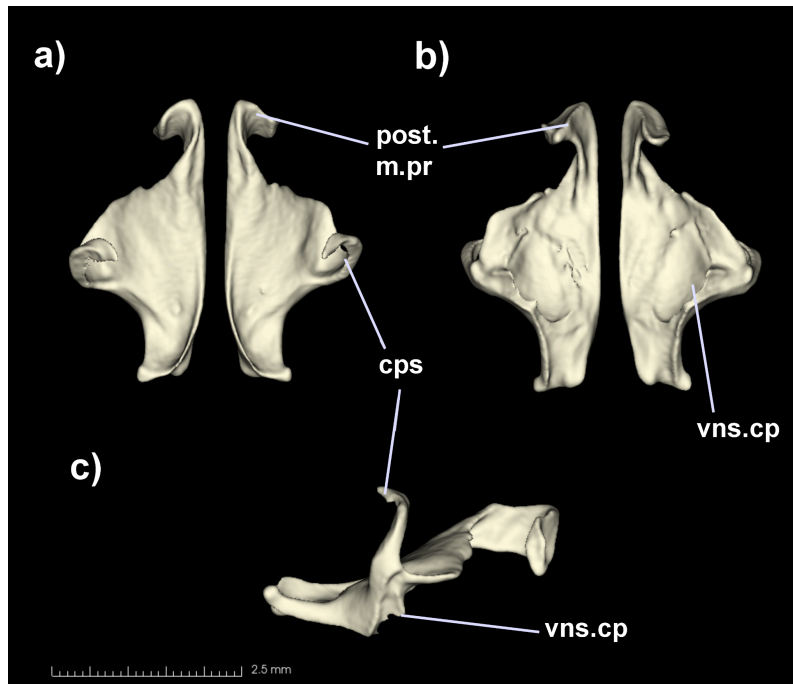


Figura 6: Reconstrução tridimensional do septomaxilar do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMB6281). Vistas dorsal (a), ventral (b), e lateral (c) (septomaxilar esquerdo). cps, processo conchal; post.m.pr, processo posterior; vns.cp, cúpula vomeronasal.

Vômer (Figuras 1 e 7): Os vômeres são pareados e encapsulam o órgão vomeronasal juntamente com o septomaxilar, possuindo um formato de concha com um processo anterior. Este elemento é visível em vista ventral, e levemente em vistas dorsal e lateral. Entra em contato direto dorsalmente com o septomaxilar e anteriormente com o premaxilar. Seu processo anterior é levemente arredondado na sua extremidade anterior e se sobrepõe sobre os processos vomerianos do premaxilar em vista dorsal. Seu processo dorsal é bastante pronunciado, apresentando formato de “S” e sem nenhum forame (Figura 7b,d). Seu processo ventral, por outro lado, é pouco pronunciado, com cada um dos vômeres sendo perfurados por um forame na região de seu septo intercoanal (Figura 7b,d). Por fim, a região posterior deste elemento também é perfurada por inúmeros forames dos nervos vomeronasais.

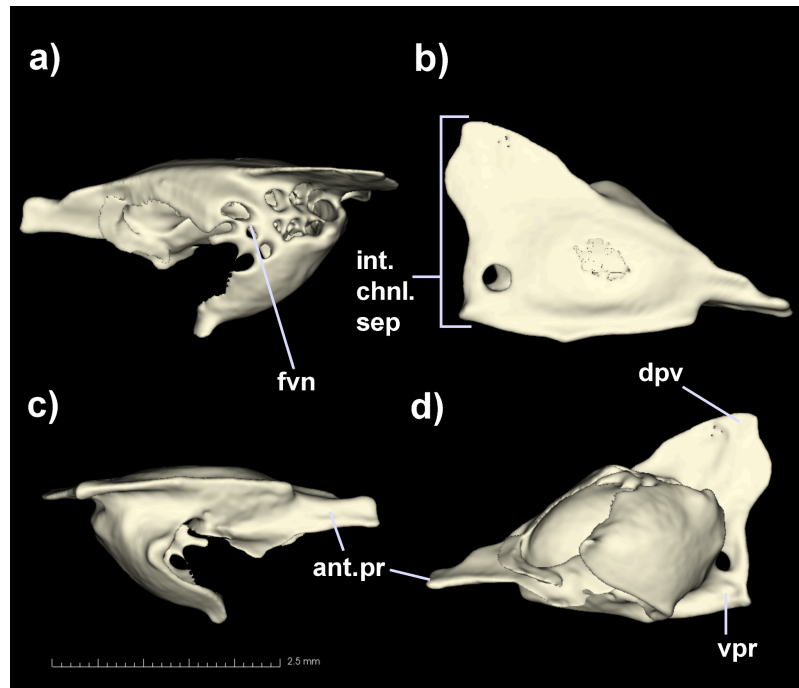


Figura 7: Reconstrução tridimensional do vômer esquerdo do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas dorsal (a), medial (b), ventral (c), e lateral (d). ant.pr, processo anterior; dpv, processo dorsal; fvn, foramina para os nerveletes vomeronasais; int.chnl.sep, septo intercoanal; vpr, processo ventral.

4.1.2 Caixa craniana e ossos circumbitais

Pré-frontal (Figuras 1 e 8): Os pré-frontais são pareados, sendo visíveis em vista dorsal, frontal, anterior e lateral, estão em contato dorsomedialmente com os frontais e entram em contato ventralmente com o palatino e o maxilar. Sua lâmina lateral é reduzida em relação a lâmina orbital (Figura 8a,c). A lâmina lateral pode possuir uma pequena protuberância no meio de sua porção anterodorsal (n=6). A lâmina orbital possui duas extremidades mediais, separadas por um espaço côncavo. O forame lacrimal é evidente, possui um formato arredondado e se encontra diagonalmente ao espaço entre os limites das extremidades mediais. A face interna da lâmina orbital é côncava, e a borda posteroventral da lâmina orbital é arredondada. Dorsalmente ao forame lacrimal há a presença de um forame reduzido em relação ao primeiro que perfura o osso e se encerra na face interna da lâmina orbital.

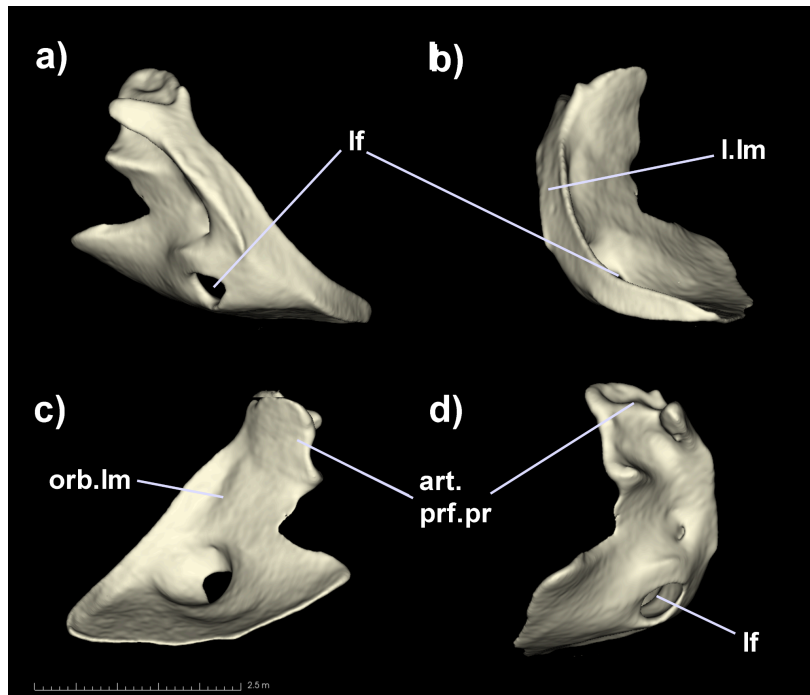


Figura 8: Reconstrução tridimensional do pré-frontal esquerdo do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas anterior (a), lateral (b), posterior (c), e medial (d). art.prf.pr, articulação do frontal; lf, forame lacrimal; l.lm, lâmina lateral; orb.lm, lâmina orbital.

Frontal (Figuras 1 e 9): Os frontais são pareados, estando em contato com sua contraparte por uma sutura retilínea anteroposteriormente. O par é maior que o par de nasais em cada uma das três dimensões, possui metade da largura do parietal e quase metade de seu comprimento também. Cada elemento possui formato aproximadamente retangular (n=8*) ou trapezoidal (n=1). O forame orbital ocupa um terço da caixa craniana, com o frontal, o parietal, o pré-frontal, o pós-orbital, o parabasisfenóide, o maxilar e o palatino margeando esse forame. A lâmina dorsal horizontal se alarga pouco posteriormente com relação à sua porção anterior. Suas duas extremidades divididas pela sutura no seu limite anterior apresentam uma reentrância em formato de “V” nesta região (Figura 9a). Os processos pré-frontais são alongados e afilados anterolateralmente, enquanto que os processos subolfatórios são pronunciados e direcionados lateralmente e ventralmente. As laterais da lâmina dorsal horizontal são mais alargadas posterior e anteriormente, e mais estreitas logo após da sua extremidade anterior (n=8*), ou são alargadas apenas na extremidade posterior (n=1). Dessa forma, podem apresentar uma lateral côncava em vista dorsal (n=8*) (Figura 9a). Em vista dorsal, seus limites posteriores são convexos. A lâmina orbital do frontal é direcionada lateroventralmente, com cada elemento do par possuindo uma pequena crista ventral logo acima do

parabasisfenóide, com o seu limite não coincidindo com o limite posteroventral dos frontais. O frontal faz contato direto anterolateralmente com os pré-frontais, anteroventralmente com o septomaxilar, posteriormente com o parietal, ventralmente com o parabasisfenóide, anteriormente com os nasais e posterolateralmente com o pós-orbital. A lâmina descendente do osso delimita anteriormente e dorsalmente a abertura do forame do nervo óptico.

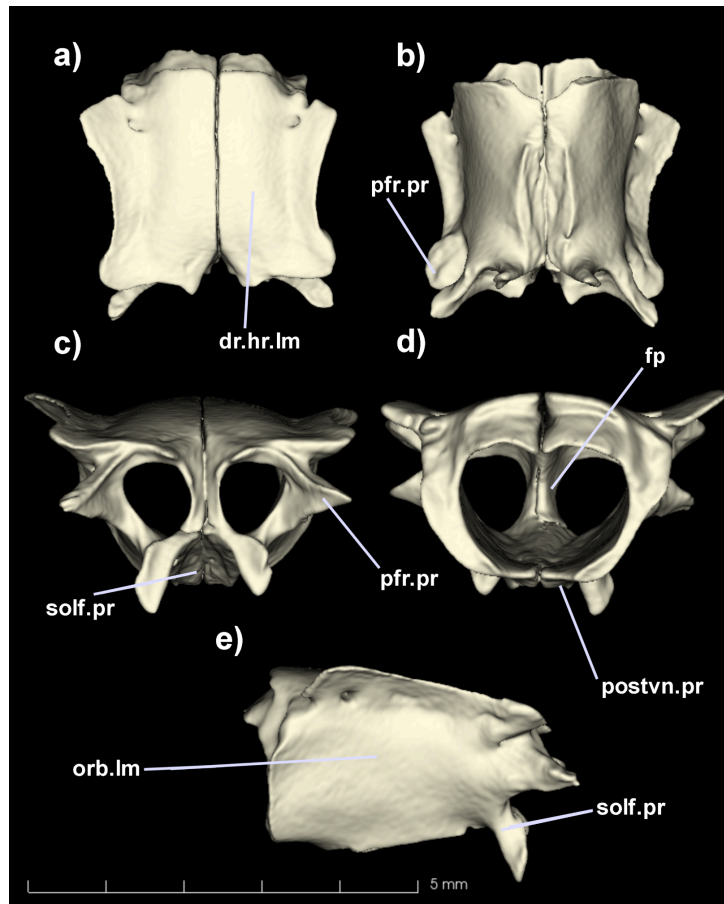


Figura 9: Reconstrução tridimensional dos frontais do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas dorsal (a), ventral (b), anterior (c), posterior (d), e lateral (e). dr.hr.lm, lâmina dorsal horizontal; fp, pilares frontais; orb.lm, lâmina orbital; pfr.pr, processo pré-frontal; postvn.pr, processo posteroventral; solf.pr, processo subolfatório.

Parietal (Figuras 1, 10 e 11): O parietal constitui um dos maiores elementos únicos do crânio, e possui um formato geral aproximadamente arredondado com sua porção posterior podendo apresentar uma leve projeção em vista dorsal (n=1) ou não (n=8*). É visível em vista dorsal e lateral, e entra em contato direto anteriormente com o frontal, anterolateralmente com os pós-orbitais, lateroposteriamente com o proótico, posteriormente com o supraoccipital, ventralmente com o parabasisfenóide, e em alguns indivíduos (n=4*), o

supratemporal se sobrepõe sobre o parietal em sua porção dorsolateral. Internamente, os pilares parietais estão presentes e são bem pronunciados (Figura 10d). Possui uma crista adutora que pode ser moderadamente pronunciada (n=4*) (Figura 10a) ou ter sua delimitação suave (n=5) (Figura 11b). Seu limite posterior possui formato reto (n=1*) ou levemente triangular, podendo esse ser suave e mais arredondado (n=7) ou abrupto e reto (n=1). Seus processos supraorbitais não são muito pronunciados, e sua crista pós orbital se alonga lateralmente, formando um cume (Figura 10a,c). Seus processos anteroventrais são pouco pronunciados. Além disso, em vista lateral possui uma lâmina descendente bem evidente.

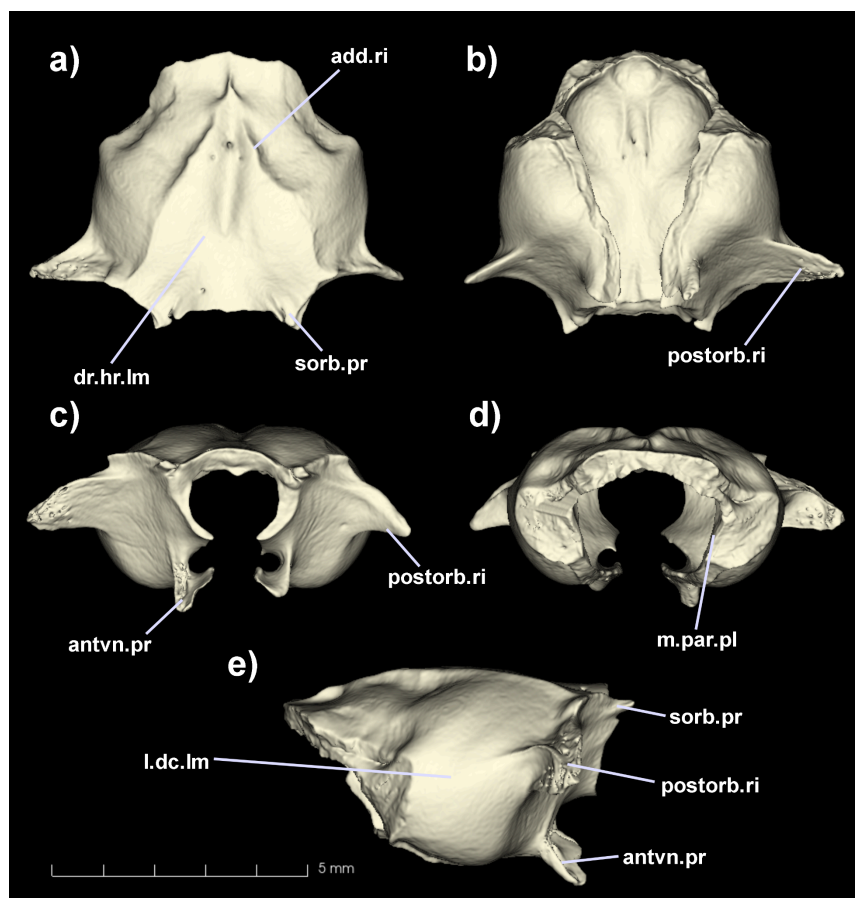


Figura 10: Reconstrução tridimensional do parietal do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas dorsal (a), ventral (b), anterior (c), posterior (d), e lateral (e). add.ri, crista adutora; antvn.pr, processo anteroventral; dr.hr.lm, lâmina dorsal horizontal; l.dc.lm, lâmina descendente; m.par.pl, pilar parietal; postorb.ri, crista pós-orbital; sorb.pr, processo supraorbital.

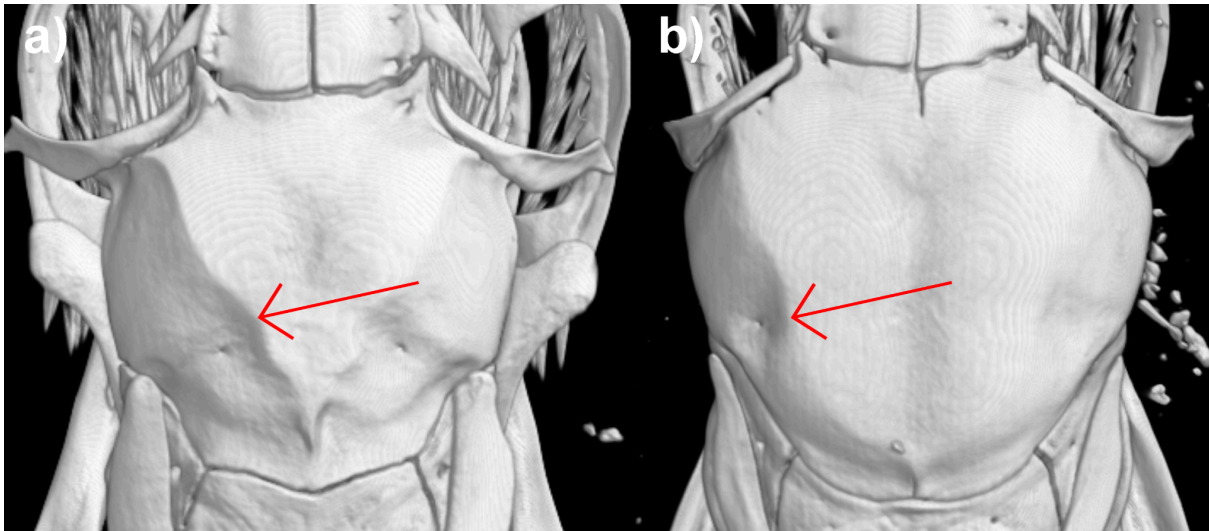


Figura 11: Representação tridimensional da variação da crista adutora do parietal de dois espécimes de *Helicops hagmanni* (FMT2314) (a) e (FMT1225) (b). Variação apontada em vermelho.

Pós-orbital (Figuras 1 e 12): O par de pós-orbitais possui formato geral de bumerangue e estão localizados anterolateralmente no crânio, podendo ser visualizados por vistas frontal, dorsal e lateral. Os pós-orbitais fazem contato direto apenas medialmente com o parietal e anteriormente com o frontal. O elemento não alcança a altura dos maxilares. Sua lâmina ventral é da mesma largura que sua lâmina dorsal, porém seu limite ventral pode ser da mesma largura do seu limite dorsal (n=1) ou ser mais largo (n=8*). Os dois limites são levemente arredondados, e o ventral possui duas pontas, com uma delas fazendo uma curva posteroventralmente. A sua face lateral pode possuir uma leve depressão (n=7*).

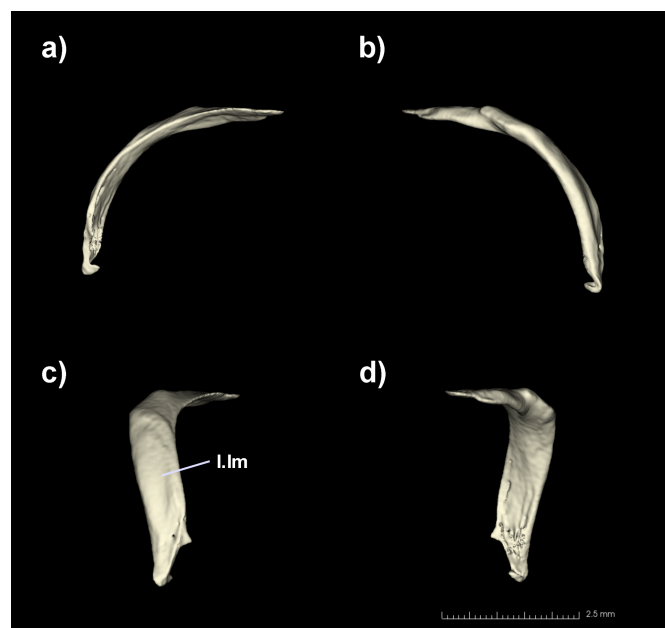


Figura 12: Reconstrução tridimensional do pós-orbital direito do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas anterior (a), posterior (b), lateral (c), e medial (d). l.lm, lâmina lateral.

Parabasisfenóide (Figuras 1, 13 e 14): O parabasisfenóide é um elemento único e está localizado na região ventral do crânio, sendo visível em vista ventral. Possui formato triangular, com seu limite anterior bastante afilado, entrando em contato anterodorsalmente com o frontal, lateralmente com o parietal, lateralmente com o proótico e posteriormente com o basioccipital. A sua sutura com o basioccipital é reta. Na porção anterior, há a presença de uma crista intertrabecular que pode ultrapassar o limite anterior do rostrum do parabasisfenóide (n=2), não ultrapassar (n=1) ou ter os dois do mesmo comprimento (n=6*) (Figura 13c), com o rostrum tendo sua face ventral côncava. A crista intratubercular pode possuir uma protuberância na altura do da crista ventral dos frontais (n=5*) (Figura 14a) ou não (n=4) (Figura 14b). O limite anterior do rostrum é tridentado. Há a presença de uma crista adicional posteriormente ao rostrum que não passa do segundo terço do comprimento deste elemento em vista ventral (Figura 13b). A parte posterior da face dorsal é côncava dorsalmente, onde o osso se alarga conforme avança para a parte posterior, se estreitando novamente até chegar no limite do osso. Possui canais Vidianos. Internamente, uma *sella turcica* está presente, coberta por uma *dorsum sellae* bem desenvolvida.

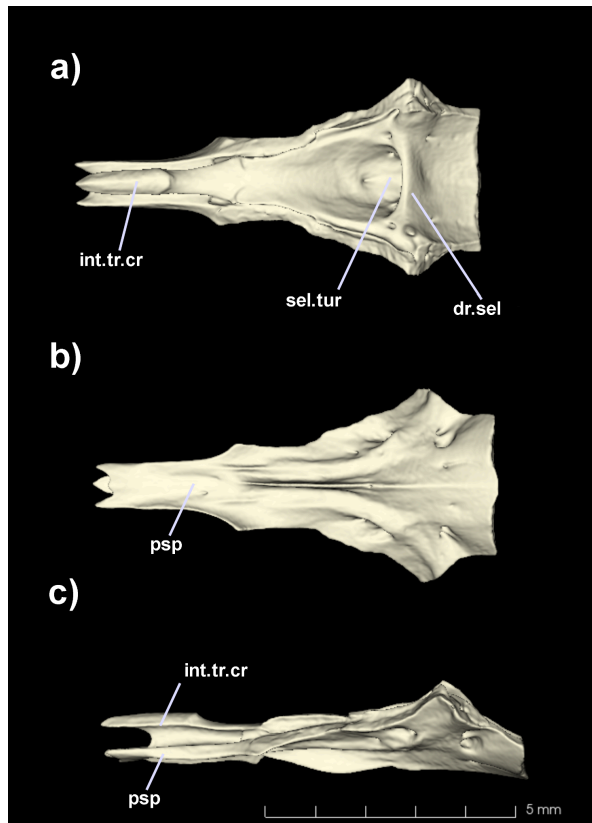


Figura 13: Reconstrução tridimensional do parabasifenoide do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas dorsal (a), ventral (b), e lateral (c). dr.sel, *dorsum sellae*; int.tr.cr, crista intratubercular; psp, rostrum; sel.tur, *sella turcica*.

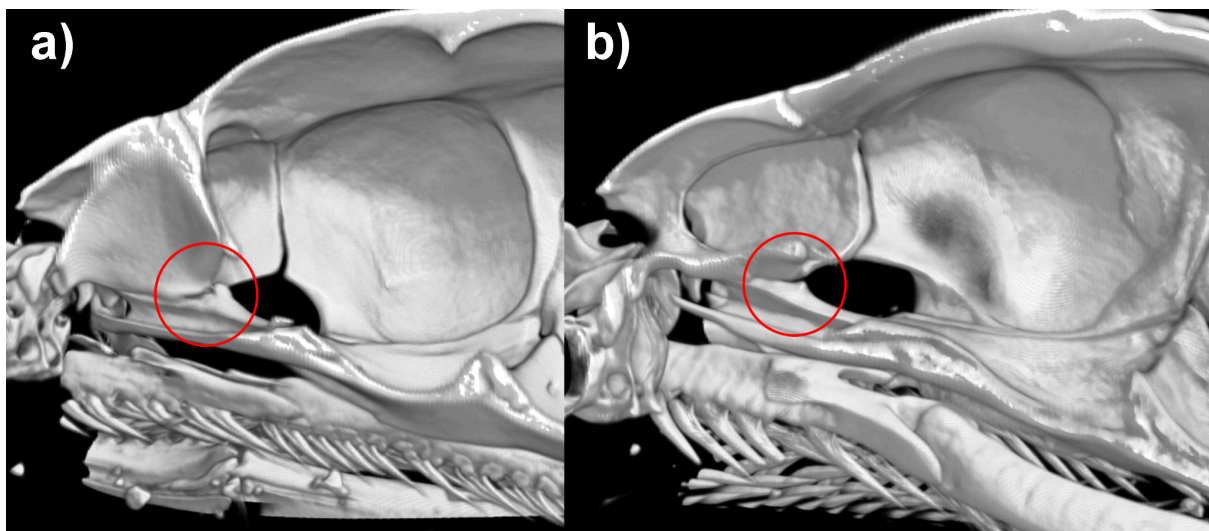


Figura 14: Representação tridimensional da variação da crista intratubercular do parabasifenoide de dois espécimes de *Helicops hagmanni* (FMT1225) (a) e (MPEG4662) (b). Variação circulado em vermelho.

Proótico (Figuras 1 e 15): Os proóticos representam elementos pareados localizados entre a lâmina descendente lateral do parietal e o exoccipital, sendo visíveis em vista lateral, dorsal e ventral. Cada elemento entra em contato direto anteriormente com o parietal, dorsalmente com o supratemporal e supraoccipital,

internamente com a massa estrolítica, posteriormente com o exoccipital e com a *collumela auris*, e ventralmente com o basioccipital e o parabasisfenóide. Os supratemporais sobrepõem quase que completamente a face dorsal do osso. O elemento limita os canais semicirculares anterior e lateral anteriormente e lateralmente. A crista proótica deste elemento possui um contorno suave, e o laterosfenóide pode ser relativamente estreito (n=4) ou não (n=5*). O laterosfenóide divide o forame do nervo trigêmeo em dois ramos, um anterior e outro posterior ao laterisfenóide (Figura 15a). Cada elemento possui uma série de forames que se conectam internamente (forames do nervo trigeminal, do nervo facial, canal lateral semicircular) que não variam em número e forma. Os forames do nervo trigêmeo são grandes e aproximadamente arredondados, com os dois ramos sendo aproximadamente do mesmo tamanho (n=1) ou o ramo da frente sendo menor em diâmetro (n=8*). Possui também um canal semicircular lateral que não ultrapassa a metade do elemento e notáveis forames para o ramo posterior do nervo vestibulo acústico (Figura 15c). Uma massa estrolítica está presente no *recessus scalae timpanii*.

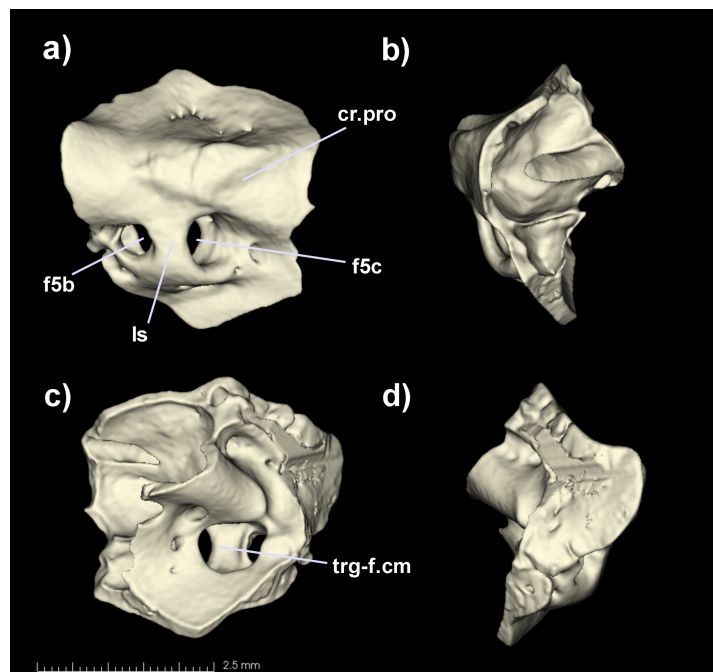


Figura 15: Reconstrução tridimensional do proótico esquerdo do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas lateral (a), posterior (b), medial (c), e anterior (d). cr.pro, crista proótica; f5b, forame do nervo trigêmeo (ramo b); f5c, forame do nervo trigêmeo (ramo c); ls, laterosfenóide; trg-f.cm, câmara *trigemino-facialis*.

Supraoccipital (Figuras 1 e 16): O supraoccipital constitui um elemento único, está localizado dorsoposteriormente no crânio e possui um formato trirradiado trapezoidal em vista dorsal, com duas cristas adutoras direcionadas da região medial para a posterolateral (Figura 16a). Pode possuir também uma crista sagital, onde seu limite anterior não ultrapassa a metade do osso (n=7*), ou apenas uma protuberância entre as duas cristas adutoras (n=2). As três cristas não se tocam na porção medial deste elemento. É visível em vista dorsal e em menor clareza em vista lateral. Limita os canais semicirculares anterior e lateral na sua porção medial por meio das *flanges* medianas. A parte anterior do osso entra em contato direto com o parietal, suas laterais em contato com o proótico, sua parte interna com a massa estatolítica e sua porção posterior com o exoccipital. Ventralmente, as *flanges* medianas se conectam com o proótico e o exoccipital.

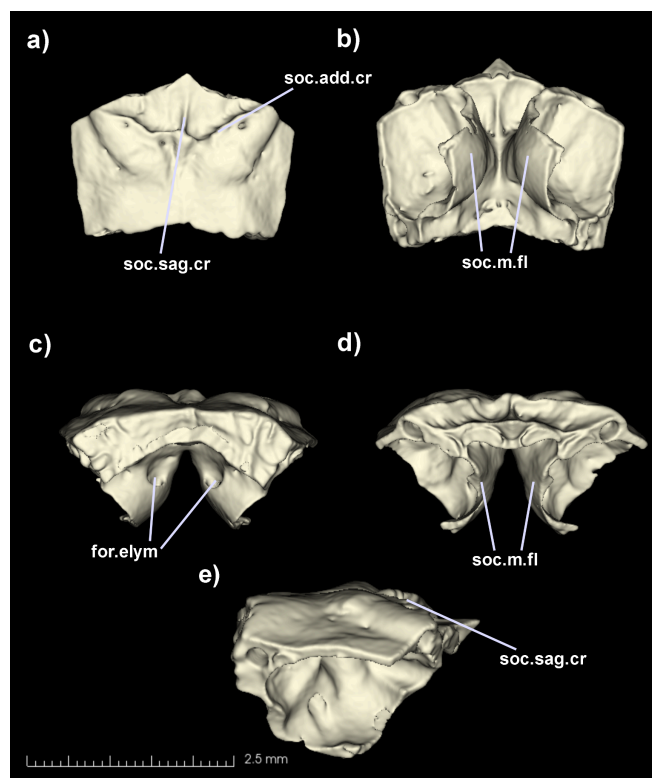


Figura 16: Reconstrução tridimensional do supraoccipital do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas dorsal (a), ventral (b), anterior (c), posterior (d), e lateral (e). for.elym, forame endolinfático; soc.add.cr, crista adutora; soc.m.fl, *flanges* medianas; soc.sag.cr, crista sagital.

Exoccipital (Figuras 1 e 17): Os exoccipitais são pareados, e posteriormente delimitam o canal semicircular posterior, em conjunto com o supraoccipital e o proótico. Suas suturas são todas retas. Seu forame magnum é arredondado. Está localizado posteriormente no crânio e é visível em vistas dorsal, lateral e ventral, e

entra em contato direto anteriormente com o proótico, dorsalmente com o supraoccipital, dorsalmente com o supratemporal (n=3), internamente com a massa estatolítica, lateralmente com a *collumela auris* e ventralmente com o basioccipital. Possui uma crista exoccipital bem pronunciada, disposta em direção dorsomedial - ventroposterior (Figura 17a). Essa crista se conecta com as cristas adutoras do supraoccipital. Assim como o proótico, possui uma série de forames que se conectam entre si internamente, a saber: forame do nervo vestibulo-acústico, que se conecta ao nervo do proótico na porção interna do osso; forame do nervo hipoglossal, que estão posteriores à crista *circumfenestralis dorsalis* e ao lado do jugular; forame do nervo vago, que se encontra na face medial posterior do osso e os canais semicirculares lateral, que se junta com o do proótico, e posterior. Juntamente à crista proótica do proótico, forma a crista *circumfenestralis* dorsal, de formato arredondado. O limite anterior do seu processo digitiforme possui um leve cume direcionado ventralmente (Figura 17a,c). Possui um côndilo occipital e uma flange atlantal bem pronunciados. A parte do osso onde se toca com os tubérculos basioccipitais é acuminada na mesma direção que eles.

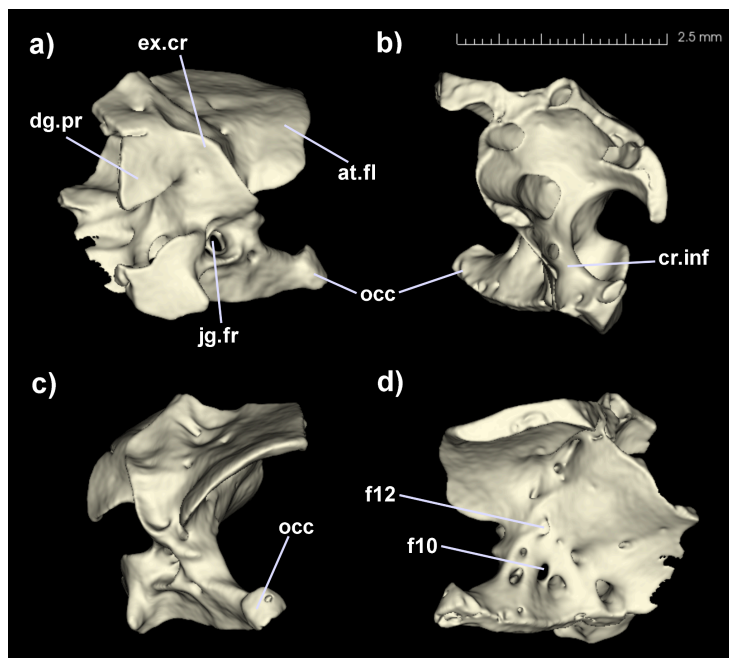


Figura 17: Reconstrução tridimensional do exoccipital esquerdo do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas anterior (a), lateral (b), posterior (c), e medial (d). at.fl, flange atlantal; cr.inf, crista *interfenestralis*; dg.pr, processo digitiforme; ex.cr, crista exoccipital; f10, forame do nervo vagus; f12, foramina para os ramos do nervo hipoglossal; jg.fr, forame jugular; occ, côndilo occipital.

Basioccipital (Figuras 1, 18 e 19): O basioccipital constitui um elemento único de formato hexagonal (n=3*) ou aproximadamente arredondado (n=6) e côncavo no plano dorsal. Se localiza numa posição ventral e posterior no crânio, formando o limite ventral do forame magno e com seu limite posterior alcançando a primeira vértebra do esqueleto. É visível em vista ventral e menos facilmente em vista lateral. O osso entra em contato direto na sua porção anterior com o parabasisfenóide, em suas laterais com o proótico e o exoccipital, e em seu limite posterior se articula com a primeira vértebra cervical. Sua sutura com o parabasisfenóide é reta. Os tubérculos basioccipitais podem estar ausentes (n=3), mas quando presentes (n=6*), são levemente pronunciados e acuminados posteriormente. Possui uma crista que se inicia nos tubérculos basioccipitais e termina nos processos basioccipitais mediais, localizados um pouco mais anteriormente (n=2) ou na mesma altura (n=4*) que os tubérculos basioccipitais (Figura 18b). Essa crista forma um relevo tridentado no centro do osso (Figura 19a). A crista pode estar ausente também (n=1) ou ser apenas um relevo trirradiado na face ventral do elemento (n=2) (Figura 19b). O côndilo occipital possui uma protuberância ventral onde entra em contato com o *intercentrum* I.

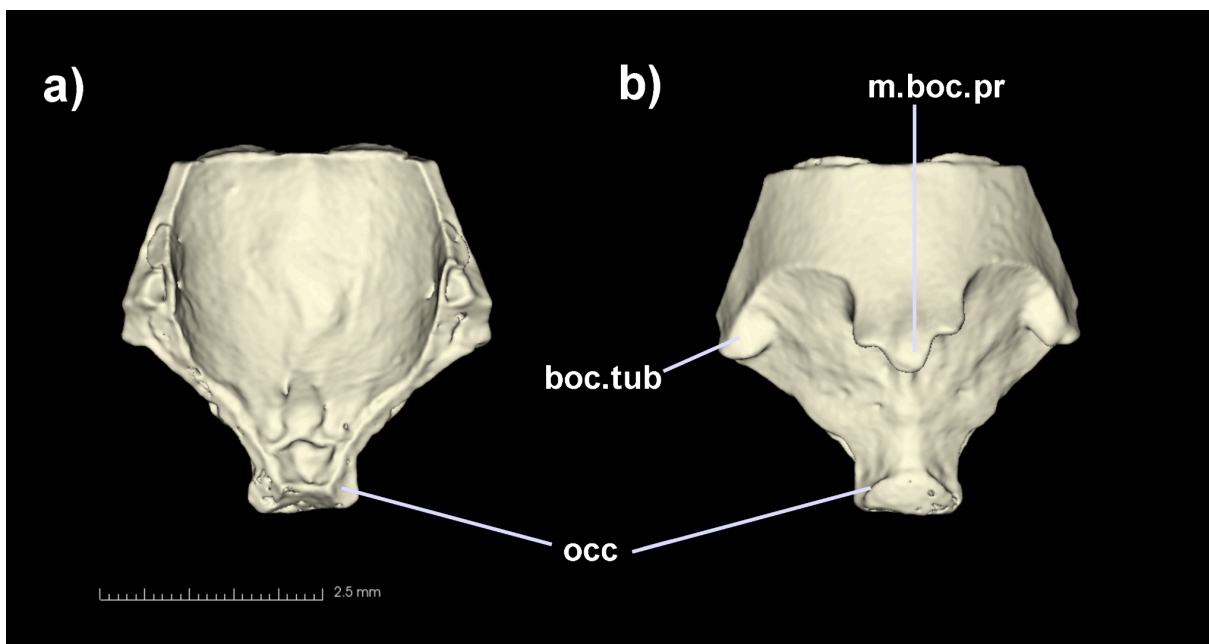


Figura 18: Reconstrução tridimensional do basioccipital do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas dorsal (a), ventral (b). boc.tub, tubérculo basioccipital; m.boc.pr, processo basioccipital medial; occ, côndilo occipital.

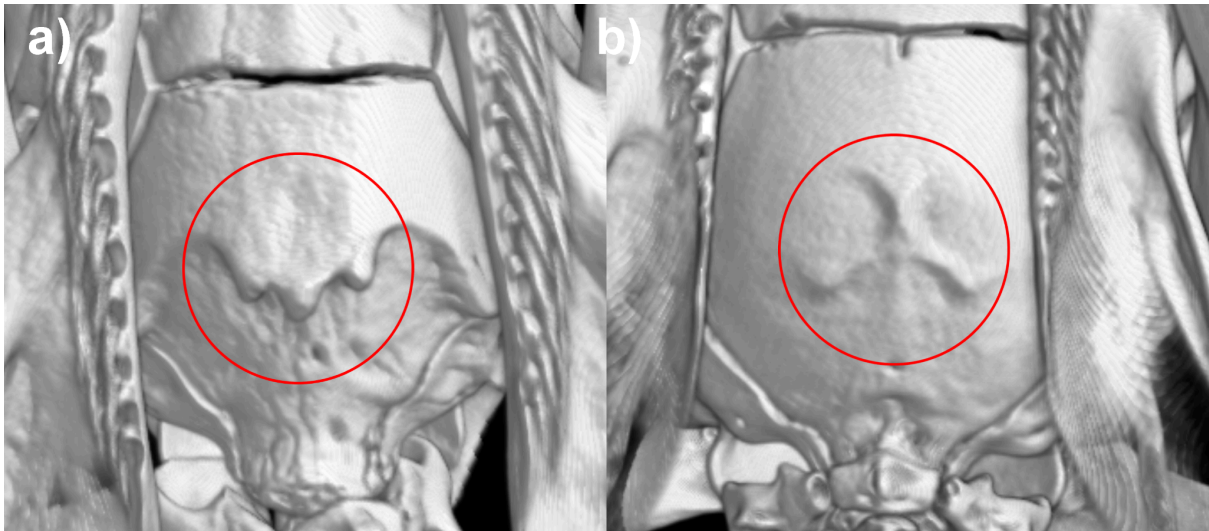


Figura 19: Representação tridimensional da variação do processo basioccipital medial do basioccipital de dois espécimes de *Helicops hagmanni* (FMT2314) (a) e (FMT1225) (b). Variação circulada em vermelho.

4.1.3 Arco palatomaxilar

Maxilar (Figuras 1 e 20): Os maxilares são pareados, de modo que cada elemento é alongado e está localizado marginalmente à porção anterior do crânio. Sua extremidade anterior é levemente mais espessa que a posterior, curvando-se medialmente em sua porção anterior. É visível em vistas frontal, lateral, dorsal e ventral, e entra em contato com o ectopterigóide e o pré-frontal. Possui um total de 17 (n=3 lados), 18 (n=3 lados) ou 19 (n=4* lados) dentes. A série dos cinco primeiros dentes é constituída por dentes bem agrupados, de modo que num sentido posterior começam a aumentar de tamanho porém mantêm o mesmo espaçamento entre eles, sem contar o diastema antes dos últimos dentes. Os dois últimos dentes são mais pronunciados. Na altura do sétimo (n=8* lados) ou oitavo (n=3 lados) dente está presente um processo palatino medial de formato triangular curvada posteroventralmente que fornece apoio para o palatino (Figura 20b,c), completamente sobreposto pelo pré-frontal. Já em seu limite posterior está presente um processo ectopterigoide de extremidade arredondada, que se curva ventralmente e fornece apoio para o ectopterigoide (Figura 20b,c). Na altura do processo palatino há um forame na face lateral dos elementos.

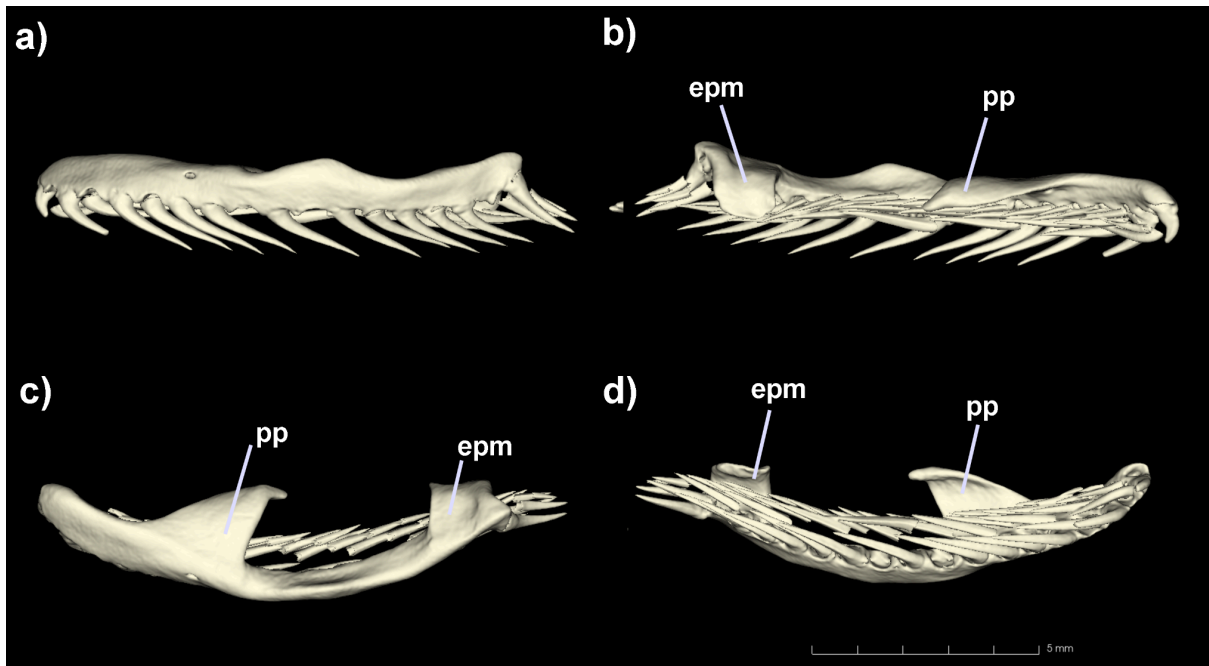


Figura 20: Reconstrução tridimensional do maxilar esquerdo do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas lateral (a), medial (b), dorsal (c), e ventral (d). epm, processo do ectoptergoide; pp, processo do palatino.

Palatino (Figuras 1 e 21): Os palatinos são elementos pareados alongados e comprimidos lateralmente, estando presentes os processos maxilar (lateral) e coanal (medial) (Figura 21c). O elemento possui nove dentes, todos aproximadamente do mesmo tamanho. É visível apenas em vista ventral, e entra em contato laterodorsalmente com o pré-frontal e posteriormente com o pterigóide. Na altura do quinto ($n=1$ lado), sexto ($n=6$ lados) ou sétimo ($n=5^*$ lados) dente, está presente o processo maxilar com seu limite levemente arredondado e direcionado lateroposteriormente, não ultrapassando a altura do nono dente. Ventralmente ao processo maxilar há um forame que atravessa este elemento, constituindo o canal para a passagem da divisão infraorbital do ramo maxilar do nervo trigeminal. Na altura do sexto ($n=5^*$) ou sétimo ($n=4$) dente, seu processo coanal se inicia. É mais largo que o processo maxilar e possui uma concavidade que se direciona ventralmente, onde seu limite distal é arredondado. Por fim, seu processo do pterigóide é dividido em duas extremidades (Figura 21c), com a medial podendo ser mais alongada posteriormente que a lateral ($n=2$), ou serem aproximadamente do mesmo tamanho ($n=7^*$). Há a presença de um forame no meio do processo pterigóide em cada um dos elementos, e um forame extra ao lado do forame do canal da passagem do nervo trigeminal debaixo do processo coanal, em cada um dos elementos.

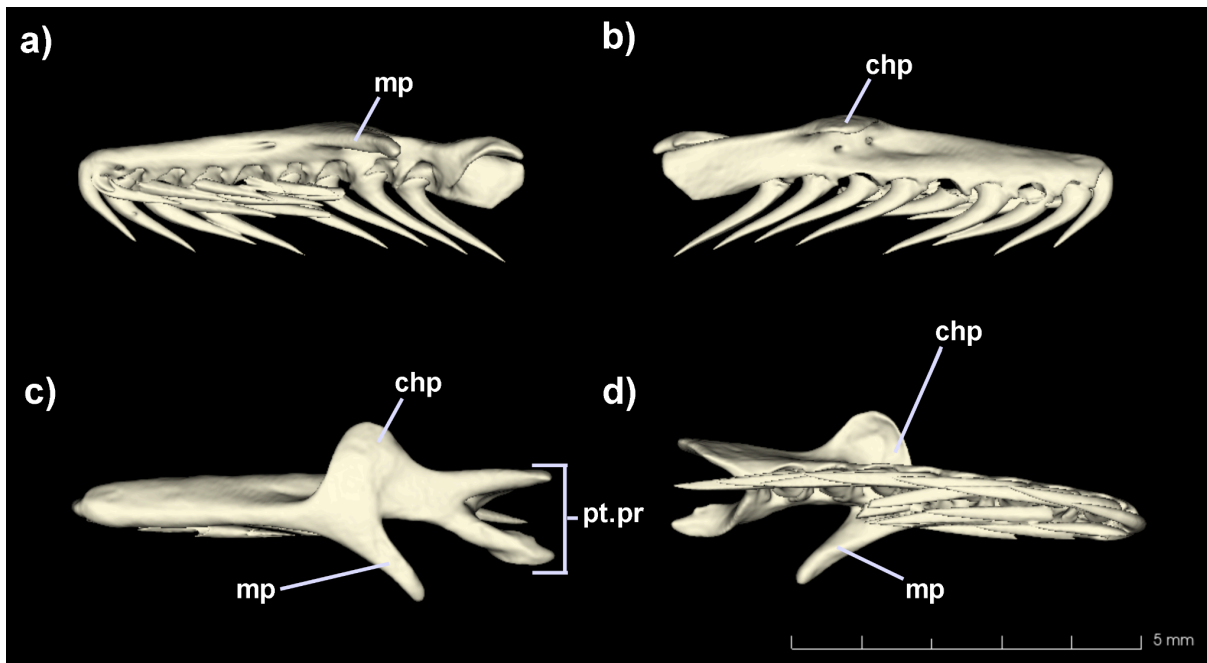


Figura 21: Reconstrução tridimensional do palatino esquerdo do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas lateral (a), medial (b), dorsal (c), e ventral (d). chp, processo coanal; mp, processo maxilar; pt.pr, processo pterigóide.

Pterigóide (Figuras 1 e 22): Os pterigóides são elementos pareados alongados, se alargando gradualmente num sentido posterior, para depois se afinarem novamente (Figura 22a,b), localizados logo abaixo da caixa craniana, quase tão longos quanto o osso composto. Cerca de dois terços do elemento são dentados e o terço posterior é edentado. Ultrapassam o limite posterior do crânio, pode possuir 19 (n=1 lado), 20 (n=4 lados) 21 (n=6* lados), 22 (n=1 lado), 23 (n=1 lado), 24 (n=1 lado) ou 26 (n=1 lado) dentes, todos pequenos que diminuem de tamanho conforme avançam posteriormente. É visível apenas em vista ventral, e entra em contato direto anteriormente com o palatino e mesolateralmente com o ectopterigóide. Possui superfície articular do ectopterigóide, esse que faz contato com o osso aproximadamente na altura dos últimos 10 dentes. Este elemento é dorsoventralmente comprimido ao longo de toda sua extensão, porém na porção anterior também é comprimido lateralmente e na porção posterior apenas dorsoventralmente (Figura 22a,d). Na sua parte posterior, o osso apresenta uma concavidade direcionada ventralmente, e a partir de onde o osso se toca com a extremidade posterior do ectopterigóide, apresenta uma concavidade direcionada dorsalmente também. No meio dessa concavidade dorsal pode haver a presença de uma crista (n=1).

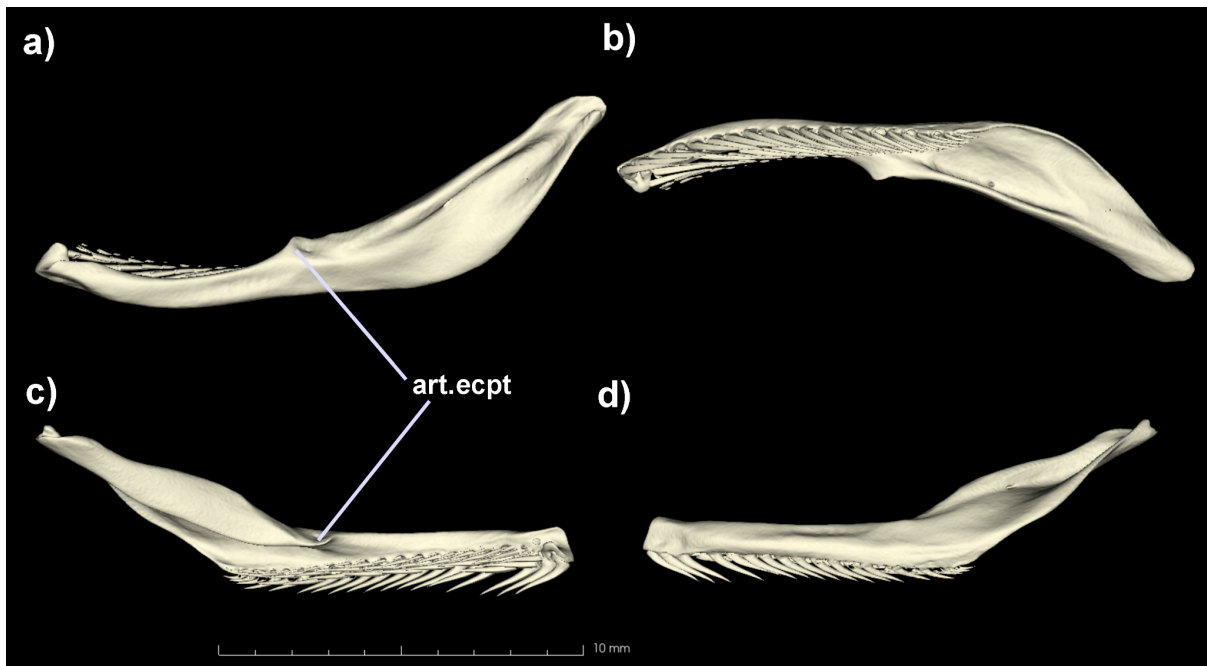


Figura 22: Reconstrução tridimensional do pterigóide direito do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas dorsal (a), ventral (b), lateral (c), e medial (d). art.ecpt, superfície articular do ectopterygóide.

Ectopterygóide (Figuras 1 e 23): Os ectopterygóides são pareados e possuem um formato trirradiado, com a porção posterior mais alongada e estreita que as outras duas extremidades, sendo achatados dorsoventralmente (figura 23a). É visível em vistas dorsal, frontal e lateral, e entra em contato anteroventralmente com o maxilar, e posteromedialmente com o pterigóide. Seu comprimento é aproximadamente metade do comprimento do pterigóide. O lobo anterior lateral constitui a extremidade mais arredondada deste elemento. Entre o lobo anterior lateral e o lobo anterior medial, há uma concavidade direcionada lateroventralmente, fazendo o osso se curvar na sua porção anterior (Figura 23b). O lobo anterior medial também é direcionado ventralmente. O lobo anterior lateral é notavelmente maior que o medial. Anteriormente à superfície articular do pterigóide, há um desnível direcionado ventralmente e medialmente, e próximo à sua extremidade posterior, há uma protuberância ventral. Sua conexão com o pterigóide se faz a partir do desnível ventral direcionado no osso até sua extremidade posterior.

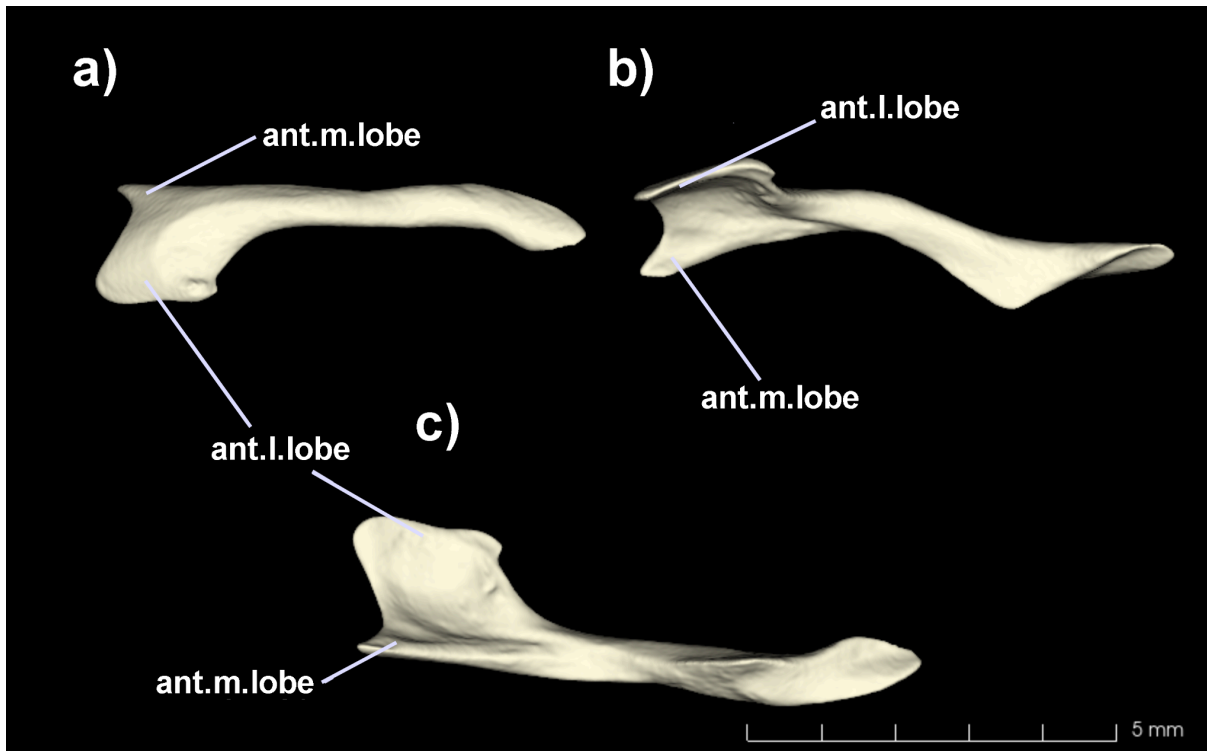


Figura 23: Reconstrução tridimensional do ectopterigóide esquerdo do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas dorsal (a), lateral (b), e ventral (c). ant.l.lobe, lobo anterior lateral; ant.m.lobe, lobo anterior medial.

4.1.4 Série suspensória e mandíbula

Supratemporal (Figuras 1 e 24): Os supratemporais são pareados, possuem um formato alongado e estão localizados dorsolateralmente no crânio, mais especificamente com sua metade anterior acima da superfície articular do supratemporal do proótico, tangenciando o supraoccipital e o exoccipital, com seu limite posterior ultrapassando o limite do crânio. É visível em vistas dorsal e lateral. Pode se sobrepor anteriormente com o parietal (n=4*), entra em contato ventralmente com o proótico, supraoccipital, e exoccipital, e posterolateralmente com o quadrado. Seu limite anterior é arredondado, e o seu posterior pode ser arredondado (n=7*) ou reto (n=2). Seu limite posterior possui uma leve elevação dorsal, e pode possuir uma pequena protuberância lateral na sua extremidade (n=3). Sua face lateral se mantém com a largura constante durante toda a sua extensão.

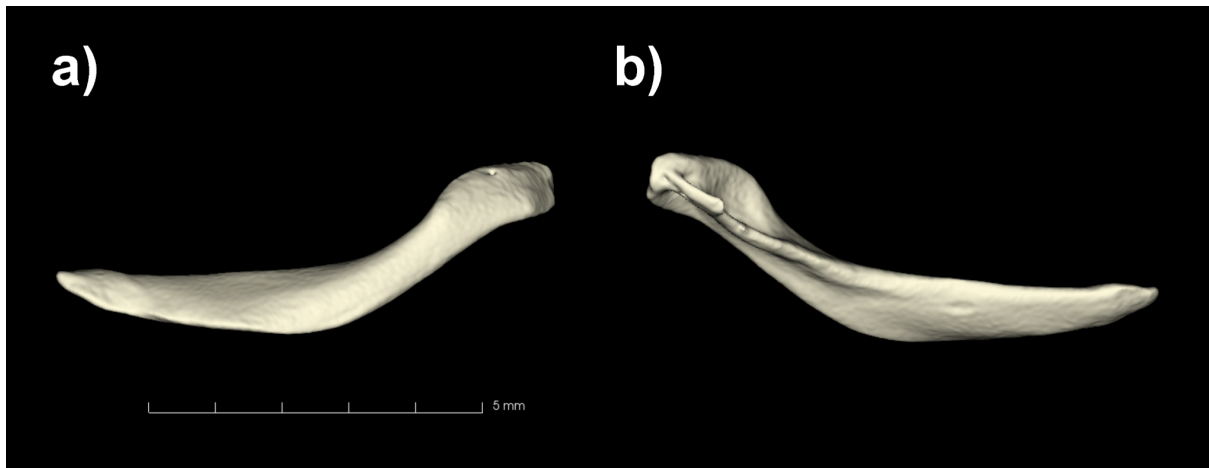


Figura 24: Reconstrução tridimensional do supratemporal esquerdo do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas lateral (a), medial (b).

Quadrado (Figuras 1 e 25): Os quadrados são ossos pareados alongados e comprimidos lateralmente, possuindo um processo stylohyal (*sensu* Gauthier et al., 2012) que se conecta à *collumela* (Figura 25a,d). Cada elemento está localizado lateralmente ao crânio, com seu limite distal ultrapassando o limite posterior do crânio. É visível em vistas lateral, dorsal e ventral. Cada um dos elementos do par entra em contato dorsomedialmente com o supratemporal, e distalmente com o osso composto, encaixando-se na fossa glenoidal. O osso não se torce, mantendo sua largura constante em vista lateral. O limite anterior do osso forma um plano reto e perpendicular com o supratemporal, com a sua face lateral possuindo uma crista adutora. Pode possuir três ($n=2^*$), quatro ($n=4$) ou cinco ($n=2$) forames na fossa glenoidal.

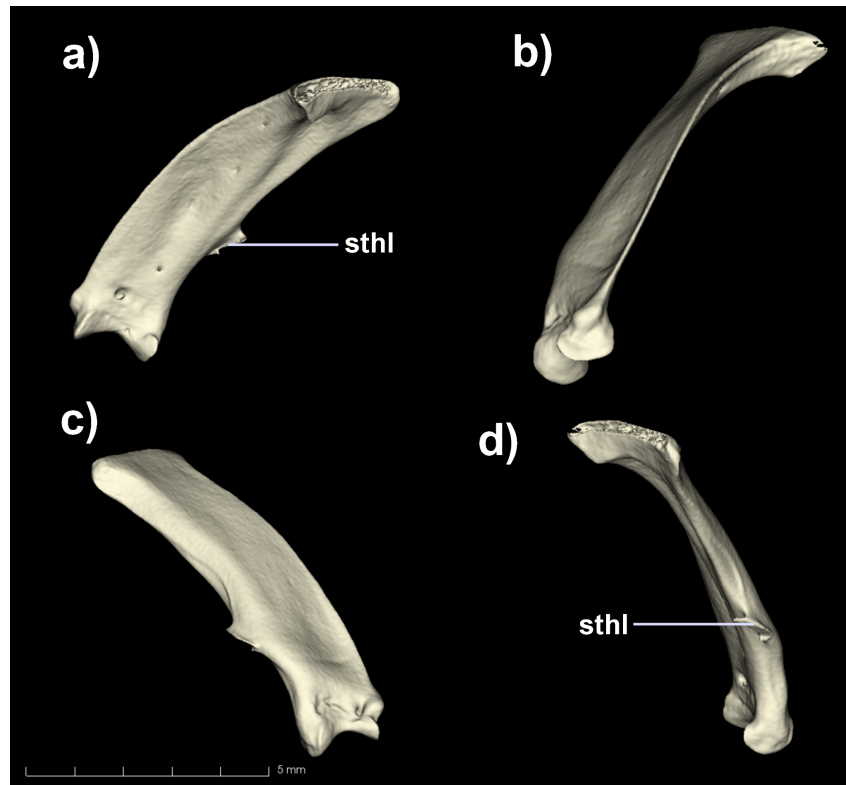


Figura 25: Reconstrução tridimensional do quadrado direito do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas anterior (a), lateral (b), posterior (c), e medial (d). sthl, processo stylohyal.

Osso composto (Figuras 2 e 26): Os ossos compostos são elementos longos pareados e com seus limites direcionados levemente para lados opostos, *i.e.*, seu processo do dentário é curvado lateralmente e seu processo retroarticular é curvado medialmente (Figura 26c,d). É visível em todas as vistas, e entra em contato posterodorsalmente com o quadrado, anteromedialmente com o angular, e anterolateralmente com o dentário. A superfície articular do angular se apresenta mais posterior que o limite anterior do angular. Em sua porção lateral, há a presença do forame surangular lateral, que se encontra internamente com a fossa mandibular. A crista prearticular é notavelmente mais pronunciada que a crista surangular (Figura 26a). Na extremidade ventroposterior do elemento, pode haver uma leve crista lateral (n=5*). Na parte posterior deste elemento, há a superfície articular em formato de sela para a inserção do quadrado (= fossa glenóide), e no limite posterior, há a presença de um processo retroarticular bem pronunciado, possuindo um forame para o nervo *chorda tympani*, este se dividindo internamente de dois a quatro outros forames menores.

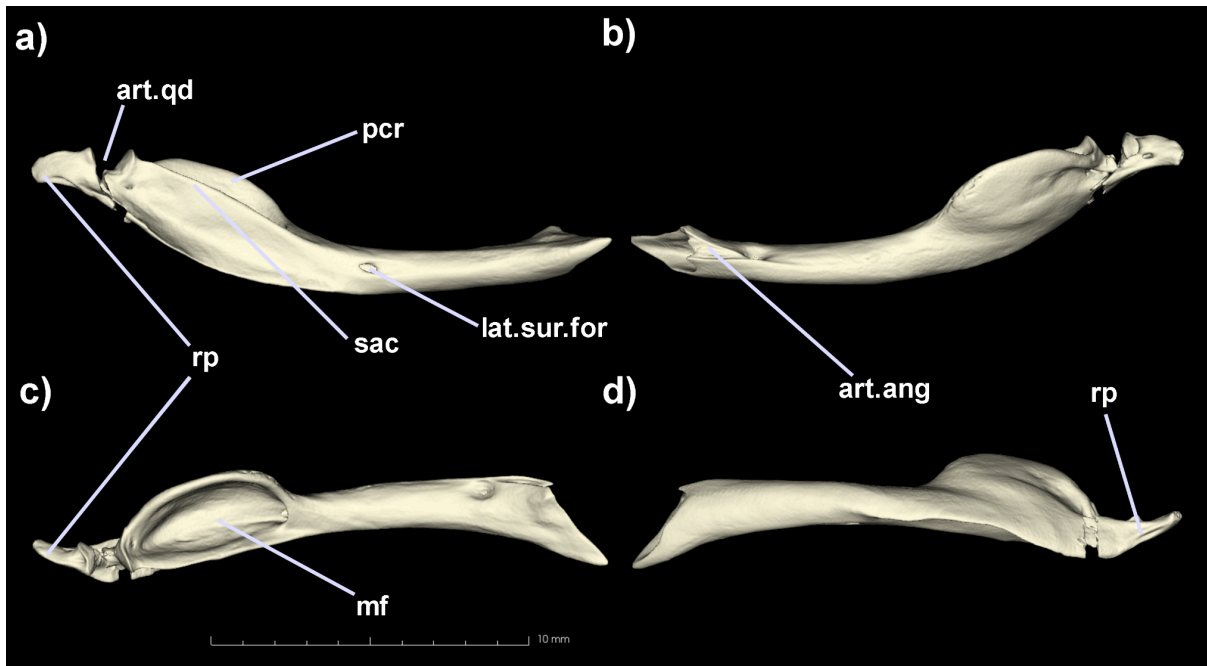


Figura 26: Reconstrução tridimensional do osso composto direito do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas lateral (a), medial (b), dorsal (c), e ventral (d). art.ang, superfície articular do angular; art.qd, superfície articular do quadrado (fossa glenóide); lat.sur.for, forame surangular lateral; mf, fossa mandibular; pcr, crista prearticular; rp, processo retroarticular; sac, crista surangular.

Dentário (Figuras 2 e 27): Os dentários são ossos pareados alongados onde seu limite posterior alcança o limite do segundo terço do osso composto. É visível em vistas frontal, lateral e ventral, estando em contato posteriormente com o osso composto, e posteromedialmente com o esplenial. Seu processo sinfiseal é direcionado levemente medialmente. Possui 21 (n=1), 22 (n=2 lados), 23 (n=3* lados), 24 (n=3* lados) ou 25 (n=1) dentes, com estes aumentando de tamanho conforme avançam da porção posterior do osso para a porção anterior. Possui um processo posteroventral com uma face ventral plana e que só alcança metade (n=1) ou um terço (n=8*) do processo posterodorsal, dando espaço para um canal alveolar bem acentuado (Figura 27b). Na face lateral, há a presença de um forame mentoniano bem evidente localizado na altura do sétimo (n=2* lados), oitavo (n=6 lados), nono (n=1 lado) ou décimo dente (n=1 lado), que se conecta internamente com o canal alveolar e o sulco de Meckel. O sulco de meckel se inicia lateralmente no meio do dentário, na altura do nono (n=2* lados), décimo (n=7 lados) ou décimo segundo (n=1 lado) dente.

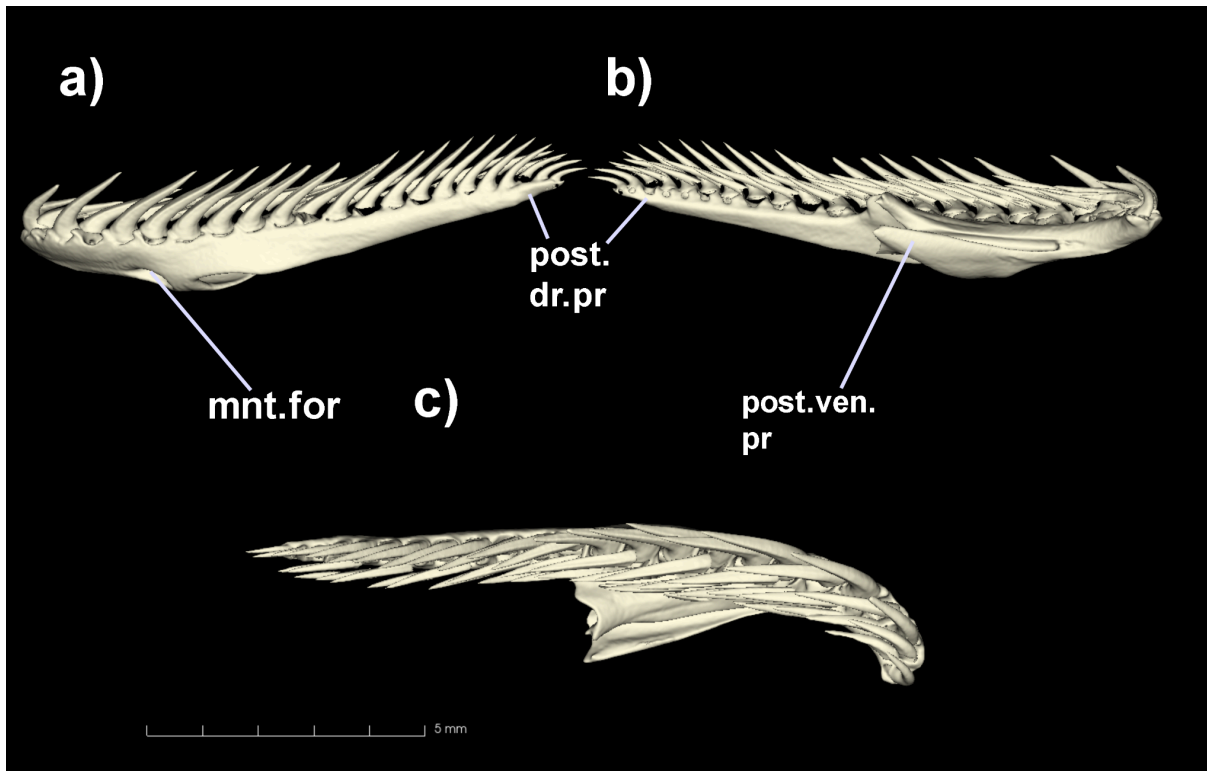


Figura 27: Reconstrução tridimensional do dentário esquerdo do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vistas lateral (a), medial (b), e dorsal (c). mnt.for, forame mentoniano; post.dr.pr, processo posterodorsal; post.ven.pr, processo posteroventral.

Esplênial (Figuras 2 e 28c,d): São ossos pareados pequenos, triangulares e estreitam-se na direção anterior. Se encontram levemente mais baixos que os angulares. É visível apenas em vistas medial e ventral, se conectando lateralmente com o dentário e posteriormente com o angular. Na sua porção posterior é perfurado pelo forame milo-hióideo. A extremidade anterior do osso se encontra na altura do nono (n=2* lados), décimo (n=6 lados) ou décimo primeiro dente (n=2 lados), e a posterior na altura do décimo segundo (n=4* lados), décimo terceiro (n=4 lados), décimo quarto (n=1 lado) ou décimo sétimo (n=1 lado) dente. Seu forame milo-hióideo é grande e arredondado. Sua extremidade posterodorsal possui uma pequena curva direcionada anteriormente.

Angular (Figuras 2 e 28a,b): Os angulares são elementos pareados triangulares, possuem aproximadamente o mesmo tamanho dos espleniais e afilam-se em direção posterior. Se encontram levemente mais altos que os espleniais. Visível apenas em vistas medial e ventral, entra em contato anteriormente com o esplênial, e lateralmente com o osso composto. Ao contrário do esplênial, não possui um forame milo-hióideo. Ele se inicia anteriormente na altura do décimo segundo (n=4*

lados), décimo terceiro (n= 5 lados), décimo quarto (n=2 lados) ou décimo sétimo (n=1 lado) dente, e seu limite posterior só alcança o fim do primeiro terço ou metade (n=1) do processo posterodorsal do dentário.

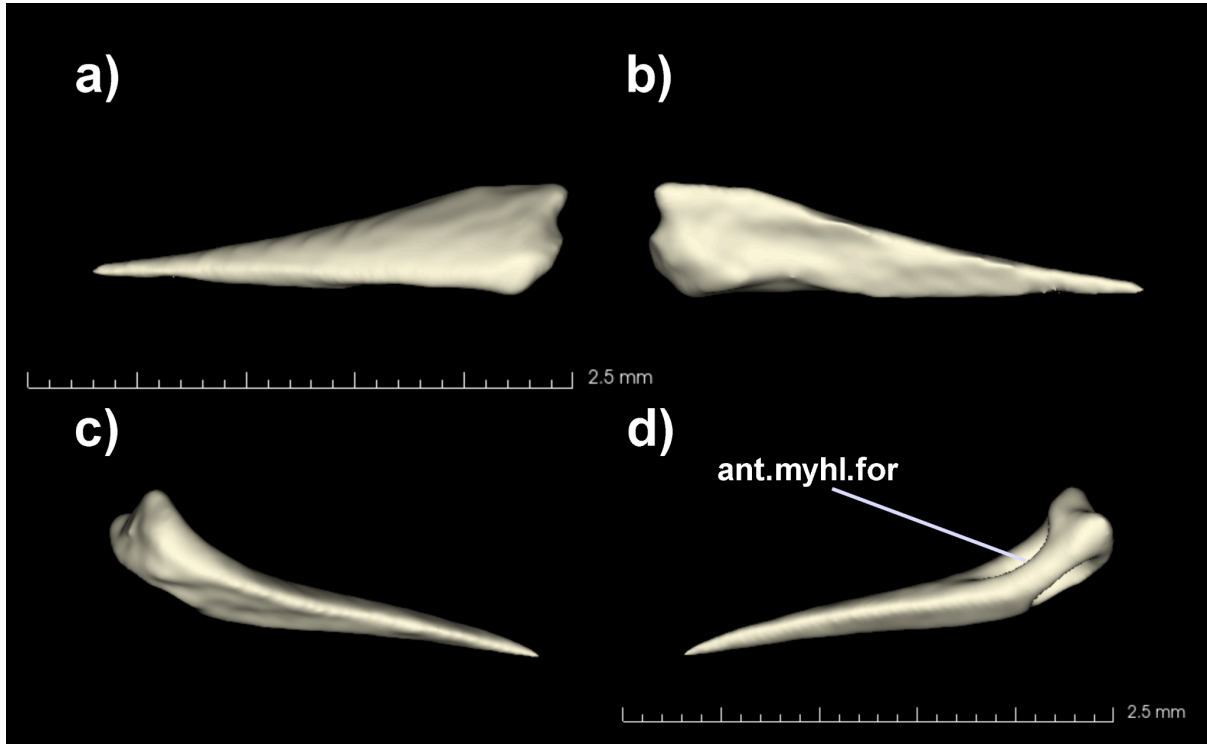


Figura 28: Reconstrução tridimensional do angular esquerdo em vista medial (a) e lateral (b), e esplenial esquerdo em vista medial (c) e lateral (d) do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). ant.myhl.for, forame milo-hióideo anterior.

4.1.5 *Collumela auris*

Collumela auris (Figura 29): A *Collumela auris* está localizada dentro da crista *circumfenestralis dorsalis*, possui uma haste estapedial direcionada para quadrado e sua faceta articular é pronunciada medioposteriormente.

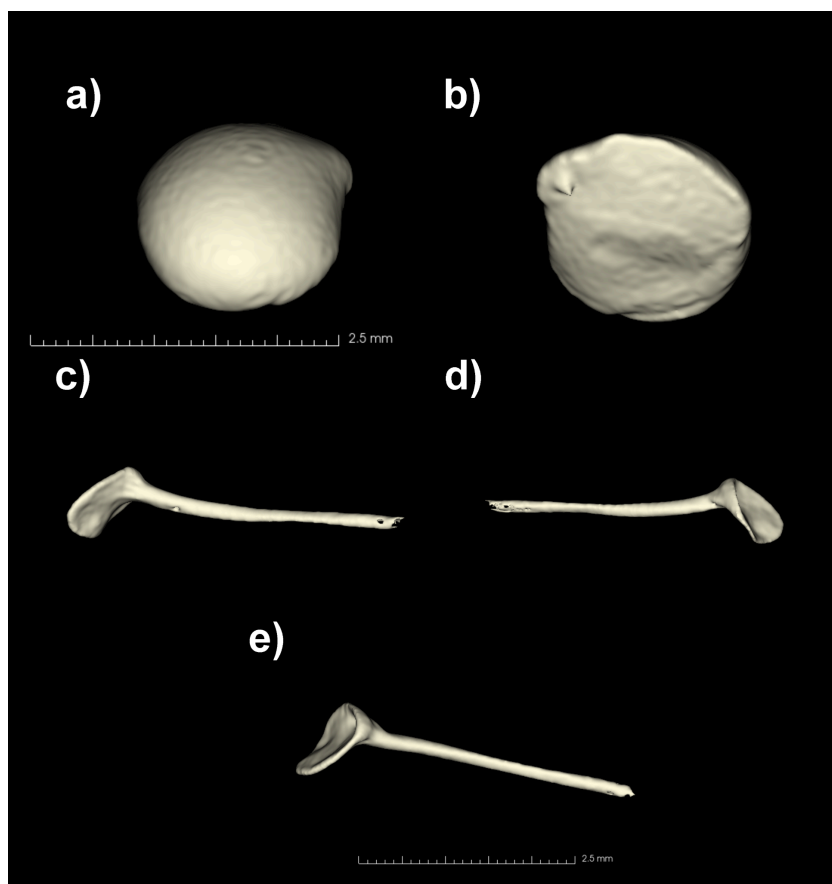


Figura 29: Reconstrução tridimensional da massa estatolítica em vista lateral (a) e medial (b), e columela direita em vista lateral (c), medial (d) e dorsal (e) do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281).

4.1.6 Vértebras cervicais

Atlas (Figura 30a-e): O atlas é um elemento único composto pelos arcos neurais pareados e pelo *intercentrum* I, e articula-se anteriormente com o crânio, e posteriormente com o eixo. Os arcos neurais não são fusionados dorsalmente, e não se tocam ventralmente (Figura 30a,c). Possui facetas articulares localizadas médio-ventralmente, um processo lateroposterior e um processo ventrolateral em cada um dos elementos, todos esses direcionados posteriormente. Esses dois processos podem ser aproximadamente do mesmo tamanho (n=7*) ou o ventrolateral ser maior (n=2).

Axis (Figura 30f-j): O axis é um elemento único composto pelo *centrum*, espinho dorsal, *intercentra* II e III, côndilo e odontóide, seguido pelo processo odontóide. Seu processo espinhal é único e acuminado posteriormente com uma crista medial. Possui também processos ventrolaterais, assim como processos lateroposteriores,

que por sua vez têm dois cumes (Figura 30g). Seu *intercentrum* III é acuminado posteriormente e mais longo que o *intercentrum* II, que por sua vez parece não estar conectado com o restante do osso (Figura 30g). Seu processo odontóide tem o formato levemente triangular arredondado.

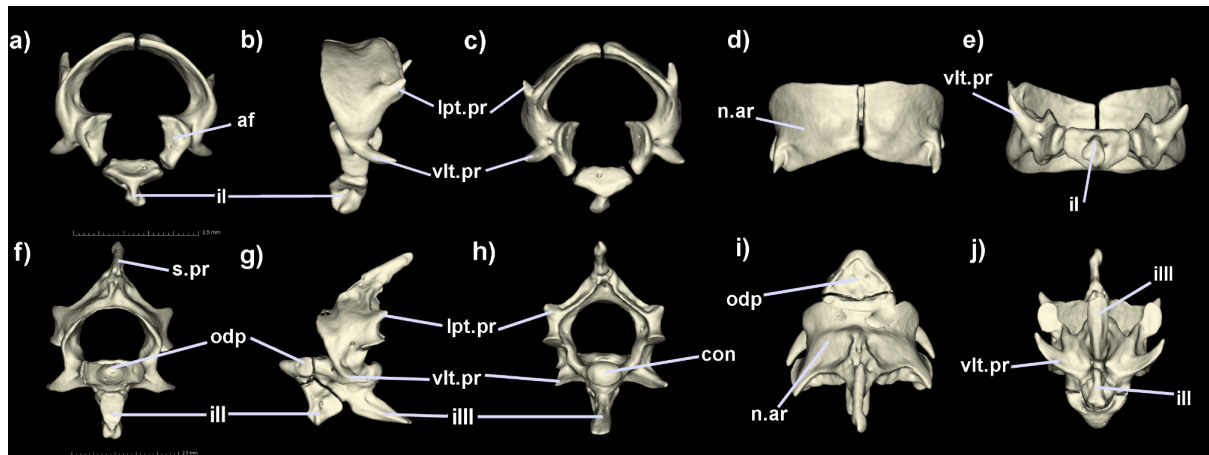


Figura 30: Reconstrução tridimensional das vértebras cervicais atlas (a-e) e axis (f-j) do holótipo de *Helicops hagmanni* (NMBA6281). Vista anterior (a,f), lateral (b,g), dorsal (c,h), posterior (d, i) e ventral (e, j). af, facetas articulares; con, côndilo; il, *intercentrum* I; iiii, *intercentrum* III; lpt.pr, processo lateroposterior; n.ar, arcos neurais; odp, processo odontóide; s.pr, processo espinhal; vlt.pr, processo ventrolateral.

4.2 Descrição do crânio, mandíbula e vértebras cervicais de *Helicops polylepis*

4.2.1 Complexo do focinho

Premaxilar (Figuras 31, 33 e 34): O premaxilar é um elemento único e tem um formato geral trirradiado, está localizado anteroventralmente no crânio, sendo visível em vistas lateral, dorsal e ventral, estando em contato direto com o nasal, o septomaxilar e o vômer. Possui canais premaxilares. O processo ascendente é bem desenvolvido e tem formato losangular (n=4), trapezoidal (n=6), arredondado (n=1) ou triangular (n=5) em vista anterior com seu limite dorsal arredondado, dividido em dois cumes separados por um sulco (n=1) ou afiado (n=1) e curvado posteriormente. Esse processo pode possuir uma leve concavidade dorsalmente (n=2), ou o que aparenta ser uma crista na sua face interna (n=2). Em sua base pode estar presente uma protuberância de cada lado (n=5). Logo entre o processo ascendente e o septomaxilar, está presente o que parece ser um processo nasal não fusionado ao premaxilar, podendo ser apenas um pequeno elemento (n=1) que pode ser alongado direcionado para os nasais (n=2), com formato de arco bastante afinado (n=2) ou trirradiado, com uma das extremidades direcionada para o premaxilar, uma para o nasal e a última para o septomaxilar, formando um formato de seta (n=4), ou de vela (n=5) (Figura 34). Nos exemplares onde este elemento forma um formato de seta, a extremidade dorsal pode ser maior em comprimento (n=2) ou a extremidade ventral maior (n=2). Esse processo pode estar ausente (n=2). Na face posterior, dorsalmente aos processos vomerianos há uma escavação visível. Os processos transversos são conspícuos podem possuir uma ponta extra na sua porção mediana, se direcionando dorsalmente (n=5), ventralmente (n=7), nas duas direções ao mesmo tempo (n=1), ou não possuírem nenhum tipo de relevo extra (n=3) (Figura 33c). Estes processos se expandem lateralmente e podem alcançar a altura dos maxilares (n=6) ou não (n=10), possuindo o limite distal afilado (o processo transversal direito pode estar incompleto (n=1). Os processos vomerianos podem ser um único cume triangular dividido em duas extremidades no topo (n=6), ou pareados, triangulares com as bases largas e extremidades arredondadas ou afiadas (n=1), separados por um espaço medial triangular (n=3) ou não (n=7) (Figura 33d). Estes processos alcançam a altura da extremidade anterior do vômer.

O processo vomeriano esquerdo pode se ligar com a ponta medial do processo transversal esquerdo (n=1), apresentando uma elevação lateral em sua base (n=1).

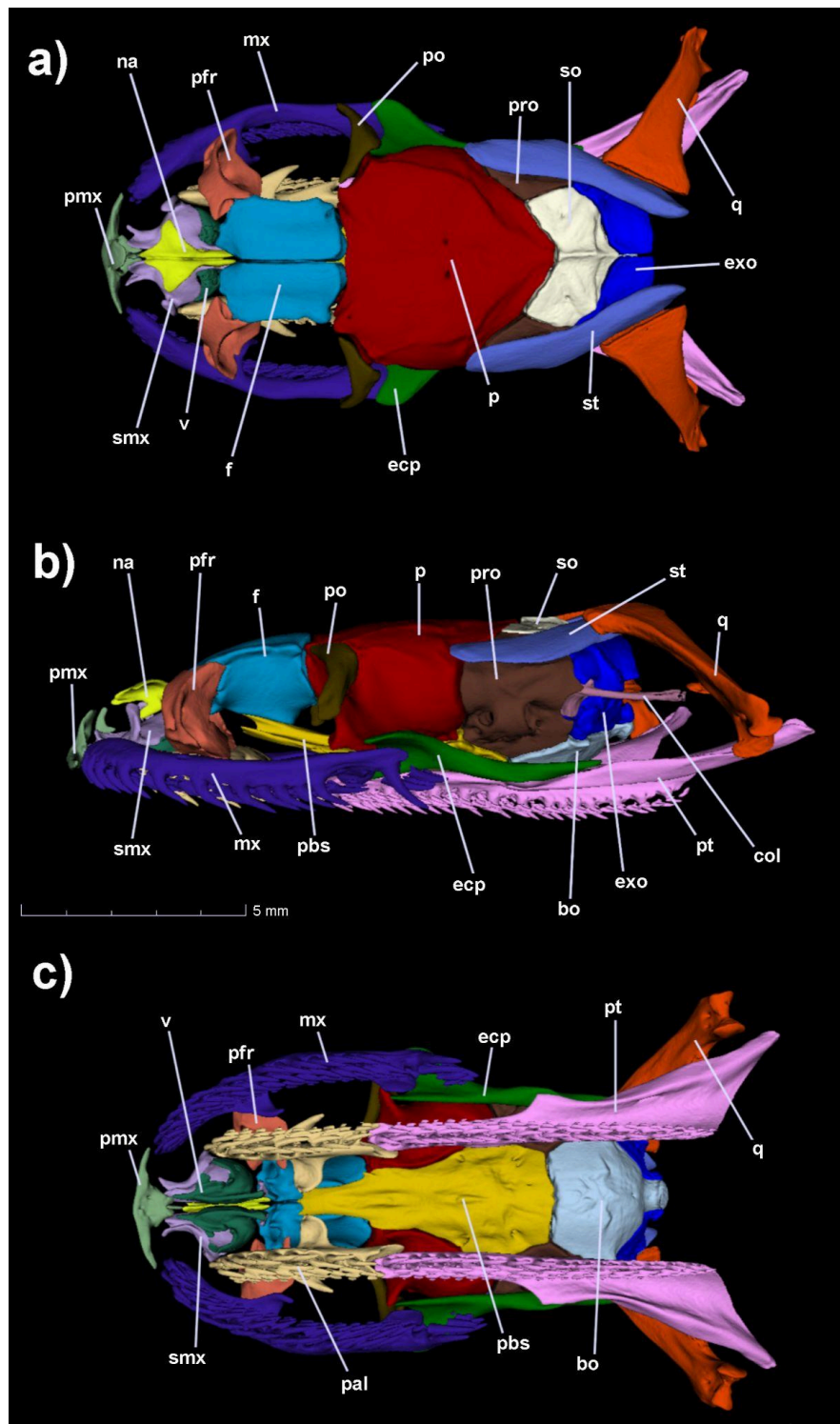


Figura 31: Reconstrução tridimensional do crânio de *Helicops polylepsis* (Rabrandao05335). Vistas dorsal (a), lateral (b), e ventral (c). Cada elemento ósseo foi colorido digitalmente para facilitar a visualização de cada elemento ósseo. bo, basioccipital; col, columela; ecp, ectopterigóide; exo, exoccipital; f, frontais; mx, maxilar; na, nasais; p, parietal; pal, palatino; pbs, parabasisfenóide; pfr, pré-frontal; pmx, premaxilar; po, pós-orbital; pro, proótico; pt, pterigóide; q, quadrado; smx, septomaxilar; so, supraoccipital; st, supratemporal; v, vômer.

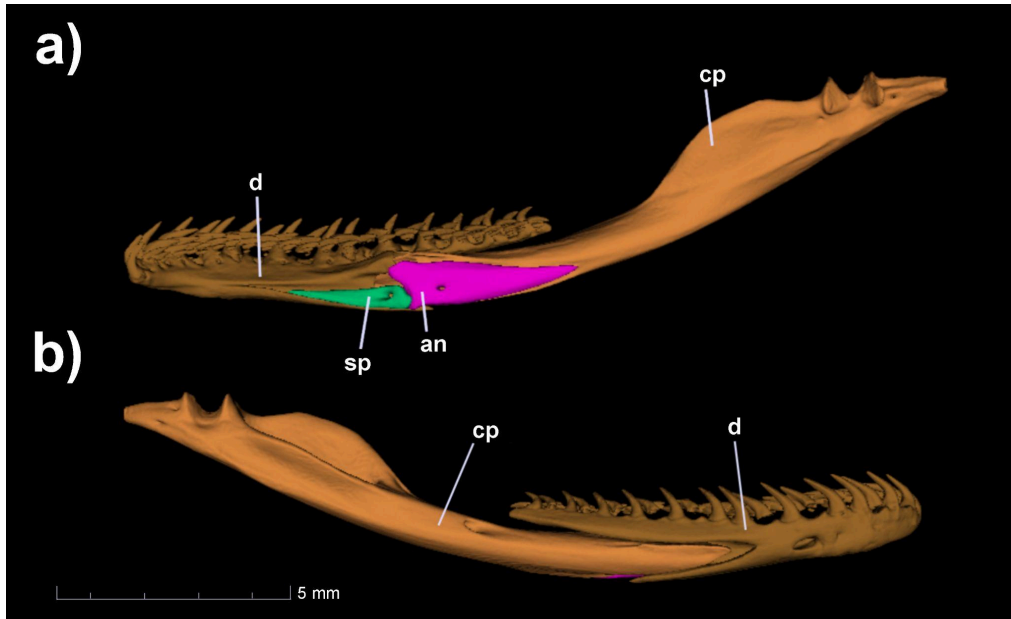


Figura 32: Reconstrução tridimensional da mandíbula direita de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas medial (a), e lateral (b). Cada elemento ósseo foi colorido digitalmente para facilitar a visualização de cada elemento ósseo. an, angular; cp, osso composto; d, dentário; sp, esplenial.

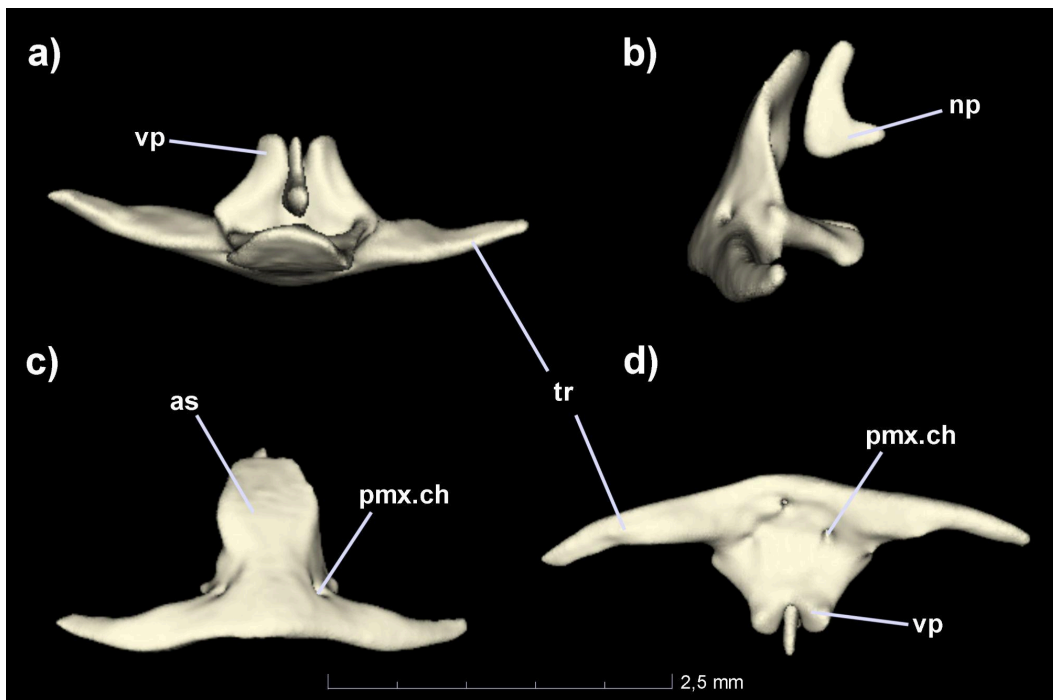


Figura 33: Reconstrução tridimensional do premaxilar de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas dorsal (a), lateral (b), anterior (c), e ventral (d). as, processo ascendente; pmx.ch, canal premaxilar; tr, processo transverso; vp, processo vomeriano.

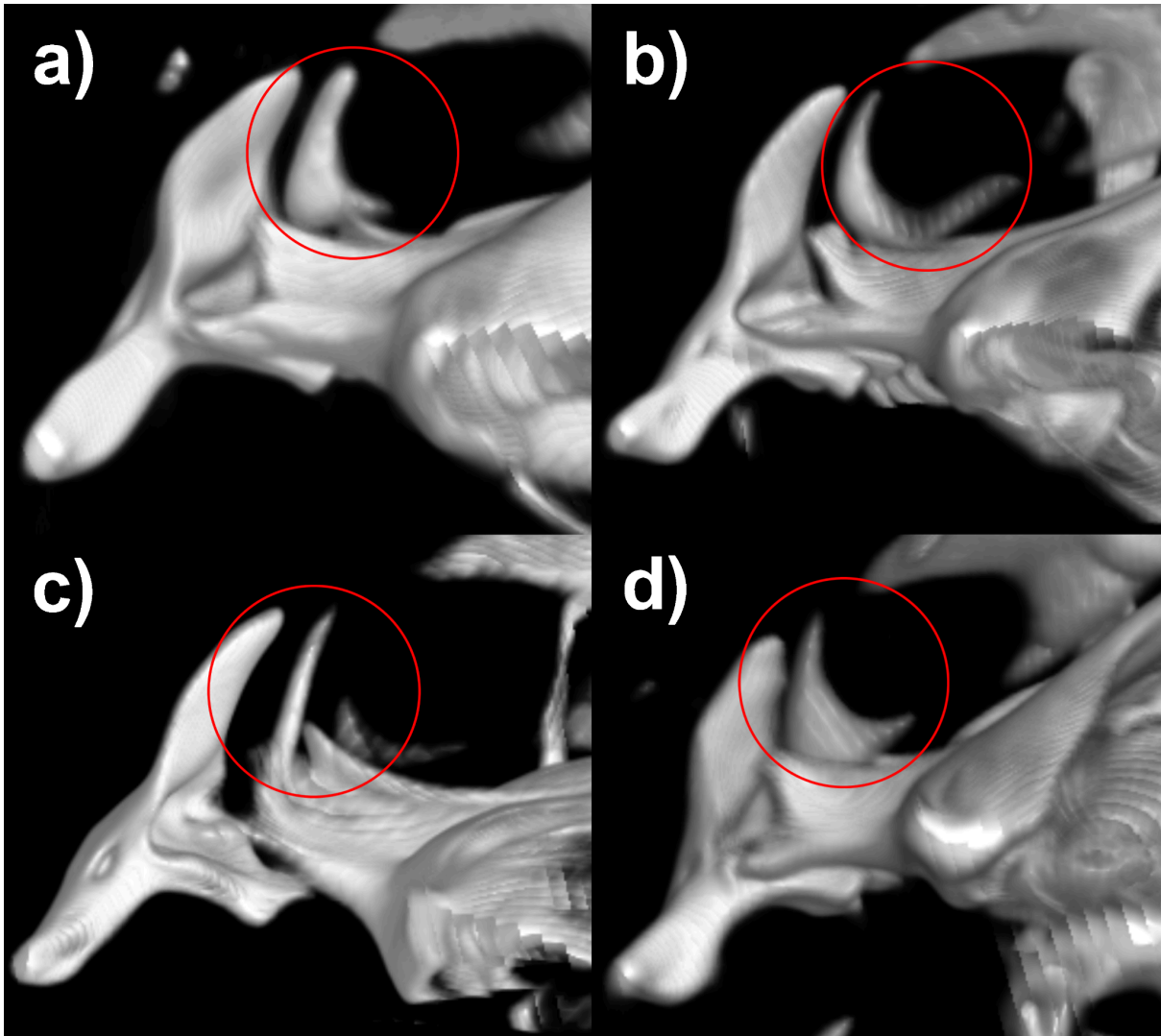


Figura 34: Representação tridimensional da variação do processo nasal não fusionado ao premaxilar de quatro espécimes de *Helicops polylepis* (Rebrandao05335) (a), (CHUNB31181) (b), (CHUNB31182) (c) e (CHUNB31180) (d). Variação circulada em vermelho.

Nasal (Figuras 31 e 35): Os nasais são pareados e, em vista dorsal, a lâmina horizontal dos dois elementos juntos apresenta um formato geral de cruz, onde o terço mais anterior dos ossos é mais estreito, a porção do segundo terço se alarga em um formato trapezoidal (n=10) ou triangular (n=6), com as margens laterais se curvando levemente para a direção ventral, e o terço posterior se estreita novamente (Figura 35a,c). O par de nasais está localizado dorsalmente no crânio e é visível em vista dorsal, lateral, frontal e sua extremidade mais anterior pode ser visualizada em vista ventral. O par é menor que o par de frontais em todas as três dimensões. O septo nasal é composto pela fusão da lâmina descendente de cada elemento, entra em contato ventralmente com a região dorsomedial do septomaxilar, bem como se projeta posteriormente tocando os frontais e ventralmente com o

septomaxilar, participando assim da junta prócinética. A lâmina vertical pode possuir duas protuberâncias, uma de cada lado, na sua parte posterior (n=11) (Figura 35b,c). A lateral esquerda do nasal pode possuir uma abertura (n=1). A lâmina vertical é côncava ventralmente.

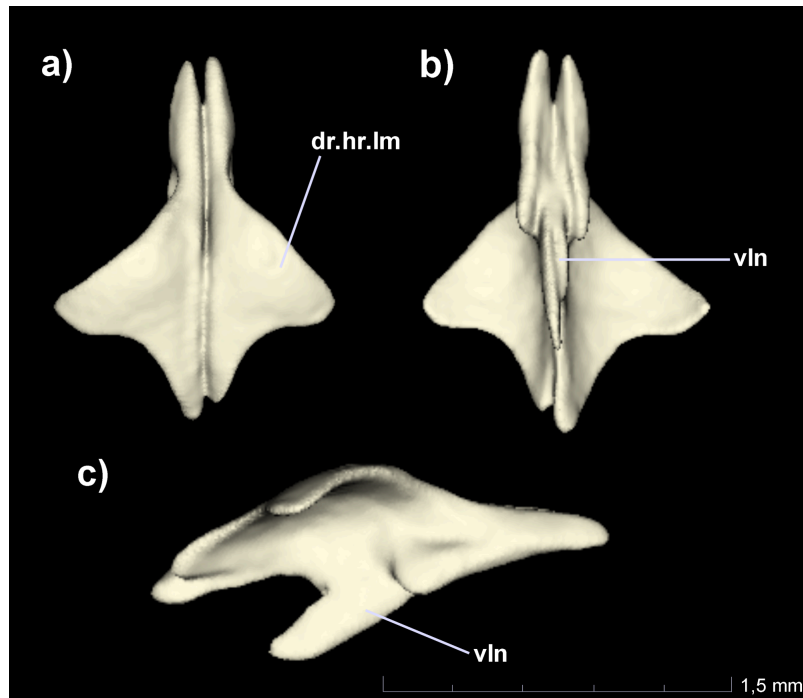


Figura 35: Reconstrução tridimensional dos nasais de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas dorsal (a), ventral (b), e lateral (c). dr.hr.lm, lâmina horizontal; vln, lâmina vertical.

Septomaxilar (Figuras 31 e 36): Os septomaxilares são pareados, não estando em contato com sua contraparte medialmente. O septomaxilar delimita a fenestra vomeronasal dorsalmente e anterolateralmente. É visível em vista dorsal, frontal, ventral e lateral, faz contato direto dorsomedialmente com o nasal, anteriormente com o premaxilar, posteriormente com o frontal e ventralmente com o vômer. Sua lâmina dorsal se estreita anteriormente, com suas extremidades sendo retas (n=1) ou distinguíveis em duas porções por meio de um sulco evidente, de modo que uma porção está posicionada mais lateroventralmente e outra mediodorsalmente (n=15) (Figura 36a,c). Sua porção mediana é côncava e se expande lateralmente para formar a cúpula vomeronasal juntamente com o vômer. Um processo conchal está presente, que se sobrepõe ao palatino e ao vômer. Este processo é mais alargado na base e se afila dorsalmente e levemente medialmente (Figura 36a,c). Cada septomaxilar se expande em um processo posterior afilado lateralmente (n=9) ou lateroventralmente (n=7), que se articula com os frontais posteriormente,

participando assim, da junta procinética. Em um indivíduo, o septomaxilar esquerdo pode possuir um processo avantajado medialmente, juntamente com uma abertura na mesma região do elemento (n=1).

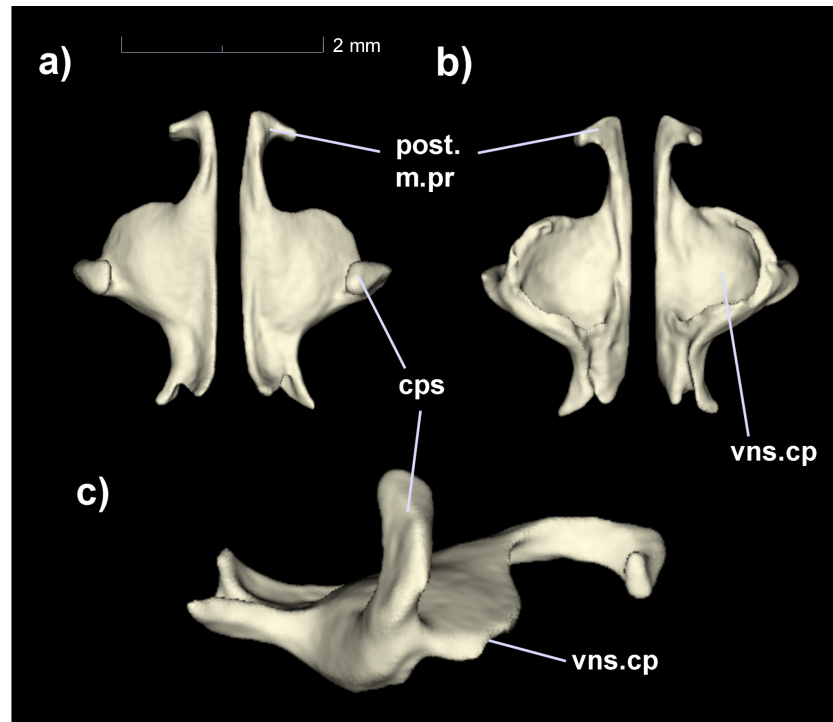


Figura 36: Reconstrução tridimensional do septomaxilar de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas dorsal (a), ventral (b), e lateral (c) (septomaxilar esquerdo). cps, processo conchal; post.m.pr, processo posterior; vns.cp, cúpula vomeronasal.

Vômer (Figuras 31 e 37): Os vômeres são pareados e encapsulam o órgão vomeronasal juntamente com o septomaxilar. Possui um formato geral de concha direcionado anteriormente, e é visível em vista lateral, ventral, e levemente em vista dorsal. Entra em contato direto apenas dorsalmente com o septomaxilar e o premaxilar anteriormente. Seu processo anterior é acuminado e direcionado para o premaxilar, alcançando a altura dos processos vomerianos no mesmo. Seu processo ventral é bastante pronunciado, ao contrário de seu processo dorsal, que possui formato de “S”. Os dois vômeres em conjunto são perfurados por nenhum (n=1), um (n=10) ou dois pares de forames (n=5) em seu septo intercoanal (Figura 37b,d). Por fim, também há a presença de inúmeros forames para os nervos vomeronasais na parte posterior do osso.

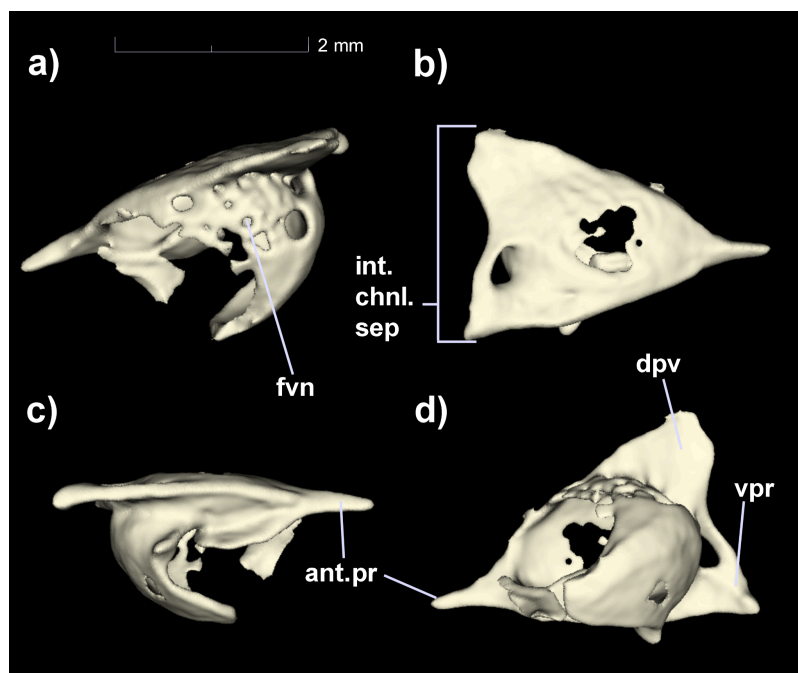


Figura 37: Reconstrução tridimensional do vômer esquerdo de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas dorsal (a), medial (b), ventral (c), e lateral (d). ant.pr, processo anterior; dpv, processo dorsal; fvn, foramina para os nerveletes vomeronasais; int.chnl.sep, septo intercoanal; vpr, processo ventral.

4.2.2 Caixa craniana e ossos circumbitais

Pré-frontal (Figuras 31 e 38): O par de pré-frontais possuem a lâmina lateral reduzida quando comparada com a lâmina orbital (Figura 38b,c). São visíveis em vista dorsal, frontal, anterior e lateral, estão em contato dorsomedialmente com os frontais e entram em contato ventralmente com o palatino e o maxilar.. A lâmina orbital possui dois limites mediais, separados por um espaço côncavo (n=9), angular (n=6), ou côncavo no elemento direito e angular no esquerdo (n=1) (Figura 38c). O forame lacrimal possui um formato arredondado e se encontra diagonalmente ao espaço entre os limites da extremidade medial. A face interna da lâmina orbital é côncava e pode apresentar uma projeção afiada em direção ao septomaxilar ou apenas uma pequena elevação onde estaria essa projeção (n=1) (Figura 38a,d). Um grande forame ao lado de cada um dos forames lacrimais (n = 9) pode estar presente, e em cinco indivíduos, o forame ao lado do forame lacrimal não se completa, nesse caso formando uma abertura em formato de meia lua. A articulação com o frontal apresenta formato côncavo e sua porção posterior e anterior possuem aproximadamente o mesmo comprimento.

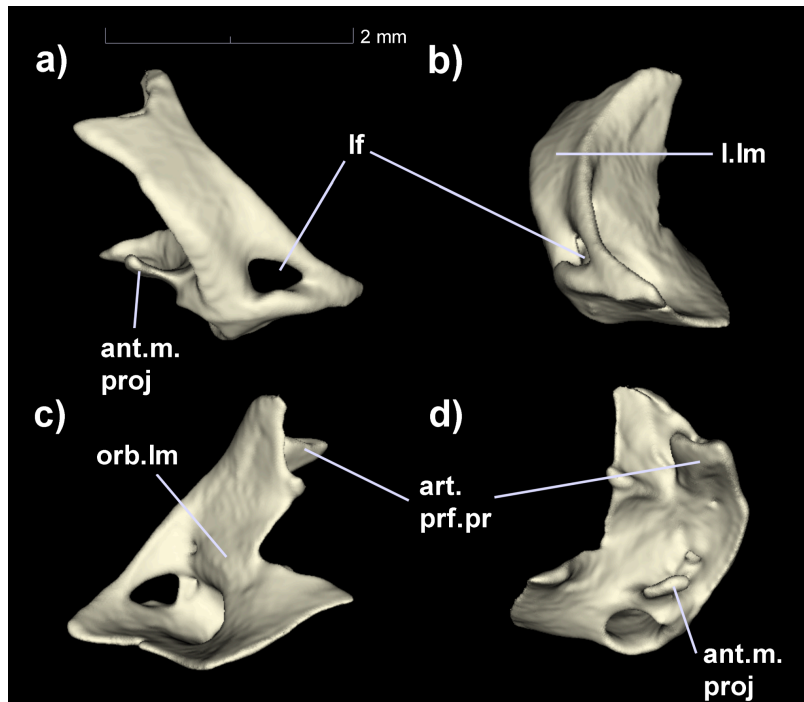


Figura 38: Reconstrução tridimensional do pré-frontal esquerdo de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas anterior (a), lateral (b), posterior (c), e medial (d). ant.m.proj, projeção anterior medial; art.prf.pr, articulação do frontal; lf, forame lacrimal; I.lm, lâmina lateral; orb.lm, lâmina orbital.

Frontal (Figuras 31 e 39): Os frontais são pareados, estando em contato com sua contraparte por uma sutura retilínea anteroposteriormente que pode se alargar levemente mais posteriormente (n=1). O par é maior que o par de nasais em cada uma das três dimensões, possui metade da largura do parietal e quase metade de seu comprimento também. O forame orbital ocupa um terço da caixa craniana, com o frontal, o parietal, o pré-frontal, o pós-orbital, o parabasisfenóide, o maxilar e o palatino margeando esse forame. Cada elemento possui formato aproximadamente trapezoidal em vista dorsal, com a lâmina dorsal horizontal se alargando levemente posteriormente (n= 7) ou mantendo a extremidade anterior e posterior aproximadamente da mesma largura (n=9) (Figura 39a). Suas duas extremidades divididas pela sutura no seu limite anterior apresentam uma reentrância formando um “V”. Seus processos subolfatórios são pronunciados e direcionados lateralmente e ventralmente. As porções laterais da lâmina dorsal horizontal são mais alargadas posterior e anteriormente, e mais estreitas na parte medial, dessa forma apresentando uma lateral côncava em vista dorsal. Em vista dorsal, os limites posteriores dos dois elementos em conjunto fazem um formato convexo (n=9), ou apresentam formato de “M” (n=7). A lâmina orbital do frontal é levemente côncava, direcionada lateroventralmente, com cada elemento do par possuindo um pequeno

processo posteroventral logo acima do parabasisfenóide, este podendo ter o seu limite coincidindo com o limite posteroventral dos frontais (n=4) ou não (n=12). O frontal faz contato direto anterolateralmente com os pré-frontais, dorsoposteriormente com o parietal, anteriormente com o nasal, anteroventralmente com o septomaxilar, posterolateralmente com o pós-orbital e ventralmente com o parabasisfenóide. A lâmina descendente do osso delimita anteriormente e dorsalmente a abertura do forame do nervo óptico.

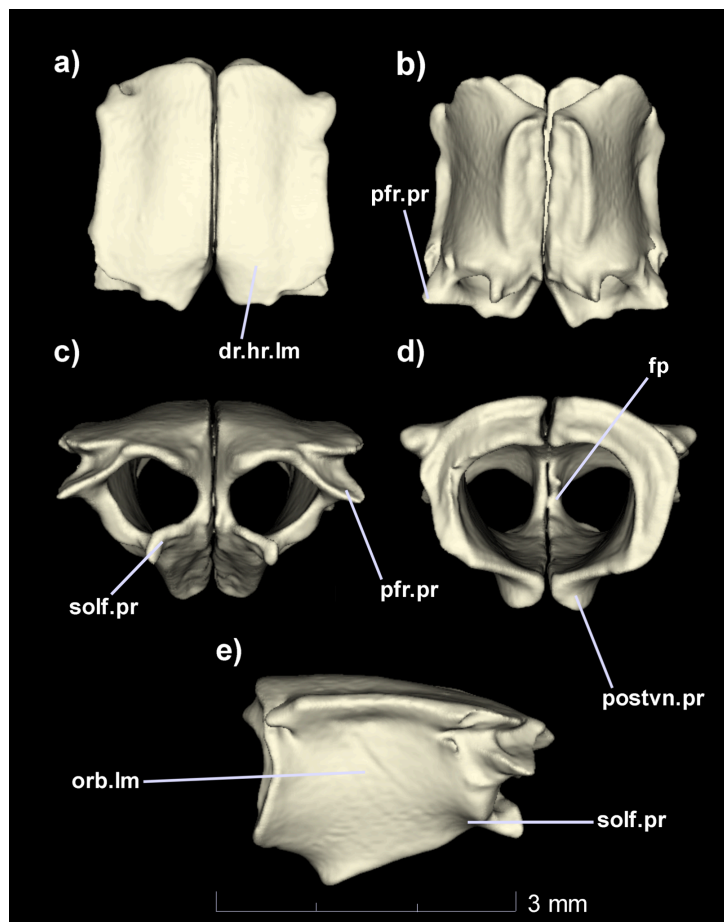


Figura 39: Reconstrução tridimensional dos frontais de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas dorsal (a), ventral (b), anterior (c), posterior (d), e lateral (e). dr.hr.lm, lâmina dorsal horizontal; fp, pilares frontais; orb.lm, lâmina orbital; pfr.pr, processo pré-frontal; postvn.pr, processo posteroventral; solf.pr, processo subolfatório.

Parietal (Figuras 31, 40 e 41): O parietal constitui o maior elemento único do crânio, e possui um formato geral arredondado em vista dorsal. É visível em vista dorsal e lateral, e entra em contato direto anteriormente com o frontal, anterolateralmente com os pós-orbitais, lateroposteriormente com o proótico, posteriormente com o supraoccipital e ventralmente com o parabasisfenóide. Internamente, há a presença de pilares parietais bem pronunciados (n=15) ou não pronunciados (n=1) (Figura

40d). Tal formato aproximadamente arredondado pode variar entre um osso com as bordas mais arredondadas e pouca diferenciação da crista adutora (n=6), ou com bordas mais abruptas, com um limite posterior afinado e uma crista adutora pronunciada (n=10) (Figura 41). A sua extremidade posterior pode ser dividida em duas (n=3) ou ser única (n=13). Seus processos supraorbitais não são muito pronunciados, e sua crista pós-orbital se alonga lateralmente, formando um cume. Além disso, em vista lateral possui uma lâmina descendente bem evidente. O parietal limita o forame do nervo óptico anteriormente.

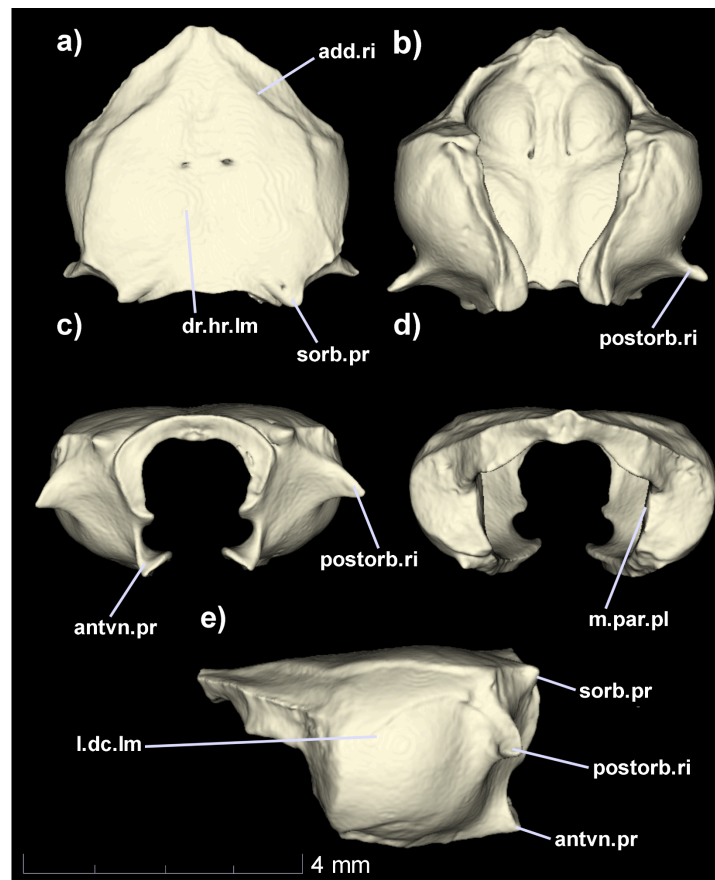


Figura 40: Reconstrução tridimensional do parietal de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas dorsal (a), ventral (b), anterior (c), posterior (d), e lateral (e). add.ri, crista adutora; antvn.pr, processo anteroventral; dr.hr.lm, lâmina dorsal horizontal; l.dc.lm, lâmina descendente; m.par.pl, pilar parietal; postorb.ri, crista pós-orbital; sorb.pr, processo supraorbital.

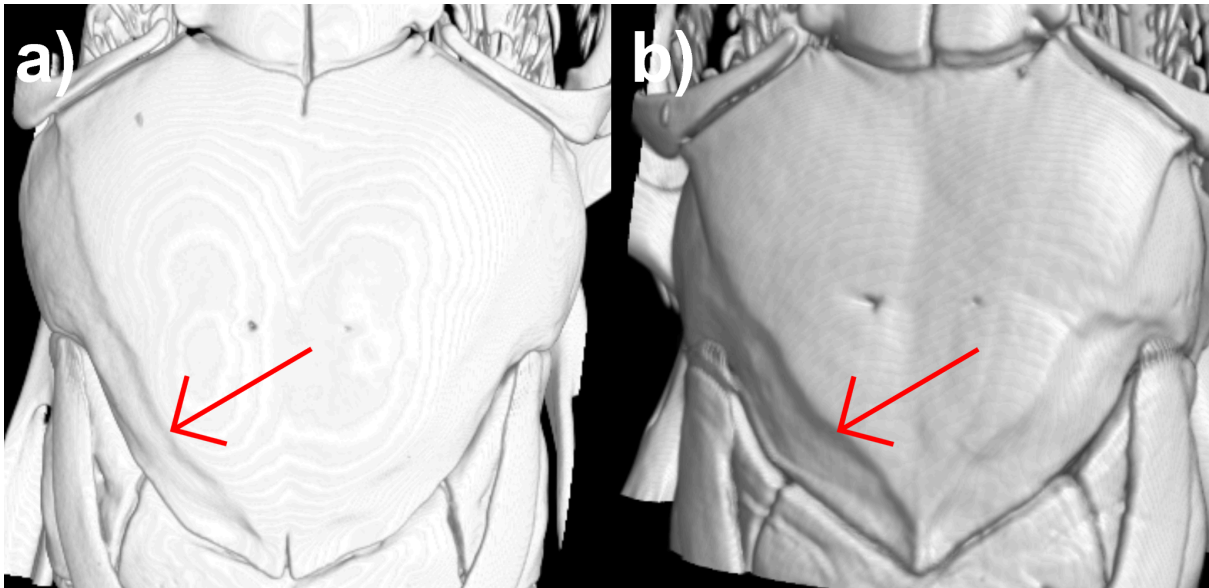


Figura 41: Representação tridimensional da variação da crista adutora e formato geral do parietal de dois espécimes de *Helicops polylepis* (CHUNB31182) (a) e (CHUNB31180) (b). Variação apontada em vermelho.

Pós-orbital (Figuras 31 e 42): O par de pós-orbitais possui formato geral de bumerangue e estão localizados anterolateralmente no crânio, podendo ser visualizados nas vistas frontal, dorsal e lateral. Os pós-orbitais fazem contato direto medialmente com o parietal anteriormente com o frontal no crânio. O elemento não alcança a altura dos maxilares. Sua porção ventral é mais larga que sua porção dorsal (Figura 42). Seu limite dorsal se acumina, enquanto que seu limite ventral é mais arredondado e possui uma extremidade dupla.

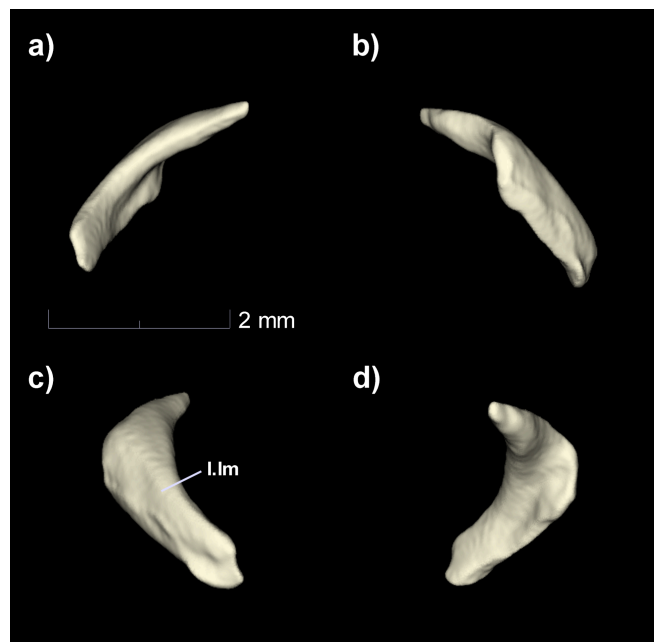


Figura 42: Reconstrução tridimensional do pós-orbital direito de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas anterior (a), posterior (b), lateral (c), e medial (d). I.Im, lâmina lateral.

Parabasisfenóide (Figuras 31 e 43): O parabasisfenóide é um elemento único e está localizado na região ventral do crânio, sendo visível em vista ventral. Possui formato triangular, com seu limite anterior bastante afilado, e está em contato direto dorsalmente na sua porção anterior com o frontal, na sua porção posterior com o basioccipital e posterolateralmente com parietal e o proótico. Na porção anterior, há a presença de uma crista intertrabecular que pode ultrapassar o limite anterior do rostrum do parabasisfenóide (n=3), não ultrapassar (n=5), ou ainda terem seus limites anteriores na mesma altura (n=9), com o rostrum tendo sua face ventral côncava (Figura 43b,c). A sua sutura com o basioccipital é reta. O limite anterior do rostrum pode ser tridentado (n=3) ou único e levemente arredondado (n=13). A parte posterior da face dorsal é côncava dorsalmente, onde o osso se alarga conforme avança para a parte posterior, até que na altura da *sella turcica*, coberta por um *dorsum sellae* bem desenvolvido, se estreita até o limite posterior do osso (Figura 43a,b). Possui canais Vidianos. Próximo ao seu limite posterior, um par de sulcos paralelos um ao outro podem estar presentes, tendo uma continuidade posterior no basioccipital (n=2).

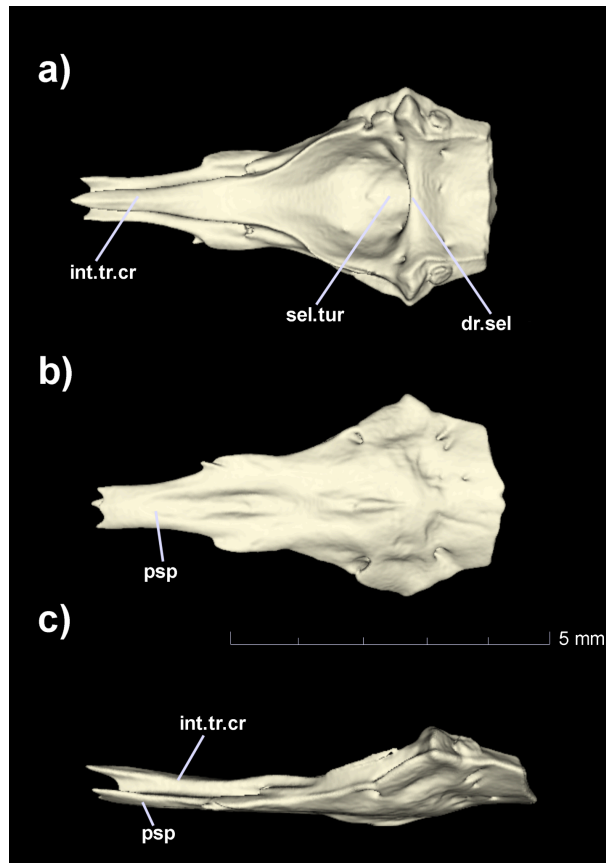


Figura 43: Reconstrução tridimensional do parabasisfenóide de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas dorsal (a), ventral (b), e lateral (c). dr.sel, *dorsum sellae*; int.tr.cr, crista intratubercular; psp, rostrum; sel.tur, *sella turcica*.

Proótico (Figuras 31 e 44): Os proóticos são elementos pareados e localizados entre a lâmina descendente lateral do parietal e o exoccipital, sendo visíveis em vista lateral, dorsal e ventral, e entrando em contato direto anteriormente com o parietal, dorsalmente com o supratemporal e supraoccipital, internamente com a massa estatolítica, posteriormente com o exoccipital, e ventralmente com o basioccipital e o parabasisfenóide. Os supratemporais sobrepõem quase que completamente a face dorsal do osso. Este elemento limita os canais semicirculares anterior e lateral anteriormente. Pode ter sua crista proótica de contorno suave (n=5) ou pode conter pequenas protuberâncias causando um certo relevo na mesma (n=1). Um laterosfenóide está presente e divide o forame do nervo trigêmeo em dois ramos (f5b e f5c) (Figura 44a). Os forames do nervo trigêmeo são grandes e aproximadamente arredondados. Possui uma série de forames que se conectam internamente (forames do nervo trigeminal, do nervo facial, canal lateral semicircular, todos espalhados na face medial do elemento) que não variam em número e forma. Um canal semicircular lateral está presente, e não ultrapassa a metade do elemento (Figura 44c). Uma série de forames para o ramo posterior do

nervo vestibulo acústico está presente e visível internamente. Uma massa estatolítica está presente no *recessus scalae timpanii*.

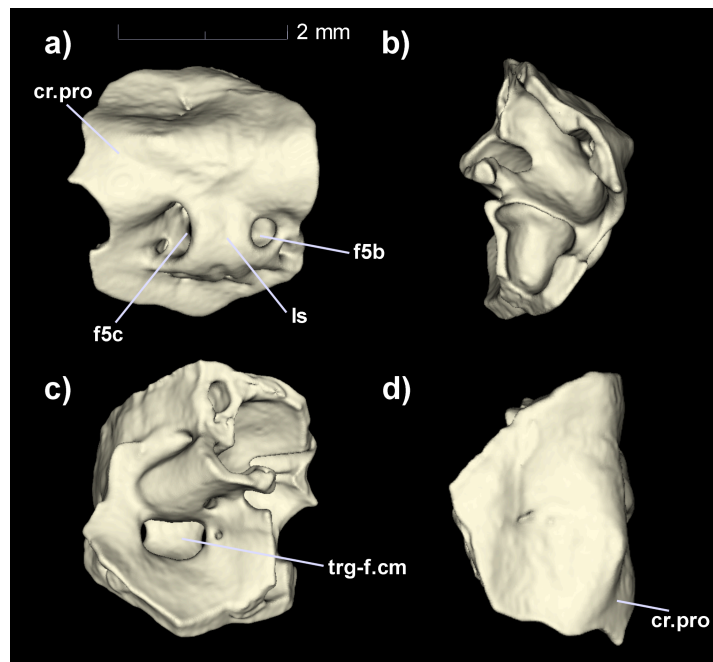


Figura 44: Reconstrução tridimensional do proótico direito de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas lateral (a), posterior (b), medial (c), e dorsal (d). cr.pro, crista proótica; f5b, forame do nervo trigêmeo (ramo b); f5c, forame do nervo trigêmeo (ramo c); ls, laterosfenóide; trg-f.cm, câmara *trigemino-facialis*.

Supraoccipital (Figuras 31 e 45): O supraoccipital constitui um elemento único, está localizado dorsoposteriormente no crânio e possui um formato trirradiado aproximadamente trapezoidal em vista dorsal, com duas cristas adutoras direcionadas da região medial para a posterolateral (Figura 45a). Uma crista sagital está presente (n=15) onde seu limite anterior pode não ultrapassar a metade deste elemento (n=7) ou chegar a tocar no parietal (n=8). As três cristas podem se tocar na porção medial do supraoccipital formando um cume (n=8). É visível em vista dorsal e em menor clareza em vista lateral. Limita os canais semicirculares anterior e lateral na sua porção medial por meio das *flanges* medianas (Figura 45b,c). A parte anterior do osso entra em contato direto com o parietal, suas laterais em contato com o proótico e os supratemporais (n=6), e sua porção posterior com o exoccipital. Ventralmente, as *flanges* medianas se conectam com o proótico e o exoccipital.

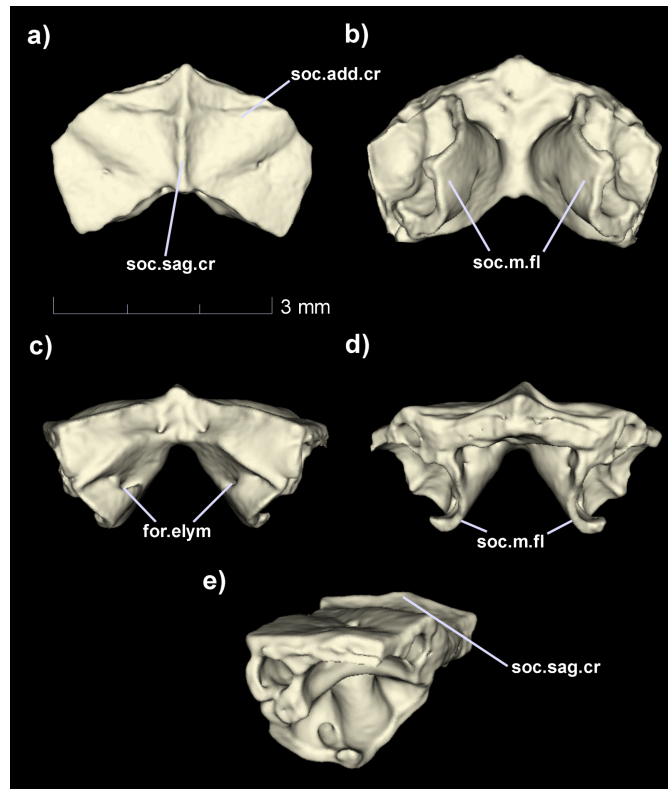


Figura 45: Reconstrução tridimensional do supraoccipital de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas dorsal (a), ventral (b), anterior (c), posterior (d), e lateral (e). for.elym, forame endolinfático; soc.add.cr, crista adutora; soc.m.fl, flanges medianas; soc.sag.cr, crista sagital.

Exoccipital (Figuras 31 e 46): O exoccipital constitui o elemento pareado que posteriormente fecha o canal semicircular posterior, em conjunto com o supraoccipital e o proótico. Está localizado posteriormente no crânio e é visível em vistas lateral e ventral, e entra em contato direto anteriormente com o proótico, dorsalmente com o supraoccipital e o supratemporal, internamente com a massa estatolítica e ventralmente com o basioccipital. Suas suturas são todas retas. Seu forame magnum é arredondado. Possui uma crista exoccipital pronunciada, começando no centro da face dorsal do osso e direcionada em sentido posterior (Figura 46b,c). Essa crista pode se conectar com as cristas adutoras do supraoccipital (n=13). Assim como o proótico, possui uma série de forames que se conectam entre si internamente (forame do nervo hipoglossal e nervo vagus próximos ao côndilo occipital na face medial do osso, jugular ao lado da crista *interfenestralis*, canal semicircular posterior e lateral). O limite anterior do seu processo digitiforme possui uma leve elevação direcionada ventralmente. Possui um côndilo occipital e uma flange atlantal bem pronunciados. O processo do pé ventral

da crista *interfenestralis* pode ter sua lateral reta (n=7), com uma (n=2) ou duas elevações, uma no meio e uma no limite ventral dessa porção do osso (n=7).

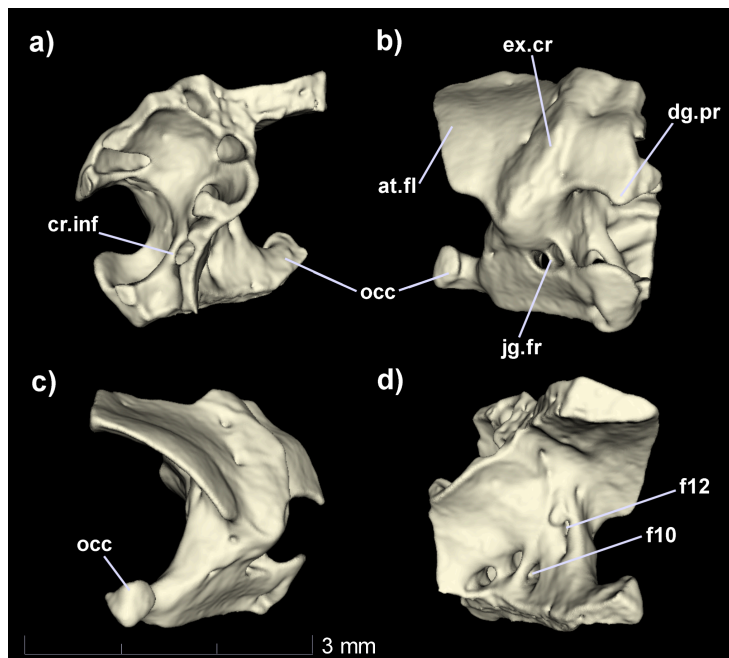


Figura 46: Reconstrução tridimensional do exoccipital direito de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas anterior (a), lateral (b), posterior (c), e medial (d). at.fl, flange atlantal; cr.inf, crista *interfenestralis*; dg.pr, processo digitiforme; ex.cr, crista exoccipital; f10, forame do nervo vago; f12, foramina para os ramos do nervo hipoglossal; jg.fr, forame jugular; occ, côndilo occipital.

Basioccipital (Figuras 31 e 47): O basioccipital é um elemento único e possui um formato aproximadamente hexagonal (n=1), triangular (n=5) ou arredondado (n=10), e côncavo no plano dorsal. Se localiza numa posição ventral e posterior no crânio, formando o limite ventral do forame magno e com seu limite posterior alcançando o atlas. É visível em vista ventral e menos facilmente em vista lateral. O osso está em contato anteriormente com o parabasisfenóide, em suas laterais com o proótico e o exoccipital, e em seu limite posterior se articula com o atlas. Sua sutura com o parabasisfenóide é reta. Em sua face anterodorsal (= interna), estão visíveis os dois sulcos que se iniciam no parabasisfenóide e terminam nesse elemento (n=2), e podem não mais ser paralelos um ao outro e sim direcionados ao centro do osso, porém sem se encontrar (n=1). Tais sulcos também podem ser menos comumente visíveis em vista ventral (n=1). Os tubérculos basioccipitais estão na face ventral e podem ser pouco pronunciados ou não (n=5), e possuem as faces laterais planas (n=5) ou acuminadas em direção posterior (n=11). Pode possuir uma crista que

termina nos processos basioccipitais mediais, podendo se localizar um pouco mais anteriores que os tubérculos basioccipitais (n=7) ou na mesma altura (n = 2).

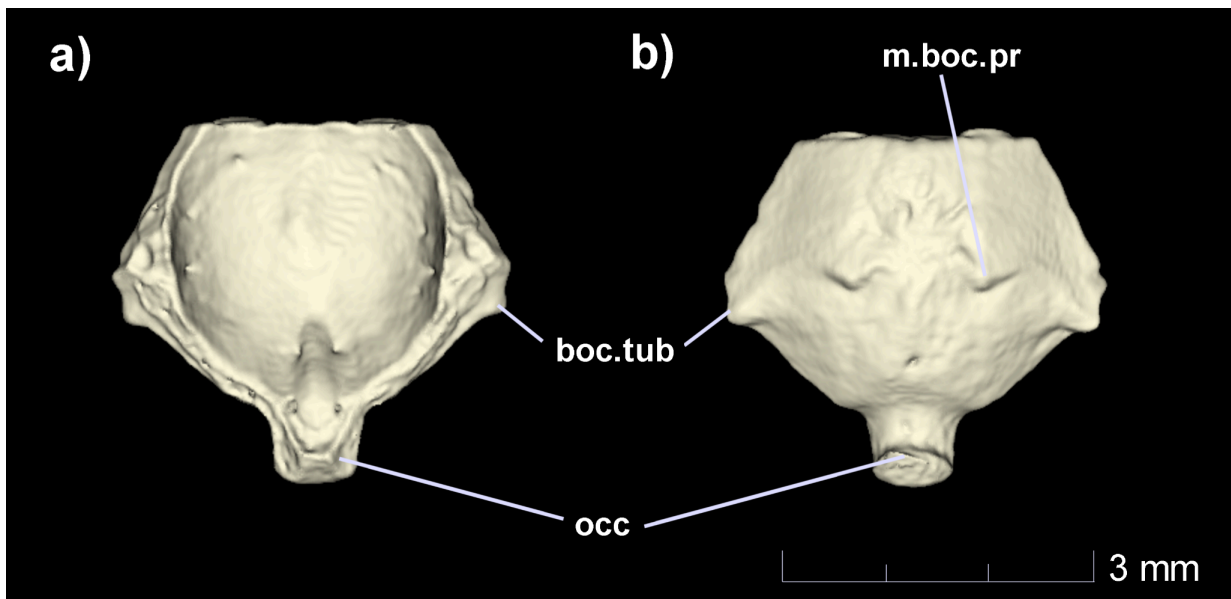


Figura 47: Reconstrução tridimensional do basioccipital de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas dorsal (a), ventral (b). boc.tub, tubérculo basioccipital; m.boc.pr, processo basioccipital medial; occ, côndilo occipital.

4.2.3 Arco palatomaxilar

Maxilar (Figuras 31 e 48): Os maxilares são elementos pareados alongados e localizados marginalmente à porção anterior do crânio, de modo que sua extremidade anterior é levemente mais espessa que a posterior, curvando-se medialmente em suas porções anterior e posterior. É visível em vista frontal, lateral, dorsal e ventral, e entra em contato direto dorsalmente com o pré-frontal e posteriormente com o ectopterigóide. Possui um total de 20 (n=1 lado), 19 (n=3 lados), 18 (n=13 lados) ou 17 (n=2 lados) dentes. A série dos cinco primeiros dentes é constituída por dentes menores e bem agrupados, de modo que num sentido posterior começam a aumentar de tamanho mantendo o mesmo espaçamento entre eles, sem contar o diastema antes dos últimos dentes. Os dois últimos são os dentes mais pronunciados (Figura 48a,b). Na altura do oitavo dente está presente um processo palatino medial de formato triangular curvado posteroventralmente que fornece apoio para o palatino, completamente sobreposto pelo pré-frontal. No seu limite posterior há um processo ectopterigóide curvado ventralmente, que fornece

apoio para o ectopterigóide (Figura 48c). Na altura do processo palatino há um forame na face lateral dos elementos (n=13).

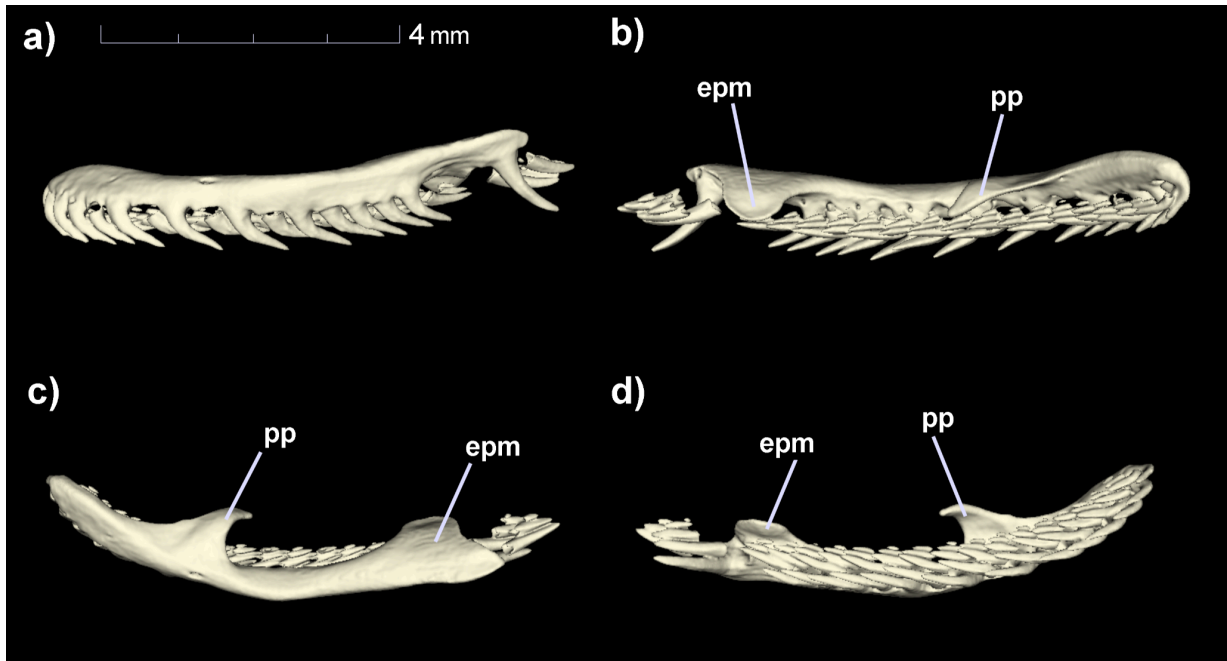


Figura 48: Reconstrução tridimensional da maxilar esquerdo de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas lateral (a), medial (b), dorsal (c), e ventral (d). epm, processo do ectopterigóide; pp, processo do palatino.

Palatino (Figuras 31 e 49): Os palatinos são ossos pareados alongados e comprimidos lateralmente, com a presença dos processos maxilar (lateral) e coanal (medial). O elemento possui nove (n=14) ou dez (n=2) dentes, todos aproximadamente do mesmo tamanho, diminuindo apenas no último dente. É visível apenas em vista ventral, entra em contato direto lateralmente com o pré-frontal (n=13) e posteriormente com o pterigóide. Na altura do quinto (n=14 lados) ou sexto (n=4 lados) dente, seu processo maxilar se inicia, pode ser afilado (n=5) ou com seu limite levemente arredondado (n=11), e é direcionado posteriormente, não ultrapassando a altura do oitavo dente (Figura 49c). Ventralmente ao processo maxilar há um forame que atravessa este elemento, constituindo o canal para a passagem da divisão infraorbital do ramo maxilar do nervo trigeminal. Na altura do sexto (n=11 lados) ou sétimo (n=7 lados) dente, seu processo coanal se inicia. É mais largo que o processo maxilar e possui uma concavidade que se direciona ventralmente, onde seu limite distal é arredondado (Figura 49c). Seu processo do pterigóide é dividido em duas extremidades, com a medial sendo mais alongada posteriormente que a lateral.

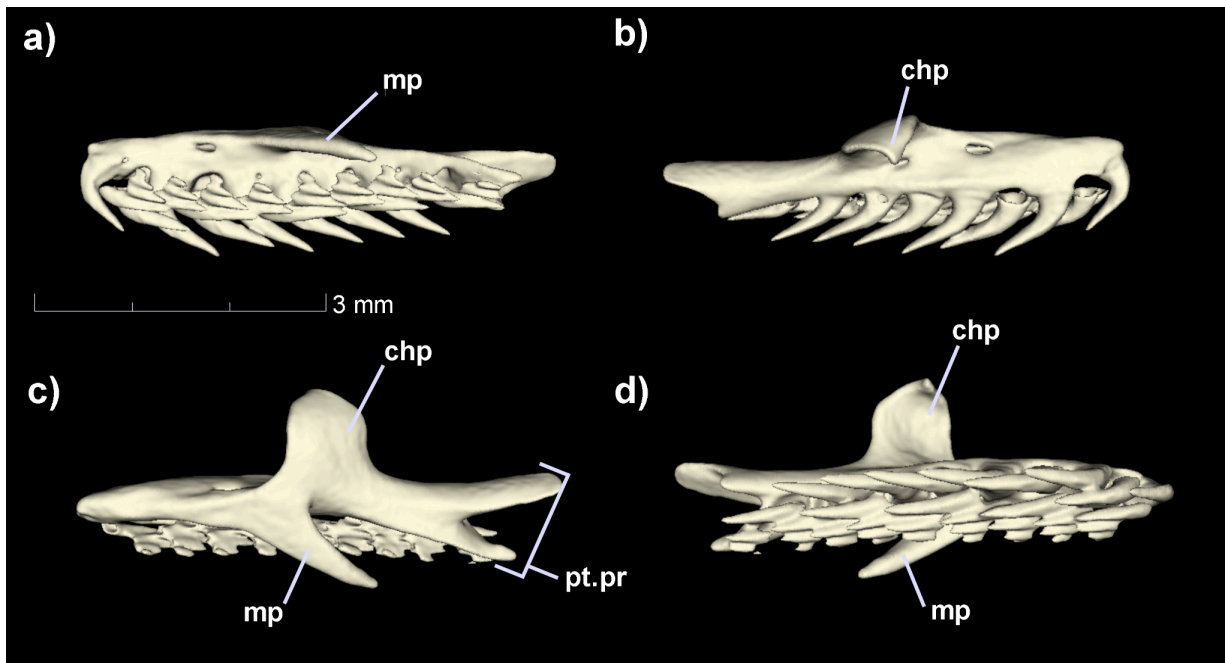


Figura 49: Reconstrução tridimensional do palatino esquerdo de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas lateral (a), medial (b), dorsal (c), e ventral (d). chp, processo coanal; mp, processo maxilar; pt.pr, processo pterigóide.

Pterigóide (Figuras 31 e 50): Os pterigóides são elementos pareados alongados, se alargando gradualmente num sentido posterior, para depois se estreitarem novamente, localizados logo abaixo da caixa craniana, quase tão longos quanto o osso composto. Cerca de dois terços do elemento são dentados e o terço posterior é edentado. Ultrapassa o limite posterior do crânio, e pode possuir 24 (n=3 lados), 25 (n=7 lados), 26 (n=8 lados), 27 (n=5 lados), 29 (n=1 lado) ou 30 (n=1 lado) dentes, todos pequenos que diminuem de tamanho conforme avançam posteriormente. É visível apenas em vista ventral, e entra em contato direto anteriormente com o palatino e mesolateralmente com o ectopterigóide. Possui superfície articular do ectopterigóide, esse que faz contato com o osso aproximadamente na altura dos últimos 14 dentes. Este elemento é comprimido ao longo de toda sua extensão, porém na porção anterior é comprimido lateralmente e na porção posterior é comprimido dorsoventralmente (Figura 50a,b). Na sua parte posterior, o osso apresenta uma concavidade direcionada ventralmente, e a partir de onde o osso se toca com a extremidade posterior do ectopterigóide, apresenta uma concavidade direcionada dorsalmente também. No meio dessa concavidade dorsal pode haver a presença de uma crista (n=4).

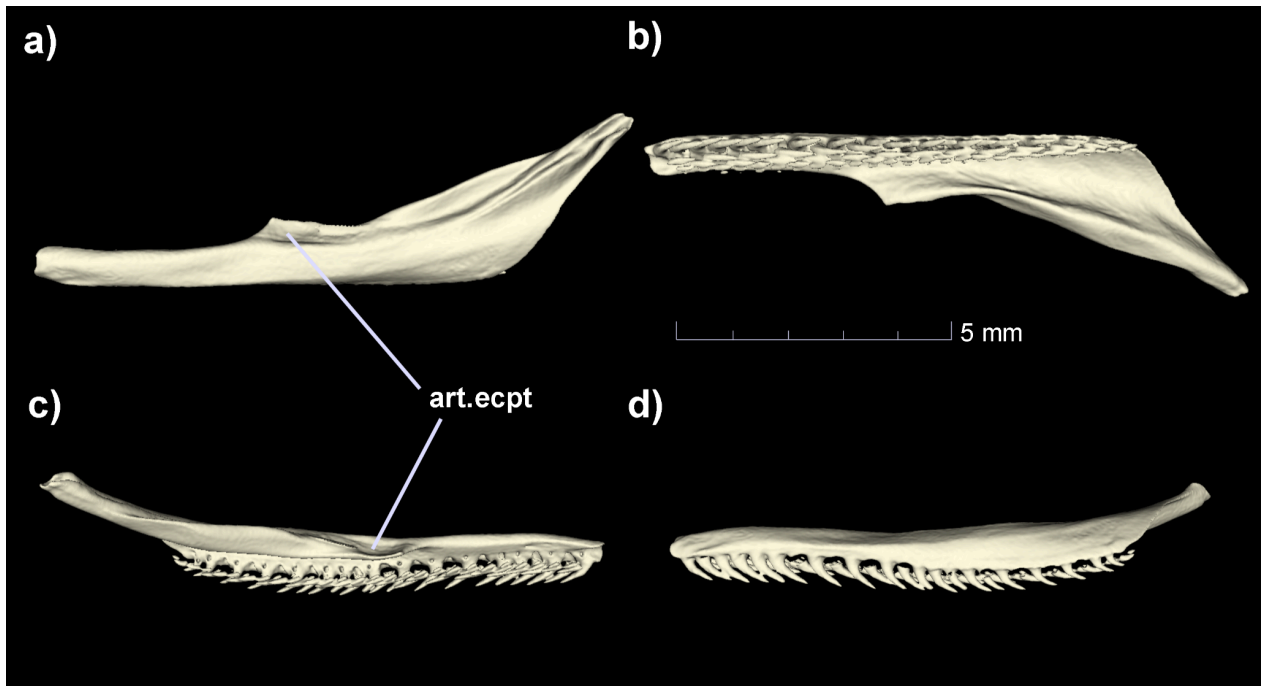


Figura 50: Reconstrução tridimensional do pterigóide direito de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas dorsal (a), ventral (b), lateral (c), e medial (d). art.ecpt, superfície articular do ectopterygóide.

Ectopterygóide (Figuras 31 e 51): Os ectopterygóides são pareados e possuem um formato trirradiado, com a porção posterior mais alongada e estreita que as outras duas extremidades, sendo achatados dorsoventralmente (Figura 51a). É visível em vista dorsal, frontal e lateral, e entra em contato anteroventralmente com o maxilar e posteromedialmente com o pterigóide. Seu comprimento é aproximadamente metade do comprimento do pterigóide. O braço anterior lateral é a extremidade mais arredondada do elemento (Figura 51a,c). Entre o lobo anterior lateral e o lobo anterior medial, há uma concavidade direcionada ventralmente (n=2) ou lateroventralmente (n=14), nesse caso fazendo o osso se curvar na sua porção anterior. O lobo anterior medial também é direcionado ventralmente. O lobo anterior lateral é notavelmente maior que o medial. Anteriormente à superfície articular do pterigóide, há um desnível direcionado ventralmente (Figura 51b).

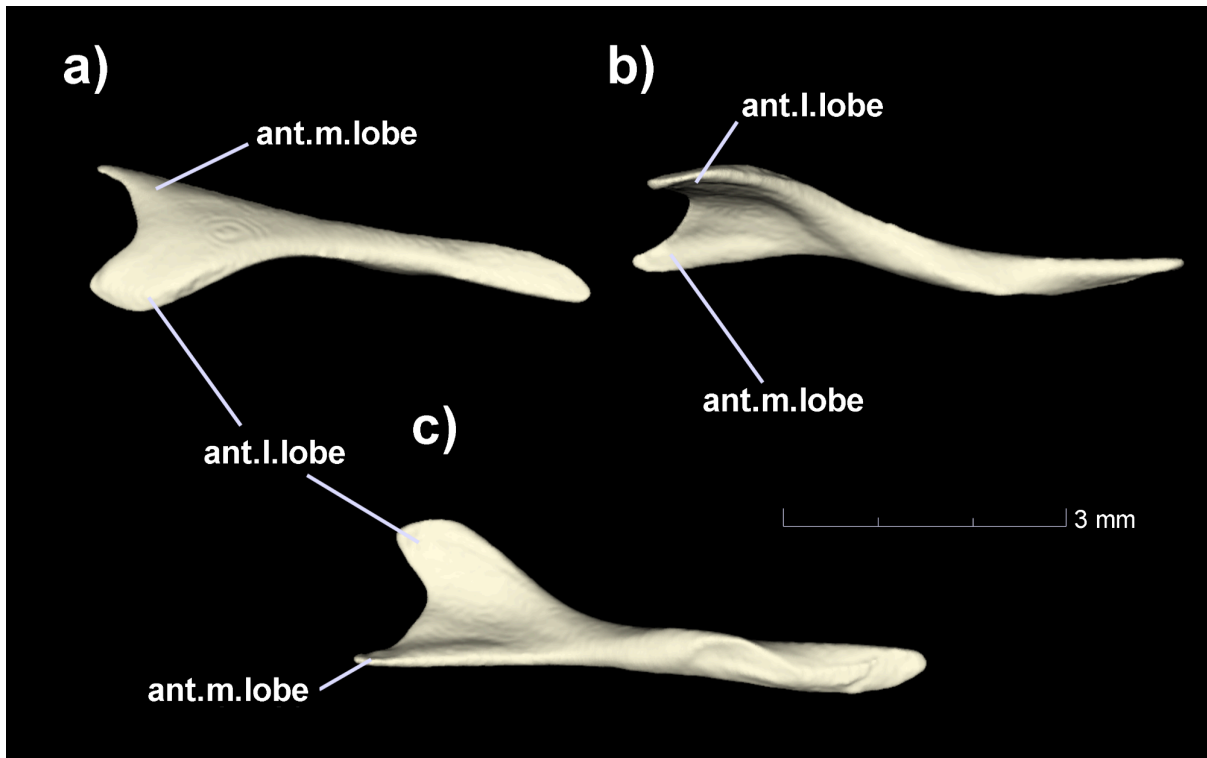


Figura 51: Reconstrução tridimensional do ectopterigóide esquerdo de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas dorsal (a), lateral (b), e ventral (c). ant.l.lobe, lobo anterior lateral; ant.m.lobe, lobo anterior medial.

4.2.4 Série suspensória e mandíbula

Supratemporal (Figuras 31 e 52): Os supratemporais são pareados, possuem um formato alongado e estão localizados dorsolateralmente no crânio, acima da crista *circumfenestralis dorsalis*, tangenciando o supraoccipital e o exoccipital, com seu limite posterior podendo ultrapassar o limite posterior do exoccipital (n=10) ou não (n=6). É visível em vistas dorsal e lateral. Sobrepõe uma pequena porção lateroposterior do parietal (n=10) ou não (n=6), e entra em contato ventralmente com o proótico, supraoccipital, e exoccipital, e posterolateralmente com o quadrado. Seus limites anterior e posterior são arredondados e sua face lateral se mantém com a largura constante durante toda a sua extensão (Figura 52a,b).

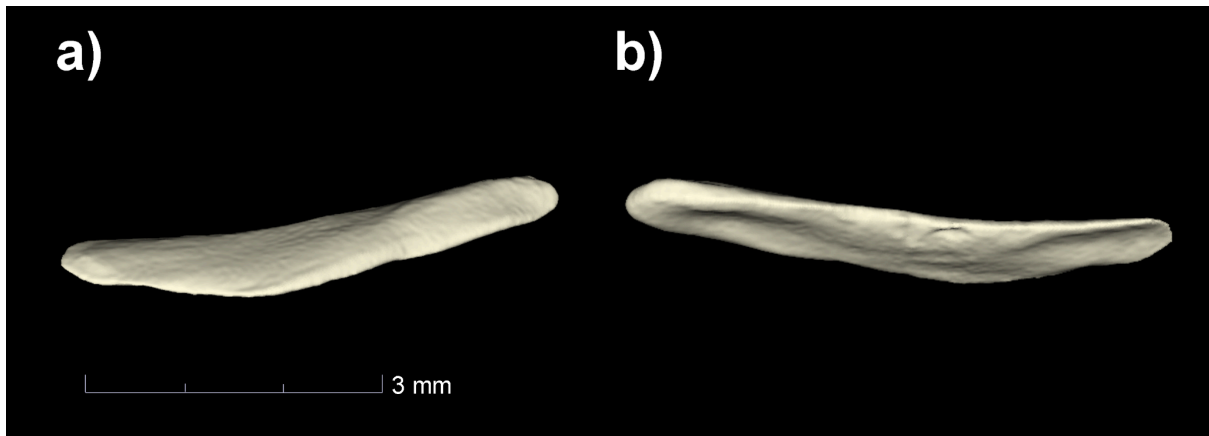


Figura 52: Reconstrução tridimensional do supratemporal esquerdo de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas lateral (a), medial (b).

Quadrado (Figuras 31 e 53): Os quadrados são ossos pareados alongados e comprimidos lateralmente, possuindo um processo stylohyal (*sensu* Gauthier et al., 2012) que se conecta à *collumela* (n=15) ou não (n=1). Cada elemento está localizado lateralmente ao crânio, com seu limite distal ultrapassando o limite posterior do crânio. É visível em vistas lateral, dorsal e ventral. Cada um dos elementos do par entra em contato dorsomedialmente com o supratemporal, e distalmente com o osso composto, encaixando-se na fossa glenoidal. O limite anterior do osso forma um plano reto e perpendicular (n=12) ou levemente arqueado (n=4) com o supratemporal, com a sua face lateral possuindo uma crista adutora (Figura 53b,d). O osso se torce, deixando sua extremidade dorsoanterior mais larga em vista lateral. Em um dos indivíduos, está presente em seu terço medial uma protuberância em forma de quilha, de modo que na face medial do elemento direito há um sulco que se estende do limite anterior até a quilha. Os dois elementos do par possuem de dois a três forames no seu limite posterior distal que se conectam internamente.

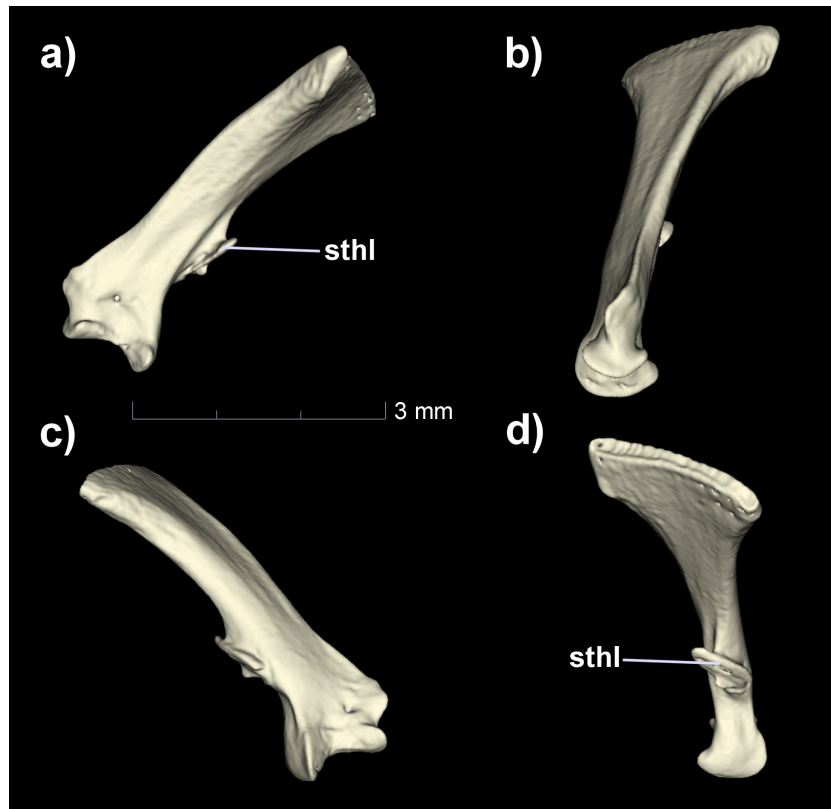


Figura 53: Reconstrução tridimensional do quadrado direito de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas anterior (a), lateral (b), posterior (c), e medial (d). sthl, processo stylohyal.

Osso composto (Figuras 32 e 54): Os ossos compostos são elementos pareados, longos e com seus limites direcionados levemente para lados opostos, ou seja, seu processo do dentário é curvado lateralmente e seu processo retroarticular é curvado medialmente. É visível em todas as vistas, e entra em contato posterodorsalmente com o quadrado, anteromedialmente com o angular, e anterolateralmente com o dentário. A superfície articular do angular se apresenta mais posterior que o limite anterior do angular. A face ventral do osso composto esquerdo pode possuir um (n=1) ou dois sulcos (n=1) a partir dessa extremidade, que se estende até ultrapassar o limite posterior do angular. Em sua porção lateral, há a presença do forame surangular lateral, que se encontra internamente com a fossa mandibular (Figura 54a). A crista prearticular é notavelmente mais pronunciada que a crista surangular (Figura 54a,b). Na parte posterior deste elemento, há a superfície articular em formato de sela para a inserção do quadrado (= fossa glenóide), e no limite posterior, há a presença de um processo retroarticular bem pronunciado, possuindo um forame para o nervo *chorda tympani*, este se dividindo internamente em cerca de quatro outros forames menores.

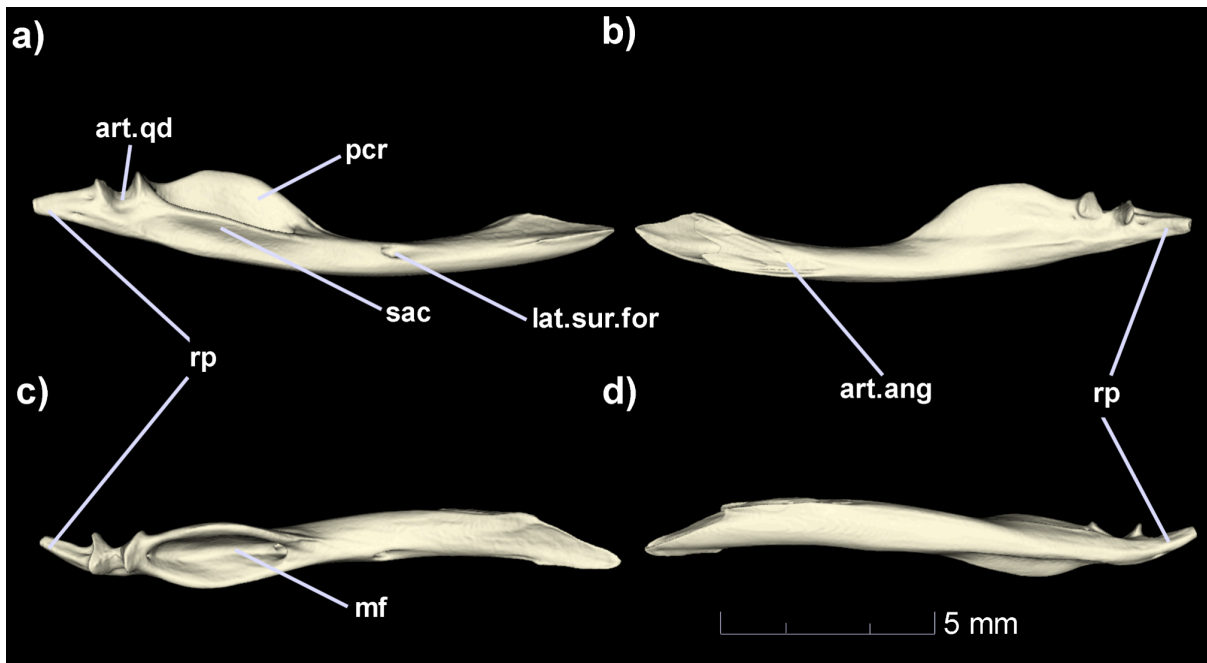


Figura 54: Reconstrução tridimensional do osso composto direito de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas lateral (a), medial (b), dorsal (c), e ventral (d). art.ang, superfície articular do angular; art.qd, superfície articular do quadrado (fossa glenóide); lat.sur.for, forame surangular lateral; mf, fossa mandibular; pcr, crista prearticular; rp, processo retroarticular; sac, crista surangular.

Dentário (Figuras 32 e 55): Os dentários são ossos pareados, alongados, onde seu limite posterior alcança o limite do segundo terço do osso composto. É visível em vistas frontal, lateral e ventral, estando em contato posteriormente com o osso composto, e posteromedialmente com o esplenial. Seu processo sinfiseal é direcionado medialmente. Possui 20 (n=2 lados), 21 (n=5 lados), 22 (n=8 lados), 23 (n=7 lados), 24 (n=4 lados) ou 25 (n=1 lado) dentes, com estes se alongando mais conforme avançam da porção posterior do osso para a porção anterior (Figura 55a). Possui um processo posteroventral com uma face ventral plana e que só alcança metade do processo posterodorsal, dando espaço para um canal alveolar bem acentuado (Figura 55a,b). Na face lateral, há a presença de um forame mentoniano bem evidente que se inicia na altura do oitavo (n=2 lados), nono (n=16 lados) ou décimo dente (n=2 lados), que se conecta internamente com o canal alveolar e o sulco de Meckel. O sulco de meckel se inicia lateralmente no meio do dentário, na altura do décimo primeiro (n=2 lados), décimo segundo (n=14 lados) ou décimo terceiro dente (n=2 lados).

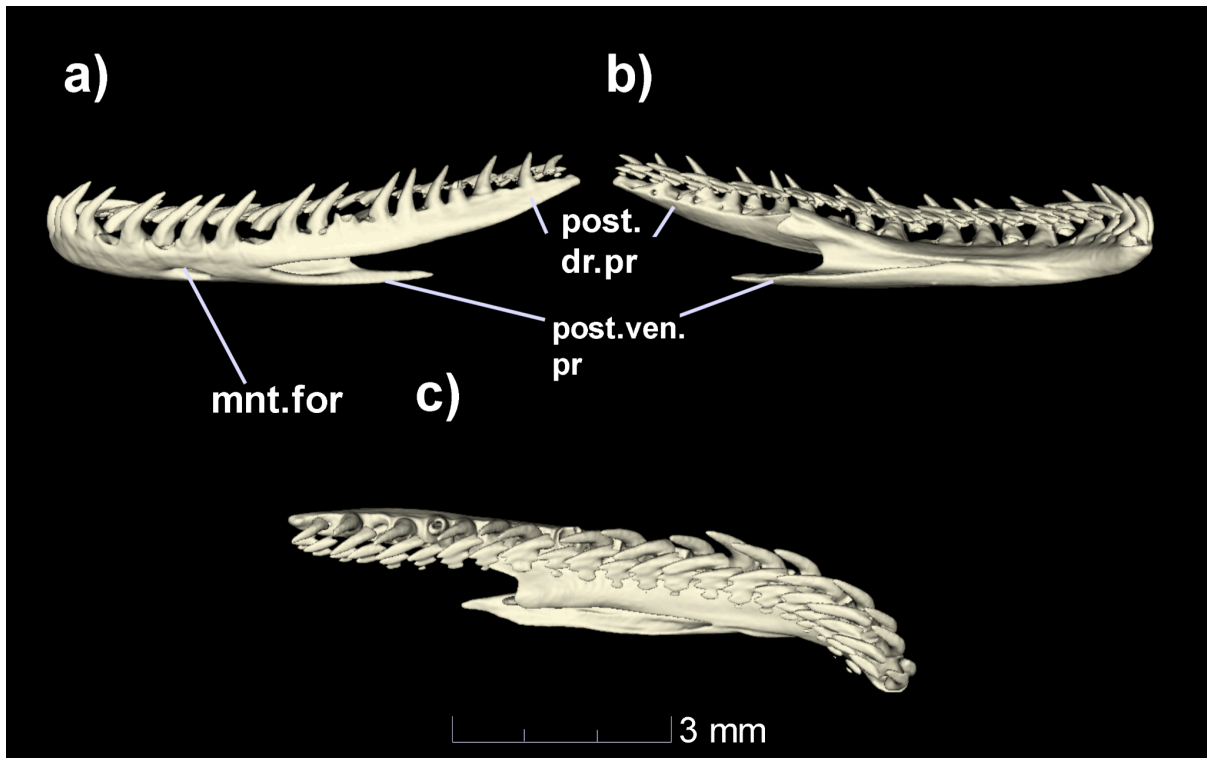


Figura 55: Reconstrução tridimensional do dentário esquerdo de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vistas lateral (a), medial (b), e dorsal (c). mnt.for, forame mentoniano; post.dr.pr, processo posterodorsal; post.ven.pr, processo posteroventral.

Esplénial (Figuras 32 e 56c,d): São ossos pareados pequenos, triangulares e estreitam-se em direção anterior. É visível apenas em vistas medial e ventral, se conectando lateralmente com o dentário e posteriormente com o angular. Se encontram levemente mais baixos que os angulares. Na sua porção posterior é perfurado pelo forame milo-hióideo (Figura 56c). A extremidade anterior do osso se encontra na altura do décimo (n=6 lados), décimo primeiro (n=8 lados) ou décimo segundo (n=5 lados) dente, e a posterior na altura do décimo quinto (n=2 lados), décimo sexto (n=6 lados), décimo sétimo (n=8 lados), ou décimo oitavo (n=4 lados) dente.

Angular (Figuras 32 e 56a,b): Os angulares são elementos trirradiados, porém, de modo oposto esplénial, são alongados e afilam-se em direção posterior. Visível apenas em vistas medial e ventral, entra em contato anteriormente com o esplénial, e lateralmente com o osso composto. Se encontram levemente mais altos que os espléniais. Possui na sua porção anterior um forame milo-hióideo, porém menor que o do esplénial, se comparados (Figura 56a). Ele se inicia anteriormente na altura do décimo quinto (n=3 lados), décimo sexto (n=9 lados), décimo sétimo (n=6 lados) ou

décimo oitavo (n=2 lados) dente, e seu limite posterior ultrapassa o limite posterior do dentário.

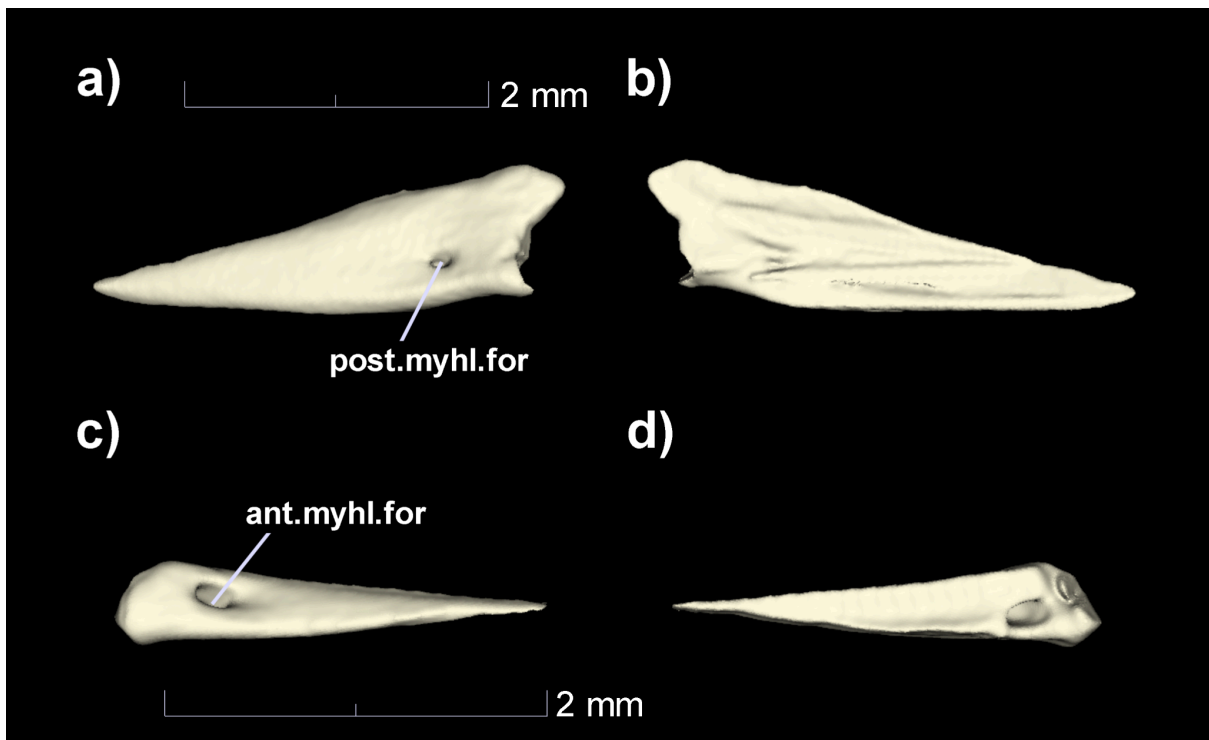


Figura 56: Reconstrução tridimensional do angular esquerdo em vista medial (a) e lateral (b), e esplenial esquerdo em vista medial (c) e lateral (d) de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). ant.myhl.for, forame milo-hióideo anterior; post.myhl.for, forame milo-hióideo posterior.

4.2.5 *Collumela auris*

Collumela auris (Figura 57): A *Collumela auris* está localizada dentro da crista *circumfenestralis dorsalis*, possui uma haste estapedial direcionada para o quadrado e sua faceta articular é pronunciada medioposteriormente.

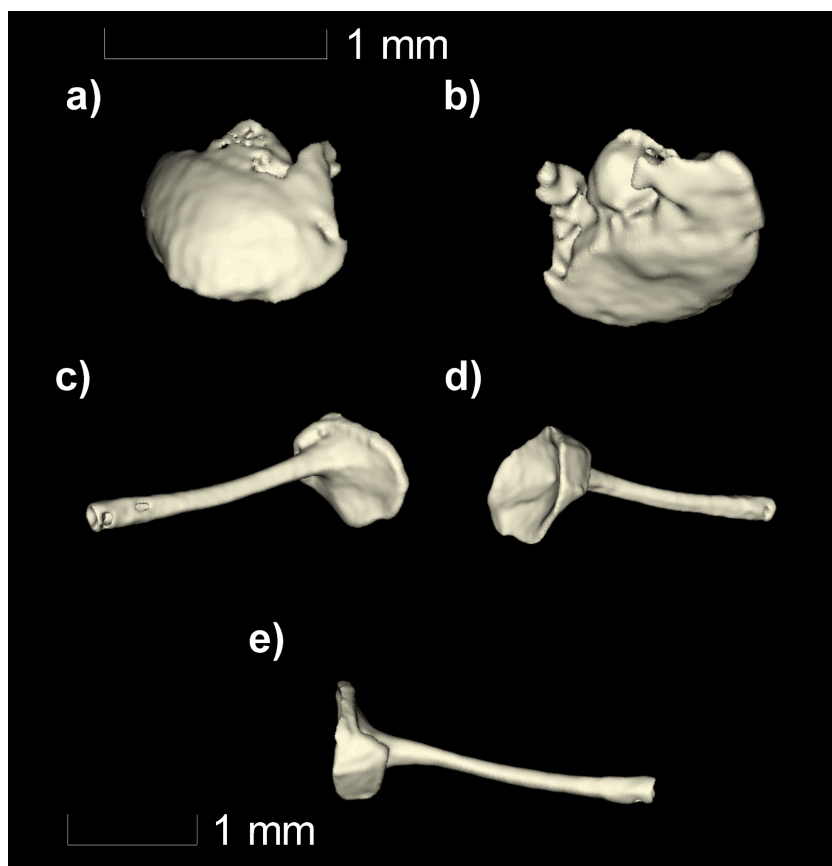


Figura 57: Reconstrução tridimensional da massa estatolítica em vista lateral (a) e medial (b), e columela direita em vista lateral (c), medial (d) e dorsal (e) de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335).

4.2.6 Vértex cervicais

Atlas (Figura 58a-e): O atlas é um elemento único, composto pelos arcos neurais pareados e pelo *intercentrum* I, e articula-se anteriormente com o crânio, e posteriormente com o eixo. Os arcos neurais podem estar completamente (n=1) ou parcialmente (n=1) fusionados dorsalmente ou então não fusionados (n=14), e não se tocam ventralmente (Figura 58a,c,d). Possui facetas articulares localizadas médio-ventralmente, um processo lateroposterior e um processo ventrolateral (podendo ser bastante longo (n=7)) em cada um dos elementos, todos esses direcionados posteriormente.

Axis (Figura 58f-j): O axis é um elemento único e constitui a segunda vértebra do corpo, se articula anteriormente com o atlas, é achatado em sua superfície laterodorsal, possui um *centrum*, espinho dorsal, *intercentra* II e III, côndilo, odontóide e um processo odontóide. Seu processo espinhal pode ser dividido em dois em sua extremidade posterior (n=1), os quais possuem uma depressão em sua

face lateral, ou ser único e acuminado posteriormente com uma crista no meio (n=15) (Figura 58g,i). O processo espinhal único pode ter sua extremidade acuminada se dividindo em duas (n=3), ser levemente arredondada (n=5), e a porção anterodorsal do axis pode possuir uma abertura (n=1). Seu *centrum* é pouco pronunciado e possui também processos ventrolaterais, assim como processos lateroposteriores, que por sua vez podem ter duas extremidades (n=13). Seu *intercentrum* III é mais longo que o *intercentrum* II, que por sua vez está aparentemente fusionado (n=4) ou não ao *centrum*.

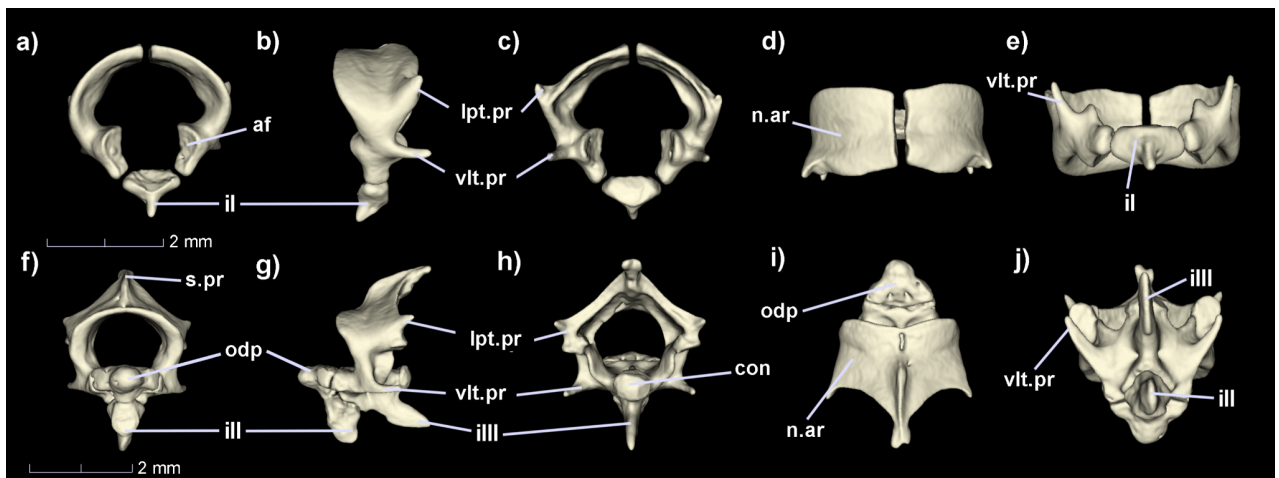


Figura 58: Reconstrução tridimensional das vértebras cervicais atlas (a-e) e axis (f-j) de um indivíduo de *Helicops polylepis* (Rabrandao05335). Vista anterior (a,f), lateral (b,g), dorsal (c,h), posterior (d, i) e ventral (e, j). af, facetas articulares; con, cõndilo; ii, *intercentrum* I; iii, *intercentrum* II; iiii, *intercentrum* III; lpt.pr, processo lateroposterior; n.ar, arcos neurais; odp, processo odontóide; s.pr, processo espinhal; vlt.pr, processo ventrolateral.

Tabela 3: Tabela com representação da variação quantitativa dos forames do crânio e vértebras cervicais em *Helicops polylepis* e *H. hagmanni*, respectivamente.

Nº de forames	<i>Helicops polylepis</i>	<i>Helicops hagmanni</i>
Premaxilar	3-11	3-13
Nasais	0-2	0-2
Septomaxilar	0-2	0
Vômer	0	0
Pré-frontais	2-12	0-7
Frontais	0-10	3-7
Parietal	4-19	1-12
Pós-orbital	0-1	0
Parabasisfenóide	2-16	3-17
Proótico	5-42	17-32
Supraoccipital	5-22	2-16
Exoccipital	5-35	4-15
Basioccipital	1-25	2-18
Maxilar	0-12	2-10
Palatino	0-9	1-5
Pterigóide	0-4	0-1
Ectopterigóide	0	0-2
Supratemporal	0-1	0
Quadrado	2-8	3-17
Osso composto	0-5	0-4
Dentário	1-5	1
Esplénial	1	1
Angular	1-2	0
Atlas	2-12	3-10
Axis	2-13	5-14

5. DISCUSSÃO

5.1 Padrão geral do crânio e comparação com demais espécies de *Helicops*

Neste estudo fornecemos pela primeira vez a descrição detalhada e com base em um moderado número de espécimes da morfologia craniana e das vértebras cervicais de *Helicops polylepis* e *H. hagmanni*, ampliando assim o conhecimento acerca da anatomia craniana e pós craniana para o gênero. Ainda que estudos anteriores tenham fornecido dados osteológicos sobretudo do crânio de representantes deste gênero - i.e *Helicops infrataeniatus*, *H. carinicaudus*, *H. hagmanni*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. acangussu* (Yuki & Lema, 2005; Nunes, 2006; Di Pietro et al., 2014; Citeli, 2022; Citeli et al., 2025), grande parte destes estudos - com exceção de Citeli et al. 2025 - fornece descrições pouco detalhadas e/ou pouco ilustradas, ou utilizam dados osteológicos num contexto filogenético amplo. Com base na amostra relativamente alta deste presente estudo, também fornecemos dados relevantes acerca da variação intraespecífica para ambas espécies.

Estudos prévios de descrição osteológica do gênero possuem, no geral, um número amostral variando entre dois e oito espécimes (Yuki & Lema, 2005; Yuki & Lema, 2005 Di Pietro et al., 2014; Citeli et al., 2025), e menos comumente, com uma amostra ampla de 24 espécimes (Nunes, 2006). Neste sentido, este estudo se destaca por contribuir e permitir o acesso a dados de variação intraespecífica de forma mais robusta para representantes do gênero *Helicops*.

De modo geral, o crânio de *H. hagmanni* e *H. polylepis* apresentam os caracteres considerados como sinapomorfias previamente propostas para o gênero (Di Pietro et al. 2014), a saber: uma margem lateral acuminada na lâmina dorsal horizontal do nasal; ausência de projeção anterior no pré-frontal; processos vomerianos curtos no premaxilar; o supratemporal com largura constante de uma extremidade a outra. Tais caracteres se mantiveram uniformes em todos os exemplares analisados, e não apresentaram variação de cunho intraespecífico. Adicionalmente, a morfologia craniana geral entre as espécies de *Helicops*, incluindo *H. hagmanni* e *H. polylepis* possuem um formato mais longo em comprimento do que em altura, ainda que em *H. polylepis* o mesmo apresentou-se

ligeiramente mais dorsoventralmente achatado (como previamente reportado para *H. infrataeniatus* e *H. leopardinus*), quando comparado aos de *H. hagmanni*, *H. acangussu* e *H. carinicaudus* (Yuki & Lema, 2005; Di Pietro et al., 2014; Citeli et al., 2025). Adicionalmente, e, assim como previamente reportado para outras espécies, diversos forames foram registrados em ambas espécies na lâmina dorsal do parietal (veja Tabela 3). Apesar de apresentarem variação intraespecífica (presente estudo) em relação à quantidade de forames nesta região, bem como de sua função ainda não ser bem estabelecida (Di Pietro et al., 2014), sua presença de forma variável já foi registrada previamente em *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. carinicaudus* e *H. acangussu* (Yuki & Lema, 2005; Di Pietro et al., 2014; Citeli et al., 2025).

De acordo com os trabalhos disponíveis para o gênero, apesar de apresentarem morfologia similar, diversas espécies de *Helicops* parecem apresentar características cranianas exclusivas para as espécies (=potenciais sinapomorfias), conforme descritas a seguir. Em todas as espécies de *Helicops* para as quais há dados disponíveis, o premaxilar não está em contato com o nasal - exceto em *H. carinicaudus*; os processos vomerianos são curtos e de extremidades arredondadas, exceto em *H. infrataeniatus* (Albuquerque, 2002; Yuki & Lema, 2005; Di Pietro et al., 2014; Citeli, 2022; Citeli et al., 2025); cinco indivíduos de *H. polylepis* apresentaram um total de dois forames na região do vômer, com padrão semelhante ao previamente encontrado em *H. leopardinus* (Di Pietro et al., 2014). Tal característica foi anteriormente encontrada apenas em *H. leopardinus*, em oposição às demais espécies que só apresentam um forame. Ainda que tais características cranianas indiquem a necessidade de avaliação futura, o presente estudo demonstra que tal característica, antes exclusiva, aparece como variação intraespecífica dentro de *H. polylepis*, reforçando a assim a relevância de estudos com uma ampla amostragem de espécimes.

Um processo nasal desenvolvido no premaxilar está presente em diversos representantes das famílias Anomochilidae (reduzido), Uropeltidae, Cyliophiidae, Aniliidae, Xenopeltidae, Loxocemidae, Pythonidae, Boidae (reduzido), Bolyeriidae, e em poucas exceções de colubrídeos (Cundall & Irish, 2008). Este processo está ausente em todas as espécies em Hydropsini, exceto por *H. polylepis* (presente estudo), *H. carinicaudus* e *H. acangussu* (Albuquerque, 2002; Yuki & Lema, 2005; Di Pietro et al., 2014; Citeli, 2022; Citeli et al., 2025). No entanto, reportamos aqui pela primeira vez este processo não fusionado ao premaxilar em *H. polylepis*. A função

desse processo é servir como articulação primária do premaxilar ao focinho, entretanto, a tendência dos colubróideos é a redução desse contato nasal-premaxilar, e uma redução ou perda do processo nasal (Cundall & Irish, 2008). Por isso, pode-se considerar que a presença do processo nasal não fusionado ao premaxilar constitui um caráter único de *Helicops polylepis*. Em *H. hagmanni*, dois indivíduos oriundos do Pará apresentaram um reduzido processo nasal no seu premaxilar (Figura 6).

O formato do parabasisfenóide também apresentou variação em relação à sua extremidade anterior para ambas espécies aqui examinadas. Em *Helicops leopardinus*, o parabasisfenóide apresenta a extremidade anterior tridentada, condição também observada em *H. hagmanni* e em três indivíduos de *H. polylepis*, enquanto que em *H. infrataeniatus* a extremidade anterior do parabasisfenóide é afilada e única, assim como os demais indivíduos de *H. polylepis* (Albuquerque, 2002; Yuki & Lema, 2005; Di Pietro et al., 2014; Citeli, 2022; Citeli et al., 2025). Esse padrão reforça que o tamanho amostral pode influenciar a interpretação de caracteres morfológicos, levando à identificação de condições que anteriormente poderiam ser tratadas como diagnósticas. Além disso, ambas as espécies apresentam projeções laterais na região pós-orbital, caráter previamente registrado para o gênero *Helicops* e também para *Hydrops triangularis*, outra espécie da tribo Hydropsini (Di Pietro et al., 2014).

Segundo Nunes (2006), o supraoccipital de *H. hagmanni* não possui crista médio-dorsal no supraoccipital, e *H. polylepis* possui uma crista que está presente apenas na porção posterior do osso. No presente estudo, *H. hagmanni* foi observada podendo possuir essa crista na porção posterior do osso, e *H. polylepis* com essa crista podendo tocar no parietal, condição discordante ao que foi proposta no trabalho anterior (Nunes, 2006). Isso pode ser devido ao número amostral das duas espécies do presente estudo ser maior, com uma maior amostragem geográfica, evidenciando assim diferenças intraespecíficas que antes não foram observadas.

O basioccipital do crânio descrito de todas as espécies de *Helicops* até então foi caracterizado por possuir uma crista ventral projetada bastante proeminente, (Albuquerque, 2002; Yuki & Lema, 2005; Di Pietro et al., 2014; Citeli, 2022; Citeli et al., 2025). No entanto, em seis indivíduos de *H. polylepis* - quatro dos quais provenientes de Monte Alegre - PA - essa crista está ausente, e tais padrões

necessitam estudos futuros com uma amostra mais ampla de modo a fornecer dados mais conclusivos a respeito de uma possível estruturação e variação geográfica. Tal condição não parece estar relacionada à ontogenia, uma vez que todos os indivíduos de Monte Alegre - PA (cinco indivíduos) aparentam não ser maduros sexualmente (*sensu* Scartozzoni, 2009), e apenas em quatro deles a crista está ausente.

O angular de *H. hagmanni* parece não possuir um forame milo-hiódeo, diferenciando-se assim do mesmo elemento em *H. infrateniatus*, *H. leopardinus*, *H. polylepis* e *H. acangussu*, podendo representar uma autapomorfia da espécie (Yuki & Lema, 2005; Di Pietro et al., 2014; Citeli et al., 2025).

5.2 Variação intraespecífica do crânio em *H. polylepis* e *H. hagmanni*

Citeli (2022), reportou uma clina de variação de caracteres morfológicos externos na distribuição de *H. hagmanni*, de modo que rios podem servir como barreiras não só de espécies terrestres como também de espécies aquáticas (Hayes & Sewlal, 2004; Haffer, 2008; Farias et al., 2010; Hollatz et al., 2011), podendo agir em conjunto com essa variação populacional ao longo da distribuição da espécie. Diversas variações foram encontradas sobretudo no crânio de ambas espécies examinadas neste estudo. No entanto, devido ao quantitativo de indivíduos aqui analisados, bem como das localidades dos mesmos, não se faz possível afirmar se as variações intraespecíficas do crânio aqui descritas para *H. polylepis* e *H. hagmanni* aparentam estar estruturadas geograficamente. Porém, durante a descrição aqui conduzida, percebeu-se que os espécimes de *H. polylepis* coletados em Monte Alegre - PA apresentaram algumas variações que apresentaram algum nível de estruturação populacional (e.g. o formato dos processos no premaxilar, o comprimento do supratemporal, o formato dos tubérculos basioccipitais), ainda que tais variações também tivessem sido encontradas de forma aleatória em indivíduos de outras localidades. Faz-se então necessária uma investigação futura focada em uma possível variação geográfica.

Uma possível hipótese para a variação intraespecífica no crânio de Serpentes é a atribuição à ontogenia (Murta-Fonseca & Fernandes, 2016; Strong et al., 2019; Chuliver et al., 2023). Diferenças osteológicas entre juvenis e adultos de Serpentes tem historicamente se demonstrado com variações relacionadas a nível

de ossificação de elementos dorsais do crânio, cristas menos atenuadas nos elementos ósseos, aberturas não ossificadas bem como a relação do tamanho entre estruturas ósseas (Murta-Fonseca & Fernandes, 2016; Strong et al., 2019). No entanto, neste estudo foi utilizado como parâmetro de maturidade o estudo conduzido por Scartozzoni (2009), que ao analisar uma ampla amostra de indivíduos (76 indivíduos de *H. polylepis* e 130 de *H. hagmanni*) propôs limites de CRC para maturidade nestas espécies. O menor comprimento rostro-cloacal para a maturidade sexual de cada um dos sexos em *H. polylepis* foi de 502mm para fêmeas e 332mm para machos, enquanto que para *H. hagmanni* foi 403mm para fêmeas e 315mm para machos. No presente estudo, oito espécimes machos de *H. polylepis* possuíam comprimento rostro-cloacal menor que 332mm, e todas as três fêmeas possuíam tais medidas menores que 502mm (veja Tabela 1). Quanto a *H. hagmanni*, dois indivíduos machos analisados no presente estudo possuem o comprimento rostro-cloacal maior que 315mm, e a única fêmea de *H. hagmanni* possui o comprimento rostro-cloacal menor que 403mm (veja Tabela 2). Mesmo com oito indivíduos de *H. polylepis* possuindo comprimento rostro-cloacal mais aproximado de um indivíduo não-maduro sexualmente, as diferenças de tamanho dos elementos ósseos e cristas menos atenuadas são variáveis aleatoriamente dentre os 16 espécimes; quanto à aberturas não ossificadas, a abertura em formato de lua ao lado do forame lacrimal foi registrada em quatro indivíduos de tamanhos variáveis. No entanto, três deles eram provenientes de Monte Alegre - PA, e, conforme mencionado anteriormente, indivíduos desta localidade apresentaram uma maior estrutura nas variações encontradas.

Outra hipótese para a variação é considerar as diferenças sendo diretamente proporcionais ao tamanho dos indivíduos, ou seja, espécimes maiores possuem cristas mais atenuadas e processos mais desenvolvidos, por exemplo (Murta-Fonseca & Fernandes, 2016). Em *H. hagmanni*, os processos basioccipitais mediais menos desenvolvidos estão nos três indivíduos de menor tamanho (veja Tabela 2), mostrando uma relação diretamente proporcional. Entretanto, *H. polylepis* apresenta relações tanto diretamente quanto inversamente proporcionais. Nessa espécie, as três cristas do supraoccipital podem se tocar no meio do osso e formar um cume. Tal característica se faz presente em oito indivíduos, e todos eles possuem o CRC maior que 210mm (veja Tabela 1). Porém, a crista adutora do

parietal se mostra mais pronunciada em seis indivíduos, e todos eles possuem o CRC igual ou menor que 210mm (veja Tabela 1).

Finalmente, a variação intraespecífica no crânio de Serpentes pode representar um resultado direto de dimorfismo sexual. Diferenças no crânio de serpentes relacionadas a dimorfismo sexual já foram descritas anteriormente para diversas espécies em Dipsadidae, como o tamanho geral do crânio, do focinho e de elementos ósseos variando entre machos e fêmeas (e.g. Murta-Fonseca et al., 2019; dos Santos et al., 2022). No entanto, não há estudos previamente disponíveis para *Helicops* relativos à variação craniana das espécies, ainda que já tenha sido amplamente reportada a presença de dimorfismo sexual em medidas lineares do corpo e da cabeça de *H. danieli*, *H. angulatus*, *H. scalaris*, *H. trivittatus*, *H. polylepis*, *H. leopardinus*, *H. pastaze* e *H. infrataeniatus* (Rossman, 2002a,b, 2010; de Aguiar & Di-Bernardo, 2005; Ávila et al., 2006; Scartozzoni, 2009; García-Cobos et al., 2020; Camargo et al., 2021; Citeli et al., 2022; dos Santos-Costa et al., 2022). Com base na amostra analisada neste estudo, bem como dos resultados não foi observada nenhuma característica que indique um possível dimorfismo sexual tanto em *H. polylepis* ou *H. hagmanni*. Entretanto, estudos adicionais que incluam variações quantitativas dos elementos cranianos poderiam complementar os dados acerca do dimorfismo sexual no crânio destas espécies.

5.3 Morfologia das vértebras cervicais em *Helicops*

A descrição das vértebras cervicais ainda é relativamente escassa em serpentes, com o número de trabalhos tendo sofrido um aumento relativo pelo uso de microtomografia e modelagem 3D nas últimas duas décadas (Head, 2021; Martins, 2021, 2023; Syndlár & Georgalis, 2023). No entanto, até o presente estudo apenas *H. acangussu* (Citeli et al., 2025) possui dados de anatomia descritiva detalhada das vértebras cervicais em todos os representantes de Hydropsini.

As vértebras cervicais de *Helicops polylepis* e *H. hagmanni* se assemelham com o padrão conhecido para *H. acangussu*, com o atlas sendo uma vértebra simplificada, não fusionada dorsalmente e sem costelas associadas, e o axis possui um processo espinhal desenvolvido, um processo odontóide orientado anteriormente e ausência de costelas também (Figura 60) (Citeli et al., 2025). Intraespecificamente, a única diferença mais notável foi o fato dos arcos neurais do

atlas de dois espécimes de *H. polylepis* estarem ao menos parcialmente fusionados (Figura 60). Apesar deste caráter ter sido encontrado em indivíduos da mesma localidade (Viseu, Rio Gurupi, Colônia Nova, BR-316), esta variação demanda investigações futuras quanto à representar uma variação comum à espécie, ou se pode estar associada a outros fatores não explorados neste estudo individual.

6. CONCLUSÃO

De modo geral, a morfologia craniana de *H. hagmanni* e *H. polylepis* mostrou-se semelhante entre as espécies, bem como das demais do gênero, acompanhada por um elevado grau de variação intraespecífica. Essa variação se apresenta também em caracteres de osteologia craniana que já foram usados filogeneticamente e taxonomicamente. Estudos futuros se fazem necessários para afirmar se tais diferenças apresentam relação consistente com fatores geográficos, sexuais, ontogenéticos ou de tamanho individual. O reconhecimento desse padrão é essencial para a correta interpretação de caracteres osteológicos em estudos taxonômicos e sistemáticos, evitando, por exemplo, a supervalorização de variações individuais ou populacionais.

Ainda que muitos caracteres tenham variado aleatoriamente em ambas espécies estudadas, algumas características exclusivas identificadas em determinadas espécies ou populações indicam que caracteres cranianos específicos - como o processo nasal não fusionado em *H. polylepis* - ou das variações apresentadas na população de Monte Alegre - PA podem ter relevância diagnóstica, desde que avaliados à luz de uma amostragem futura mais ampla. Dessa forma, os resultados aqui apresentados contribuem para uma melhor compreensão do grau de variabilidade morfológica no gênero e estabelecem uma base para estudos futuros não somente no âmbito da anatomia descritiva, bem como na sistemática e evolução morfológica de *Helicops*.

Referências:

ALBUQUERQUE, N. R. Osteologia craniana, morfologia do hemipênis e o posicionamento sistemático do gênero *Hydrops* Wagler, 1830 (Serpentes: Colubridae). **Comunicações. Museu de Ciências e Tecnologia Pontifícia Universidade Católica Rio Grande do Sul, Série Zoologia Porto Alegre**, v. 15, p. 41-54, 2002.

ÁVILA, R. W.; FERREIRA, V. L.; ARRUDA, J. AO. Natural history of the South American water snake *Helicops leopardinus* (Colubridae: Hydropsini) in the Pantanal, central Brazil. **Journal of herpetology**, v. 40, n. 2, p. 274-279, 2006.

BRAZ, H. B. P. Evolução da viviparidade nas serpentes da tribo Hydropsini. 2013. **Tese de Doutorado**. Universidade de São Paulo.

BRAZ, H. B.; SCARTOZZONI, R. R.; ALMEIDA-SANTOS, S. M. Reproductive modes of the South American water snakes: A study system for the evolution of viviparity in squamate reptiles. **Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology**, v. 263, p. 33-44, 2016.

BROWN, T. W. et al. Arboreality and diet in Pacific Long-tailed snakes, *Enallius flavitorques* (Squamata: Dipsadidae), and a potential adaptive hypothesis for egg attendance in Honduran Leaf-toed Geckos, *Phyllodactylus palmeus* (Squamata: Phyllodactylidae). **Reptiles & Amphibians**, v. 25, n. 1, p. 31-34, 2018.

CADLE, J. E.; GREENE, H. W. Phylogenetic Patterns, Biogeography, and the Ecological Structure of Neotropical. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**, p. 281, 1993.

CAMARGO, I. C. M. et al. Sexual dimorphism in the South American water snake *Helicops polylepis* (Serpentes: Dipsadidae). **Phyllomedusa: Journal of Herpetology**, v. 20, n. 1, p. 15-25, 2021.

CARVALHO, P. S. Systematics and biogeography of the Hydropsini tribe (Serpentes: Xenodontinae). 2022.

CHULIVER, M.; SCANFERLA, A.; KOCH, C. Ontogeny of the skull of the blind snake *Amerotyphlops brongersmianus* (Serpentes: Typhlopidae) brings new insights on snake cranial evolution. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 197, n. 3, p. 698-718, 2023.

CITELI, N. Q. K. C. **Taxonomia e morfologia de três espécies de serpentes do gênero *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes: Dipsadidae)**. 2022. 109 p. Tese (Doutorado em Zoologia) - Universidade de Brasília, Brasília, 2022.

CITELI, N. et al. Taxonomy, allometry, sexual dimorphism, and conservation of the trans-Andean watersnake *Helicops danieli* Amaral, 1937 (Serpentes: Dipsadidae: Hydropsini). **Canadian Journal of Zoology**, v. 100, n. 3, p. 184-196, 2022.

CITELI, N. et al. Scale by scale, river by river: On the taxonomy, osteology and distribution of the Amazonian snake *Helicops acangussu*. **Acta Amazonica**, v. 55, p. e55bc24064, 2025.

CUNDALL, D.; IRISH, F. The snake skull. **Biology of the Reptilia**, v. 20, p. 349-692, 2008.

CUNDALL, D.; ROSSMAN, D. A. Quantitative comparisons of skull form in the colubrid snake genera *Farancia* and *Pseudoeryx*. **Herpetologica**, p. 388-405, 1984.

DAS, S. et al. Cranial osteology of *Hypoptophis* (Aparallactinae: Atractaspididae: Caenophidia), with a discussion on the evolution of its fossorial adaptations. **Journal of Morphology**, v. 283, n. 4, p. 510-538, 2022.

DE AGUIAR, L. F. S.; DI-BERNARDO, M. Reproduction of the water snake *Helicops infrataeniatus* (Colubridae) in southern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 26, n. 4, p. 527-533, 2005.

DE CARVALHO TEIXEIRA, C.; DE ASSIS MONTAG, L.; DOS SANTOS-COSTA, M. C. Diet composition and foraging habitat use by three species of water snakes, *Helicops* Wagler, 1830, (Serpentes: Dipsadidae) in eastern Brazilian Amazonia. **Journal of Herpetology**, v. 51, n. 2, p. 215-222, 2017.

DE PAULA OROFINO, R.; PIZZATTO, L.; MARQUES, O. A. V. Reproductive biology and food habits of *Pseudoboa nigra* (Serpentes: Dipsadidae) from the Brazilian cerrado. **Phyllomedusa: Journal of Herpetology**, v. 9, n. 1, p. 53-61, 2010.

DI PIETRO, D. O.; ALCALDE, L.; WILLIAMS, J. D. New cranial characters in the tribe Hydropsini (Serpentes: Dipsadidae: Xenodontinae). **Acta Herpetologica**; v. 9, 1, p. 1-14, 2014.

DOS SANTOS, M. M.; KLACZKO, J.; DA COSTA PRUDENTE, A. L. Sexual dimorphism and allometry in malacophagus snakes (Dipsadidae: Dipsadinae). **Zoology**, v. 153, p. 126026, 2022.

DOS SANTOS-COSTA, M. C. et al. Sexual dimorphism, reproduction and feeding biology of *Helicops angulatus* (Linnaeus, 1758)(Colubridae: Hydropsini) in eastern Amazon, Brazil. **Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay**, v. 31, n. 1, p. e31. 1.1-e31. 1.1, 2022.

DOWLING, H. G.; DUELLMAN, W. E. **Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories**. New York: HISS Publications, 1978.

FARIAS, I. P. et al. Are rapids a barrier for floodplain fishes of the Amazon basin? A demographic study of the keystone floodplain species *Colossoma macropomum* (Teleostei: Characiformes). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 56, n. 3, p. 1129-1135, 2010.

GARCÍA-COBOS, D.; CRAWFORD, A. J.; RAMÍREZ-PINILLA, M. P. Reproductive phenology in a Neotropical aquatic snake shows marked seasonality influenced by rainfall patterns. **Journal of Natural History**, v. 54, n. 29-30, p. 1845-1862, 2020.

GAUTHIER, J. A. et al. Assembling the squamate tree of life: perspectives from the phenotype and the fossil record. **Bulletin of the Peabody Museum of Natural History**, v. 53, n. 1, p. 3-308, 2012.

GRABOSKI, R. et al. Revealing the cryptic diversity of the widespread and poorly known South American blind snake genus *Amerotyphlops* (Typhlopidae: Scolecophidia) through integrative taxonomy. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 197, n. 3, p. 719-751, 2023.

GRAZZIOTIN, F. G. et al. Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. **Cladistics**, v. 28, n. 5, p. 437-459, 2012.

GÜNTHER, A. C. L. G. On the ophidian genus *Helicops*. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 3, p. 425-428, 1861.

HAFFER, J. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, p. 917-947, 2008.

HAYES, F. E.; SEWLAL, J. N. The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. **Journal of Biogeography**, v. 31, n. 11, p. 1809-1818, 2004.

HEAD, J. J. A South American snake lineage from the Eocene Greenhouse of North America and a reappraisal of the fossil record of “aniroid” snakes. **Geobios**, v. 66, p. 55-65, 2021.

HOLLATZ, C. et al. The Amazon River system as an ecological barrier driving genetic differentiation of the pink dolphin (*Inia geoffrensis*). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 102, n. 4, p. 812-827, 2011.

HOLMAN, J. A. Fossil snakes of North America: origin, evolution, distribution, paleoecology. **Indiana University Press**, 2000.

HURTADO-GÓMEZ, J. P. et al. Phylogeography of the Colombian water snake *Helicops danieli* Amaral, 1938 (Reptilia, Squamata, Dipsadidae) with comments on the systematics and evolution of the genus *Helicops* Wagler, 1828. **ZooKeys**, v. 1215, p. 335, 2024.

KOK, P. JR; MEANS, D. B. Hiding in the mists: molecular phylogenetic position and description of a new genus and species of snake (Dipsadidae: Xenodontinae) from the remote cloud forest of the Lost World. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 200, n. 2, p. 505-531, 2024.

LEE, M. S. Y.; SCANLON, J. D. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. **Biological Reviews**, v. 77, n. 3, p. 333-401, 2002.

MARTINS, A. et al. From the inside out: Discovery of a new genus of threadsnakes based on anatomical and molecular data, with discussion of the leptotyphlopoid hemipenial morphology. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 57, n. 4, p. 840-863, 2019.

MARTINS, A. et al. Picking up the threads: Comparative osteology and associated cartilaginous elements for members of the genus *Trilepida* Hedges, 2011 (Serpentes, Leptotyphlopidae) with new insights on the Epictinae systematics. **The Anatomical Record**, v. 304, n. 10, p. 2149-2182, 2021.

MARTINS, A. et al. An evolutionary paradox on threadsnakes: phenotypic and molecular evidence reveal a new and remarkably polymorphic species of *Siagonodon* (Serpentes: Leptotyphlopidae: Epictinae) from Amazonia. **Vertebrate Zoology**, v. 73, p. 345-366, 2023.

MORAES-DA-SILVA, A. et al. Chance, luck and a fortunate finding: a new species of watersnake of the genus *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes: Xenodontinae), from the Brazilian Pantanal wetlands. **Zootaxa**, v. 4651, n. 3, p. 445-470, 2019.

MORAES-DA-SILVA, A. et al. Long known, brand new, and possibly threatened: a new species of watersnake of the genus *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes; Xenodontinae) from the Tocantins-Araguaia River Basin, Brazil. **Zootaxa**, v. 4903, n. 2, p. zootaxa. 4903.2. 3-zootaxa. 4903.2. 3, 2021.

MORAES-DA-SILVA, A. et al. A new oviparous species of *Helicops* Wagler, 1828 (Serpentes, Xenodontinae) from Brazilian Amazonia with reflections on the evolution of viviparity among hydropsine watersnakes. **Zoologischer Anzeiger**, v. 296, p. 91-109, 2022.

MURTA-FONSECA, R. A.; FERNANDES, D. S. The skull of *Hydrodynastes gigas* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854)(Serpentes: Dipsadidae) as a model of snake ontogenetic allometry inferred by geometric morphometrics. **Zoomorphology**, v. 135, n. 2, p. 233-241, 2016.

MURTA-FONSECA, R. et al. Sexual dimorphism in *Xenodon neuwiedii* skull revealed by geometric morphometrics (Serpentes; Dipsadidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 40, n. 4, p. 461-474, 2019.

NOGUEIRA, C. C. et al. Atlas of Brazilian snakes: verified point-locality maps to mitigate the Wallacean shortfall in a megadiverse snake fauna. **South American Journal of Herpetology**, v. 14, n. sp1, p. 1-274, 2019.

NUNES, P. M. S. Filogenia da tribo Hydropsini baseada em caracteres morfológicos (Serpentes: Xenodontinae). 2006. **Tese de Doutorado**. Universidade de São Paulo.

ORLOV, N. L. et al. Integrative taxonomy reveals a new cryptic species of *Xenopeltis* Gray, 1831 (Ophidia: Macrostromata: Pythonoidea: Xenopeltidae) from Central Highlands, Vietnam. **Russian Journal of Herpetology**, v. 29, n. 4, 2022.

PASSOS, P. et al. Taxonomy without borders: Revision of the genus *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae) from the Andes between Colombia and Venezuela. **South American Journal of Herpetology**, v. 32, n. sp1, p. 1-123, 2024.

PETERS, J. A.; OREJAS-MIRANDA, B. **Catalogue of the Neotropical Squamata. Part I. Snakes, Revised Edition**. 1986.

RAMÍREZ, J. P.; VELASCO, J. A.; REEDER, T. W. Regional Climate Drives Spatial Variation in Species Richness in the Most Diverse Family of Neotropical Snakes (Colubroidea: Dipsadidae). **Ecology and Evolution**, v. 15, n. 7, p. e71716, 2025.

ROSSMAN, D. A. Redescription of the South American colubrid snake *Helicops hagmanni* Roux. **Herpetologica**, p. 414-418, 1975.

ROSSMAN, D. A. Revision of the South American colubrid snakes of the *Helicops pastazae* complex. **Occasional Papers of the Museum of Natural Science, Louisiana State University**, v. 1, n. 50, p. 1, 1976.

ROSSMAN, D. A. Morphological variation in the endemic Colombian water snake, *Helicops danieli* Amaral, 1937 (Serpentes: Xenodontidae). **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, v. 26, n. 101, p. 589-594, 2002a.

ROSSMAN, D. A. Variations in the xenodontid water snake *Helicops scalaris* Jan, and the status of *H. hoguei* Lancini. **Occasional Papers of the Museum of Natural Science, Louisiana State University**, v. 1, n. 78, p. 1, 2002b.

ROSSMAN, D. A. Morphological variation in the striped water snake *Helicops trivittatus* (Gray, 1849)(Reptilia: Serpentes: Xenodontidae) of eastern Amazonia. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais**, v. 5, n. 3, p. 271-278, 2010.

ROUX, J. Eine neue *Helicops*-Art aus Brasilien. **Zoologischer Anzeiger**, v. 36, p. 439-440, 1910.

SCARTOZZONI, R. R. **Estratégias reprodutivas e ecologia alimentar de serpentes aquáticas da tribo Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae)**. 2009. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.

SCHÖNEBERG, Y.; KÖHLER,. Distribution and identification of the species in the genus *Helicops* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). **Biodiversity Data Journal**, v. 10, p. e69234, 2022.

SERRANO, F. C. et al. There and back again: when and how the world's richest snake family (Dipsadidae) dispersed and speciated across the Neotropical region. **Journal of Biogeography**, v. 51, n. 5, p. 878-893, 2024.

STENDER-OLIVEIRA, F.; MARTINS, M.; MARQUES, O. A. V. Food habits and reproductive biology of tail-luring snakes of the genus *Tropidodryas* (Dipsadidae, Xenodontinae) from Brazil. **Herpetologica**, v. 72, n. 1, p. 73-79, 2016.

STRONG, C. RC et al. Cranial ontogeny of *Thamnophis radix* (Serpentes: Colubroidea) with a re-evaluation of current paradigms of snake skull evolution. **Royal Society Open Science**, v. 6, n. 8, p. 182228, 2019.

STRONG, C. RC; P., A.; CALDWELL, M. W. Insights into skull evolution in fossorial snakes, as revealed by the cranial morphology of *Atractaspis irregularis* (Serpentes: Colubroidea). **Journal of Anatomy**, v. 238, n. 1, p. 146-172, 2021.

UETZ, P. et al. The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, acessado em 19 de maio de 2024.

VIDAL, N. et al. Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 14, n. 3, p. 389-402, 2000.

VIDAL, N.; DEWYNTER, M.; GOWER, . J. Dissecting the major American snake radiation: a molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). **Comptes rendus biologies**, v. 333, n. 1, p. 48-55, 2010.

WAGLER, J. G. **Natürliches System der Amphibien: mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vögel: ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie**. JG cotta, 1830.

YUKI, R. N.; LEMA, T. Análise comparativa entre as cobras d'água meridionais (*Helicops carinicaudus* (Wied, 1825) e *Helicops infrataeniatus* Jan, 1865), com a descrição do crânio e hemipênis (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). **Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS. Série Zoologia**, v. 18, p. 85-128, 2005.

ZAHER, H. et al. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 49, p. 115-153, 2009.

ZAHER, H. et al. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). **PloS one**, v. 14, n. 5, p. e0216148, 2019.

Material examinado

Helicops hagmanni (n = 8). **BRASIL: Amazonas:** Manaus, Reserva do 41, BR-174, KM 41: INPA 2174; Manaus, Florestal II, Cidade Nova: FMT 2314; Manaus, 010, Ramal de Areia: FMT 2791; Manaus, INPA, caminho do Departamento de Biologia Aquática: FMT 1225; Caraipé, Estação 03, Ponto C: IMTM 538; **Pará:** Santarém: NMBA 6821; Santa Rosa, Estrada da Vigia: MPEG 4662, 6891; Tomé-Açu, Ibitinga, Estrada Mojú-Acará: MPEG 13351.

Helicops polylepis (n = 16). **BRASIL: Amazonas:** Rio Purus: FMT 2947; Apuí: CHUNB 45396; Resex Baixo Juruá, Capim flutuante, Juruá: INPA 39992; Interflúvio dos rios Madeira-Purus, BR-319, Manicoré: Rebrandao 05335; **Pará:** Faro: MPEG 18523; Juruti, Capiranga base: MPEG 23250; Melgaço: MPEG 21855; Monte Alegre: CHUNB 25951, 31180, 31182, 31184, 33911; Viseu, Rio Gurupi, Colônia Nova, BR-316: MPEG 15086, 15116; **Tocantins:** Caseara: CHUNB 311183; **Mato Grosso do Sul:** Alcinópolis: CHUNB 31181;