



MARÍA ADELAIDA HOYOS ARGÁEZ

**A cascavel neotropical *Crotalus durissus*:
uma abordagem morfológica e da historia natural
em populações do Brasil**

São Paulo

2012

MARÍA ADELAIDA HOYOS ARGÁEZ

**A cascavel neotropical *Crotalus durissus*: uma abordagem morfológica e da
historia natural em populações do Brasil**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres
da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia
da Universidade de São Paulo para obtenção do
título de Doutor em Ciências

Departamento:

Cirurgia

Área de concentração:

Anatomia dos Animais Domésticos e
Silvestres

Orientadora:

Profa. Dra. Selma Maria Almeida-Santos

São Paulo

2012

Autorizo a reprodução parcial ou total desta obra, para fins acadêmicos, desde que citada a fonte.

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO-NA-PUBLICAÇÃO

(Biblioteca Virgínie Buff D'Ápice da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da
Universidade de São Paulo)

T.2567
FMVZ

Hoyos Argáez, María Adelaida

A cascavel neotropical *Crotalus durissus*: uma abordagem morfológica e da história natural em populações do Brasil / María Adelaida Hoyos Argáez. -- 2012. 130 f.

Tese (Doutorado) - Universidade de São Paulo. Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia. Departamento de Cirurgia, São Paulo, 2012.

Programa de Pós-Graduação: Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres.
Área de concentração: Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres.

Orientador: Profa. Dra. Selma Maria Almeida-Santos.

1. Variação geográfica. 2. Caracteres morfológicos. 3. Reprodução. 4. Dieta.
5. *Crotalus durissus*. I. Título.



UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO



FACULDADE DE MEDICINA VETERINÁRIA E ZOOTECNIA

Comissão de Ética no uso de animais

CERTIFICADO

Certificamos que o Projeto intitulado "Morfologia e história natural das populações das cascavéis (Viperidae, *Crotalus durissus*) no Brasil", protocolado sob o nº 2507/2011, utilizando 870 (oitocentas e setenta) serpentes cascavéis, sob a responsabilidade do(a) Profa. Dra. Selma Maria Almeida Santos, está de acordo com os princípios éticos de experimentação animal da "Comissão de Ética no uso de animais" da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo e foi aprovado em reunião de 14/3/2012.

We certify that the Research "Morphology and natural history of the rattlesnake populations (Viperidae, *Crotalus durissus*) from Brazil", protocol number 2507/2011, utilizing 870 (eight hundred seventy) rattlesnakes, under the responsibility Profa. Dra. Selma Maria Almeida Santos, agree with Ethical Principles in Animal Research adopted by "Ethic Committee in the use of animals" of the School of Veterinary Medicine and Animal Science of University of São Paulo and was approved in the meeting of day 3/14/2012.

São Paulo, 15 de março de 2012.

Denise Tabacchi Fantoni
Presidente

FOLHA DE AVALIAÇÃO

Nome: HOYOS ARGÁEZ, María Adelaida

Título: **A cascavel neotropical *Crotalus durissus*: uma abordagem morfológica e da história natural em populações do Brasil**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Doutor em Ciências

Data: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Julgamento _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Julgamento _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Julgamento _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Julgamento _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Julgamento _____

A minha amada família, meu esposo Paul, companheiro incondicional e aos meus filhos Oliver e Maya por que são o maior tesouro da minha vida. Também dedico este trabalho em memória da minha linda mãe.

Agradeço especialmente à minha família, meu esposo Paul e meus filhos Oliver e Maya pela paciência e apoio incondicional. Agradeço sobre tudo a minha tia Ximena, por ter ficado sempre de nosso lado independente das condições, assim como a minha mãe teria feito.

À minha orientadora Selma Maria Almeida-Santos por ter acreditado em mim e no meu trabalho. Pelo apoio e disponibilidade de tempo através das conversas e pela contribuição com seu conhecimento amplo e trabalho qualificado para a realização deste estudo.

À coordenadora do Programa de Pós-graduação em Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres, Professora Maria Angelica Miglino, pela chance dada para a elaboração deste trabalho e pelos seus comentários ao longo do exame da qualificação.

Ao Paulo Passos pela Co-orientação, contribuindo ao trabalho através das conversas, artigos e revisões. Pelo exemplo como pessoa, amigo e pela sua competência como grande pesquisador.

Ao Otavio A. V. Marques, pela contribuição com as observações e sugestões no exame de qualificação e principalmente pelas conversas ao longo do curso de doutorado.

Ao curador da Coleção Herpetológica do Instituto Butantã (IBSP), Francisco Luis Franco. Estou especialmente grata pela nossa amizade e pela sua grande força e contribuição em todo momento no decorrer deste trabalho. Kiko admiro sua firmeza, otimismo e persistência. Agradeço de maneira especial também à Teca pela grande ajuda ao longo deste tempo.

Ao Guarino Rinaldi Colli, pela contribuição ao trabalho através de conversas e sugestões para o melhoramento do presente estudo.

Ao Professor Pedro Primo Bombonato pelo apoio incondicional ao longo deste trabalho.

Aos meus melhores amigos, Valdir Germano, Alexandre Missassi, Claudio Rojas, Gabriela Saporito e Jorge Vasquez, pelo apoio incondicional na realização deste trabalho e pela força imensa cuidando da minha família nos momentos da minha ausência. Fico especialmente grata com Marcelo Duarte pela atenção emprestada e sobre todo pela ajuda incondicional, todo isso independente das circunstâncias. Também agradeço da mesma forma, pelas fotos das cascavéis.

À Daura, pelo excelente cuidado com o Oli e especialmente com a Maya nos seus primeiros meses de vida durante as minhas viagens.

À todos os amigos, colegas e funcionários da Coleção Herpetológica assim como do Laboratório Especial de Ecologia e Evolução do Instituto Butantan. Agradeço de maneira especial ao Rodrigo R. Scartozzoni pela força com o empréstimo do paquímetro na coleta de dados. Similarmente agradeço ao Fausto Errito Barbo pela ajuda com os arquivos para a elaboração dos mapas.

Aos integrantes do Grupo de Reprodução de Squamata, especialmente ao Claudio Rojas, Diego Muniz, Letícia Sueiro, Livia dos Santos, Henrique Braz, Karina Kasperoviczus e Verônica Barros.

Às Coleções Herpetológicas do Instituto Butantan (IBSP), Universidade de Brasília (CHUNB), Universidade Pontifícia Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Museu Nacional de Rio de Janeiro (MNRJ), Museu Paraense Emilio Goeldi (MPEG), Museu de Zoologia da Universidade Federal de Viscoça (MZUFV), da Universidade de São Paulo (MZUSP) e das Faculdades Integradas do Tapajós em Herpetologia da Amazônia (LPHA) pela contribuição com o material de estudo examinado. Agradeço especialmente à Ana Prudente, Hipócrates Chalkidis, Renato Feio e Pâmella Oliveira pela atenção e pontualidade com relação ao empréstimo das cascavéis.

Ao Filipe e Pablo no Rio Grande do Sul, Daví em Brasília e ao Adriano no Rio de Janeiro pela companhia e grande ajuda com as fotos das cascavéis.

À Glaucia e Beto, Daniel Velho, Fernando, Fabrícia, Nina e Paula e à Roberta pela cordial acolhida no Rio Grande do Sul, Brasília e Rio de Janeiro durante a coleta de dados. Fico especialmente grata com a família do Daniel e da Roberta.

Ao Fabio Cid Pedroso e Marisa Tachinardi, meus grandes amigos da gráfica Tachinartes. Fico principalmente grata pela compreensão e força com as impressões dos exemplares deste trabalho.

Aos secretários do Programa de Pós-graduação em Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres, Maicon Barbosa da Silva e Jaqueline Martins pela atenção emprestada e esclarecimento de dúvidas. Estou especialmente grata com a secretária do Laboratório Especial de Ecologia e Evolução do Instituto Butantan, Darina Brumatti Favorito.

À bibliotecária da Faculdade de Medicina Veterinária, Elza Maria R. B. Faquim, pela sua grande colaboração, disponibilidade de tempo e sugestões no serviço da normalização da informação deste trabalho.

À CAPES pelo apoio financeiro.

Quero aproveitar este espaço para fazer uma homenagem especial e simples aos professores e pesquisadores do Instituto Butantan Selma Almeida-Santos e Otavio A. V. Marques.

“As idéias e rascunhos de trabalhos na cabeça, os inúmeros manuscritos para se corrigir, as críticas, as noites mal dormidas... tudo isso não foi o suficiente

para fazer vocês desistir do seu maior sonho:

tornar possíveis os sonhos do mundo, da ciência.

Que bom que esta é a vocação de vocês, despertando a vocação de muitos.

Tantas dificuldades acontecem. A rotina é dura, mas vocês ainda persistem.

O árduo trabalho lapida os seus corações a cada dia,

transmitindo prazer em ensinar.

Homenagens, certamente farão parte do dia a dia, e quero de forma especial,

relembrar as pessoas honestas e integras que vocês são, e a importância

daquilo na sua profissão. É por este e outros motivos

que vocês merecem respeito e admiração, hoje e sempre.

Por aquilo que vocês são e por aquilo que vocês fazem”

Momentos de vida, de amor, son los que tenemos que buscar en familia. Esta es una buena razón y buen motivo para ser Felices.

NAPSA

RESUMO

HOYOS, M. A. A. **A cascavel neotropical *Crotalus durissus*: uma abordagem morfológica e da historia natural em populações do Brasil.** [The neotropical rattlesnake *Crotalus durissus*: a morphological and natural history approach in populations from Brazil]. 2012. 130 f. Tese (Doutorado em Ciências) – Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2012.

A variação de cunho geográfico nas populações naturais está intimamente ligada às características ecológicas do ambiente como também aos processos históricos que resultaram no estabelecimento de linhagens distintas. Poucas espécies de serpentes têm sido estudadas adequadamente para determinar se existe variação geográfica na morfologia associada ao seu ciclo reprodutivo e dieta. As serpentes do gênero *Crotalus* são consideradas um bom modelo para estudos relacionados à variação geográfica devido à sua ampla distribuição, que abrange diversos tipos de habitats. A cascavel *C. durissus* está restrita a América do Sul. No Brasil ocorre em todos os estados, exceto no Acre e Espírito Santo. São reconhecidas algumas populações isoladas na Floresta Amazônica. Algumas das suas populações exibem um nível considerável de variação morfológica e ecológica, sendo que populações adjacentes podem diferir drasticamente. De um modo geral, são escassos os estudos com esta espécie no Brasil, requerendo urgentes investigações para estabelecer se a variabilidade observada está associada a algum fenômeno específico. Neste estudo, foi examinado um total de 870 exemplares de *C. durissus* no Brasil. Em termos gerais, de acordo com o dimorfismo sexual, os resultados indicaram que as fêmeas apresentaram um maior número de escamas no ventre, enquanto que os machos apresentaram um número maior de escamas associadas à cauda e de losângulos. Em poucos casos as fêmeas exibiram comprimentos rostro-cloacais maiores, no entanto os maiores tamanhos da cabeça foram evidenciados neste sexo. Por outro lado, na maioria dos casos, os machos foram mais compridos do que as fêmeas, apresentando caudas mais longas. Similarmente as listras paravertebrais foram significativamente maiores nos machos. As análises discriminantes indicaram que as populações apresentaram padrões de variabilidade morfológica altamente complexos, ainda que a segregação de algumas das populações possa refletir fortes tendências evolutivas próprias dentro de algumas linhagens. A análise de variação geográfica indicou que variáveis ambientais influenciaram parcialmente a variabilidade morfológica nas populações de acordo com a sua distribuição.

De acordo com os parâmetros relacionados a historia natural, o ciclo reprodutivo das fêmeas foi bem conservador, refletindo um padrão bienal e sazonal. Nos machos o ciclo espermatogênico mostra também um padrão sazonal exibindo variações anuais entre as populações. A associação entre os processos históricos, aspectos fisiológicos e condições climáticas são provavelmente os principais fatores que influenciaram as mudanças nestes padrões reprodutivos em fêmeas e machos. A dieta foi constituída principalmente por roedores, fato possivelmente associado à maior abundância e disponibilidade deste tipo de presa ao longo do ano nas áreas de ocorrência da espécie. No entanto, lagartos do grupo dos teídeos podem ser considerados como itens alimentares eventualmente importantes na dieta de *C. durissus* do Brasil.

Palavras-chave: Variação geográfica. Caracteres morfológicos. Reprodução. Dieta.
Crotalus durissus.

ABSTRACT

HOYOS, M. A. A. **The neotropical rattlesnake *Crotalus durissus***: a morphological and natural history approach in populations from Brazil. [A cascavel neotropical *Crotalus durissus*: uma abordagem morfológica e da historia natural em populações do Brasil]. 2012. 130 f. Tese (Doutorado em Ciências) – Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2012.

The geographical variation is intimately associated to the ecological characteristics such as the historical process of a species. A few species of snakes have been studied adequately to determine an existence of geographical variation in morphology, reproduction and diet. Rattlesnakes (*Crotalus*) are considered a good model for geographical variation studies, due to their wide distribution that include several habitat types. The rattlesnake, *Crotalus durissus* is restricted to South America. In Brazil, this group is present throughout the country, except in states of Acre and Espírito Santo. In addition, there are isolated populations in open areas in Amazonia, in the Amazonian savannas in the states of Amazonas, Roraima, Pará and Amapá. Some populations of *C. durissus* show considerable variation in the morphology, reproduction and diet composition even with neighboring populations differing drastically from each other. Generally, there has been little research conducted of *C. durissus* in Brazil needing urgent investigation to this respect. A total of 870 specimens of *C. durissus* were examined. In general, according to the sexual dimorphism, the results indicated that the females have a higher number of ventral scales, while the males showed a greater number of scales associated to the tail and the lozanges. In a few cases, the females exhibited larger snout-vent length but larger head sizes were shown in this sex. Overall, males were longer than females, exhibiting tails and paravertebral stripes which were relatively longer. The discriminant analysis showed in general populations with patterns of highly complex morphological variability, even though the segregation of some populations may reflect strong evolutionary tendencies of their own within some groups. The analysis of geographic variation indicated that environmental variables partially influenced the morphological variability in populations according to their distribution. In accordance with parameters related to natural history, the reproductive cycle of females, was extremely conservative, reflecting a biennial seasonal pattern. In males, the spermatogenic cycle also shows a seasonal pattern, which demonstrated annual variations between populations. The association between the historical processes, physiological aspects and climatic conditions is probably the main

factors that influenced these reproductive patterns in females and males. The diet was composed mainly of rodents, habit related to the abundance and availability of the prey, however teid lizards can also be considered as an important food item of the diet of *C. durissus* from Brazil.

Keywords: Geographical variation. Morphological characters. Reproduction. Diet.
Crotalus durissus.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	22
CAPÍTULO I - Variação geográfica na morfologia das cascavéis (Viperidae, <i>Crotalus durissus</i>) no Brasil		
	RESUMO	28
	ABSTRACT	30
2	INTRODUÇÃO	32
2.1	MATERIAIS E MÉTODOS	35
2.1.1	<i>Região de estudo (predominância de biomas)</i>	35
2.1.2	<i>Morfologia</i>	36
2.1.2.1	Dimorfismo Sexual	36
2.1.2.2	Caracterização das populações.....	37
2.1.3	<i>Variação Geográfica</i>	38
2.1.4	<i>Análises Estatísticas</i>	38
2.2	RESULTADOS	39
2.2.1	<i>Morfologia</i>	39
2.2.1.1	Dimorfismo Sexual	39
2.2.1.2	Discriminação das populações	42
2.2.2	<i>Variação Geográfica</i>	49
2.3	DISCUSSÃO	53
2.3.1	<i>Morfologia</i>	53
2.3.1.1	Dimorfismo sexual.....	53
2.3.1.2	Caracterização Morfológica e Variação Geográfica.....	53

CAPÍTULO II - Reprodução e dieta das populações das cascavéis (Viperidae,

Crotalus durissus) no Brasil

	RESUMO	61
	ABSTRACT	62
3	INTRODUÇÃO	63
3.1	MATERIAIS E MÉTODOS	66
3.1.1	<i>Região de estudo (predominância de biomas)</i>	67
3.1.2	<i>Dimorfismo Sexual</i>	68
3.1.3	<i>Reprodução</i>	69
3.1.3.1	Anatomia Macroscópica	69
3.1.3.2	Anatomia Microscópica	70
3.1.4	<i>Dieta</i>	71
3.1.5	<i>Variação Geográfica</i>	71
3.1.6	<i>Análises Estatísticas</i>	71
3.2	RESULTADOS	72
3.2.1	<i>Dimorfismo Sexual</i>	72
3.2.1.1	Caracteres Merísticos.....	72
3.2.1.2	Caracteres Morfométricos.....	73
3.2.2	<i>Reprodução</i>	74
3.2.2.1	Anatomia Macroscópica	74
3.2.2.1.1	Maturidade Sexual e Tamanho de Ninhada	74
3.2.2.1.2	Atividade de Machos, Fêmeas e Filhotes.....	79
3.2.2.1.3	Ciclo Reprodutivo e Estocagem de Esperma nas Fêmeas	82
3.2.2.1.4	Ciclo Reprodutivo e Estocagem de Esperma nos Machos.....	85

3.2.2.2	Anatomia Microscópica	87
3.2.3	<i>Dieta</i>	91
3.2.4	<i>Variação Geográfica</i>	91
3.3	DISCUSSÃO	94
3.3.1	<i>Dimorfismo Sexual</i>	94
3.3.2	<i>Reprodução</i>	97
3.3.2.1	Maturidade Sexual, Atividade e Tamanho de Ninhada	97
3.3.2.2	Eventos Reprodutivos nas Fêmeas.....	99
3.3.2.3	Eventos Reprodutivos nos Machos.....	101
3.3.3	<i>Dieta</i>	106
4	CONCLUSÕES	108
	REFERÊNCIAS	111
	APÊNDICE	127
	ANEXO	130



Crotalus durissus cascavella



Crotalus durissus collilineatus



Crotalus durissus ruruima



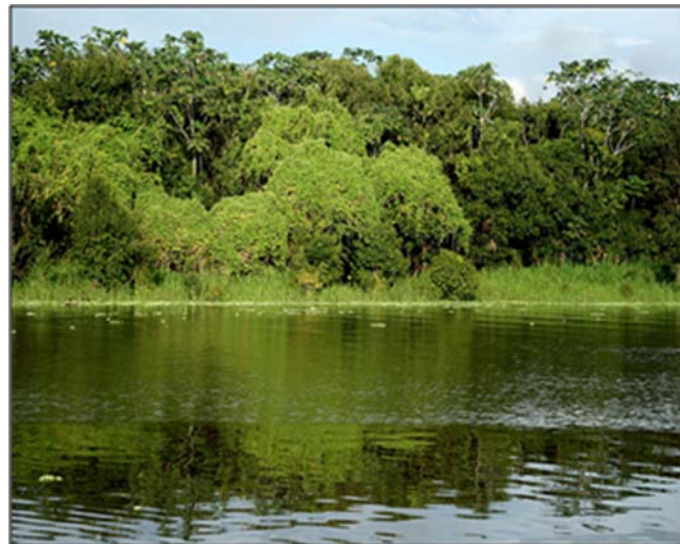
Crotalus durissus terrificus



Caatinga



Cerrado



Floresta Amazônica



Mata Atlântica



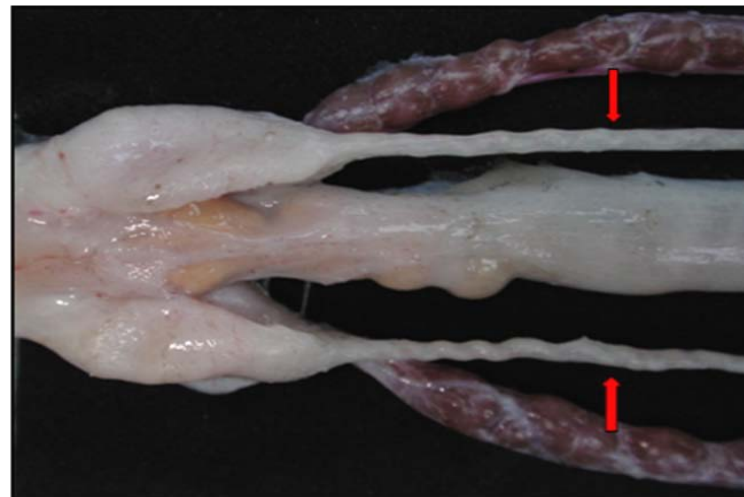
Pampas



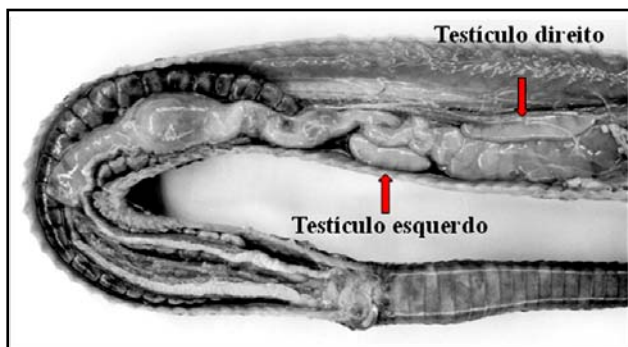
Vitelogênese Secundária



Embriões



Contração Muscular Uterina
(estocagem de esperma)



Região distal do ducto deferente
(estocagem de esperma)



Conteúdo estomacal, *Ameiva ameiva* em uma fêmea de *Crotalus durissus* de Rio Verde, Goiás

1 INTRODUÇÃO GERAL

A variação de cunho geográfico está intimamente associada às diferenças ambientais ou ecológicas, assim como aos processos históricos que resultaram na formação das espécies e/ou de linhagens evolutivas próprias (ESPINOSA; LLORENTE, 1993). No entanto, poucas espécies de serpentes têm sido estudadas adequadamente para determinar se existe variação geográfica na morfologia conjugada a biologia reprodutiva e dieta (MACARTHNEY, 1989; KING, 1993).

Em termos morfológicos, diferentes sistemas de caracteres, tais como os padrões de coloração, dados merísticos, morfologia interna, dentição e dimensões corporais são frequentemente avaliados, ao menos de uma perspectiva não-integrada, em estudos de variação geográfica de serpentes (FITCH 1940; MITCHELL, 1977; THORPE, 1989 a,b; CASTELLANO et al., 1994; KING, 1997), apresentando ao mesmo tempo implicações importantes dentro da taxonomia de cada grupo (ROZE, 1966; CAMPBELL; LAMAR, 2004).

Em viperídeos, evidências de variação geográfica em populações de *Vipera ammodytes* revelaram que caracteres merísticos e de morfometria exibem uma variabilidade complexa e uma diferenciação incipiente ao nível populacional. Neste estudo, os autores sugerem que a inclusão de outros sistemas de caracteres, bem como de técnicas distintas no tratamento dos dados, seriam relevantes para avaliar acuradamente seu posicionamento taxonômico (TOMOVIC; DZUKIC, 2003).

Wüster et al. (1996, 1997, 1999) avaliando o padrão de variação geográfica de algumas populações brasileiras do gênero *Bothrops* com base em caracteres morfológicos, observou um nível reduzido de diferenciação fenotípica entre os grupos previamente estabelecidos, sendo este padrão, segundo o autor, aparentemente associado as diferenças ecológicas entre as populações.

De maneira geral, a variabilidade morfológica, sobretudo na folidose e morfometria, para algumas espécies de serpentes poderia estar fortemente associada a mudanças em parâmetros climáticos tais como temperatura, altitude, latitude e precipitação (OSGOOD, 1978; THORPE, 1989b; CASTELLANO et al., 1994; PASSOS et al., 2005; PASSOS; FERNANDES, 2009), resultando efeitos relevantes no processo de diferenciação das linhagens (ROZE, 1966).

Por outro lado, os parâmetros climáticos podem com frequência influenciar também aspectos da história natural em algumas espécies de serpentes, como é observado na biologia reprodutiva (GIRONS, 1982; KLAUBER, 1982; VITT, 1983), onde de acordo com Seigel e Ford (1987) a associação entre as variações sazonais da temperatura e precipitação é tida como um dos principais parâmetros que influenciam a história de vida do grupo.

Em serpentes da família Crotalinae, é indicado, por exemplo, que algumas populações de *Crotalus viridis oreganus* apresentam uma relação entre a fecundidade e a variação nas condições climáticas, onde fêmeas de regiões com latitudes altas apresentaram uma redução no tamanho da ninhada (DILLER; WALLACE, 1984) e, predominantemente, ciclos reprodutivos mais longos (DILLER; WALLACE, 2002).

Em *C. durissus* e algumas populações de *Bothrops asper* da Costa Rica, foi detectada uma forte relação entre a variação sazonal (temperatura e precipitação) e o ciclo reprodutivo. Dessa forma, a época de acasalamento está associada a períodos de alta temperatura e baixa precipitação (estação seca), enquanto os neonatos surgem na estação chuvosa (SOLÓRZANO; CERDAS, 1988, 1989).

De maneira similar, o ciclo reprodutivo de *Bothrops pubescens* está associado à variação climática da temperatura e umidade do ar, exibindo poucos indivíduos ativos durante os meses mais frios do ano (HARTMANN et al., 2004).

A dieta é outro fator que influencia o ciclo de vida das serpentes. Aldridge (1979) sugere que, em *C. viridis*, a periodicidade reprodutiva das fêmeas é baseada no estado nutricional, parâmetro este considerado por Diller e Wallace (1984) como o principal fator regulador do ciclo reprodutivo.

Similarmente em *C. willardi*, o período de recrutamento pode estar coincidindo com o incremento sazonal associado à disponibilidade de alimento (HOLYCROSS; GOLDBERG, 2001). De um modo geral, em serpentes tropicais, o número de neonatos poderia ocorrer em sincronia com a disponibilidade de presas potenciais (ANDRADE et al., 1996; MARTINS; OLIVEIRA, 1998), assim uma maior disponibilidade de recursos alimentares pode promover um aumento no número de neonatos (GREENE, 1997). Entretanto discussões sobre as possíveis relações entre a disponibilidade de presas e frequência reprodutiva ainda são especulativas (VALDUJO et al., 2002).

A variação ontogenética na dieta tem sido evidenciada de uma maneira geral em diversas espécies de serpentes (ARNOLD, 1993; DALTRY et al., 1998). Em crotalíneos, a

variação de acordo com a ontogenia, principalmente de presas ectotérmicas para endotérmicas, é comum em serpentes do gênero *Bothrops* (MARTINS et al., 2002), tal como ocorre em *B. pubescens* (HARTMANN et al., 2005). Da mesma forma, em *Bothrops moojeni* e *B. neuwiedi* os jovens se alimentam de lagartos e anfíbios enquanto que os adultos se alimentam principalmente de mamíferos e aves, sendo este padrão possivelmente associado ao crescimento alométrico das serpentes relacionado ao tamanho das presas (VALDUJO et al., 2002; NOGUEIRA et al., 2003). Por outro lado, as variações na composição ontogenética da dieta pode estar relacionada também à variação na abundância das presas (WALLACE; DILLER, 1990), como resposta as variações temporais em diferentes fatores ambientais (KEPHART; ARNOLD, 1982).

Em geral, as serpentes do gênero *Crotalus* são consideradas um bom modelo para estudos relacionados à morfologia, ecologia e variação geográfica devido à sua ampla distribuição geográfica que abrange diversos tipos de habitats, incluindo desde desertos até ambientes alagados e florestais (BEAUPRE et al., 1998; PLACE; ABRAMSON, 2004). O gênero *Crotalus* é originado na América do Norte, dispersando-se até a América Central e do Sul (ECHEVERRYGARAY et al., 2000). São conhecidas atualmente 35 espécies, sendo que a maior diversidade está no México e nos Estados Unidos (UETZ, et al., 2012).

Existe uma grande variação no tamanho corporal e nos padrões de coloração entre as espécies de *Crotalus* (CAMPBELL; LAMAR, 2004). Em *C. viridis* foi observado que indivíduos de populações ocidentais da América do Norte possuem comprimentos rostro-cloacais menores em ambientes mais frios, onde as estações do ano apresentam-se mais bem delimitadas, sendo a sazonalidade o fator determinante na variação de tamanho (ASTHON, 2001).

Alem disso, como foi observado para *C. horridus* nos Estados Unidos, parâmetros ambientais de latitude, elevação altitudinal e temperatura possivelmente estariam influenciando no padrão geral de diferenciação geográfica de folidose e coloração, sendo que as populações das regiões Sul exibiram maior número de escamas enquanto as do Norte, onde o clima é mais frio, apresentaram número menor e coloração mais escura (ALLSTEADT et al., 2006). Desta maneira, os padrões de variação geográfica na morfologia de *C. horridus* são clinais, caracterizando a espécie com populações de coloração gradativamente variáveis, onde os extremos de distribuição se mostram bem diferenciáveis (MARTIN, 1992; ALLSTEADT et al., 2006).

De acordo com os aspectos ecológicos, nas cascavéis alguns padrões reprodutivos (tamanho de ninhada), indicam que espécies que apresentam um tamanho corpóreo pequeno exibem um menor tamanho de ninhada, tais como: *C. lepidus* (2-5) (BEAUPRE, 1995), *C. pricei* (3-8) (FICH, 1985) e *C. willardi* (2-9) (HOLYCROSS; GOLDBERG, 2001). Ao passo que espécies que apresentam um tamanho corpóreo maior possuem ninhadas maiores, como é o caso de *C. atrox* (6-25) e *C. horridus* (10-16), (DILLER; WALLACE, 1984; FITCH, 1985).

Em relação aos sistemas de acasalamento, Aldridge e Duvall (2002) indicaram que as cascavéis da América do Norte apresentam um padrão sazonal. Por exemplo, o acasalamento em *C. mitchellii* e *C. ruber* ocorre na primavera, enquanto que *C. adamanteus*, *C. horridus* (populações a leste), *C. molossus*, *C. willardi* e *Sistrurus miliarius* ocorre no verão. Acasalamentos registrados nas duas estações são exibidos por *C. atrox*, *C. cerastes*, *C. horridus* (populações a oeste). Em alguns casos, os padrões nos sistemas de acasalamento não se aplicam a todas as populações e/ou subespécies dentro de uma dada espécie, já que algumas podem apresentar diferenças geograficamente estruturadas, na estação de acasalamento (ALDRIDGE; BROWN, 1995).

Em termos da dieta, a grande maioria das cascavéis exibe variação ontogenética neste parâmetro, mudando de presas ectotérmicas para endotérmicas, onde geralmente as espécies se alimentam basicamente de lagartos quando jovens e de aves e pequenos mamíferos quando adultas (KLAUBER, 1982).

A variação intra e interespecífica na dieta também é evidenciada em cascavéis, como por exemplo, em *C. viridis oreganus*, onde a composição alimentar é mais diversa na Califórnia que na Columbia Britânica, principalmente pela maior importância relativa de presas ectotérmicas (MACARTNEY, 1989). Em *C. enyo* do Sul da Califórnia, *C. horridus* de várias regiões dos Estados Unidos e *C. viridis* do Sudeste de Idaho, os indivíduos adultos comem aves e mamíferos (DILLER; WALLACE, 1996; TAYLOR, 2001; CLARK, 2002), enquanto que as centopéias, lagartos e serpentes são itens preferidos na dieta de *C. vegrandis* da Venezuela, *C. pricei* e *C. lepidus* de algumas regiões do México e Estados Unidos (PÍFANO; RODRIGUEZ-ACOSTA, 1996; HOLYCROSS, 2002; PRIVAL, 2002).

A cascavel *C. durissus* esta restrita a América do Sul (CAMPBELL; LAMAR, 2004), distribuindo-se descontinuamente (WÜSTER et al., 2005a) da Colômbia até a Argentina (VANZOLINI et al., 1980).

No Brasil, esta espécie ocorre em todos os estados exceto no Acre e Espírito Santo. Campbell e Lamar (1989) identificaram algumas populações isoladas em enclaves savânicos dentro da Floresta Amazônica nos estados do Amazonas, Roraima, Pará e Amapá.

Algumas de suas populações exibem considerável variação morfológica e ecológica (reprodução e dieta), sendo que até populações adjacentes podem diferir drasticamente uma das outras (CAMPBELL; LAMAR, 2004).

Dessa forma, o objetivo deste trabalho foi caracterizar as populações de *Crotalus durissus* do Brasil estudando sua morfologia, reprodução e dieta. Foi investigada a existência de variação geográfica e a influência relativa das condições climáticas (longitude, latitude, altitude, temperatura e precipitação) sobre os parâmetros morfológicos e ecológicos, além da sua importância e/ou relevância na diagnose dos táxons atualmente reconhecidos na literatura.

No primeiro capítulo foi estudada a variabilidade morfológica (foliose, morfometria e coloração), assim como os padrões de variação de cunho geográfico e ainda a influência relativa dos parâmetros climáticos sobre os caracteres morfológicos observados.

No segundo capítulo foi estudado o dimorfismo sexual, reprodução e dieta do grupo, investigando a existência de padrões reprodutivos distintos e composição da dieta entre as populações. Também foi analisada a existência de variação geográfica e influência relativa das condições ambientais sobre alguns dos parâmetros ecológicos estudados.

**CAPÍTULO I: Variação geográfica na morfologia das cascavéis
(Viperidae, *Crotalus durissus*) no Brasil**

RESUMO

A variação geográfica está intimamente associada às características ecológicas como também aos processos históricos das espécies. Poucas espécies de serpentes têm sido estudadas adequadamente para se determinar que eventos e/ou processos são responsáveis pela variabilidade morfológica observada, seja ela de natureza sexual, ontogenética ou geográfica. As serpentes do gênero *Crotalus* são consideradas um bom modelo para estudos relacionados à variação morfológica devido à sua ampla distribuição que abrange diversos tipos de habitats. A cascavel *C. durissus* esta restrita a América do Sul. No Brasil ocorre em todos os estados, exceto no Acre e Espírito Santo. São reconhecidas algumas populações isoladas em enclaves de savana na Floresta Amazônica. Algumas das suas populações exibem considerável variação morfológica principalmente no tamanho do corpo e padrões de coloração, sendo que populações próximas podem divergir drasticamente. De um modo geral, os estudos com esta espécie no Brasil são escassos, requerendo urgentes investigações a esse respeito. Os resultados indicaram a existência de dimorfismo sexual na espécie. Em termos de foliose, as fêmeas apresentaram um maior número de escamas ao redor do pescoço, no meio do corpo e no ventre, enquanto os machos apresentaram um número maior de subcaudais, dorsais ao redor da cauda e interoculares. Os maiores comprimentos rostro-cloacais e tamanhos da cabeça foram exibidos pelas fêmeas, enquanto que os machos apresentaram maior largura dos losângulos e maiores comprimentos de caudas e listras paravertebrais. As análises discriminantes indicaram que as populações demonstram padrões de variabilidade morfológica altamente complexos, ainda que a segregação de algumas das populações possa refletir o histórico de relacionamento filogenético dentro de algumas linhagens. De acordo com as análises estatísticas empregadas, foi detectada a associação entre os parâmetros climáticos e os caracteres morfológicos no grupo das fêmeas. A análise de Correspondência Canônica indicou que as condições climáticas de latitude, longitude e temperatura influenciaram parcialmente as variações morfológicas, refletidas principalmente no incremento do número de escamas ventrais, assim como no aumento do tamanho do corpo. Esta influência foi mais evidente na população de *C. d. cascavella* e *C. d. ruruima*, cuja ocorrência é restrita ao Nordeste e Norte do Brasil respectivamente. Estes resultados estariam corroborando a existência de padrões previamente estabelecidos em outras espécies de serpentes, onde grupos mais próximos a região da linha do Equador apresentam um incremento no número de escamas ventrais e maiores tamanhos de corpo

são exibidos em ambientes mais quentes. No entanto, considerar a possível influência de fatores históricos é imprescindível para o entendimento do processo evolutivo da diferenciação morfológica destas linhagens.

Palavras-chave: Folidose. Morfometria. Coloração. Populações. *Crotalus durissus*.

ABSTRACT

The geographical variation is intimately associated to the ecological characteristics such as the historical process of a species. A few species of snakes have been studied adequately to determine an existence of geographical variation in morphology, reproduction and diet. Rattlesnakes (*Crotalus*) are considered a good model for geographical variation studies, due to their wide distribution that include several habitat types. The rattlesnake, *Crotalus durissus* is restricted to South America. In Brazil, which is present throughout the country, except in the states of Acre and Espírito Santo. In addition, there are isolated populations in open areas in Amazonia, in the Amazonian savannas in the states of Amazonas, Roraima, Pará and Amapá. Some populations of *C. durissus* show considerable variation in the morphology mainly in body size and coloration patterns, with neighboring populations differing drastically from each other. In general, there has been little research conducted on *C. durissus* in Brazil needing urgent investigation to this respect. In this study, the results show a marked sexual dimorphism in the group. The females exhibiting a large number of back scales in the traverse row on the neck, in the middle of the body and the ventral while the males show a large number of the subcaudals, back scales in traverse row close to the tail and the interocular scales. The females have heads and bodies relatively longer than males, while males have a large lozenge width. The tails and paravertebral stripes were relatively longer in males than females. In general, the discriminant analysis, indicates populations with patterns of highly complex morphological variability, even though the segregation of some populations may reflect strong evolutionary tendencies of their own within some groups. According to the analysis of geographic variation was detected in females, the association between climatic parameters and the morphology. The canonical correspondence analysis indicated that the latitude, longitude and temperature influenced in part morphological variations mainly reflected the increase in the number of ventral scales, as well as increased body size. This influence was more evident in the population of *C. d. cascavella* and *C. d. ruruima*, whose distribution is Northeast and North of Brazil respectively. These results were corroborating the existence of previously established standards in other species of snakes, where groups closest to the equator region showing greater numbers of scales and larger body sizes are displayed in warmer environments. However, consider the investigation of the possible influence of historical factors is essential for understanding of the evolutionary process of morphological differentiation in these groups.

Keywords: Pholidosis. Morphometry. Coloration. Populations. *Crotalus durissus*.

2 INTRODUÇÃO

A variação geográfica é habitualmente associada às características ecológicas assim como aos processos evolutivos que resultaram na origem de linhagens com padrões históricos próprios (ESPINOSA; LLORENTE, 1993).

Em serpentes, poucos estudos consideram as variáveis ambientais como fatores causais da variabilidade morfológica em cada um dos táxons de acordo com a sua distribuição (KING, 1993), sendo geralmente os fatores históricos valorizados no processo de diferenciação destas linhagens (QUIJADA-MASCAREÑAS et al., 2007).

A variação geográfica neste grupo de répteis, pode ser abordada a partir de diferentes sistemas de caracteres morfológicos (THORPE, 1989a,b; CASTELLANO et al., 1994; KING, 1997), refletindo comumente diversos padrões de diferenciação, influenciando assim a taxonomia em vários dos seus grupos (ROZE, 1966).

Em viperídeos, dados disponíveis sobre variação geográfica em espécies do gênero *Bothrops* e *Vipera*, indicaram que caracteres de folidose e morfometria, podem exibir uma ampla variabilidade ou, pelo contrario, um nível reduzido de diferenciação fenotípica em algumas das populações (WÜSTER et al., 1999; HOYOS et al., 2003; TOMOVIC; DZUKIC, 2003). Nesse sentido, a existência de grupos pouco segregados em *Bothrops*, por exemplo, provavelmente esta associada tanto ao padrão histórico como às diferenças ambientais (WÜSTER et al., 1996, 1997). Da mesma forma, para algumas espécies de serpentes, a variabilidade morfológica poderia estar relacionada a mudanças nas condições climáticas (THORPE, 1989b; ALLSTEADT et al., 2006), influenciando frequentemente o processo de distinção das linhagens (ROZE, 1966).

Em termos gerais, as serpentes do gênero *Crotalus* são consideradas um bom modelo para estudos de variabilidade morfológica devido à sua ampla distribuição geográfica que abrange diversos tipos de habitats, incluindo desde desertos até ambientes alagados e florestais (BEAUPRE et al., 1998; PLACE; ABRAMSON, 2004). O gênero *Crotalus* é originado na América do Norte, dispersando-se até a América Central e do Sul (ECHEVERRYGARAY et al., 2000). São conhecidas atualmente 35 espécies, sendo que a maior diversidade está no México e nos Estados Unidos (UETZ et al., 2012).

De acordo com Campbell e Lamar (2004), existe uma grande variabilidade morfológica no gênero, principalmente no tamanho do corpo e nos padrões de coloração.

Por exemplo, em *C. viridis* foi observado que indivíduos de populações ocidentais da América do Norte possuem corpos menores em ambientes mais frios e sazonais, (ASTHON, 2001). Em *C. horridus* as populações das regiões Sul nos Estados Unidos, exibiram um maior número de escamas e as do Norte onde o clima é mais frio um menor número de escamas e coloração mais escura, sendo distinguidas a partir destes caracteres diferentes populações/subespécies nestas regiões (GLOYD, 1935, 1940; ALLSTEADT et al., 2006). Os padrões de variação geográfica na morfologia de *C. horridus* estariam indicando um padrão clinal, influenciado possivelmente pelos parâmetros climáticos de latitude, elevação altitudinal e temperatura do ambiente (MARTIN, 1992; ALLSTEADT et al., 2006).

Hoser (2009), baseado na filogenia molecular de Murphy et al. (2002), propuseram uma nova taxonomia para as linhagens correspondentes aos gêneros *Crotalus* e *Sistrurus*. Nesta proposta, o autor revalida o gênero *Caudisona* para o complexo de *C. durissus*. Contudo, o arranjo taxonômico proposto por Hoser (2009) apresenta inconsistências com respeito aos táxons revalidados e os novos nomes não estariam disponíveis de acordo com o Artigo 8.1.3 do ICZN (1999) (WÜSTER; BÉRNILS, 2011). Por este motivo, optou-se aqui em seguir a taxonomia tradicional, mesmo porque pelo fato do gênero *Crotalus* ser de grande importância epidemiológica a taxonomia adotada deve ser relativamente estável.

A cascavel *C. durissus* esta restrita a América do Sul (CAMPBELL; LAMAR, 2004), distribuindo-se descontinuamente (WÜSTER et al., 2005a) da Colômbia até a Argentina (VANZOLINI et al., 1980). No Brasil ocorre em todos os estados, exceto no Acre e Espírito Santo, sendo identificadas algumas populações isoladas em enclaves savânicos na Floresta Amazônica, nos estados do Amazonas, Roraima, Pará e Amapá. (CAMPBELL; LAMAR, 1989).

Algumas das suas populações exibem ampla variação morfológica, sendo que até populações muito próximas podem divergir completamente (CAMPBELL; LAMAR, 2004). No Sudeste da Guiana Francesa foi observado que indivíduos de *C. durissus* provenientes de florestas ombrófilas com arbustos apresentaram tamanhos corporais maiores e coloração mais escura que aqueles de áreas savânicas (ALLEN; NEILL, 1957).

De um modo geral, a taxonomia de *Crotalus durissus* é baseada em aspectos morfológicos (sobretudo padrões de coloração) e na distribuição geográfica (HOGE; ROMANO-HOGE, 1978), sendo esta espécie dividida por diferentes autores dentro de várias subespécies (CAMPBELL; LAMAR, 1989). Para o Brasil são reconhecidas, até o

momento, *C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus*, *C. d. marajoensis*, *C. d. ruruima*, *C. d. terrificus* e *C. d. trigonicus* (CAMPBELL; LAMAR, 2004).

Por meio de técnicas moleculares de *Random Amplified Polymorphisms* (RAPD) foi determinada a identificação de espécimes pertencentes a duas subespécies de cascavéis da América do Sul, *C. durissus terrificus* e *C. durissus collilineatus*, indicando a existência de certa variabilidade genética entre estas subespécies (ECHEVERRIGARAY et al., 2000). Por outro lado, estudos baseados na composição do veneno de *C. durissus terrificus*, *C. durissus collilineatus* e *C. durissus cascavella* compararam a concentração de alguns dos seus elementos e indicaram variação em poucos destes parâmetros entre as subespécies (LAPORTA-FERREIRA et al., 1997; SANTORO et al., 1999).

A caracterização morfológica do complexo *C. durissus* é árdua pela existência de poucos caracteres diagnósticos e da sobreposição destes dentro de cada uma das subespécies atualmente reconhecidas, dificultando assim a determinação acurada de cada táxon (SANTOS; LAPORTA-FERREIRA, 1992), permanecendo até os dias atuais como um grupo morfológicamente complexo e pouco compreendido (WÜSTER et al., 2002).

A incongruência entre os padrões de variação morfológica e distribuição geográfica, mesmo entre as populações geograficamente mais próximas, demanda a realização de múltiplas análises com sistemas de caracteres independentes para a compreensão dos padrões observados (WÜSTER et al., 2005a).

Em resumo, são escassos os estudos com esta espécie no Brasil, sendo que alguns são considerados o resultado de análises para um conjunto de caracteres insuficientes requerendo assim estudos que possam estabelecer melhor a evolução do grupo (VANZOLINI; CALLEFO, 2002a,b).

O objetivo deste trabalho é caracterizar as populações de *Crotalus durissus* do Brasil estudando a morfologia (folidose, morfometria e coloração), investigando a existência de variação geográfica e analisando a associação entre os conjuntos de caracteres e a influência relativa das variáveis ambientais. Tais dados devem auxiliar no entendimento dos processos evolutivos responsáveis pelos padrões de diferenciação morfológica observados no grupo, que podem eventualmente refletir em avanços futuros em sua taxonomia.

2.1 MATERIAIS E MÉTODOS

Neste estudo foi examinado um total de total de 870 espécimes de *Crotalus durissus*, dos quais 641 representaram indivíduos sexualmente maduros, sendo 272 fêmeas e 369 machos. Os exemplares são provenientes de diferentes biomas brasileiros, tais como enclaves de Savana na Amazônia, Cerrado, Caatinga, Mata Atlântica e Pampas (Apêndice A). Os espécimes examinados se encontram depositados nas seguintes coleções herpetológicas: Instituto Butantã (IBSP), São Paulo SP, Universidade de Brasília (CHUNB), Brasília DF, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Porto Alegre RS, Museu Nacional (MNRJ), Rio de Janeiro RJ, Museu Paraense Emilio Goeldi (MPEG), Belém do Pará PA, Museu de Zoologia da Universidade Federal de Viçosa (MZUFV), Viçosa MG, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) São Paulo SP e Faculdades Integradas do Tapajós (LPHA), Santarém PA.

De cada localidade amostral foram obtidos os seguintes parâmetros climáticos: longitude, latitude, altitude média, temperatura média anual, média anual das temperaturas máxima e mínima e precipitação média anual.

2.1.1 Região de estudo (predominância de biomas)

A área de estudo, foi dividida em cinco regiões, levando em consideração a predominância de bioma de cada região.

A região Norte é caracterizada pela predominância da Floresta Ombrófila Densa (Amazônia), a qual representa cerca de 4.200.000 km². O clima é considerado relativamente homogêneo, com precipitações anuais de 1600 a 3600 mm e temperatura média anual de 24 a 27 °C (AB'SABER, 2003). Predomina vegetação não uniforme de terra firme, várzea, savana, campinas e áreas abertas com pedras (VOGT et al., 2001).

Após a Amazônia, o Cerrado destaca-se como o segundo bioma em extensão do território brasileiro (DE GOUVEIA et al., 2005), característico da região Centro-Oeste. O bioma cobre cerca de 1.500.000 km², o que representa aproximadamente o 18% do território (FERRI, 1977). O clima da região é marcadamente sazonal, recebendo

anualmente cerca de 1.500 a 2.000 mm de precipitação, praticamente restrita ao período de Outubro a Abril. A temperatura média anual fica em torno de 20 a 22 °C (NIMER, 1989). Apresenta uma fisionomia vegetal com predominância de espécies arbóreas e savânicas (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 2002).

A Caatinga, bioma que predomina na região Nordeste, se estende num espaço geográfico de 720.000 km², a precipitação média anual varia entre 268 a 800 mm, apresentado uma temperatura média anual de 25 a 29 °C. No ritmo sazonal, predominam chuvas de verão e estiagem prolongada de inverno. Prevaecem árvores e arbustos de folhas miúdas e múltiplos espinhos entremeados por cactáceas (AB'SABER, 2003).

O bioma da Mata Atlântica, característico do Sudeste, inclui Floresta Ombrófila Densa, estacional semi-decidual além das matas da restinga (MARQUES et al., 2001). Em virtude da complexidade do clima da região, ver detalhes em Veloso et al. (1991).

Por último o clima das Pampas é temperado úmido, de altitude, na região Sul. A vegetação é baixa e relativamente descontínua de pinhais altos, com prados e bosques de araucárias (AB'SABER, 2003).

2.1.2 *Morfologia*

Os parâmetros examinados em termos morfológicos foram o dimorfismo sexual e os caracteres para a definição dos grupos estudados.

2.1.2.1 Dimorfismo Sexual

Para cada indivíduo foram registradas diversas contagens de escamas tais como: número de escamas dorsais em fileira transversal (no pescoço, meio do corpo, perto da cauda e ao redor da cauda), ventrais (da primeira ventral mais larga que comprida até a placa cloacal), subcaudais (da primeira depois da cloacal até o início do chocalho), pós-oculares (na borda posterior do olho), interoculares (entre as escamas supraoculares), suboculares (na borda inferior do olho), supralabiais (da primeira depois da rostral até a

comissura da boca), infralabiais (da primeira após a sinfisa até a comissura da boca) e número total de losângulos dorsais.

Foram tomadas diferentes medidas do corpo tais como: comprimento rostro-cloacal (CRC), comprimento do losângulo mediano entre a cabeça e a cloaca, em número par de losângulos, o mais anterior do par mediano (CL), largura do losângulo mediano a partir do primeiro após da cabeça até a cloaca, em número par de losângulos, o mais anterior do par mediano (LL), largura do corpo na porção mediana do corpo (LC), altura do corpo na porção mediana do corpo (AC), comprimento da cauda, comprimento da primeira escama após a cloacal até o início do chocalho (CC) e da listra paravertebral (LP). Também foram registradas diversas medidas da cabeça (Anexo A), sendo que a variável definida como a distância entre as bordas anteriores das fossetas loreais (DAF), não é visualizada no desenho da cabeça. As medidas foram tomadas com um paquímetro digital Mitutoyo® (0.01mm), exceto o comprimento rostro-cloacal (CRC) que foi medido com uma régua de aço de 100 cm de escala dimensional.

Antes das análises estatísticas foi testada a normalidade e homoscedasticidade dos dados por meio dos testes de Kolmogorov-Smirnov e Levene respectivamente, sendo excluídos aqueles que violaram as premissas dos testes.

Como intuito de separar a variação morfométrica entre tamanho e forma, o tamanho do corpo foi definido como uma variável isométrica, como escores de um vetor isométrico com valores de $p^{-0.5}$, onde p é o número de variáveis (JOLICOEUR, 1963). Os escores do vetor foram obtidos pela multiplicação da matriz $n \times p$ dos dados, onde n é o número de observações pelo vetor isométrico $p \times 1$ (ROHLF; BOOKSTEIN, 1987).

Para remover o efeito do tamanho do corpo sobre as variáveis examinadas, foram realizadas análises de covariância entre a variável de tamanho e cada uma das variáveis estudadas.

2.1.2.2 Caracterização das populações

Para a definição dos grupos operacionais estabelecidos (subespécies atualmente reconhecidas) foram avaliados diferentes padrões de coloração, tais como: coloração do fundo do corpo, coloração da região interna, borda e externa das manchas dorsais em forma de losângulos, assim como o formato dos losângulos (manchas em configuração

rômbica) e das listras para-vertebrais. Com isso foram reconhecidos *a priori*, seis grupos, a saber: *C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus*, *C. d. marajoensis*, *C. d. ruruima* e *C. d. terrificus* e mais um grupo com padrão intermediário entre *C. d. collilineatus* e *C. d. terrificus*.

2.1.3 *Variação Geográfica*

Foram calculadas as médias dos indivíduos por localidade para cada uma das variáveis examinadas, investigando a associação entre as condições ambientais (longitude, latitude, altitude média, média de temperatura anual, médias máxima e mínima anuais de temperaturas e a média de precipitação anual) e os caracteres morfológicos (dados merísticos e morfométricos) para as populações de *C. durissus* do Brasil. Esta associação foi verificada através de uma Análise de Correspondência Canônica (CCA), um tipo de ordenação multivariada feita de modo a maximizar a correlação entre dois conjuntos de variáveis (ambientais versus morfológicas) (TER BRAAK, 1986). A significância da associação é testada mediante testes baseados em simulações de Monte Carlo.

2.1.4 *Análises Estatísticas*

Para quantificar as diferenças em termos do dimorfismo sexual, foram realizadas análises univariadas de variância e covariância (ANOVA e ANCOVA), e multivariadas (MANOVA e MANCOVA). Com o objetivo de avaliar a segregação dos grupos previamente estabelecidos foram realizadas Análises Discriminantes. As inferências estatísticas, uni e multivariadas foram realizadas no programa STATISTICA v. 7 (STATSOFT, 1996). As variáveis climáticas foram obtidas a partir das coordenadas de cada localidade mediante o programa DIVA-GIS v. 7.1.7.2. (HIJMANS, 2010).

A análise de Correspondência Canônica (CCA) foi efetuada para a detecção de correlação entre as variáveis climáticas e as variáveis morfológicas por meio do programa CANOCO v. 4.5 (TER BRAAK; SMILAUER, 1998). Todas as análises foram conduzidas adotando um nível de significância de 5% para rejeitar as hipóteses nulas, exceto no caso da Análise de Correspondência Canônica (CCA). Nesta análise, adotamos um nível de

significância de 10 % em face das variáveis ambientais não serem tomadas, necessariamente, das localidades de procedência dos exemplares podendo gerar certo ruído nas análises. Por este motivo, no caso de não ter sido detectada uma diferença significativa nos autovalores do primeiro eixo canônico, foi levado em consideração o resultado registrado por todos os eixos canônicos ordenados conjuntamente.

2.2 RESULTADOS

Os aspectos estudados indicaram os seguintes resultados:

2.2.1 *Morfologia*

2.2.1.1 Dimorfismo Sexual

De um modo geral, nas populações de *Crotalus durissus* do Brasil, foram detectadas diferenças significativas entre fêmeas e machos nas variáveis de folidose tomadas simultaneamente ($W = 0,67$; $p < 0,01$; $n = 641$).

A análise univariada de variância registrou diferenças significativas no número de escamas dorsais no pescoço ($F = 5,55$; $p < 0,02$; $n = 641$), no meio do corpo ($F = 5,0$; $p < 0,03$; $n = 641$), ventrais ($F = 7,7$; $p < 0,001$; $n = 641$), subcaudais ($F = 248,50$; $p < 0,01$; $n = 640$) ao redor da cauda ($F = 45,23$; $p < 0,001$; $n = 641$) e interoculares ($F = 4,44$; $p < 0,04$; $n = 641$) (Tabela 1).

Não foi detectada diferença significativa entre os sexos no tamanho do corpo, ainda assim foram encontradas diferenças significativas nas variáveis de forma tomadas simultaneamente ($W = 0,46$; $p < 0,01$; $n = 638$).

A análise univariada de covariância registrou diferenças significativas nas variáveis de forma: CRC ($F = 94,77$; $p < 0,01$; $n = 638$), TC ($F = 7,33$; $p < 0,007$; $n = 638$), LL ($F = 4,55$; $p < 0,03$; $n = 634$), CC ($F = 677,54$; $p < 0,01$; $n = 636$) e LP ($F = 6,30$; $p < 0,01$; $n = 636$) (Tabela 2).

Tabela 1 - Média, desvio-padrão e resultados da análise de variância das variáveis de foliose para fêmeas e machos de *Crotalus durissus* no Brasil. Entre parênteses o tamanho da amostra

Variável	Fêmeas	Machos	F	p
Escamas dorsais em fileira transversal no pescoço	25,21±1,93 (272)	25,05±4,52 (369)	0,55	< 0,02
Escamas dorsais em fileira transversal no meio do corpo	25,99±1,84 (272)	26,32±1,81 (369)	5,00	< 0,03
Escamas dorsais em fileira transversal perto da cauda	19,21±1,54 (272)	19,21±1,76 (369)	0,02	0,88
Escamas ventrais (da primeira ventral mais larga do que longa até a placa cloacal)	164,97±12,69 (272)	162,25±12,10 (369)	7,7	< 0,001
Escamas no redor da cauda	11,54±1,34 (272)	12,34±1,65 (369)	45,23	< 0,001
Escamas subcaudais (primeira escama depois da placa cloacal até o início do chocalho)	19,21±2,63 (271)	23,13±3,37 (368)	248,50	< 0,01
Escamas pós-oculares (borda posterior do olho)	2,08±0,60 (271)	2,12±0,36 (369)	0,71	0,39
Escamas interoculares (entre as escamas supraoculares)	3,12±0,63 (271)	3,22±0,60 (369)	4,44	< 0,04
Escamas suboculares (borda inferior do olho)	2,16±0,58 (271)	2,24±0,82 (369)	2,06	0,15
Escamas supralabiais (primeira escama depois da rostral até a comissura labial)	13,81±0,93 (271)	13,68±0,94 (369)	3,0	0,08
Escamas infralabiais (primeira escama após a sinfisial até a comissura labial)	14,93±1,01 (271)	14,81±0,99 (369)	2,6	0,10
Número de losângulos (dorsais ao longo do corpo)	15,76±2,65 (270)	15,91±3,04 (364)	0,41	0,52

Tabela 2 - Média, desvio-padrão e comparações entre os sexos de variáveis morfométricas (valores brutos) de *Crotalus durissus* no Brasil. Entre parênteses o tamanho da amostra. Todos os valores em milímetros

Medidas	Fêmeas	Machos	F	p
TCO	348,79±53,804 (271)	357,05±61,052 (367)	3,15	0,07
CRC	998,73±168,72 (271)	996,85±183,12 (367)	94,77	< 0,01
DAO	16,00±2,33 (271)	16,31±2,15 (367)	0,68	0,40
DPO	17,60±2,34 (271)	16,86±2,12 (367)	0,78	0,37
DAN	7,81±1,24 (271)	7,93±1,24 (367)	1,13	0,71
DPN	9,17±1,87 (271)	9,34±1,58 (367)	0,20	0,65
DPS	12,70±1,99 (271)	13,05±2,48 (367)	1,44	0,22
DAF	14,40±3,66 (271)	4,97±4,85 (367)	1,43	0,23
TC	41,24±6,48 (271)	40,78±6,93 (367)	7,33	< 0,007
DAQ	26,08±4,37 (270)	26,02±5,22 (367)	2,07	0,15
DPFPS	12,54±1,66 (271)	12,56±1,92 (367)	0,81	0,36
DASAR	8,17±1,69 (271)	8,18±1,92 (366)	0,50	0,47
DPSAR	17,64±3,01 (271)	17,88±3,96 (366)	0,02	0,87
CL	36,24±8,29 (270)	36,25±9,15 (364)	1,79	0,18
LL	29,66±7,24 (270)	31,45±8,79 (364)	4,55	< 0,03
LC	40,37±9,03 (271)	40,62±9,66 (367)	2,10	0,14
AC	36,19±10,74 (271)	38,85±13,83 (367)	3,77	0,052
CC	61,17±12,22 (270)	87,77±21,33 (366)	677,54	< 0,01
LP	95,03±32,95 (270)	103,37±33,85 (366)	6,30	< 0,01

TCO= Tamanho do corpo; CRC= Comprimento rostro-cloacal; DAO= Distância entre as bordas anteriores dos olhos; DPO= Distância entre as bordas posteriores dos olhos; DAN= Distância entre as bordas anteriores das narinas; DPN= Distância entre as bordas posteriores das narinas; DPS= Distância entre as bordas anteriores das supraoculares; DAF= Distância entre as bordas anteriores das fossetas loreais; TC= Distância da borda anterior do osso quadrado à borda anterior da escama rostral (tamanho da cabeça); DAQ= Distância entre as bordas mais anteriores dos ossos quadrados; DPFPS= Distância entre a borda posterior da fosseta loreal e a borda posterior da escama supraocular; DASAR= Distância da borda anterior da escama supraocular à borda anterior da escama rostral; DPSAR= Distância da borda posterior da escama supraocular à borda anterior da escama rostral; CL= Comprimento do losângulo mediano entre a cabeça e a cloaca, em número par de losângulos, o mais anterior do par mediano; LL= Largura do losângulo mediano a partir do primeiro após da cabeça até a cloaca, em número par de losângulos, o mais anterior do par mediano; LC= Largura do corpo na porção mediana do corpo; AC= Altura do corpo na porção mediana do corpo; CC= Comprimento da cauda, da primeira escama após a cloacal até o início do chocalho; LP= Listra paravertebral.

2.2.1.2 Discriminação das populações

Após a definição dos grupos operacionais e em virtude da existência do dimorfismo sexual, os machos e as fêmeas foram tratados separadamente em todas as demais análises.

De um modo geral para as variáveis de foliose, a projeção dos escores da análise discriminante, mostrou pouca segregação entre as populações brasileiras de fêmeas e machos de *C. durissus* (Figura 1A, B).

Nas fêmeas, as duas primeiras funções discriminantes corresponderam a 81,6% da variância total, sendo que a primeira função foi responsável por 66,5 % da variação interpopulacional, enquanto a segunda correspondeu a 15,1% da variabilidade da amostra analisada. O número de escamas ventrais e dorsais em fileira transversal ao redor da cauda, foram as variáveis que apresentaram os maiores valores de correlação de acordo com as funções discriminantes (Tabela 3A).

Foi observada uma forte sobreposição das elipses de confiança em todos os grupos, ainda que a unidade operacional referente a *C. d. cascavella* tenha apresentado uma tendência a segregação com relação ao restante das populações (Figura 1A).

Nos machos o padrão observado foi similar ao das fêmeas, sendo que a primeira função representou 47,5% da variância entre os grupos estabelecidos, ao passo que a segunda foi responsável por 32,3% da variação dentro da amostra analisada. O número de losângulos e de escamas ventrais foram as variáveis originais mais correlacionados com as primeiras funções discriminantes (Tabela 3B).

A reduzida segregação entre os grupos, refletida na sobreposição das elipses de confiança de 95%, se manteve, no entanto *C. d. cascavella* e *C. d. ruruima* exibiram uma tendência à segregação no espaço multivariado (Figura 1B).

Figura 1 - Representação gráfica dos escores individuais com base nas duas primeiras funções discriminantes para caracteres de folidose em fêmeas (A) e machos (B) das populações de *Crotalus durissus* no Brasil

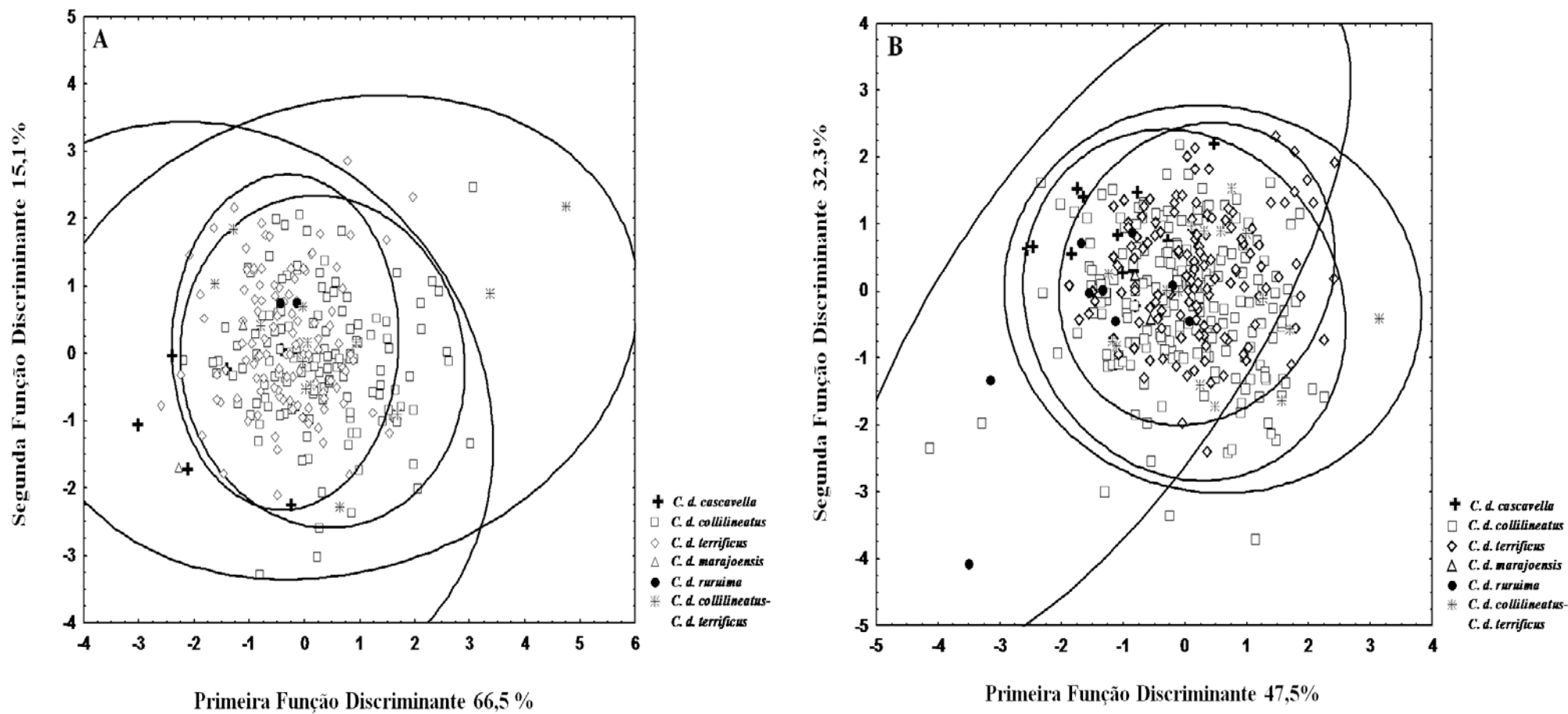


Tabela 3 - Autovetores, autovalores e porcentagem da variância explicada pelas duas primeiras funções da análise discriminante (valores brutos) para os caracteres de folidose nas fêmeas (A) e machos (B) de *Crotalus durissus* do Brasil. As variáveis que exibiram os valores mais altos de correlação com as funções discriminantes estão destacadas em negrito

A			
Variável	Primeira Função Discriminante	Segunda Função Discriminante	
Dorsais em fileira transversal no pescoço	0,4533	-0,2442	
Dorsais em fileira transversal no meio do corpo	-0,2095	0,1297	
Dorsais em fileira transversal perto da cauda	0,5640	0,7017	
Escamas ventrais	-0,6329	0,3114	
Redor da cauda	-0,2457	0,5634	
Subcaudais	-0,2730	-0,0751	
Supralabiais	0,0470	-0,3792	
Infralabiais	-0,0210	0,0068	
Número de Losângulos	-0,2856	-0,5079	
Autovalores	0,2062	0,0468	
Porcentagem da variância	66,5%	15,1%	

B			
Variável	Primeira Função Discriminante	Segunda Função Discriminante	
Dorsais em fileira transversal no pescoço	-0,0186	-0,5019	
Dorsais em fileira transversal no meio do corpo	-0,2739	0,4232	
Dorsais em fileira transversal perto da cauda	-0,5546	-0,3128	
Escamas ventrais	-0,2958	0,5631	
Redor da cauda	0,4007	-0,0256	
Subcaudais	-0,0481	0,2691	
Supralabiais	0,0891	0,2772	
Infralabiais	-0,2064	-0,4688	
Número de Losângulos	-0,5943	-0,2123	
Autovalores	0,1250	0,0850	
Porcentagem da variância	47,5%	32,3%	

Nos caracteres morfométricos assim como nos dados merísticos, a projeção dos indivíduos exibiu pouca discriminação entre os grupos estabelecidos *a priori* tanto nas fêmeas como nos machos (Figura 2A, B).

O padrão de discriminação observado nas fêmeas indicou que a segunda função discriminante representou 29,8% da variância enquanto a terceira 14,7%. As variáveis da distância entre as bordas anteriores das fossetas loreais (DAF) e comprimento rostro-cloacal (CRC) foram mais correlacionadas com as primeiras funções discriminantes (Tabela 4A).

Foi observada uma grande sobreposição das elipses de confiança entre os grupos, ainda assim *C. d. cascavella*, *C. d. marajoensis* e *C. d. ruruima* apresentaram uma tendência à discriminação em relação ao restante dos grupos (Figura 2A).

Nos machos, a segunda função discriminou 32,3% da variância enquanto a quarta função 6,7%. As medidas da distância entre a borda posterior da fosseta loreal e a borda posterior da escama supraocular (DPFPS), distância entre as bordas anteriores das fossetas loreais (DAF), comprimento rostro-cloacal (CRC), comprimento do losângulo mediano (CL) e distância entre as bordas posteriores das narinas (DPN) foram as variáveis mais correlacionadas com as principais funções discriminantes (Tabela 4B).

A projeção dos escores individuais da análise discriminante, indicou que existe uma tendência a *C. d. cascavella* e *C. d. ruruima* apresentarem uma segregação parcial na análise para os machos (Figura 2B).

Figura 2 - Representação gráfica dos escores individuais com base na segunda e terceira funções discriminantes para caracteres morfométricos em fêmeas (A) e na segunda e quarta função discriminante em machos (B) das populações de *Crotalus durissus* no Brasil

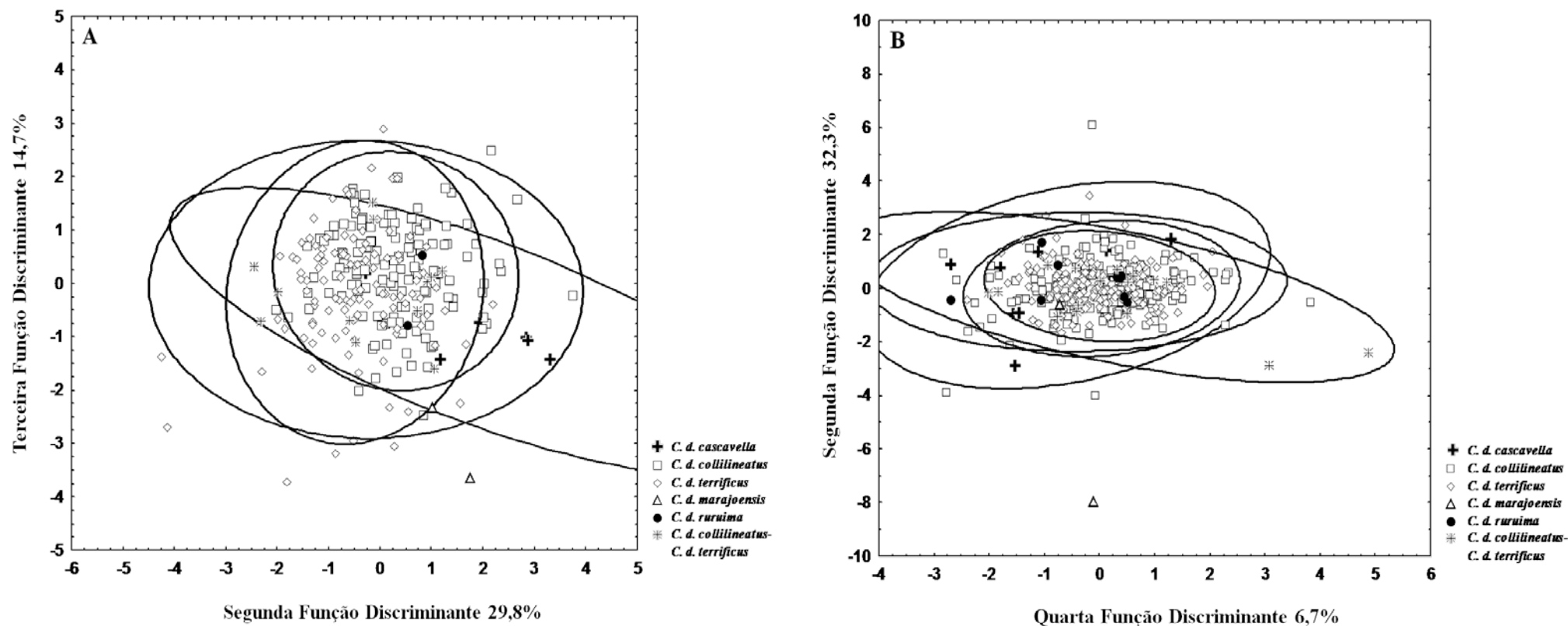


Tabela 4 - Autovetores, autovalores e porcentagem da variância explicada pela segunda e terceira função da análise discriminante (valores brutos) para os caracteres morfométricos nas fêmeas (A) e machos (B) de *Crotalus durissus* do Brasil. As variáveis que exibiram os valores mais altos de correlação com as funções discriminantes estão destacadas em negrito

A

Variável	Segunda Função Discriminante	Terceira Função Discriminante
CRC	0,3909	-0,8892
DAO	0,1473	0,1758
DPO	-0,1590	-0,1558
DAN	-0,4521	-0,1695
DPN	0,1965	-0,2124
DPS	0,3895	-0,0462
DAF	-0,9468	-0,6544
TC	0,1576	0,0831
DAQ	0,0334	0,6909
DPFPS	0,4194	0,0472
DASAR	0,5550	0,4894
DPSAR	0,3039	0,6306
CL	-0,3207	-0,5274
Autovalores	0,2574	0,1269
Porcentagem da variância	29,8%	14,7%

B

Variável	Segunda Função Discriminante	Quarta Função Discriminante
CRC	-0,8032	-0,6473
DAO	-0,1121	0,0843
DPO	0,2664	0,1563
DAN	-0,3100	0,6966
DPN	0,2781	-0,7321
DPS	-0,2056	0,1948
DAF	0,8189	-0,0596
TC	-0,0080	0,4109
DAQ	-0,0219	-0,0213
DPFPS	1,1959	-0,2268
DASAR	-0,2747	0,6353
DPSAR	-0,2203	-0,1838
CL	-0,2311	-0,7648
Autovalores	0,1117	0,0231
Porcentagem da variância	32,3%	6,7%

2.2.2 *Variaco Geogrfica*

Baseado em 9.999 simulaes do teste de Monte Carlo, foi detectada a associao entre os parmetros climticos e os caracteres mersticos na anlise para fmeas (autovalor do primeiro eixo cannico = 0,001; $F = 5,27$; $p = 0,03$) (autovalores de todos os eixos cannicos = 0,001; $F = 1,87$; $p = 0,005$). O primeiro eixo cannico explicou 50% da variao exibida pelos grupos em relao ao ambiente. Todos os eixos cannicos principais explicaram 94,5% da variao grupo-ambiente. A varivel ambiental que se mostrou mais associada com os dados mersticos foi  longitude ($F = 2,12$; $p = 0,06$), sendo esta associao mais evidente no nmero de escamas ventrais e de losngulos (Figura 3A).

Por outro lado, com relao aos caracteres morfomtricos foi observada uma associao parcial destas variveis com os parmetros ambientais (autovalor do primeiro eixo cannico = 0,001; $F = 4,27$; $p = 0,13$) (autovalores de todos os eixos cannicos = 0,001; $F = 1,88$; $p = 0,008$). Neste caso, mesmo que no tenha sido detectada uma diferena significativa no autovalor do primeiro eixo cannico, se pode observar certa influncia ambiental levando em considerao todos os eixos cannicos conjuntamente (Figura 3B). O primeiro eixo cannico explicou 41,6 % da variao exibida pelos grupos em funo do ambiente. Todos os eixos cannicos principais explicaram 94,4% da variao grupo-ambiente. A latitude ($F = 3,34$; $p = 0,01$), longitude ($F = 2,38$; $p = 0,03$), temperatura mdia ($F = 3,29$; $p = 0,007$) e a mdia das temperaturas mnima e mxima ($F = 3,19$; $p = 0,009$; $F = 318$; $p = 0,01$, respectivamente), foram considerados os parmetros mais influentes nas variveis do tamanho do corpo e nas variveis de forma tais como: comprimento rostro-cloacal (CRC), largura do corpo (LC) e largura do losngulo (LL) (Figura 3B).

De acordo com os resultados, foi observado que as populaes das regies Norte e Nordeste exibiram uma tendncia a apresentarem um maior nmero de escamas ventrais e de nmero de manchas em forma de losngulos. Similarmente, esta tendncia se manteve para as mesmas populaes nas variveis morfomtricas correlacionados com o tamanho do corpo (Tabela 5A, B). No foi detectada uma associao entre as condies ambientais e as variveis morfolgicas nos machos.

Figura 3 - Representação gráfica da análise de correspondência canônica mostrando a influência das variáveis ambientais sobre os caracteres de merísticos (A) e morfométricos (B) para as fêmeas de *Crotalus durissus* no Brasil

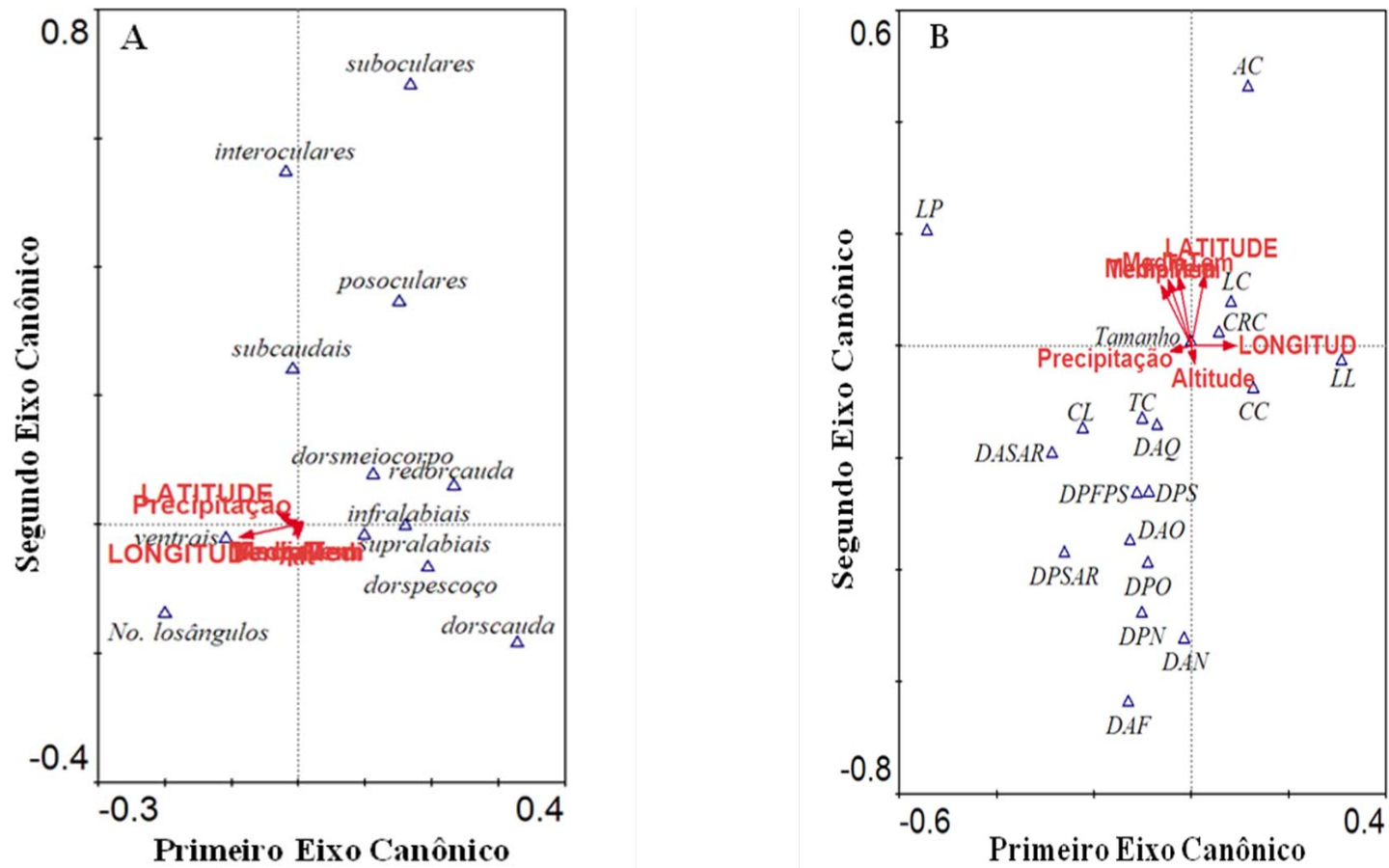


Tabela 5 - Média dos caracteres merísticos: número de escamas ventrais e de losângulos (A) e morfométricos: tamanho do corpo, CRC, LC e LL (B), nas fêmeas e machos das populações do Norte e Nordeste, Sudeste, Centro-Oeste e Sul de *Crotalus durissus* do Brasil. Entre parêntesis o número de indivíduos

A		
Região de Ocorrência	Fêmeas	Machos
Norte e Nordeste		
Escamas ventrais	177,00 (10)	170,86 (34)
Número de losângulos	17,44 (10)	17,45 (34)
Sudeste		
Escamas ventrais	166,14 (95)	162,53 (128)
Número de losângulos	15,99 (94)	14,87 (128)
Centro-Oeste		
Escamas ventrais	159,28 (92)	158,25 (113)
Número de losângulos	15,71 (92)	16,03 (112)
Sul		
Escamas ventrais	168,13 (46)	166,05 (59)
Número de losângulos	15,47 (46)	16,46 (59)
B		
Região de Ocorrência	Fêmeas	Machos
Norte e Nordeste		
Tamanho do corpo	442,98 (10)	391,99 (33)
CRC	1273,10 (10)	1106,52 (33)
LC	55,18 (10)	46,43 (33)
LL	40,38 (10)	35,08 (33)
Sudeste		
Tamanho do corpo	340,95 (95)	348,47 (127)
CRC	983,67 (95)	966,79 (127)
LC	39,57 (95)	39,98 (127)

LL	30,38 (94)	31,70 (126)
Centro-Oeste		
Tamanho do corpo	354,36 (92)	365,08 (113)
CRC	992,99 (92)	1011,72 (113)
LC	41,32 (92)	41,79 (113)
LL	30,63 (92)	31,81 (112)
Sul		
Tamanho do corpo	365,80 (45)	382,97 (59)
CRC	1049,08 (45)	1073,68 (59)
LC	41,23 (45)	42,34 (59)
LL	29,32 (45)	32,10 (59)

2.3 DISCUSSÃO

2.3.1 *Morfologia*

Levando em consideração os aspectos morfológicos investigados, foram discutidos os seguintes parâmetros:

2.3.1.1 Dimorfismo Sexual

O dimorfismo sexual em serpentes está associado, sobretudo, com caracteres de folidose, dimensões corporais, entre outras características morfológicas (THORPE, 1989a,b; KING, 1997; CAMPBELL; LAMAR, 2004). De acordo com os resultados do presente estudo, vários padrões de diferenciação sexual foram identificados através dos caracteres merísticos e morfométricos em *Crotalus durissus* do Brasil. No Capítulo II, este parâmetro foi também investigado (levando em consideração as regiões de estudo).

Os padrões de variação sexual discutidos neste trabalho estão direcionados ao conjunto de modelos exibidos na maioria das fêmeas e machos das serpentes, estabelecendo evidências gerais tanto para a amostra total (Brasil) como para as amostras de cada uma das regiões examinadas. Conforme os padrões visualizados, a discussão geral deste estudo abordará principalmente aspectos ecológicos. Entretanto, a influência filogenética de alguns destes caracteres não deve ser descartada. Para ver detalhes da discussão deste parâmetro remeter-se ao Capítulo II.

2.3.1.2 Caracterização Morfológica e Variação Geográfica

Alguns gêneros de viperídeos apresentam grande variação morfológica em determinados sistemas de caracteres (ERNST, 1992; TOMOVIC; DZUKIC, 2003). Esta variação é representada, principalmente, nos caracteres merísticos, morfométricos e padrões de coloração, sendo associada tanto a fatores históricos como a ambientais

(CAMPBELL; LAMAR, 1989; GREENE, 1997). Embora o emprego de dados contínuos e polimórficos seja evitado por inúmeros autores (WIENS; SERVEDIO, 2000), muitas vezes a variabilidade intrínseca a estes dados, bem como sua frequência de ocorrência em nível inter ou intrapopulacional pode expressar um sinal filogenético relevante (CAMPBELL; LAMAR, 2004).

Várias espécies de cascavéis do gênero *Crotalus*, mantêm este padrão de complexidade morfológica, refletida basicamente na folidose, morfometria e coloração (KLAUBER, 1982). Em *C. horridus* dos Estados Unidos, por exemplo, foram observados padrões de variação morfológica nas regiões Norte e Sul (BROWN; ERNST, 1986), exibindo altos níveis de polimorfismo, principalmente nos caracteres merísticos e de coloração. Os resultados revelaram uma forte sobreposição da coloração em algumas regiões, indicando a existência de áreas comuns de ocorrência entre as populações (ALLSTEADT et al., 2006). Similarmente, o padrão geral de variação geográfica identificado em *C. atrox* é fortemente clinal e a diferenciação de algumas das populações intermediárias, ao longo de sua distribuição, permanece altamente ambígua (SPENCER, 2008).

Estudos de filogeografia em *C. viridis* revelaram que as subespécies tradicionalmente reconhecidas não corresponderam a grupos monofiléticos, sendo necessários novos arranjos taxonômicos para refletir o histórico filogenético destas linhagens (POOK et al., 2000). Em contraste, a ocorrência de caracteres exclusivos observados em *C. viridis*, poderia ser diagnóstica para algumas das populações (FITCH, 1998).

Para a cascavel *C. durissus*, foi observado que as populações do Brasil exibiram pouca segregação por meio das análises multivariadas realizadas a partir de caracteres morfológicos quantitativos (dados merísticos e morfométricos), tanto para fêmeas como para machos. Este resultado corrobora a existência de um grupo morfológicamente complexo, onde o acentuado polimorfismo e sobreposição observada para os caracteres de morfologia externa dificultam a compreensão do relacionamento filogenético e a validade dos táxons aqui reconhecidos (SANTOS; LAPORTA FERREIRA, 1992; WÜSTER et al., 2002). Por outro lado, foi observada uma tendência de diferenciação em duas subespécies, *C. d. cascavella* e *C. d. ruruima*, cuja distribuição é isolada das demais populações.

Neste estudo, é importante salientar que as informações provenientes dos diferentes conjuntos de dados morfológicos, permitiram caracterizar ao menos parte dos grupos

examinados. Esta caracterização sinaliza uma ampla sobreposição nos caracteres morfológicos entre as populações de *C. d. collilineatus* e *C. d. terrificus* e o isolamento geográfico da população de *C. d. cascavella* e *C. d. ruruima*, refletido na discriminação parcial destes grupos. Essas evidências corroboraram parcialmente, a hipótese dos padrões de relacionamento filogenético disponível para a espécie a partir de dados moleculares (WÜSTER et al., 2005a). Contudo, tal tendência deve ser melhor investigada a luz de amostras mais robustas e geograficamente representativas, tanto de *C. d. cascavella* como para *C. d. ruruima*. Por outro lado, a reduzida diferenciação morfológica (este estudo) e genética (QUIJADA-MASCAREÑAS et al., 2007) e a ampla área de simpatria entre *C. d. collilineatus* e *C. d. terrificus* pode indicar que ambas subespécies representam uma única unidade evolutiva a qual possivelmente estaria apresentando variação clinal em alguns atributos morfológicos, os quais ocorreriam em maior frequência em seus limites extremos de distribuição.

Levando em consideração as análises da variação geográfica foi possível evidenciar que, nas fêmeas de *C. durissus*, existe, uma correlação positiva entre as variáveis morfológicas (dados merísticos e morfométricos) e as condições climáticas (longitude, latitude, e temperatura). Esta associação teve uma melhor resolução na população de *C. d. cascavella* e *C. d. ruruima*, sendo identificado um incremento no número de escamas ventrais, assim como um aumento tanto no tamanho do corpo como nas variáveis de forma do comprimento rostro-cloacal (CRC), largura do corpo (LC) e largura dos losângulo (LL) (Figura 3A, B), (Tabela 5A, B).

Ao compararem-se grupos de organismos pertencentes a diferentes ambientes ou habitats, a variabilidade morfológica correlacionada as espécies ou populações sob determinadas pressões ambientais é frequentemente detectada (JARAMILLO, 2000). De forma simplificada, a variabilidade fenotípica pode ser atribuída à inércia filogenética de características herdadas por ancestralidade comum imediata (MITCHELL, 1977; CASTELLANO et al., 1994) ou pode ser diretamente influenciada por parâmetros ambientais (FOX, 1948; FOX et al., 1961; THORPE, 1989a). Levando isso em consideração, a variação geográfica nos caracteres merísticos, pode ocorrer como resposta a diferentes parâmetros ambientais (THORPE et al., 1995), tais como a variação na latitude, elevação, temperatura, umidade, precipitação e sazonalidade (ALLSTEADT et al., 2006).

Experimentalmente, as serpentes exibem um padrão de incremento no número de escamas segmentares quando submetidas a condições de temperatura e umidade elevadas durante a embriogênese, se comparado aos embriões (provenientes de uma mesma ninhada) que se desenvolvem em ambientes com temperatura e umidade reduzida (FOX et al., 1961; OSGOOD, 1978). Neste contexto, flutuações na temperatura e umidade de incubação dos ovos ao longo da embriogênese poderiam acelerar ou retardar a divisão dos somitos (FOX, 1948).

Em populações naturais do hemisfério Norte esta tendência é corroborada em varias espécies. Da mesma forma é detectada uma correlação entre as baixas temperaturas e o decréscimo no número de escamas segmentares em populações distribuídas ao Norte da amplitude de distribuição (PALMER, 1971), enquanto que as médias incrementam gradualmente até as áreas de ocorrência ao Sul (MITCHELL, 1977).

Na região neotropical, não surpreendentemente, o padrão observado é similar ao da região temperada, onde as populações de determinadas espécies que ocorrem em ambientes mas quentes e úmidos (em menores latitudes) apresentam um número maior de escamas segmentares (HOGE et al., 1978; GROBMAN, 1984; PASSOS; FERNANDES, 2009; PASSOS et al., 2010).

No presente estudo, foi observado o incremento no número de escamas ventrais e de manchas em forma de losângulos para os grupos estabelecidos que ocorrem nas regiões Norte e Nordeste. Estas regiões são caracterizadas por apresentar um clima relativamente homogêneo, com temperaturas altas em comparação às outras regiões amostradas. No entanto, a temperatura não foi a variável mais associada a este padrão, no que tange as análises de correspondência canônica (Figura 3A), mas sim a longitude. Aparentemente, não existem fatores causais óbvios que sinalizem a importância relativa desta variável para explicar a variabilidade morfológica observada, considerando tantos dados merísticos como morfométricos. Porém outra possibilidade, não mutuamente excludente, seria que as oscilações nas condições ambientais pretéritas desde a dispersão destas linhagens para a América do Sul durante o Pleistoceno (QUIJADA-MASCAREÑAS; WÜESTER, 2006), possam ser responsáveis pelos padrões de variabilidade observados nestas características (WÜESTER et al., 2005b).

Em contraste, este padrão poderia estar refletindo a existência de uma estruturação histórica na expressão fenotípica e frequência de ocorrência dos caracteres morfológicos a nível populacional. Para América do Sul, Wüster et al. (2005a), indicaram que as

populações brasileiras que compõem o complexo de *C. durissus* (*C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus*, *C. d. ruruima* e *C. d. terrificus*) exibiram forte incongruência entre a variação morfológica e padrões filogeográficos, impossibilitando a sua diferenciação. Neste ponto, o autor considera desnecessária a distinção, sinonimizando *C. d. cascavella* e *C. d. collilineatus* com *C. d. terrificus*.

É importante ressaltar que a existência de uma filogenia robusta, que inclua um número maior de amostras e de localidades de procedência dos grupos a serem examinados, seria uma interessante alternativa para avaliar e discutir estes aspectos, auxiliando o entendimento da evolução dos padrões morfológicos deste complexo grupo.

Por outro lado, diferenças geográficas nas dimensões corporais também podem ocorrer como resposta a fatores climáticos (ASTHON, 2001). Vários autores sugerem que medidas de latitude, temperatura e umidade ou a combinação das mesmas podem ser consideradas como fatores fortemente influentes na variação do tamanho do corpo (JAMES, 1970; BOYCE, 1978). Neste contexto, o tamanho corporal é uma das características que comumente expressa variabilidade nos organismos (MAYR, 1963) e frequentemente a relação entre a sua variação e os gradientes ambientais pode ser compreendida abrangendo o princípio da regra de Bergmann (ASTHON, 2001). Esta regra pressupõe que espécies endotérmicas são geralmente maiores em ambientes mais frios do que em quentes (MAYR, 1956), indicando que em vários casos a latitude e temperatura estão correlacionadas a esta condição (ASTHON et al., 2000). Apesar do seu escopo original, a regra de Bergmann também foi utilizada para descrever padrões de variação do tamanho do corpo em organismos ectotérmicos (ATKINSON, 1994), sendo que, a maior parte dos grandes grupos de Squamata, apresentam uma relação inversa de acordo com este conceito, atingindo tamanhos pequenos em ambientes mais frios (COWLES, 1945).

Nas cascavéis, *C. horridus* e *C. viridis*, foi observado que parâmetros climáticos de latitude e elevação, aparentemente, podem afetar o crescimento anual através das diferenças no regime térmico e atividade sazonal, resultando em um decréscimo no tamanho do corpo principalmente em virtude da latitude (DILLER; WALLACE, 2002; MARTIN, 2002).

Os padrões de variação do tamanho do corpo em *C. viridis*, também têm indicado que populações que ocorrem em regiões ocidentais exibiram um tamanho de corpo menor em ambientes mais frios e sazonais. De modo inverso, indivíduos de populações orientais, foram maiores em áreas mais frias e sazonais, sendo esta evidência associada à taxa de

mortalidade entre as populações (ASTHON, 2001). Os padrões de variação geográfica na diferença no tamanho do corpo podem estar associados à combinação dos efeitos expressados na pressão da predação e no período prolongado da hibernação (FITCH; GLADING, 1947). Similarmente, esta variação pode estar relacionada a aspectos associados à competição, termorregulação e disponibilidade de alimento (LYDSEY, 1966; ASTHON et al., 2000), indicando que aparentemente a variação no tamanho das presas disponíveis poderia contribuir significativamente com as variações no tamanho do corpo dos predadores (FORSMAN, 1991).

Em resumo, a variação do tamanho provavelmente é o resultado de um somatório da influência de fatores ecológicos, fisiológicos e genéticos (MADSEN et al., 1993; JARAMILLO; DUJARDIN, 2002; SHINE et al., 2002) e a decomposição e compreensão dos mesmos é complexa e sujeita a flutuações espaço-temporais, sobretudo em nível populacional (KING, 1997). O crescimento é frequentemente considerado como a causa fisiológica principal e mais frequente que afeta o tamanho, entretanto a influência de uma divergência genética seja por processos de diferenciação geográfica ou de compatibilidade reprodutiva, pode influenciar as variações observadas nesta característica morfológica (KLINGENBERG, 1996; JARAMILLO, 2000).

De acordo com os princípios básicos da morfometria multivariada, a separação da variação morfométrica em tamanho e forma, pode ser estudada por meio das análises multivariadas, permitindo extrair a partir de matrizes de distâncias, informação sobre a variação morfológica dos organismos (e.g., HOYOS et al., 2003). Neste contexto, a forma estaria representada pela variação métrica residual depois de remover a influência da alometria de crescimento, sendo explicada principalmente pelas causas de origem genética (DUJARDIN; 2001).

Nas populações de *C. durissus* do Brasil, a variável de tamanho foi influenciada pela longitude, latitude e temperatura atingindo maiores valores na população do Norte e Nordeste. Esta evidência estaria corroborando a relação inversa da regra de Bergmann, onde as populações que estão exibindo tamanhos maiores ocorrem em regiões com climas mais quentes e homogêneos. As diferenças nas variáveis de forma, tais como o comprimento rostro-cloacal (CRC), largura do corpo (LC) e largura do losângulo (LL), estariam indicando provavelmente que, o crescimento (refletido no tamanho), não conseguiu explicar por si só toda a variação métrica esperada, porém causas micro-evolutivas (seleção natural, fluxo gênico, entre outras), poderiam ser consideradas como

fatores responsáveis pelas diferenças observadas nestas variáveis (KLINGENBERG; ZIMMERMANN, 1992; JARAMILLO; DUJARDIN, 2002).

Neste presente estudo foi possível evidenciar tendências nas variações morfológicas analisadas, sendo o crescimento possivelmente influenciado por um efeito ambiental. Embora a inércia filogenética do tamanho do corpo não tenha sido investigada para as populações brasileiras de *C. durissus*, este eventual fator causal não pode ser descartado.

Em termos gerais, com respeito a variabilidade morfológica observada nas populações de *C. durissus* brasileiras, é possível indicar que a distinção dos táxons atualmente reconhecidos permanece complexa e que, muito provavelmente, a taxonomia vigente não é condizente com a história evolutiva do grupo. Ainda assim, a segregação parcial de algumas das subespécies, tais como, *C. d. cascavella* e *C. d. ruruima*, sugere que, eventualmente, seria possível que estas populações geograficamente isoladas das demais subespécies possam representar linhagens independentes. Contudo, somente por meio de uma amostragem geograficamente representativa destes táxons, incluindo áreas ecotonais, poderia permitir que testássemos efetivamente a validade destas subespécies em relação aos demais táxons que ocorrem em regiões meridionais da América do Sul. Levando em consideração este aspecto, a adição das outras subespécies brasileiras tais como, *C. d. marajoensis* e *C. d. trigonicus*, nas quais tanto os parâmetros morfológicos quanto os ecológicos são até agora pouco conhecidos e estudados, seria imprescindível.

De acordo com os padrões observados na análise de variação geográfica, os caracteres estudados estariam refletindo divergências morfológicas não só na variável de tamanho do corpo como também nas variáveis de forma. No entanto, a relação entre o tamanho e a forma deve ser melhor explorada a partir de técnicas morfométricas mais avançadas, baseadas principalmente na geometria das estruturas biológicas (ROHLF; MARCUS, 1993; ALBERTSON; KOCHER, 2001; MONTEIRO et al., 2002).

Além disso, e, sobretudo, análises filogeográficas geograficamente representativas, que recuperem ao menos parte da história evolutiva do grupo são necessárias. Desta forma, seria possível compreender os principais mecanismos responsáveis pela complexa expressão morfológica e assim auxiliar a entendermos o processo de ocupação e evolução do complexo de *C. durissus*.

**Capítulo II: Reprodução e dieta das populações das cascavéis
(Viperidae, *Crotalus durissus*) no Brasil**

RESUMO

A variação nos padrões de história de vida dos organismos pode ocorrer como resposta às condições ambientais, como também podem depender de processos históricos. A reprodução e dieta são consideradas aspectos principais no estudo da história natural das serpentes. Poucas espécies de serpentes têm sido estudadas adequadamente para determinar a existência de variação geográfica associada aos parâmetros reprodutivos e dieta. As serpentes do gênero *Crotalus* são consideradas um bom modelo para estudos relacionados à ecologia devido à sua ampla distribuição que abrange diversos tipos de habitats. A cascavel *C. durissus* está restrita a América do Sul. No Brasil ocorre em todos os estados, exceto no Acre e Espírito Santo. São reconhecidas algumas populações isoladas na Floresta Amazônica. Algumas das suas populações exibem considerável variação ecológica em termos da biologia reprodutiva e dieta, sendo que populações adjacentes podem diferir drasticamente uma das outras. De um modo geral, são escassos os estudos com esta espécie no Brasil, requerendo estudos a esse respeito. De acordo com os resultados, foi evidenciada a existência de dimorfismo sexual, onde os machos exibiram comprimentos rostro-cloacais maiores que as fêmeas pelo menos em metade das regiões amostradas. Não foi detectada uma associação entre as condições ambientais e o tamanho de ninhada. O ciclo reprodutivo das fêmeas é bem conservador, refletindo um padrão bienal e sazonal. Com relação aos machos e de acordo com os dados histológicos, o ciclo espermatogênico também está exibindo um padrão sazonal, apresentando variações ao longo do ano entre as populações. Os eventos reprodutivos sugerem que em quase todas as regiões, a estocagem de esperma nas fêmeas possivelmente está coincidindo com a vitelogênese secundária no outono, seguida do período de gestação (4 a 5 meses e parturição no final do verão e início do outono). Dessa forma a presença de filhotes nesta época do ano, corroboraria os nossos resultados. A dieta foi constituída principalmente por roedores, hábito possivelmente associado à abundância e disponibilidade desta presa ao longo do ano. No entanto, apesar da baixa frequência de lagartos, este item pode ser também importante na composição da dieta de *C. durissus* do Brasil.

Palavras-chave: Dimorfismo sexual. Ciclo reprodutivo. Hábito alimentar. Cascavéis.
Crotalus durissus.

ABSTRACT

Variations in life history attributes are usually associated with environmental gradients as well as with historical or phylogenetic constraints. Reproduction and diet are one of the best-studied aspects of snake life histories. A few species of snakes have been studied adequately to determine an existence of geographical variation of the reproduction and diet. Rattlesnakes (*Crotalus*) are considered a good model for studies related to ecology, due to their wide distribution that include several habitat types. The rattlesnake, *Crotalus durissus* is restricted to South America. In Brazil, is present throughout the country, except in the states of Acre and Espírito Santo. In addition, there are isolated populations in open areas in Amazonia, in the Amazonian savannas in the states of Amazonas, Roraima, Pará and Amapá. Some populations of *C. durissus* show considerable variation in the reproduction and diet composition even with neighboring populations differing drastically from each other. Generally, there has been little research conducted on *C. durissus* in Brazil needing urgent investigation to this respect. According to the results, which demonstrated the existence of sexual dimorphism where males exhibited snout-vent lengths larger than females in at least half of the regions. We did not detect an association between environmental conditions and litter size. The reproductive cycle of females is extremely conservative, reflecting a biennial seasonal pattern. In males according to the histological data, the spermatogenic cycle also shows a seasonal pattern, showed variations throughout the year between populations. Reproductive events suggest that in almost all regions, sperm storage in females is possibly coinciding with the secondary vitellogenesis in autumn, followed by the gestation period (4-5 months and parturition in late summer and early autumn). Thus, the presence of newborns after this season confirms our results. The diet was mainly composed of rodents, habit related to the abundance and availability of this prey. Not yet, despite the low frequency of lizards, this item can be important in the diet composition of *C. durissus* from Brazil.

Keywords: Sexual dimorphism. Reproductive cycle. Diet composition. Rattlesnakes.
Crotalus durissus.

3 INTRODUÇÃO

As variações nos padrões de história de vida nos organismos podem ocorrer como resposta às condições ambientais, como também podem depender de processos históricos (BROWN; GIBSON, 1983). A variabilidade em aspectos da biologia dos Squamata é bem conhecida para várias espécies, principalmente lagartos (DUNHAM, 1982; TINKLE; DUNHAM, 1986), mas de uma maneira geral, é pouco conhecida em espécies de serpentes (BEAUPRE, 1995).

De acordo com Seigel e Ford (1987) a reprodução é um dos principais aspectos no estudo da história de vida das serpentes, sendo frequentemente influenciada por parâmetros climáticos (GIRONS, 1982; KLAUBER, 1982; VITT, 1983).

Em crotalíneos, populações da cascavel *Crotalus viridis oreganus* apresentam uma relação entre a fecundidade e a variação nas condições climáticas, onde fêmeas que vivem em latitudes altas apresentaram um menor tamanho da ninhada assim como ciclos reprodutivos prolongados (DILLER; WALLACE, 1984; DILLER; WALLACE, 2002).

De maneira similar, o ciclo reprodutivo de *C. atrox* geralmente não é anual e ocorre de modo semelhante ao de outras cascavéis (TAYLOR, 2005). Em *C. horridus*, a variação temporal, principalmente em baixas temperaturas, podem determinar as características de um ciclo reprodutivo bienal, trienal ou até quadrienal (MARTIN, 1993).

Em *C. durissus* e em populações de *Bothrops asper* da Costa Rica, existe uma forte relação entre a variação sazonal da temperatura e precipitação e o ciclo reprodutivo. Assim, o acasalamento ocorre durante a estação seca, enquanto que o nascimento dos neonatos ocorre ao longo da estação chuvosa (SOLÓRZANO; CERDAS, 1988, 1989). Da mesma forma, em *Bothrops pubescens*, foi observada uma relação similar, levando em consideração a variação climática da temperatura e umidade do ar, sendo observados poucos indivíduos ativos ao longo dos meses mais frios (HARTMANN et al., 2004).

Por outro lado, a dieta é outro fator que influencia a história natural das serpentes.

Em *C. viridis*, por exemplo, o estado nutricional poderia estar condicionando a frequência reprodutiva das fêmeas (ALDRIDGE, 1979), sendo sugerido este parâmetro, como o principal fator regulador do ciclo reprodutivo (DILLER; WALLACE, 1984). Além disso, o período de nascimentos dos filhotes em *C. willardi* pode estar coincidindo com o incremento sazonal associado à disponibilidade de alimento (HOLYCROSS; GOLDBERG, 2001). Esta

evidência tem sido também observada em serpentes tropicais, onde o número de neonatos poderia ocorrer sincronicamente dependendo da disponibilidade de presas (ANDRADE et al., 1996; GREENE, 1997; MARTINS; OLIVEIRA, 1998). No entanto, a associação entre a disponibilidade de recursos alimentares e periodicidade reprodutiva ainda é bem especulativa (VALDUJO et al., 2002).

Em diversas espécies de crotalíneos, a variação ontogenética na dieta tem sido evidenciada (CAMPBELL; LAMAR, 2004). Por exemplo, a variação de presas ectotérmicas para endotérmicas é comum em serpentes do gênero *Bothrops* (MARTINS et al., 2002), como é o caso de *B. neuwiedi*, *B. moojeni* e *B. pubescens*, onde indivíduos jovens se alimentam de lagartos e anfíbios enquanto que os adultos consomem principalmente aves e mamíferos (VALDUJO et al., 2002; NOGUEIRA et al., 2003; HARTMANN et al., 2005). No geral, a variação na composição da dieta com a ontogenia, pode estar relacionada a diferenças tanto no tamanho como na abundância das presas disponíveis de acordo com as variações ambientais associadas aos diferentes tipos de habitats (KEPHART; ARNOLD, 1982; WALLACE; DILLER, 1990).

De forma geral, as serpentes do gênero *Crotalus* são consideradas um bom modelo para estudos relacionados à ecologia e variação geográfica devido principalmente à sua ampla distribuição que abrange diversos tipos de ambientes (BEAUPRE et al., 1998; PLACE; ABRAMSON, 2004). O gênero é originado na América do Norte, distribuindo-se também na América Central e do Sul (ECHEVERRYGARAY et al., 2000). São conhecidas atualmente 35 espécies, sendo que a maior diversidade está no México e nos Estados Unidos (UETZ et al., 2012).

Em termos reprodutivos, as cascavéis, como várias espécies de serpentes, exibem uma correlação entre o tamanho do corpo e o número de ninhada, onde espécies de pequeno porte exibem um menor tamanho de ninhada (FICH, 1985; BEAUPRE, 1995; HOLYCROSS; GOLDBERG, 2001) quando comparadas com espécies que apresentam um tamanho de corpo maior, exibindo números de ninhadas maiores (DILLER; WALLACE, 1984; FITCH, 1985).

De acordo com Aldridge e Duvall (2002), os padrões dos sistemas de acasalamento nas cascavéis da América do Norte, indicam um padrão sazonal. Em *C. mitchellii* e *C. ruber*, o acasalamento ocorre na primavera, enquanto que em *C. adamanteus*, *C. horridus* (populações do leste), *C. molossus* e *C. willardi* acontece no verão. Em *C. atrox*, *C. cerastes*, *C. horridus* (populações do oeste), já foram registrados acasalamentos nas duas estações.

Em termos da alimentação, a grande maioria das cascavéis exibe variação ontogenética na composição da dieta, onde algumas espécies se alimentam basicamente de presas ectotérmicas (lagartos) quando jovens e de endotérmicas (aves e mamíferos) quando adultas (KLAUBER, 1982).

A variação intra e interespecífica na dieta também tem sido registrada em cascavéis. Em *C. viridis oregonus* foi detectada uma dieta mais diversa nas populações da Califórnia que da Columbia Britânica, principalmente pela maior importância de presas ectotérmicas (MACARTNEY, 1989). Da mesma forma, foram detectadas diferenças na composição da dieta entre duas populações de *C. lepidus* no Big Bend National Park, Texas (BEAUPRE, 1995). Indivíduos adultos de *C. enyo* do Sul da Califórnia, *C. horridus* de várias regiões dos Estados Unidos e *C. viridis* do Sudeste de Idaho, se alimentam principalmente de aves e mamíferos (DILLER; WALLACE, 1996; TAYLOR, 2001; CLARK, 2002), enquanto *C. vegrandis* da Venezuela, *C. pricei* e *C. lepidus* de algumas regiões do México e Estados Unidos, os artrópodes e répteis são os itens mais frequentemente consumidos por estas cascavéis (PÍFANO; RODRIGUEZ-ACOSTA, 1996; HOLYCROSS et al., 2002; PRIVAL et al., 2002).

A cascavel *C. durissus* esta restrita a América do Sul (CAMPBELL; LAMAR, 2004), distribuindo-se descontinuamente (WÜSTER et al., 2005) da Colômbia até a Argentina (VANZOLINI et al., 1980). No Brasil, *C. durissus* ocorre em todos os estados, exceto no Acre e Espírito Santo. Campbell e Lamar (1989) identificaram algumas populações isoladas na Floresta Amazônica nos estados do Amazonas, Roraima, Pará e Amapá.

Algumas populações de *C. durissus* apresentam consideráveis variações associadas ao tamanho de ninhada (CAMPBELL; LAMAR, 2004). Estudos de biologia reprodutiva baseados nesse parâmetro registraram que *C. durissus* do México, exibiu tamanho de ninhadas de 10-47 (FITCH, 1985) e da Costa Rica de 23 (NORMAN, 1994). Para o Brasil, na região da Caatinga, já foram observados tamanhos de ninhadas de 21-31 (VANZOLINI et al., 1980). Na região do Sul de 10-15 (NORMAN, 1994) e no Sudeste de 12 (ALMEIDA-SANTOS, 2005). No bioma do Cerrado foram registrados tamanhos de ninhadas variando de 4-20 (HOYOS, 2006).

Vários trabalhos de reprodução em cascavéis do Sudeste brasileiro sugerem que em *C. durissus* o ciclo reprodutivo é bienal (GARCIA DE LANGLADA, 1972; SALOMÃO et al., 1995; SALOMÃO; ALMEIDA-SANTOS, 2002; ALMEIDA-SANTOS et al., 2004). De

maneira similar, esta evidência é compatível ao observado em *C. durissus* do Cerrado, que exibe um ciclo reprodutivo provavelmente bienal (HOYOS, 2006).

A dieta do grupo é caracterizada por uma extrema especialização em presas endotérmicas, padrão associado a uma característica ancestral do grupo (CLARK, 2002).

Estudos da composição da dieta no Brasil, com populações do Sudeste, indicaram que roedores e pequenos marsupiais foram às principais presas ingeridas pelas cascavéis para esta região (SANT'ANNA; ABE, 2007), entretanto, aves (VANZOLINI et al., 1980) e lagartos principalmente teiúdeos (SANTOS; GERMANO 1996), podem ser considerados como itens alimentares importantes da dieta de *C. durissus*.

De modo geral, são escassos os estudos com esta espécie sendo que algumas análises de dados ou amostras são consideradas inadequadas, requerendo estudos adicionais (VANZOLINI; CALLEFO 2002a,b).

O objetivo deste trabalho é caracterizar as populações de *Crotalus durissus* do Brasil, estudando parâmetros de dimorfismo sexual, reprodução e dieta, investigando a existência de variação geográfica e ainda a influência relativa das condições ambientais sobre alguns desses parâmetros ecológicos.

3.1 MATERIAIS E MÉTODOS

Neste estudo foi examinado um total de total de 870 espécimes de *Crotalus durissus*, dos quais 598 indivíduos (sexualmente maduros), identificados como 260 fêmeas e 338 machos foram incluídos nas análises. O número restante de indivíduos correspondeu a filhotes e jovens.

Os exemplares são provenientes de diferentes biomas brasileiros, tais como enclaves de Savana na Amazônia, Cerrado, Caatinga, Mata Atlântica e Pampas (Apêndice A). Os exemplares examinados se encontram depositados nas seguintes coleções herpetológicas: Instituto Butantã (IBSP), São Paulo SP, Universidade de Brasília (CHUNB), Brasília DF, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Porto Alegre RS, Museu Nacional (MNRJ), Rio de Janeiro RJ, Museu Paraense Emilio Goeldi (MPEG), Belém do Pará PA, Museu de Zoologia da Universidade Federal de Viçosa (MZUFV), Viçosa MG,

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) São Paulo SP e Faculdades Integradas do Tapajós (LPHA), Santarém PA.

De cada localidade amostral foram obtidos os seguintes parâmetros climáticos: longitude, latitude, altitude média, temperatura média anual, média anual das temperaturas máxima e mínima e precipitação média anual.

3.1.1 *Região de estudo (predominância de biomas)*

A área de estudo, foi dividida em cinco regiões, levando em consideração a predominância de bioma de cada região.

A região Norte é caracterizada pela predominância de Floresta Ombrófila Densa (Amazônia), a qual representa cerca de 4.200.000 km². O clima é considerado relativamente homogêneo, com precipitações anuais de 1600 a 3600 mm e temperatura média anual de 24 a 27 °C (AB'SABER, 2003). Predomina vegetação não uniforme de terra firme, várzea, savana, campinas e áreas abertas com pedras (VOGT et al., 2001).

Após a Amazônia, o Cerrado destaca-se como o segundo bioma em extensão do território brasileiro (DE GOUVEIA et al., 2005), característico da região Centro-Oeste. O bioma cobre cerca de 1.500.000 km², o que representa aproximadamente o 18% do território (FERRI, 1977). O clima da região é marcadamente sazonal, recebendo anualmente cerca de 1.500 a 2.000 mm de precipitação, praticamente restrita ao período de Outubro a Abril. A temperatura média anual fica em torno de 20 a 22 °C (NIMER, 1989). Apresenta uma fisionomia vegetal com predominância de espécies arbóreas e savânicas (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 2002).

A Caatinga, bioma que predomina na região Nordeste, se estende num espaço geográfico de 720.000 km², a precipitação média anual varia entre 268 a 800 mm, apresentado uma temperatura média anual de 25 a 29 °C. No ritmo sazonal, predominam chuvas de verão e estiagem prolongada de inverno. Prevalcem árvores e arbustos de folhas miúdas e múltiplos espinhos entremeados por cactáceas (AB'SABER, 2003).

O bioma da Mata Atlântica, característica do Sudeste, inclui Floresta Ombrófila Densa, estacional semi-decidual além das matas da restinga (MARQUES et al., 2001). Em virtude da complexidade do clima da região, ver detalhes em Veloso et al. (1991).

Por último o clima das Pampas é temperado úmido, de altitude, na região Sul. A vegetação é baixa e relativamente descontínua com pinhais altos com prados e bosques de araucárias (AB'SABER, 2003).

Em geral, as regiões tropicais não apresentam estações marcadas como as regiões temperadas. As áreas tropicais são condicionadas por duas estações, uma seca geralmente fria e uma chuvosa frequentemente quente. No entanto, para facilitar a comparação dos resultados com serpentes de regiões temperadas, foram consideradas as quatro estações que caracterizam as regiões temperadas (MARQUES et al., 2006).

3.1.2 *Dimorfismo Sexual*

De cada indivíduo foram registradas diversas contagens de escamas, tais como: número de escamas dorsais em fileira transversal (no pescoço, meio do corpo, perto da cauda e ao redor da cauda), ventrais (da primeira ventral mais larga que comprida até a placa cloacal), subcaudais (da primeira depois da cloacal até o início do chocalho), pós-oculares (na borda posterior do olho), interoculares (entre as escamas supraoculares), suboculares (na borda inferior do olho), supralabiais (da primeira depois da rostral até a comissura da boca), infralabiais (da primeira após a sinfisa até a comissura da boca) e número total de losângulos dorsais.

Com relação aos caracteres morfométricos, foram tomadas diversas medidas do corpo tais como: comprimento rostro-cloacal (CRC), comprimento do losângulo mediano entre a cabeça e a cloaca, em número par de losângulos, o mais anterior do par mediano (CL), largura do losângulo mediano a partir do primeiro após da cabeça até a cloaca, em número par de losângulos, o mais anterior do par mediano (LL), largura do corpo na porção mediana do corpo (LC), altura do corpo na porção mediana do corpo (AC), comprimento da cauda, comprimento da primeira escama após a cloacal até o início do chocalho (CC) e da listra paravertebral (LP). Também foram registradas diferentes medidas da cabeça (Anexo A). Todas as medidas foram tomadas com um paquímetro digital Mitutoyo® (0.01mm), exceto o comprimento rostro-cloacal (CRC) que foi medido com uma régua de aço de 100 cm de escala dimensional.

Antes das análises estatísticas foi testada a normalidade e homoscedasticidade dos dados por meio dos testes de Kolmogorov-Smirnov e Levene respectivamente, sendo excluídos aqueles que violaram as premissas dos testes.

Para separar a variação morfométrica entre tamanho e forma, o tamanho do corpo foi definido como uma variável isométrica, como escores de um vetor isométrico, com valores de $p^{-0.5}$, onde p é o número de variáveis (JOLICOEUR, 1963). Os escores do vetor foram obtidos pela multiplicação da matriz $n \times p$ dos dados, onde n é o número de observações pelo vetor isométrico $p \times 1$ (ROHLF; BOOKSTEIN, 1987).

Para remover o efeito do tamanho do corpo sobre as variáveis examinadas, foram realizadas análises de covariância (ANCOVA) entre a variável de tamanho e cada uma das variáveis estudadas.

O Índice de Dimorfismo Sexual (SSD) foi calculado como $1 - (\text{média do sexo com maior comprimento rostro-cloacal} / \text{média do sexo com menor comprimento rostro-cloacal})$ de acordo com Shine (1994). Valores positivos do SSD indicam fêmeas maiores que machos e valores negativos representam machos maiores que fêmeas (SHINE, 1994).

O comprimento rostro- cloacal máximo registrado para os filhotes foi em torno de 400 milímetros conforme ao observado por Almeida-Santos (comunicação pessoal)¹, estudando populações das cascavéis do Sudeste do Brasil.

3.1.3 Reprodução

Foram avaliados diferentes aspectos da anatomia macro e microscópica do sistema reprodutor feminino e masculino.

3.1.3.1 Anatomia Macroscópica

O sexo dos indivíduos foi determinado por dissecação e exame direto das gônadas. A condição reprodutiva foi estabelecida nas fêmeas pela presença e número de folículos vitelogênicos (vitelogênese secundária) nos ovários e de embriões nos ovidutos. No caso de ser observada uma baixa frequência de ovos nos ovidutos, a fecundidade foi inferida pela

¹ informação fornecida por Almeida-Santos em São Paulo, 2011.

quantidade de folículos vitelogênicos de dimensões aumentadas acima de 12 mm nos ovários, conforme observado por Almeida-Santos e Orsi (2002), o que resultaria numa estimativa do potencial de fecundidade.

A contração da musculatura uterina (UMT) foi examinada para determinar a presença de estocagem de esperma de acordo com Almeida-Santos e Orsi (2002) e Yamanouye et al. (2004). A condição pós-parto foi analisada pela presença de corpos lúteos no ovário. No oviduto, à aparência relaxada e flácida foi considerada como um importante indicativo para a detecção de nascimentos prévios. O ciclo folicular foi representado pela distribuição dos tamanhos de folículos ovarianos e presença de embriões nos ovidutos ao longo do ano.

Nos machos o estado reprodutivo foi detectado pelo comprimento e largura (volume) e turgidez dos testículos e pela cor opaca e grau convoluto dos ductos deferentes (SHINE, 1977a, b), bem como pelo maior diâmetro distal do ducto (ALMEIDA-SANTOS et al., 2004). O volume de cada testículo foi estimado pela fórmula do elipsóide apresentada abaixo. O comprimento rostro-cloacal do menor indivíduo reprodutivamente maduro de cada sexo foi considerado como o corte para maturidade sexual. Foi investigado o padrão do ciclo reprodutivo (distribuição mensal dos indivíduos de cada sexo de acordo com a sua condição reprodutiva).

$$V = \left(\frac{4}{3}\right)\pi\left(\frac{w}{2}\right)^2\left(\frac{l}{2}\right),$$

O padrão de atividade de indivíduos machos, fêmeas e filhotes foi estudado de acordo com o método proposto por Marques et al. (2001).

3.1.3.2 Anatomia Microscópica

Visando identificar mudanças morfofisiológicas, foram coletadas trinta e cinco amostras da região posterior uterina e cinquenta e quatro amostras de testículos e ductos deferentes (região distal) de *Crotalus durissus* em diferentes estações do ano (verão, outono, inverno e primavera). O material foi processado pela parafina e corado com Hematoxilina/Eosina respectivamente. Após confecção das lâminas, as mesmas foram fotografadas com auxílio do programa Image-Pro Express Olympus®. A principal finalidade

dos cortes foi detectar a presença de esperma e estruturas de estocagem de esperma no trato reprodutor feminino e masculino.

3.1.4 *Dieta*

Os estômagos foram dissecados e seu conteúdo analisado, sendo as presas identificadas até a menor categoria taxonômica possível. Foi calculada a porcentagem de ocorrência de cada categoria de presa. O conteúdo intestinal foi determinado levando em consideração a presença de pelos ou outro tipo de alimento no intestino.

Foi investigada a influência do sexo, ontogenia e condição reprodutiva sobre a composição da dieta.

3.1.5 *Variação Geográfica*

Foram calculadas as médias dos indivíduos por localidade para cada uma das variáveis examinadas, investigando a associação entre as condições ambientais (longitude, latitude, altitude média, média de temperatura anual, médias máxima e mínima anuais de temperaturas e a média de precipitação anual) e de parâmetros reprodutivos (tamanho de ninhada), para as populações de *C. durissus* do Brasil. Ver detalhes da Análise de Correspondência Canônica (CCA), no capítulo I.

3.1.6 *Análises Estatísticas*

Para quantificar as diferenças em termos do dimorfismo sexual foram realizadas análises univariadas de variância e covariância (ANOVA e ANCOVA) e multivariadas (MANOVA e MANCOVA). As inferências estatísticas, uni e multivariadas foram realizadas no programa STATISTICA v. 7 (STATSOFT, 1996). As variáveis climáticas foram obtidas a

partir das coordenadas de cada localidade mediante o programa DIVA-GIS v. 7.1.7.2. (HIJMANS, 2010).

A análise de Correspondência Canônica (CCA) foi efetuada para a detecção da associação entre os parâmetros climáticos e a variável reprodutiva do tamanho de ninhada por meio do programa CANOCO v. 4.5. As análises foram conduzidas adotando um nível de significância de 5% para rejeitar as hipóteses nulas.

3.2 RESULTADOS

Em termos do dimorfismo sexual, os resultados indicaram diferenças morfológicas entre os caracteres merísticos e morfométricos.

3.2.1 *Dimorfismo Sexual*

3.2.1.1 Caracteres Merísticos

Considerando o número limitado de amostras para as regiões Norte e Nordeste, as duas regiões foram estudadas conjuntamente.

Foram detectadas diferenças significativas nas variáveis de foliose entre as fêmeas e machos tomadas simultaneamente ($W = 0,55$; $p < 0,01$; $n = 205$); ($W = 0,64$; $p < 0,01$; $n = 351$); ($W = 0,41$; $p < 0,01$; $n = 105$); ($W = 0,52$; $p < 0,03$; $n = 44$) nas regiões Centro-Oeste, Sudeste, Sul, Norte e Nordeste respectivamente.

Para as populações do Centro-Oeste, Sudeste, Sul, Norte e Nordeste, as análises univariadas detectaram diferenças significativas nos seguintes caracteres de foliose:

No Centro-Oeste, houve um número maior de escamas dorsais no pescoço nas fêmeas ($F = 5,20$; $p < 0,03$; $n = 205$) e número maior de subcaudais ($F = 123,92$; $p < 0,01$; $n = 205$) e ao redor da cauda nos machos ($F = 15,30$; $p < 0,01$; $n = 205$).

Na região Sudeste, as fêmeas exibiram um maior número de escamas ventrais ($F = 6,12$; $p < 0,02$; $n = 351$) e de losângulos ($F = 7,54$; $p < 0,01$; $n = 346$) enquanto que os machos

um maior número de escamas subcaudais ($F = 83,59; p < 0,01; n = 351$), ao redor da cauda ($F = 17,86; p < 0,01; n = 351$) e pós-oculares ($F = 4,68; p < 0,03; n = 351$)

As análises no Sul registraram diferenças, sendo maior o número de escamas ventrais no grupo das fêmeas ($F = 7,85; p < 0,01; n = 105$) e maior o número de dorsais no meio do corpo ($F = 5,61; p < 0,01; n = 105$), subcaudais ($F = 87,38; p < 0,01; n = 104$), ao redor da cauda ($F = 16,28; p < 0,01; n = 105$) e número de losângulos ($F = 3,97; p < 0,04; n = 104$) nos machos.

Nas regiões Norte e Nordeste, as fêmeas apresentaram um número maior de ventrais ($F = 6,76; p < 0,01; n = 44$) e os machos de escamas dorsais perto da cauda ($F = 4,89; p < 0,03; n = 44$)

3.2.1.2 Caracteres Morfométricos

Foi detectada diferença significativa entre os sexos no tamanho do corpo ($F = 7,01; p < 0,01; n = 205$); ($F = 6,43; p = 0,01; n = 169$), assim como foram encontradas diferenças significativas nas variáveis de forma, tomadas simultaneamente ($W = 0,35; p < 0,01; n = 205$), ($W = 0,39; p < 0,01; n = 169$) nas populações do Centro- Oeste e do Sul respectivamente.

Por outro lado, não foi registrada diferença significativa entre os sexos no tamanho do corpo para a região Sudeste, Norte e Nordeste. Entretanto, foram encontradas diferenças significativas nas variáveis de forma tomadas simultaneamente ($W = 0,37; p < 0,01; n = 222$) só para as populações do Sudeste.

As análises univariadas de covariância registraram diferenças significativas nas variáveis morfométricas. Para a região Centro-Oeste, os machos exibiram maiores CRC ($F = 5,29; p < 0,02; n = 205$) e CC ($F = 186,33; p < 0,01; n = 205$), em quanto que as fêmeas apresentaram maior DASAR ($F = 6,09; p < 0,01; n = 204$). O índice de dimorfismo sexual (IDS) calculado para esta região foi -0,02.

No Sudeste, as fêmeas exibiram maior CRC ($F = 61,01; p < 0,01; n = 222$), enquanto que os machos exibiram maior AC ($F = 5,09; p < 0,02; n = 222$), CC ($F = 308,63; p < 0,01; n = 222$) e LP ($F = 8,74; p < 0,01; n = 221$). O índice de dimorfismo sexual (IDS) para o Sudeste foi -0,01.

Nas populações do Sul, os machos apresentaram maiores CRC ($F = 30,82$; $p < 0,01$; $n = 163$), CL ($F = 4,16$; $p < 0,04$; $n = 161$) e CC ($F = 115,20$; $p < 0,01$; $n = 162$). O índice de dimorfismo sexual (DFS) calculado para esta região foi $-0,01$.

No Norte e Nordeste, a análise univariada de covariância registrou diferenças significativas com fêmeas exibindo maior DASAR ($F = 7,05$; $p < 0,01$; $n = 41$) e machos maior CC ($F = 13,36$; $p < 0,01$; $n = 40$). O índice de dimorfismo sexual (DFS) foi $-0,05$.

3.2.2 Reprodução

Foram avaliados diferentes aspectos da anatomia macro e microscópica nos diversos parâmetros reprodutivos em fêmeas e machos.

3.2.2.1 Anatomia Macroscópica

3.2.2.1.1 Maturidade Sexual e Tamanho de Ninhada

O tamanho da ninhada para cada região de estudo, foi estimado com base na contagem de folículos em vitelogênese secundária e embriões, indicados na tabela 6.

Para a região Centro-Oeste (domínio do bioma do Cerrado), o menor macho reprodutivo mediu 783 mm e a menor fêmea reprodutiva mediu 785 mm (Figura 4A). O tamanho da ninhada estimado foi (amplitude 5-20; $n = 11$).

Na região Sudeste (domínio do bioma da Mata Atlântica), foi observado que o menor macho reprodutivo mediu 673 mm enquanto que a menor fêmea reprodutiva mediu 806 mm (Figura 4B). O tamanho de ninhada para esta região foi (amplitude 6-12; $n = 11$).

No Sul (domínio do bioma das Pampas), o menor macho reprodutivo mediu 797 mm enquanto que a menor fêmea reprodutiva mediu 745 mm (Figura 4C). O tamanho de ninhada indicado foi (amplitude 5-14; $n = 6$).

Para a região Norte e Nordeste (domínio dos biomas Floresta Amazônica e Caatinga respectivamente), foi observado que no Norte o menor macho reprodutivo mediu 610 mm

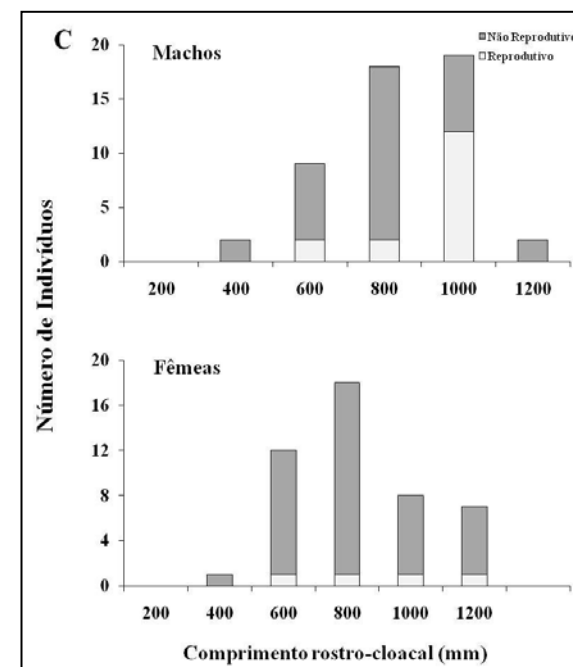
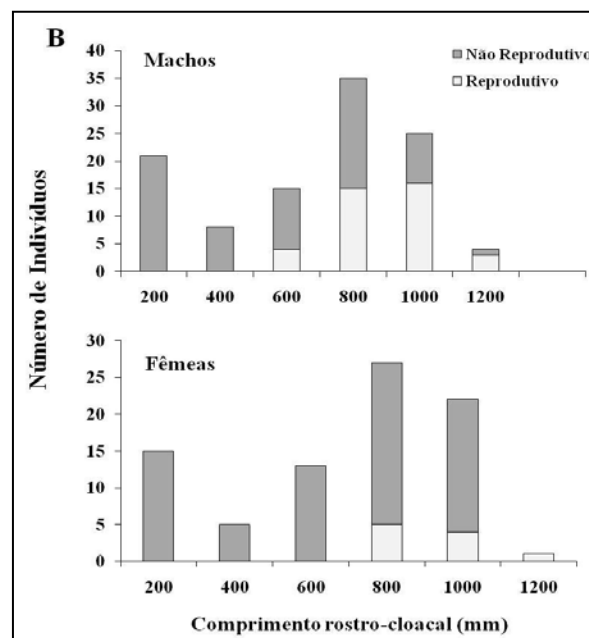
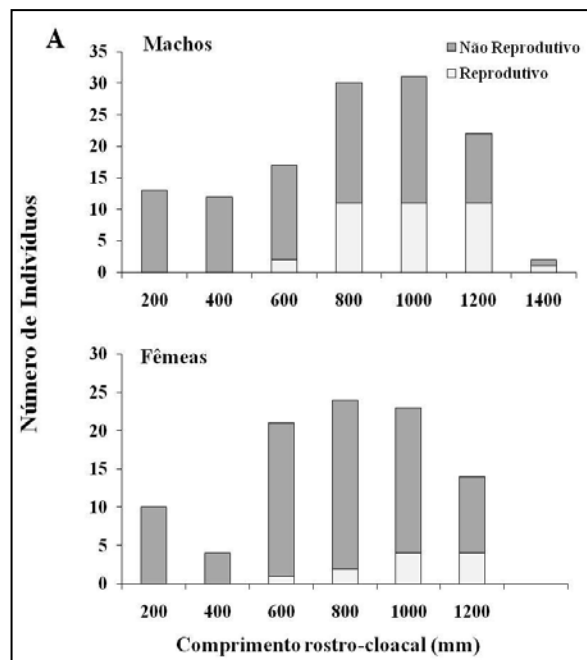
enquanto que a menor fêmea reprodutiva mediu 1015 mm (Figura 4D). O tamanho de ninhada para esta região foi (amplitude 6-17; n= 2). Na região Nordeste o menor macho reprodutivo mediu 1040 mm enquanto que a menor fêmea reprodutiva mediu 1470 mm (Figura 4E). O tamanho de ninhada calculado foi (amplitude 14-35; n= 3).

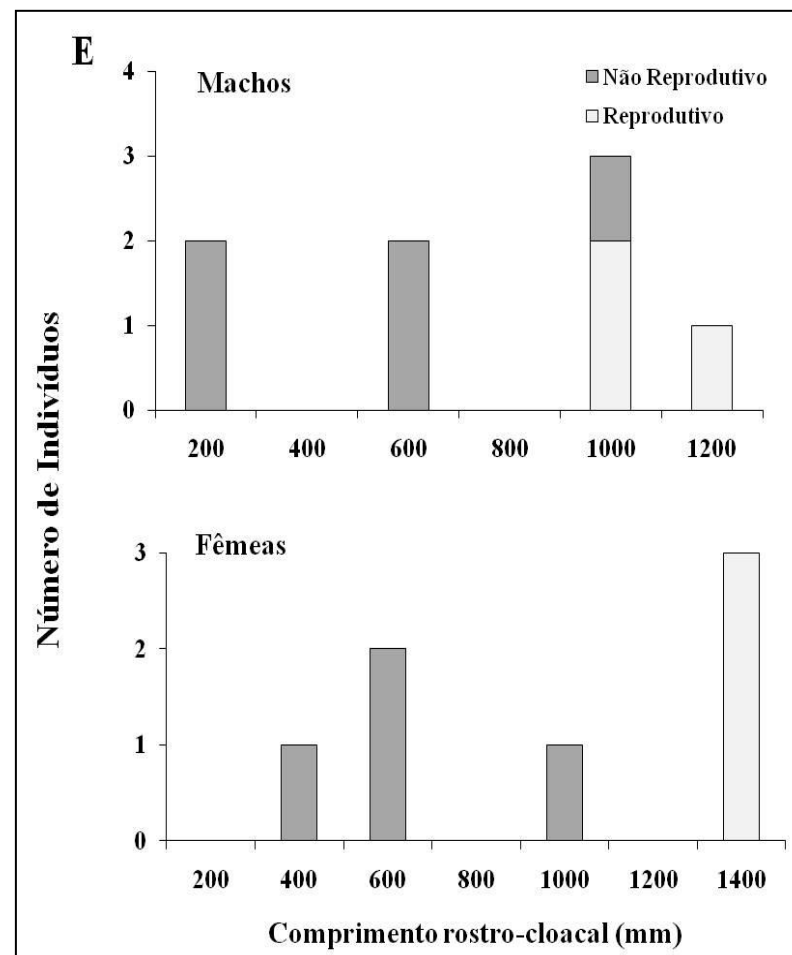
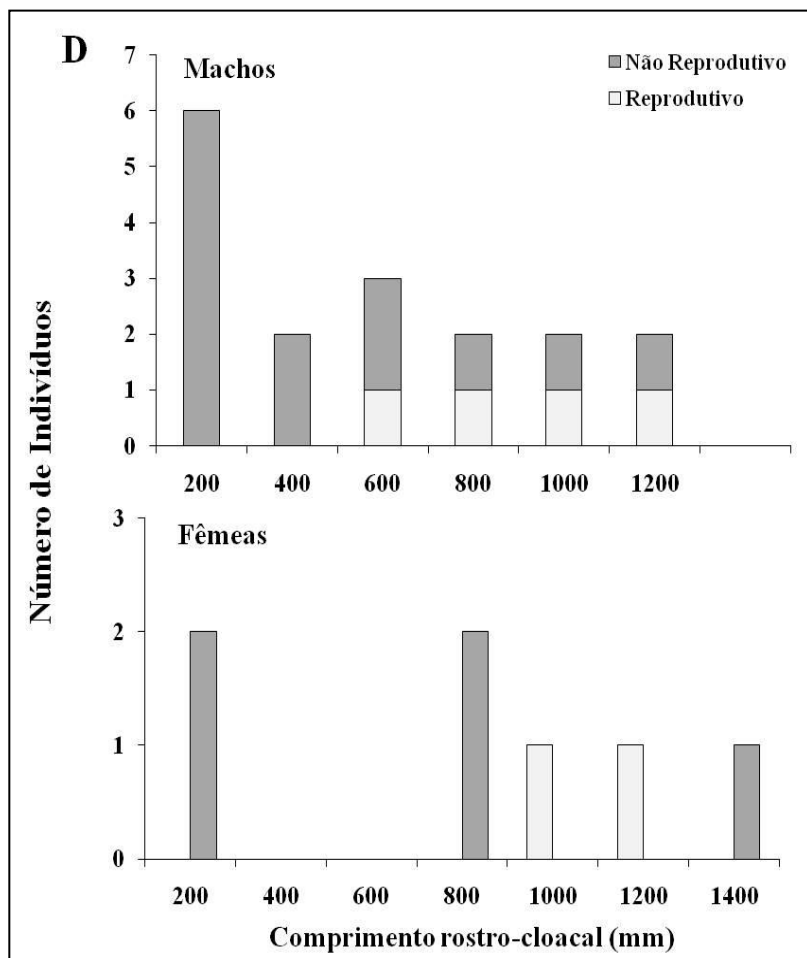
De acordo com o número total de fêmeas examinadas (n= 260), apenas 33 estavam reprodutivas.

Tabela 6 - Parâmetros reprodutivos em machos e fêmeas de *Crotalus durissus* do Brasil de acordo com a região de amostragem

CONDIÇÃO	REGIÕES DE ESTUDO				
	Centro-Oeste	Sudeste	Sul	Norte	Nordeste
Maturidade Sexual (mm)	♂ 783 ♀ 785	♂ 673 ♀ 806	♂ 797 ♀ 745	♂ 610 ♀ 1015	♂ 1040 ♀ 1470
Tamanho de Ninhada (Vitelogênese secundária/embriões)	5-20	6-12	5-14	6-17	14-35

Figura 4 - Distribuição de frequência de indivíduos machos e fêmeas de *Crotalus durissus* do Brasil (regiões) de acordo com o comprimento rostro-cloacal e a condição reprodutiva. A) Centro-Oeste, B) Sudeste, C) Sul, D) Norte, E) Nordeste





3.2.2.1.2 Atividade de Machos, Fêmeas e Filhotes

Com relação ao padrão de atividade foi observado que, na região Centro-Oeste, houve uma maior concentração de machos e fêmeas entre as estações do outono e inverno (maio até agosto). A presença de filhotes foi concentrada entre o verão e o início do outono, correspondendo aos meses de janeiro até maio, com pico maior em janeiro (Figura 5A).

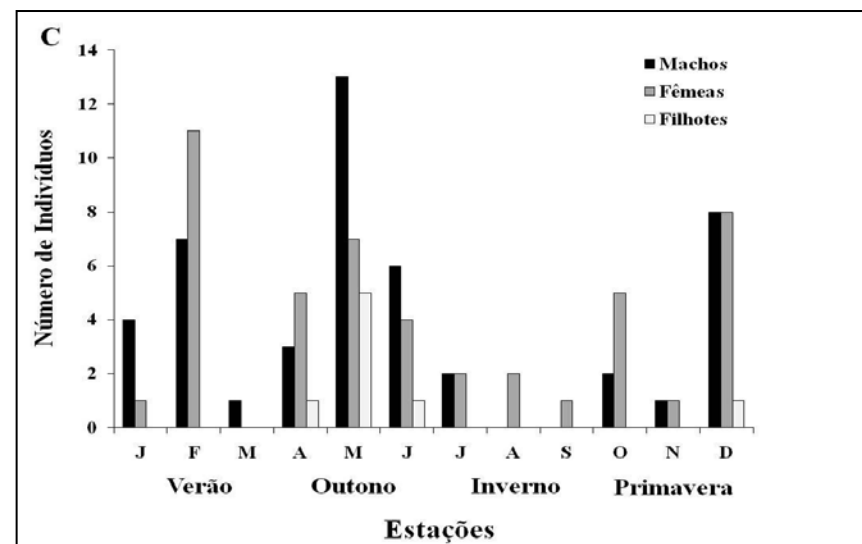
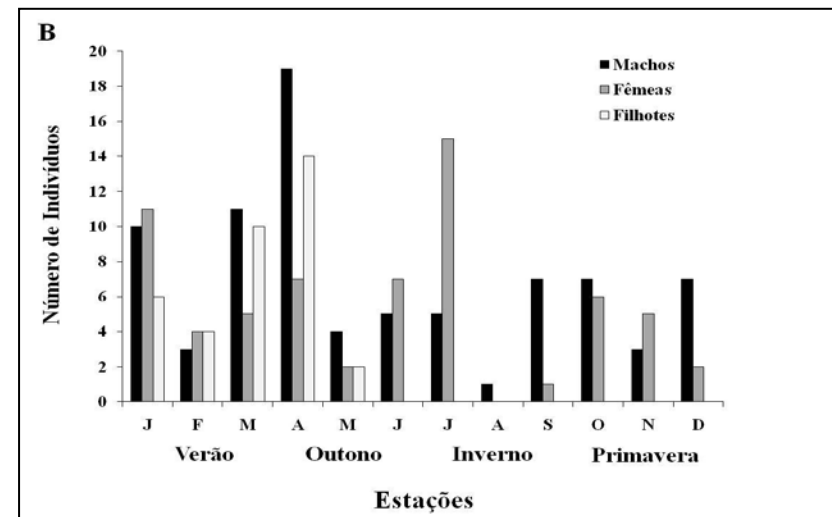
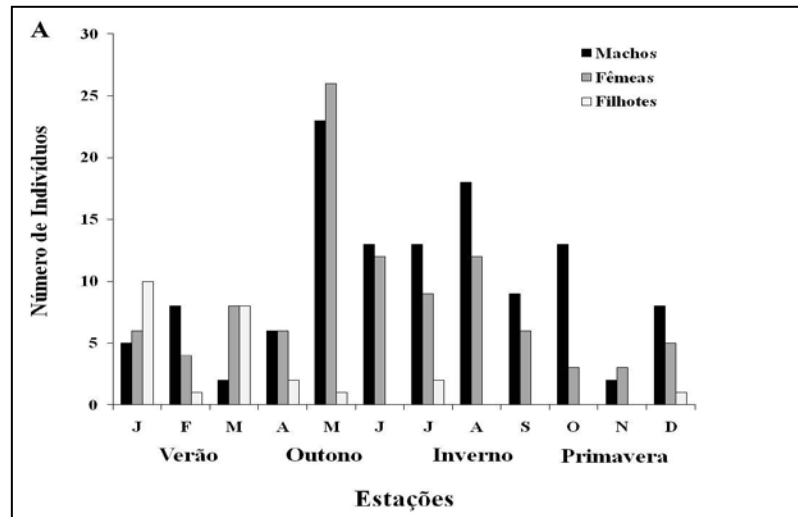
Na região Sudeste, um aumento de indivíduos machos e fêmeas foi evidenciado entre as estações do verão e outono (janeiro até abril). A presença de filhotes estaria concentrada entre o verão e início do outono correspondente aos meses de janeiro e maio, com pico maior em abril (Figura 5B).

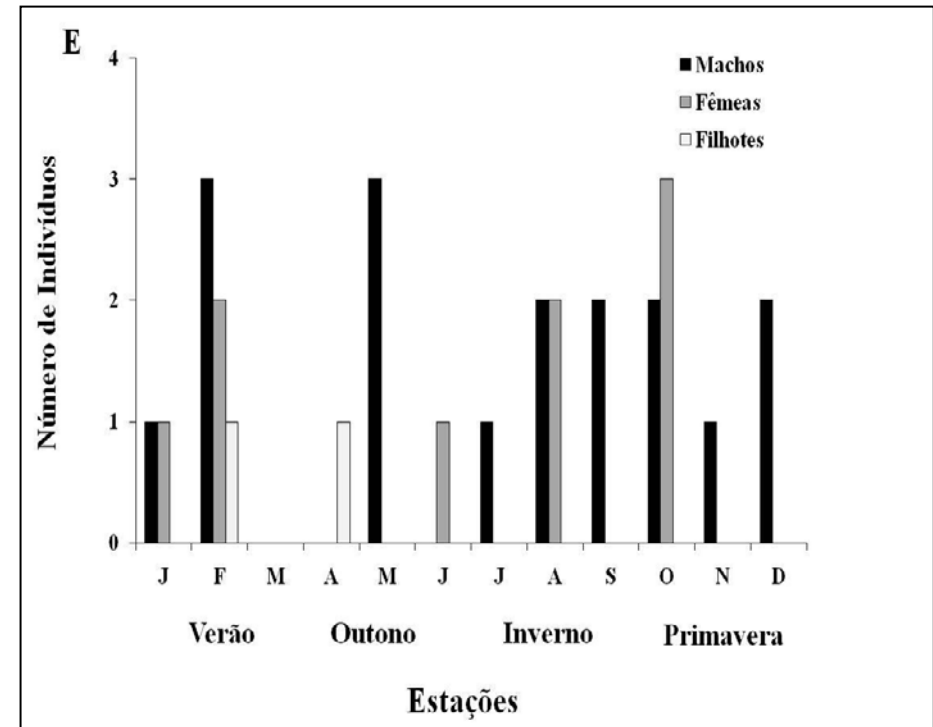
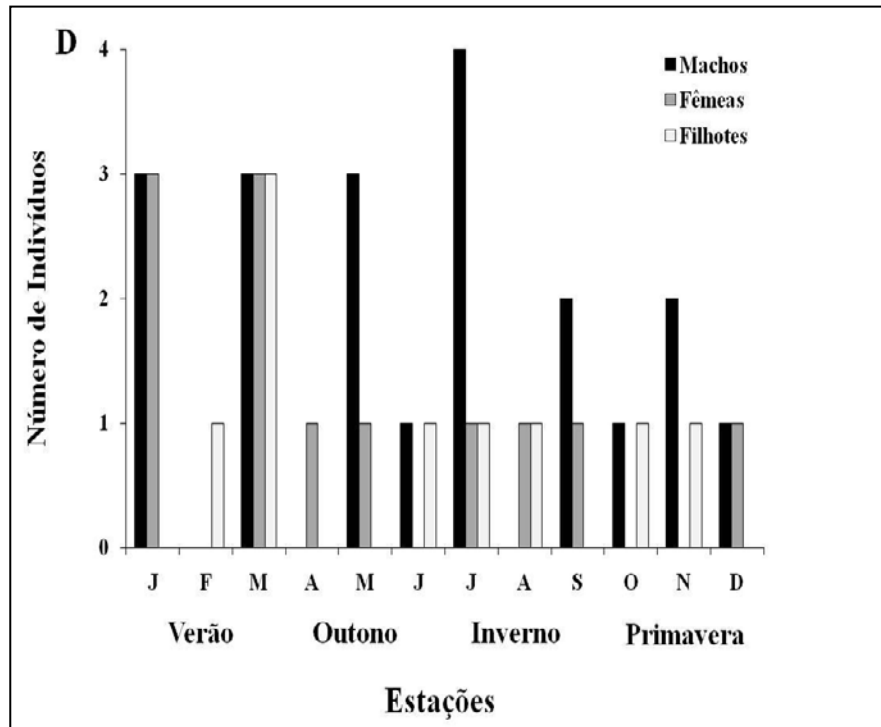
No Sul, a atividade foi evidenciada mediante um aumento de indivíduos machos e fêmeas entre o início do verão e final do outono (dezembro até junho), com pico no mês de maio. A presença de filhotes foi concentrada no outono, correspondendo aos meses de abril até julho (Figura 5C).

Na região Norte foi detectada a presença de picos de indivíduos machos e fêmeas entre meses de janeiro a julho (entre o verão e outono). Contudo, houve um incremento no número de machos no mês de julho e de fêmeas nos meses de janeiro e março durante o verão. A presença de filhotes foi registrada ao longo do ano, mas exibindo um pico maior em março, no final do verão (Figura 5D).

O padrão de atividade da região Nordeste indicou a presença de picos maiores de indivíduos machos nos meses de fevereiro e maio (entre o verão e outono) e de fêmeas nos meses de fevereiro, agosto e outubro (todas as estações, com exceção do outono). Os filhotes foram registrados só para os meses de fevereiro e abril, entre as estações do verão e outono (Figura 5E).

Figura 5 - Padrão de atividade de indivíduos machos, fêmeas e filhotes de *Crotalus durissus* do Brasil (regiões). A) Centro-Oeste, B) Sudeste, C) Sul, D) Norte e E) Nordeste





3.2.2.1.3 Ciclo Reprodutivo e Estocagem de Esperma nas Fêmeas

De modo geral, em todas as regiões estudadas, foi observada a presença de vitelogênese primária ao longo do ano, em outras palavras detectou-se a presença de fêmeas não reprodutivas. Para as regiões Norte e Nordeste, foi encontrado um número baixo de fêmeas na amostra, provavelmente influenciando o parâmetro reprodutivo de vitelogênese primária. Neste estudo foi observado que em todas as regiões com base na dispersão dos folículos em vitelogênese secundária e embriões, as fêmeas exibiram um padrão de ciclo reprodutivo sazonal.

Na região Centro-Oeste, o ciclo reprodutivo indicou a presença de vitelogênese secundária e embrião (no início do desenvolvimento) entre o outono e o inverno (Figura 6A). A estocagem de esperma nas fêmeas (UMT) foi evidenciada pelo maior número de indivíduos que apresentaram contração muscular uterina, sendo exibida uma maior concentração para esta região entre as estações de outono e inverno (Figura 7A).

No Sudeste, a vitelogênese secundária foi evidenciada entre o outono e inverno. A presença de embriões foi observada durante o verão (Figura 6B). Uma maior concentração de fêmeas com UMT, foi observada entre as estações do outono e inverno (Figura 7B).

No Sul, a vitelogênese secundária foi detectada no outono e embriões na primavera e no verão (Figura 6C). A estocagem de esperma nas fêmeas (UMT) foi evidenciada entre o final do verão e final do inverno (Figura 7C).

Levando em consideração o baixo número amostral para indivíduos machos e fêmeas, das regiões Norte e Nordeste, as duas regiões foram analisadas conjuntamente. Neste grupo, o ciclo reprodutivo com base na vitelogênese secundária foi concentrado entre o final do verão e no inverno (Figura 6D). Não foi registrada a presença de embriões ao longo das estações. A contração muscular uterina (UMT) foi registrada só para um indivíduo da região Norte no mês de julho, início do inverno (Figura 7D).

Figura 6 - Dispersão folicular com base na presença de vitelogenese primária, secundária e embriões para fêmeas de *Crotalus durissus* do Brasil (regiões). A) Centro-Oeste, B) Sudeste, C) Sul, D) Norte e Nordeste

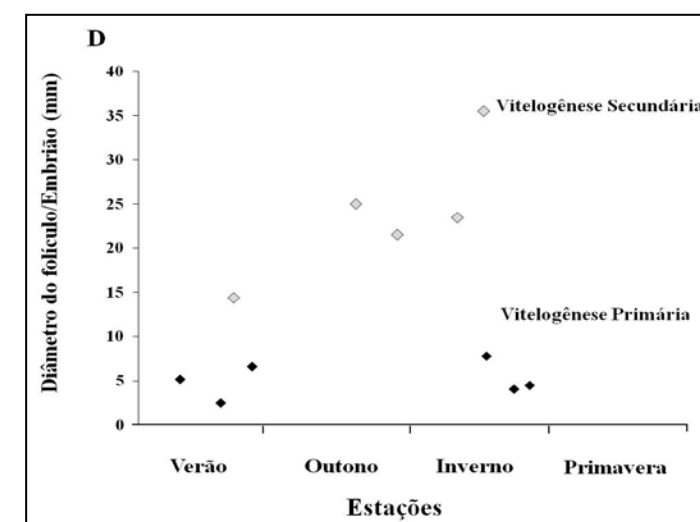
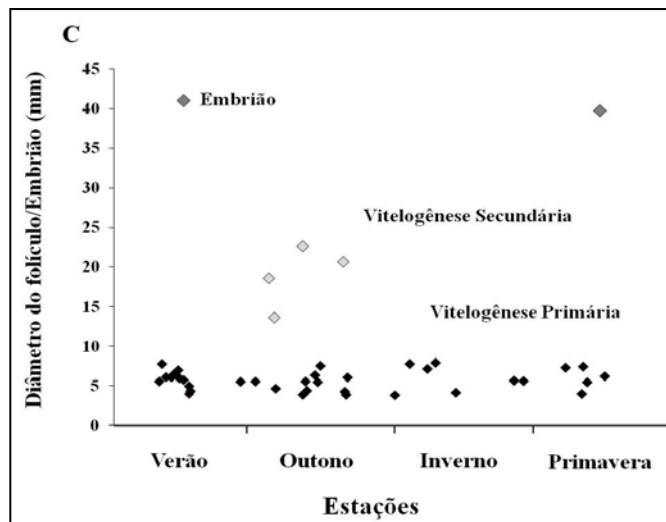
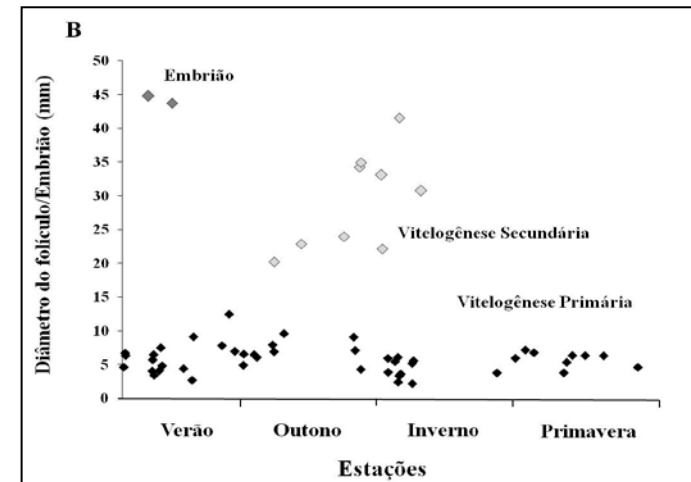
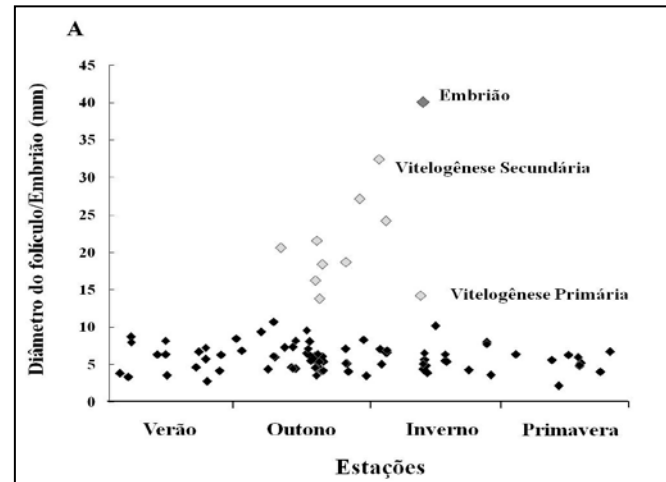
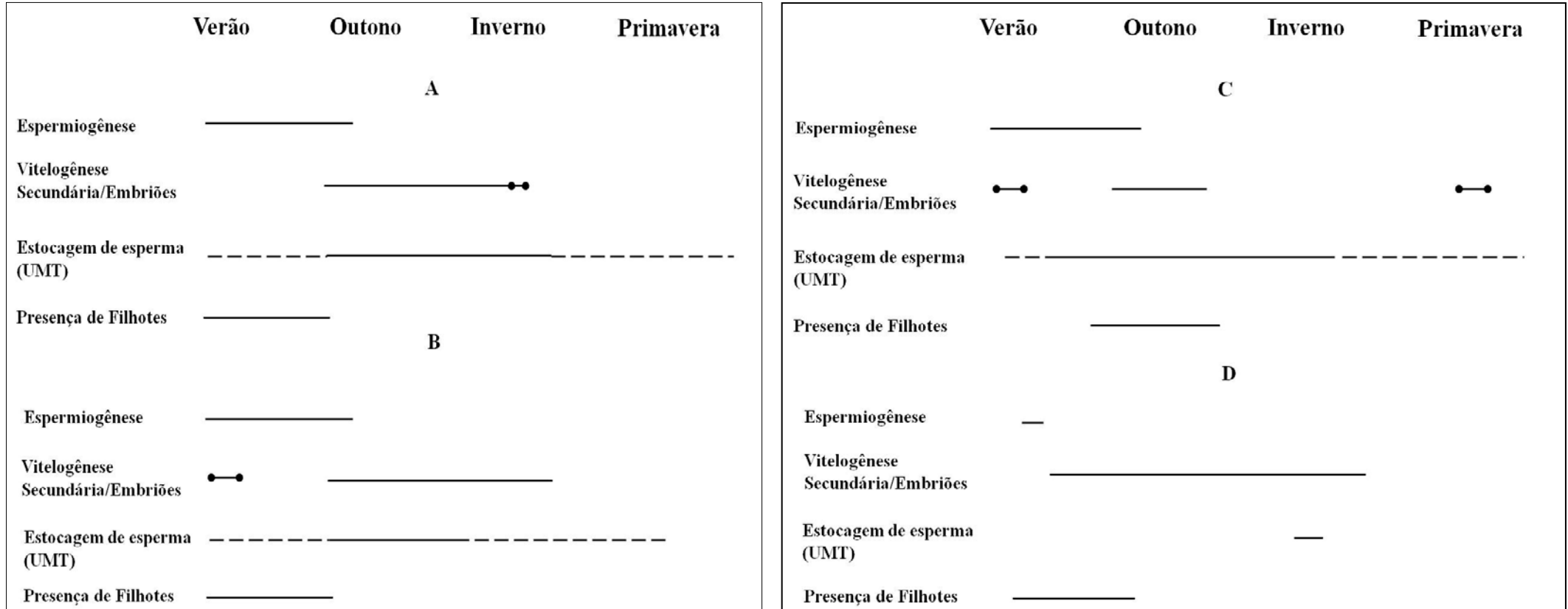


Figura 7 - Eventos reprodutivos baseados na espermiogênese, vitelogênese secundária/embriões, estocagem de esperma nas fêmeas (UMT) e presença de filhotes para *Crotalus durissus* do Brasil (regiões). A) Centro-Oeste, B) Sudeste, C) Sul, D) Norte e Nordeste. O círculo está indicando a presença de embrião e o traço contínuo e/ou descontinuo a presença total ou parcial do evento respectivamente

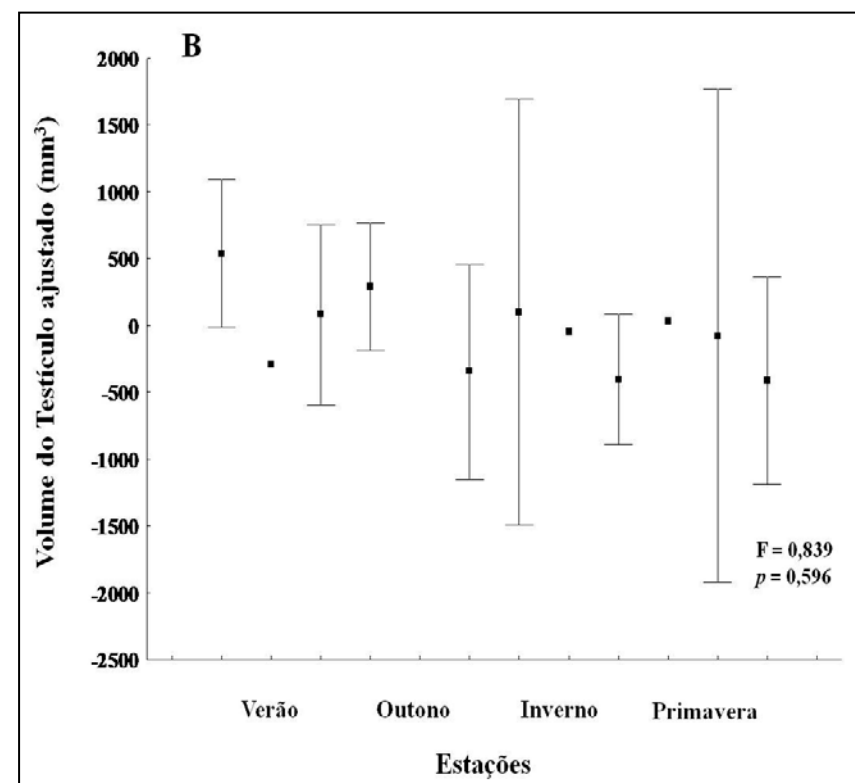
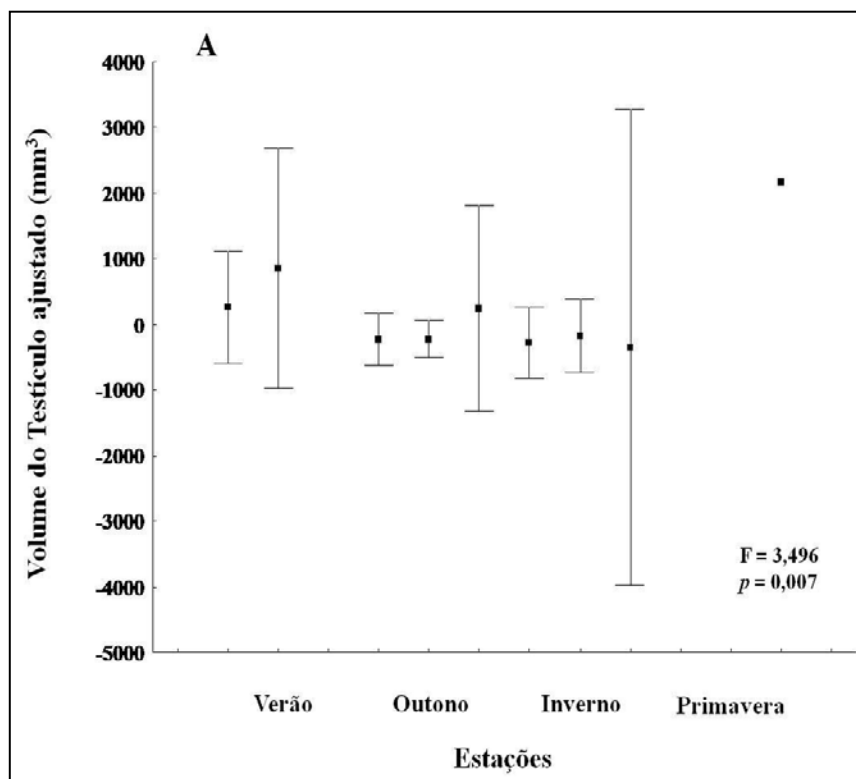


3.2.2.1.4 Ciclo Reprodutivo e Estocagem de Esperma nos Machos

O ciclo reprodutivo dos machos na região Centro-Oeste baseado no volume testicular, variou significativamente ao longo do ano ($F = 3,49$; $p < 0,007$; $n = 36$). Foram observados picos de variação do volume entre o verão e o outono (Figura 8A). Não foi observada variação significativa no diâmetro do ducto ao longo do ano.

Para a região Sudeste, o volume do testículo não variou significativamente ao longo do ano. No entanto, foram observados valores altos do volume entre as estações do verão e outono (Figura 8B). Similarmente, não foi observada variação significativa no diâmetro do ducto ao longo do ano.

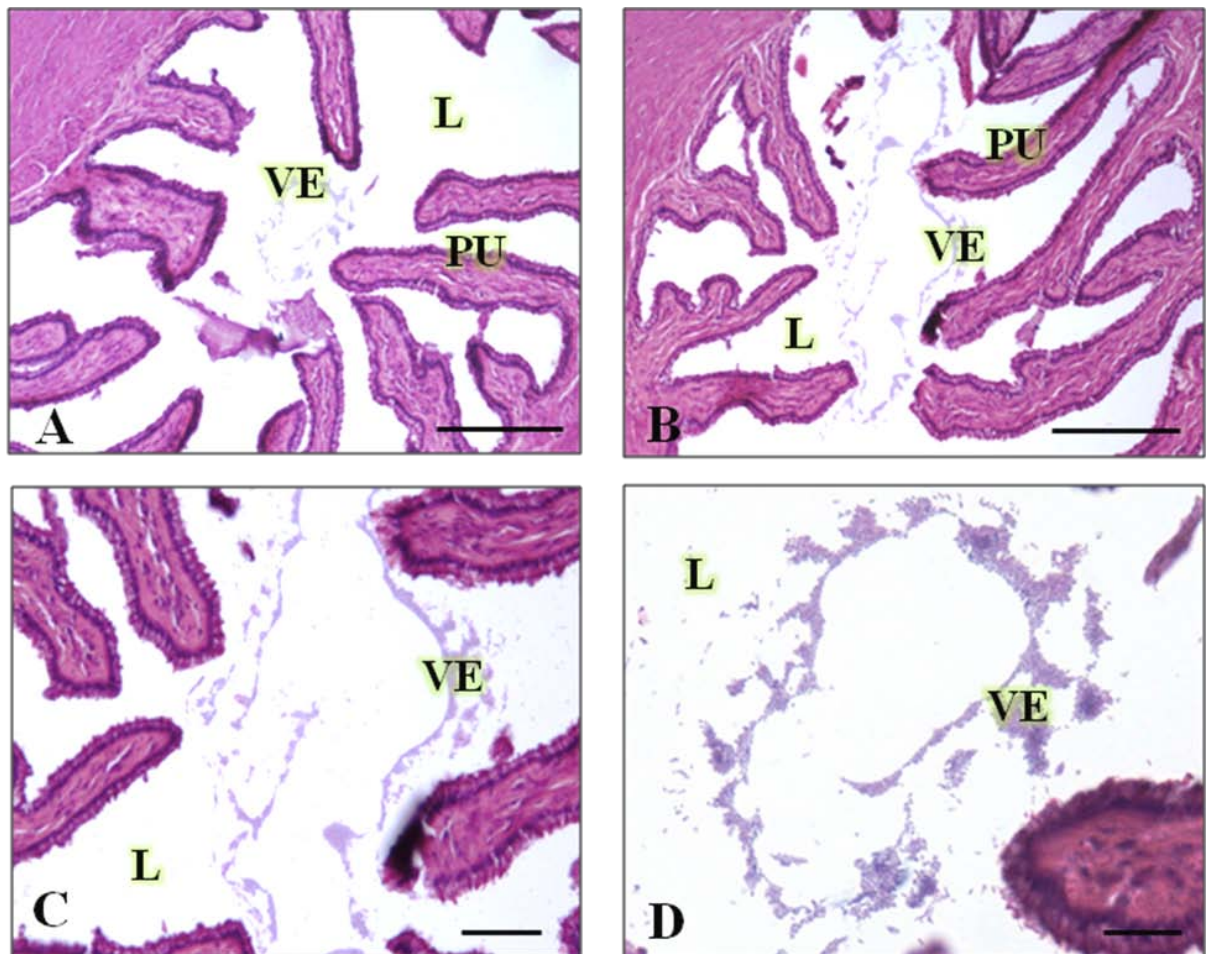
Levando em consideração que a região Sul, Norte e Nordeste apresentou um número baixo de amostras, não foi possível caracterizar o ciclo dos machos, motivo pelo qual o padrão no ciclo foi somente parcialmente visualizado. Tais resultados indicaram que o volume testicular não variou significativamente ao longo do ano, assim como não foi observada variação significativa no diâmetro do ducto.

Figura 8 - Variação mensal do volume ajustado dos testículos de *Crotalus durissus* do Brasil para a região Centro-Oeste (A) e Sudeste (B)

3.2.2.2 Anatomia Microscópica

Em termos gerais para todas as regiões de estudo, foi possível visualizar a conformação contraída da musculatura uterina por médio da formação de pregas do epitélio uterino posterior. No entanto a presença de espermatozoides livres no lúmen uterino, não foi detectada. Em contraste foi visualizada parcialmente a agregação de vestígios de esperma, sugerindo possivelmente a presença prévia de espermatozóides mediante a visualização de resíduos em processo de degeneração destas estruturas (Figura 9).

Figura 9 - Aspecto microscópico da contração muscular uterina no outono. (A, B) Presença de pregas do epitélio uterino posterior. Barra = 50 μ m. (C, D) Presença de vestígios de esperma em processo de degeneração no interior do lúmen da musculatura uterina. Barra = 20 μ m. L (lúmen), PU (pregas uterinas). VE (vestígios de esperma)



Por outro lado nos machos, foi evidenciada a estocagem de esperma na região distal do ducto deferente ao longo das estações, exibindo picos maiores entre o final do verão, outono e início do inverno, nas regiões Centro-oeste, Sudeste e Sul (Figura 10).

Não foi detectada estocagem de esperma nas regiões Norte e Nordeste, ao longo do outono, inverno e primavera (Figura 11, C). No entanto, foi detectada a presença de espermatozoides no verão, coincidindo com o final da espermatogênese (Figura 11, D).

De acordo com a produção de espermatozoides nos testículos, foi evidenciada uma maior concentração entre as estações do verão e outono para as regiões Centro-Oeste, Sudeste e Sul (Figuras 7A, B, C e 12). Para as populações da região Norte e Nordeste o pico maior foi registrado no verão (Figuras 7D e 11A, B).

Figura 10 - Ciclo do ducto deferente em *Crotalus durissus* das regiões Centro-Oeste, Sudeste e Sul do Brasil. (A, B) Pico da estocagem de espermatozoides no verão e outono respectivamente, estações nas quais se observam as estruturas alocadas no lúmen. (C) Ao longo do ducto deferente apresenta ausência de espermatozoides, sugerindo uma fase pós-copulatória. Barras = 50 μ m. E (espermatozoides), ED (epitélio do ducto deferente), ME (massa de espermatozoides)

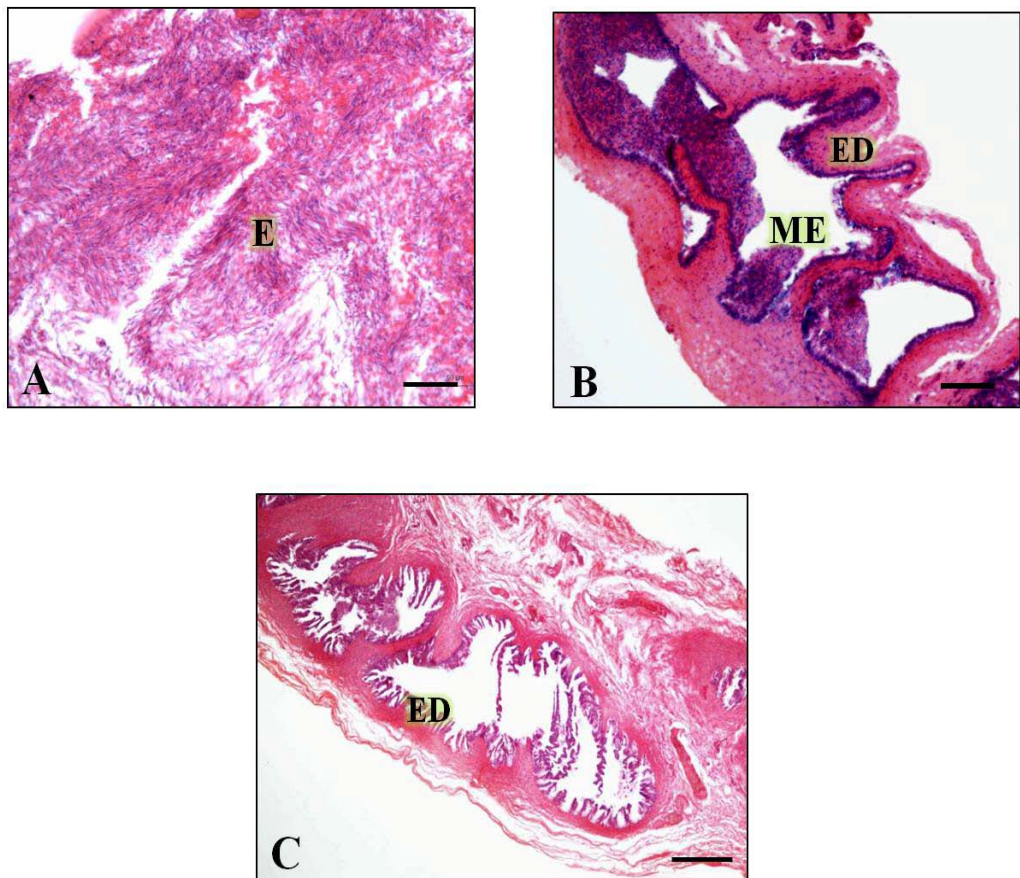


Figura 11 - Ciclo espermatogênico pré-nupcial em *Crotalus durissus* das regiões Norte e Nordeste do Brasil: (A) Fase inicial do ciclo no começo do verão. (B) Pico da espermiogênese no final da estação. Ciclo do ducto deferente: (C) Ausência de espermatozoides ao longo do outono, inverno e primavera. (D) presença de espermatozoides no verão. Barras = 50 μ m. E (espermatozoides), EP (epitélio pseudo-estratificado), ES (epitélio seminífero), L (lúmen)

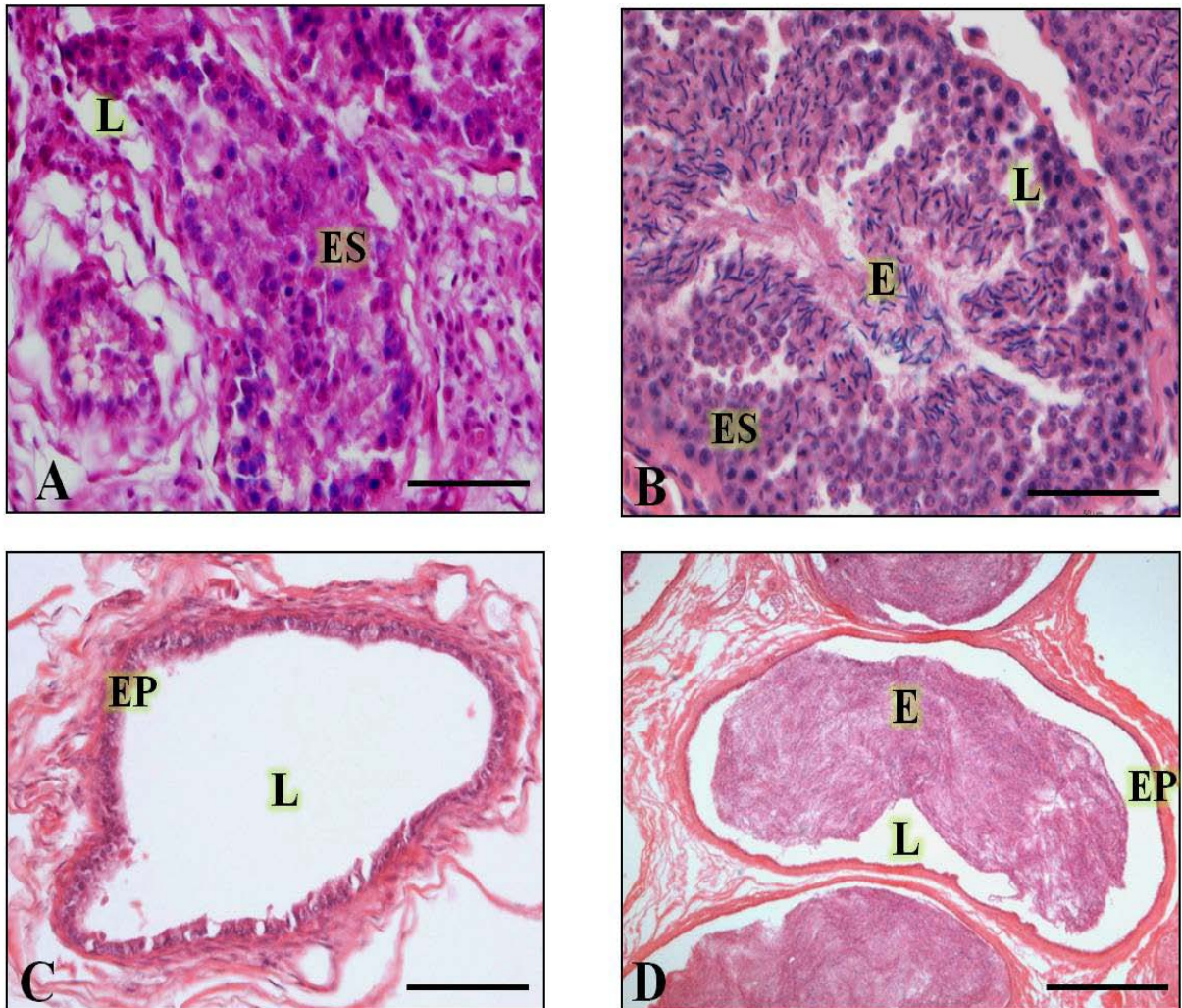
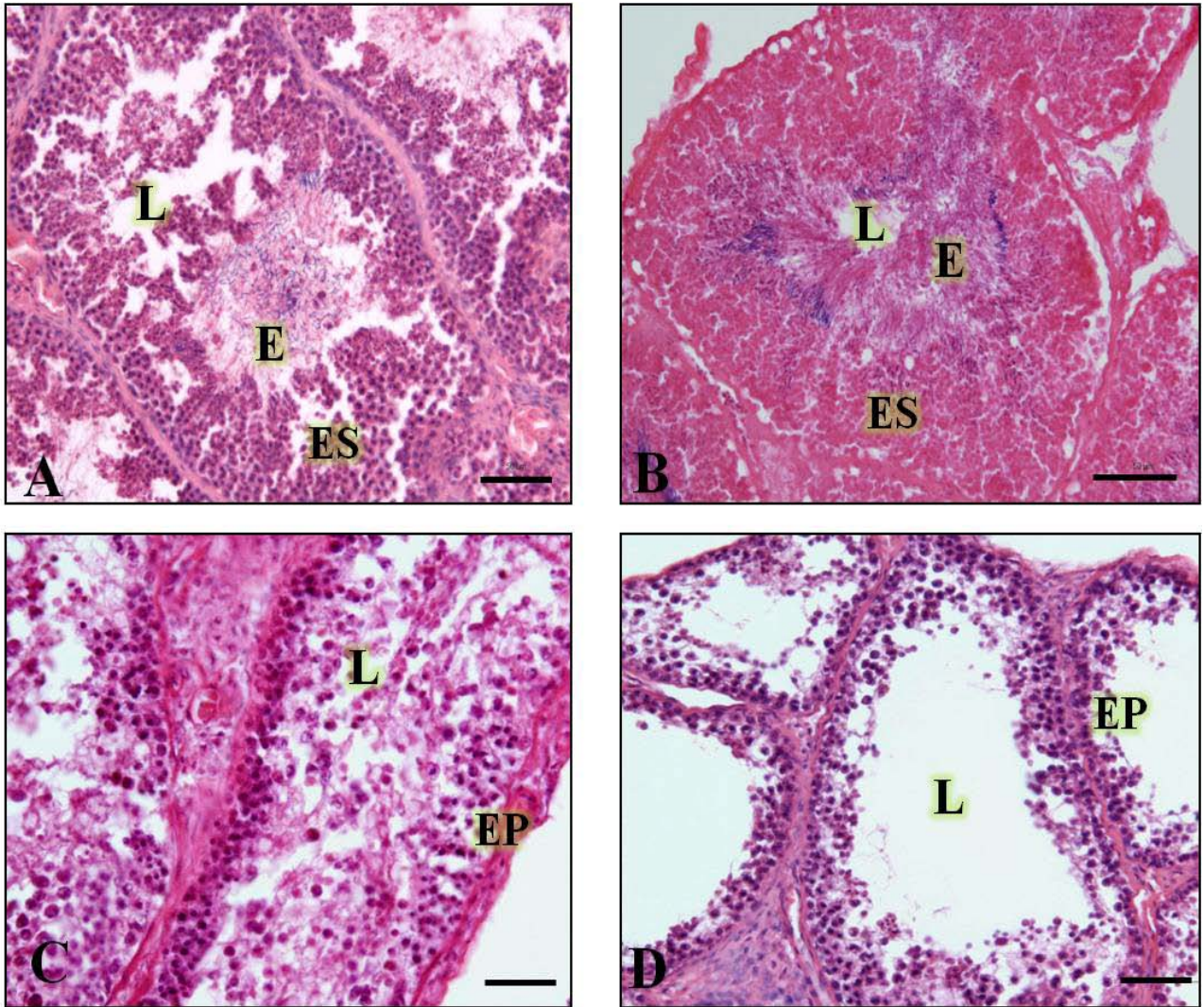


Figura 12 - Ciclo espermatogênico pós-nupcial em *Crotalus durissus* das regiões Centro-Oeste, Sudeste e Sul do Brasil. (A) Pico da espermiogênese no verão. (B) Seqüência do pico espermiogênico no início do outono. (C) Início da regressão do epitélio testicular ao longo do inverno. (D) testículo em período de repouso durante a primavera. Barras = 50 µm. (espermatozoides), EP (epitélio pseudo-estratificado), ES (epitélio seminífero), L (lúmen)



3.2.3 *Dieta*

Foram encontrados 12 itens alimentares em 11 estômagos que continham algum tipo de alimento. Aproximadamente 98% dos estômagos encontravam-se vazios.

Também foram detectados 52 intestinos com conteúdo sendo todos caracterizados pela presença de pelos. Cerca de 94% dos intestinos se encontraram vazios ou com conteúdo sem identificação possível.

É importante notar que muitos dos indivíduos examinados no decorrer deste estudo foram mantidos em cativeiro por tempo prolongado e assim não foram considerados na análise.

A dieta foi constituída principalmente por roedores, categoria mais frequente (75,00%), seguida de répteis (16,67%) e por último marsupiais (8,33%.) (Tabela 7).

Levando em consideração a identificação dos itens alimentares presentes no estômago dos espécimes examinados e a respectiva data de coleta, foram observadas as seguintes questões: na região Centro-Oeste, durante a estação do outono, foram observados dois machos nos meses de abril e maio consumindo roedor e marsupial respectivamente, assim como uma fêmea alimentada de um de lagarto no mês de abril. Também foi registrado durante a estação do inverno (agosto) o consumo de roedor por um indivíduo macho. Para a região Sudeste durante o verão (março), foram encontrados dois machos com presença de roedores no estômago e para a região Nordeste, durante a estação da primavera (dezembro), foi observado um macho tendo um lagarto como conteúdo no estômago, (Tabela 8). Não foram encontrados indivíduos com conteúdo nas regiões Norte e Sul. O número restante de indivíduos com presença de conteúdo estomacal foi identificado como três fêmeas cada uma com um roedor e um macho com dois roedores no estômago. Para estes indivíduos o local de precedência e data de coleta foram indeterminados.

3.2.4 *Variação Geográfica*

Não foi detectada a existência de associação entre as variáveis ambientais e o parâmetro reprodutivo de tamanho da ninhada. Por outro lado, dado o número reduzido de

amostras histológicas, não foi possível estudar diretamente a influência das condições climáticas de acordo com outros parâmetros reprodutivos (ciclo espermatogênico, estocagem de espermatozoides em fêmeas e machos). Similarmente devido ao grande número de estômagos vazios, não foi possível estabelecer a existência de associação entre os parâmetros ambientais e a composição alimentar.

Tabela 7 - Composição da dieta de *Crotalus durissus* do Brasil (n = 11 serpentes)

Categorias das presas	Ocorrência	
	f	% f
Mamíferos		
Roedores	9	75,00%
Marsupiais	1	8,33%
Répteis		
<i>Ameiva ameiva</i>	2	16,67%

3.3 DISCUSSÃO

Conforme os resultados, a discussão foi focada nos seguintes aspectos:

3.3.1 *Dimorfismo Sexual*

Estudos de dimorfismo sexual em serpentes estão amplamente concentrados em sistemas de caracteres que abordam frequentemente aspectos de foliose, denteção, dimensões corporais, morfologia interna entre outros (SHINE, 1978; THORPE, 1989b). Algumas destas características são geralmente interpretadas em termos ecológicos compreendendo informações associadas a rituais de combate entre machos, fecundidade nas fêmeas e hábito alimentar (SHINE, 1986; KING, 1989; SHINE, 1994).

De acordo com os resultados de nosso estudo, vários padrões de diferenciação sexual foram identificados. Embora, poucos deles tenham exibido contraste em algumas populações, os padrões a serem discutidos estão focados dentro do contexto geral dos modelos de variação morfológica sexual, exibidos na maioria das fêmeas e machos nas serpentes.

O dimorfismo sexual no tamanho do corpo, por exemplo, é comum neste grupo de répteis, sendo as fêmeas maiores que os machos em mais de 60% das espécies (SHINE, 1978; FITCH, 1981). Este padrão é consistente em muitas das espécies de crotalíneos, onde fêmeas possuem os corpos mais longos (CAMPBELL; LAMAR, 2004). No nosso trabalho, este padrão foi visualizado para a população do Sudeste e na amostra total de *C. durissus* do Brasil. O comprimento do corpo maior em fêmeas é geralmente associado ao incremento na fecundidade, sendo esperado que o tamanho da ninhada aumente de acordo com o comprimento rostro-cloacal materno (KING, 2000), desta maneira, o sucesso reprodutivo das fêmeas, dependeria do tamanho do corpo (SHINE, 1986). De um modo geral, esta característica proporciona vantagens, principalmente para adquirir uma maior habilidade no momento de carregar os ovos ou embriões em desenvolvimento (THORPE, 1989a). Por outro lado, este padrão poderia ser considerado como uma adaptação associada ao consumo de presas com tamanhos maiores, maximizando assim a eficiência no

fornagem (SHINE et al., 2002). Similarmente, em termos das diferenças sexuais associadas à ecologia alimentar, o tamanho da cabeça foi outra característica que refletiu variação, sendo relativamente maior nas fêmeas do que nos machos. Essa variação, assim como no tamanho do corpo, provavelmente esta associada à variação no tamanho ou espécies de presas disponíveis, incrementando a especialização na composição da dieta num determinado sexo, maximizando o sucesso do forrageamento (SHINE, 1986). De maneira similar, adaptações a diferentes tipos de habitat em associação a características comportamentais poderiam ser aspectos considerados relevantes para explicar o dimorfismo sexual no tamanho da cabeça nas serpentes (SHINE, 1977).

De acordo com o tamanho do corpo, parâmetro discutido previamente nas populações onde as fêmeas foram maiores do que os machos, o padrão geral exibido na maioria das cascavéis é diferente. Geralmente, os machos são mais compridos de que as fêmeas, com exceção de duas espécies, *Crotalus cerastes* e *Sistrurus miliarius* (FITCH, 1981; KLAUBER, 1982; SHINE, 1994; BEAUPRE et al., 1998). No presente estudo, machos maiores foram evidenciados nas regiões Centro-Oeste e Sul. No geral, nas espécies de cascavéis onde os machos são maiores, a competição intrasexual através de rituais de combate para determinar relações de dominância (CARPENTER; MURPHY, 1976) é considerada como o maior agente seletivo que favorece machos maiores (SHINE, 1978, 1994). Esse padrão foi também observado em *Vipera berus*, onde o sucesso reprodutivo dos machos está fortemente relacionado ao tamanho do corpo (MADSEN et al., 1993). Em várias espécies de serpentes onde ocorrem disputas pelas fêmeas através dos rituais de combate, os machos mostram tendência a exibir maiores comprimentos e o índice de dimorfismo sexual de tamanho (SSD) neste caso indica valores negativos. Em contraste, valores positivos estimam que em média as fêmeas são maiores que os machos (SHINE, 1994). *C. durissus*, possivelmente é um bom modelo para exemplificar esta evidência, já que em todas as regiões de estudo, o índice apresentou valores negativos, reforçando assim a provável existência de rituais de combate nos machos das populações, fato já observado por Almeida-Santos et al. (1999), estudando as populações desta cascavel no Sudeste.

O dimorfismo sexual no comprimento da cauda em cascavéis é similar ao observado de forma geral, para muitas espécies de serpentes, onde os machos exibem caudas com maior tamanho e número de escamas (GOIN et al., 1978; KING, 1989; SHINE, 1993; GREENE, 1997). Porém, em *Crotalus durissus*, o comprimento relativo da cauda e número de escamas associadas a esta estrutura, foram consideradas também

variáveis importantes para diferenciar os sexos. Esse padrão se deve ao fato de que, internamente na região proximal da cauda (adjacente à cloaca), estão acomodados os hemipênis com seus respectivos músculos retratores (GODDARD, 1984; THORPE, 1989a; KING, 1997), de tal forma que a cauda dos machos tende a ser ampla na base, apresentando um estrangulamento diferente a das fêmeas onde a cauda tende a ser cônica e pontiaguda (KLAUBER, 1982; THORPE, 1989a; BISHOP, et al., 1996).

Em adição, o número de escamas associadas à cauda provavelmente é um reflexo do número de vértebras, evidência considerada como padrão de diferenciação sexual em várias espécies de serpentes (SHINE; 1993). Similarmente em termos de folidose, o grau de dimorfismo sexual exibido no número de escamas ventrais, maior nas fêmeas em *C. durissus*, também poderia ser influenciado pelo número de vértebras. Em várias espécies de serpentes, as fêmeas excedem aos machos no número de escamas ventrais e os machos ultrapassam no número de escamas caudais, tendo provavelmente efeitos importantes na locomoção (JAYNE; BENNETT, 1990). No entanto, diferenças sexuais no desempenho locomotor, como resultado das variações no número de vértebras não tem sido até o momento bem documentadas (KING, 1997). Por outro lado, o número de escamas ventrais poderia também ser influenciado pela taxa de crescimento. Em *Vipera verus*, por exemplo, foi evidenciada esta relação, diferindo o número entre machos e fêmeas (LINDELL et al., 1993). Incertamente, a proximidade dos mecanismos que dão origem a esta associação são desconhecidos (KING, 1997).

Em *C. durissus*, as listras paravertebrais assim como o comprimento, largura e número de losângulos, foram significativamente maiores nos machos que nas fêmeas. Similarmente já foi observado por Hoyos (2006), que em *C. durissus* do Cerrado, os machos apresentaram listras mais longas. No entanto nenhum outro estudo aparentemente registrou essa diferença entre os sexos nesta espécie de cascavel.

Em algumas espécies de serpentes já foi indicado que o desenho de padrões de pigmentação associado a listras, faixas e manchas são provavelmente estratégias antipredatorias de defesa, refletindo uma função disruptiva, permitindo assim mudar o visual de percepção da presa, minimizando o grau de exposição e detecção inicial pelo predador (JACKSON et al., 1976). Entretanto, em *C. durissus*, até o momento não existem evidências que relacionem estas características morfológicas a estratégias da ecologia comportamental como seria o caso de ameaças por predadores.

O dimorfismo sexual em serpentes, refletido em padrões de coloração (THORPE, 1989a), tamanho e forma do corpo (SHINE, 1978, 1994) e foliose (KING, 1997) é normalmente associado à seleção sexual (SHINE, 1993). Entretanto, apesar de existirem muitos exemplos de diferenças sexuais em vários sistemas de caracteres morfológicos em serpentes, o significado biológico em vários casos é difícil de ser determinado (SHINE, 1993) sendo este o caso das listras paravertebrais e a configuração de losângulos em *C. durissus*.

3.3.2 Reprodução

3.3.2.1 Maturidade Sexual, Atividade e Tamanho de Ninhada

Em *C. durissus* do Brasil, os machos atingiram a maturidade sexual com comprimento de corpo menor que as fêmeas. Este padrão geral de maturidade é relativamente comum em alguns viperídeos (SAINT GIRONS; 1957), tal como é observado em espécies do gênero *Bothrops* e *Crotalus* (NOGUEIRA et al., 2003; BARROS et al., 2012).

Em geral, os répteis aparentemente têm a capacidade de armazenar gordura na cavidade abdominal (BLEM, 1982; BROWN, 1991), proporcionando energia que pode ser atribuída basicamente ao investimento na reprodução ou no próprio crescimento (SHINE, 1980; AUBRET et al., 2002). Neste contexto, nas fêmeas, as quais apresentaram maturação tardia, o investimento estaria relacionado ao desenvolvimento folicular, o qual provavelmente requer um custo energético maior durante o processo da vitelogênese (SEIGEL; FORD; 1987; SHINE; 1994; BONNET et al., 2002). Esta evidência poderia estar refletida também no incremento na fecundidade, com fêmeas maiores produzindo ninhadas maiores (FITCH, 1981; SHINE, 1993). A forte correlação entre a fecundidade e o comprimento das fêmeas, indica que o potencial reprodutivo aumenta com a maturidade sexual (DILLER; WALLACE, 1984).

Similarmente, Bonnet et al. (2002), sugerem que o custo no potencial reprodutivo em fêmeas de viperídeos, (*Vipera verus*) é alto, sendo que aspectos associados

principalmente ao armazenamento energético, sobrevivência e crescimento, são extremamente influentes em virtude do desempenho ao longo do ciclo. Nesses termos, nas serpentes assim como em outros grupos de organismos, o crescimento é considerado comumente como um dos fatores determinantes das variações no tamanho do corpo (KLINGENBERG, 1996; JARAMILLO, 2000).

Nos machos da maioria das cascavéis, a competição se dá mediante lutas para estabelecer superioridade (CARPENTER; GILLINGHAM 1977), fator considerado como o maior agente seletivo favorecendo o sucesso reprodutivo masculino (SHINE, 1978, 1994), aspecto fortemente relacionado ao tamanho do corpo (MADSEN et al., 1993). No entanto, a relação entre o investimento energético, processos reprodutivos e sua associação ao crescimento é ainda motivo de controvérsias (SCHUETT, 1992; NAULLEAU et al., 1999).

De acordo com a atividade sexual, as fêmeas e machos maduros de *C. durissus* do Brasil, exibiram um padrão similar ao já indicado em outros estudos de reprodução com populações da região Sudeste (ALMEIDA-SANTOS et al., 2004; ALMEIDA-SANTOS, 2005). Durante a estação do outono, foi observado um número maior de indivíduos fêmeas e machos. Nesta época, ocorre o acasalamento para esta espécie (SALOMÃO; ALMEIDA-SANTOS, 2002), sendo os machos mais ativos e conseqüentemente mais conspícuos, apenas seja na procura pelas fêmeas, nos rituais de combate ou na corte. Por outro lado, as fêmeas são mais capturadas, basicamente por estarem no período vitelogênico (SHINE; 1980). De acordo com este fato, nesta estação, a vitelogênese e o acasalamento são sincrônicos (ALMEIDA-SANTOS; ORSI, 2002), e ainda estes eventos coincidem com um maior número de espermatozoides estocados nos ductos deferentes dos machos (ALMEIDA-SANTOS et al., 2004).

Levando em consideração o tamanho de ninhada, neste estudo não foi detectada a existência de variação geográfica e da influência relativa das variáveis ambientais sobre este parâmetro reprodutivo. Entretanto, as condições climáticas influenciam frequentemente os parâmetros reprodutivos nas serpentes (VITT, 1983). As flutuações no clima, entre outros fatores, podem ocasionar mudanças no tamanho da ninhada, gerando efeitos marcantes que algumas vezes podem resultar em variação geográfica (FITCH, 1985).

Em diversas espécies de cascavéis existe variação geográfica no tamanho da ninhada associada, por exemplo, as diferenças de latitude entre as regiões de ocorrência

dos grupos. Fitch (1985) sugere que o tamanho de ninhada de *C. viridis*, decresce com o incremento da latitude, o qual implica um menor tamanho de ninhada em climas mais frios.

O clima tropical é bastante homogêneo em comparação com o clima de regiões temperadas. De um modo geral, as regiões tropicais não apresentam estações marcadas (regiões temperadas), sendo condicionadas por dois períodos climáticos, um seco geralmente frio e um chuvoso frequentemente quente (MARQUES et al., 2006). Provavelmente por esse motivo não houve variação sensível nos parâmetros climáticos que tenha provocado resposta no parâmetro reprodutivo do tamanho da ninhada das populações de *Crotalus durissus* do Brasil.

3.3.2.2 Eventos Reprodutivos nas Fêmeas

Em termos gerais, em todas as regiões de estudo, os parâmetros reprodutivos sugerem que o ciclo reprodutivo das fêmeas reflete possivelmente um padrão bienal sazonal, evidência de um padrão conservador associada a uma condição ancestral do grupo (ALMEIDA-SANTOS et al., 2004). Por outro lado, fatores fisiológicos refletidos na reserva de energia pela deposição de gordura no corpo, poderiam também estar relacionados à expressão deste padrão reprodutivo (SHINE, 1986).

Muitos crotalíneos apresentam um padrão de reprodução bienal sazonal (ALMEIDA-SANTOS; SALOMÃO, 2002). Estudos de biologia reprodutiva em cascavéis brasileiras (LANGLADA, 1972; SALOMÃO et al., 1995; SALOMÃO; ALMEIDA-SANTOS, 2002) sugerem que, em *Crotalus durissus*, o ciclo aparentemente é bienal, de maneira similar a outros membros do gênero das regiões nórdicas, como *C. atrox*, *C. pricei*, *C. scutulatus*, *C. mitchellii*, *C. tigris* e *C. willardi* (ALMEIDA-SANTOS, et al., 2004; CAMPBELL; LAMAR, 2004).

No Sudeste brasileiro, por exemplo, foi indicado que a cópula em *Crotalus durissus* ocorre no outono, seguida de estocagem de esperma no trato reprodutivo das fêmeas no inverno, da ovulação e fertilização na primavera e do nascimento dos filhotes no verão (ALMEIDA-SANTOS; SALOMÃO, 1997). Similarmente, Almeida-Santos et al. (2004) evidenciaram que em populações da mesma região, a época de acasalamento coincide com a vitelogênese secundária e que a ovulação é restrita aos meses de setembro e outubro

(início da primavera), seguida pelo período de gestação (4 meses) (LANGLADA, 1972), por último o nascimento dos filhotes ocorreria no verão, durante a estação chuvosa. Em regiões onde predomina o bioma da Caatinga, o período preferencial de nascimento de *C. durissus* é em torno de dezembro (VANZOLINI, et al., 1980). No Sul do Brasil, as cascavéis dão à luz entre novembro e março (NORMAN, 1994), ocorrendo de maneira similar às populações do Sudeste, ao longo da estação do verão.

Em *Crotalus durissus* do Cerrado, a presença de fêmeas reprodutivas ocorreu principalmente entre o final da estação seca e início da chuvosa, de agosto a novembro, sendo considerando esse tipo de ciclo como sazonal (HOYOS, 2006). No Cerrado, a transição da estação seca para chuvosa é influenciada por um tipo de clima intermediário, no qual a temperatura ainda não é extrema e a precipitação é pouco frequente (NIMER, 1989). Essas condições climáticas são favoráveis para a reprodução das fêmeas e nascimento dos filhotes, coincidindo ao mesmo tempo com a época onde as cascavéis apresentam alimentação intensiva (ALMEIDA-SANTOS, 2005), principalmente de roedores, as presas preferidas de *C. durissus* (NORMAN, 1994).

De acordo com Seigel e Ford (1987), a associação entre as variações sazonais da temperatura, precipitação e disponibilidade dos recursos alimentares influenciam o ciclo reprodutivo em serpentes tropicais (VITT, 1983), onde espécies que dependem de uma presa sazonalmente variável apresentam uma tendência ao ciclo reprodutivo sazonal.

Levando em consideração a presença e duração dos eventos reprodutivos, foi observado, que em todas as regiões de estudo as fêmeas exibiram um ciclo reprodutivo bem conservador, corroborando o padrão bienal sazonal. Este padrão é o reflexo da baixa porcentagem (13 %) de fêmeas reprodutivas ao longo do ano, reforçando o conceito da bienalidade (BLEM, 1982).

O padrão reprodutivo bienal é similar ao observado em outros membros de cascavéis da América do Norte (SCHUETT, 1992). Em *C. durissus*, durante o acasalamento que é restrito ao outono, o esperma é transferido no útero da fêmea sendo estocado, atingindo os picos maiores de estocagem na estação no inverno (ALMEIDA-SANTOS, et al., 2004). Posteriormente na primavera o esperma é utilizado na fertilização (ALMEIDA-SANTOS; SALOMÃO, 1997), finalizando com os partos durante o final do verão e início do outono.

Em geral, a estocagem de esperma em fêmeas de serpentes neotropicais é uma característica reprodutiva bem estudada, principalmente em cascavéis e jararacas

(ALMEIDA-SANTOS; SALOMÃO, 2002). Este mecanismo foi descrito inicialmente como uma contração da musculatura uterina proporcionando a manutenção de espermatozoides viáveis para a fertilização (ALMEIDA-SANTOS; SALOMÃO, 1997).

Em viperídeos de regiões temperadas, a contração muscular uterina que estaria refletindo macroscopicamente a presença de estocagem de esperma, tem sido descrita para várias espécies. De acordo com as relações filogenéticas deste grupo, esta estratégia reprodutiva é considerada como uma característica ancestral (ALMEIDA-SANTOS; SALOMÃO, 2002).

Em termos fisiológicos, a presença de hormônios sexuais tais como o estradiol e progesterona é um aspecto que possibilitaria condições apropriadas para estimular a formação e manutenção da contração muscular uterina. No entanto, outros mecanismos envolvidos na formação e manutenção da torção muscular do útero são até o momento desconhecidos (YAMANOUYE et al., 2004).

De acordo com os nossos resultados, os eventos reprodutivos também indicaram que no geral a estocagem nas fêmeas possivelmente está coincidindo com a vitelogênese secundária (entre o outono e inverno). Subsequentemente se daria a fertilização na primavera e após o período de gestação, a presença de filhotes em uma determinada estação, como o verão, estaria corroborando a época principal de nascimento de filhotes para esta espécie de cascavel neotropical.

3.3.2.3 Eventos Reprodutivos nos Machos

Com base nas análises macroscópicas, a maioria dos machos de *C. durissus* do Brasil, exibiu um ciclo espermatogênico sazonal. No entanto, em algumas populações não foram observadas variações testiculares ao longo do ano, provavelmente devido ao reduzido número amostral.

Em termos gerais nas serpentes tropicais, por motivo da falta de informação detalhada no ciclo reprodutivo dos machos, alguns autores sugerem que provavelmente eles exibem reprodução contínua (SEIGEL; FORD, 1987). Assim por exemplo, a partir de dados macroscópicos não foi detectada uma variação mensal no volume do testículo em *Crotalus durissus* do Cerrado (HOYOS, 2006), sendo necessária a inclusão de análises

histológicas detalhadas para confirmar os resultados preliminares baseados na anatomia macroscópica.

De acordo como os dados histológicos, neste presente estudo foi possível evidenciar um padrão reprodutivo sazonal anual nos machos das populações de *C. durissus* do Brasil. Nesses termos, já foi indicado por Salomão e Almeida-Santos (2002) que para o Sudeste brasileiro os machos apresentaram reprodução anual corroborando ao mesmo tempo uma variação testicular sazonal (ALMEIDA-SANTOS; SALOMÃO, 1997).

Similarmente, estudos baseados na anatomia microscópica, indicaram que para populações de *C. durissus* da mesma região, a espermiogênese ocorre no verão e o maior armazenamento de espermatozoides durante o verão e outono, coincidindo com o período de receptividade sexual das fêmeas, caracterizando o ciclo espermatogênico como pós-nupcial (Tipo I) (ALMEIDA-SANTOS et al., 2004). Em virtude das categorias dos ciclos espermatogênicos, ver detalhes em Schuett, (1992). Nesses termos, foi indicado que espécies de serpentes de regiões temperadas exibem frequentemente ciclos espermatogênicos pós-nupciais (SCHUETT et al., 2002). Nestes ciclos, o acasalamento tem sido registrado entre o final do verão e outono com o pico testicular ocorrendo na mesma época (SEIGEL; FORD, 1987).

Nas populações de *C. durissus* do Brasil das regiões, Centro-Oeste, Sudeste e Sul, foi possível observar que a espermiogênese (fase final da espermatogênese) estaria ocorrendo entre o verão e início do outono. A cópula estaria restrita ao outono, ocorrendo de maneira similar em outras populações brasileiras de *C. durissus* (ALMEIDA-SANTOS; SALOMÃO, 1997), assim como em cascavéis da América do Norte, tais como *C. scutellatus* e *C. viridis* (DILLER; WALLACE, 1984; MACARTNEY et al., 1990; SCHUETT et al., 2002). Posteriormente ocorreria uma regressão (inatividade) testicular, associada principalmente a presença de secreções hormonais produzidas pelos acidófilos (hormônios de crescimento) entre o outono e inverno (SALOMÃO; ALMEIDA-SANTOS, 2002). Subsequentemente, um aumento na atividade gonadal é associado à produção de gonadotropinas a partir dos basófilos, desencadeando a espermiogênese, a qual possivelmente é influenciada pela presença de hormônios sexuais (SALOMÃO; ALMEIDA-SANTOS, 2002; SCHUETT et al., 2002) assim como também pelo aumento da temperatura corporal (ALDRIDGE, 1975; ALMEIDA-SANTOS, 2005).

Por outro lado, as regiões Norte e Nordeste estariam refletindo provavelmente um padrão também sazonal, apresentando um ciclo espermatogênico pré-nupcial ou de tipo III

(SAINT-GIRONS, 1982; SCHUETT, 1992), no qual o ciclo seria concluído na época do acasalamento.

Levando em consideração nossos resultados, nestas serpentes o ciclo estaria concentrado basicamente na estação do verão, atingindo os picos maiores da espermiogênese ao final da estação, com cópula durante o outono. De acordo com isso, foi possível observar a partir dos dados histológicos, que nessas regiões o ciclo seria aparentemente bem mais curto com relação ao das populações de cascavéis do Centro-Oeste, Sudeste, e Sul. Estudos reprodutivos conduzidos com populações de *C. durissus* da região Nordeste do Brasil, estariam evidenciando também um padrão pré-nupcial no ciclo espermatogênico, corroborando assim os resultados encontrados nestas populações (BARROS et al., 2012).

O ciclo espermatogênico pré-nupcial é característico de algumas espécies de viperídeos do gênero *Bothrops*, como *B. insularis* da Ilha da Queimada Grande na região Sudeste e *B. leucurus* da região Nordeste do Brasil (KASPEROVICZUS, 2009; BARROS; 2011). De acordo com os autores, este ciclo poderia estar associado à disponibilidade de presas na ilha (aves migratórias) (KASPEROVICZUS, 2009) ou a mecanismos fisiológicos envolvidos na estocagem de esperma nos machos da espécie (BARROS; 2011).

Em *C. durissus* da região Norte e Nordeste, o ciclo dos machos é caracterizado pela ausência de estocagem nos ductos deferentes ao longo do ano (presença de indivíduos sem espermatozoides armazenados nos ductos). Em outras palavras, o esperma fabricado ao longo do ciclo espermatogênico (verão) seria provavelmente todo utilizado na cópula durante o outono, desta maneira o armazenamento de esperma no ducto estaria ausente. Parâmetros climáticos poderiam também estar associados à determinação dos ciclos reprodutivos (HARTMANN et al., 2004; BROWN; SHINE, 2006), assim como aparentemente pelo aumento da temperatura corporal (ALDRIDGE; DUVALL, 2002; BARROS et al., 2012). As regiões Norte e Nordeste são caracterizadas por um clima de temperatura quente, porém a combinação desse fator associado a mecanismos de termorregulação nesta população, provavelmente seriam aspectos responsáveis pelo padrão exibido neste ciclo espermatogênico de curta duração. No entanto, a realização de análises diretas evidenciando a influência de condições climáticas, levando em consideração ao mesmo tempo um incremento amostral no grupo, são parâmetros imprescindíveis que devem ser considerados para uma melhor estruturação deste ciclo e sua associação a ausência da estocagem de esperma.

Para as regiões Centro-oeste, Sudeste e Sul, os dados histológicos da estocagem de esperma na região distal do ducto deferente, indicaram que houve estocagem ao longo das estações, exibindo picos maiores entre o final do verão, outono e início do inverno. Este padrão é diferente ao exibido nas regiões Norte e Nordeste, onde a estocagem de esperma não foi evidenciada.

A estocagem de esperma nos machos é um evento conhecido em várias espécies de serpentes (VOLSOE, 1944; SHINE, 1977a). Em viperídeos, evidências de estocagem foram indicadas para alguns gêneros como *Bothrops*, *Crotalus*, e *Trimeresurus* (YOKOYAMA; YOSHIDA, 1993; ALMEIDA-SANTOS et al., 2004; ALMEIDA-SANTOS, 2005) sendo o ducto deferente considerado como o principal órgão de estocagem de esperma (SEVER et al., 2002).

Em *C. durissus* do Sudeste, foi observado que na região distal do ducto deferente, os espermatozoides atingiram uma mobilidade máxima atribuída provavelmente ao ambiente interno ao longo do trato genital masculino, influenciando desta forma a maturação e comportamento dos espermatozoides (MARINHO et al., 2008). Nesta cascavel assim como em outras serpentes, o grau e formato convoluto do ducto deferente poderia estar relacionado a uma alta concentração dos espermatozoides e a sua maturação ao longo do ducto (TSUI; LICHT, 1974; ALMEIDA-SANTOS et al., 2004).

No presente estudo, foi observado que nas regiões Centro-oeste, Sudeste e Sul, a estocagem de esperma ocorreu ao longo do ano, apresentando uma maior concentração de espermatozoides entre o final do verão, outono e início do inverno.

Similarmente já foi indicado que em algumas espécies de cascavéis da América do Norte, como em *C. viridis*, por exemplo, os espermatozoides podem permanecer no ducto deferente ao longo do ano todo (DILLER; WALLACE; 1984). Nesta cascavel foi observado que a espermatogênese ocorreu durante o verão e que os espermatozoides são estocados no ducto deferente até a estação do acasalamento (ALDRIDGE, 2002).

De acordo com Salomão e Almeida-Santos (2002), foi registrado que em *C. durissus* o ciclo espermatogênico ocorreu entre o final do inverno e final do verão. Estudos histológicos conduzidos com populações de *C. durissus* da região Sudeste do Brasil, evidenciaram que a estocagem de esperma no ducto deferente ocorreu ao longo do ano, exibindo picos maiores entre o verão e outono coincidindo com a espermiogênese no verão e época de acasalamento no outono (ALMEIDA-SANTOS et al., 2004). No nosso estudo,

o nível baixo de espermatozoides durante a estação do inverno estaria corroborando o indicado por Mello e Belluomini (1965) para *C. durissus terrificus*.

De um modo geral, a vantagem de estocagem de esperma nos machos, poderia ser refletida, por exemplo, na possibilidade de fertilizar várias fêmeas (SAINT-GIRONS, 1982), da mesma forma que no potencial para a ocorrência de cópulas em qualquer época do ano (ALMEIDA-SANTOS; SALOMÃO, 2002). Nas serpentes de regiões temperadas, a estocagem de esperma é considerada um mecanismo de adaptação a climas frios (SHINE, 1977a) nas quais as serpentes costumam hibernar em determinadas épocas do ano. De acordo com (ALMEIDA-SANTOS et al., 2004), o padrão de estocagem de esperma de *Crotalus durissus*, é similar ao de espécies de viperídeos da América do Norte (SCHUETT et al., 1992; ALDRIDGE, 2002), reforçando a existência de uma acentuada condição ancestral do grupo.

No presente estudo é fundamental salientar que a associação entre os processos históricos (ciclo reprodutivo em cascavéis de climas temperados), aspectos fisiológicos e características ecológicas, contribuiu consideravelmente para a determinação de padrões nos diversos componentes do ciclo reprodutivo dos machos das populações do Centro-Oeste Sudeste e Sul de *C. durissus*.

Em adição, o ciclo reprodutivo dos machos das populações do Norte e Nordeste, indicou que a relação entre os parâmetros climáticos e o possível padrão da ausência de estocagem de esperma nos ductos, são alguns dos aspectos que estariam possivelmente caracterizando, o ciclo reprodutivo dos machos nessas populações desta espécie de cascavel.

É importante destacar também, que estudos histológicos mais detalhados assim como a inclusão de um tamanho amostral maior nas populações onde o número foi reduzido (fêmeas e machos), são necessários para complementar e assim configurar com uma maior robustez os eventos obtidos em termos do ciclo reprodutivo das fêmeas e machos para as populações de *Crotalus durissus* do Brasil.

3.3.3 Dieta

Em *Crotalus durissus* do Brasil, a composição da dieta foi constituída principalmente por roedores, seguidos de répteis e marsupiais.

A variação ontogenética na alimentação é exibida em diferentes grupos de serpentes (GREENE, 1989; SHINE; SLIP, 1990). Em Crotalinae, alguns gêneros como *Agkistrodon*, *Atropoides*, *Bothriechis*, *Bothrops* e *Ophryacus* exibem mudanças na dieta ao longo da ontogenia, enquanto que *Bothriopsis*, *Bothrocophias*, *Cerrophidion*, *Lachesis* e *Porthidium* não apresentam essa variação (CAMPBELL; LAMAR, 2004).

A grande maioria das cascavéis exhibe variação ontogenética neste parâmetro, mudando de presas ectotérmicas para endotérmicas (CAMPBELL; LAMAR, 2004). Essas variações podem ser atribuídas frequentemente a mudanças nos caracteres morfológicos, fisiológicos ou comportamentais ao longo da própria ontogenia (MUSHINSKY, 1987).

Por outro lado, existem evidências de alimentação baseada exclusivamente em presas endotérmicas em algumas espécies, incluindo *C. durissus* (SALOMÃO et al., 1995; DUARTE, 2003) e *C. molossus* (CLARK, 2002). Klauber (1956) agrupou *C. molossus*, *C. durissus*, *C. horridus* e *C. basiliscus* no “grupo durissus”, caracterizado pela extrema especialização em presas endotérmicas, provavelmente considerada como uma característica ancestral do grupo (CLARK, 2002).

De acordo com Castoe e Parkinson (2006), combinando dados morfológicos e moleculares, foi evidenciado que na filogenia da família Viperidae, a disposição topológica de *C. molossus*, *C. basiliscus* e *C. durissus* foi representada dentro de um mesmo clado. Essa evidência sugere a existência de um grupo especializado em presas endotérmicas, mostrando que a endotermia é provavelmente uma característica derivada e não ancestral.

A especialização em mamíferos, provavelmente esta relacionada a diferentes estratégias considerando a história natural em algumas espécies de serpentes (MARTINS et al., 2002). Em alguns crotalíneos, esta evidência poderia estar associada a um incremento na toxicidade do veneno nos indivíduos jovens, o qual pode ocorrer como consequência da necessidade de imobilizar presas maiores (ANDRADE; ABE, 1999). Em adição, a dieta nos jovens baseada em mamíferos é energeticamente mais produtiva do que uma dieta com base em organismos ectotérmicos (MARTINS et al., 2002).

Em *Crotalus durissus*, a baixa frequência de presas ectotérmicas poderia ser explicada pela diminuição na capacidade do consumo deste tipo de presa, refletindo possivelmente uma característica vestigial, conforme ao indicado por Marques (comunicação pessoal)². Por outro lado, alterações comportamentais e fisiológicas para mudar a procura e consumo de presas ectotérmicas a presas endotérmicas pode implicar um custo alto (CLARK, 2002). Entretanto, a segregação e seleção de microhabitats específicos nos quais espécies de serpentes similares a *Crotalus durissus* são adaptadas, indicariam que a presença de um determinado tipo de presa nestes locais, poderia não ser considerada como a mais apropriada, influenciando dessa forma a sua disponibilidade (REINERT, 1984).

Em termos gerais, a dieta de *Crotalus durissus* do Brasil é principalmente constituída de mamíferos, especificamente roedores. Esse grupo de mamíferos é terrestre, noturno e presente em áreas abertas sendo também encontrado em florestas (EMMONS; FEER, 1990; NOWAK, 1991). Os roedores são a presa dominante de *C. durissus*, entretanto aves (VANZOLINI et al., 1980; SALOMÃO et al., 1995) e lagartos teiúdeos (*Ameiva*) podem também fazer parte importante da dieta (SANTOS; GERMANO, 1996). Em *C. durissus*, tanto os indivíduos jovens como adultos se alimentam principalmente de roedores (SANT'ANNA; ABE, 2007), padrão atribuído por Salomão et al. (1995) à grande disponibilidade dessa presa ao longo do ano. Trabalhos de campo confirmaram a ausência de variação ontogenética da dieta desta cascavel, indicando que filhotes poderiam sobreviver a locais secos desde que haja oferta desse tipo de presa (TOZETTI, 2006). Em termos de abundância, os roedores foram considerados a categoria alimentar com maior porcentagem de ocorrência em *C. durissus* do Cerrado (HOYOS, 2006). Neste bioma, por exemplo, são reconhecidas 194 espécies de mamíferos dentro das quais 51 são roedores e 17 marsupiais (MARINHO-FILHO et al., 2002).

De um modo geral, a dieta de *C. durissus* é determinada basicamente pelo alto consumo de roedores, sendo considerada a presa mais abundante e ativa ao longo do ano. Entretanto, o estudo da interação de vários aspectos, como características fisiológicas, comportamentais e de uso de microhabitat é fundamental para o entendimento da composição alimentar nesta espécie de cascavel.

² informação fornecida por Marques em São Paulo, 2011.

4 CONCLUSÕES

- A caracterização morfológica (dados merísticos e morfométricos) nas fêmeas e machos da cascavel *Crotalus durissus*, corroborou a existência de um grupo morfológicamente complexo. Ainda que as informações procedentes de tais atributos não permitam o estabelecimento de diagnoses robustas para alguns dos táxons atualmente reconhecidos, a reduzida diferenciação morfológica e a ampla área de simpatria entre *C. d. collilineatus* e *C. d. terrificus*, indica que ambas as subespécies podem representar uma única unidade evolutiva, que apresenta variação clinal ao longo de sua distribuição. Ao passo que a segregação parcial de *C. d. cascavella* e *C. d. ruruima* sugere a existência de uma tendência para discriminação destes grupos isolados, das demais subespécies, o que poderia refletir significativamente na taxonomia a ser adotada para o grupo.
- A análise de variação geográfica evidenciou uma relação parcial entre as variáveis morfológicas e as condições climáticas para as fêmeas. Esta associação teve uma melhor resolução na população de *C. d. cascavella* e *C. d. ruruima*, sendo identificado um incremento no número de escamas ventrais assim como um aumento no tamanho do corpo. As tendências observadas no sentido e magnitude das variações morfológicas, possivelmente são influenciadas não só por um efeito ambiental avaliado no presente estudo, bem como pela inércia filogenética, muito embora este último fator causal não tenha sido investigado neste estudo.
- Vários padrões de diferenciação sexual foram identificados estudando caracteres merísticos e morfométricos em *Crotalus durissus*. Em termos gerais, a interpretação dos caracteres da folidose (fêmeas com um maior número de escamas no ventre e machos com um número maior de escamas associadas à cauda e losângulos) e da morfometria (fêmeas com maiores tamanhos de cabeça e machos com maiores comprimentos roto-cloacais, caudas e listras paravertebrais), teve

uma abordagem principalmente ecológica, visando o conjunto de informações associadas a parâmetros reprodutivos e do hábito alimentar.

- Em *C. durissus* do Brasil, as fêmeas atingiram a maturidade sexual com comprimentos maiores do que os machos. Por outro lado, o tamanho da ninhada não variou geograficamente. Neste caso, a homogeneidade do clima da região possivelmente seja um dos motivos pelos quais não ocorreu uma mudança sensível neste parâmetro reprodutivo.
- O pico de atividade sexual nas fêmeas e machos foi durante a estação do outono, época na qual foi registrado o acasalamento para a espécie, ocorrendo em sincronia com a vitelogênese secundária.
- Os eventos reprodutivos estudados sugerem que: o ciclo reprodutivo das fêmeas reflete possivelmente um padrão bienal sazonal, associado aparentemente a uma condição ancestral do gênero *Crotalus*. A estocagem nas fêmeas está coincidindo com a vitelogênese secundária, no outono. Subsequentemente, após o período de gestação (4-5 meses) a presença de filhotes (verão), estaria corroborando nossas evidências.
- Nos machos, o ciclo reprodutivo mostra também um padrão sazonal, exibindo variações ao longo do ano entre as populações. Em *C. durissus* das regiões Centro-Oeste, Sudeste e Sul o ciclo espermatogênico é caracterizado como pós-nupcial (Tipo I). As populações do Norte e Nordeste exibiram um padrão pré-nupcial ou de Tipo III. A estocagem de esperma na região distal do ducto deferente, para as regiões Centro-oeste, Sudeste e Sul, exibiu picos maiores entre o final do verão, outono e início do inverno. No Norte e Nordeste este padrão não foi detectado. A associação entre os processos históricos, fisiológicos e condições ambientais,

contribuiu consideravelmente para a determinação dos padrões relacionados ao ciclo reprodutivo dos machos das populações de *C. durissus* do Brasil.

- A adição de estudos histológicos mais detalhados, assim como de um tamanho amostral maior seria necessário, para estabelecer com maior precisão os eventos reprodutivos nas fêmeas e machos para as populações de *C. durissus* do Brasil.
- A composição da dieta em *C. durissus* não variou de acordo com o sexo, ontogenia e distribuição geográfica. A alimentação foi baseada em presas endotérmicas e determinada principalmente pelo alto consumo de roedores, sendo essa presa caracterizada como a mais abundante e disponível ao longo do ano. Apesar da baixa frequência de presas ectotérmicas, este item pode refletir uma característica importante na alimentação nesta espécie de cascavel. É importante destacar que o acréscimo de amostras é fundamental para um melhor entendimento da composição da dieta em *C. durissus* do Brasil.
- Finalmente, levando em consideração a conjugação das evidências preliminares refletidas nos principais resultados dos dois capítulos, um abordando aspectos morfológicos e o outro abrangendo a história natural (com ênfase em reprodução), é possível salientar que: em *C. durissus* das regiões Centro-Oeste, Sudeste e Sul, onde predominam áreas de ocorrência das populações de *C. d. collilineatus* e *C. d. terrificus*, o padrão reprodutivo para os machos foi o ciclo espermatogênico pós-nupcial (Tipo I). Em contraste, embora a diferenciação morfológica tenha sido visualizada parcialmente entre *C. d. cascavella* e *C. d. ruruima*, grupos distribuídos basicamente nas regiões Norte e Nordeste, o ciclo espermatogênico foi caracterizado por um padrão pré-nupcial ou de Tipo III.

REFERÊNCIAS

- AB'SABER, A. **Os domínios da natureza no Brasil. Potencialidades paisagísticas**. São Paulo: Ateliê Editorial, 2003. 159 p.
- ALBERTSON, R. C.; KOCHER, T. D. Assessing morphological differences in an adaptive trait: a landmark-based morphometric approach. **Journal of Experimental Zoology**, v. 289, n. 6, p. 385-403, 2001.
- ALDRIDGE, R. D. Environmental control of spermatogenesis in the rattlesnake *Crotalus viridis*. **Copeia**, v. 3, p. 493-496, 1975.
- ALDRIDGE, R. D. Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. **Herpetologica**, v. 35, p. 256-261, 1979.
- ALDRIDGE, R. D.; BROWN W. S. Male reproductive cycle, age at maturity, and cost of reproduction in the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*). **Journal of Herpetology**, v. 29, p. 399-407, 1995.
- ALDRIDGE, R. D. The link between mating season and male reproductive anatomy in the rattlesnake *Crotalus viridis oreganus* and *Crotalus viridis helleri*. **Journal of Herpetology**, v. 36, p. 295-300, 2002.
- ALDRIDGE, R. D.; DUVALL, D. Evolution of the mating season in the pitvipers of North America. **Herpetological Monographs**, v. 16, p. 1-25, 2002.
- ALLEN, R.; NEILL, W. T. Some interesting rattlesnakes from Southern British Guiana. **Herpetologica**, v. 13, p. 67-74, 1957.
- ALLSTEADT, J.; SAVITZKY, A. H.; PETERSEN, C. E.; NAIK, D. N. Geographic variation in the morphology of *Crotalus horridus* (Serpentes: Viperidae). **Herpetological Monographs**, v. 20, p. 1-63, 2006.
- ALMEIDA-SANTOS S. M.; SALOMÃO, M. G. Long-term sperm storage in the Neotropical rattlesnake (Viperidae, Crotalinae). **Japanese Journal of Herpetology**, v. 17, p. 46-52, 1997.
- ALMEIDA-SANTOS, S. M.; SALOMÃO, M. G.; PENETI, E. A.; de SENA, P. S.; GUIMARÃES, E. S. Predatory combat and tail wrestling in hierarchical contests of Neotropical rattlesnake *Crotalus durissus terrificus* (Serpentes: Viperidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 20, p. 88-96, 1999.
- ALMEIDA-SANTOS, S. M.; SALOMÃO, M. G. Reproduction in Neotropical pitvipers, with emphasis on species of the genus *Bothrops*. In: SCHUETT, G. W.; HÖGGREN, M.; DOUGLAS M. E.; GREENE, H. W. **Biology of the Vipers**. United States of America: Eagle Mountain Publishing, 2002. p. 445-462.

- ALMEIDA-SANTOS, S. M.; ORSI, A. M. Ciclo reprodutivo de *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae): morfologia e função do oviduto. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, v. 26, p. 109-112, 2002.
- ALMEIDA-SANTOS, S. M.; ABDALLA, F. M. F.; SILVEIRA, P. F.; YAMANOUYE, N.; BRENO, M. C.; SALOMÃO, M. G. Reproductive cycle of the Neotropical *Crotalus durissus terrificus*: I. Seasonal levels and interplay between steroid hormones and vasotocinase. **General and Comparative Endocrinology**, v. 139, p. 143-150, 2004.
- ALMEIDA-SANTOS, S. M.; FERREIRA, I. L.; ANTONIAZZI, M. M.; JARED, C. Sperm Storage in males of the snake *Crotalus durissus terrificus* (Crotalinae: Viperidae) in Southeastern Brazil. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 139, p. 169-174, 2004.
- ALMEIDA-SANTOS, S. M. **Modelos reprodutivos em serpentes: estocagem de esperma e placentação em *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae)**. 2005. 204 f. Tese (Doutorado em Ciências) – Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres, Departamento de Cirurgia, Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2005.
- ANDRADE, D. V.; ABE, A. S.; DOS SANTOS, M. C. Is the venom related to diet and tail color during *Bothrops moojeni* ontogeny? **Journal of Herpetology**, v. 30, n. 2, p. 285-288, 1996.
- ANDRADE, D.V.; ABE, A. S. Relationships of venom ontogeny and diet in *Bothrops*. **Herpetologica**, v. 55, p. 200-204, 1999.
- ARNOLD, S. J. Foraging theory and prey-size-predation-size relations in snakes. In: SEIGEL, R. A.; COLLINS J. T. **Snakes: ecology and behavior**. New York: McGraw Hill, 1993. p. 87-116.
- ASHTON, K. G.; TRACY, M. C.; de QUEIROZ, A. Is Bergmann's rule valid for mammals? **The American Naturalist**, v. 156, p. 390-415, 2000.
- ASHTON, K. G. Body size variation among mainland populations of the western rattlesnake (*Crotalus viridis*). **Evolution**, v. 55, n. 12, p. 2523-2533, 2001.
- ATKINSON, D. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? **Advances in Ecological Research**, v. 25, p. 1-58, 1994.
- AUBRET, F.; BONNET, X.; SHINE, R.; LOURDAIS, O. Fat is sexy for females but not males: the influence of body reserves on reproduction in snakes (*Vipera aspis*). **Hormones and Behavior**, v. 42, p. 135-147, 2002.
- BEAUPRE, S. J. Comparative ecology of the mottled rock rattlesnake, *Crotalus lepidus*, in Big Ben National Park. **Herpetologica**, v. 51, n. 1, p. 45-56, 1995.
- BEAUPRE, S. J.; DUVALL, D.; O'LEILE, J. Ontogenetic variation in growth and sexual size dimorphism in a Central Arizona population of the Western diamondback rattlesnake (*Crotalus atrox*). **Copeia**, v. 1, p. 40-47, 1998.

BARROS, V. **Biologia reprodutiva de três espécies de serpentes da família Viperidae da região tropical**. 2011. 88 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) - Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, São José do Rio Preto, São Paulo, 2011.

BARROS, V.; SUEIRO, L. R.; ALMEIDA-SANTOS, S. M. Reproductive biology of the Neotropical rattlesnake *Crotalus durissus* from Northeastern Brazil: a test of phylogenetic conservatism of reproductive patterns. **Herpetological Journal**, v. 22, p. 97-104, 2012.

BISHOP, L. A.; FARREL, T. M.; MAY, P. G. Sexual dimorphism in a Florida population of the rattlesnake *Sistrurus miliarius*. **Herpetologica**, v. 52, n. 3, p. 360-364, 1996.

BLEM, C. R. Biennial reproduction in snakes: an alternative hypothesis. **Copeia**, v. 4, p. 961- 963, 1982.

BONNET, X.; LOURDAIS, O.; SHINE, R.; NAULLEAU, G. Reproduction in a typical capital breeder: costs, currencies, and complications in the asp viper. **Ecology**, v. 83, n.8, p. 2124-2135, 2002.

BOYCE, M. S. Climatic variability and body size variation in the muskrats (*Ondatra zibethicus*) of North America. **Oecologia**, v. 36, p. 1-19, 1978.

BROWN, J. H.; GIBSON, A. C. **Biogeography**. St. Louis: C. V. Mosby Company, 1983. 643 p.

BROWN, C. W.; ERNST, C. H. A study of variation of Eastern timber rattlesnakes, *Crotalus horridus* Linneus (Serpentes: Viperidae). **Brimleyana**, v. 12, p. 57-74, 1986.

BROWN, W. S. Female reproductive ecology in a Northern population of the timber rattlesnake, *Crotalus horridus*. **Herpetologica**, v. 47, n. 1, p. 101-115, 1991.

BROWN, G. P.; SHINE, R. Why do most tropical animals reproduce seasonally? Testing hypothesis on an Australian snake. **Ecology**, v. 87, n. 1, p. 133-143, 2006.

CAMPBELL, J. A.; LAMAR, W. W. **The venomous reptiles of Latin America**. New York: Ithaca Cornell University, 1989. 425 p.

CAMPBELL, J. A.; LAMAR, W. W. **The venomous reptiles of the Western Hemisphere**. New York: Ithaca Cornell University, v. I, II. 2004. 976 p.

CARPENTER, C. C.; MURPHY, J. B. The combat ritual of the rock rattlesnake (*Crotalus lepidus*). **Copeia**, v. 4, p 764-780, 1976.

CARPENTER, C. C.; GILLINGHAM, J. A combat ritual between two male speckled kingsnakes (*Lampropeltis getulus holbrooki*: Colubridae, Serpentes) with indications of dominance. **Southwestern Naturalist**, v. 22, p. 517-524, 1977.

- CASTELLANO, S.; MALHOTRA A.; THORPE R. S. Within-island geographic variation of the dangerous taiwanese snake, *Trimeresurus stejnegeri*, in relation to ecology. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 52, p. 365-375, 1994.
- CASTOE, T.A.; PARKINSON, C.L. Bayesian mixed models and the phylogeny of pitvipers (Viperidae: Serpentes). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 39, p. 91-110, 2006.
- CLARK, R. W. Diet of the timber rattlesnake *Crotalus horridus*. **Journal of Herpetology**, v. 36, n. 3, p. 494-499, 2002.
- COWLES, R. B. Surface – mass ratio, paleoclimate and heat sterility. **The American Naturalist**, v. 79, p. 561-567, 1945.
- DALTRY, J. C.; WÜSTER W.; THORPE, R. S. Intraspecific variation in the feeding ecology of the crotaline snake *Calloselasma rhodostoma* in Southeast Asia. **Journal of Herpetology**, v. 23, n. 2, p. 198-205, 1998.
- DE GOUVEIA, S. C. R.; OTERO, X. L.; MACÍAS, F. **Quaternário do Brasil**. Brasil: Associação brasileira do estudo do quaternário. 2005. 100 p.
- DILLER, L. V.; WALLACE, R. L. Reproductive biology of the Northern Pacific rattlesnakes (*Crotalus viridis oregonus*) in Northern Idaho. **Herpetologica**, v. 40, n. 2, p. 182-193, 1984.
- DILLER, L. V.; WALLACE, R. L. Comparative ecology of two snake species (*Crotalus viridis* and *Pituophis melanoleucus*) in Southwestern Idaho. **Herpetologica**, v. 52, n. 3, p. 343-360, 1996.
- DILLER, L. V.; WALLACE, R. L. Growth, reproduction, and survival in a population of *Crotalus viridis oregonus* in North Central Idaho. **Herpetological Monographs**, v. 16, p. 26-45, 2002.
- DUARTE, M. R. Prickly food: snakes preying upon porcupines. **Phyllomedusa**, v. 2, p. 109-112, 2003.
- DUJARDIN, J. P. Introducción a la morfometria con énfasis en Triatominae y Phlebotominae. Livro electrónico, ECLAT. 2001. Disponível em: <http://www.eclat.fcien.edu.uy>. Acesso em: 12 abr. 2011.
- DUNHAM, A. E. Demographic and life-history variation among populations of the Iguanid lizard *Urosaurus ornatus*: Implications for the study of life-history phenomena in lizards. **Herpetologica**, v. 38, n. 1, p. 208-22, 1982.
- ECHEVERRIGARAY, S.; GRAZZIOTIN, G.; GRAZZIOTIN, F.; AGOSTINI, G. Random Amplified Polymorphisms between two South American subspecies of rattlesnakes (*Crotalus durissus collilineatus* e *Crotalus durissus terrificus*). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, p. 313-317, 2000.
- EMMONS, L. H; FEER, F. **Neotropical rainforest mammals – A field Guide**. Chicago: University of Chicago Press, 1990. 295 p.

- ERNST, C. H. **Venomous reptiles of North America**. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 1992. 236 p.
- ESPINOSA, D.; LLORENTE, J. **Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas**. 1 ed. México, D. F.: Coordinación de Servicios Editoriales - Museo de Zoología, 1993. 134 p.
- FERRI, M. G. Ecologia dos cerrados. In: SIMPÓSIO SOBRE O CERRADO, 4., 1977, Belo Horizonte. **Resumo...** Belo Horizonte: Ed. Itatiaia Ltda e EDUSP, 1977. p. 15-36.
- FITCH, H. S. Geographic variation in garter snakes of the species *Thamnophis sirtalis* in the Pacific Coast Region of North America. **The American Midland Naturalist**, v. 26, p. 570-592, 1940.
- FITCH, H. S.; GLADING, B. A field study of a rattlesnake population. **California Fish and Game**, v. 33, p. 103-123, 1947.
- FITCH, H. S. Sexual size differences in reptiles. **University of Kansas Publications, Museum of Natural History**, v. 70, p. 1-72, 1981.
- FITCH, H. S. Variation in clutch and litter size in New World reptiles. **University of Kansas Publications, Museum of Natural History**, v. 76, p. 1-76, 1985.
- FITCH, H. S. The Sharon Springs roundup and prairie rattlesnake demography. **Transactions of the Kansas Academy of Science**, v. 101, p. 101-113, 1998.
- FORSMAN, A. Adaptive variation in head in *Vipera verus* L. populations. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 43, p. 281-296, 1991.
- FOX, W. Effect of temperature on development of scutellation in the garter snake *Thamnophis elegans astratus*. **Copeia**, p. 252-262, 1948.
- FOX, W.; GORDON, C.; FOX, M. H. Morphological effects of low temperatures during embryonic development of the garter snake *Thamnophis elegans*. **Zoologica**, v. 46, p. 57-71, 1961.
- GARCIA DE LANGLADA, F. Ciclo sexual bienal de serpentes *Crotalus* do Brasil-Comprovação. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 36, p. 67-72, 1972.
- GIRONS, H. S. Reproductive cycles of male snakes and their relationships whit climate and female reproductive cycles. **Herpetologica**, v. 8, n.1, p. 5-16, 1982.
- GLOYD, H. K. The cane-brake rattlesnake. **Copeia**, v. 4, p. 175-178, 1935.
- GLOYD, H. K. The rattlesnakes, genera *Sistrurus* and *Crotalus*. **Chicago Academy of Sciences Special Publications**, v. 4, p. 1-266, 1940.
- GODDARD, P. Morphology, growth, food habits and population characteristics of the smooth snake *Coronella austriaca* in Southern Britain. **Journal of Zoology (London)**, v. 204, p. 241-257, 1984.

GOIN, C. J.; GOIN, O. B.; ZUG, G. R. **Introduction to Herpetology**, New York: W.H. Freeman and Company, 1978. 378 p.

GREENE, H. W. Ecological, evolutionary and conservation implications of feeding biology of old world cat snakes, genus *Boiga* (Colubridae). **Proceedings of the California Academy of Sciences**, v. 46, p. 193-207, 1989.

GREENE, H. W. **Snakes: the evolution of mystery in nature**. California: University of California Press, 1997. 351 p.

GROBMAN A. B. Scutellation variation in *Opheodrys aestivus*. **Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences**, v. 29, n. 3, p. 153-170, 1984.

HARTMANN, M. T.; MARQUES, O. A. V.; ALMEIDA-SANTOS, S. M. Reproductive biology of the Southern Brazilian pitviper *Bothrops neuwiedi pubescens* (Serpentes, Viperidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 25, p. 77-85, 2004.

HARTMANN, M. T.; HARTMANN, P. A.; CECHIN, S. Z.; MARTINS, M. Feeding habits and habitat use in *Bothrops pubescens* (Viperidae, Crotalinae) from Southern Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 39, n. 4, p. 664-667, 2005.

HIJMANS, R. J. **DIVA - GIS: program for mapping and geographic data analysis**. Version 7.1.7.2. California: DIVA-GIS, 2010.

HOGUE, A. R.; BELLUOMINI, H. E.; FERNANDES, W. Variação do número de placas ventrais de *Bothrops jararaca* em função dos climas. (Viperidae, Crotalinae). **Memórias do Instituto Butantan**, v. 40-41, p. 11-17, 1978.

HOGUE, A. R.; ROMANO-HOGUE, S. A. R. W. Sinopse das serpentes peçonhentas do Brasil. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 42-43, p. 373-496, 1978.

HOLYCROSS, A. T.; GOLDBERG, S. R. Reproduction in Northern populations of the ridgenose rattlesnake, *Crotalus willardi* (Serpentes: Viperidae). **Copeia**, v. 2, p. 473-481, 2001.

HOLYCROSS, A. T.; PAINTER, C. W.; PRIVAL, D. V.; SHAWNN, D. E.; SCHROFF, M. J.; EDWARDS, T.; SCHWALBE, C. R. Diet of *Crotalus lepidus klauberi* (banded rock rattlesnake). **Journal of Herpetology**, v. 36, n. 4, p. 589-597, 2002.

HOSER, R. A reclassification of the rattlesnakes; species formerly exclusively referred to the genera *Crotalus* and *Sistrurus*. **Australasian Journal of Herpetology**, v.6, p. 1-21, 2009.

HOYOS, M. A.; OTERO, R.; SALDARRIAGA, M.; JARAMILLO, N. Divergencia morfométrica entre *Bothrops atrox* y *Bothrops asper* (Serpentes: Viperidae). **Actualidades Biológicas**, v. 25, n. 79, p. 157-165, 2003.

- HOYOS, M. A. **Ecologia da cascavel (Viperidae, *Crotalus durissus*) no Cerrado brasileiro**. 2006. 47 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) - Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, D. F, Brasília, 2006.
- JACKSON, J. F.; INGRAM III, W.; CAMPBELL, H. W. The dorsal pigmentation pattern of snakes as an antipredator strategy: a multivariate approach. **The American Naturalist**, v. 110, p. 1029-1053, 1976.
- JAMES, F. C. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. **Ecology**, v. 51, p. 365-390, 1970.
- JARAMILLO, N. **Partición en tamaño y forma de los caracteres métricos y su interés en los estudios poblacionales aplicados a los Triatominae**. 2000. 125 f. Tesis (Doctorado en Ciencias Básicas Biomédicas) - Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia, 2000.
- JARAMILLO, N.; DUJARDIN, J. P. Análisis morfométrico: significado biológico del tamaño y la conformación. In: TALLER INTERNACIONAL SOBRE GENÉTICA POBLACIONAL Y CONTROL DE TRIATOMÍNEOS, 4., 2002. Bogotá: CIMPAT, Universidad de los Andes, 2002. p. 151-166.
- JAYNE, B. C.; BENNETT, A. F. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. **Evolution**, v. 44, p. 1204-1229, 1990.
- JOLICOEUR, P. The multivariate generalization of the allometry equation. **Biometrics**, v. 19, p. 497-499, 1963.
- KASPEROVICZUS, K. **Biologia reprodutiva da jararaca ilhoa, *Bothrops insularis* (Serpentes, Viperidae) da Ilha da Queimada Grande, São Paulo**. 2009. 124 f. Dissertação (Mestrado em Biotecnologia) – Instituto de Biomédicas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.
- KEPHART, D. G.; ARNOLD, S. J. Garter snake diets in a fluctuating environment: A seven-year study. **Ecology**, v. 63, n. 5, p. 1232-1236, 1982.
- KING, R. B. Sexual dimorphism in snake tail length: sexual selection, natural selection, or morphological constraint? **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 38, p. 133-154, 1989.
- KING, R. B. Microgeographic, historical, and size-correlated variation in water snake diet composition. **Journal of Herpetology**, v. 27, n. 1, p. 90-94, 1993.
- KING, R. B. Variation in brown snake (*Storeria dekayi*) morphology and scalation: Sex, family, and microgeographic differences. **Journal of Herpetology**, v. 31, n. 3, p. 335-346, 1997.
- KING, R. B. Analyzing the relationship between clutch size female body size in reptiles. **Journal of Herpetology**, v. 34, n.1, p.148-150, 2000.
- KLAUBER, L. M. **Rattlesnakes, their habits, life histories and influence in mankind**. California: University of California Press, 1956. 2 v. 1533 p.

- KLAUBER, L. M. **Rattlesnakes, their habits, life histories and influence in mankind**. California: University of California Press, 1982. 350 p.
- KLINGENBERG, C.P.; ZIMMERMANN, M. Static, ontogenetic, and evolutionary allometry: a multivariate comparison in nine species of Water Striders. **The American Naturalist**, v. 140, n. 4, p. 601-620, 1992.
- KLINGENBERG, C. P. Multivariate allometry. In: MARCUS, L. F.; CORTI, M.; LOY, A.; NAYLOR, G. J. P, SLICE, D. **Advances in morphometrics**. New York: Plenum Publications NATO ASI, Series A, 1996. p. 23-49.
- LANGLADA, F. Ciclo sexual bienal de serpentes *Crotalus* do Brasil - Comprovação. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 36, p. 67-72, 1972.
- LAPORTA-FERREIRA, I. L.; SANTOS, S. M. A.; SANTORO, M. L.; SAIKI, M.; VASCONCELOS, M. B .A. Comparative analyses of inorganic elements in venoms from three subspecies of *Crotalus durissus* from Brazil. **Journal of Natural Toxins**, v. 6, n. 1, p. 103-110, 1997.
- LINDELL, L. E.; FORSMAN, A.; MERILA, J. Variation in number of ventral scales in snakes: effects on body size, growth rate and survival in the adder, *Vipera berus*. **Journal of Zoology (London)**, v. 230, p. 101-115, 1993.
- LYDSEY, C. C. Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes. **Evolution**, v. 20, p. 456-465, 1966.
- MACARTHNEY, J. M. Diet of the Northern Pacific rattlesnake, *Crotalus viridis oregonus*, in British Columbia. **Herpetologica**, v. 45, n. 3, p. 299-304, 1989.
- MACARTNEY, J. M.; GREGORY, P. T.; CHARLAND, M. B. Growth and sexual maturity of the Western rattlesnake *Crotalus viridis*, in British Columbia. **Copeia**, p. 47-57, 1990.
- MADSEN, T.; SHINE, R.; LOMAN, J.; HAKANSSON, T. Determinants of mating success in male adders, *Vipera berus*. **Animal Behaviour**, v. 45, p. 491-499, 1993.
- MARINHO, C. E.; ALMEIDA-SANTOS, S. M.; YAMASAKI, S. C.; SILVEIRA, P. F. Seasonal variation of peptidase activities in the reproductive tract of *Crotalus durissus terrificus*. **General and Comparative Endocrinology**, v. 160, p. 84-92, 2008.
- MARINHO-FILHO, J.; REIS, M. L.; OLIVEIRA, O. S.; VIEIRA, E. M.; PAES, M. N. The Cerrado mammals: diversity, ecology and natural history. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUINS, R. J. **The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna**. New York: Columbia University Press. 2002. p. 266-284.
- MARQUES, O. A. V.; ETEROVIC, A.; SAZIMA, I. **Serpentes da Mata Atlântica**. Ribeirão Preto: Holos, 2001. 184 p.

- MARQUES, O. A. V.; ETEROVIC, A.; ENDO, W. Seasonal activity of snakes in the atlantic forest in Southeastern Brazil. **Amphibia - Reptilia**, v. 22, p. 103-111, 2001.
- MARQUES, O. A. V.; ALMEIDA-SANTOS, S. M.; RODRIGUES, M. Activity patterns in coralsnakes, genus *micrurus* (Elapidae), in South and Southeastern Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 1, n. 2, p. 99-105, 2006.
- MARTIN, W. H. The Timber rattlesnake: its distribution and natural history. In: TYNING, T. F. **Conservation of the timber rattlesnake in the Northeast**. Massachusetts, U.S.A.: Massachusetts Audubon Society, Lincoln, 1992. p. 13-22.
- MARTIN, W. H. Reproduction of the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) in the Appalachian Mountains. **Journal of Herpetology**, v. 27, n. 2, p. 133-143, 1993.
- MARTIN, W. H. 2002. Life history constraints on the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) at its climatic limits. In: SCHUETT, G. W.; HÖGGREN, M.; DOUGLAS M. E.; GREENE, H. W. **Biology of the Vipers**. United States of America: Eagle Mountain Publishing, 2002. p. 285-306.
- MARTINS, M.; MARQUES, O. A. V.; SAZIMA, I. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*. In: SCHUETT, G. W.; HÖGGREN, M.; DOUGLAS M. E.; GREENE, H. W. **Biology of the Vipers**. United States of America: Eagle Mountain Publishing, 2002. p. 1-22.
- MARTINS, M.; OLIVEIRA, M. E. Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonia, Brazil. **Herpetological Natural History**, v. 6, p. 78-150, 1998.
- MARTINS, M.; MARQUES, O. A. V.; SAZIMA, I. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*. In: SCHUETT, G. W.; HÖGGREN, M.; DOUGLAS M. E.; GREENE, H. W. **Biology of the Vipers**. United States of America: Eagle Mountain Publishing, 2002. p. 1-22.
- MAYR, E. Geographical character gradients and climatic adaptation. **Evolution**, v. 10, p. 105-108, 1956.
- MAYR, E. **Animal species and evolution**. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1963. 797 p.
- MELLO, R. F.; BELLUOMINI, H. E. Ciclo anual da atividade testicular em *Crotalus durissus terrificus*. **Ciência e Cultura**, v. 17, p. 223, 1965.
- MITCHELL, J. C. Geographic variation of *Elaphe guttata* (Reptilia: Serpentes) in the Atlantic Coastal Plain. **Copeia**, v. 1, p. 33-41, 1977.
- MONTEIRO, L. R.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; DOS REIS, S. F.; ARAUJO, E. D. Geometric estimates of heritability in biological shape. **Evolution**, v. 56, n. 3, p. 563-572, 2002.

- MURPHY, R.W.; FU, J.; LATHROP, A.; FELTHAM, J.; KOVAC, V. Phylogeny of the rattlesnakes (*Crotalus and Sistrurus*) inferred from sequences of five mitochondrial DNA genes. In: SCHUETT, G. W.; HÖGGREN, M.; DOUGLAS M. E.; GREENE, H. W. **Biology of the Vipers**. United States of America: Eagle Mountain Publishing, 2002. p. 71-92.
- MUSHINSKY, H. R. Foraging ecology. In: SEIGEL R. A.; COLLINS J. T.; NOVAK, S. S. **Snakes: Ecology and Evolutionary Biology**. New York: Macmillan, 1987. p. 302-334.
- NAULLEAU, G.; BONNET, X.; VACHERVALLAS, M.; SHINE, R.; LOURDAIS, O. Does less-than-annual production of offspring by female vipers (*Vipera aspis*) mean less-than annual mating? **Journal of Herpetology**, v.33, n. 4, p.688-691, 1999.
- NIMER, E. **Climatologia do Brasil**. 2. ed. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1989. 421 p.
- NOGUEIRA, C.; SAWAYA, R. J.; MARTINS, M. Ecology of the pitviper, *Bothrops moojeni*, in the Brazilian Cerrado. **Journal of Herpetology**, v. 37, n. 4, p. 653-659, 2003.
- NORMAN, D. R. **Anfibios y reptiles del Chaco Paraguayo**. 1. ed. San José, C. R: Heredia, 1994. 281 p.
- NOWAK, R.M. Walker's mammals of the world. 5th ed. Baltimore (MD): The Johns Hopkins University Press, V. 1. 1991. p. 642.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUINS, R. J. **The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of Neotropical savanna**. New York: Columbia, University Press, 2002. p. 91-120.
- OSGOOD, D. W. Effects of temperature on the development of meristic characters in *Natrix fasciata*. **Copeia**, v. 1, p. 33-47, 1978.
- PALMER, W. M. Distribution and variation of the Carolina pigmy rattlesnake, *Sistrurus miliarius miliarius* Linnaeus, in North Carolina. **Journal of Herpetology**, v.5, p. 39-44, 1971.
- PASSOS, P.; FERNANDES, R.; PORTO, M. Geographical variation and taxonomy of snail-eating snake *Dipsas albifrons* (Sauvage, 1884), with comments on the systematic status of insular subspecies *Dipsas albifrons cavalheiroi* Hoge, 1950 (Serpentes: Colubridae: Dipsadinae). **Zootaxa**, v. 1013, p. 19-34, 2005.
- PASSOS, P.; FERNANDES, R. Revision of the *Epicrates cenchria* complex (Serpentes: Boidae). **Herpetological Monographs**, v. 22, p. 1-30, 2009.
- PASSOS, P.; DOBIEY, M.; VENEGAS, J. Variation and natural history notes on giant groundsnake, *Atractus gigas* (Serpentes: Dipsadidae). **Journal of Herpetology**, v. 5, n. 2, p. 73-82, 2010.

- PIFANO, F.; RODRIGUEZ-ACOSTA, A. Ecological niche and redescription of *Crotalus vegrandis* (Serpentes: Crotalidae) in Venezuela. **Brenesia**, v. 45-46, p. 169-175, 1996.
- PLACE, A. J.; ABRAMSON, C. I. A quantitative Analysis of the ancestral area of rattlesnake. **Journal of Herpetology**, v. 38, n. 1, p. 151-156, 2004.
- POOK, C. E.; WÜSTER, W.; THORPE, R. S. Historical biogeography of the Western rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus viridis*), inferred from mitochondrial DNA sequence information. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 15, n. 2, p. 269-282, 2000.
- PRIVAL, D. B.; GOODE, M. J.; SWANN, D. E.; SCHWALBE, C. R.; SCHROFF, M. J. Natural history of a Northern population of twin-spotted rattlesnakes, *Crotalus pricei* **Journal of Herpetology**, v. 36, n. 4, p. 598-607, 2002.
- QUIJADA-MASCAREÑAS, J. A.; WÜSTER, W. On the Origins and Dispersal of Neotropical Rattlesnakes in South America. **The Canadian Association of Herpetologists Bulletin**, v. 14, n. 1. p. 6-12, 2006.
- QUIJADA-MASCAREÑAS, J. A.; FERGUSON J. E.; POOK, C. E.; SALOMÃO, M. G.; THORPE, R. S.; WÜSTER, W. Phylogeographic patterns of trans-Amazonian vicariants and Amazonian biogeography: the Neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus* complex) as an example. **Journal of Biogeography**, v. 34, p. 1296-1312, 2007.
- REINERT, H. K. Habitat variation within sympatric snake populations. *Ecology*, v. 65, p.1673-1682, 1984.
- ROHLF, F. J.; BOOKSTEIN, F. L. A comment on shearing as a method for "size correlation". **Systematic Zoology**, v. 36, p. 356-367, 1987.
- ROHLF, F. J.; MARCUS, F. L. A revolution in morphometrics. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 8, p. 129-133, 1993.
- ROZE, J. A. **La Taxonomía y zoogeografía de los ofidios de Venezuela**. Caracas, Venezuela: Ediciones de la Biblioteca, Universidad Central de Caracas, 1966. 362 p.
- SAINT GIRONS, H. Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* (L) dans l'ouest de la France. *Bulletin Biologique de France et Belgique*, v. 91, p. 284-350, 1957.
- SAINT-GIRONS, H. Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. **Herpetologica**, v. 38, n. 1, p. 5-16, 1982.
- SALOMÃO, M. G.; ALMEIDA-SANTOS, S. M.; PUORTO, G. Activity pattern of *Crotalus durissus* (Viperidae, Crotalinae): Feeding, reproduction and snakebite. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 30, n. 2, p. 101-106, 1995.

- SALOMÃO, M. G.; ALMEIDA-SANTOS, S. M. The Reproductive cycle of male Neotropical rattlesnakes (*Crotalus durissus terrificus*). In: SCHUETT, G. W.; HÖGGREN, M.; DOUGLAS M. E.; GREENE, H. W. **Biology of the Vipers**. United States of America: Eagle Mountain Publishing, 2002. p. 507-514.
- SANTOS, S. M.; GERMANO, V. J. *Crotalus durissus* (Neotropical rattlesnake) Prey. **Herpetological Review**, v. 27, n. 3, p. 143, 1996.
- SANTORO, M. L.; SOUSA-E-SILVA, M. C. C.; GONÇALVES, L. R. C.; M, A. S.; CARDOSO, D. F.; LAPORTA-FERREIRA, I. L.; SAIKI, M.; PERES, C. A.; SANO-MARTINS, I.S. Comparison of the biological activities in venoms from three subspecies of the South American rattlesnake (*Crotalus durissus terrificus*, *C. durissus cascavella* and *C. durissus collilineatus*). **Comparative Biochemistry and Physiology. Part C, Pharmacology, Toxicology and Endocrinology**, v. 122, n. 1, p. 61-73, 1999.
- SANTOS, S.; LAPORTA-FERREIRA, I. Discriminação geográfica de *Crotalus durissus terrificus* e *Crotalus durissus collilineatus* no Estado de São Paulo. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE ZOOLOGIA, 1992, Belém, Pará. **Resumo...** 1992. p. 123.
- SANT'ANNA, S.; ABE, A. S. Diet of the rattlesnake *Crotalus durissus* in Southeastern Brazil (Serpentes, Viperidae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 42, n. 3, p. 169-174, 2007.
- SCHUETT, G. W. Is long-term sperm storage an important component of the reproductive biology of temperate pitvipers? In: CAMPBELL, J. A.; BRODIE Jr, E. D. **Biology of the Pitvipers**. Texas: Selva Tyler, 1992. p. 169-184.
- SCHUETT, G. W.; CARLISLE, S. L.; HOLYCROSS, A. T.; O'LEILE, J. K.; HARDY, D. L.; VAN KIRK, E. A.; MURDOCH, W. J. In: SCHUETT, G. W.; HÖGGREN, M.; DOUGLAS M. E.; GREENE, H. W. **Biology of the Vipers**. United States of America: Eagle Mountain Publishing, 2002. p. 516-532.
- SEIGEL, R. A.; FORD, N. B. Reproductive Ecology. In: SEIGEL, R. A.; COLLINS, J. T.; NOVAK, S. S. **Snakes: Ecology and Evolutionary biology**. New York: MacMillan Publishing Company, 1987. p. 210-252.
- SEVER, D. M.; STEVENS, R. A.; RYAN, T. J.; HAMELTT, W. C. Ultrastructure of the reproductive system of the black swamp snake (*Seminatrix pygaea*). III. Sexual segment of the male kidney. **Journal of Morphology**, v. 252, p. 238-254, 2002.
- SHINE, R. Habitats, diet and sympatry in snakes: a study from Australia. **Canadian Journal of Zoology**, v. 55, p. 1118-1128, 1977.
- SHINE, R. Reproduction in Australian elapid snakes. I. Testicular cycles and mating seasons. **Australian Journal of Zoology**, v. 25, p. 647-653, 1977a.
- SHINE, R. Reproduction in Australian elapid snakes. II. Females reproductive cycles. **Australian Journal of Zoology**, v. 25, p. 655-666, 1977b.

SHINE, R. Sexual dimorphism and male combat in snakes. **Oecologia**, v. 33, p. 269-277, 1978.

SHINE, R. "Costs" of reproduction in reptiles. **Oecologia**, v. 46, p. 92-100, 1980.

SHINE, R. Sexual differences in morphology and niche utilization in an aquatic snake, *Acrochordus arafurae*. **Oecologia**, v. 69, p. 260-267, 1986.

SHINE, R.; SLIP, D. J. Biological aspects of the adaptive radiation of Australian pythons (Serpentes: Boidae). **Herpetologica**, v. 46, p. 283-290, 1990.

SHINE, R. Sexual dimorphism in snakes. In: SEIGEL, R. A.; COLLINS, J. T. **Snakes: Ecology and Behavior**. New York: MacMillan Publishing Company, 1993. p. 49-86.

SHINE, R. Sexual size dimorphism in snakes revisited. **Copeia**, v. 2, p. 325-346, 1994.

SHINE, R.; REED, R. N.; SHETTY, S.; COGGER, H. G. Relationships between sexual dimorphism and niche partitioning within a clade of sea-snakes (Laticaudinae). **Oecologia**, v. 133, p. 45-53, 2002.

SPENCER, C. L. Geographic variation in Western diamond-backed rattlesnake (*Crotalus atrox*) morphology. In: HAYES, W. K.; BEAMAN, K. R.; CARDWELL, M. D.; BUSH S. P. **The biology of Rattlesnakes**. Loma Linda, CA: Loma Linda University Press, 2008, p. 55-78.

STATSOFT . **STATISTICA**: Data Mining software. Version 7.0. [S l]: STATSOFT, 1996.

SOLÓRZANO, A.; CERDAS, L. Biología reproductiva de la cascabel Centroamericana *Crotalus durissus durissus* (Serpentes: Viperidae) en Costa Rica. **Revista de Biología Tropical**, v. 36, n. 2A, p. 221-226, 1988.

SOLÓRZANO, A.; CERDAS, L. Reproductive biology and distribution of the terciopelo *Bothrops asper* Garman (Serpentes: Viperidae), in Costa Rica. **Herpetologica**, v. 45, n. 4, p. 444-450, 1989.

TAYLOR, E. N. Diet of the Baja California rattlesnake, *Crotalus enyo* (Viperidae). **Copeia**, v.2, p. 553-555, 2001.

TER BRAAK, C. J. F. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique formultivariate direct gradient analysis. **Ecology**, v.67, p.1167-1179. 1986.

TER BRAAK, C. J. F.; SMILAUER, E. P. **CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows**: software for canonical community ordination. Version 4. New York: Microcomputer Power Ithaca, 1998.

THORPE, R. S. Geographic variation: multivariate analysis of six characters systems in snakes in relation to character number. **Copeia**, v. 1, p. 63-70, 1989a.

- THORPE, R. S. Pattern and function of sexual dimorphism: a biometric study of character variation in the grass snake (*Natrix natrix*, Colubridae) due to sex and its interaction with geography. **Copeia**, v 1, p. 53-63, 1989b.
- THORPE, R. S.; MALHOTRA, A.; BLACK, H.; DALTRY, J. C.; WÜSTER, W. Relating geographic pattern to phylogenetic process. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, v. 349, p. 61-68, 1995.
- TINKLE, D. W.; DUNHAM, A. E. Comparative life histories of two syntopic Sceloporine lizards. **Copeia**, v. 1, p. 1-18, 1986.
- TOMOVIC, L.; DZUKIC, G. Geographic variability and taxonomy of the nose-horned viper, *Vipera ammodytes* (L. 1758), in the Central and Eastern parts of the Balkans: a multivariate study. **Amphibia-Reptilia**, v. 24, n. 3, p. 359-377, 2003.
- TOZETTI, A. M. **Uso do ambiente, atividade e ecologia alimentar da cascavel (*Crotalus durissus*) em área de Cerrado na região de Itirapina, São Paulo.** 2006. 93 f. Tese (Doutorado em Ciências - Ecologia) – Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.
- TSUI, H. W.; LICHT, P. Pituitary in dependence of sperm storage in male snakes. **General Comparative Endocrinology**, v. 22, p.277-279, 1974.
- UETZ, P.; HOŠEK, L.; HALLERMAN, J. **The Reptile Database.** 2012. Disponível em: <http://www.reptile-database.org>. Acesso em: 30 mar. 2012.
- VALDUJO, P. H.; NOGUEIRA C.; MARTINS, M. Ecology of *Bothrops neuwiedi pauloensis* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. **Journal of Herpetology**, v. 36, n. 2, p. 169-176, 2002.
- VOLSOE, H. Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera verus* (L). **Spolia Zoologica Musei Hauniensis**, v. 5, p. 1-157, 1944.
- VANZOLINI, P. E.; RAMOS-COSTA, A. M.; VITT, L. J. **Repteis das Caatingas.** Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 1980. 161 p.
- VANZOLINI, P. E.; CALLEFO, M. E. V. A taxonomic bibliography of the South American snakes of the *Crotalus durissus* complex (Serpentes, Viperidae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 74, n. 1, p. 37-83, 2002a.
- VANZOLINI, P. E.; CALLEFO, M. E. V. On some aspects of the reproductive biology of Brazilian *Crotalus* (Serpentes, Viperidae). **Biologia Geral e Experimental**, v. 3, n. 1, p. 3-35, 2002b.
- VELOSO, H. P.; ROSA, R. A. L., ALVES, L. J. C. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal.** Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1991. 124 p.
- VITT, L. J. Ecology of an anuran-eating guild of terrestrial tropical snakes. **Herpetologica**, v. 39, n. 1, p. 652-666, 1983.

VOGT, R. C.; MACIEL, M. G.; CORDEIRO, D. A. C. Biodiversidade de répteis do bioma floresta amazônica e ações prioritárias para sua conservação. In: INSTITUTO SOCIO-AMBIENTAL. **Biodiversidade na Amazônia Brasileira. Avaliação e ações prioritárias para a conservação, uso sustentável e repartição de benefícios**. São Paulo: Estação Liberdade, 2001. p. 89-96.

WALLACE, R. L.; DILLER, L. V. Feeding ecology of the rattlesnake, *Crotalus viridis oregonus*, in Northern Idaho. **Journal of Herpetology**, v. 24, n. 3, p. 246-253, 1990.

WIENS, J. J.; SERVEDIO, M. R. Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. **Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences**, v. 267, p. 631-636, 2000.

WÜSTER, W.; THORPE, R. S.; PUORTO, G. Systematics of the *Bothrops atrox* complex (Reptilia: Serpentes: Viperidae) in Brazil: a multivariate analysis. **Herpetologica**, v. 52, n. 2, p. 263-271, 1996.

WÜSTER, W.; SALOMÃO, M. G.; THORPE, R. S.; PUORTO, G.; FURTADO, M. F. D.; HOGE S. A.; THEAKSTON, R. D. G.; WARRELL, D. A. Systematics of the *Bothrops atrox* complex: new insights from multivariate analysis and mitochondrial DNA sequence information. **Symposium of the Zoological Society of London**, v. 70, p. 99-113, 1997.

WÜSTER, W.; SALOMÃO, M. G.; DUCKETT, G. J.; THORPE, R. S. Mitochondrial DNA phylogeny of the *Bothrops atrox* species complex (Squamata: Serpentes: Viperidae). **Kaupia**, v. 8, p. 135-144, 1999.

WÜSTER, W.; SALOMÃO, M. G.; QUIJADA-MASCAREÑAS, J. A.; THORPE, R. S.; BBBSP. Origins and evolution of the South American pitviper fauna: evidence from mitochondrial DNA sequence analysis. In: SCHUETT, G. W.; HÖGGREN, M.; DOUGLAS M. E.; GREENE, H. W. **Biology of the Vipers**. United States of America: Eagle Mountain Publishing, 2002. p. 111-128.

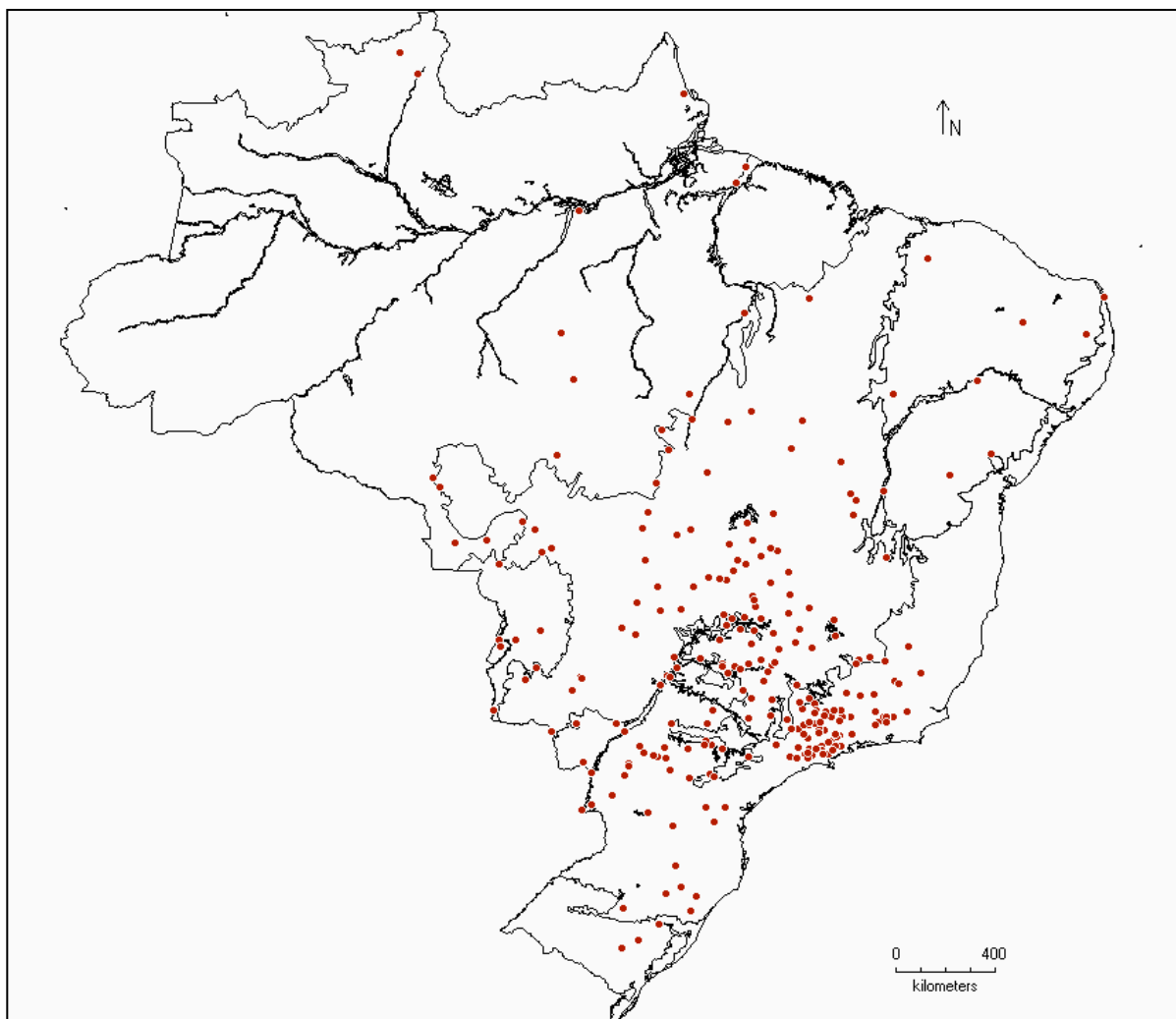
WÜSTER, W.; FERGUSON, J. E.; QUIJADA-MASCAREÑAS, J. A.; POOK, C. E.; SALOMAO, M. D.; THORPE, R. S. Tracing an invasion: landbridges, refugia, and the phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). **Molecular Ecology**, v.14, p. 1095-1108, 2005a.

WÜSTER, W.; FERGUSON, J. E.; QUIJADA-MASCAREÑAS, J. A.; POOK, C. E.; SALOMAO, M. D.; THORPE, R. S. No rattlesnakes in the rainforest: replay to Gosling and Bush. **Molecular Ecology**, v.14, p. 3619-3621, 2005b.

WÜSTER, W.; BÉRNILS, R. S. On the generic classification of the rattlesnakes, with special reference to the Neotropical *Crotalus durissus* complex (Squamata: Viperidae). **Zoologia**, v. 28, n. 4, p. 417-419, 2011.

YOKOYAMA F; YOSHIDA, H. The reproductive cycle of the male habu, *Trimeresurus flavoviridis*. **The Snake**, v. 25, p. 55-62, 1993.

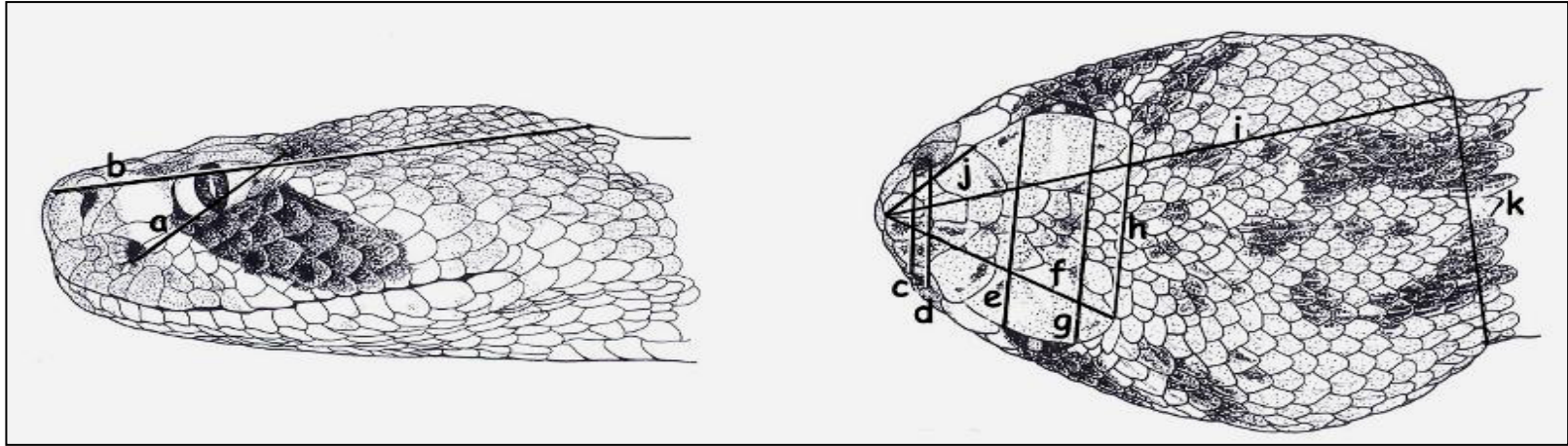
YAMANOUYE, N.; SILVEIRA, P. F.; ABDALLA, F. M. F.; ALMEIDA SANTOS, S. M.; BRENO, M. C.; SALOMÃO, M. G. Reproductive cycle of the Neotropical *Crotalus durissus terrificus*: II. Establishment and maintenance of the uterine muscular twisting, a strategy for long-term sperm storage. **General and Comparative Endocrinology**, v. 139, p. 151-157, 2004.

APÊNDICE A - Distribuição geográfica das populações de *Crotalus durissus* no Brasil

Lista de procedência dos exemplares estudados das populações de *Crotalus durissus* do Brasil. *Crotalus durissus* (n = 870). **AMAPÁ:** Amapá (CHUNB 5454-55). **BAHIA:** Barreras (CHUNB 6063, MNRJ 2992); Bom Jesus da Lapa (MNRJ 2993-94); Catitá (MNRJ 7536); Cocos (CHUNB 49195); Correntina (CHUNB 5449-51); Curaça (MNRJ 7989); Gameleira do Assuará (MZUSP 14051); Ibiraba (MZUSP 10074-76, 10078); Ibiquera (MPEG 18811); Jaborandi (MNRJ 18659, 18775); Morro do Chapéu (MZUSP 10457); Ricão do Jaguibe (PUCRS 2501, 2516, 2539, 2553); Santo Inácio (MZUSP 10026, 10456). **DISTRITO FEDERAL:** Brasília (CHUNB 5439-41, 5445-46, 5452, 5456, 10190, 20466, 20473-74, 20477, 24599, 29762, 52355); Taguatinga (IBSP 44104). **GOIÁS:** Alexania (CHUNB 39067); Alto Paraíso de Goiás (CHUNB 20437); Anápolis (IBSP 58138-39); Aruana (IBSP 43846); Buriti Alegre (IBSP 5164); Caiapônia (IBSP 56244); Catalão/Ouvidor (IBSP 48972-73, 49114, 49116-18, 49120, 49162, 51420, 52811, 52881-82, 52965); Corumbá (IBSP 52366, 52727); Corumbáiba (IBSP 17407); Cristalina (IBSP 55294-99); Formosa (IBSP 22965, 52960); Goianesia (IBSP 13014, 13098, 13101-04, 13176-77, 50128, 57171-75); Goiania (IBSP 19578, 33263, 33338-39, 33342, 49107, 52812); Goiatuba (IBSP 52716); Ipameri (IBSP 19695, 49119, 56592-93); Itumbiara (IBSP 33589, 34326, 64158-61); Jataí (IBSP 57181-83); Mineiros (CHUNB 10958); Mozarlandia (IBSP 48594); Nazario (IBSP 54899-900, 55176-77); Niquelandia (IBSP 50320); Padre Bernardo Vão dos Anjos (IBSP 24876); Parauna (IBSP 50479); Pires do Rio (CHUNB 43389, IBSP 57187-90); Planaltina de Goiás (CHUNB 20472); Rio Verde (CHUNB 49673, IBSP 11988-12001, 12943, 13034-40, 13042-43, 47336, 53653, 54897-98); Trindade (IBSP 58137); Urutai (IBSP 49115, 53346). **MARANHÃO:** Barra da Corda (MZUSP 4567); Grajaú (MPEG 16828, 16930). **MINAS GERAIS:** Agua Limpa Sertãozinho (IBSP 66545-49); Aiuroca (IBSP 56015-19, 66630); Alfenas (IBSP 22591-92, 45464, 45839, 45841); Alterosa (IBSP 64698, 68478); Araguari (IBSP 52640, 66737, 66819); Baependi (IBSP 60903-04, 66586-88); Barra do Paraopeba

(MNRJ 875); Belmiro Braga (CHUNB 51407); Belo Oriente (MZUFV 1355); Boltelhos (IBSP 48663); Bom Sucesso (IBSP 26858); Borda da Mata (IBSP 24448); Brasópolis (IBSP 21174-75); Camanducaia (IBSP 66639, 67005); Cambuquira (IBSP 44320, 47183); Caxambú (IBSP 50687); Conceição das Alagoas (IBSP 61064, 61087); Conceição dos Ouros (IBSP 68491-93); Conquista (IBSP 29425); Esmeralda (IBSP 67893); Florestal (MZUFV 197, 199); Fronteira (IBSP 47300, 47332-35); Frutal (IBSP 53224, 57151, 57452-54); Guaraciaba (MZUFV 1110, 1300); Itapegibe (IBSP 60127, 60129, 64168-69); Itapeva (IBSP 76837); Ituiutaba (IBSP 52642); Iturama (IBSP 52813, 57616-19); Janauba (MNRJ 7987); João Pinheiro (IBSP 52435, 55964, 56001); Lagoa Santa (MNRJ 1364); Lambari (IBSP 42566); Machado (IBSP 54507); Manhuaçu (MZUFV 859, 891, 894); Monsenhor Paulo (IBSP 47121); Monte Carmelo (IBSP 53222); Monte Cristo (IBSP 7777); Monte Sião (IBSP 66268, 66826, 66829-34, 66836-37, 66839); Munhoz (IBSP 67982); Muzambinho (IBSP 42546, 42571); Orvalho (IBSP 14283); Ouro Fino (IBSP 75370); Paracatú (IBSP 48703, 53237); Paraisópolis (IBSP 15624-27); Passos (IBSP 22862); Patos de Minas (IBSP 18056-57, MZUFV 196, 1007); Perdizes (IBSP 68913); Planura (IBSP 66516, 66738); Poço Fundo (IBSP 66916-17); Pouso Alegre (IBSP 60289, 60291); Ressaquinha (MNRJ 7991); Sacramento (CHUNB 53186); São Gonçalo do Rio Abaixo (MNRJ 7993); São Gonçalo do Sapucaí (IBSP 68460-61); São Gotardo (IBSP 46999); São José del Rey (IBSP 67774); São Lorenzo (IBSP 53483-84); São Sebastião de Bela Vista (IBSP 60896, 66635, 76798-800); São Tomé das Letras (IBSP 76893); Senador José Bento (IBSP 66901, 66903-04); Serra do Salitre (IBSP 64680); Simão Pereira (MNRJ 17500); Tapaciguará (IBSP 52771-72); Teixeiras (MZUFV 452); Três Corações (IBSP 53475, 53486); Três Marias (IBSP 49121, 51416, 51630, 51634); Tupaciguará (IBSP 50625); Uberlândia (IBSP 15536, 46595, 52638-39); Unai (CHUNB 20433, 20460, 20465, 20475-76, 24379); Vazante (IBSP 46359, 48700, 52332-35, 52337-38, 52340-42, 52344, 52347, 52349, 52728, 52773, 53024, 53589, 53595, 62219-30, Volta Grande MZUFV 1263). **MATO GROSSO:** Água Boa Fazenda Lagoinha (IBSP 57511-12, 67984-85); Alto Araguaia (MZUSP 9935); Alto Boa Vista (IBSP 58053, 58307); Barra das Garças (IBSP 23937, 45658); Barra do Tipirape (MNRJ 876); Barracão Queimado (IBSP 22294-95, 22298-99, 22503, 23004); Cáceres (IBSP 24054, 24302, 26763, 27554-55, 28987, 40287); Chapada dos Guimarães (CHUNB 5442-43, 43012); Cuiabá (IBSP 51764); Nobres (IBSP 54959); Nortelandia (IBSP 23974, 24100, 24169); Nova Xavantina (IBSP 24892, 41833, 52964, 55412, 55618-20); Parque Xingú (IBSP 25596, 25668, 26285, 26970, 28739-42, 32104, 34288, 34338, 43659); Pontes e Lacerda (IBSP 54695-96); Porto Alegre do Norte (CHUNB 47861); Ribeirão Cascalheira (IBSP 52743); Salto do Céu (IBSP 54549); São Domingos (IBSP 12827); São José do Rio Claro (MZUSP 11353-55); Sinop (IBSP 51203, 52775, 52871-72, 52883, 52966). **MATO GROSSO DO SUL:** Agachi (IBSP 14310); Antonio João (MZUSP 10348); Aparecida do Taboado (IBSP 37087, 38081); Aquidauana (MZUSP 10109); Bandeirantes (MZUSP 10350); Bodoquena (IBSP 60274); Campo Grande (IBSP 10745-51, 12416-22, 14303, 16646, 23943, 48704); Carandazal (IBSP 15940); Chapadão do Sul (55486); Corumbá (IBSP 14273, 24315, 51796); Costa Rica (IBSP 49322, MZUSP 10342); Dourados (IBSP 26802); Iguatemi (IBSP 56468); Ilha Solteira (IBSP 38087, 38224); Inocencia (MZUSP 10357); Naviraí (MZUSP 10338, 10340); Nioaque (MZUSP 10152); Nova Andradina (IBSP 18562, 49482); Palmeiras (IBSP 14311); Paranaíba (IBSP 24495, 51795, 51969); Ponta Porã (IBSP 15908, 16485, 16487, 18102, 20703-04, 20708, 25602); Porto Murtinho (IBSP 58480); Porto Primavera (IBSP 59287, 59290, 59293, 59298); Ribas do Rio Pardo (MZUSP 10353); Rio Brillhante (MZUSP 10345); Santa Teresinha (IBSP 52276, 52961); Selvíria (IBSP 33841, 33848, 33866, 36061, 38053-56, 38063-69, 38142, 38144-47, 38150, 38153-56, 38220-23, 38225); Sertãozinho Campo Grande (IBSP 11130-32); Sete Quedas (MZUSP 10359); Sidrolândia (IBSP 23922); Terenos (MZUSP 10349); Tres Lagoas (IBSP 49161, 52810). **PARÁ:** Cachimbo (MPEG 18782, MZUSP 4675); Novo Progresso (MPEG 20907, CHUNB 37558, 38619); Ponta de Pedras (MPEG 24041); Salvaterra (MPEG 17780, 18810, 20820); Santana do Araguaia (IBSP 29892, 29992, 30018); Santarém (LPHA 102, 628, 880, 2057, 2654, 2980, 4086, 7627); São Geraldo de Araguaia (MPEG 18968). **PARAÍBA:** Campina Grande (MNRJ 17073); São Tomé (MZUSP 9026); Souza (MNRJ 1981-83). **PARANÁ:** Apucarana (IBSP 15435, 61283); Arapoti (IBSP 55404-10); Cambara (IBSP 61323, 61325); Campo Tenente (PUCRS 15379); Candió (PUCRS 17587); Cascavel (IBSP 16693, 24593, 61275-76, 61278-79); Cornelio Procópio (IBSP 15354); Curitiba (IBSP 15352, 28659, 45427, 45436, 45462, 45468, 45470); Faxinal (IBSP 15358-62); Florai (PUCRS 17589, 17591-93); Foz do Iguaçu (IBSP 18620, 44967-69, 45155, 45172, 45181, 45185, 45290-92, 45606); Goioere (IBSP 17728, 17953-54, 17964); Guaira (IBSP 16187); Jaguapitá (IBSP 75437, 76819); Jaguariaiva (IBSP 55487-92); Marialva (PUCRS 17594, 17596, 17598); Maringá (PUCRS 14780, 17597); Palmeiras (IBSP 16503); Paranaíba (IBSP 15290, 26027, PUCRS 17588); Porto União de Vitória (IBSP 22630); São Miguel do Iguaçu (IBSP 62276); Tapejara (IBSP 60891); Telemaco Borba (IBSP 56577-84); Tuneiras do Oeste (PUCRS 17595). **PERNAMBUCO:** Carnaubeira (MZUSP 4978); Exú (MZUSP 5003, 6582, 6908-09); Jaboatão (MZUSP 8048). **PIAUI:** Piri-piri (CHUNB 61132); **RIO DE JANEIRO:** Rio das Flores (MNRJ 16974, 16976-79); Serra das Abóboras (MNRJ 14414); Valença (MNRJ 19495-97). **RIO GRANDE DO NORTE:** Natal (MNRJ 14254). **RIO GRANDE DO SUL:** Arroio do Tigre (PUCRS 5710, 11247); Encruzilhada (PUCRS 7798, 8859); Jaquirana (PUCRS 11000, 14085); Protásio Alvez (PUCRS 12251-52); Santana da Boa Vista (PUCRS 8865); São Francisco de Paula (PUCRS 2162, 2283, 2642-43, 2831,

2950, 2972, 3181, 3256, 5328-29, 8990, 8999, 9001, 9121, 9123, 9125-34, 9137, 9139-55, 11048, 14997, 15138); São Jerônimo (PUCRS 16128, 17840-42); Vacaria (PUCRS 2394, 2464). **RONDÔNIA:** Vilhena (CHUNB 15216). **RORAIMA:** Boa Vista (MPEG 484, 500, MZUSP 9190, 9192, 9768, 10378, 10732); Bonfim (MZUSP 9789); Igarapé Garrafa (MZUSP 10097); Ilha Maracá (MZUSP 10010, 17261); Maloca Boqueirão (MZUSP 9958); Maloca Mangueira (MZUSP 9832); Maloca Sorocaima (MZUSP 9738); Três Corações (MZUSP 10918). **SANTA CATARINA:** Anita Garibaldi (PUCRS 17451); Vargem Grande do Sul (MZUSP 2214). **SÃO PAULO:** Aguai (IBSP 75947); Angatuba (IBSP 60887); Aparecida do Norte (IBSP 70956-57, 73206, 73254, 73883); Arujá (IBSP 70277); Atibaia (IBSP 60886); Barueri (IBSP 60279); Boa Esperança do Sul (IBSP 21178); Biritizal (IBSP 49148, 52753); Caçapava (IBSP 59505, 63539); Cachoeira Paulista (IBSP 59498, 59500, 59502, 67320-21, 67323, 67326, 67329, 67473, 67475, 72841, 73494, 73517); Canitar (IBSP 60888, 60900); Cunha (IBSP 74465); Descalvado (IBSP 60889, 60894); Elias Fausto (IBSP 67652); Guararema (IBSP 64102-03, 72302, 72916); Igaratá (IBSP 67269, 67309, 70165); Ilha Solteira (IBSP 33847, 36488, 36530-31, 36594, 36720, 37649-50, 38080, 38143, 38227, 38238-39, 60905); Itapira (IBSP 60893, 60907); Jaboticabal (IBSP 23682); Jambuí (IBSP 70160, 74574); Lagoinha (IBSP 68006); Lins (IBSP 49153-54); Lorena (IBSP 63558, 63560-61); Marília (IBSP 47338-39); Mogi das Cruzes (IBSP 70394, 70475, 72151, 74223-25); Monte Azul Paulista (IBSP 33596); Natividade da Serra (IBSP 64039, 67930, 68479, 68859, 68873, 70576, 70693, 71037, 71827, 72520, 73207, 73372, 73476, 73970, 74039); Paraibuna (IBSP 58256, 66581); Paulo de Faria (IBSP 49105, 49149); Pindamonhangaba (IBSP 60281); Piquete (IBSP 62521); Piraju (IBSP 46981-82, 67540, 67936); Regente Feijó (IBSP 15800); Salto Grande (IBSP 67632); Santa Isabel (IBSP 67512, 70381, 71204); São Joaquim da Barra (IBSP 67548); São José do Barreiro (IBSP 60272, 66740-41, 68362-64, 68991-93, 71456, 71480, 71482, 72345, 73134-35); São José dos Campos (IBSP 67532-33, 68357-59, 69616, 70473, 72657); São Luiz do Paraitinga (IBSP 70784, 72594, 73570); São Paulo (IBSP 77563); Serra Negra (IBSP 61273). **TOCANTINS:** Cristalândia (IBSP 32109); Dianópolis (IBSP 53274); Lajeado (MZUSP 12410); Mateiros (CHUNB 40622-23); Palmas (CHUNB 14683, 14690, 15238, 21963, 21977-78); Peixe (MZUSP 12475); Porto Nacional (MZUSP 12411-12); Sandolândia (IBSP 56590).

ANEXO A - Caracteres morfométricos da cabeça em *Crotalus durissus* do Brasil

Fonte: (CAMPBELL E LAMAR ,1989)

a) DPFPS= distância da borda posterior da fosseta loreal à borda posterior da escama supraocular; b) TC= distância da borda anterior do osso quadrado à borda anterior da escama rostral (tamanho da cabeça em vista lateral); c) DAN= distância entre as bordas anteriores das narinas; d) DPN= distância entre as bordas posteriores das narinas; e) DAO= distância entre as bordas anteriores dos olhos; f) DPSAR= distância da borda posterior das escamas supraoculares à borda anterior da rostral; g) DPO= distância entre as bordas posteriores dos olhos; h) DPS= distância entre as bordas posteriores das escamas supraoculares; i) TC= variável b em vista dorsal; j) DASAR distância da borda anterior das escamas supraoculares à borda anterior da rostral; k) DAQ= distância entre as bordas mais anteriores dos ossos quadrados. Uma medida a mais foi registrada como a distância entre as bordas anteriores das fossetas loreais (DAF), não visualizada neste esquema.