

Renato Augusto de Moraes

VARIAÇÕES EM CARACTERES
MORFOLÓGICOS E ECOLÓGICOS EM
POPULAÇÕES DE *BOTHROPS JARARACA*
(SERPENTES: VIPERIDAE) NO ESTADO DE SÃO
PAULO

EXEMPLAR REVISADO

São Paulo

2008

Renato Augusto de Moraes

VARIAÇÕES EM CARACTERES
MORFOLÓGICOS E ECOLÓGICOS EM
POPULAÇÕES DE *BOTHROPS JARARACA*
(SERPENTES: VIPERIDAE) NO ESTADO DE SÃO
PAULO

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências, na Área de Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Marcio Roberto Costa Martins

Co-orientador: Prof. Dr. Ricardo Jannini Sawaya

São Paulo

2008

Moraes, Renato
Variações em caracteres morfológicos
e ecológicos em populações de *Bothrops*
jararaca (Serpentes: Viperidae) no estado
de São Paulo.

146 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Ecologia Geral.

1. Variação geográfica; 2. *Bothrops*
jararaca; 3. Ecomorfologia. I. Universidade
de São Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Ecologia Geral.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Cristiano de Campos Nogueira

Prof. Dr. Otávio Augusto Vuolo Marques

Prof. Dr. Marcio Roberto Costa Martins

Orientador

À minha família, por todo
apoio e compreensão

“We must accelerate equality, justice,
compassion, beauty, grace and
excellence, kindness and gentleness”

Carlos Santana, *Shaman*

Agradecimentos

A realização deste trabalho foi possível graças ao auxílio direto e indireto de diversas pessoas, às quais expresso minha gratidão.

À minha mãe Glória, minha tia Maria e minha filha Thádia, pelo apoio irrestrito, amor, compreensão e paciência.

Aos meus tios Celso e Neide pela “torcida” e apoio constante nesta fase de minha vida.

Ao Marcio Martins pela orientação, confiança, oportunidade concedida e, sobretudo, pela idéia do projeto, o qual foi bastante prazeroso desenvolver.

Ao Ricardo Sawaya pela co-orientação, generosidade, paciência, confiança e apoio ao longo da dissertação.

Aos membros da banca examinadora, Cristiano de Campos Nogueira e Otávio Marques, pelas valiosas sugestões e críticas apresentadas.

Aos pesquisadores Hussam Zaher, Motta Júnior e Otávio Marques pelas sugestões, comentários e críticas sobre o manuscrito da qualificação.

Ao Valdir Germano pela agradável convivência e suporte técnico impecável durante a longa fase de coleta de dados. Valdir, a realização deste trabalho teria sido muito mais difícil sem o seu super auxílio. Muitíssimo obrigado!

À Fernanda Stender, pela ajuda na dissecação de minhas primeiras jararacas.

À Lígia Pizzatto (a garota prodígio), pelos comentários frutíferos e auxílio na interpretação dos dados preliminares referentes à reprodução.

À Selma Almeida-Santos, pelas conversas sobre reprodução de crotalíneos, inúmeras gentilezas e revisão crítica do capítulo sobre reprodução.

Ao aluno de pós-doc e vizinho de laboratório, André Eterovick, pela paciência, apoio e pelas aulas informais de estatística.

Ao professor do Departamento de Ecologia da USP, Roberto Shimizu, pelo auxílio na interpretação das regressões estatísticas relacionadas à dieta e pelas conversas agradáveis sobre música.

Aos alunos do Departamento de Zoologia da USP, Adriana Bueno, Rogério “Sal”, Pedro Nunes e Casimiro, pelo empenho e boa vontade na identificação dos lagartos e mamíferos.

Ao professor do Departamento de Zoologia da USP, Luís Fábio, pelo auxílio na identificação das aves.

Ao Francisco Luis Franco (Kiko), curador da Coleção Herpetológica Richard Alphonse Hoge (IBSP), Instituto Butantan, pela permissão concedida para examinar os exemplares de *Bothrops jararaca*.

Aos curadores da coleção de Herpetologia e de Mastozoologia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Hussam Zaher e Mário de Vivo, respectivamente, pela permissão concedida para examinar espécimes de anuros, lagartos e de pequenos mamíferos.

Aos meus primos Gustavo, Alexandre e Márcio pela amizade ao longo desses anos e por me abrigarem em São Paulo durante grande parte do período de coleta de dados.

Aos amigos de república: Fausto, Fernando, Leonardo, Éder, Éwerton e Ivis pelo convívio (quase sempre) harmonioso e ótimas conversas.

Aos colegas e amigos do laboratório de vertebrados (e os que passavam por lá): Beto, Cíntia, Elaine, Ermelinda, Harry, Hilton, Kelly, Maria Thereza, Mari Dixo, Marília, Robertinha, Tozetti e Victor pela convivência agradável e por compartilharem suas experiências como pós-graduandos e pesquisadores.

Aos colegas e amigos do Instituto Butantan que conviveram comigo durante este período e que tornaram toda a fase de coleta de dados mais agradável e produtiva, especialmente: Adriana, Alessandra, Antônio “Totô”, Carol, Cláudio, Cristina, Donizete, Einat, Fausto, Felipão, Fernanda Stender, Fernando, Hebert, Jorge, Karina, Kiko, Laura, Leonardo, Lígia, Lilian, Luciana, Marcelo, Marco Aurélio, Murilo, Otávio, Ricardo, Rodrigo, Selma e Valdir.

Ao Laboratório de Vertebrados (Labvert), ao Departamento de Ecologia da USP e ao Laboratório de Herpetologia do Instituto Butantan pelo suporte logístico.

A Capes pela concessão da bolsa (antes tarde do que nunca).

A todas as pessoas que tratam a nossa fauna com dignidade e respeito e aquelas que, ao longo desses anos, enviaram serpentes ao Instituto Butantan.

Ao Tricolor do Morumbi! Muitos jogos.....muitas vitórias..... muitos títulos e alegrias durante o período de desenvolvimento da dissertação.

Aos melhores músicos e compositores do rock, blues, jazz e da soul music, por fazerem a trilha sonora de minha vida.

Índice

Capítulo 1. Introdução geral	01
Capítulo 2. Variação geográfica em caracteres morfológicos e na dieta em populações de <i>Bothrops jararaca</i> (Serpentes: Viperidae) no estado de São Paulo	16
Capítulo 3. Variação geográfica no dimorfismo sexual e em caracteres reprodutivos de populações de <i>Bothrops jararaca</i> (Serpentes: Viperidae) no estado de São Paulo	75
Capítulo 4. Discussão geral e conclusões	141

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO GERAL

INTRODUÇÃO

O gênero *Bothrops* (incluindo *Bothriopsis*; SALOMÃO *et al.*, 1997; 1999) constitui um clado bastante diversificado com origem e radiação recente na região Neotropical e possui atualmente cerca de 45 espécies de serpentes distribuídas principalmente na América do Sul (WÜSTER *et al.*, 2002; CAMPBELL & LAMAR, 2004). O hábito alimentar generalista do táxon ancestral de *Bothrops* associado à ausência de nichos ocupados por outros viperídeos durante a colonização da América do Sul devem ter influenciado na plasticidade de utilização do substrato e na evolução das diferentes características morfológicas inerente às espécies que compõem esse gênero, contribuindo para a elevada diversificação taxonômica e ecológica do grupo nesse continente (MARTINS *et al.*, 2001; 2002; WÜSTER *et al.*, 2002; veja também DESHMUCK, 1986; HADDAD & PRADO, 2005 e BEGON *et al.*, 2006 para a associação entre elevada riqueza de espécies e heterogeneidade ambiental na região Neotropical). Tópicos relacionados à origem e radiação adaptativa, bem como à evolução de caracteres morfológicos e uso do ambiente, biologia alimentar e reprodutiva para espécies do complexo *Bothrops* são apresentados e discutidos nos recentes trabalhos de MARTINS *et al.* (2001; 2002); ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO (2002); PARKINSON *et al.* (2002); WÜSTER *et al.* (2002) e CAMPBELL & LAMAR (2004).

Bothrops jaracaca (Wied, 1824 Viperidae; Figuras 1 e 2) é uma espécie relativamente delgada e de tamanho moderado, podendo atingir até 1.600 mm de comprimento total (CAMPBELL & LAMAR, 2004). Seu padrão de colorido é bastante variável (veja CAMPBELL & LAMAR, 2004) e os indivíduos apresentam manchas escuras em forma triangular distribuídas em ambos os lados do corpo (GOMES & PUERTO, 1993), usualmente conferindo a espécie um padrão críptico de coloração (SAZIMA, 1988; 1992). As fêmeas são maiores e mais robustas em relação aos machos, além de possuírem maior tamanho relativo de cabeça (VANZOLINI, 1946; JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1992; SAZIMA, 1992; CARDOSO, 2001). Está distribuída verticalmente desde o nível do mar até elevações próximas a 1.200 m, onde habita uma grande variedade de habitats (SAZIMA, 1992; CAMPBELL & LAMAR, 2004). Esses incluem, ambientes florestados, como a Mata Atlântica, florestas tropicais



Figura 1. Fêmea adulta de *Bothrops jararaca* em atividade sobre o solo no período noturno. Foto realizada no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo.



Figura 2. Jovem de *Bothrops jararaca* sobre a vegetação no período noturno evidenciando a extremidade mais clara da cauda, utilizada para atrair presas ectotérmicas. Foto realizada no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo.

decíduas e remanescentes florestais circundados por campos cultivados, até áreas abertas com elevada perturbação antrópica e alta densidade humana, como grandes centros urbanos, onde habita pequenas manchas de mata (PUERTO *et al.*, 1991). Essa plasticidade no uso de ambientes, somada a coloração críptica e a elevada abundância relativa nas taxocenoses locais de serpentes das quais faz parte (e.g. MARQUES & SAZIMA, 2004; MORAES & CASTANHO, 2004), são os principais fatores responsáveis pelo alto número de acidentes ofídicos registrados para essa espécie na região sudeste do Brasil (SAZIMA, 1992; SAZIMA & HADDAD, 1992; RIBEIRO & JORGE, 1997; RIBEIRO *et al.*, 1998).

Indivíduos de *B. jararaca* são ativos principalmente no período crepuscular e noturno (VANZOLINI, 1948; SAZIMA, 1988; 1992; MARQUES & SAZIMA, 2004), podendo apresentar alguma atividade diurna, em geral, associada à termoregulação comportamental (SAZIMA, 1988; SAZIMA & HADDAD, 1992). As jararacas permanecem ativas durante a maior parte do ano, principalmente durante os meses mais quentes e úmidos, nos quais, pode ser encontrada com relativa facilidade (SAZIMA, 1988; 1992; SAZIMA & HADDAD, 1992). Os indivíduos podem ser observados no chão ou sobre a vegetação (SAZIMA, 1988; 1992; SAZIMA & HADDAD, 1992; MARQUES *et al.*, 2001; MARTINS *et al.*, 2001; MORAES & CASTANHO, 2006), sendo que os jovens tendem a ser mais arborícolas em relação aos adultos (MARQUES & SAZIMA, 2004; R. A. Moraes obs. pess.).

Bothrops jararaca alimenta-se principalmente de pequenos vertebrados e apresenta mudanças ontogenéticas em sua dieta (AMARAL, 1978; SAZIMA, 1992; SAZIMA & HADDAD, 1992; MARQUES *et al.*, 2001; MARTINS *et al.*, 2002). Os jovens alimentam-se principalmente de anfíbios anuros e em menor extensão de lagartos, atraindo-os por movimentos da cauda, geralmente branco-amarelada ou preta (Figura 2; SAZIMA, 1991; 1992; HARTMANN *et al.*, 2003) e, eventualmente, de pequenos roedores (SAZIMA, 1992; mas veja este estudo). Os indivíduos sub-adultos e adultos alimentam-se principalmente de roedores, com tamanho variando desde camundongos até preás e, eventualmente, de presas ectotérmicas (SAZIMA, 1992; SAZIMA & HADDAD, 1992; MARTINS *et al.*, 2002; este estudo). O comportamento de caça de *B. jararaca* é consistente com a estratégia de espreita (SAZIMA, 1989; 1992). Contudo, longos deslocamentos de indivíduos dessa espécie na

natureza, seu porte relativamente delgado e a aceitação de presas em encontros provocados quando as serpentes estão em movimento, são fatores que sugerem que também possa caçar ativamente (SAZIMA, 1988; 1989; 1992), podendo inclusive, alimentar-se de animais previamente mortos (SAZIMA & STRÜSSMANN, 1990).

Bothrops jararaca é uma serpente vivípara (MARQUES *et al.*, 2001) que produz em média 17 filhotes (ALMEIDA-SANTOS, 2005), embora existam relatos de ninhadas com 3 até 34 jovens (SAZIMA, 1992). As fêmeas maduram com idade superior e tamanho maior do que os machos e o longo tempo de gestação associado ao curto período entre o nascimento dos neonatos e início da fase vitelogênica, impedem que a reprodução suceda-se anualmente (JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1993; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; ALMEIDA-SANTOS, 2005). O ciclo reprodutivo dos machos é caracterizado pela sazonalidade da espermatogênese e o ciclo reprodutivo das fêmeas pela sazonalidade em que os eventos reprodutivos ocorrem, sendo a estocagem obrigatória de espermatozoides em ambos os sexos um componente essencial para a harmonização do ciclo reprodutivo da espécie (ALMEIDA-SANTOS & ORSI, 2002; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; ALMEIDA-SANTOS, 2005). O desenvolvimento dos embriões e o nascimento dos neonatos correspondem ao período mais quente e úmido do ano (SAZIMA, 1992; JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1993; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002), o que deve otimizar o desenvolvimento embrionário e garantir um suprimento adequado de alimento para os neonatos (cf. SAZIMA, 1992; HARTMANN *et al.*, 2004).

A variação geográfica é a ocorrência de diferenças intraespecíficas entre populações espacialmente segregadas (MAYR, 1977). Esse fenômeno é particularmente notável em espécies que apresentam populações amplamente distribuídas e sujeitas a diferentes grupos de pressões seletivas em suas áreas de distribuição (MAYR, 1977; PIANKA, 1994; BEGON *et al.*, 2006). Assim, através da interação dos genótipos individuais com as condições ambientais específicas (e.g. temperatura e precipitação) ou com mudanças de natureza proximal do ambiente (e.g. oscilações temporais na disponibilidade de presas), os indivíduos tendem a desenvolver diferenças em caracteres

morfológicos e ecológicos (e.g. dieta e reprodução) que são mediadas pela seleção natural e/ou pela plasticidade fenotípica da espécie (BALLINGER, 1983; AUBRET *et al.*, 2004; BEGON *et al.*, 2006). Mudanças dessa natureza em caracteres relacionados à morfologia, dieta e reprodução são relativamente bem documentadas em espécies de répteis Squamata amplamente distribuídas geograficamente (e.g. GIBBONS, 1967; FITCH, 1985; SHINE *et al.*, 1998; VANZOLINI, 2002; AUBRET *et al.*, 2004).

Bothrops jararaca ocorre no Brasil, Paraguai e Argentina. A área de ocorrência no Brasil estende-se do sul da Bahia até o Rio Grande do Sul, estando amplamente distribuída no sudeste brasileiro (PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970; CAMPBELL & LAMAR, 2004). No estado de São Paulo, é comum em áreas litorâneas de clima relativamente homogêneo ao longo do ano e em áreas adjacentes mais elevadas da Serra do Mar e do planalto, com altitudes variando entre 400 a 950 m e clima mais variável. Assim, as populações de *B. jararaca* nessas áreas estão sujeitas a diferentes influências de fatores abióticos e presumivelmente bióticos (e.g. disponibilidade diferencial de tipos de presas; veja SHINE *et al.*, 1998; HARTMANN *et al.*, 2005), o que deve resultar na variação geográfica de caracteres morfológicos e ecológicos (e.g. dieta e reprodução; veja capítulos 2 e 3 para as hipóteses específicas delineadas acerca da possível variação geográfica para cada um desses caracteres e como as variáveis ambientais podem influenciar nessas variações) entre essas populações.

Apesar da potencialidade de populações de *B. jararaca* apresentarem variação geográfica para os caracteres supramencionados, o único trabalho que aborda esse tópico para essa espécie é o de HOGE *et al.* (1976/77), que trata da associação entre a variação do número de escamas ventrais e o clima entre populações de jararacas habitantes de regiões setentrionais e meridionais do Brasil.

Os caracteres relacionados à morfologia e ecologia de determinada espécie de serpente não podem ser adequadamente estudados e inferidos apenas pela investigação de populações locais, uma vez que tais caracteres freqüentemente estão sujeitos à variação geográfica (e.g. SHINE *et al.*, 1998; CAMPBELL & SOLÓRZANO, 2002; TAYLOR & DENARDO, 2005). Além disso, o estudo dessas

variações pode fornecer importantes informações sobre a evolução morfológica, alimentar e da história de vida das serpentes (e.g. GREENE, 1983; 1997; GREGORY & LARSEN, 1993; KRAUSE *et al.*, 2003). Em conjunto, tais informações compõem parte essencial da história natural de uma espécie, tópico fundamental para a formulação de hipóteses e para a compreensão de perguntas e de problemas dentro da ecologia, além de ser a base para o conhecimento da biodiversidade e importante no gerenciamento de programas de conservação e educação (BARTOLOMEW, 1986; GREENE, 1986; 1993; BERRY, 1987; GREENE & LOSOS, 1988).

Este estudo tem como principal objetivo descrever variações em caracteres morfológicos e ecológicos (relacionados à dieta e reprodução) em populações de *Bothrops jararaca* que habitam áreas litorâneas (baixa altitude e clima relativamente homogêneo) e áreas de maior altitude da Serra do Mar e do planalto adjacente (altitudes variando de cerca de 450 a 950 m e clima mais variável em relação às áreas litorâneas) na região do estado de São Paulo, bem como averiguar as possíveis influências de fatores bióticos e abióticos sobre as variações encontradas.

Área de Estudo

Os exemplares examinados são provenientes da área situada entre as localidades litorâneas de Cananéia (25° 00' S, 47° 55' W) a Ubatuba (23° 26' S, 45° 04' W), ambas praticamente ao nível do mar, e entre as localidades adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo situadas aproximadamente entre Guapiara (24° 11' S, 48° 31' W; altitude de 750 m) e Piquete (22° 36' S, 45° 10' W; altitude de 645 m). Foram consideradas localidades litorâneas aquelas com altitudes variando entre o nível do mar a 80 m (n = 24) e localidades de altitude aquelas com altitudes variando entre 450 a 950 m (n = 84) (Figura 3). Há diferença significativa entre a altitude de procedência dos indivíduos da população litorânea (média 10,79 m; \pm 14,81 m; n = 347) e entre aqueles da população de altitude (média 730,33 m; \pm 102,17 m; n = 484; U = 0; $p < 0,0001$), o que indica aparente segregação espacial entre os indivíduos das duas populações.

O estado de São Paulo está sujeito a ampla variação climática em relação à temperatura e a precipitação (NIMER, 1979). As localidades litorâneas apresentam temperaturas menos variáveis ao longo do ano e superiores em relação às localidades de maior altitude da Serra do Mar e do planalto adjacente do estado (Figura 4; NASCIMENTO & PEREIRA, 1988). Além disso, os municípios litorâneos apresentam distribuição mais regular de chuvas ao longo do ano e maior pluviosidade média anual em relação às últimas. Portanto, as localidades litorâneas apresentam sazonalidade climática menos acentuada em relação àquelas de maior altitude da Serra do Mar e do planalto adjacente do estado de São Paulo (Figura 4; NASCIMENTO & PEREIRA, 1988).

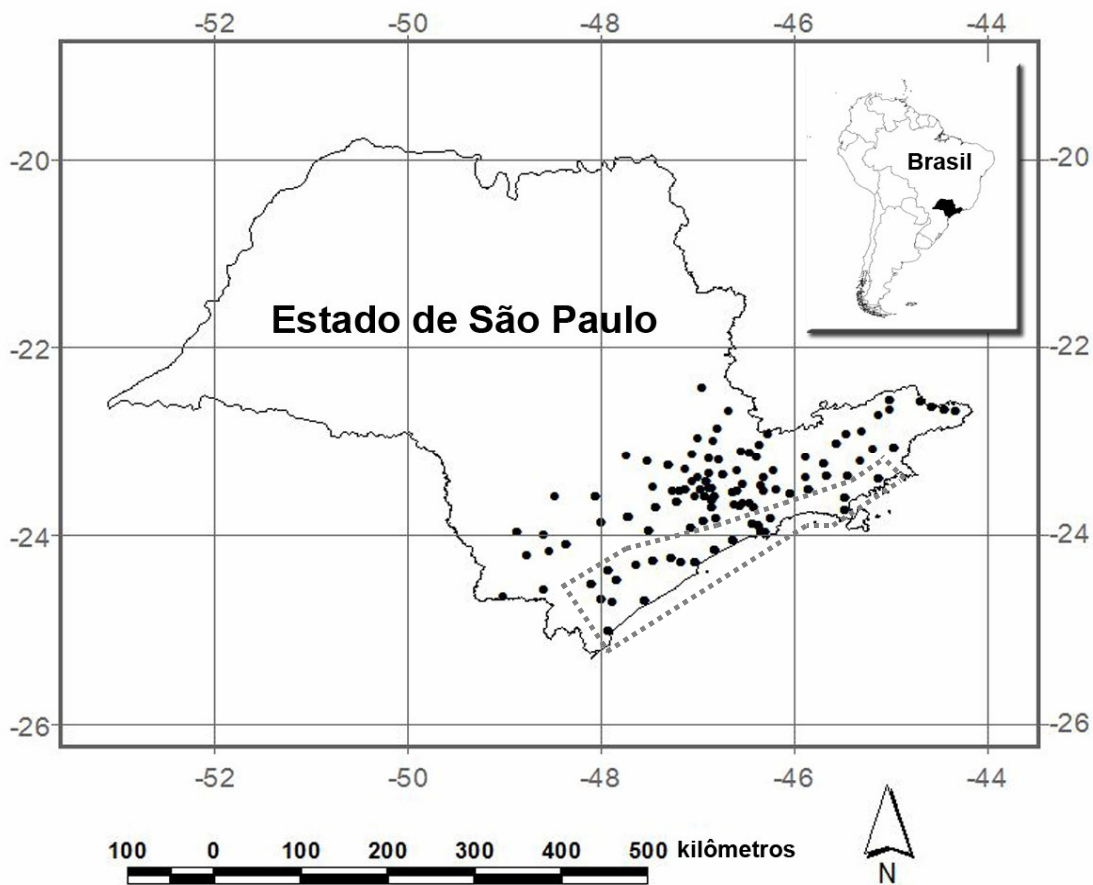
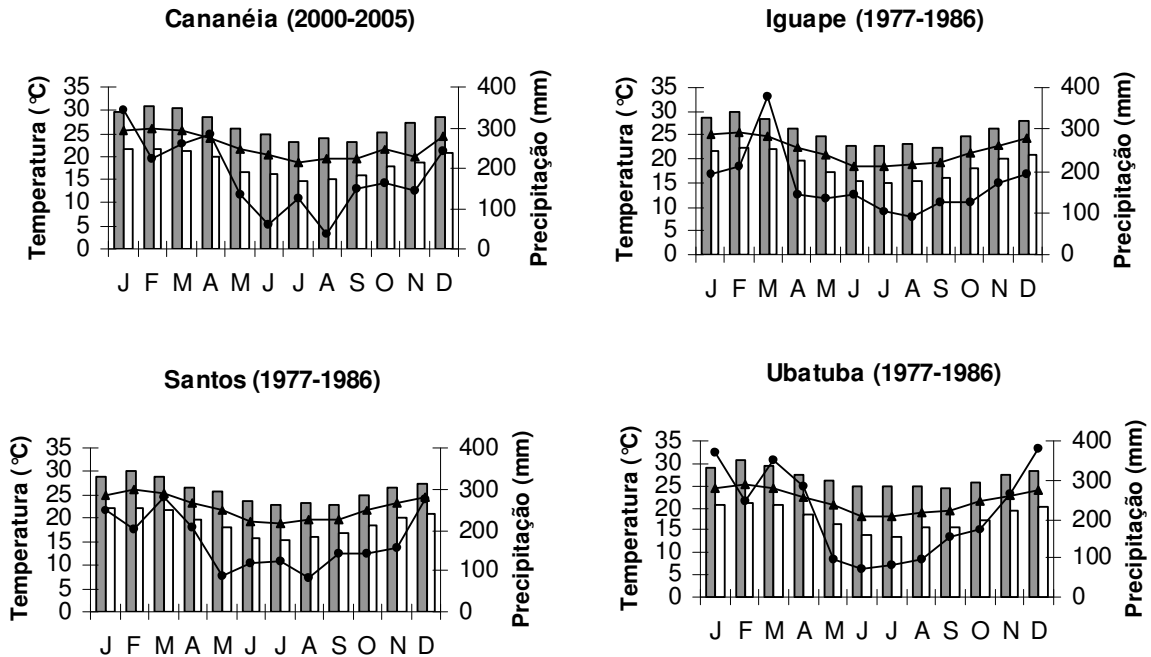


Figura 3. Representação das localidades litorâneas (indicadas pela linha pontilhada cinza; $n = 24$) e localidades de altitude adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo ($n = 84$) de onde são provenientes os exemplares de *Bothrops jararaca* examinados.

Localidades de áreas litorâneas do estado de São Paulo



Localidades de áreas mais elevadas da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo

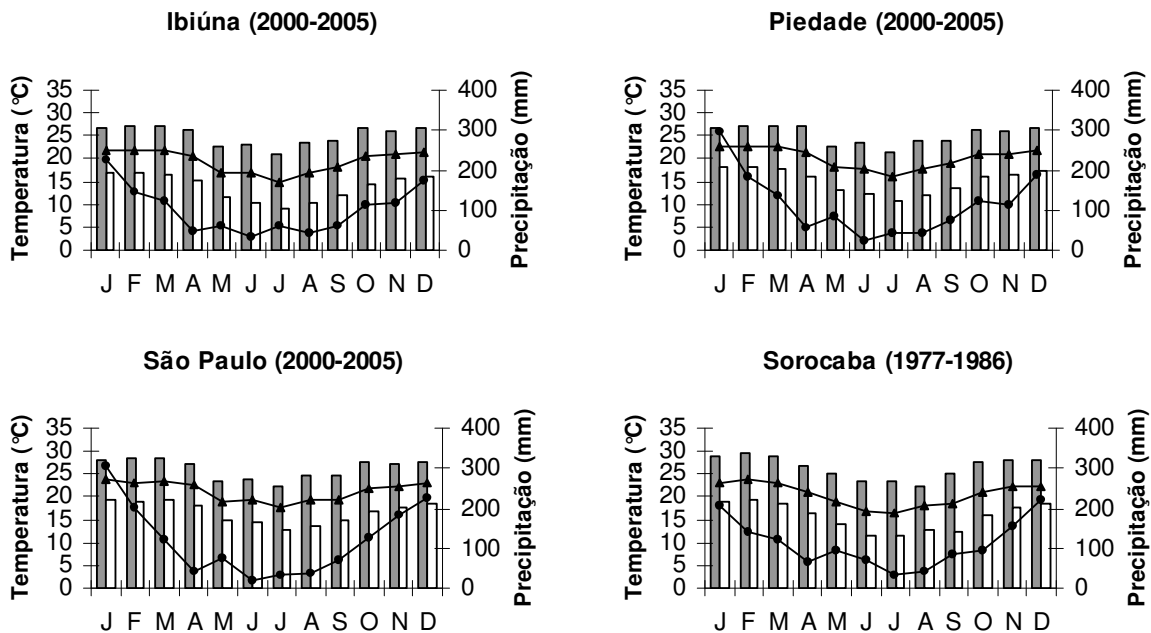


Figura 4. Padrões climáticos de localidades de ocorrência das populações de *Bothrops jararaca* estudadas. Barras escuras = temperatura máxima; barras claras = temperatura mínima; linhas com triângulos = temperatura média; linhas com círculos = precipitação média. Dados obtidos do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida-Santos, S.M. 2005. **Modelos reprodutivos em serpentes: estocagem de esperma e placentação em *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae)**. Dissertação de Doutorado em Ciências. Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Departamento de Cirurgia. Universidade de São Paulo, São Paulo. 204p.
- Almeida-Santos, S.M. & A.M. Orsi. 2002. Ciclo reprodutivo de *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae): morfologia e função do oviduto. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, 26(2): 109-112.
- Almeida-Santos, S.M. & M.G. Salomão. 2002. Reproduction in neotropical pitvipers, with emphasis on species of the genus *Bothrops*, Pp. 445-462. In: G.W. Schuett; M. Höggren; M.E. Douglas & H.W. Greene (Eds.). **Biology of the vipers**. Eagle Mountain, Utah, 580p.
- Amaral, A. 1978. **Serpentes do Brasil. Iconografia Colorida**. Melhoramentos, Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 248p.
- Aubret, F.; R. Shine & X. Bonnet. 2004. Adaptive plasticity in snakes. **Nature**, 431(16): 261-262.
- Ballinger, R.E. 1983. Life history variations, Pp. 241-260. In: R. Huey; E.R. Pianka & T.W. Schoener (Eds.). **Lizard Ecology: Studies on a model organism**. Harvard University Press, Cambridge, MA, 512p.
- Bartholomew, G. 1986. The role of natural history in contemporary biology. **Bioscience**, 36: 324-329.
- Begon, M.; C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. **Ecology: From individuals to ecosystems**. Blackwell Publishing Ltd, Malden, 4th USA, 746p.
- Berry, R.J. 1987. Scientific natural history: a key basis to ecology. **Biological Journal of the Linnean Society**, 32: 17-29.
- Campbell, J.A. & W.W. Lamar. 2004. **The venomous reptiles of the Western Hemisphere. Volume I**. Ithaca, New York, 476p.

- Campbell, J.A. & A. Solórzano. 1992. The distribution, variation, and natural history of the Middle American montane pitviper, *Porthidium godmani*, Pp. 223-250. In: J.A. Campbell & E.D. Brodie-Jr (Eds.). **Biology of the Pitvipers**. Selva, Tyler, Texas, 452p.
- Cardoso, S.R.T. 2001. **Estratégias reprodutivas de *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae)**. Dissertação de Mestrado em Ciências. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Zoologia. Universidade de São Paulo, São Paulo. 89p.
- Deshmuck, I. 1986. **Ecology and tropical biology**. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 387p.
- Fitch, H.S. 1985. Variation in clutch and litter size in new world reptiles. **The University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publication**, 76: 1-76.
- Gibbons, J.W. 1967. Variation in growth rates in three populations of the painted turtle, *Chrysemys picta*. **Herpetologica**, 23(4): 296-303.
- Gomes, N. & G. Puerto. 1993. Atlas anatômico de *Bothrops jararaca* Wied, 1824 (Serpentes: Viperidae). **Memórias do Instituto Butantan**, 55(1): 69-100.
- Greene, H.W. 1983. Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. **American Zoologist**, 23: 431-441.
- Greene, H.W. 1986. Natural history and evolutionary biology, Pp. 98-108. In: M.E. Feder & G.V. Lauder (Eds.). **Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates**. The University of Chicago Press, Chicago, 198p.
- Greene, H.W. 1993. What's good about good natural history. **Herpetological Natural History**, 1(1): 3-3.
- Greene, H.W. 1997. **Snakes: The evolution of the mystery in nature**. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California, 351p.
- Greene, H.W. & J.B. Lossos. 1988. Systematics, natural history, and conservation. **Bioscience**, 38: 458-462.

- Gregory, P.T. & K.W. Larsen. 1993. Geographic variation in reproductive characteristics among Canadian populations of the common garter snake (*Thamnophis sirtalis*). **Copeia**, 1993(4): 946-958.
- Haddad, C.F.B. & C.P.A. Prado. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. **BioScience**, 55(3): 207-217.
- Hartmann, P.A.; M.T. Hartmann & L.O.M. Giasson. 2003. Uso do hábitat e alimentação em juvenis de *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae) na Mata Atlântica do sudeste do Brasil. **Phyllomedusa**, 2(1): 35-41.
- Hartmann, M.T.; O.A.V. Marques & S.M. Almeida-Santos. 2004. Reproductive biology of the southern Brazilian pitviper *Bothrops neuwiedi pubescens* (Serpentes, Viperidae). **Amphibia-Reptilia**, 25: 77-85.
- Hartmann, M.T.; P.A Hartmann; S.Z. Cechin & M. Martins. 2005. Feeding habits and habitat use in *Bothrops pubescens* (Viperidae, Crotalinae) from southern Brazil. **Journal of Herpetology**, 39(4): 664-667.
- Hoge, A.R.; H.E. Belluomini & W. Fernandes. 1976/77. Variação no número de placas ventrais de *Bothrops jararaca* em função dos climas (Viperidae: Crotalinae). **Memórias do Instituto Butantan**, 40/41: 11-17.
- Janeiro-Cinquini, T.R.F.; F.F. Leinz & E.C. Farias. 1993. Ovarian cycle of the snake *Bothrops jararaca*. **Memórias do Instituto Butantan**, 55(1): 33-36.
- Janeiro-Cinquini, T.R.F.; F.F. Leinz & V.C.F. Figueiredo. 1992. Sexual dimorphism in adult *Bothrops jararaca*. **Bulletin of the Chicago Herpetological Society**, 27(4): 94-95.
- Krause, M.A.; G.M. Burghardt & J.C. Gillingham. 2003. Body size plasticity and local variation of relative head and body size sexual dimorphism in garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). **Journal of Zoology**, 261: 399-407.

- Marques, O.A.V. & I. Sazima. 2004. História natural dos répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins, Pp. 257-277. In: O.A.V. Marques & W. Duleba (Eds.). **Estação Ecológica Juréia-Itatins. Ambiente físico, flora e fauna**. Holos Editora, Ribeirão Preto, São Paulo, 384p.
- Marques, O.A.V.; A. Eterovick & I. Sazima. 2001. **Serpentes da Mata Atlântica: guia ilustrado para a Serra do Mar**. Holos Editora, Ribeirão Preto, São Paulo, 184p.
- Martins, M.; O.A.V. Marques & I. Sazima. 2002. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*, Pp. 1-22. In: G.W. Schuett; M. Höggren; M.E. Douglas & H.W. Greene (Eds.). **Biology of the vipers**. Eagle Mountain, Utah, 580p.
- Martins, M.; M.S. Araújo; R.J. Sawaya & R. Nunes. 2001. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). **Journal of Zoology**, 254: 529-538.
- Mayr, E. 1977. **Populações, espécies e evolução**. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 485p.
- Moraes, R.A. & L.M. Castanho. 2004. Taxas de encontro e abundância relativa de serpentes em duas regiões do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo. **1º Congresso Brasileiro de Herpetologia**. Resumos, CD-Rom, Curitiba-PR.
- Moraes, R.A. & L.M. Castanho. 2006. *Bothrops jararaca* (Jararaca). Prey. **Herpetological Review**, 37(2): 229.
- Nascimento, C.M & M.A.M.G. Pereira. 1988. **Atlas climatológico do Estado de São Paulo (1977-1986)**. Fundação Cargill, Campinas, 93p.
- Nimer, E. 1979. **Climatologia do Brasil**. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Série recursos naturais e meio-ambiente, nº 4. Rio de Janeiro, 421p.
- Parkinson, C.L.; J.A. Campbell & P.T. Chippindale. 2002. Multigene phylogenetic analysis of pitvipers, with comments on their biogeography, Pp. 93-110. In: G.W. Schuett; M. Höggren; M.E. Douglas & H.W. Greene (Eds.). **Biology of the vipers**. Eagle Mountain, Utah, 580p.

- Peters, J.A. & B. Orejas-Miranda. 1970. Catalogue of the Neotropical Squamata. Part I. Snakes. **Bulletin of the United States National Museum**, 297: 1-347.
- Pianka, E.R. 1994. **Evolutionary Ecology**. HarperCollins College Publishers, 5th New York, New York, 486p.
- Puerto, G.; I.L. Laporta-Ferreira & I. Sazima. 1991. Serpentes na selva de pedra. **Ciência Hoje**, 13 (76): 66-67.
- Ribeiro, L.A. & M.T. Jorge. 1997. Acidente por serpentes do gênero *Bothrops*: série de 3139 casos. **Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical**, 30(6): 475-480.
- Ribeiro, L.A.; M.J. Albuquerque; V.A.F. Pires de Campos; G. Katz; N.Y. Takaoka; M.L. Lebrão & M.T. Jorge. 1998. **Revista da Associação Médica Brasileira**, 44(4): 312-318.
- Salomão, M.G.; W. Wüster; R.S. Thorpe & BBBSP. 1999. MtDNA phylogeny of Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops* (Squamata: Serpentes: Viperidae). **Kaupia**, 8: 127-134.
- Salomão, M.G.; W. Wüster; R.S. Thorpe; J-M. Touzet & BBBSP. 1997. DNA evolution of South American pitvipers of the genus *Bothrops* (Reptilia: Serpentes: Viperidae), Pp. 89-98. In: R.S. Thorpe.; W. Wüster & A. Malhotra (Eds.). **Venomous snakes: ecology, evolution and snakebite**. New York, Oxford University Press, 296p.
- Sazima, I. 1988. Um estudo da biologia comportamental da jararaca, *Bothrops jararaca*, com uso de marcas naturais. **Memórias do Instituto Butantan**, 50: 83-99.
- Sazima, I. 1989. Comportamento alimentar da jararaca, *Bothrops jararaca*: encontros provocados na natureza. **Ciência e Cultura**, 41: 500-505.
- Sazima, I. 1991. Caudal luring in two neotropical pitvipers, *Bothrops jararaca* and *B. jararacussu*. **Copeia**, 1991: 245:248.
- Sazima, I. 1992. Natural history of the jararaca pitviper, *Bothrops jararaca*, in southeastern Brazil, Pp. 199-216. In: J.A. Campbell & E.D. Brodie-Jr (Eds.). **Biology of the Pitvipers**. Selva, Tyler, Texas, 452p.

- Sazima, I. & C.F.B. Haddad. 1992. Répteis da Serra do Japi: notas sobre história natural, Pp. 212-236. In: L.P.C. Morellato (Org.). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Editora da UNICAMP/FAPESP, Campinas, 321p.
- Sazima, I. & C. Strussmann. 1990. Necrofagia em serpentes brasileiras: exemplos e previsões. **Revista Brasileira de Biologia**, 50: 463-468.
- Shine, R.; W.R. Branch; P.S. Harlow & J.K. Webb. 1998. Reproductive biology and food habits of horned adders, *Bitis caudalis* (Viperidae) from southern Africa. **Copeia**, 1998(2): 391-401.
- Taylor, E.N. & D.F. DeNardo. 2005. Reproductive ecology of western diamond-backed rattlesnake (*Crotalus atrox*) in the Sonorian desert. **Copeia**, 2005(1): 152-158.
- Vanzolini, P.E. 1946. Regressão do pêso sobre o comprimento em *Bothrops jararaca* e sua variação sexual e estacional. **Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia**, 3(25): 271-292.
- Vanzolini, P.E. 1948. Notas sobre os ofídios e lagartos da cachoeira de Emas, no município de Pirassununga, Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, 8(3): 377-400.
- Vanzolini, P.E. 2002. A second note on the geographical differentiation of *Amphisbaena fuliginosa* L., 1758 (Squamata, Amphisbaenidae), with a consideration of the forest refuge model of speciation. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 74(4): 609-648.
- Wüster, W.; M.G. Salomão; J.A. Quijada-Mascareñas; R.S. Thorpe & BBBSP. 2002. Origins and evolution of the South American pitviper fauna: evidence from mitochondrial DNA sequence analysis, Pp. 111-128. In: G.W. Schuett; M. Höggren; M.E. Douglas & H.W. Greene (Eds.). **Biology of the vipers**. Eagle Mountain, Utah, 580p.

CAPÍTULO 2

**VARIAÇÃO GEOGRÁFICA EM CARACTERES
MORFOLÓGICOS E NA DIETA EM POPULAÇÕES DE
BOTHROPS JARARACA (SERPENTES: VIPERIDAE) NO
ESTADO DE SÃO PAULO**

GEOGRAPHIC VARIATION IN MORPHOLOGICAL CHARACTERS AND DIET OF *BOTHROPS JARARACA* POPULATIONS (SERPENTES: VIPERIDAE) IN SÃO PAULO STATE

Abstract

Widely distributed snakes exposed to different conditions of temperature and precipitation throughout their distributions may present geographic variation in the kinds, classes and/or sizes of the preys consumed. Such interpopulacional differences in diet frequently result in modifications of morphological characters associated to feeding. In this study, I investigate whether *Bothrops jararaca* populations from coastal and adjacent mid-elevation sites of the Serra do Mar and plateau in São Paulo state presented differences in diet, feeding frequency between the seasons of the year, and in morphological characters associated to feeding. I analyzed 831 specimens among immature and adults of both sexes deposited in the Coleção Herpetológica do Instituto Butantan (IBSP). Data concerning 42 fed individuals from the studied areas taken from unpublished works were also included. Additional aspects of *B. jararaca* feeding biology such as the consumption of multiple prey items and ontogenetic shift in diet were also discussed. Juveniles from the mid-elevation sites feed on endothermic preys (mammals) in higher frequency in relation to that from the coastal sites, which might be due to the higher anuran availability throughout the year at the coastal sites, and/or because the juveniles from the mid-elevation sites select and they are capable of ingest endothermic preys despite their small body size. There were no significant differences among sub-adults and adults from the two populations in the kinds (ectothermic and endothermic) and classes (taxonomic groups) of the prey consumed, which is possibly related to the fact that the individuals from both sites consumes endothermic prey as soon as possible throughout the ontogeny and abandon relatively small items. Although the jararacas from the mid-elevation sites probably are less active during the coldest and driest months of the year and feed less frequently during this period in relation to that of the coastal sites, these individuals did not seem to compensate the fewer opportunities of taking prey by feeding in higher frequency in relation to the coespecifics from the

coastal sites during the hottest and warmest months of the year. Most differences among the populations were the significant differences in the size of prey consumed, and in the morphological characters associated to feeding. The specimens from mid-elevation populations consume relatively larger prey and they have larger bodies, relative larger heads, and are stouter for most of the size classes established. It is possible that the more seasonal climate of the mid-elevation sites restricts the extension of the activity period and the feeding efficiency of snakes, which could correspond to a selective agent related to the consumption of larger prey. The difference in diet might be one of the factors that are related to differences in body dimensions between populations from the coast and from mid-elevation sites. It is suggested that some morphological differences should be related to the species phenotypic plasticity and other to evolutionary changes.

VARIAÇÃO GEOGRÁFICA EM CARACTERES MORFOLÓGICOS E NA DIETA EM POPULAÇÕES DE *BOTHROPS JARARACA* (SERPENTES: VIPERIDAE) NO ESTADO DE SÃO PAULO

Resumo

Espécies de serpentes com ampla distribuição geográfica e sujeitas a diferentes condições de temperatura e precipitação ao longo de suas áreas de ocorrência podem apresentar variação geográfica nos tipos, nas classes e/ou nos tamanhos das presas consumidas. Essas diferenças interpopulacionais na dieta frequentemente resultam em modificações em caracteres morfológicos associados à alimentação. Neste estudo, foi investigado se populações de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas e de áreas adjacentes de maior altitude da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo apresentavam diferenças na dieta, na frequência de alimentação entre estações do ano e em caracteres morfológicos associados à biologia alimentar. Foram analisados 831 espécimes de imaturos e adultos de ambos os sexos depositados na Coleção Herpetológica do Instituto Butantan (IBSP) e dados adicionais de 42 indivíduos alimentados das áreas supramencionadas obtidos de trabalhos não publicados. Também são discutidos aspectos adicionais da biologia alimentar de *B.*

jararaca, como o consumo de itens alimentares múltiplos e mudança ontogenética na dieta. Indivíduos jovens da população de altitude consomem presas endotérmicas (mamíferos) em frequência significativamente maior em relação aos da população litorânea, o que deve estar relacionado à maior disponibilidade de anuros ao longo do ano nas áreas litorâneas e/ou ao fato de que os jovens das áreas de altitude selecionam e são capazes de ingerirem presas endotérmicas apesar de seus pequenos tamanhos corporais. Entre os indivíduos sub-adultos e adultos das duas populações, não houve diferenças significativas nos tipos (ectotérmicas e endotérmicas) e nas classes (grupos taxonômicos) de presas consumidas, possivelmente porque esses indivíduos se alimentam de presas endotérmicas assim que possível ao longo da ontogenia, abandonando itens alimentares relativamente pequenos. Apesar das jararacas das áreas de altitude provavelmente estarem menos ativas durante os meses mais frios e secos do ano e se alimentarem com menor frequência durante esse período, esses indivíduos aparentemente não compensam as menores oportunidades de tomada de alimento consumindo presas em frequência superior aos coespecíficos das áreas costeiras durante os meses mais quentes e úmidos do ano. As maiores diferenças entre as populações ocorreram nas dimensões relativas das presas ingeridas e nos caracteres morfológicos associados à biologia alimentar. Os indivíduos da população de altitude consomem itens alimentares relativamente maiores e possuem para quase todas as classes de tamanho estabelecidas, maior comprimento rostro-cloacal, maior comprimento relativo de cabeça e maior robustez. É possível que a sazonalidade climática mais acentuada dessa área restrinja a extensão do período de atividade e a eficiência alimentar das serpentes, constituindo um agente seletivo para o consumo de presas relativamente maiores. As diferenças no tamanho das presas ingeridas deve ser um dos fatores relacionados às diferenças nas dimensões corporais entre as jararacas da costa e aquelas das áreas de maior altitude. É sugerido que algumas modificações morfológicas estejam associadas à plasticidade fenotípica da espécie e outras a mudanças evolutivas.

INTRODUÇÃO

A existência de variação geográfica em caracteres relacionados à morfologia e/ou ecologia (e.g. dieta) foi documentada para diversos grupos de organismos (veja FUTUYMA, 1998), inclusive para algumas espécies de répteis Squamata com ampla distribuição geográfica (e.g. GANS, 1966; ARNOLD, 1977; MALHOTRA & THORPE, 1991; VITT *et al.*, 1997; DALTRY *et al.*, 1998; VANZOLINI, 2002). Para espécies de serpentes com populações amplamente distribuídas e que apresentam variação geográfica na dieta, as diferenças nos tipos, tamanhos e/ou na disponibilidade das presas potenciais ao longo da área de distribuição dessas populações podem ser as principais causas responsáveis por essa variação (e.g. SHINE *et al.*, 1998; HOLYCROSS & MACKESSY, 2002; GREGORY & ISAAC, 2004). A predisposição genética de populações por preferências em determinado tipo de presa (ARNOLD, 1977), a evolução de mecanismos defensivos por populações locais de presas e interações competitivas entre espécies de serpentes simpátricas (DALTRY *et al.*, 1998), são fatores que também podem influenciar na variação geográfica da dieta desses répteis.

Em diversos grupos de vertebrados, incluindo as serpentes, há forte associação entre a dieta e os caracteres morfológicos do predador relacionados à alimentação (e.g. GREENE, 1983; POUGH & GROOVES, 1983; SAVITZKY, 1983; KARPOUZI & STERGIU, 2003; CANDIOTI, 2005; HERREL *et al.*, 2005; NOGUEIRA *et al.*, 2005; MORI, 2006). Conseqüentemente, populações de serpentes que diferem nos tipos, classes e/ou nos tamanhos das presas consumidas podem apresentar variações em alguns caracteres morfológicos (e.g. SHINE, 1987; RODRÍGUEZ-ROBLES, 2002). Por exemplo, populações de *Vipera berus* (Viperidae) que ocorrem em áreas insulares e continentais apresentam variação geográfica no comprimento do corpo e no tamanho relativo da cabeça que correspondem às dimensões das presas localmente consumidas (FORSMAN, 1991a). De forma similar, fêmeas de *Thamnophis sirtalis* (Colubridae) apresentam maior comprimento rostro-cloacal, maior tamanho relativo de cabeça e maior robustez na área em que consomem anfíbios anuros do que na área em que consomem anelídeos, presas consistentemente menores em relação às primeiras (KRAUSE *et al.*, 2003). Essa associação entre as dimensões do predador e de suas presas, com conseqüente variação

geográfica nos caracteres morfológicos do predador, tem levado a discussões sobre a importância de mudanças evolutivas, da plasticidade fenotípica ou de ambos os fatores na produção dos fenótipos resultantes (e.g. FORSMAN & SHINE, 1997; BONNET *et al.*, 2001; AUBRET *et al.*, 2004).

Bothrops jararaca (Wied 1924, Viperidae) é uma espécie delgada e de tamanho moderado, podendo atingir até 1.600 mm de comprimento total (CAMPBELL & LAMAR, 2004). Os indivíduos são ativos principalmente no período crepuscular e noturno durante os meses mais quentes e úmidos do ano (SAZIMA, 1988; 1992; MARQUES *et al.*, 2000) e podem ser observados no chão ou sobre a vegetação (SAZIMA, 1992; MARQUES *et al.*, 2001; MARTINS *et al.*, 2001; MORAES & CASTANHO, 2006). A espécie possui dieta generalista com mudança ao longo da ontogenia (SAZIMA, 1992; MARTINS *et al.*, 2002). Os jovens alimentam-se principalmente de anfíbios anuros, que podem ser atraídos por engodo caudal e, eventualmente, de lagartos e pequenos roedores (SAZIMA, 1991; 1992; SAZIMA & HADDAD, 1992; MARTINS *et al.*, 2002; HARTMANN *et al.*, 2003; mas veja item resultados). Os indivíduos maiores e adultos alimentam-se principalmente de roedores com tamanho variando desde camundongos até preás (SAZIMA, 1992; SAZIMA & HADDAD, 1992; MARTINS *et al.*, 2002). A espécie apresenta estratégia de forrageamento de espreita (SAZIMA, 1992), entretanto, há sugestões de que também possa forragear ativamente (SAZIMA, 1989; 1992; SAZIMA & STRÜSMANN, 1990).

Bothrops jararaca possui ampla distribuição no Brasil, onde habita grande variedade de habitats (SAZIMA, 1992; CAMPBELL & LAMAR, 2004). No estado de São Paulo, é comum em áreas litorâneas de baixa altitude e clima relativamente homogêneo ao longo do ano e em áreas adjacentes mais elevadas da Serra do Mar e do planalto, com altitudes variando entre 400 a 950 m e clima mais variável. Assim, essas populações de *B. jararaca* estão sujeitas a diferentes influências de fatores abióticos e presumivelmente bióticos, o que deve resultar em disponibilidade diferencial de presas potenciais, bem como em oportunidades diferenciadas de forrageamento e de captura de presas ao longo do ano entre as jararacas dessas populações. Por exemplo, a atividade de animais ectotérmicos (e.g. anfíbios anuros) apresenta maior variação sazonal em áreas de clima mais variável, como aquelas da Serra do Mar e do planalto em contraposição às áreas costeiras de São

Paulo (e.g. CAMPBELL & SOLÓRZANO, 1992) e, portanto, as presas ectotérmicas devem estar mais disponíveis ao longo do ano nestas últimas áreas. Adicionalmente, temperaturas ambientais baixas podem reduzir a taxa metabólica de indivíduos de *B. jararaca* e diminuir ou restringir completamente suas atividades (SAZIMA, 1989; MARQUES *et al.*, 2000). Portanto, o período de atividade desses indivíduos, suas oportunidades de forrageamento e a eficiência alimentar (e.g. taxas de captura e digestão de presas) devem ser mais restritos nas áreas de altitude do estado de São Paulo em relação às áreas costeiras. Devido à energia obtida ao longo da vida exercer influência direta em funções fundamentais dos répteis (veja CONGDON *et al.*, 1982) e dada a existência de custos associados à captura e digestão das presas, as serpentes que caçam de espreita estão sob forte pressão seletiva para maximizarem a massa de presa ingerida por unidade de tempo (HOLYCROSS *et al.*, 2002a). Assim, para compensar o menor período e as menores oportunidades disponíveis para a tomada de alimento, é possível que as jararacas das áreas de altitude apresentem maior frequência de presas endotérmicas e/ou apresentem presas relativamente maiores (= presas mais calóricas) em suas dietas em relação àquelas das áreas litorâneas. Também é possível que esses indivíduos se alimentem em maior frequência durante os meses mais quentes e úmidos do ano em relação àquelas das áreas costeiras. Assim, provavelmente esses fatores determinam em alguma extensão a composição e as características da dieta em cada uma dessas populações. Por sua vez, foi sugerido recentemente que variações morfológicas entre espécies do gênero *Bothrops* podem ocorrer devidas às diferenças em suas dietas (MARTINS *et al.*, 2002) e, portanto, não seria surpresa encontrar variações intraespecíficas para esses caracteres em espécies congênicas amplamente distribuídas devidas a esse mesmo fator.

Espécies de serpentes com ampla distribuição geográfica são ideais para a realização de estudos descritivos que abordam variações em caracteres morfológicos associados à dieta (SHINE *et al.*, 1998; HOLYCROSS & MACKESSY, 2002; RODRÍGUEZ-ROBLES, 2002). Tais estudos são de fundamental importância por fornecerem informações relevantes para a compreensão da evolução

morfológica, comportamental e da história de vida desse grupo de vertebrados (GREENE, 1983; 1997; MUSHINSKY, 1987; MORI, 1998; 2006; HOLYCROSS *et al.*, 2002a; b).

Assim, proponho as seguintes hipóteses: a) indivíduos de *B. jararaca* de populações do litoral e de altitude, da Serra do Mar e do planalto, do estado de São Paulo, devem apresentar diferenças nos tipos, nas classes e/ou nos tamanhos das presas consumidas; b) indivíduos de *B. jararaca* de áreas de altitude do estado de São Paulo podem apresentar maior frequência de consumo de presas nos meses mais quentes e úmidos do ano em relação àqueles das áreas litorâneas; c) deve haver modificações em caracteres morfológicos, como comprimento rostro-cloacal, comprimento relativo da cabeça e robustez, entre os indivíduos dessas populações que estejam associadas a diferenças na dieta. Aspectos adicionais da biologia alimentar de *B. jararaca*, como o consumo de itens alimentares múltiplos e mudança ontogenética na dieta também são aqui apresentados.

MATERIAL E MÉTODOS

Métodos

Foram analisados neste trabalho 831 exemplares de *Bothrops jararaca* depositados na Coleção Herpetológica Richard Alphonse Hoge (IBSP) do Instituto Butantan, São Paulo, Brasil, sendo 347 provenientes de localidades litorâneas (grupo denominado "população litorânea"; PL) e 484 provenientes de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo (grupo denominado "população de altitude"; PA). Para uma descrição detalhada das áreas de procedência dos animais veja o Capítulo 1.

Para cada exemplar preservado os seguintes dados foram registrados: local de captura; sexo; fase de desenvolvimento (imaturo ou adulto); comprimento rostro-cloacal (CRC, em milímetros); comprimento da cabeça (da escama rostral até a articulação quadrato-mandibular, em milímetros); comprimento da cauda (em milímetros); massa total do corpo (após drenar o excesso de líquido através de uma incisão ventral, em gramas); conteúdo do tubo digestivo; e número de itens

alimentares encontrados no estômago de cada espécime. Indivíduos alimentados foram pesados após a remoção das presas e fêmeas com folículos ovarianos vitelogênicos (iguais ou maiores que 10 mm) ou com embriões não foram pesadas (cf. MARTINS *et al.*, 2001). As medidas de CRC e de comprimento da cauda foram realizadas por meio de uma trena com acurácia de 1 mm e aquelas de comprimento da cabeça por meio de um paquímetro digital com acurácia de 0,1 mm. As medidas de massa foram realizadas com balanças de precisão de 1 g.

O sexo dos indivíduos foi determinado pelo exame visual das gônadas e para avaliar a maturidade reprodutiva foi utilizado critério semelhante ao de SHINE *et al.* (1998) e PIZZATTO & MARQUES (2006): foram considerados maduros (adultos) os machos com canais deferentes alargados (enovelados) e opacos ou com testículos túrgidos e as fêmeas que apresentaram folículos ovarianos em vitelogênese secundária (≥ 10 mm), ovos ou embriões nos ovidutos e/ou ovidutos pregueados. Machos e fêmeas que não apresentaram tais características foram considerados imaturos (cf. SHINE *et al.*, 1998). Posteriormente, os indivíduos imaturos foram classificados como jovens ou sub-adultos. Para isso, dividiu-se por dois o CRC do maior indivíduo imaturo da amostra (CRC = 890 mm) e foram considerados jovens os indivíduos com CRC igual ou inferior a 445 mm e sub-adultos os indivíduos com CRC superior a esse comprimento até o comprimento do menor indivíduo adulto de ambos os sexos em cada uma das populações.

Para a coleta de dados da dieta, foi realizada uma incisão no tubo digestivo de cada espécime para retirar o conteúdo estomacal e intestinal. Quando muito digeridos, os vestígios das presas foram examinados através de um estereomicroscópio binocular e a presença de penas, pelos, escamas, ossos e dentes foram utilizados como evidência da classe de presa consumida (cf. HARTMANN *et al.*, 2005). Presas íntegras ou digeridas em até 5% de suas dimensões originais foram pesadas e medidas (massa, em gramas, e comprimento total, em milímetros) e identificadas até o menor nível taxonômico possível por comparação com material de referência e consultas a especialistas. Também foram incluídos na análise dados qualitativos e quantitativos da dieta de 42 indivíduos de *B. jararaca* obtidos de dados não publicados de Ivan Sazima e Giuseppe Puerto e de

Renato Nunes de espécimes provenientes da área do presente estudo. Apesar da possibilidade desses dados causarem algum viés amostral (i.e. algumas dessas serpentes podem ter sido incorporadas nas coleções porque apresentavam evidências nítidas de consumo de presas) eles foram incluídos em algumas análises com o intuito de aumentar o tamanho amostral e, sobretudo, porque não influenciaram significativamente nos resultados previamente obtidos. Para as presas digeridas em mais de 5% de seus tamanhos corporais, sempre que possível, o comprimento da tíbia da pata posterior esquerda (variável que apresentou o maior coeficiente de determinação na regressão linear) e, em alguns casos, o comprimento da pata esquerda posterior, foram as variáveis independentes utilizadas para estimar o comprimento e a massa total original de todas as classes de presas encontradas, exceto para as serpentes. Para as serpentes, a variável independente utilizada para estimar suas dimensões foi a largura da maior escama ventral (cf. BUENO & MOTTA-JUNIOR, 2004). Ambas as variáveis foram transformadas para seus logaritmos naturais (cf. ZAR, 1999). Em situações onde a presa foi identificada ao nível específico, utilizou-se 20 exemplares íntegros e de diversos tamanhos preservados em coleções da mesma espécie da presa registrada para estimar as suas dimensões. Quando a presa foi identificada ao nível taxonômico de gênero, foram utilizados 30 exemplares íntegros e de diversos tamanhos de duas espécies representativas desse gênero. Nos casos em que, a identificação da presa apenas foi possível ao nível taxonômico de família, foram utilizados de 80 a 170 exemplares íntegros e de diversos tamanhos pertencentes à mesma família da presa registrada, integrando de 8 a 10 espécies representativas dessas famílias. Sempre que possível, os exemplares íntegros amostrados das coleções eram pertencentes às mesmas localidades de ocorrência das presas e compuseram espécies registradas na dieta de *B. jararaca*. Devido à existência de uma relação linear altamente significativa entre as variáveis tomadas das presas (dados não apresentados), a equação obtida através da regressão linear é bastante confiável para estimar o comprimento e a massa das presas parcialmente digeridas. Além disso, esse procedimento permite aumentar consideravelmente o tamanho amostral (VORIS & MOFFET, 1981).

Forma de análise dos resultados

Para minimizar eventuais tendências de coleta e a possível influência de diferenças nas classes etárias das populações sobre o tamanho dos exemplares adultos, foram considerados para as comparações de CRC apenas os 30 maiores indivíduos machos e fêmeas de cada população (cf. FORSMAN, 1991a; KRAUSE *et al.*, 2003). Dada a existência de dimorfismo sexual no tamanho corporal dos adultos em *B. jararaca* (JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1992; SAZIMA, 1992), o CRC dos indivíduos foi comparado entre as localidades para cada sexo separadamente através da análise de variância unifatorial (ANOVA) com a localidade como fator, após o teste de normalidade e de homocedasticidade (cf. ZAR, 1999). No caso em que essas premissas não foram cumpridas, foi utilizado o teste não paramétrico de Mann-Whitney (cf. ZAR, 1999).

O comprimento da cabeça e a massa dos indivíduos foram comparados entre as localidades dentro de cada sexo e classes de tamanho (jovens, sub-adultos e adultos) separadamente por análises de covariância (ANCOVA), com a localidade como fator e o tronco e comprimento total dos indivíduos como covariáveis, respectivamente. Assim, foram comparados o comprimento relativo da cabeça e massa relativa ao tamanho do corpo (robustez) excluindo-se os efeitos do tamanho do corpo sobre estas variáveis. Para evitar resultados e conclusões errôneas nessas análises, as comparações foram restritas as serpentes de mesma amplitude de CRC (veja SHETTY & SHINE, 2002). Além disso, machos e fêmeas e serpentes de diferentes classes de tamanho foram analisados separadamente entre as populações por apresentarem dimorfismo sexual e mudança ontogenética no comprimento relativo da cabeça e na robustez, respectivamente (JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1992; SAZIMA, 1992; FURTADO *et al.*, 2006; RAM, dados não publicados).

Para detectar a possível diferença no comprimento e massa das presas ingeridas entre os indivíduos das duas populações, foi realizada uma análise de covariância com as dimensões da presa como variáveis dependentes, as localidades como fator e o CRC, o comprimento da cabeça e a massa das serpentes como covariáveis. Dada a inexistência de mudanças ontogenéticas e de diferenças intersexuais no tamanho e na massa relativa das presas consumidas em *B. jararaca*

(RAM, dados não publicados), imaturos e adultos de ambos os sexos foram agrupados dentro de cada localidade para as comparações, a fim de obter um maior tamanho amostral. Para as análises de covariância, as variáveis foram transformadas para seus logaritmos naturais para satisfazer as exigências de normalidade e de homocedasticidade exigidas pelo teste e também para linearizar as relações entre variável e covariável (cf. KRAUSE *et al.*, 2003). Para verificar se as dimensões das presas constituíam uma função das dimensões das serpentes, foram feitas regressões entre o comprimento rostro-cloacal das presas sobre o comprimento rostro-cloacal das serpentes e entre a massa das presas sobre o comprimento da cabeça e massa das serpentes (cf. DE QUEIROZ *et al.*, 2001). Essas variáveis foram transformadas para seus logaritmos naturais a fim de atender as premissas exigidas pelo teste (cf. ZAR, 1999; DE QUEIROZ *et al.*, 2001).

Devido à existência de mudança ontogenética em relação ao tipo e classe da presa consumida em *B. jararaca* (veja item Introdução e Resultados), as frequências dos tipos de presas (ectotérmicas e endotérmicas) e as frequências de classes das principais presas (anfíbios anuros, lagartos e mamíferos) foram comparadas entre as populações em cada classe de tamanho (jovem, sub-adulto e adulto) através do teste de qui-quadrado (ZAR, 1999). Apesar da diferença no tamanho amostral de machos e fêmeas entre as populações para cada uma dessas classes, ambos os sexos foram agrupados nessa análise por não apresentarem diferenças significativas nos tipos e nas classes das presas consumidas (RAM, dados não publicados). Para a obtenção de uma amostra robusta e para eliminar qualquer tendência relacionada a conteúdos estomacais ou intestinais (veja VALDUJO *et al.*, 2002) essa comparação foi realizada de duas formas: primeiramente, foram considerados apenas os exemplares que continham conteúdo estomacal e, posteriormente, os exemplares que continham conteúdo estomacal e intestinal. Nos casos em que um mesmo exemplar possuía ambos os conteúdos, considerou-se apenas o conteúdo estomacal, uma vez que, em todas as observações (exceto uma), o tipo e a classe da presa encontrada no estômago e no intestino foram os mesmos.

Para verificar possíveis diferenças na frequência das serpentes alimentadas entre os meses mais quentes e úmidos de ano (outubro a abril) e entre àqueles mais frios e secos (maio a setembro)

em cada uma das populações, foi utilizado o teste de qui-quadrado (cf. ZAR, 1999). Por meio desse teste, também foi verificada a existência de possíveis diferenças na frequência de serpentes alimentadas entre as duas populações para esses períodos. Para essas análises, foram agrupados indivíduos de todas as classes de tamanho e de ambos os sexos dentro de cada estação do ano (cf. CAMPBELL & SOLÓRZANO, 1992), sendo considerados primeiramente, apenas os exemplares que continham conteúdo estomacal e, posteriormente, os exemplares que continham conteúdo estomacal e intestinal. Fêmeas com ovos, embriões ou que deram à luz em cativeiro, foram excluídas dessa análise por apresentarem frequência de alimentação significativamente menor em relação às outras categorias estabelecidas (RAM, dados não publicados). Para evitar uma sobre-representação de serpentes alimentadas, não foram incluídos nessa análise os dados não publicados dos pesquisadores supramencionados.

Quando fragmentos de artrópodes foram encontrados no sistema digestório das serpentes, anfíbios anuros foram considerados as presas primárias (cf. NEILL & ALLEN, 1956; MARTINS *et al.*, 2002). Foram consideradas alimentadas, as serpentes que possuíam conteúdo estomacal e/ou intestinal identificáveis (cf. DALTRY *et al.*, 1998; ÁVILA-VILLEGAS *et al.*, 2007).

Para testar a existência de mudança ontogenética nos tipos de presas consumidas entre imaturos e adultos de *B. jararaca* em cada população foi utilizado o teste de Mann-Whitney (cf. MARTINS *et al.*, 2002; ÁVILA-VILLEGAS *et al.*, 2007). Dados sobre dieta de serpentes que são obtidos através de exemplares de coleções incluem a dieta da espécie ao longo de boa parte de sua área de ocorrência, durante todo o ano e por muitas décadas, minimizando possíveis tendências amostrais ao longo do tempo (DALTRY *et al.*, 1998).

Nas análises estatísticas, as hipóteses nulas foram rejeitadas quando o nível de significância foi igual ou menor a 0,05. As análises estatísticas foram realizadas com os programas Statistica (STATSOFT, 1998) e Biostat 4.0 (AYRES *et al.*, 2005).

RESULTADOS

Tipos e classes de presas consumidas

Para um total de 111 itens alimentares identificáveis, 75 do estômago e 36 do intestino, presas ectotérmicas corresponderam a 26,1% (n = 29) e presas endotérmicas a 73,9% (n = 82) da dieta de 109 indivíduos da população litorânea do estado de São Paulo (Tabelas 1 e 2; Figura 1). Indivíduos jovens apresentaram 31 itens alimentares identificados, sendo 87,0% (n = 27) presas ectotérmicas, representadas por anuros (n = 17) e lagartos (n = 10), e 13,0% (n = 4) presas endotérmicas, todas representadas por mamíferos. Indivíduos sub-adultos tiveram 35 itens alimentares identificados, sendo 2,9% (n = 1) presas ectotérmicas, representadas por um anuro e 97,1% (n = 34) presas endotérmicas, representadas por uma ave e mamíferos (n = 33). Indivíduos adultos apresentaram 45 itens alimentares identificados, sendo 2,3% (n = 1) presas ectotérmicas, representadas por um lagarto e 97,7% (n = 44) presas endotérmicas, representadas por duas aves e 42 mamíferos (Tabela 1). Presas endotérmicas foram incorporadas na dieta de machos e fêmeas a partir de um CRC de 321 e 363 mm, respectivamente e presas ectotérmicas deixaram de ser consumidas a partir de um CRC de 426 e 940 mm, respectivamente.

Para um total de 219 itens alimentares identificáveis, 135 do estômago e 84 do intestino, presas ectotérmicas corresponderam a 20,6% (n = 45) e presas endotérmicas, 79,4% (n = 174) da dieta de 210 indivíduos da população de altitude do estado de São Paulo (Tabelas 1 e 2; Figura 2). Indivíduos jovens apresentaram 67 itens alimentares identificados, sendo 55,2% (n = 37) presas ectotérmicas, representadas por anuros (n = 24), lagartos (n = 12) e uma serpente e 44,8% (n = 30) presas endotérmicas, representadas por uma ave e mamíferos (n = 29). Indivíduos sub-adultos apresentaram 24 itens alimentares identificados, sendo 8,4% (n = 2) presas ectotérmicas, representadas por um anuro e uma serpente, e 91,6% (n = 22) presas endotérmicas, todas representadas por mamíferos. Indivíduos adultos tiveram 128 itens alimentares identificados, sendo 4,7% (n = 6) presas ectotérmicas, representadas por anuros (n = 5) e um lagarto e 95,3% (n = 122) presas endotérmicas, representadas por três aves e 119 mamíferos (Tabela 1). Presas endotérmicas

foram incorporadas na dieta de machos e fêmeas a partir de um CRC de 239 e 232 mm, respectivamente e presas ectotérmicas deixaram de ser consumidas a partir de um CRC de 948 mm e 888 mm, respectivamente.

Diferença significativa no consumo de presas ectotérmicas e endotérmicas foi observada apenas entre os indivíduos jovens da PL e da PA do estado de São Paulo e essa diferença foi aparente tanto quando os exemplares que continham conteúdo estomacal foram considerados separadamente ou conjuntamente com aqueles que continham conteúdo intestinal (Tabela 3). Esse resultado deve-se principalmente à maior frequência de presas endotérmicas consumidas pelos jovens da PA em relação aos da PL. De modo semelhante, foi observada diferença significativa no consumo das principais classes de presas apenas entre os indivíduos jovens das duas populações e essa diferença foi aparente tanto quando os exemplares que continham conteúdo estomacal foram considerados separadamente ou conjuntamente com aqueles que continham conteúdo intestinal (Tabela 4). Esse resultado deve-se principalmente à maior frequência de mamíferos consumidos pelos indivíduos jovens da PA em relação aos da PL.

Tabela 1. Número de registros e frequência dos tipos e das classes de presas encontradas no estômago e no intestino de exemplares imaturos (jovens e sub-adultos) e adultos de ambos os sexos de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo. N = número de indivíduos examinados em cada uma das populações. Os números de presas registradas incluem presas múltiplas encontradas em um mesmo indivíduo. Entre parênteses, encontra-se a frequência dos tipos de presas registradas (veja item métodos para maiores detalhes).

Populações	Tipos de presas			Classes de presas				Total
	Ectotérmicas	Endotérmicas	Anuros	Lagartos	Serpentes	Aves	Mamíferos	
População do litoral								
Macho jovem (N = 12)	9 (75,0%)	3 (25,0%)	7	2	0	0	3	12
Fêmea jovem (N = 18)	18 (94,7%)	1 (5,3%)	10	8	0	0	1	19
Macho sub-adulto (N = 6)	0	6 (100%)	0	0	0	0	6	6
Fêmea sub-adulta (N = 29)	1 (3,5%)	28 (96,5%)	1	0	0	1	27	29
Macho adulto (N = 24)	0	25 (100%)	0	0	0	0	25	25
Fêmea adulta (N = 20)	1 (5,0%)	19 (95,0%)	0	1	0	2	17	20
População de altitude								
Macho jovem (N = 28)	15 (51,7%)	14 (48,3%)	8	7	0	0	14	29
Fêmea jovem (N = 37)	22 (57,9%)	16 (42,1%)	16	5	1	1	15	38
Macho sub-adulto (N = 6)	1 (16,7%)	5 (83,3%)	1	0	0	0	5	6
Fêmea sub-adulta (N = 16)	1 (5,6%)	17 (94,4%)	0	0	1	0	17	18
Macho adulto (N = 40)	5 (12,2%)	36 (87,8%)	4	1	0	2	34	41
Fêmea adulta (N = 83)	1 (1,2%)	86 (98,8%)	1	0	0	1	85	87

Tabela 2. Número de registros e frequência dos tipos e das classes de presas encontradas exclusivamente no estômago e conjuntamente no estômago e no intestino de exemplares imaturos (jovens e sub-adultos) e adultos de ambos os sexos de *Bothrops jararaca* habitantes de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo. N = número de indivíduos examinados em cada uma das populações. Os números de presas registradas incluem presas múltiplas encontradas em um mesmo indivíduo. Entre parênteses, encontra-se a frequência dos tipos e das classes de presas registradas (veja item métodos para maiores detalhes).

Populações	Tipos de presas			Classes de presas			
	Ectotérmicas	Endotérmicas	Anuros	Lagartos	Serpentes	Aves	Mamíferos
Populações/conteúdo estomacal							
População do litoral (N = 73)	28 (37,3%)	47 (62,7%)	17 (22,7%)	11 (14,7%)	0	3 (4,0%)	44 (58,6%)
População de altitude (N = 126)	39 (28,9%)	96 (71,1%)	24 (17,8%)	13 (9,7%)	2 (1,4%)	4 (2,8%)	92 (68,3%)
População do litoral e de altitude (N = 199)	67 (31,9%)	143 (68,1%)	41 (19,5%)	24 (11,4%)	2 (0,9%)	7 (3,5%)	136 (64,7%)
Populações/conteúdo estomacal e intestinal							
População do litoral (N = 109)	29 (26,2%)	82 (73,8%)	18 (16,3%)	11 (9,9%)	0	3 (2,7%)	79 (71,1%)
População de altitude (N = 210)	45 (20,6%)	174 (79,4%)	30 (13,7%)	13 (5,9%)	2 (0,9%)	4 (1,8%)	170 (77,7%)
População do litoral e de altitude (N = 319)	74 (22,5%)	256 (77,5%)	48 (14,5%)	24 (7,2%)	2 (0,7%)	7 (2,2%)	249 (75,4%)

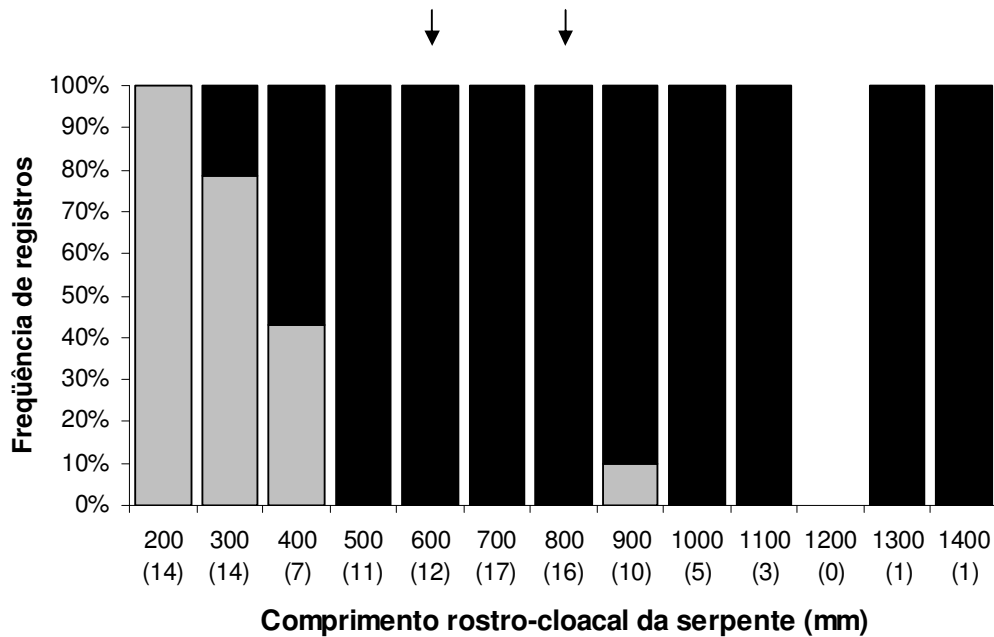


Figura 1. Frequência de registros de presas ectotérmicas (n = 29; barras claras) e endotérmicas (n = 82; barras escuras) em diferentes classes de tamanho obtidas do estômago e do intestino de indivíduos de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas do estado de São Paulo. As setas representam as classes de tamanho em que machos e fêmeas estão maduros, respectivamente. Entre parênteses, encontra-se o número de indivíduos amostrados.

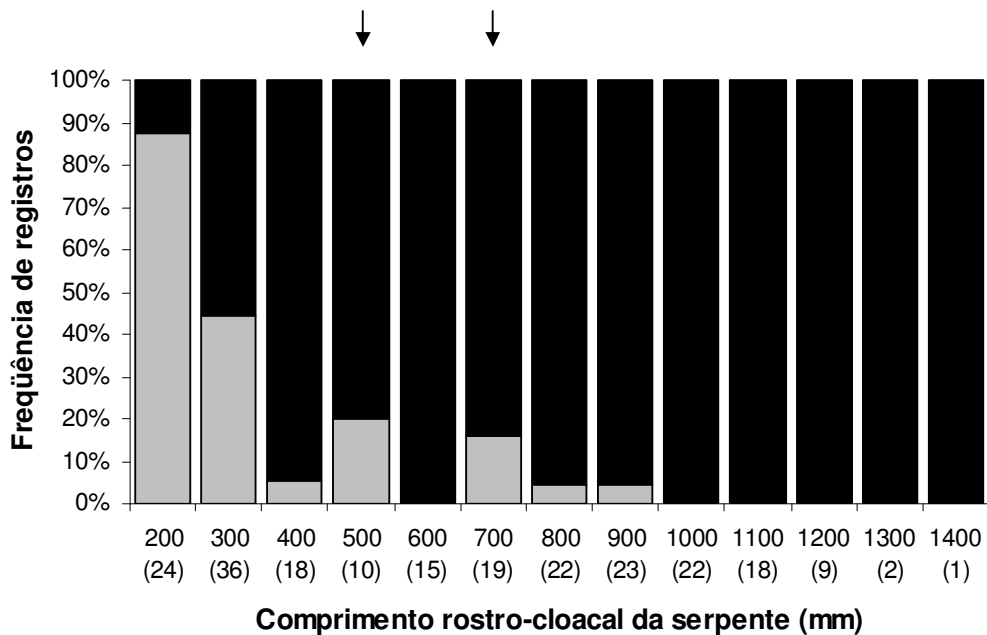


Figura 2. Frequência de registros de presas ectotérmicas (n = 45; barras claras) e endotérmicas (n = 174; barras escuras) em diferentes classes de tamanho obtidas do estômago e do intestino de indivíduos de *Bothrops jararaca* de áreas da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo. As setas representam as classes de tamanho em que machos e fêmeas estão maduros, respectivamente. Entre parênteses, encontra-se o número de indivíduos amostrados.

Tabela 3. Resultados dos testes de qui-quadrado para comparação dos tipos de presas (ectotérmicas e endotérmicas) consumidas entre indivíduos jovens, sub-adultos e adultos de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo (veja item forma de análise dos resultados). Em todas as análises, o grau de liberdade = 1. JPL = jovens da população litorânea; JPA = jovens da população de altitude; SAPL = sub-adultos da população litorânea; SAPA = sub-adultos da população de altitude; APL = adultos da população litorânea; APA = adultos da população de altitude.

	X ²	p
Populações/Conteúdo		
estomacal		
JPL X JPA	9,400	0,0022
SAPL X SAPA	0,704	0,401
APL X APA	0,385	0,535
Populações/Conteúdo		
estomacal e intestinal		
JPL X JPA	9,503	0,0021
SAPL X SAPA	0,885	0,346
APL X APA	0,521	0,4703

Frequência de serpentes alimentadas e presas múltiplas

Para um total de 296 indivíduos da PL em que o trato digestório pode ser examinado e os itens alimentares identificados, 55 (18,6%) possuíam presas no estômago e 89 (30,0%) possuíam presas no estômago e no intestino (Tabela 5). Entre os 73 indivíduos com presas identificáveis no estômago (incluindo os dados obtidos de terceiros), 71 (97,2%) continham um único item alimentar e dois (2,8%) continham dois itens alimentares (Tabela 6).

Para um total de 383 indivíduos da PA em que o trato digestório pode ser examinado e os itens alimentares identificados, 63 (16,4%) possuíam presas no estômago e 135 (35,2%) possuíam presas no estômago e no intestino (Tabela 5). Entre os 126 indivíduos com presas identificáveis no estômago (incluindo os dados obtidos de terceiros), 119 (94,4%) continham um único item alimentar, seis (4,8%) continham dois itens e um (0,8%) continha três itens alimentares. Um único indivíduo continha presas de espécies diferentes no estômago e no intestino (Tabela 6).

Tabela 4. Resultados dos testes de qui-quadrado para comparação das principais classes de presas (anfíbios anuros, lagartos e mamíferos) consumidas entre os indivíduos jovens, sub-adultos e adultos de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo (veja item forma de análise dos resultados). JPL = jovens da população litorânea; JPA = jovens da população de altitude; SAPL = sub-adultos da população litorânea; SAPA = sub-adultos da população de altitude; APL = adultos da população litorânea; APA = adultos da população de altitude.

	graus de liberdade	X ²	p
Populações/Conteúdo			
estomacal			
JPL X JPA	2	9,292	0,0096
SAPL X SAPA	1	0,039	0,842
APL X APA	1	0,415	0,519
Populações/Conteúdo			
estomacal e intestinal			
JPL X JPA	2	9,461	0,0088
SAPL X SAPA	1	0,080	0,777
APL X APA	2	2,366	0,306

Para a população do litoral, não houve diferença significativa na frequência de indivíduos alimentados entre os períodos analisados quando os exemplares que continham conteúdo estomacal foram considerados separadamente ou conjuntamente com aqueles que continham conteúdo intestinal ($X^2 = 0,483$; gl = 1; p = 0,487 e $X^2 = 0,109$; gl = 1; p = 0,741), respectivamente (Figura 3). Por outro lado, para a população de altitude houve diferença significativa na frequência de indivíduos alimentados entre os períodos analisados quando os exemplares que continham conteúdo estomacal foram considerados separadamente ($X^2 = 9,193$; gl = 1; p = 0,002), mas não quando considerados conjuntamente com os exemplares que continham conteúdo intestinal ($X^2 = 1,319$; gl = 1; p = 0,2508) (Figura 4). Houve diferença significativa na frequência de indivíduos alimentados entre as populações para o período mais frio e seco do ano (maio a setembro) apenas quando foram considerados os indivíduos que possuíam presas no estômago. Por outro lado, não houve diferenças significativas na frequência de indivíduos alimentados entre as populações para o período mais

quente e úmido do ano (outubro a abril) quando considerados tanto os indivíduos que possuíam presas no estômago ou aqueles com presas no estômago e no intestino (Tabela 7).

Tabela 5. Número de registros de indivíduos jovens, sub-adultos e adultos de *Bothrops jararaca* habitantes de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo com presas identificáveis exclusivamente no estômago e conjuntamente no estômago e intestino. Entre parênteses, a frequência de indivíduos alimentados.

Populações	Conteúdo		Tamanho da amostra
	Estomacal	Estomacal e intestinal	
População do litoral	Nº de indivíduos alimentados (%)	Nº de indivíduos alimentados (%)	
Jovens	22 (21,5%)	25 (24,5%)	102
Sub-adultos	15 (18,3%)	27 (33,0%)	82
Adultos	18 (16,1%)	37 (33,0%)	112
Total população do litoral	55 (18,6%)	89 (30,0%)	296
População de altitude			
Jovens	22 (22,0%)	28 (28,0%)	100
Sub-adultos	7 (11,6%)	14 (23,3%)	60
Adultos	34 (15,2%)	93 (41,7%)	223
Total população de altitude	63 (16,4%)	135 (35,2%)	383

Tabela 6. Quantidade e identidade das presas múltiplas registradas em um único estômago em indivíduos imaturos (jovens e sub-adultos) e adultos de *Bothrops jararaca* habitantes de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo.

Indivíduo	Número de presas	Classe da presa
Fêmea jovem da PL	2 <i>Hylodes asper</i>	Amphibia
Macho adulto da PL	2 Cricetidae não identificados	Mammalia
Macho jovem da PA	1 <i>Hemidactylus mabouya</i> ; 1 mamífero não identificado	Reptília e Mammalia
Fêmea jovem da PA	2 <i>Dendropsophus minutus</i>	Amphibia
Fêmea sub-adulta da PA	1 Rodentia e 1 Didelphidae não identificados	Mammalia
Fêmea sub-adulta da PA	2 Cricetidae não identificados	Mammalia
Macho adulto da PA	2 <i>Oryzomys cf. nigripes</i>	Mammalia
Fêmea adulta da PA	1 Cricetidae não identificado; 1 <i>Oligoryzomys nigripes</i> ; 1 <i>Akodon cf. cursor</i>	Mammalia
Fêmea adulta da PA	1 <i>Oryzomys cf. nigripes</i> ; 1 <i>Nectomys gr. squamipes</i>	Mammalia
Fêmea adulta da PA	2 Rodentia não identificados	Mammalia

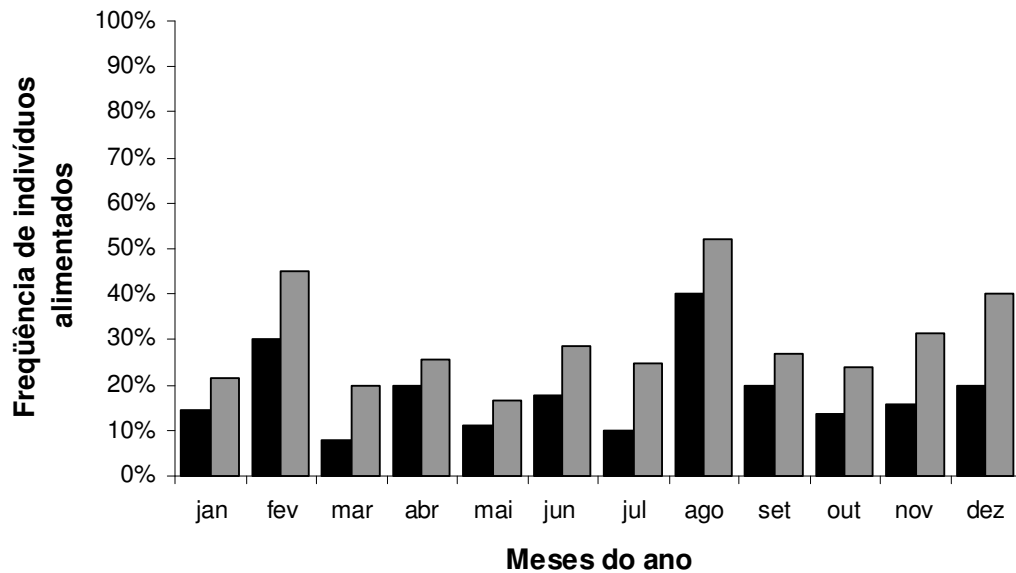


Figura 3. Frequência de indivíduos alimentados de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas do estado de São Paulo com base no registro de presas obtidas exclusivamente do estômago (n = 53; barras escuras) e conjuntamente do estômago e intestino (n = 86; barras claras) de serpentes coletadas em diferentes meses do ano. Número total de indivíduos amostrados = 287.

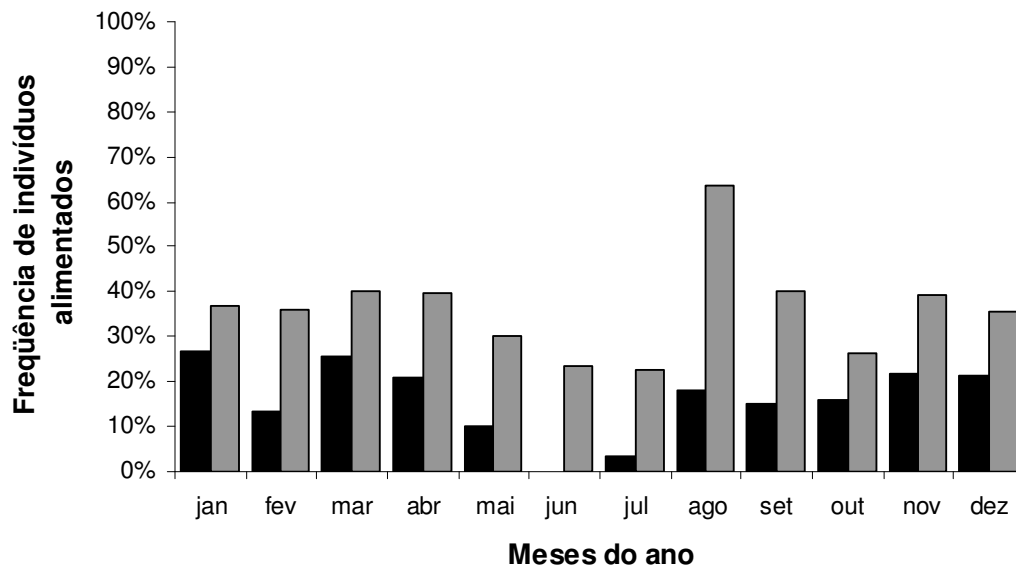


Figura 4. Frequência de indivíduos alimentados de *Bothrops jararaca* de áreas da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo com base no registro de presas obtidas exclusivamente do estômago (n = 63; barras escuras) e conjuntamente do estômago e intestino (n = 135; barras claras) de serpentes coletadas em diferentes meses do ano. Número total de indivíduos amostrados = 383.

Tabela 7. Resultados dos testes de qui-quadrado para a comparação das frequências de indivíduos alimentados de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo em diferentes períodos do ano. Resultados significativos encontram-se em negrito. Em todas as análises, o grau de liberdade = 1.

	X ²	p
Estações do ano /Conteúdo estomacal		
Outubro a Abril	1,464	0,226
Maio a Setembro	6,202	0,012
Estações do ano/Conteúdo estomacal e intestinal		
Outubro a Abril	2,962	0,085
Maio a Setembro	0,00	0,998

Mudança ontogenética na dieta

Na população do litoral, houve diferença significativa entre o tamanho das serpentes que consumiram presas ectotérmicas (média = 344,1 mm; \pm 127,7 mm; n = 28) e o tamanho daquelas que consumiram presas endotérmicas (média = 763,3 mm; \pm 210,1 mm; n = 81; U = 95, p << 0,001), ou seja, houve variação ontogenética nos tipos de presas consumidas. De modo semelhante, na população da Serra do Mar e do planalto, também houve diferença significativa entre o tamanho das serpentes que consumiram presas ectotérmicas (média = 374,0 mm; \pm 177,3 mm; n = 45) e o tamanho daquelas que consumiram presas endotérmicas (média = 801,8 mm; \pm 296,0 mm; n = 169; U = 704, p << 0,001), ou seja, também houve variação ontogenética nos tipos de presas consumidas.

Tamanho relativo das presas consumidas

Para um mesmo CRC, as serpentes da PA consomem presas com maior comprimento em relação às da PL ($F_{1,153} = 10,50$, $p = 0,001$) (Figura 5). De modo semelhante, para uma mesma massa corporal e para um mesmo comprimento de cabeça, as serpentes da PA consomem presas com maior massa em relação às da PL ($F_{1,136} = 5,95$, $p = 0,016$; $F_{1,142} = 12,73$, $p < 0,001$), respectivamente (Figuras 6 e 7).

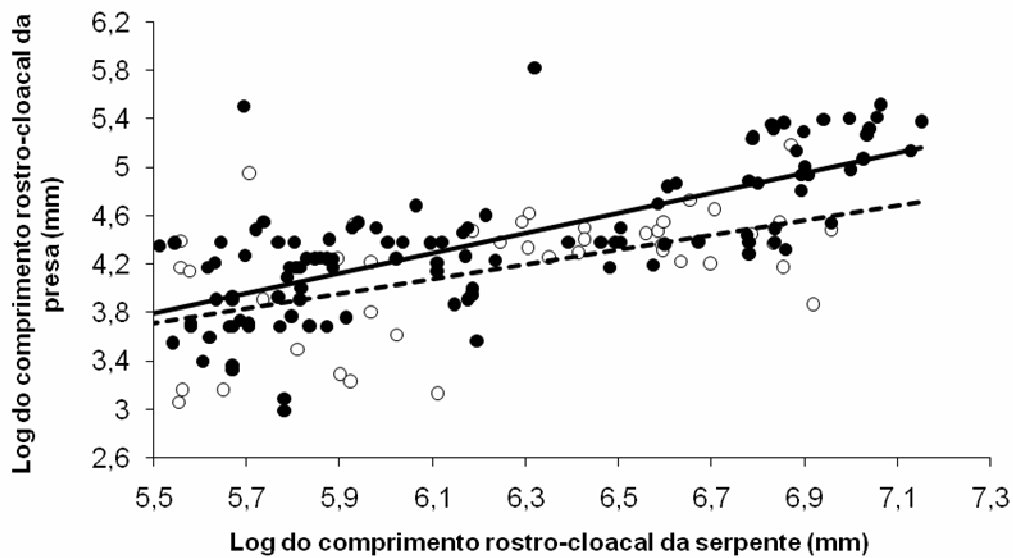


Figura 5. Relação entre o comprimento rostro-cloacal em indivíduos de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas (círculos vazios, linha pontilhada; $r^2 = 0,261$; $\beta = 0,529$; $p < 0,001$; $n = 42$) e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto (círculos cheios, linha contínua; $r^2 = 0,524$; $\beta = 0,727$; $p < 0,0001$; $n = 114$) do estado de São Paulo e o comprimento rostro-cloacal da presa. Ancova: $F_{(1,153)} = 10,50$; $p = 0,001$. Dados logaritimizados para ambas as variáveis.

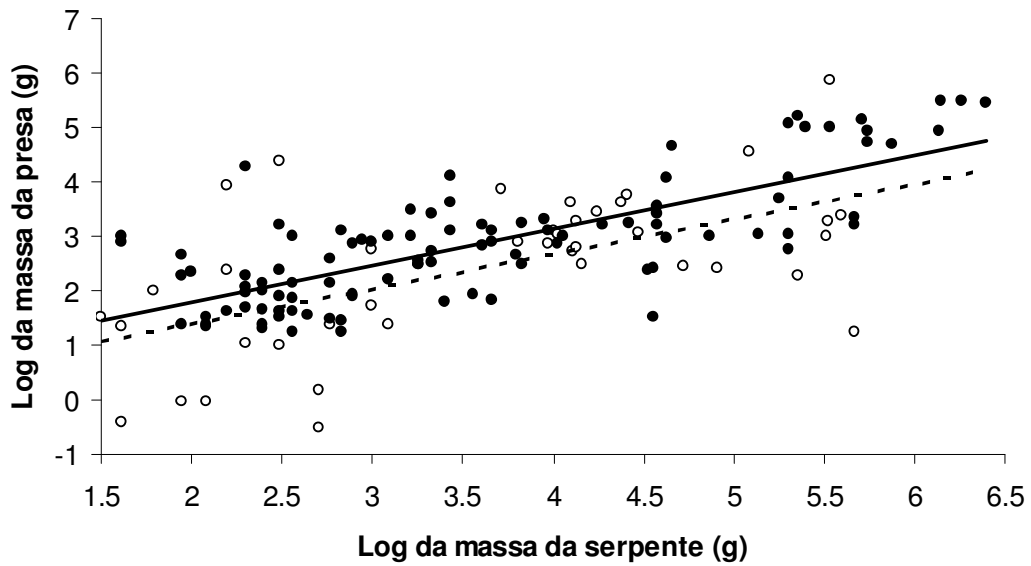


Figura 6. Relação entre a massa em indivíduos de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas (círculos vazios, linha pontilhada; $r^2 = 0,393$; $\beta = 0,640$; $p < 0,0001$; $n = 40$) e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto (círculos cheios, linha contínua; $r^2 = 0,578$; $\beta = 0,764$; $p < 0,0001$; $n = 99$) do estado de São Paulo e a massa da presa. Ancova: $F_{(1,136)} = 5,95$; $p = 0,016$. Dados logaritimizados para ambas as variáveis.

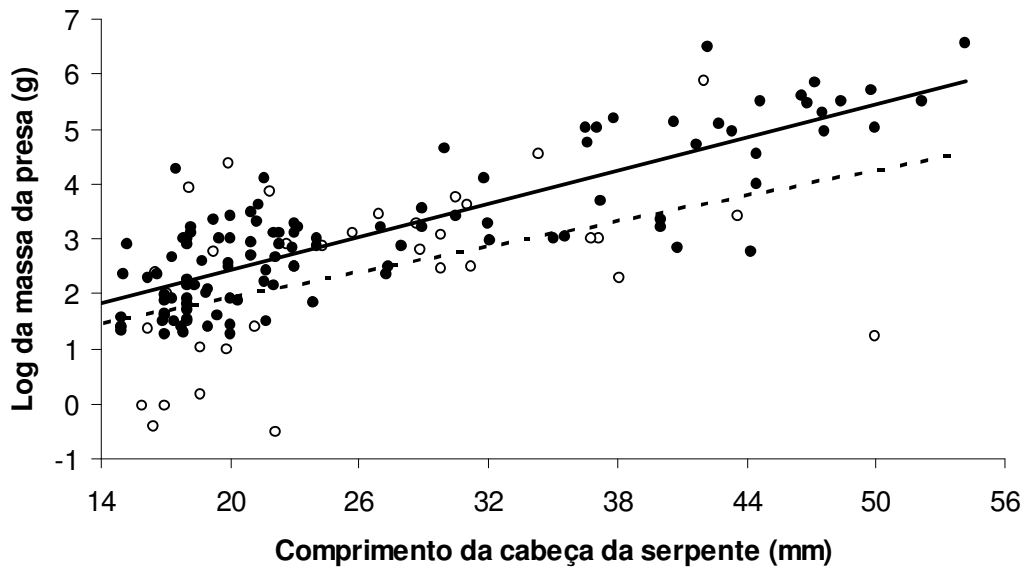


Figura 7. Relação entre o comprimento da cabeça em indivíduos de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas (círculos vazios, linha pontilhada; $r^2 = 0,194$; $\beta = 0,466$; $p = 0,004$; $n = 36$) e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto (círculos cheios, linha contínua; $r^2 = 0,699$; $\beta = 0,838$; $p < 0,0001$; $n = 109$) do estado de São Paulo e o logaritmo da massa da presa. Ancova: $F_{(1,142)} = 12,73$; $p < 0,001$.

Comparações morfológicas

Machos e fêmeas adultos da PA apresentaram CRC significativamente maior em relação aos da PL ($F_{1,58} = 3,66$; $p = 0,05$; $n = 60$; $U = 145,5$; $p < 0,0001$; $n = 60$), respectivamente (Figura 8). Em relação ao comprimento relativo da cabeça, não houve diferenças significativas entre machos e fêmeas jovens e entre machos e fêmeas sub-adultos das duas populações (Tabela 9). Por outro lado, machos e fêmeas adultos da PA apresentaram comprimento relativo da cabeça significativamente maior em relação aos da PL (Tabela 9). Machos e fêmeas da PA de todas as classes de tamanho apresentaram robustez (massa relativa ao tamanho do corpo) significativamente maior em relação aos da PL (Tabela 8; veja também a Tabela 9 para os resultados da estatística descritiva das variáveis morfológicas das populações estudadas; as figuras de 9 a 12 apresentam as relações entre o comprimento da cabeça e o comprimento do tronco e entre a massa e o comprimento total para os indivíduos de ambos os sexos nas duas populações estudadas).

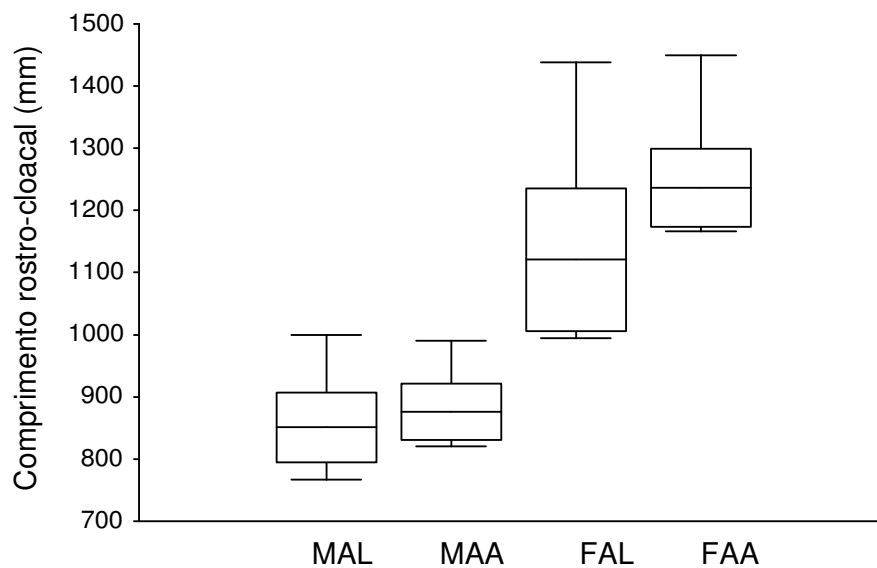


Figura 8. Comparação do comprimento rostro-cloacal entre os 30 maiores machos e as 30 maiores fêmeas de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo, a partir dos valores brutos de CRC (mm). Machos (Anova): $F_{1,58} = 3,66$; $p = 0,05$; fêmeas (Mann-Whitney): $U = 145,5$; $p < 0,0001$. Linha = média; caixas = desvio padrão; barras horizontais = amplitude. MAL = machos da população litorânea; MAA = machos da população de altitude; FAL = fêmeas da população litorânea; FAA = fêmeas da população de altitude.

Tabela 8. Resultados da análise de covariância para comparação do comprimento relativo da cabeça e da robustez entre indivíduos jovens, sub-adultos e adultos de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo (veja item forma de análise dos resultados). Resultados significativos em negrito. MJL = machos jovens do litoral; MJA = machos jovens da altitude; MSAL = machos sub-adultos do litoral; MSAA = machos sub-adultos da altitude; FJL = fêmeas jovens do litoral; FJA = fêmeas jovens da altitude; FSAL = fêmeas sub-adultas do litoral; FSAA = fêmeas sub-adultas da altitude; FAL = fêmeas adultas do litoral; FAA = fêmeas adultas da altitude; PL = população do litoral; PA = população de altitude; CRCab = comprimento relativo da cabeça; N = tamanho da amostra.

Populações	CRCab		N		Robustez		N	
	F	p	PL	PA	F	p	PL	PA
MJL X MJA	1,95	0,165	66	74	38,82	<< 0,0001	66	44
MSAL X MSAA	0,21	0,651	18	19	12,11	0,0015	16	18
MAL X MAA	4,09	0,044	62	105	52,39	<< 0,0001	52	90
FJL X FJA	0,36	0,548	57	58	53,18	<< 0,0001	56	54
FSAL X FSAA	2,05	0,156	37	44	22,55	<< 0,0001	32	44
FAL X FAA	9,62	0,002	53	126	38,61	<< 0,0001	33	63

Tabela 9. Estatística descritiva de medidas brutas das variáveis morfológicas de populações de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo. CRCm = média do comprimento rostro-cloacal (mm); Ccabm = média do comprimento da cabeça (mm); Mam = média da massa (g); N = tamanho da amostra, representada pelos números entre parênteses; DP = desvio padrão. Para maiores detalhes, veja item forma de análise dos resultados.

	CRCm (N)	± DP	amplitude	Ccabm (N)	± DP	Amplitude	Mam (N)	± DP	amplitude
População do litoral									
macho jovem	319,4 (69)	66,9	226,0-455,0	17,2 (66)	2,0	14,2-21,5	9,9 (66)	4,7	4,0-23,0
fêmea jovem	307,2 (60)	63,2	202,0-450,0	17,6 (57)	2,1	14,1-23,7	10,0 (56)	5,3	4,4-27,0
macho sub-adulto	539,6 (28)	47,3	462,0-625,0	23,0 (18)	1,3	21,0-25,7	33,7 (16)	9,7	19,0-50,0
fêmea sub-adulta	686,7 (55)	130,4	462,0-882,0	27,0 (37)	3,2	22,0-34,0	51,0 (32)	21,3	22,0-112,0
macho adulto	850,7 (30)	55,7	767,0-1000,0	30,3 (62)	2,6	25,2-37,6	91,9 (52)	45,9	33,0-270,0
fêmea adulta	1120,7 (30)	114,4	994,0-1438,0	43,0 (53)	5,2	33,2-56,2	267,4 (33)	113,1	122,0- 600,0
População de altitude									
macho jovem	308,4 (75)	57,2	225,0-444,0	17,2 (74)	1,8	14,0-22,8	12,4 (74)	5,9	4,0-37,0
fêmea jovem	314,9 (58)	61,2	232,0-450,0	17,8 (58)	2,4	13,7-22,4	13,3 (54)	6,4	5,0-31,0
macho sub-adulto	497,4 (19)	30,9	456,0-558,0	22,7 (19)	1,4	20,4-25,4	37,4 (18)	10,1	21,5-52,0
fêmea sub-adulta	594,5 (44)	98,7	460,0-758,0	27,2 (44)	3,8	21,8-35,1	63,7 (44)	32,9	23,0-160,0
macho adulto	875,8 (30)	45,6	820,0-990,0	31,1 (105)	2,9	24,3-37,6	124,7 (90)	44,4	50,0-235,0
fêmea adulta	1236,7 (30)	62,8	1166,0-1450,0	45,7 (126)	5,0	34,5-55,9	372,9 (63)	144,2	152,0-850,0

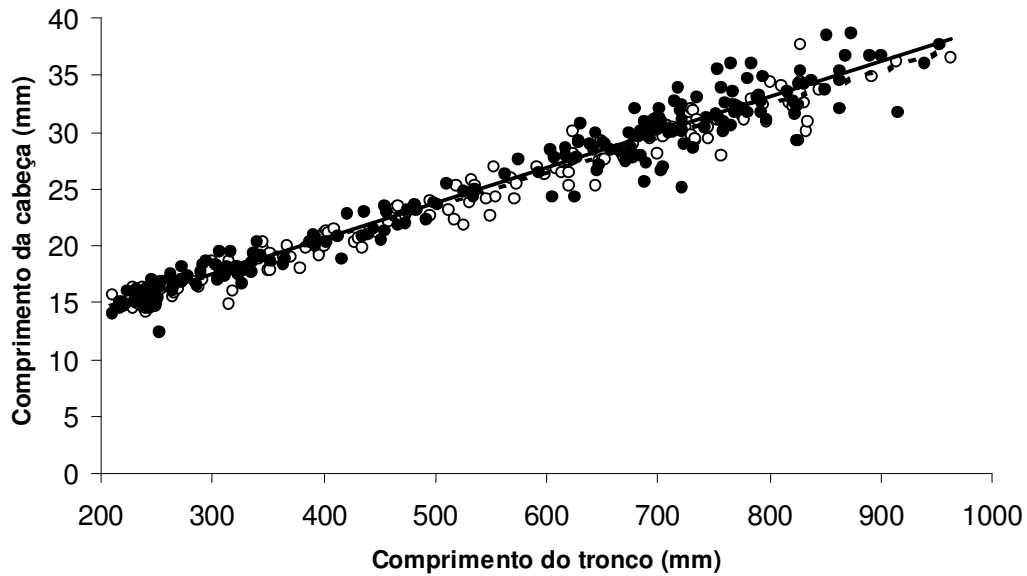


Figura 9. Relação entre o comprimento da cabeça e o comprimento do tronco em machos de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas (círculos vazios, linha pontilhada; $r^2 = 0,967$; $\beta = 0,984$; $p < 0,0001$; $n = 158$) e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto (círculos cheios, linha contínua; $r^2 = 0,955$; $\beta = 0,978$; $p < 0,0001$; $n = 205$) do estado de São Paulo a partir dos valores brutos das variáveis. Veja o item forma de análises dos resultados para o procedimento estatístico utilizado nas comparações interpopulacionais.

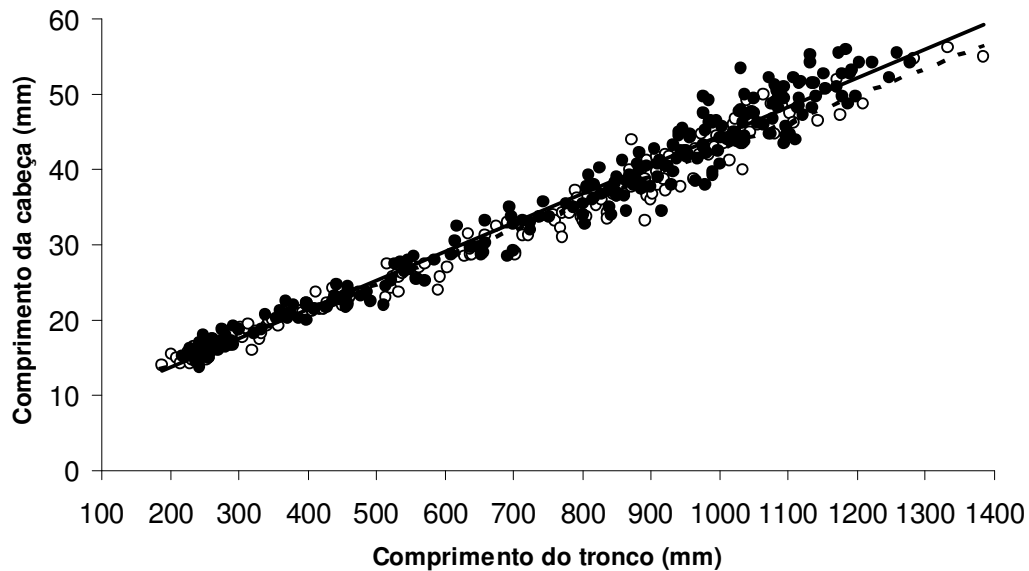


Figura 10. Relação entre o comprimento da cabeça e o comprimento do tronco em fêmeas de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas (círculos vazios, linha pontilhada; $r^2 = 0,976$; $\beta = 0,988$; $p < 0,0001$; $n = 168$) e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto (círculos cheios, linha contínua; $r^2 = 0,970$; $\beta = 0,985$; $p < 0,0001$; $n = 252$) do estado de São Paulo a partir dos valores brutos das variáveis. Veja o item forma de análises dos resultados para o procedimento estatístico utilizado nas comparações interpopulacionais.

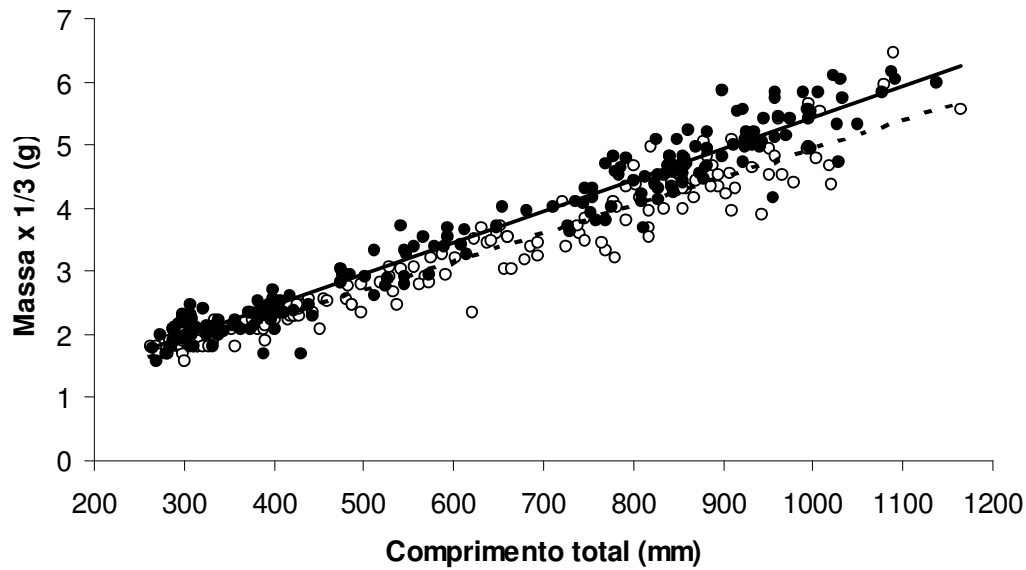


Figura 11. Relação entre a raiz cúbica da massa e o comprimento total em machos de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas (círculos vazios, linha pontilhada; $r^2 = 0,933$; $\beta = 0,966$; $p < 0,0001$; $n = 152$) e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto (círculos cheios, linha contínua; $r^2 = 0,953$; $\beta = 0,977$; $p < 0,0001$; $n = 197$) do estado de São Paulo a partir dos valores brutos das variáveis. Veja o item forma de análises dos resultados para o procedimento estatístico utilizado nas comparações interpopulacionais.

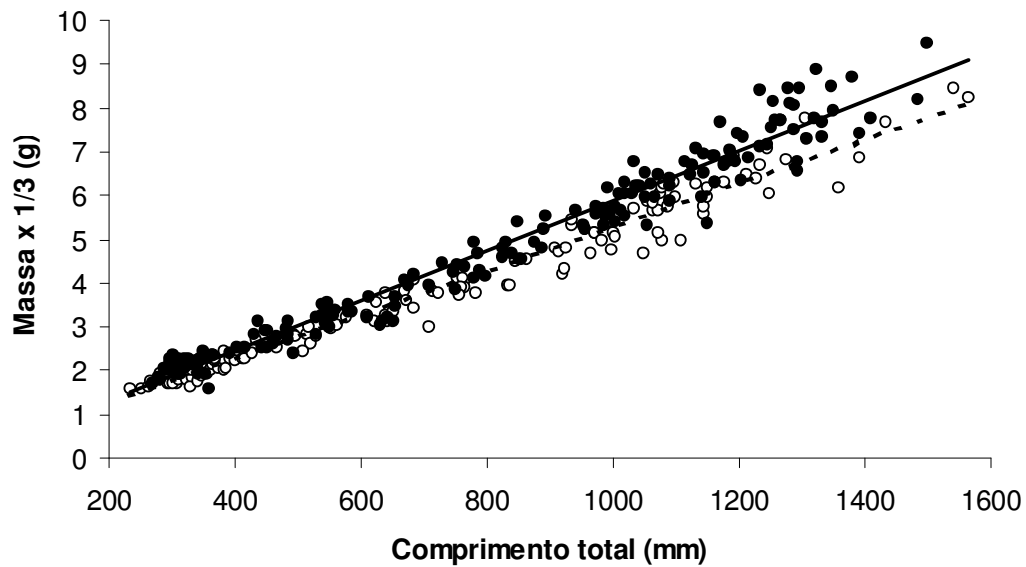


Figura 12. Relação entre a raiz cúbica da massa e o comprimento total em fêmeas de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas (círculos vazios, linha pontilhada; $r^2 = 0,971$; $\beta = 0,986$; $p < 0,0001$; $n = 142$) e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto (círculos cheios, linha contínua; $r^2 = 0,966$; $\beta = 0,983$; $p < 0,0001$; $n = 182$) do estado de São Paulo a partir dos valores brutos das variáveis. Veja o item forma de análises dos resultados para o procedimento estatístico utilizado nas comparações interpopulacionais.

DISCUSSÃO

Tipos e classes de presas consumidas

Padrões diferenciados de temperatura e precipitação ao longo da área de ocorrência de uma espécie de serpente podem exercer forte influência na dieta local das populações. Por exemplo, populações de *Bitis caudalis* (Viperidae) que ocorrem em ambientes xéricos com alta disponibilidade de lagartos da família Gekkonidae, alimentam-se desse tipo de presa em maior frequência do que as populações que ocorrem em ambientes mais úmidos, onde esses lagartos estão pouco disponíveis (SHINE *et al.*, 1998). De modo semelhante, a maior frequência de anuros observada na dieta de *Bothrops pubescens* (Viperidae), espécie habitante de ambientes florestados, em relação à *B. pauloensis* (Viperidae), espécie habitante de ambientes mais secos e que se alimenta com maior frequência de lagartos, parece refletir meramente a disponibilidade diferencial dessas presas nos ambientes onde essas espécies de serpentes ocorrem (HARTMANN *et al.*, 2005; veja também NOGUEIRA, 2001). Estudos realizados em taxocenoses de anfíbios anuros e lagartos mostram que os indivíduos da maioria das espécies desses grupos são mais ativos durante os períodos mais quentes e úmidos do ano em regiões tropicais sazonais (POMBAL-JR, 1997; BERTOLUCI & RODRIGUES, 2002; PIANKA & VITT, 2003; MORAES, 2005). Portanto, podemos prever que as condições climáticas das áreas litorâneas favorecem um período de atividade mais prolongado e uma maior disponibilidade desses ectotérmicos ao longo do ano em relação às áreas de altitude, com sazonalidade climática mais acentuada. A tendência dos jovens das áreas litorâneas em consumirem presas ectotérmicas em frequência maior do que presas endotérmicas em todos os meses do ano é consistente com essa hipótese. Por sua vez, os jovens das áreas de altitude consomem presas ectotérmicas em frequência maior do que presas endotérmicas apenas durante o período mais quente e úmido do ano (dados não apresentados). Portanto, essa pode ser uma das explicações para a dieta diferenciada em termos de tipos e classes de presas entre os jovens das duas populações. Adicionalmente, a possível restrição do período de atividade dos indivíduos da população de altitude somada à ineficiência alimentar das serpentes durante os meses mais frios e

secos do ano (e.g. redução nas taxas de captura e digestão de presas), pode ter levado a seleção de presas maiores e relativamente mais calóricas (= endotérmicas) pelos jovens dessa população, o que explicaria a alta frequência de endotérmicos encontrada em suas dietas. Em outras palavras, essas serpentes compensariam o menor período e oportunidades disponíveis para a tomada de alimento consumindo com maior frequência presas que fornecem maior retorno energético (veja discussão complementar abaixo). Por outro lado, a ausência de diferenças nos tipos e nas principais classes de presas consumidas entre os indivíduos sub-adultos e adultos das duas populações pode ser devido às jararacas incorporarem presas endotérmicas em suas dietas assim que são morfologicamente e fisiologicamente capazes de capturá-las, manipulá-las e ingeri-las (cf. SHINE, 1991; ARNOLD, 1993; MARTINS *et al.*, 2002). Assim, mesmo que as presas ectotérmicas estejam disponíveis por maior período em determinada área, as serpentes tenderiam a selecionar presas maiores e relativamente mais calóricas (endotérmicos) ao longo da ontogenia devido ao maior retorno energético que é obtido dessas presas (cf. MARTINS *et al.*, 2002). Isso reduziria ou eliminaria a existência da variação geográfica para esse parâmetro da dieta entre as serpentes sub-adultas e adultas em ambas as populações (veja também o item mudança ontogenética na dieta). A incorporação de presas endotérmicas pelas serpentes com CRC relativamente pequeno nas duas populações e a evidência de que os indivíduos de *B. jararaca* selecionam presas consistentemente maiores ao longo da ontogenia em associação ao abandono dos itens alimentares pequenos, sustentam essa hipótese (Figuras 1, 2, 5 e 6).

De um modo geral, a abundância relativa dos tipos e das classes de presas registradas neste estudo para *B. jararaca* concorda com os dados previamente obtidos por SAZIMA (1992), SAZIMA & HADDAD (1992) e MARTINS *et al.* (2002) e relatados para diversas espécies do gênero que possuem dieta generalista (cf. MARTINS *et al.*, 2002; NOGUEIRA *et al.*, 2003; HARTMANN *et al.*, 2005). Essa semelhança é aparente quando as populações do litoral e de altitude são analisadas separadamente ou em conjunto, independentemente de serem considerados apenas os exemplares com conteúdo estomacal ou os exemplares com conteúdo estomacal e intestinal (Tabela 2). As principais

diferenças consistem na alta proporção de presas endotérmicas (mamíferos) consumidas pelos jovens das áreas de altitude, o que caracterizaria essa população como especialista na dieta (veja MARTINS *et al.* 2002), na ausência de centopéias como presas e na presença de duas serpentes como itens alimentares das jararacas. Centopéias como presas de jovens de *B. jararaca* estão descritas nos estudos de SAZIMA (1992) e de MARTINS *et al.* (2002). Por outro lado, o registro de duas serpentes na dieta de *B. jararaca* (um dos registros foi obtido dos dados não publicados de I. Sazima & G. Puerto) consiste em itens alimentares ainda não descritos em estudos anteriores. Tomados em conjunto, esses resultados confirmam que artrópodes e serpentes constituem itens alimentares bastante ocasionais na dieta dessa espécie (cf. MARTINS *et al.*, 2002).

O hábito eurifágico (generalista; mas veja a Tabela 2 para a composição da dieta da população de altitude) de *B. jararaca* constitui um caráter plesiomórfico no gênero *Bothrops* que é amplamente difundido em táxons atuais, ainda que não completamente conservativo (MARTINS *et al.*, 2002). Esse hábito alimentar generalista (incluindo o uso de presas exóticas; veja apêndices 1 e 2), o fato de a espécie ser relativamente prolífica (veja capítulo seguinte), a utilização de substratos terrestres e arborícolas (MARTINS *et al.*, 2001), a possibilidade de mudanças morfológicas para habitar áreas com características abióticas distintas (este estudo; veja os itens tamanho relativo das presas consumidas e comparações morfológicas) e provavelmente aspectos inerentes à sua fisiologia (O.A.V. Marques com. pess.) parecem permitir que a espécie ocorra desde ambientes com características florestais até ambientes bastante antropizados ao longo de extensa área geográfica e devem constituir os principais fatores responsáveis pela elevada abundância relativa de *B. jararaca* nas taxocenoses atuais de serpentes das quais faz parte (cf. SAZIMA & HADDAD, 1992; SAZIMA & MANZANI, 1995; MARQUES & SAZIMA, 2004; MORAES & CASTANHO, 2004).

Frequência de serpentes alimentadas e presas múltiplas

A existência de uma redução ou completa ausência de atividade dos indivíduos de *B. jararaca* durante os meses mais frios e secos do ano, sobretudo nas áreas de maior altitude do

estado de São Paulo (SAZIMA, 1989; 1992), associada à ineficiência alimentar das serpentes durante esses períodos (veja item tamanho relativo das presas consumidas) são fatores que devem resultar em frequência significativamente menor de serpentes alimentadas nas áreas de altitude durante os meses mais frios e secos do ano. De fato, quando considerado apenas o conteúdo estomacal das jararacas provenientes das áreas de altitude há uma menor frequência de indivíduos alimentados entre os meses de maio a setembro. Além disso, quando as comparações são realizadas entre as populações, as jararacas das áreas de altitude apresentam menor frequência de indivíduos com presas no estômago em relação àquelas das áreas litorâneas para esse mesmo período. A ausência dessa tendência na população de altitude e entre as populações quando se considera tanto o conteúdo estomacal quanto o intestinal dos indivíduos permanece, por enquanto, sem explicações adequadas.

O consumo de itens alimentares relativamente maiores pelas jararacas das áreas de altitude, incluindo a alta frequência de presas endotérmicas consumidas pelos jovens dessas áreas, aparentemente são suficientes para compensar o menor período de atividade anual e as oportunidades mais limitadas de forragear, eliminando a possível necessidade desses indivíduos em consumir presas em frequência significativamente maior em relação aqueles das áreas litorâneas durante os períodos mais quentes e úmidos do ano (e.g. FORSMAN, 1991b). Além disso, o consumo pouco frequente de itens alimentares relativamente grandes é comum nas espécies mais derivadas de serpentes e deve estar associado à diminuição dos riscos de predação (GREENE, 1997).

Estudos com serpentes Macrostomatas, incluindo viperídeos, comumente indicam que há baixa frequência de indivíduos recém-alimentados nas populações (a julgar pela proporção de indivíduos com presas no estômago; veja MARTINS *et al.*, 2002) e/ou que apresentam itens alimentares múltiplos no trato digestório (GREENE, 1989; RODRÍGUEZ-ROBLES *et al.*, 1999a; b; VALDUJO *et al.*, 2002; NOGUEIRA *et al.*, 2003; GREGORY & ISAAC, 2004; HARTMANN *et al.*, 2005). Por serem tetrápodes ectotérmicos, as serpentes possuem baixas demandas energéticas e alta eficiência em converter a energia de suas presas em biomassa (POUGH, 1980; POUGH *et al.*, 1999).

Além disso, ao contrário dos lagartos, a maioria das espécies de serpentes se alimenta com pouca frequência e de itens alimentares relativamente grandes (GREENE, 1997). DALTRY *et al.* (1998) e MARTINS *et al.* (2002) também sugerem que o hábito mais sedentário ou secreto das serpentes recém-alimentadas e a alta capacidade de digestão desses répteis em regiões tropicais podem levar a uma sub-representação de indivíduos alimentados nas coleções herpetológicas. Portanto, esses fatores podem explicar a baixa frequência de serpentes recém-alimentadas e com itens múltiplos no trato digestório observada em ambas as populações estudadas. Dos dez indivíduos com itens alimentares múltiplos, apenas um apresentou evidência de consumo de presas de tipos diferentes, continha um lagarto no estômago e pelos no intestino. Todos os outros continham mais de uma presa da mesma espécie e em estágio semelhante de digestão ou mais de uma presa do mesmo tipo no estômago (Tabela 6). Isso sugere, ao menos no primeiro caso, que *B. jararaca* assim como outras espécies de serpentes, pode consumir espécies de presas que se encontram agrupadas na natureza (cf. GREENE, 1989; GREGORY & ISAAC, 2004).

Mudança ontogenética na dieta

A existência de diferenças significativas no CRC entre os indivíduos que consumiram presas ectotérmicas e endotérmicas em ambas as populações de *B. jararaca* indica existência de mudança ontogenética na dieta. Presas ectotérmicas, principalmente anuros, são consumidas em maior frequência por indivíduos jovens e presas endotérmicas, principalmente roedores, são consumidas em maior frequência por indivíduos sub-adultos e adultos. Tais resultados concordam com dados previamente obtidos para *B. jararaca* (veja SAZIMA, 1992; SAZIMA & HADDAD, 1992; MARTINS *et al.*, 2002) e para outras espécies do gênero que possuem dieta generalista (MARTINS *et al.*, 2002; NOGUEIRA *et al.*, 2003; HARTMANN *et al.*, 2005; mas veja MONTEIRO *et al.*, 2006). A mudança ontogenética na dieta de *B. jararaca* pode ser atribuída a caracteres relacionados à morfologia, ao comportamento e à fisiologia da espécie (cf. MUSHINSKY, 1987; MARTINS *et al.*, 2002). Geralmente, as presas endotérmicas são maiores do que as ectotérmicas e, portanto, restrições de caráter

morfológico (comprimento do corpo, comprimento relativo da cabeça e robustez) podem impossibilitar o consumo dessas presas por serpentes muito pequenas (SHINE, 1991; RODRÍGUEZ-ROBLES *et al.*, 1999a; MARTINS *et al.*, 2002; HARTMANN *et al.*, 2005). Portanto, a alometria constitui um importante componente na biologia alimentar de *B. jararaca*, assim como constatado para diversas espécies congênicas e de outras famílias de serpentes (veja SHINE, 1994; MARTINS *et al.*, 2002). Também é possível que o benefício líquido obtido no consumo de presas ectotérmicas (e mesmo de presas endotérmicas pequenas) seja nulo, muito baixo ou mesmo negativo para as serpentes maiores, o que justificaria o abandono dos itens alimentares pequenos durante a ontogenia (ARNOLD, 1993). Isso pode ocorrer se os custos em consumir presas pequenas pelas serpentes maiores forem altos (i.e. tempo de manuseio e custo de ingestão altos) de modo que, o tamanho ótimo da presa em termos de ganhos energéticos aumenta com o aumento do tamanho da serpente (SCHOENER, 1971; SHINE, 1991; mas veja FEDER & ARNOLD, 1982 e POUGH & GROOVES, 1983). Em serpentes, a utilização diferencial no ambiente de forrageamento entre indivíduos co-específicos pode resultar em taxas distintas de encontros com presas de diferentes tipos (SHINE, 1991; HOUSTON & SHINE, 1993; DALTRY *et al.*, 1998). Jovens de *B. jararaca* são encontrados mais freqüentemente sobre a vegetação em relação aos adultos (MARQUES & SAZIMA, 2004; R. A. Moraes obs. pess.), ambiente também utilizado por diversas espécies de anuros que são predados por esses jovens (veja Apêndice 1 e utilização do macro-hábitat por essas espécies em HEYER *et al.*, 1990; POMBAL-JR, 1997 e BERTOLUCI & RODRIGUES, 2002). Por outro lado, muitas espécies de roedores que constituem presas de adultos de *B. jararaca* possuem hábito terrestre (veja Apêndice 2 e utilização do macro-hábitat por essas espécies em OLIVEIRA & BONVICINO, 2006). Portanto, é possível que a utilização diferencial entre jovens e adultos no ambiente de forragear influencie nos tipos de presas que são consumidas por esses indivíduos. Além disso, ao longo da ontogenia, as jararacas perdem gradualmente a coloração conspícua da extremidade da cauda e o comportamento de engodo caudal, utilizado para atrair presas ectotérmicas (veja SAZIMA, 1991; 1992; MARTINS *et al.*, 2002). Sabe-se também, que a toxicidade do veneno de *B. jararaca* decresce para anuros e

aumenta para roedores ao longo da ontogenia (ANDRADE & ABE, 1999). Também é possível que haja diferentes respostas quimiorreceptivas entre jovens e adultos na preferência por determinados tipos de presas, como já relatado e sugerido para outras espécies de viperídeos que caçam de espreita (cf. DUVALL *et al.*, 1990; CLARK, 2002; HARTMANN *et al.*, 2005). Em conclusão, há uma série de fatores que podem ter sido importantes para a evolução e manutenção da existência da mudança ontogenética na dieta de *B. jararaca*. Sobre esse tópico, é de especial interesse responder as seguintes questões: Quais foram os agentes seletivos responsáveis pela existência da mudança ontogenética em *B. jararaca*? ; Qual a importância relativa das características supramencionadas para a manutenção desse comportamento nessa espécie?

Tamanho relativo das presas consumidas

Exceto durante os períodos relacionados à atividade reprodutiva e de movimentação para abrigos, a maioria das espécies de serpentes parece utilizar os meses mais quentes do ano para o forrageamento, especialmente em regiões com invernos marcadamente frios (GIBBONS & SEMLITSCH, 1987). As baixas temperaturas ambientais podem reduzir consideravelmente a taxa metabólica das serpentes, causando diminuição ou até mesmo completa restrição no período de atividade desses répteis (LILLYWHITE, 1987; MARQUES *et al.*, 2006). DENARDO *et al.* (2002) observaram que a frequência de atividade em indivíduos de *Bitis caudalis* é moderadamente reduzida em temperaturas ambientais de 15°C e fortemente reduzida em temperaturas ambientais iguais ou inferiores a 10°C. Os autores sugerem que o efeito da baixa temperatura corporal das serpentes sobre performances vitais ao forrageamento (e.g. locomoção, taxa de dardejar da língua e velocidade do bote) constitui o principal fator responsável por essas observações. Além disso, devido às respostas termofílicas exibidas por diversas espécies de serpentes após a alimentação (veja LILLYWHITE, 1987; TOLEDO *et al.*, 2003 e referências associadas), temperaturas relativamente baixas podem prolongar o tempo e diminuir a eficiência da digestão, além de promoverem em alguns casos, a regurgitação do alimento (GREENWALD & KANTER, 1979; NAULLEAU, 1983;

LILLYWHITE, 1987; TOLEDO *et al.*, 2003). Portanto, temperaturas ambientais baixas podem diminuir a eficiência de captura e digestão das presas, resultando em diminuição da frequência ou mesmo em inibição completa da alimentação (DENARDO *et al.*, 2002). Em situações onde a probabilidade de captura das presas é reduzida, os custos de atividade das serpentes podem superar os benefícios obtidos com a tomada da presa e, nesses casos, há indícios de que as serpentes podem abandonar as atividades de forrageio (DENARDO *et al.*, 2002). As áreas de maior altitude da Serra do Mar e aquelas do planalto apresentam sazonalidade climática mais acentuada em relação às áreas litorâneas e, portanto, o período de atividade diário e anual das serpentes deve ser mais restrito nessas áreas mais elevadas devido às condições menos favoráveis para as atividades, incluindo as oportunidades de forrageamento (cf. SAZIMA, 1988; MARQUES *et al.*, 2000). Análises preliminares mostraram que sub-adultos e adultos de *B. jararaca* são coletados em frequência significativamente menor nos meses mais frios e secos do ano nas áreas da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo, mas que a frequência de coleta não difere entre as estações do ano para as jararacas das áreas litorâneas, o que suporta essas hipóteses (dados não apresentados). Além disso, devido aos motivos supramencionados em associação aos dados obtidos (veja item frequência de serpentes alimentadas e presas múltiplas), é provável que as poucas jararacas das áreas de altitude que permanecem ativas durante os meses mais frios e secos do ano tenham sua eficiência alimentar bastante reduzida.

Dada a existência de riscos de predação e dos custos temporais para capturar e digerir presas, as serpentes que caçam de espreita estão sob forte pressão seletiva para aumentarem o sucesso de forrageamento (HOLYCROSS *et al.*, 2002a). Portanto, ingerir presas que fornecem maior retorno energético (presas maiores; e.g. FORSMAN, 1996b; MARTINS *et al.*, 2002) parece ser uma estratégia bastante interessante para que os indivíduos da população de altitude assegurem a sobrevivência, o crescimento, o armazenamento de energia e, sobretudo, a reprodução nessas áreas onde o período de forrageamento e o sucesso na obtenção das presas devem ser mais restritos e imprevisíveis. Em outras palavras, assumindo que a demanda energética para a manutenção seja

similar para as serpentes de mesmo tamanho corporal em ambas as populações, o ganho energético líquido obtido por presa consumida por unidade de tempo (= sucesso de forrageamento) deve ser superior para os indivíduos da população de altitude. Essa hipótese assume que a disponibilidade das presas potenciais não deve ser muito baixa nas áreas de altitude e que os custos associados ao consumo dessas presas são relativamente independentes de seus tamanhos (veja SCHOENER, 1971; FORSMAN, 1996b; BEGON *et al.*, 2006). Essa pode ser uma explicação para o consumo de presas com maior tamanho relativo (comprimento e robustez) pelos indivíduos da população de altitude em relação àqueles da população litorânea. Alternativamente, alguns estudos têm mostrado que a composição de espécies em taxocenoses da herpetofauna e de pequenos mamíferos se modifica ao longo de gradientes altitudinais em regiões do estado de São Paulo (e.g. GUIX *et al.*, 1994; 2000; GIARETTA *et al.*, 1997; SAWAYA, 1999; VIEIRA & MONTEIRO-FILHO, 2003; MORAES & CASTANHO, 2004). Existe a possibilidade de que essa mudança na composição das espécies seja acompanhada por mudanças no tamanho corporal médio dos indivíduos, de modo que as presas potenciais de *B. jararaca* sejam naturalmente maiores nas áreas mais elevadas em relação às áreas litorâneas. Estudos futuros com o auxílio de armadilhas permitirão quantificar e comparar de modo preciso o tamanho e a disponibilidade das presas potenciais dessa serpente nas duas áreas estudadas (cf. FORSMAN & LINDELL, 1997; MADSEN & SHINE, 2000; HOLYCROSS *et al.*, 2002a). De qualquer forma, o consumo de presas relativamente maiores pelos indivíduos das áreas de altitude deve ter sido um dos agentes seletivos responsáveis pela existência da variação geográfica nos caracteres morfológicos entre as duas populações (veja item comparações morfológicas).

Os valores altamente significativos das relações funcionais obtidos através das regressões entre os caracteres morfológicos das serpentes e as dimensões das presas indicam relação causal entre essas variáveis; assim, todos esses caracteres parecem ser importantes em determinar o tamanho das presas que podem ser consumidas pelas serpentes (Figuras 5, 6 e 7). Talvez por isso, diferenças significativas ainda permaneçam quando se exclui separadamente cada uma dessas variáveis morfológicas da análise, indicando que os indivíduos da população de altitude ainda

consomem presas significativamente maiores em relação aos da população litorânea. Portanto, a divergência no tamanho das presas ingeridas entre as populações não pode simplesmente ser atribuída apenas a um determinado caráter morfológico (i.e. comprimento relativo da cabeça) combinado com diferenças geográficas nesse caráter, mas sim ao conjunto de caracteres morfológicos aqui analisados associado às suas maiores dimensões nos indivíduos da população de altitude.

Comparações morfológicas

Comprimento rostro-cloacal (CRC)

Para espécies de animais com crescimento indeterminado, a variação geográfica no CRC pode ocorrer devido a diferenças nas taxas de crescimento individual ou na estrutura etária das populações nas áreas de ocorrência dessas espécies (ANDREWS, 1982; KING, 1989). No primeiro caso, o consumo diferencial de tipos e/ou de tamanhos de presas entre as populações podem ser a principal causa da variação geográfica para esse caráter (e.g. SHINE, 1987; FORSMAN, 1991a; KRAUSE *et al.*, 2003). Por exemplo, serpentes que consomem presas maiores podem apresentar maior CRC em relação àquelas que consomem presas menores devido à maior taxa de crescimento que é obtida pelo consumo de presas com maior biomassa (MADSEN & SHINE, 1993; QUERAL-REGIL & KING, 1998; KRAUSE *et al.*, 2003). Para um mesmo CRC, as serpentes das áreas mais elevadas do estado de São Paulo alimentam-se de presas maiores em relação àquelas das áreas litorâneas. Assim, a biomassa das presas consumida pelos indivíduos da população de altitude em determinado período de tempo provavelmente é superior em relação aquela consumida pelos coespecíficos da população litorânea, mesmo que, eventualmente, os indivíduos das áreas costeiras alimentem-se em maior frequência ao longo do ano (e.g. QUERAL-REGIL & KING, 1998). Desse modo, o maior CRC das serpentes adultas de ambos os sexos da população de altitude deve estar relacionado às maiores taxas de crescimento desses indivíduos em relação àqueles das áreas costeiras (embora seja possível, que os neonatos das áreas de altitude já nasçam maiores em relação aos do litoral e que

exista outras pressões seletivas favorecendo fêmeas maiores nas áreas de altitude; veja capítulo seguinte). Além disso, serpentes maiores são morfologicamente mais aptas em consumir presas maiores (POUGH & GROOVES, 1983; SHINE, 1991; FORSMAN & LINDELL, 1993; FORSMAN, 1994; MARTINS *et al.*, 2002) e diversos estudos, incluindo este, mostram uma relação altamente positiva e significativa entre o CRC das serpentes e o tamanho das presas ingeridas (veja revisão em ARNOLD, 1993). Além de conferir vantagens durante o forrageamento (veja também abaixo), o maior CRC das serpentes das áreas de altitude (e a maior robustez) talvez seja importante para a sobrevivência dessas durante os períodos de inatividade, uma vez que indivíduos maiores podem sobreviver sem alimento por períodos mais prolongados de tempo em relação aos menores (veja FORSMAN, 1991a; 1996b e referências associadas para raciocínio semelhante para as serpentes e outros grupos de vertebrados que são maiores nas áreas onde a disponibilidade de presas é escassa ou oscila imprevisivelmente ao longo do ano).

Comprimento relativo da cabeça

Todas as espécies de serpentes, com exceção de dois homalopsíneos asiáticos (veja JAYNE *et al.*, 2002), ingerem as suas presas inteiras e, portanto, o tamanho máximo da presa que pode ser ingerida é limitado fisicamente pela abertura máxima da boca da serpente (POUGH & GROOVES, 1983; ARNOLD, 1993; GREENE, 1997). Essa limitação morfológica faz com que as dimensões corporais das presas exerçam forte pressão seletiva sob o comprimento da cabeça e em estruturas do crânio das serpentes associadas à biologia alimentar (GRUDZIEN *et al.*, 1992; FORSMAN, 1994; QUERAL-REGIL & KING, 1998; BONNET *et al.*, 2001; AUBRET *et al.*, 2004). Conseqüentemente, para determinada espécie de serpente, as populações nas quais os indivíduos se alimentam de presas maiores tenderão a maior comprimento relativo de cabeça em relação às populações nas quais os indivíduos se alimentam de presas menores (e.g. FORSMAN, 1991a; b; GRUDZIEN *et al.*, 1992; AUBRET *et al.*, 2004). Para um mesmo comprimento de cabeça, as serpentes das áreas de altitude do estado de São Paulo se alimentam de presas de maior massa corporal em relação àquelas das áreas

litorâneas, o que deve explicar o maior comprimento relativo desse caráter nas serpentes das áreas de altitude. Além disso, o maior comprimento relativo da cabeça possibilita a ingestão de presas com maiores dimensões corporais e com maior amplitude de tamanho, o que aumenta o sucesso de forrageamento dos indivíduos através do aumento da taxa de encontros com presas potenciais por unidade de tempo (FORSMAN, 1991b; 1994; 1996b). Assim, dada a possibilidade de se alimentarem de presas mais calóricas, esses indivíduos necessitariam de um menor número de eventos de forrageamento pela redução do número de itens alimentares necessários por unidade de tempo (FORSMAN, 1991b). Esse mesmo raciocínio pode ser aplicado para as serpentes com maior tamanho corporal (veja FORSMAN & LINDELL, 1993; FORSMAN, 1996b). Portanto, possuir maior tamanho corporal e maior comprimento relativo de cabeça é claramente vantajoso para as serpentes que habitam áreas onde as oportunidades de forrageio podem ser menos previsíveis (cf. FORSMAN, 1991a; 1991b).

Robustez

As serpentes que se alimentam de presas maiores podem apresentar maior robustez em relação àquelas que se alimentam de presas menores e, como consequência, a variação geográfica nesse caráter pode ocorrer devido ao consumo de presas de tipos e/ou de tamanhos diferenciados entre os indivíduos (FORSMAN, 1991b; KRAUSE *et al.*, 2003; AUBRET *et al.*, 2004). Desse modo, a maior robustez de imaturos e adultos de ambos os sexos da população de altitude pode estar associada ao consumo de presas com maiores dimensões corporais. Adicionalmente, serpentes mais robustas podem acomodar itens alimentares bastante volumosos sem prejudicar as suas funções fisiológicas (POUGH & GROOVES, 1983), além de garantirem uma quantidade suficiente de energia armazenada, o que diminuiria os riscos de inanição durante um eventual período de inatividade (FORSMAN & LINDELL, 1993). Em diversas espécies do gênero *Bothrops*, a robustez é um caráter determinante para a capacidade de ingestão de itens alimentares grandes e há uma correlação positiva entre a proporção de mamíferos na dieta dessas espécies e a robustez (MARTINS *et al.*,

2002). Portanto, dada a inexistência de diferenças no comprimento relativo da cabeça entre os indivíduos jovens das duas populações, é possível que a maior robustez dos indivíduos jovens da população de altitude (veja item comparações morfológicas) seja o principal caráter morfológico em possibilitar a ingestão de presas endotérmicas por esses indivíduos de pequeno tamanho corporal.

Mudanças evolutivas ou plasticidade fenotípica?

Estudos experimentais têm demonstrado que a dieta pode induzir mudanças no tamanho corporal, no tamanho relativo da cabeça e na robustez em algumas espécies de serpentes e, que tais modificações, podem ser o resultado de mudanças evolutivas (i.e. adaptações, caracteres que são produtos da seleção natural e designados para funções específicas que aumentam o valor adaptativo dos indivíduos), da plasticidade fenotípica ou de ambos os fatores agindo simultaneamente para produzir o fenótipo individual específico (e.g. MADSEN & SHINE, 1993; QUERAL-REGIL & KING, 1998; AUBRET *et al.*, 2004). A existência de diferenças significativas no comprimento relativo da cabeça entre os adultos de ambos os sexos nas duas populações e a ausência dessas diferenças entre os jovens, sugere que esse caráter se modifica devido à plasticidade fenotípica da espécie e que, portanto, os indivíduos jovens da população de altitude não nascem com comprimento relativo de cabeça significativamente maior em relação aos da população litorânea. Mudanças nas relações alométricas ao longo da ontogenia na proporção entre o tamanho da cabeça e tamanho corporal devido a pressões ambientais foi amplamente documentado em serpentes (e.g. FORSMAN, 1996a; BONNET *et al.*, 2001). Por outro lado, a maior robustez dos imaturos da população de altitude de ambos os sexos e a manutenção dessas diferenças nos adultos, sugere que um componente genético e hereditário atua sob esse caráter. Entretanto, essas hipóteses só podem ser testadas através de estudos experimentais bastante rigorosos envolvendo neonatos das duas populações e submetidos a tratamentos de dieta específicos (cf. MADSEN & SHINE, 1993; AUBRET *et al.*, 2004).

Apesar dos resultados indicarem a existência de uma relação positiva e significativa entre as dimensões morfológicas de *B. jararaca* e de suas presas, além de modificações nesses caracteres

associados à dieta, isso não implica necessariamente que apenas essa dimensão do nicho ecológico da espécie seja a responsável pelos resultados obtidos. Variáveis como efeitos ao acaso, uso do ambiente e oportunidades para termorregulação, respostas correlacionadas entre caracteres, interações bióticas de competição e predação e associadas à reprodução também podem exercer forte influencia nas dimensões desses caracteres (e.g. DOBZHANSKY, 1956; DUNHAN *et al.*, 1978; GOULD & LEWONTIN, 1979; WASSERZUG *et al.*, 1979; FITCH, 1985; KING, 1989; FORSMAN, 1991a; PRICE & LANGEN, 1992; GREENE, 1997; KING, 1997; DALTRY *et al.*, 1998; MARTINS *et al.*, 2001). Estudos futuros que explorem a possível influência desses fatores nos caracteres morfológicos e ecológicos das populações de *B. jararaca* habitantes das áreas litorâneas e das áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do Estado de São Paulo são imprescindíveis para compreendermos de modo mais abrangente as diferenças entre as populações para esses caracteres.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade, D.V. & A.S. Abe. 1999. Relationships of venom ontogeny and diet in *Bothrops*. **Herpetologica**, 55(2): 200-204.
- Andrews, R.M. 1982. Patterns of growth in reptiles, Pp. 273-320. In: C. Gans & F.H. Pough (Eds.). **Biology of the reptilia Vol 13**. Academic Press, London, 350p.
- Arnold, S.J. 1977. Polymorphism and geographic variation in the feeding behavior of the garter snake *Thamnophis elegans*. **Science**, 197: 676-678.
- Arnold, S.J. 1993. Foraging theory and prey-size-predator-size relations in snakes, Pp. 87-115. In: R.A. Seigel & J.T. Collins (Eds.). **Snakes: ecology and behavior**. McGraw-Hill, New York, 414p.
- Aubret, F.; R. Shine & X. Bonnet. 2004. Adaptive plasticity in snakes. **Nature**, 431(16): 261-262.
- Ávila-Villegas, H.; M. Martins & G. Arnaud. 2007. Feeding ecology of the endemic rattlesnake, *Crotalus catalinensis*, of Santa Catalina Island, Gulf of California, Mexico. **Copeia**, 2007(1): 80-84.

- Ayres, M.; M. Ayres-Jr.; D.L. Ayres & A.S. Santos. 2005. **BioEstat 4.0. Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas**. Belém, Pará, 324p.
- Begon, M.; C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. **Ecology: From individuals to ecosystems**. Blackwell Publishing Ltd, Malden, 4th USA, 746p.
- Bertoluci, J. & M. T. Rodrigues. 2002. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, Southeastern, Brazil. **Amphibia-Reptilia**, 23: 161-167.
- Bonnet, X.; R. Shine; G. Naulleau & C. Thiburce. 2001. Plastic vipers: influence of food intake on the size and shape of Gaboon vipers (*Bitis gabonica*). **Journal of Zoology**, 255: 341-351.
- Bueno, A.A. & J.C. Motta-Junior. 2004. Food habitats of two syntopic canids, the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*), in southeastern Brazil. **Revista Chilena de Historia Natural**, 77: 5-14.
- Campbell, J.A. & W.W. Lamar. 2004. **The venomous reptiles of the Western Hemisphere. Volume I**. Ithaca, New York, 476p.
- Campbell, J.A. & A. Solórzano. 1992. The distribution, variation, and natural history of the Middle American montane pitviper, *Porthidium godmani*, Pp. 223-250. In: J.A. Campbell & E.D. Brodie-Jr (Eds.). **Biology of the Pitvipers**. Selva, Tyler, Texas, 452p.
- Candioti, M.F.V. 2005. Morphology and feeding in tadpoles of *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Leptodactylidae). **Acta Zoologica**, 86: 1-11.
- Clark, R.W. 2002. Diet of the timber rattlesnake, *Crotalus horridus*. **Journal of Herpetology**, 36(3): 494-499.
- Congdon, J.D.; A.E. Dunham & D.W. Tinkle. 1982. Energy budgets and life histories of reptiles, Pp. 233-271. In: C. Gans (Ed.). **Biology of the Reptilia, vol. 13**. Academic Press, New York, New York.
- Daltry, J.C.; W. Wüster & R.S. Thorpe. 1998. Intraspecific variation in the feeding ecology of the crotalinae snake *Calloselasma rhodostoma* in southeast Asia. **Journal of Herpetology**, 32(2): 198-205.

- De Queiroz, A.; C. Henke & H.M. Smith. 2001. Geographic variation and ontogenetic change in the diet of the Mexican Pacific Lowlands garter snake, *Thamnophis validus*. **Copeia**, 2001(4): 1034-1042.
- DeNardo, D.F.; J.V. Luna & M. Hwang. 2002. Ambient temperature activity of horned adders, *Bitis caudalis*: How cold is too cold? **Journal of Herpetology**, 36(4): 688-691.
- Dobzhansky, T. 1956. What is an adaptive trait? **The American Naturalist**, 90(855): 337-347.
- Dunhan, A.E.; D.W. Tinkle & J.W. Gibbons. 1978. Body size in island lizards: a cautionary tale. **Ecology**, 59(6): 1230-1238.
- Duvall, D.; D. Chiszar; W.K. Hayes & M.J. Goode. 1990. Chemical and behavioral ecology of foraging in prairie rattlesnakes (*Crotalus viridis*). **Journal of Chemical Ecology**, 16: 87-101.
- Feder, M.E. & S.J. Arnold. 1982. Anaerobic metabolism and behavior during predatory encounters between snakes (*Thamnophis elegans*) and salamanders (*Plethodon jordani*). **Oecologia**, 53: 93-97.
- Fitch, H.S. 1985. Variation in clutch and litter size in new world reptiles. **The University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publication**, 76: 1-76.
- Forsman, A. 1991a. Variation in sexual size dimorphism and maximum body size among adder populations: effects of prey size. **Journal of Animal Ecology**, 60: 253-267.
- Forsman, A. 1991b. Adaptive variation in head size in *Vipera berus* L. populations. **Biological Journal of the Linnean Society**, 43: 281-296.
- Forsman, A. 1994. Growth rate and survival in relation to relative head size in *Vipera berus*. **Journal of Herpetology**, 28(2): 231-238.
- Forsman, A. 1996a. An experimental test for food effects on head size allometry in juvenile snakes. **Evolution**, 50(6): 2536-2542.
- Forsman, A. 1996b. Body size and net energy gain in gape-limited predators: a model. **Journal of Herpetology**, 30(3): 307-319.

- Forsman, A. & L.E. Lindell. 1993. The advantage of a big head: swallowing performance in adders, *Vipera berus*. **Functional Ecology**, 7: 183-189.
- Forsman, A. & L.E. Lindell. 1997. Responses of a predator to variation in prey abundance: survival and emigration of adders in relation to vole density. **Canadian Journal of Zoology**, 75: 1099-1108.
- Forsman, A. & R. Shine. 1997. Rejection of non-adaptive hypotheses for intraspecific variation in trophic morphology in gape-limited predators. **Biological Journal of the Linnean Society**, 62: 209-223.
- Furtado, M.F.D.; S.R. Travaglia-Cardoso & M.M.T. Rocha. 2006. Sexual dimorphism in venom of *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae). **Toxicon**, 48: 401-410.
- Futuyma, D.J. 1998. **Evolutionary Biology**. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 763p.
- Gans, C. 1966. Redescription of *Amphisbaena mertensi* Strauch, with comments on its geographic variation and synonymy (Amphisbaenia: Reptilia). **Copeia**, 1966(3): 534-548.
- Giaretta, A.A.; R.J. Sawaya; G. Machado; M.S. Araújo; K.G. Facure; H.F. Medeiros & R. Nunes. 1997. Diversity and abundance of litter frogs at altitudinal sites at Serra do Japi, southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 14(2): 341-346.
- Gibbons, J.W. & R.D. Semlitsch. 1987. Activity patterns, Pp. 396-421. In: R.A. Seigel; J.T. Collins; S.S. Novak (Eds.). **Snakes: ecology and evolutionary biology**. Macmillan Publishing Company, New York, 529p.
- Gould, S.J. & R.C. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. **Proceedings of the Royal Society of London, B**, 205: 581-598.
- Greene, H.W. 1983. Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. **American Zoologist**, 23: 431-441.

- Greene, H.W. 1989. Ecological, evolutionary, and conservation implications of feeding biology in old world cat snakes, genus *Boiga* (Colubridae). **Proceedings of the California Academy of Sciences**, 46(8): 193-207.
- Greene, H.W. 1997. **Snakes: The evolution of the mystery in nature**. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California, 351p.
- Greenwald, O.E. & M.E. Kanter. 1979. The effects of temperature and behavioral thermoregulation on digestive efficiency and rate in corn snakes (*Elaphe guttata guttata*). **Physiological Zoology**, 52: 398-408.
- Gregory, P.T. & L.A. Isaac. 2004. Food habits of the grass snake in southeastern England: Is *Natrix natrix* a generalist predator? **Journal of Herpetology**, 38(1): 88-95.
- Grudzien, T.A.; B.J. Huebner; A. Cvetkovic & G.R. Joswiak. 1992. Multivariate analysis of head shape in *Thamnophis s. sirtalis* (Serpentes: Colubridae) among island and mainland populations from northeastern lake Michigan. **American Midland Naturalist**, 127: 339-347.
- Guix, J.C.; V.S. Nunes & J.R. Miranda. 1994. Autochthonous and colonizing species of frogs in “Carlos Botelho” State Reserve, southeastern Brazil. **Boletín de la Asociación Herpetológica Española**, 5: 8-13.
- Guix, J.C.; G. Llorente; A. Montori; M.A. Carretero & X. Santos. 2000. Una nueva área de elevada riqueza de anuros en el Bosque Lluvioso Atlántico de Brasil. **Boletín de la Asociación Herpetologica Española**, 11(2): 100-105.
- Hartmann, P.A.; M.T. Hartmann & L.O.M. Giasson. 2003. Uso do hábitat e alimentação em juvenis de *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae) na Mata Atlântica do sudeste do Brasil. **Phyllomedusa: Journal of Neotropical Herpetology**, 2(1): 35-41.
- Hartmann, M.T.; P.A. Hartmann; S.Z. Cechin & M. Martins. 2005. Feeding habits and habitat use in *Bothrops pubescens* (Viperidae, Crotalinae) from southern Brazil. **Journal of Herpetology**, 39(4): 664-667.

- Herrel, A.; J. Podos; S.K. Huber & A.P. Hendry. 2005. Bite performance and morphology in a population of Darwin's finches: implications for the evolution of beak shape. **Functional Ecology**, 19: 43-48.
- Heyer, W.R.; A.S. Rand; C.A.G. Cruz; O.L. Peixoto & C.E. Nelson. 1990. Frogs of Boracéia. **Arquivos de Zoologia**, 31(4): 231-410.
- Holycross, A.T. & S.P. Mackessy. 2002. Variation in the diet of *Sistrurus catenatus* (Massasauga), with emphasis on *S. c. edwardsii* (Desert Massasauga). **Journal of Herpetology**, 36(3): 454-464.
- Holycross, A.T.; C.W. Painter; D.G. Barker & M.E. Douglas. 2002a. Foraging ecology of the threatened New Mexico ridge-nosed rattlesnake (*Crotalus willardi obscurus*), Pp. 243-251. In: G.W. Schuett; M. Höggren; M.E. Douglas & H.W. Greene (Eds.). **Biology of the vipers**. Eagle Mountain, Utah, 580p.
- Holycross, A.T.; C.W. Painter; D.B. Prival; D.E. Swann; M.J. Schroff; T. Edwards & C.R. Schwalbe. 2002b. Diet of *Crotalus lepidus klauberi* (Banded Rock Rattlesnake). **Journal of Herpetology**, 36(4): 589-597.
- Houston, D. & R. Shine. 1993. Sexual dimorphism and niche divergence: feeding habits of the arafura filesnake. **Journal of Animal Ecology**, 62: 737-748.
- Janeiro-Cinquini, T.R.F.; F.F. Leinz & V.C.F. Figueiredo. 1992. Sexual dimorphism in adult *Bothrops jararaca*. **Bulletin of the Chicago Herpetological Society**, 27(4): 94-95.
- Jayne, B.C.; H.K. Voris & P.K.L. NG. 2002. Snake circumvents constraints on prey size. **Nature**, 418: 143.
- Karpouzi, V.S. & K.I. Stergiou. 2003. The relationships between mouth size and shape and body length for 18 species of marine fishes and their trophic implications. **Journal of Fish Biology**, 62: 1353-1365.
- King, R.B. 1989. Body size variation among island and mainland snake populations. **Herpetologica**, 45(1): 84-88.

- King, R.B. 1997. Variation in brown snake (*Storeria dekayi*) morphology and scalation: Sex, family, and microgeographic differences. **Journal of Herpetology**, 31(3): 335-346.
- Krause, M.A.; G.M. Burghardt & J.C. Gillingham. 2003. Body size plasticity and local variation of relative head and body size sexual dimorphism in garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). **Journal of Zoology**, 261: 399-407.
- Lillywhite, H.B. 1987. Temperature, energetics, and physiological ecology, Pp. 422-477. In: R.A. Seigel & J.T. Collins (Eds.). **Snakes: ecology and behavior**. Macmillan Publishing Company, New York, 529p.
- Madsen, T. & R. Shine. 1993. Phenotypic plasticity in body sizes and sexual size dimorphism in european grass snakes. **Evolution**, 47(1): 321-325.
- Madsen, T. & R. Shine. 2000. Silver spoons and snake body sizes: prey availability early in life influences long-term growth rates of free-ranging pythons. **Journal of Animal Ecology**, 69: 952-958.
- Malhotra, A. & R.S. Thorpe. 1991. Microgeographic variation in *Anolis oculatus*, on the island of Dominica, West Indies. **Journal of Evolutionary Biology**, 4: 321-335.
- Marques, O.A.V. & I. Sazima. 2004. História natural dos répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins, Pp. 257-277. In: O.A.V. Marques & W. Duleba (Eds.). **Estação Ecológica Juréia-Itatins. Ambiente físico, flora e fauna**. Holos Editora, Ribeirão Preto, São Paulo, 384p.
- Marques, O.A.V.; S.M. Almeida-Santos & M.G. Rodrigues. 2006. Activity patterns in coral snakes, genus *Micrurus* (Elapidae), in south and southeastern Brazil. **South American Journal of Herpetology**, 1(2): 114-120.
- Marques, O.A.V.; A. Eterovic & W. Endo. 2000. Seasonal activity of snakes in Atlantic forest in southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, 22: 103-111.
- Marques, O.A.V.; A. Eterovic & I. Sazima. 2001. **Serpentes da Mata Atlântica. Guia ilustrado para a Serra do Mar**. Holos Editora, Ribeirão Preto, São Paulo, 184p.

- Martins, M.; O.A.V. Marques & I. Sazima. 2002. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*, Pp. 1-22. In: G.W. Schuett; M. Höggren; M.E. Douglas & H.W. Greene (Eds.). **Biology of the vipers**. Eagle Mountain, Utah, 580p.
- Martins, M.; M.S. Araújo; R.J. Sawaya & R. Nunes. 2001. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). **Journal of Zoology**, 254: 529-538.
- Monteiro, C.; C.E. Montgomery; F. Spina; R.J. Sawaya & M. Martins. 2006. Feeding, reproduction, and morphology of *Bothrops matogrossensis* in the brazilian Pantanal. **Journal of Herpetology**, 40(3): 408-413.
- Moraes, R.A. 2005. Distribuição temporal de anuros (Amphibia) em duas poças permanentes no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo. **2° Congresso Brasileiro de Herpetologia**. Resumos, CD-Rom, Belo Horizonte-MG.
- Moraes, R.A. & L.M. Castanho. 2004. Taxas de encontro e abundância relativa de serpentes em duas regiões do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo. **1° Congresso Brasileiro de Herpetologia**. Resumos, CD-Rom, Curitiba-PR.
- Moraes, R.A. & L.M. Castanho. 2006. *Bothrops jararaca* (Jararaca). Prey. **Herpetological Review**, 37(2): 229.
- Mori, A. 1998. Prey-handling behavior of three species of homalopsine snakes: features associated with piscivory and Duvernoy's glands. **Journal of Herpetology**, 32(1): 40-50.
- Mori, A. 2006. Is headfirst ingestion essential in gape-limited predators? Prey-handling behavior of the anurophagous snake *Rhabdophis tigrinus* (Colubridae). **Canadian Journal of Zoology**, 84: 954-963.
- Mushinsky, H.R. 1987. Foraging ecology, Pp. 302-334. In: R.A. Seigel & J.T. Collins (Eds.). **Snakes: Ecology and evolutionary biology**. Macmillan Publishing Company, New York, 529p.

- Naulleau, G. 1983. The effects of temperature on digestion in *Vipera aspis*. **Journal of Herpetology**, 17(2): 166-170.
- Neill, W.T. & E.R. Allen. 1956. Secondarily ingested food items in snakes. **Herpetologica**, 12: 172-174.
- Nogueira, C.C. 2001. **Ecologia histórica de *Bothrops* spp. (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) simpátricas no Cerrado**. Dissertação de Mestrado em Ciências. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia. Universidade de São Paulo, São Paulo. 69p.
- Nogueira, C.; R.J. Sawaya & M. Martins. 2003. Ecology of the pitviper, *Bothrops moojeni*, in the Brazilian Cerrado. **Journal of Herpetology**, 37(4): 653-659.
- Nogueira, M.R.; L.R. Monteiro; A.L. Peracchi & A.F.B. Araújo. 2005. Ecomorphological analysis of the masticatory apparatus in the seed-eating bats, genus *Chiroderma* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Journal of Zoology**, 266: 355-364.
- Oliveira, J.A. & C.R. Bonvicino. 2006. Ordem Rodentia, Pp. 347-406. In: N.R. Reis; A.L. Peracchi; N.A. Pedro & I.P. Lima (Eds.). **Mamíferos do Brasil**. Londrina, Paraná, 437p.
- Pianka, E.R. & L.J. Vitt. 2003. **Lizards: Windows to the evolution of diversity**. University of California Press, Bekerley and Los Angeles, California & London, England, 333p.
- Pizzatto, L. & O.A.V. Marques. 2006. Interpopulational variation in sexual dimorphism, reproductive output, and parasitism of *Liophis miliaris* (Colubridae) in the Atlantic Forest of Brazil. **Amphibia-Reptilia**, 27: 37-46.
- Pombal-Jr, J.P. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, 57(4): 583-594.
- Pough, F.H. 1980. The advantages of ectothermy for tetrapods. **The American Naturalist**, 115(1): 99-112.

- Pough, F.H. & J.D. Grooves. 1983. Specialization of the body form and food habits of snakes. **American Zoologist**, 23: 443-454.
- Pough, F.H.; J.B. Heiser & W.N. McFarland. 1999. **A vida dos vertebrados**. Atheneu Editora, São Paulo, São Paulo, 798p.
- Price, T. & T. Langen. 1992. Evolution of correlated characteres. **Trends in Ecology and Evolution**, 7(9): 307-310.
- Queral-Regil, A. & R.B. King. 1998. Evidence for phenotypic plasticity in snake body size and relative head dimensions in response to amount and size of prey. **Copeia**, 1998(2): 423-429.
- Rodríguez-Robles, J.A. 2002. Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae). **Biological Journal of the Linnean Society**, 77: 165-183.
- Rodríguez-Robles, J.A.; C.J. Bell & H.W. Greene. 1999a. Gape size and evolution of diet in snakes: feeding ecology of erycine boas. **Journal of Zoology**, 248: 49-58.
- Rodríguez-Robles, J.A.; D.G. Mulcahy & H.W. Greene. 1999b. Feeding ecology of the desert night snake, *Hypsiglena torquata* (Colubridae). **Copeia**, 1999(1): 93-100.
- Savitzky, A.H. 1983. Coadapted character complexes among snakes: fossoriality, piscivory, and durophagy. **American Zoologist**, 23: 397-409.
- Sawaya, R.J. 1999. **Diversidade, densidade e distribuição altitudinal da anurofauna de serapilheira da Ilha de São Sebastião, SP**. Dissertação de Mestrado em Ciências. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Zoologia. Universidade de São Paulo, São Paulo. 65p.
- Sazima, I. 1988. Um estudo de biologia comportamental da jararaca, *Bothrops jararaca*, com uso de marcas naturais. **Memórias do Instituto Butantan**, 50(3): 83-99.
- Sazima, I. 1989. Comportamento alimentar da jararaca, *Bothrops jararaca*: encontros provocados na natureza. **Ciência e Cultura**, 41(5): 500-505.
- Sazima, I. 1991. Caudal luring in two neotropical pitvipers, *Bothrops jararaca* and *B. jararacussu*. **Copeia**, 1991(1): 245-248.

- Sazima, I. 1992. Natural history of the jararaca pitviper, *Bothrops jararaca*, in southeastern Brazil, Pp. 199-216. In: J.A. Campbell & E.D. Brodie-Jr (Eds.). **Biology of the Pitvipers**. Selva, Tyler, Texas, 452p.
- Sazima, I. & C.F.B. Haddad. 1992. Répteis da Serra do Japi: notas sobre história natural, Pp. 212-236. In: L.P.C. Morellato (Org.). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Editora da UNICAMP/FAPESP, Campinas, 321p.
- Sazima, I. & P.R. Manzani. 1995. As cobras que vivem numa reserva florestal urbana, Pp. 78-82. In: P.C. Morellato & H.F. Leitão-Filho (Eds.). **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. Editora UNICAMP, Campinas, 136p.
- Sazima, I. & C. Strussmann. 1990. Necrofagia em serpentes brasileiras: exemplos e previsões. **Revista Brasileira de Biologia**, 50: 463-468.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 2: 369-404.
- Shetty, S. & R. Shine. 2002. Sexual divergence in diets and morphology in Fijian sea snakes *Laticauda colubrina* (Laticaudinae). **Austral Ecology**, 27: 77-84.
- Shine, R. 1987. Ecological comparisons of island and mainland populations of Australian tigersnakes (*Notechis*: Elapidae). **Herpetologica**, 43(2): 233-240.
- Shine, R. 1991. Why do larger snakes eat larger prey items? **Functional Ecology**, 5: 493-502.
- Shine, R. 1994. Allometric patterns in the ecology of Australian snakes. **Copeia**, 1994(4): 851-867.
- Shine, R.; W.R. Branch; P.S. Harlow & J.K. Webb. 1998. Reproductive biology and food habits of horned adders, *Bitis caudalis* (Viperidae) from southern Africa. **Copeia**, 1998(2): 391-401.
- StatSoft. 1998. **STATISTICA for Windows (release 5.1 J)**. Tulsa: StatSoft.
- Toledo, L.F.; A.S. Abe & D.V. Andrade. 2003. Temperature and meal mass effects on the post-prandial metabolism and energetics in a boid snake. **Physiological and Biochemical Zoology**, 76(2): 240-246.

- Valdujo, P.H.; C. Nogueira & M. Martins. 2002. Ecology of *Bothrops neuwiedi pauloensis* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. **Journal of Herpetology**, 36(2): 169-176.
- Vanzolini, P.E. 2002. A second note on the geographical differentiation of *Amphisbaena fuliginosa* L., 1758 (Squamata, Amphisbaenidae), with a consideration of the forest refuge model of speciation. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 74(4): 609-648.
- Vieira, E.M. & E.L.A. Monteiro-Filho. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic Rain Forest of south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 19: 501-507.
- Vitt, L.J.; P.A. Zani & A.A.M. Barros. 1997. Ecological variation among populations of the gekkonid lizard *Gonatodes humeralis* in the Amazon Basin. **Copeia**, 1997(1): 32-43.
- Voris, H.K. & M.W. Moffett. 1981. Size and proportion relationship between the beaked sea snake and its prey. **Biotropica**, 13(1): 15-19.
- Wassersug, R.J.; H. Yang; J.J. Sepkoski-Jr & D.M. Raup. 1979. The evolution of body size on islands: a computer simulation. **The American Naturalist**, 114: 287-295.
- Zar, J.H. 1999. **Biostatistical Analysis**. Upper Saddle River, New Jersey, 663p.

Apêndice 1. Número de registros e frequência das espécies de presas encontradas no trato digestório de indivíduos de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas do estado de São Paulo e identificadas ao menor nível taxonômico possível. Em negrito, o número de registros e a frequência de presas nos maiores níveis taxonômicos.

Presas	Número de registros	Frequência (%)
Amphibia	18	16,3
Anura		
Anura não identificados	4	3,7
Cycloramphidae		
<i>Hylodes asper</i>	4	3,6
<i>Hylodes</i> sp.	3	2,7
Hylidae		
Hylidae não identificados	2	1,8
<i>Aplastodiscus albomarginatus</i>	1	0,9
Leiuperidae		
<i>Physalaemus</i> sp.	1	0,9
Leptodactylidae		
Leptodactylidae não identificados	3	2,7
Reptilia	11	9,9
Squamata		
Squamata não identificados	5	4,5
Gekkonidae		
<i>Gymnodactylus darwinii</i>	2	1,8
<i>Hemidactylus mabouia</i>	4	3,6
Aves	3	2,7
Passeriforme		
Passeriforme não identificados	2	1,8
Emberezidae		
<i>Tangara</i> sp.	1	0,9
Mammalia	79	71,1
Mamíferos não identificados	44	39,6
Marsupialia		
Marsupialia não identificado	1	0,9
Didelphidae		
<i>Monodelphis</i> sp.	1	0,9
Rodentia		
Rodentia não identificados	5	4,5
Caviidae		
<i>Cavia</i> sp.	1	0,9
Cricetidae		
Cricetidae não identificados	24	21,6
<i>Akodon</i> cf. <i>cursor</i>	1	0,9
<i>Nectomys squamipes</i>	1	0,9
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	1	0,9
TOTAL	111	100

Apêndice 2. Número de registros e frequência das espécies de presas encontradas no trato digestório de indivíduos de *Bothrops jararaca* de área da Serra do Mar e do Planalto adjacente do estado de São Paulo e identificadas ao menor nível taxonômico possível. Em negrito, o número de registros e a frequência de presas nos maiores níveis taxonômicos.

Presas	Número de registros	Frequência (%)
Amphibia	30	13,7
Anura		
Anura não identificados	7	3,4
Hylidae		
Hylidae não identificados	5	2,5
<i>Aplastodiscus leucopygios</i>	1	0,4
<i>Dendropsophus minutus</i>	2	0,9
<i>Hipsyboas prasinus</i>	2	0,9
<i>Scinax fuscovarius</i>	4	1,8
<i>Scinax hayii</i>	3	1,3
<i>Scinax perereca</i>	1	0,4
Leiuperidae		
<i>Physalaemus cuvieri</i>	3	1,3
Leptodactylidae		
Leptodactylidae não identificados	1	0,4
<i>Leptodactylus notoakitites</i>	1	0,4
Reptilia	15	6,8
Squamata		
Gekkonidae		
<i>Hemidactylus mabouia</i>	11	5,2
Gymnophthalmidae		
Gymnophthalmidae não identificados	1	0,4
<i>Colobodactylus taunayi</i>	1	0,4
Colubridae		
<i>Sibynomorphus mikani</i>	1	0,4
<i>Xenodon newwiedii</i>	1	0,4
Aves	4	1,8
Galliformes		
Phasianidae		
<i>Coturnix japonica</i>	1	0,5
Passeriforme		
Passeriforme não identificados	1	0,5
Emberizidae		
Emberizidae não identificados	1	0,4
Psittaciformes		
Psittacidae		
<i>Melopsittacus undulatus</i>	1	0,4
Mammalia	170	77,7
Mamíferos não identificados	90	41,3
Marsupialia		
Didelphidae		

Didelphidae não identificados	1	0,4
Rodentia		
Rodentia não identificados	27	12,5
Caviidae		
<i>Cavia aperea</i>	2	0,9
<i>Cavia</i> sp.	2	0,9
Echimyidae		
Echimyidae não identificados	2	0,9
<i>Phyllomys</i> cf. <i>nigrispinus</i>	2	0,9
<i>Proechimys</i> sp.	1	0,4
Cricetidae		
Cricetidae não identificados	19	8,9
<i>Akodon</i> cf. <i>cursor</i>	1	0,4
<i>Akodon</i> sp.	1	0,4
<i>Mus musculus</i>	2	0,9
<i>Nectomys</i> gr. <i>squamipes</i>	1	0,4
<i>Oligoryzomys flavescens</i>	1	0,4
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	2	0,9
<i>Oryzomys</i> cf. <i>nigripes</i>	9	4,1
<i>Rattus norvegicus</i>	6	2,7
<i>Rattus rattus</i>	1	0,4
TOTAL	219	100

CAPÍTULO 3

VARIAÇÃO GEOGRÁFICA NO DIMORFISMO SEXUAL E
EM CARACTERES REPRODUTIVOS DE POPULAÇÕES
DE *BOTHROPS JARARACA* (SERPENTES: VIPERIDAE)
NO ESTADO DE SÃO PAULO

GEOGRAPHIC VARIATION IN SEXUAL DIMORPHISM AND REPRODUCTIVE CHARACTERS OF *BOTHROPS JARARACA* POPULATIONS (SERPENTES: VIPERIDAE) IN SÃO PAULO STATE

Abstract

Widely distributed snakes exposed to different biotic and abiotic conditions throughout their distributions may present geographic variation in the degree of sexual dimorphism and reproductive characters associated to its life history patterns. Especially, interpopulational differences in these characters should occur at least partially due to the consume of preys with different relative size among those populations. Individuals of *Bothrops jararaca* from mid-elevation sites of Serra do Mar and plateau in São Paulo state consumes relatively larger prey, i.e. more caloric preys, when compared with those from the coastal sites. The coastal sites present seasonal climate less pronounced than the altitude sites. Thus, I investigate whether these populations presented geographic variation in the degree of sexual dimorphism of morphological characters and in reproductive characters. I also review and discuss general aspects related to the sexual dimorphism in the studied populations. I analysed 407 adults specimens of both sexes deposited in the Coleção Herpetológica do Instituto Butantan (IBSP) and six litters from pregnant females received during this study. The degree of the sexual dimorphism for the body length and stoutness is different between the populations, which might be related to the differences in the diet between these populations and selective agents acting to maximise the reproductive success of the males and females. The absence of geographic variation in the degree of sexual dimorphism for the relative head length might be due to the consume of preys with similar relative size between the sexes associated to the parallel modifications in the relative head length of males and females, that responds to the sizes of the prey locally consumed. Although there are climate differences between the two studied sites, the reproductive cycle of both sexes is seasonal and did not differ between the populations, possibly because this should be a conservative character in the genus *Bothrops*. The individuals from the higher Serra do Mar and plateau sites become mature with smaller body size,

have higher relative fecundity and presumably higher relative clutch mass in relation to those of the coastal sites. These results should be associated, at least partially, to the more caloric preys ingested by the population from the altitude sites. The neonates from the altitude sites seem to have larger body size in relation to those from the coastal sites, what should be associated with the higher frequency of endothermic prey in their diet. It is suggested that some differences between the populations in the degree of the sexual dimorphism for the morphological characters and for the life history patterns are due to the species phenotypic plasticity and others to evolutionary changes.

VARIAÇÃO GEOGRÁFICA NO DIMORFISMO SEXUAL E EM CARACTERES REPRODUTIVOS DE POPULAÇÕES DE *BOTHROPS JARARACA* (SERPENTES: VIPERIDAE) NO ESTADO DE SÃO PAULO

Resumo

Espécies de serpentes com ampla distribuição geográfica e sujeitas a diferentes condições bióticas e abióticas ao longo de suas áreas de ocorrência podem apresentar variação geográfica no grau de dimorfismo sexual e em caracteres reprodutivos associados à sua história de vida. Em particular, diferenças interpopulacionais nesses caracteres devem ocorrer, ao menos parcialmente, devido ao consumo de presas com diferentes dimensões relativas entre as populações. Indivíduos de *Bothrops jararaca* de áreas de maior altitude da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo consomem presas relativamente maiores, i.e. mais calóricas, em relação àqueles das áreas litorâneas do estado. As áreas litorâneas apresentam sazonalidade climática menos acentuada em relação às áreas de altitude. Assim, foi investigado se essas populações apresentavam variação geográfica no grau de dimorfismo sexual para caracteres morfológicos e em caracteres reprodutivos. Também foram revisados e discutidos aspectos gerais relacionados ao dimorfismo sexual nas populações estudadas. Foram analisados 407 exemplares de indivíduos adultos de ambos os sexos depositados na Coleção Herpetológica do Instituto Butantan (IBSP) e seis ninhadas provenientes de fêmeas grávidas recebidas durante o período de estudo. O grau de dimorfismo sexual para o comprimento

rostro-cloacal e robustez difere entre as populações, o que deve estar relacionado à interação da dieta diferenciada entre os indivíduos dessas populações com pressões seletivas para maximizar o sucesso reprodutivo de machos e de fêmeas. A ausência de variação geográfica no grau de dimorfismo sexual do comprimento relativo da cabeça deve estar relacionada ao consumo de presas com dimensões relativas similares entre os sexos associada às modificações paralelas no comprimento relativo da cabeça de machos e fêmeas em resposta às presas localmente consumidas. Apesar das diferenças climáticas entre as duas áreas, o ciclo reprodutivo de ambos os sexos é sazonal e não difere entre as populações, provavelmente porque esse deve ser um caráter conservativo no gênero *Bothrops*. Jararacas de áreas de maior altitude da Serra do Mar e do planalto atingem a maturidade sexual com menor tamanho, possuem maior fecundidade relativa e, presumivelmente, maior massa relativa de ninhada em relação àquelas das áreas litorâneas. Esses resultados devem estar associados, ao menos em parte, à dieta mais calórica ingerida pelas fêmeas das áreas de maior altitude. Além disso, os neonatos dessas áreas aparentemente possuem maiores dimensões corporais em relação aos do litoral, o que deve permitir que consumam presas endotérmicas em maior frequência em relação àquelas das áreas litorâneas. É sugerido que algumas diferenças entre as populações no grau de dimorfismo sexual para os caracteres morfológicos e para os caracteres associados à história de vida sejam devido à plasticidade fenotípica da espécie e outras devidas a mudanças evolutivas.

INTRODUÇÃO

O estudo da biologia reprodutiva e da variação geográfica em caracteres da história de vida dos organismos constitui um dos aspectos mais importantes para a compreensão da evolução, ecologia e história natural das espécies (e.g. DARWIN, 1859; STEARNS, 1976; BEGON *et al.*, 2006). Primeiramente, porque a reprodução é um componente essencial do valor adaptativo dos indivíduos e afeta profundamente a contribuição de seus genótipos para as gerações futuras (STEARNS, 1976; MAYR, 1977; PIANKA, 1994; BEGON *et al.*, 2006). Além disso, os caracteres da história de vida de

uma espécie amplamente distribuída não podem ser adequadamente inferidos apenas pela investigação de populações locais, uma vez que tais caracteres muitas vezes estão sujeitos à variação geográfica (TAYLOR & DENARDO, 2005a).

O dimorfismo sexual em caracteres morfológicos é amplamente difundido em diversos grupos de animais, inclusive nos répteis (DARWIN, 1871; FITCH, 1981; SHINE, 1989). A atuação da seleção natural para maximizar o sucesso reprodutivo de machos e fêmeas (e.g. seleção sexual e seleção de fecundidade) e a divergência de nicho intraespecífica na utilização do hábitat e/ou da dieta são os processos mais utilizados para explicar a origem e a manutenção do dimorfismo sexual no comprimento rostro-cloacal, comprimento relativo da cabeça e na robustez (massa relativa ao tamanho do corpo) em serpentes (SHINE, 1986; 1989; 1993; 1994). Em *Bothrops jararaca* (Wied 1924, Viperidae), as fêmeas atingem a maturidade reprodutiva com maior tamanho e idade em relação aos machos, são maiores e mais robustas e possuem maior comprimento relativo de cabeça (JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1992; SAZIMA, 1992; CARDOSO, 2001; ALMEIDA-SANTOS, 2005). Entretanto, ainda não foram realizados estudos que abordassem a variação geográfica no grau e na direção do dimorfismo sexual em caracteres morfológicos dessa espécie, bem como a idade e o tamanho no qual os indivíduos atingem a maturidade sexual. Sabe-se que populações de muitas espécies de répteis sujeitas a diferentes condições ambientais e que utilizam presas com diferentes dimensões corporais apresentam variação geográfica no tamanho e na idade da maturidade sexual, assim como no grau de dimorfismo sexual para caracteres morfológicos (e.g. FITCH, 1981; GIBBONS *et al.*, 1981; SHINE & CREWS, 1988; KING, 1997; BRONIKOWSKY & ARNOLD, 1999; PEARSON *et al.*, 2002). Populações de *B. jararaca* de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo também estão sujeitas a tais variações (veja abaixo) e, portanto, devem apresentar variação geográfica nesses caracteres. De um modo geral, esses tópicos ainda são muito pouco estudados em serpentes, sendo praticamente inexistentes estudos nessa direção em táxons de serpentes brasileiras (e.g. PIZZATTO & MARQUES, 2006a; b).

Bothrops jararaca é uma serpente vivípara que produz em média 17 filhotes e o tamanho das ninhadas pode variar de 3 a 34 neonatos (SAZIMA, 1992; ALMEIDA-SANTOS, 2005). Estudos realizados com machos dessa espécie indicaram que o ciclo reprodutivo é sazonal (ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; ALMEIDA-SANTOS, 2005). A espermatogênese inicia-se na primavera e atinge um pico em meados do verão, o que está dissociado da época da cópula, que ocorre principalmente no outono (ALMEIDA-SANTOS & ORSI, 2002; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; ALMEIDA-SANTOS, 2005). Conseqüentemente, os espermatozóides são armazenados e podem ser encontrados nos ductos deferentes ao longo do ano, sendo utilizados na época da cópula (ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; ALMEIDA-SANTOS, 2005). Nessa época as fêmeas apresentam folículos ovarianos vitelogênicos e sinalizam por meio de feromônios sua receptividade aos machos (ALMEIDA-SANTOS, 2005). Portanto, apesar de os machos de *B. jararaca* poderem potencialmente se acasalar em qualquer período do ano, são as fêmeas que determinam a época da cópula, que deve ocorrer em condições naturais, no final do verão e início de outono (ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; ALMEIDA-SANTOS, 2005).

As fêmeas de *B. jararaca* apresentam ciclos reprodutivos bienais, caracterizados por períodos restritos do ano em que os eventos reprodutivos se sucedem (JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1993a; ALMEIDA-SANTOS & ORSI, 2002; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; JANEIRO-CINQUINI, 2004a; ALMEIDA-SANTOS, 2005). O período de gestação ocorre na primavera e os nascimentos no verão, época mais quente e úmida do ano (SAZIMA, 1992; ALMEIDA-SANTOS & ORSI, 2002; ALMEIDA-SANTOS, 2005), o que deve otimizar o desenvolvimento do embrião e garantir um suprimento adequado de alimento aos neonatos (cf. MARTINS & OLIVEIRA, 1998; HARTMANN *et al.*, 2004; SHINE, 2005). A assincronia entre a vitelogênese (época da cópula) e a fertilização, faz com que a estocagem de espermatozóides na porção posterior do útero das fêmeas por aproximadamente cinco meses seja obrigatória. Os espermatozóides permanecem viáveis durante todo o inverno nessa região e ascendem para os ovidutos no final da primavera, quando ocorre a fertilização (ALMEIDA-SANTOS & ORSI, 2002; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; ALMEIDA-SANTOS, 2005). Esse

padrão no ciclo reprodutivo de machos e de fêmeas de *B. jararaca* também foi observado em algumas espécies de viperídeos de regiões temperadas e para todas as espécies de *Bothrops* estudadas até hoje, independentemente de as espécies habitarem áreas com sazonalidade climática mais ou menos acentuada ao longo do ano, e deve representar, portanto, um padrão reprodutivo para todo o gênero, historicamente vinculado à filogenia (ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; mas veja SOLÓRZANO & CERDAS, (1989) para algumas populações de *Bothrops asper* e MARTINS & OLIVEIRA, (1998) para algumas populações de *Bothrops atrox*).

O esforço reprodutivo indica a proporção de energia armazenada no corpo da progenitora que é alocada para a reprodução em um determinado período de tempo (TINKLE, 1969; PIANKA & PARKER, 1975; SEMLITSCH & GIBBONS, 1978). Em serpentes, o esforço reprodutivo da fêmea pode ser estimado pelo número de descendentes produzidos, comprimento e massa dos descendentes, massa relativa da ninhada (MRN) e frequência reprodutiva (veja SEIGEL & FORD, 1987; WHITE *et al.*, 1995; PIZZATTO & MARQUES, 2006a). Esses parâmetros reprodutivos associados à idade e o tamanho na primeira reprodução, também constituem os principais caracteres da história de vida de um organismo (STEARNS, 1976; 1977; STEARNS & KOELLA, 1986; BEGON *et al.*, 2006).

Espécies que apresentam populações amplamente distribuídas geograficamente estão particularmente sujeitas a diferentes grupos de pressões seletivas em áreas geográficas distintas. Através da interação dos genótipos individuais com as condições ambientais específicas ou com mudanças de natureza proximal do ambiente, os indivíduos tendem a desenvolver diferenças em caracteres da história de vida que são mediados pela seleção natural para maximizar o valor adaptativo desses em nível local e/ou pela plasticidade fenotípica da espécie (BALLINGER, 1983; BEGON *et al.*, 2006). Por exemplo, em muitos casos o tamanho dos descendentes (e.g. comprimento e robustez) é considerado como perfeitamente “ajustado” (= adaptado) ao ambiente local (e.g. SMITH & FRETWELL, 1974; PIANKA, 1976; STEARNS, 1976). Em serpentes, os neonatos que eventualmente nascem com dimensões corporais menores em relação à média populacional podem morrer precocemente de inanição devido à baixa eficiência de forrageamento e baixas reservas de

gorduras corporais (BONNET, 1997). De fato, alguns estudos têm mostrado que o tamanho dos descendentes em serpentes tende a ser um caráter da história de vida pouco sujeito a variações associadas às condições nutricionais das progenitoras (FORD & SEIGEL, 1989a; SEIGEL & FORD, 1991; 1992). Indivíduos jovens de *B. jararaca* de áreas de maior altitude no estado de São Paulo alimentam-se de presas endotérmicas em maior frequência em relação àqueles das áreas litorâneas e, portanto, os neonatos devem apresentar maiores tamanhos corporais nessas áreas, o que deve permitir a ingestão dessas presas maiores (veja capítulo anterior). Por outro lado, caracteres da história de vida como a idade e o tamanho no primeiro evento reprodutivo, o número de descendentes produzidos e a MRN tendem a ser mais plásticos em populações de serpentes e, portanto, são mais susceptíveis a variações que podem ser atribuídas ao estado nutricional das progenitoras (ANDRÉN & NILSON, 1983; SEIGEL & FORD, 1991; FORD & SEIGEL, 1994). Isso ocorre porque a tomada de energia e a produção reprodutiva são processos altamente relacionados nos organismos (BALLINGER, 1983; FITCH, 1985; BEGON *et al.*, 2006). Assim, foi demonstrado em estudos laboratoriais e em condições naturais que fêmeas de serpentes submetidas a uma dieta mais energética tendem a reproduzirem-se com menor idade e apresentarem maior esforço e produção reprodutiva (e.g. maior fecundidade relativa, ninhadas maiores e maior MRN) em relação àquelas submetidas a uma dieta menos energética (ANDRÉN & NILSON, 1983; SEIGEL & FITCH, 1985; FORD & SEIGEL, 1989a; 1994; SEIGEL & FORD, 1991; 1992).

Sabe-se que indivíduos de *B. jararaca* que habitam áreas de maior altitude na Serra do Mar e no planalto do estado de São Paulo alimentam-se de presas relativamente maiores (i.e., presas mais calóricas) em relação àqueles que habitam as áreas litorâneas do estado. Essa divergência na dieta deve estar associada às condições climáticas características de cada uma dessas áreas. Portanto, apesar do período diário e anual de atividade, que inclui as oportunidades de forrageamento, provavelmente serem maiores para as jararacas que habitam as áreas litorâneas, aquelas das áreas de altitude parecem obter maior sucesso de forrageamento em relação às primeiras (veja capítulo anterior). Desse modo, outros fatores sendo semelhantes em ambas as populações

(e.g. gastos energéticos, interações bióticas; mas veja abaixo e o item discussão), espera-se que as fêmeas das áreas de altitude do estado de São Paulo apresentem maior esforço reprodutivo.

STEARNS (1976), em ampla revisão sobre a evolução de caracteres da história de vida em diversos grupos de organismos, afirma que a simples dicotomia padrão organismo-ambiente baseada apenas em um fator ambiental é insustentável e muito simplista para explicar a evolução em caracteres da história de vida em populações naturais. O autor sugere que muitos processos evolutivos, mediados por exemplo, por predação, competição e fatores climáticos, possivelmente operam simultaneamente e podem produzir o mesmo efeito na história de vida de uma população. Além disso, um único fator externo ambiental pode modificar diversos caracteres da história de vida que coevoluíram na população em questão (veja também PIANKA, 1976 e STEARNS, 1977). Portanto, a influência de outros fatores em moldar os caracteres da história de vida das populações aqui examinadas e a possível coevolução entre esses caracteres, não são desprezados neste estudo, mas não são discutidos profundamente porque os dados nessa direção são bastante limitados.

Assim, proponho as seguintes hipóteses: a) possíveis diferenças interpopulacionais no tamanho da maturidade sexual em ambos os sexos e no grau de dimorfismo sexual para os caracteres morfológicos entre as populações deverão estar associadas à dieta diferenciada entre essas; b) a espermatogênese deve apresentar variação sazonal e ocorrer no período compreendido entre a primavera e o verão em ambas as populações e, portanto, não deve variar geograficamente; c) os eventos reprodutivos que caracterizam os ciclos reprodutivos das fêmeas devem ser sazonais e ocorrerem em épocas semelhantes do ano em ambas as populações, de modo que o nascimento dos jovens ocorra durante o verão e, portanto, não devem variar geograficamente; d) os neonatos das áreas de altitude devem apresentar maiores dimensões corporais em relação àqueles das áreas litorâneas; e) as fêmeas das áreas de altitude devem apresentar maior esforço reprodutivo, evidenciado pela maior fecundidade relativa e maior massa relativa da ninhada (MRN).

Adicionalmente, são revisados e discutidos aspectos gerais relacionados ao dimorfismo sexual no comprimento rostro-cloacal (CRC), no comprimento relativo da cabeça e na robustez de

indivíduos adultos de *B. jararaca* nas populações estudadas. A possível influência da plasticidade fenotípica da espécie e/ou de mudanças evolutivas sob as modificações nos caracteres morfológicos e da história de vida associados à biologia reprodutiva também é brevemente discutido.

MATERIAL E MÉTODOS

Métodos

Foram analisados neste trabalho 407 exemplares adultos de *Bothrops jararaca* depositados na Coleção Herpetológica Richard Alphonse Hoge (IBSP) do Instituto Butantan, São Paulo, Brasil, sendo 126 provenientes de localidades litorâneas (grupo denominado "população litorânea"; PL) e 281 provenientes de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo (grupo denominado "população de altitude"; PA). Também foram analisadas uma ninhada proveniente da PL, que totalizou oito descendentes e cinco ninhadas provenientes da PA, que totalizou 87 descendentes. Para uma descrição detalhada das áreas de procedência dos espécimes veja o capítulo 1.

Para cada exemplar preservado, os seguintes dados foram registrados: local de captura; sexo; comprimento rostro-cloacal (CRC, em milímetros); comprimento da cabeça (da escama rostral até a articulação quadrato-mandibular, em milímetros); comprimento da cauda (em milímetros); massa total do corpo (após drenar o excesso de líquido através de uma incisão ventral, em gramas); número de folículos ovarianos vitelogênicos (iguais ou maiores que 10 mm), ovos e embriões nos ovidutos; diâmetro do maior folículo ovariano, ovo ou embrião, em milímetros; comprimento, largura e altura dos testículos, em milímetros. Indivíduos alimentados foram pesados após a remoção das presas e fêmeas com folículos ovarianos vitelogênicos ou com embriões não foram pesadas (cf. MARTINS *et al.*, 2001). As medidas de CRC e de comprimento da cauda foram realizadas por meio de uma trena com acurácia de 1 mm e aquelas de comprimento da cabeça e de estruturas reprodutivas, por meio de um paquímetro digital com acurácia de 0,1 mm. As medidas de massa foram realizadas com balanças de precisão de 1 g.

O sexo dos indivíduos foi determinado pelo exame visual das gônadas e para avaliar a maturidade reprodutiva foi utilizado critério semelhante ao de SHINE *et al.* (1998) e PIZZATTO & MARQUES (2006a): foram considerados maduros (adultos) os machos com canais deferentes alargados (enovelados) e opacos ou com testículos túrgidos e as fêmeas que apresentaram folículos ovarianos em vitelogênese secundária, ovos ou embriões nos ovidutos e/ou ovidutos preguiados. Machos e fêmeas que não apresentaram tais características foram considerados imaturos (cf. SHINE *et al.*, 1998).

Ainda que o método mais preciso para a estimativa de características da ninhada em serpentes seja através de medidas obtidas na natureza logo após o parto, esse método é impraticável (FARR & GREGORY, 1991). Portanto, sempre que possível, as fêmeas grávidas recebidas no IBSP e provenientes da área de estudo foram mantidas em caixas plásticas ou de madeiras adequadas aos seus tamanhos com água oferecida *ad libitum* e temperatura igual a do ambiente até o momento da parturição. Após o nascimento dos filhotes (até 48h após o parto), as fêmeas foram medidas e pesadas. O tamanho da ninhada incluiu o número de filhotes vivos e natimortos completamente desenvolvidos e cada um foi medido e pesado (e.g. FARR & GREGORY, 1991; MADSEN & SHINE, 1992; KING, 1993). As medidas das fêmeas grávidas e dos filhotes foram tomadas pelo mesmo método descrito acima.

O volume de cada testículo foi calculado através da fórmula do volume de um elipsóide ($\frac{4}{3}\pi abc$, onde a é a metade do comprimento, b é a metade da largura e c é a espessura) e a obtenção do volume total foi calculado somando-se o volume de ambos os testículos (cf. PIZZATTO & MARQUES, 2002; 2006a; b). Esse parâmetro foi utilizado como indicador da atividade espermatogênica dos machos de cada população ao longo do ano (cf. SHINE, 1977a; PIZZATTO & MARQUES, 2002; 2006 a; b). Para ilustrar o ciclo reprodutivo dos machos, foram feitas regressões lineares entre o volume total dos testículos e o CRC dos mesmos e os valores dos resíduos dessa regressão obtidos para cada macho foi plotado em relação ao dia correspondente à sua coleta (cf. PIZZATTO & MARQUES, 2002; PRADO, 2003).

O ciclo reprodutivo das fêmeas foi caracterizado pelo período de maturação folicular (vitelogênese primária ou secundária), presença de ovos e embriões nos ovidutos ao longo do ano e época de nascimento dos neonatos (cf. ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; ALMEIDA-SANTOS & ORSI, 2002; ALMEIDA-SANTOS, 2005). Foram considerados folículos vitelogênicos (em vitelogênese secundária) aqueles com diâmetro igual ou superior a 10 mm e folículos não vitelogênicos (em vitelogênese primária) aqueles com diâmetro inferior a 10 mm (ALMEIDA-SANTOS & ORSI, 2002; ALMEIDA-SANTOS, 2005). Foram denominados embriões em estágio inicial de desenvolvimento aqueles em que apenas o vitelo era visível nos ovos e, embriões em estágio avançado de desenvolvimento, aqueles em que a quantidade de vitelo estava bastante reduzida e os embriões nitidamente visíveis (cf. NOGUEIRA *et al.*, 2003). A época de recrutamento dos jovens foi inferida com base nos nascimentos registrados no laboratório de herpetologia durante o estudo e em registros obtidos da coleção do IBSP.

Forma de análise dos resultados

Para minimizar eventuais tendências de coleta e a possível influência de diferenças nas classes etárias das populações sobre o tamanho dos exemplares adultos, foram considerados para as comparações de dimorfismo sexual no CRC apenas os 30 maiores indivíduos machos e fêmeas de cada população (cf. FORSMAN, 1991; KRAUSE *et al.*, 2003). Assim, o CRC de machos e fêmeas em cada população foi comparado através da análise de variância unifatorial (ANOVA) com o CRC como variável dependente e o sexo como fator, após o teste de normalidade e de homocedasticidade (cf. ZAR, 1999; VALDUJO *et al.*, 2002). O índice de dimorfismo sexual do tamanho corporal foi calculado como em SHINE (1994): a média do CRC do maior sexo foi dividida pela média do CRC do menor sexo e do resultado obtido foi subtraído 1,0. A existência ou não de uma interação entre os sexos e as localidades foi testada através da análise de variância fatorial para verificar a possível existência de variação geográfica no grau de dimorfismo sexual referente ao CRC entre as populações (KRAUSE *et al.*, 2003; PIZZATO & MARQUES, 2006a). A verificação de possível variação

geográfica no grau de dimorfismo sexual em relação ao comprimento relativo da cabeça entre as populações foi feita visualmente através dos gráficos dos resíduos da regressão do comprimento da cabeça e do tronco dos indivíduos em cada população. E, a variação geográfica no grau de dimorfismo sexual de robustez (massa relativa ao tamanho do corpo) das serpentes, foi evidenciada pela ausência e presença de dimorfismo sexual nesse caráter para os indivíduos da PL e da PA, respectivamente (veja item resultados).

Uma vez que o comprimento relativo da cabeça em *B. jararaca* está altamente relacionado ao comprimento do tronco dos indivíduos (veja capítulo anterior), foram utilizados os resíduos dessas variáveis obtidos por meio de regressões lineares e o teste de Mann-Whitney para compará-los entre os sexos (ZAR, 1999; PIZZATTO & MARQUES, 2006a). De forma semelhante, uma vez que a massa em *B. jararaca* está altamente relacionada com o comprimento total dos indivíduos (veja capítulo anterior e item resultados), a comparação da robustez entre os sexos em cada população foi realizada por análises de covariância (ANCOVA), com o sexo como fator e a massa e o comprimento total dos indivíduos como variável dependente e covariável, respectivamente. Desse modo, foi comparada a robustez entre os sexos excluindo-se os efeitos do tamanho do corpo sobre essa variável (ZAR, 1999; NOGUEIRA *et al.*, 2003). Para essa análise, ambas as variáveis foram transformadas para seus logarítmos naturais para satisfazer as exigências de normalidade e de homocedasticidade exigidas pelo teste e também para linearizar as relações entre variável e covariável (cf. KING, 2000; KRAUSE *et al.*, 2003; NOGUEIRA *et al.*, 2003).

Para verificar a existência de variação entre o volume total dos testículos dos machos adultos de cada população e períodos do ano com características distintas de temperatura e precipitação, o volume dos testículos dos machos coletados entre outubro a março (meses mais quentes e úmidos do ano) foram comparados com o daqueles coletados entre abril a setembro (meses mais frios e secos; veja ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002). Para essa comparação, foi utilizada a análise de covariância, com os períodos do ano como fator, o CRC dos indivíduos como covariável e o volume dos testículos como variável dependente (veja PIZZATTO & MARQUES, 2002; 2006b para método

semelhante). Assim, foi comparado o volume do testículo relativo ao CRC dos machos para essas estações do ano agrupadas, excluindo-se os efeitos do tamanho do corpo sobre essa variável.

Para verificar a relação entre o número de descendentes produzidos e a massa média da ninhada foram obtidos os resíduos da regressão linear entre o número de descendentes produzidos pelo CRC da progenitora nas duas populações conjuntamente e, posteriormente, esses valores foram plotados em um gráfico contra a massa média das ninhadas produzidas. Esse método permite analisar se as fêmeas que produzem ninhadas maiores do que as esperadas para os seus tamanhos corporais também produzem descendentes relativamente menores (e.g. MADSEN & SHINE, 1992).

Para verificar se o número de descendentes produzidos constituía uma função do CRC das fêmeas foram feitas regressões lineares baseadas na soma do número de folículos vitelogênicos (≥ 10 mm), de ovos e embriões nos ovidutos e de neonatos sobre o CRC das progenitoras para cada população separadamente (cf. CAMPBELL & SOLÓRZANO, 1992; ALMEIDA-SANTOS, 2005; PIZZATTO & MARQUES, 2006a). Posteriormente, a fecundidade relativa ao tamanho do corpo das fêmeas em ambas as populações foi comparada através da análise de covariância, com a localidade como fator e o número de descendentes (soma do número de folículos vitelogênicos, ovos e embriões nos ovidutos e neonatos) e comprimento total das progenitoras como variável dependente e covariável, respectivamente (SEIGEL & FITCH, 1985; GREGORY & LARSEN, 1993; FORD & SEIGEL, 1994). Para essa análise, ambas as variáveis foram transformadas para seus logaritmos naturais (veja KING, 2000; NOGUEIRA *et al.*, 2003). Ainda que, a inclusão da soma do número de folículos vitelogênicos e de ovos nos ovidutos tenda a superestimar a fecundidade relativa em serpentes (veja FITCH, 1985; FORD & KARGES, 1987; CAMPBELL & SOLÓRZANO, 1992), esse método foi aplicado em ambas às populações e, portanto, deve causar pouca influência na comparação desse parâmetro reprodutivo entre as mesmas.

A massa relativa da ninhada (MRN) foi obtida pela razão da massa da ninhada pela massa da progenitora após o parto (TINKLE, 1969; SHINE, 1977b; 1980; WHITE *et al.*, 1995; TAYLOR & DENARDO, 2005a) em um intervalo máximo de 48 horas após o nascimento dos neonatos. Esse

parâmetro pode fornecer uma medida confiável do esforço reprodutivo em serpentes (SEIGEL & FORD, 1987; mas veja VITT & CONGDON, 1978 e VITT & PRICE, 1982).

As análises estatísticas foram realizadas com o programa Statistica (STATSOFT, 1998) e as hipóteses nulas foram rejeitadas quando o nível de significância foi igual ou menor a 0,05.

RESULTADOS

Maturidade sexual

Os machos atingem a maturidade sexual com tamanho menor do que as fêmeas em ambas as populações. Os menores machos maduros da PL possuem CRC de 635, 640 e 645 mm e as menores fêmeas maduras possuem CRC de 897, 910 e 916 mm. Na PA, os menores machos maduros possuem CRC de 560, 589 e 603 mm e as menores fêmeas maduras possuem CRC de 762, 770 e 780 mm. Portanto, tanto os machos quanto as fêmeas da PA atingem a maturidade sexual com menor CRC em relação àqueles da PL.

Dimorfismo sexual

As fêmeas adultas apresentaram CRC significativamente maior em relação aos machos adultos nas duas populações estudadas. O CRC médio das fêmeas variou de $1120,7 \pm 5,2$ mm a $1236,7 \pm 5,8$ mm, enquanto que nos machos, o CRC médio variou de $850,7 \pm 2,4$ mm a $875,8 \pm 3,0$ mm (Tabelas 1 e 2; Figura 1). De forma similar, as fêmeas adultas apresentaram comprimento relativo de cabeça significativamente maior em relação aos machos adultos em ambas as populações (Tabelas 1 e 2; Figuras 2 e 3). Entretanto, as fêmeas foram significativamente mais robustas do que os machos apenas nas áreas de altitude, o que indica a existência de variação geográfica no dimorfismo sexual para esse caráter (Tabelas 1 e 2; Figuras 4 e 5). O índice de dimorfismo sexual no tamanho corporal (SSD) foi de 0,318 e 0,412 para os indivíduos adultos da PL e da PA, respectivamente. Houve interação significativa entre o sexo e a localidade quando os 30 maiores indivíduos adultos de ambos os sexos foram analisados, o que indica a existência de

variação geográfica entre as populações no grau de dimorfismo sexual referente ao CRC ($F_{1,116} = 11,12$; $p < 0,001$; $gl = 1$). A análise visual dos resultados obtidos por meio das regressões entre o comprimento da cabeça e o tronco dos indivíduos nas duas populações, indicaram ausência de variação geográfica no grau de dimorfismo sexual para o comprimento relativo da cabeça (Figuras 2 e 3).

Tabela 1. Resultados das análises estatísticas para comparação do comprimento rostro-cloacal (CRC), do comprimento relativo da cabeça (CRCab) e da robustez entre machos e fêmeas adultas de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo (veja item forma de análise dos resultados). Resultados significativos em negrito. MAL = machos adultos do litoral; FAL = fêmeas adultas do litoral; MAA = machos adultos de altitude; FAA = fêmeas adultas de altitude; U = valor do teste de Mann-Whitney; F = valor da análise de variância; N = tamanho da amostra; M = machos; F = fêmeas.

Populações	CRC		N		CRCab		N		Robustez		N	
	F	p	M	F	U	p	M	F	F	p	M	F
MAL X FAL	134,9	<0,0001	30	30	1088,0	0,002	61	53	2,48	0,118	53	33
MAA X FAA	647,4	<0,0001	30	30	6130,0	<0,0001	111	150	13,92	<0,0001	99	83

Tabela 2. Estatística descritiva de medidas brutas das variáveis morfológicas de populações de machos e fêmeas adultas de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo. CRCm (mm) = média do comprimento rostro-cloacal; Ccabm (mm) = média do comprimento da cabeça; Mam (g)= média da massa; N = tamanho da amostra, representada pelos números entre parênteses; DP = desvio padrão. Para maiores detalhes, veja item forma de análise dos resultados.

	CRCm (N)	± DP	amplitude	Ccabm (N)	± DP	amplitude	Mam (N)	± DP	amplitude
população do litoral									
macho adulto	850,7 (30)	55,7	767,0-1000,0	30,2 (61)	2,4	25,2-36,4	92,0 (53)	45,4	33,0-270,0
fêmea adulta	1120,7 (30)	114,4	994,0-1438,0	43,0 (53)	5,2	33,2-56,2	267,4 (33)	113,1	122,0-600,0
população de altitude									
macho adulto	875,8 (30)	45,6	820,0-990,0	30,9 (111)	3,0	24,2-38,6	120,1 (99)	45,2	48,0-235,0
fêmea adulta	1236,7 (30)	62,8	1166,0-1450,0	44,14 (150)	5,8	32,8-55,9	326,6 (83)	151,1	110,0-850,0

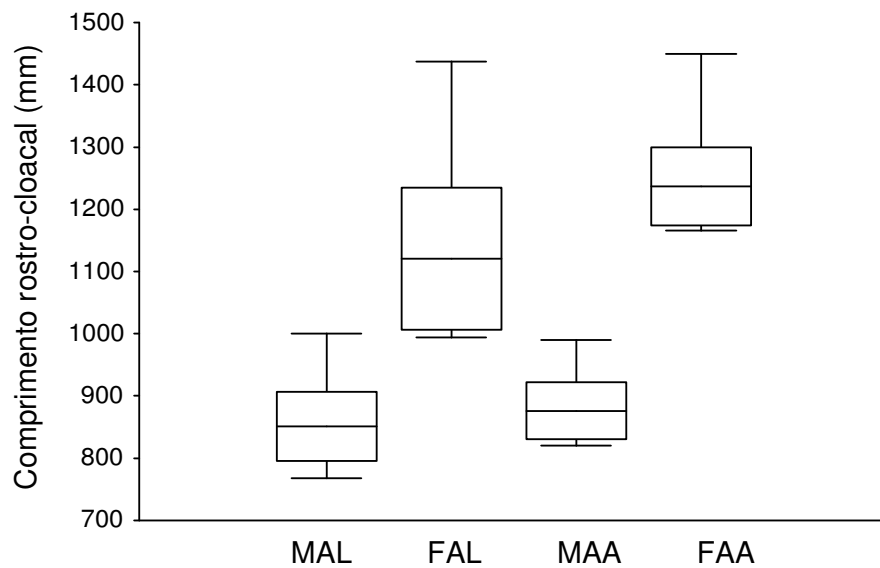


Figura 1. Comparação do tamanho corporal entre os 30 maiores machos e fêmeas de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo, a partir dos valores brutos de CRC (mm). Áreas litorâneas (Anova): $F_{1,58} = 134,9$; $p < 0,0001$; SSD = 0,318; áreas de altitude (Anova): $F_{1,58} = 647,4$; $p < 0,0001$; SSD = 0,412. Linha = média; caixas = desvio padrão; barras horizontais = amplitude. MAL = machos da população litorânea; FAL = fêmeas da população litorânea; MAA = machos da população de altitude; FAA = fêmeas da população de altitude. Para maiores detalhes, veja forma de análise dos resultados.

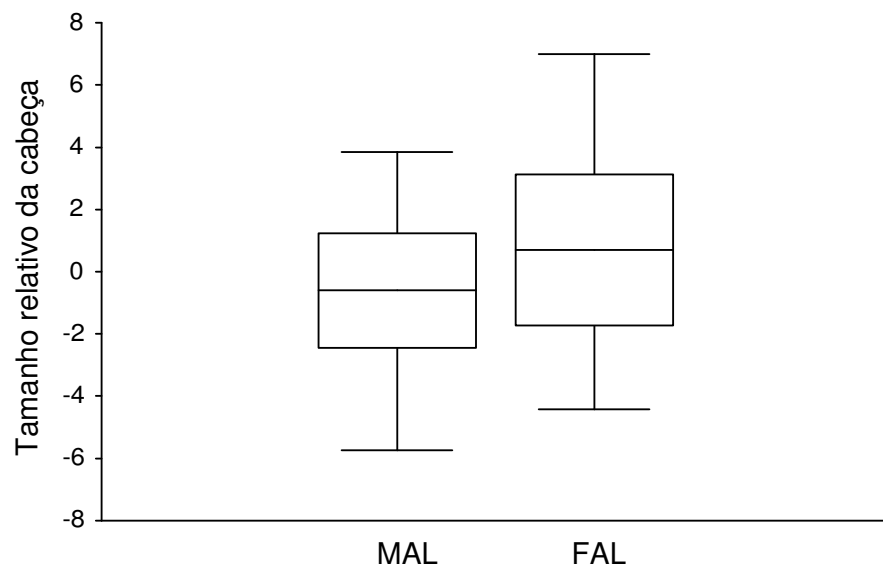


Figura 2. Comparação do comprimento relativo da cabeça entre machos e fêmeas adultas de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas do estado de São Paulo, a partir dos resíduos da regressão do comprimento da cabeça e do tronco. Mann Whitney: $U = 1088,0$; $Z = -3,0$; $p = 0,002$. Linha = média; caixas = desvio padrão; barras horizontais = amplitude. MAL = machos da população litorânea ($n = 61$); FAL = fêmeas da população litorânea ($n = 53$). Para maiores detalhes, veja forma de análise dos resultados.

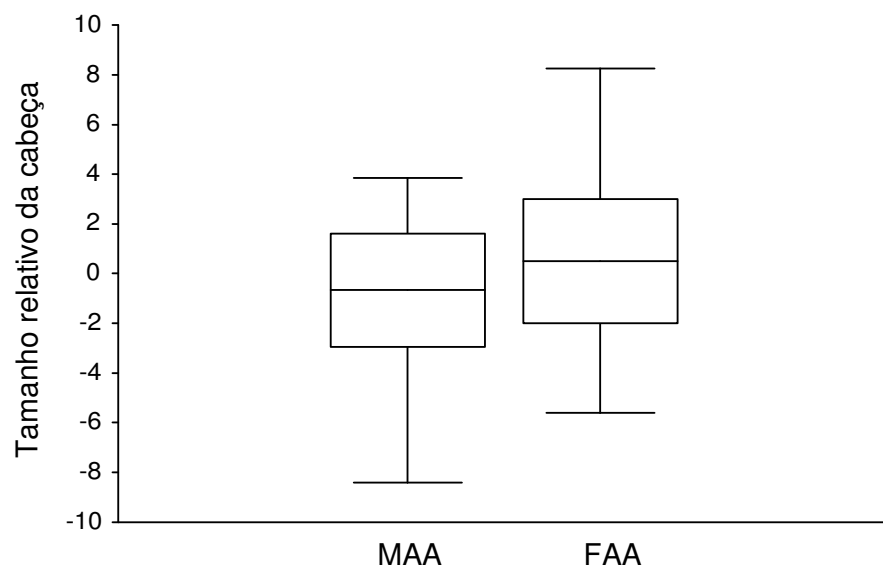


Figura 3. Comparação do comprimento relativo da cabeça entre machos e fêmeas adultas de *Bothrops jararaca* de áreas do planalto e da Serra do Mar do estado de São Paulo, a partir dos resíduos da regressão do comprimento da cabeça e do tronco. Mann Whitney: $U = 6130,0$; $Z = -3,64$; $p < 0,0001$. Linha = média; caixas = desvio padrão; barras horizontais = amplitude. MAA = machos da população de altitude ($n = 111$); FAA = fêmeas da população de altitude ($n = 150$). Para maiores detalhes, veja forma de análise dos resultados.

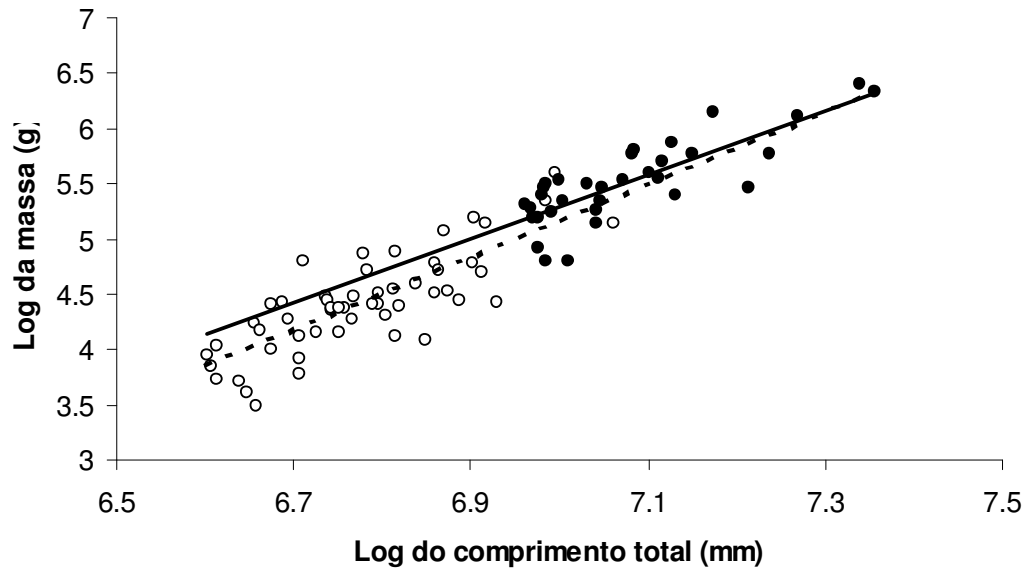


Figura 4. Relação entre comprimento total e massa de machos e fêmeas adultas de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas do estado de São Paulo. Machos: círculos vazios, linha pontilhada; $r^2 = 0,631$; $\beta = 0,799$; $p < 0,0001$; $n = 53$. Fêmeas: círculos cheios, linha contínua; $r^2 = 0,655$; $\beta = 0,817$; $p < 0,0001$; $n = 33$. Ancova: $F_{(1,83)} = 2,48$; $p = 0,118$. Escalas logaritimizadas em ambos os eixos. Para maiores detalhes, veja forma de análise dos resultados.

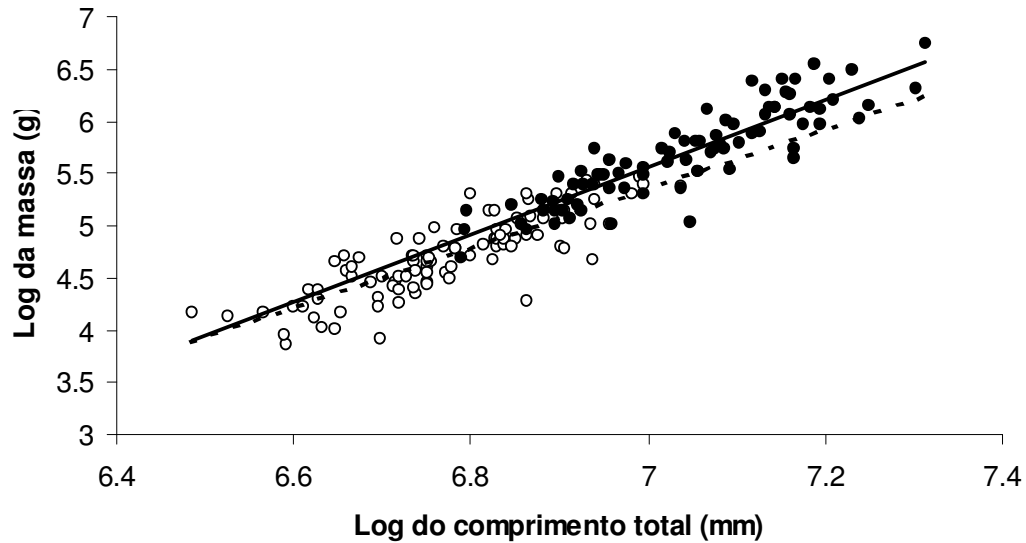


Figura 5. Relação entre comprimento total e massa de machos e fêmeas adultas de *Bothrops jararaca* de áreas do planalto e da Serra do Mar do estado de São Paulo. Machos: círculos vazios, linha pontilhada; $r^2 = 0,707$; $\beta = 0,843$; $p < 0,0001$; $n = 99$. Fêmeas: círculos cheios, linha contínua; $r^2 = 0,791$; $\beta = 0,891$; $p < 0,0001$; $n = 83$. Ancova: $F_{(1,179)} = 13,92$; $p < 0,0001$. Escalas logaritimizadas em ambos os eixos. Para maiores detalhes, veja forma de análise dos resultados.

Ciclos reprodutivos

Ciclos reprodutivos dos machos

Os resíduos do volume dos testículos apresentaram maiores valores entre os meses de outubro a março (primavera e verão) em relação aos meses de abril a setembro (outono e inverno) nas duas populações (Figuras 6 e 7). Entretanto, não foi observada diferença significativa no volume relativo dos testículos entre esses períodos para os machos da população litorânea ($F_{1,59} = 1,15$; $p = 0,287$; $n = 62$). Para os machos da população de altitude a diferença foi significativa ($F_{1,92} = 25,37$; $p < 0,0001$; $n = 95$).

Ciclos reprodutivos das fêmeas

Para as fêmeas da PL, folículos em vitelogênese secundária ocorrem entre os meses de março a junho e em setembro, novembro e dezembro. Portanto, a vitelogênese inicia-se no final do verão e estende-se até o final da primavera. Ovos nos ovidutos foram registrados principalmente no final do ano, de outubro a dezembro (primavera), mas também no início do ano, em janeiro. A julgar pelas datas de parturições observadas (veja abaixo), somadas aos registros da coleção, os nascimentos ocorrem entre os meses de fevereiro a abril, ou seja, em meados do verão e início do outono (Figura 8).

Para as fêmeas da PA, folículos em vitelogênese secundária ocorrem principalmente entre os meses de fevereiro a setembro, mas também em novembro. Portanto, a vitelogênese inicia-se em meados do verão e se prolonga principalmente até o final do inverno. Ovos nos ovidutos foram registrados principalmente no final do ano, de outubro a dezembro (primavera), mas uma fêmea apresentou ovos nos ovidutos em março. Embriões em estágio avançado de desenvolvimento foram registrados no início do ano, de janeiro a março (verão). A julgar pelas datas de parturições observadas (veja abaixo), somadas aos registros da coleção, os nascimentos ocorrem entre os meses de fevereiro a abril, ou seja, a partir de meados do verão até o início do outono (Figura 9).

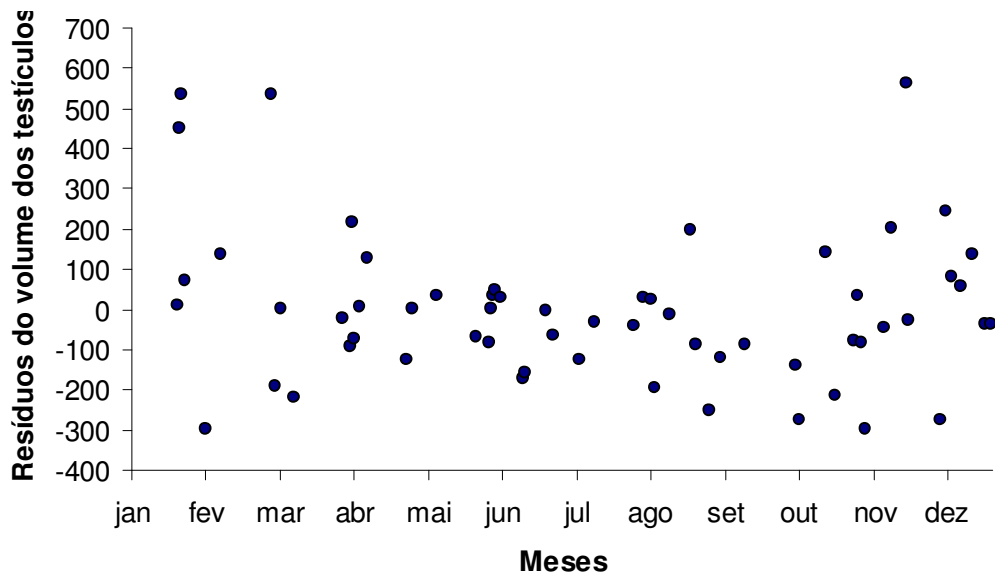


Figura 6. Variação sazonal do volume relativo dos testículos (resíduos de volume em relação ao comprimento rostro-cloacal) em machos adultos de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas do estado de São Paulo. Veja métodos para maiores detalhes.

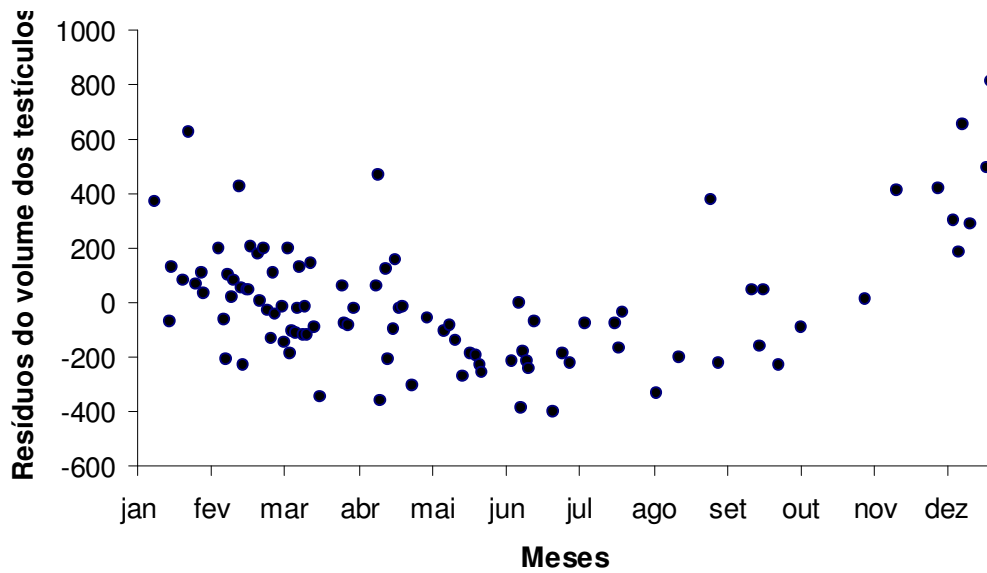


Figura 7. Variação sazonal do volume relativo dos testículos (resíduos de volume em relação ao comprimento rostro-cloacal) em machos adultos de *Bothrops jararaca* habitantes de áreas da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo. Veja métodos para maiores detalhes.

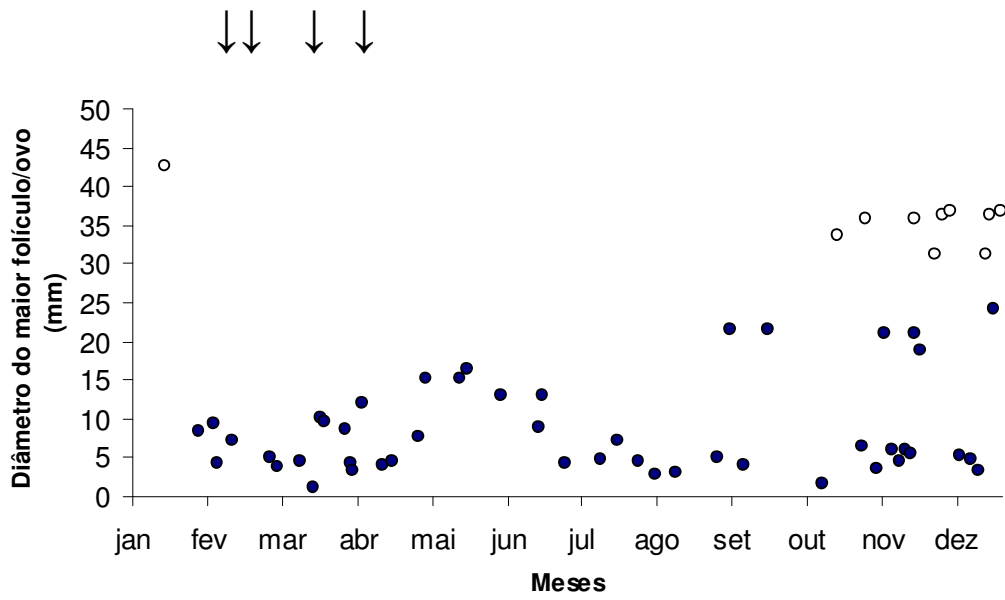


Figura 8. Ciclo reprodutivo de fêmeas adultas de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas do estado de São Paulo: variação sazonal do diâmetro do maior folículo ovariano (círculos cheios) e ovos nos ovidutos com embriões em estágio inicial de desenvolvimento (círculos vazios). As setas indicam a época de nascimentos.

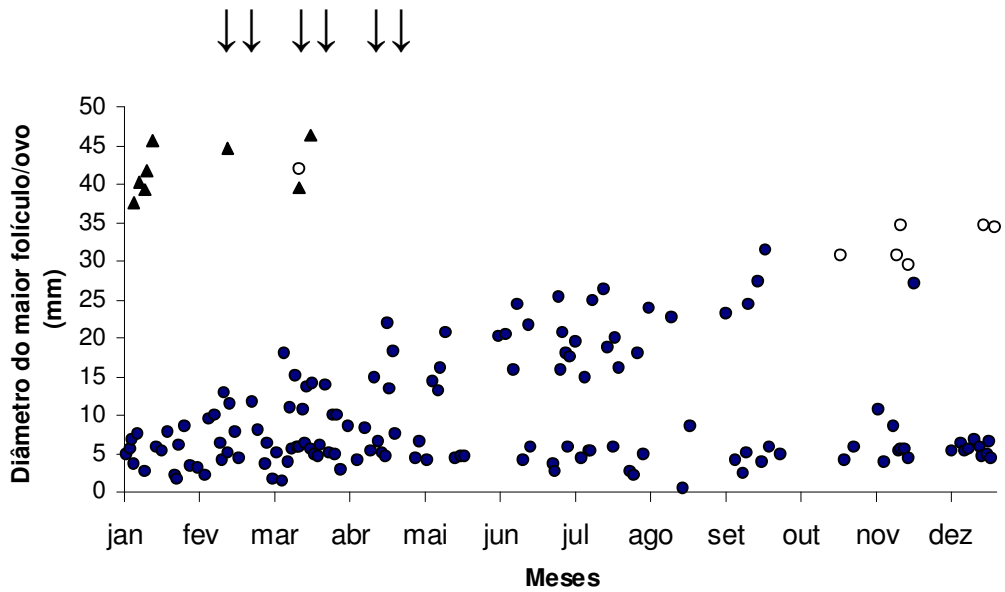


Figura 9. Ciclo reprodutivo de fêmeas adultas de *Bothrops jararaca* de áreas da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo: variação sazonal do diâmetro do maior folículo ovariano (círculos cheios); ovos nos ovidutos com embriões em estágio inicial de desenvolvimento (círculos vazios) e embriões bem desenvolvidos (triângulos). As setas indicam a época de nascimentos.

Produção reprodutiva e esforço reprodutivo

Tamanho das ninhadas e dos neonatos

A única fêmea proveniente das áreas litorâneas do estado de São Paulo que chegou grávida durante o período de estudo, deu à luz em abril. O tamanho da ninhada foi de oito neonatos, o CRC médio desses foi de $246,1 \pm 10,3$ mm e a massa média de $6,18 \pm 0,4$ g (Tabela 3). Os menores recém-nascidos preservados dessas áreas apresentaram CRC de 202,0, 218,0 e 225,0 mm e massa de 4,0, 4,0 e 4,2 g, respectivamente.

Cinco fêmeas provenientes das áreas de altitude do estado de São Paulo chegaram grávidas durante o período de estudo e deram à luz em fevereiro (n = 1), março (n = 2) e abril (n = 2). O tamanho médio da ninhada foi de $17,4 \pm 3,8$ neonatos, o CRC médio desses foi de $262,6 \pm 16,5$ mm e a massa média de $9,9 \pm 1,8$ g (Tabela 3). Os menores recém-nascidos preservados dessas áreas apresentaram CRC de 225,0, 230,0 e 232,0 mm e massa de 5,0, 6,0 e 7,4 g, respectivamente.

Não foi observada relação significativa entre o tamanho da ninhada, quando eliminado o efeito do CRC das progenitoras sobre essa variável, e massa média dos descendentes produzidos, tanto quando as ninhadas de ambas as populações foram analisadas conjuntamente ($r^2 = 0,012$; $\beta = 0,11$; $p = 0,83$; $n = 6$; Figura 10) ou quando foi considerada somente as ninhadas produzidas pelas fêmeas da população de altitude ($r^2 = 0,223$; $\beta = 0,47$; $p = 0,421$; $n = 5$).

Fecundidade relativa e massa relativa da ninhada (MRN)

Em ambas as populações, houve uma relação positiva e significativa entre a soma do número de folículos vitelogênicos (≥ 10 mm), ovos, embriões e neonatos com o CRC das fêmeas (Figuras 11 e 12). A média da soma desses parâmetros para as fêmeas da PL foi de $15,0 \pm 9,2$ (7-44) e para as fêmeas da PA foi de $19,3 \pm 6,9$ (7-35). Além disso, as fêmeas da PA apresentaram maior fecundidade relativa (número de folículos ≥ 10 mm, ovos, embriões e neonatos para progenitoras de mesmo CRC) em relação às da PL ($F_{1,74} = 12,18$; $p < 0,001$; $n = 77$; Figura 13).

A massa relativa da ninhada (MRN) para a fêmea da PL foi de 0,08 e a média para as fêmeas da PA foi de $0,45 \pm 0,18$ (Tabela 3).

Tabela 3. Parâmetros das ninhadas e das progenitoras de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo. CRCm = média do comprimento rostro-cloacal dos descendentes (mm); Masm = média da massa dos descendentes (g); CRCp = comprimento rostro-cloacal das progenitoras (mm); Masp = massa das progenitoras (g); MRN = massa relativa da ninhada; DP = desvio-padrão.

ninhadas	N descendentes	CRCm	± DP	amplitude	Masm	± DP	amplitude	CRCp	Masp	MRN	data de parturição
¹ fêmea do litoral											
1	8	246,1	10,3	229,0-264,0	6,1	0,4	5,4-6,8	1388	560	0,088	abr/05
² fêmeas da altitude											
1	15	260,5	6,1	245,0-266,0	11,9	1,2	9,0-15,0	1120	460	0,389	fev/05
2	13	256,0	10,1	242,0-272,0	9,3	0,8	8,0-10,2	1255	565	0,221	mar/05
3	19	242,4	11,3	222,0-260,0	8,2	1,1	4,5-10,2	1017	250	0,624	mar/05
4	23	265,4	7,4	248,0-280,0	8,9	0,6	7,4-10,0	1300	550	0,374	abr/05
5	17	287,2	5,2	279,0-300,0	11,9	0,4	11,0-13,0	1137	310	0,654	abr/05

¹ Os resultados referentes a ninhada do litoral descrevem parâmetros de uma única ninhada.

² Para a ninhada de “número 2” da altitude, exceto o parâmetro RCM, foram tomados os dados de 10 neonatos.

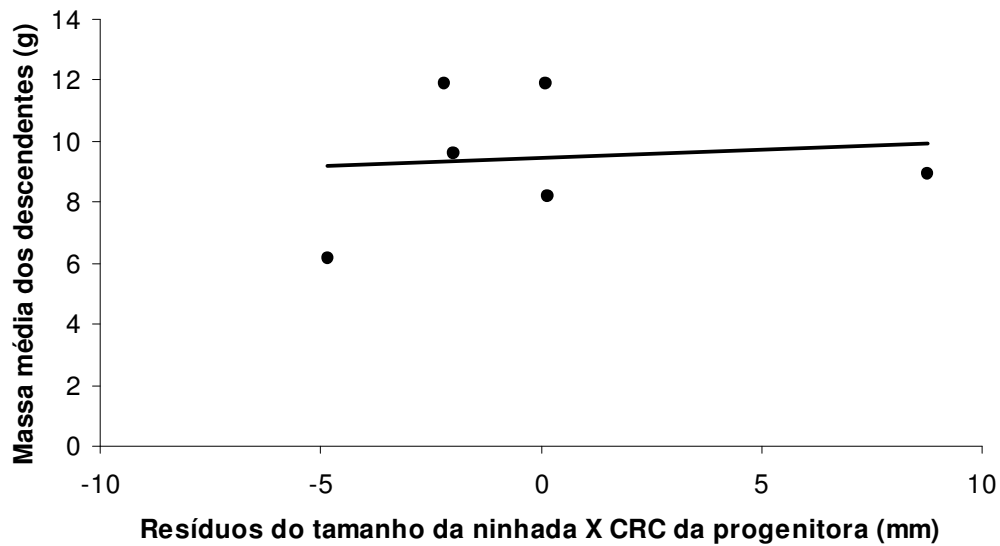


Figura 10. Relação entre o tamanho da ninhada e massa média dos descendentes produzidos por fêmeas de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo. $R^2 = 0,012$; $\beta = 0,11$; $p = 0,83$; $n = 6$. Veja o item forma de análise dos resultados para maiores detalhes.

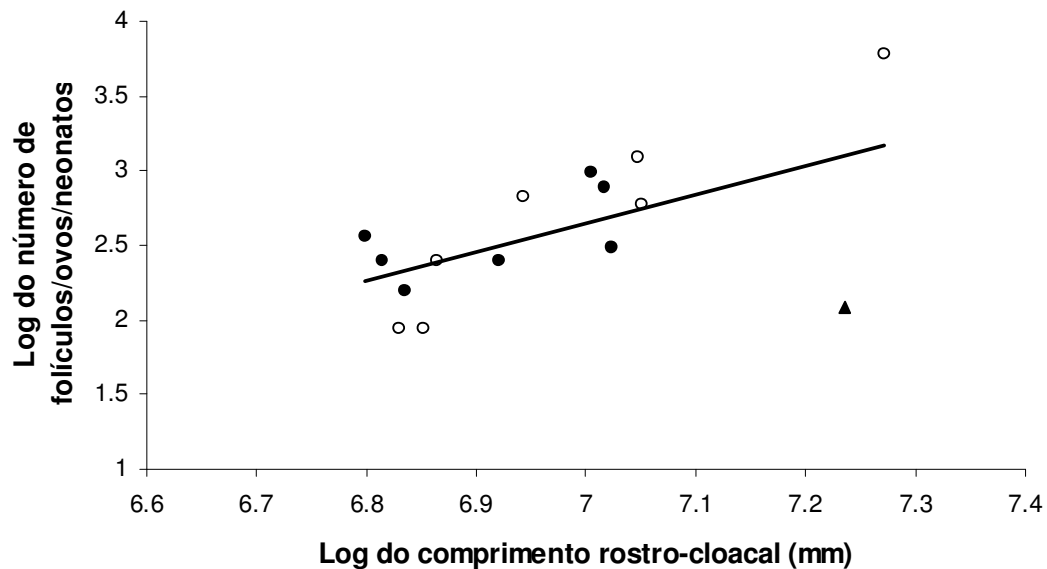


Figura 11. Relação entre o comprimento rostro-cloacal e o número de folículos vitelogênicos (≥ 10 mm), ovos e neonatos em fêmeas de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas do estado de São Paulo. Escalas logaritmizadas em ambos os eixos. Círculos vazios = folículos; círculos cheios = ovos; triângulo = neonatos. $R^2 = 0,32$; $\beta = 0,572$; $p = 0,02$; $n = 15$.

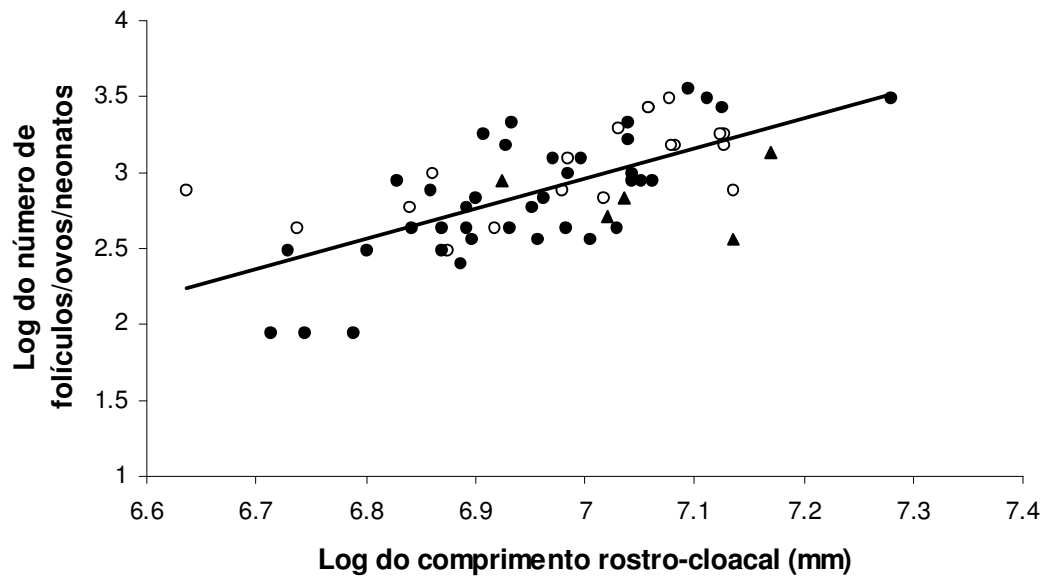


Figura 12. Relação entre o comprimento rostro-cloacal e o número de folículos vitelogênicos (≥ 10 mm), ovos e neonatos em fêmeas de *Bothrops jararaca* de áreas da Serra do Mar e do planalto do estado de São Paulo. Escalas logaritmizadas em ambos os eixos. Círculos vazios = folículos; círculos cheios = ovos; triângulo = neonatos. $R^2 = 0,44$; $\beta = 0,667$; $p < 0,0001$; $n = 62$.

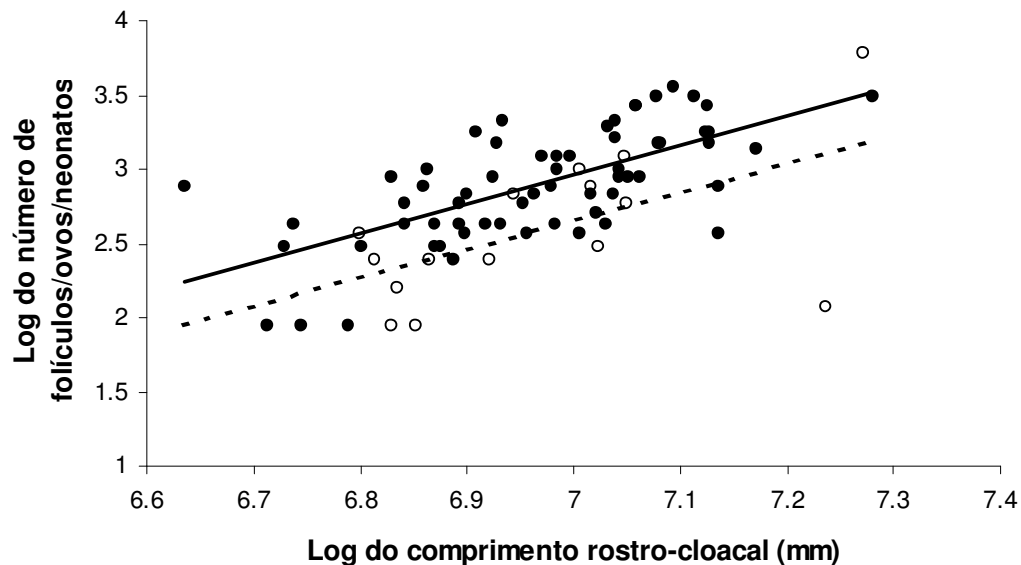


Figura 13. Relação entre o comprimento rostro-cloacal e o número de folículos vitelogênicos (≥ 10 mm), ovos e neonatos em fêmeas de *Bothrops jararaca* de áreas litorâneas (círculos vazios, linha pontilhada; $r^2 = 0,32$; $\beta = 0,572$; $p = 0,02$; $n = 15$) e de áreas adjacentes da Serra do Mar e do planalto (círculos cheios, linha contínua; $r^2 = 0,44$; $\beta = 0,667$; $p < 0,0001$; $n = 62$) do estado de São Paulo. Ancova: $F_{(1,74)} = 12,18$; $p < 0,0001$; $n = 77$.

DISCUSSÃO

Tamanho na maturidade e dimorfismo sexual: aspectos gerais e variação geográfica

Maturidade e comprimento rostro-cloacal (CRC)

Os machos atingem a maturidade sexual com menor tamanho corporal em relação às fêmeas em ambas as populações e, conseqüentemente, apresentam CRC médio menor do que as fêmeas coespecíficas. Esses resultados concordam com dados previamente obtidos para indivíduos adultos de *B. jararaca* provenientes principalmente de localidades da região sul e sudeste do Brasil (VANZOLINI, 1946; JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1992; SAZIMA, 1992; CARDOSO, 2001), para outras espécies do gênero (e.g. FITCH, 1981; SOLÓRZANO, 1989; SOLÓRZANO & CERDAS, 1989; MARQUES, 1998; MARTINS & OLIVEIRA, 1998; HALLER & MARTINS, 1999; VALDUJO *et al.*, 2002; NOGUEIRA *et al.*, 2003; CAMPBELL & LAMAR, 2004; HARTMANN *et al.*, 2004; MONTEIRO *et al.*, 2006) e para a maioria das espécies de serpentes estudadas (veja SHINE, 1978a; 1993; 1994; FITCH, 1981; PARKER & PLUMMER, 1987; GREENE, 1997; RIVAS & BURGHARDT, 2001). Sabe-se também, que juntamente com as diferenças intersexuais no tamanho em que atingem a maturidade, as diferenças nas taxas de crescimento entre machos e fêmeas antes da maturidade também são importantes em determinar o dimorfismo sexual no tamanho médio do adulto (SHINE, 1990; 1993; MADSEN & SHINE, 1994). Neonatos de ambos os sexos de *B. jararaca* apresentam CRC e robustez bastante semelhantes na época do nascimento e o dimorfismo sexual para esses caracteres se pronuncia aproximadamente após um ano de vida, com as fêmeas apresentando maiores taxas de crescimento e robustez em relação aos machos (FURTADO *et al.*, 2006). Portanto, os machos adultos são em média menores do que as fêmeas adultas por pelo menos dois motivos: apresentam taxas de crescimento antes da maturidade mais baixas e atingem a maturidade com menor tamanho corporal (e com menor idade; e.g. SHINE, 1990; MADSEN & SHINE, 1994; KING *et al.*, 1999). Taxas de crescimento diferenciadas entre os sexos podem ser resultantes de diferenças inerentes na eficiência de assimilação do alimento e na frequência de alimentação entre os mesmos (SHINE, 1993; QUERAL-REGIL & KING, 1998). Em *B. jararaca*, as fêmeas alimentam-se com frequência significativamente maior do que os

machos e, portanto, é possível que isso influencie no grau de dimorfismo sexual do tamanho corporal nessa espécie (dados não apresentados; veja também SHINE, 1993 e PEARSON *et al.*, 2002). Machos mais precocemente maduros em relação às fêmeas constitui um padrão bastante difundido em serpentes e tal fenômeno deve estar associado principalmente aos baixos custos reprodutivos independentes da fecundidade vivenciados por esses (SHINE, 1978b; 1993; MADSEN & SHINE, 1994; PEARSON *et al.*, 2002). Desse modo, o sucesso reprodutivo dos machos está diretamente relacionado ao número de acasalamentos que eles podem realizar ao longo da vida (KREBS & DAVIES, 1996; POUGH *et al.*, 1999). E, nas espécies de serpentes onde não ocorre combate intrasexual (veja abaixo), a seleção pode favorecer machos menores porque tão logo a maturidade sexual é atingida, maior será o número de fêmeas possíveis que podem fertilizar. Isso pode resultar em vantagem seletiva em relação aos machos que atingem a maturidade com maior tamanho corporal (SHINE, 1978a; 1993). Além disso, é esperado que os machos aumentem seus movimentos durante a estação reprodutiva em busca de fêmeas para cortejar e acasalar e, o menor tamanho corporal, pode facilitar a mobilidade permitindo que maior número de fêmeas seja fertilizada (JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1992). Machos menores também apresentam baixos custos de locomoção e menor possibilidade de serem detectados visualmente por predadores (RIVAS & BURGHARDT, 2001). Para as serpentes fêmeas, a reprodução envolve altos custos relativamente independentes da fecundidade devido às modificações comportamentais associadas à reprodução, como a termorregulação por períodos prolongados e habilidade locomotora reduzida, o que implica em maior vulnerabilidade aos predadores. Além disso, muito frequentemente, as fêmeas não se alimentam durante os períodos mais próximos da parturição (veja SHINE, 1980; 2003; ANDRÉN, 1982; SEIGEL *et al.*, 1987; MADSEN & SHINE, 1994; GREENE, 1997). Assim, as fêmeas devem maximizar o sucesso reprodutivo ao longo da vida atrasando a maturidade até atingirem um grande tamanho corporal e estarem aptas a produzirem ninhadas relativamente grandes (SHINE, 1978b; 1993; 1994). Isso é particularmente verdadeiro em serpentes de espécies vivíparas e com baixa frequência reprodutiva, como é o caso de *B. jararaca* (veja BULL & SHINE, 1979; SEIGEL *et al.*, 1987; SAZIMA, 1992). Além disso, a

seleção natural pode favorecer fêmeas maiores do que os machos devido à existência de uma relação positiva entre a fecundidade e o tamanho corporal (DARWIN, 1871; mas veja SHINE, 1988), uma vez que o sucesso reprodutivo dessas fêmeas está diretamente relacionado ao número de descendentes que podem produzir (KREBS & DAVIES, 1996; POUGH *et al.*, 1999; veja também a discussão sobre fecundidade relativa). Para as serpentes, tal relação já havia sido documentada para *B. jararaca* (JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1990; SAZIMA, 1992; JANEIRO-CINQUINI, 2004b; ALMEIDA-SANTOS, 2005) e é amplamente difundida em táxons de diversos gêneros (e.g. FITCH, 1981; SEIGEL & FITCH, 1984; 1985; FITCH, 1985; SHINE, 1986; PARKER & PLUMMER, 1987; VITT, 1992; MADSEN & SHINE, 1994; MARQUES, 1996a; b; PIZZATTO & MARQUES, 2002), incluindo o gênero *Bothrops* (ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; NOGUEIRA *et al.*, 2003; CAMPBELL & LAMAR, 2004; HARTMANN *et al.*, 2004). Isso ocorre simplesmente devido às fêmeas maiores disporem de maior espaço físico para acomodar ovos ou filhotes em desenvolvimento (GREENE, 1997; RIVAS & BURGHARDT, 2001). Sabe-se também que esse padrão no dimorfismo sexual geralmente está presente nas espécies de serpentes onde não ocorre combate entre os machos pelas fêmeas (SHINE, 1978a; 1993; 1994). Nas populações de *B. jararaca* estudadas, o grau de dimorfismo sexual foi de 0,31 e de 0,41, para os indivíduos da população litorânea e de altitude, respectivamente. Esses valores são semelhantes ao encontrado em *B. pubescens*, espécie do gênero que não apresenta combate entre machos (HARTMANN *et al.*, 2004). Além disso, tais valores são muito superiores aos registrados para as espécies de viperídeos onde os machos combatem pelas fêmeas (veja SHINE, 1994). No gênero *Bothrops*, o combate entre machos parece estar restrito apenas a *B. atrox* e *B. moojeni*, ambas do grupo *B. atrox*. Entretanto, mesmo nesses casos, as fêmeas ainda são maiores e mais robustas em relação aos machos (veja ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002).

Tanto os machos quanto as fêmeas de *B. jararaca* da população de altitude atingem a maturidade com menor tamanho corporal e possivelmente com menor idade em relação aos da população litorânea. Em serpentes, o tamanho corporal e a idade podem estar dissociados em algumas populações (BRONIKOWSKI & ARNOLD, 1999). Contudo, os resultados indicam que as

jararacas de ambos os sexos das duas populações apresentam plasticidade no tamanho corporal mínimo em que se tornam maduras (veja Figuras 11 e 12). A inexistência de uma idade e/ou de um tamanho corporal fixo quando ocorre o primeiro evento reprodutivo foi demonstrada para algumas espécies de serpentes (e.g. FORD & SEIGEL, 1994; BRONIKOWSKI & ARNOLD, 1999; TAYLOR & DENARDO, 2005b) e consiste em uma tática da história de vida bastante comum em diversas espécies de vertebrados (veja STEARNS & KOELLA, 1986 e referências associadas).

A heterogeneidade ambiental produz variações nas taxas de crescimento e nas taxas de mortalidade específicas da idade e do tamanho corporal dos organismos (STEARNS & KOELLA, 1986). Tais variações podem operar ao longo do tempo evolutivo de modo que a idade e o tamanho na maturidade dos organismos sejam determinados por interações entre componentes ambientais e genéticos (GIBBONS *et al.*, 1981; STEARNS & KOELLA, 1986; BRONIKOWSKI & ARNOLD, 1999). A qualidade e a quantidade de alimento ingerido por jovens podem influenciar na idade em que as serpentes atingem a maturidade e iniciam a reprodução. Machos e fêmeas jovens com dieta mais calórica podem atingir a maturidade e reproduzirem-se mais precocemente em relação aos que possuem dieta menos calórica (FORD & SEIGEL, 1994; BRONIKOWSKI & ARNOLD, 1999; TAYLOR & DENARDO, 2005b). Jovens de ambos os sexos da população de altitude alimentam-se de presas endotérmicas (i.e., presas mais calóricas) em frequência significativamente maior do que os da população litorânea (veja capítulo anterior). Assumindo que os menores indivíduos maduros das áreas de altitude sejam mais jovens do que os menores coespecíficos maduros das áreas litorâneas, a dieta diferenciada entre esses jovens deve constituir um importante componente em possibilitar a maturidade e o início da reprodução mais precoce para os indivíduos da população de altitude.

Em serpentes, a variação geográfica no grau de dimorfismo sexual do CRC pode ocorrer devido à existência de diferenças na razão sexual operacional entre as populações nas espécies onde os machos combatem por acesso às fêmeas (FORSMAN, 1991; PEARSON *et al.*, 2002). Entretanto, devido à ausência de combate entre machos em *B. jararaca*, essa hipótese é desconsiderada. A outra causa que pode resultar em variação geográfica no grau de dimorfismo sexual no CRC de serpentes,

é a taxa de crescimento diferenciada de um dos sexos em determinada população que é obtida pelo consumo de presas mais calóricas quando comparada às consumidas pelos coespecíficos de mesmo sexo em outra população (e.g. MADSEN & SHINE, 1993; SHINE *et al.*, 1999; KRAUSE *et al.*, 2003). Em alguns casos, isso pode ocorrer em associação a pressões seletivas para diferentes tamanhos corporais entre os sexos (e.g. FORSMAN, 1991; KRAUSE *et al.*, 2003). Por exemplo, em populações de *Thamnophis sirtalis* (Colubridae) habitantes de áreas relativamente próximas, os machos não diferem no tamanho corporal devido à seleção disruptiva que favorece indivíduos com pequeno tamanho corporal, mas as fêmeas são consideravelmente maiores na área em que as principais presas disponíveis são anfíbios do que na área em que há maior disponibilidade de anelídeos, o que acarreta em variação geográfica no CRC (KRAUSE *et al.*, 2003). Indivíduos de *B. jararaca* da população de altitude são mais dimórficos no CRC (SSD = 0,41) em relação aos da população litorânea (SSD = 0,31) e as diferenças no CRC entre as fêmeas das duas populações são mais acentuadas do que as diferenças entre os machos para esse caráter (veja Figura 1). Isso sugere que tanto a dieta diferenciada entre as populações, em termos de tamanho relativo das presas consumidas, quanto à seleção natural favorecendo diferentes tamanhos corporais entre os sexos, influenciam na existência da variação geográfica no grau de dimorfismo sexual do CRC. A dieta mais calórica das fêmeas da população de altitude associada à seleção de fecundidade deve resultar em fêmeas com CRC significativamente maior em relação às da população litorânea. Por outro lado, apesar dos machos da população de altitude também consumirem presas mais calóricas em relação aos da população litorânea e possuírem maior CRC, o CRC máximo que atingem deve ser limitado pela seleção natural para a maximização do sucesso reprodutivo, como acima discutido (veja KRAUSE *et al.*, 2003 para exemplo semelhante). Portanto, outros fatores sendo iguais (e.g. fatores fisiológicos, pressões de predação) as fêmeas devem ser tão grandes quanto possível em ambas as populações devido ao aumento que isso proporciona na fecundidade e o seu tamanho corporal máximo talvez seja limitado principalmente pela frequência e dimensões relativas das presas consumidas, as últimas sendo maiores nas áreas de altitude (e.g. FORSMAN, 1991). Os

machos por sua vez devem ter o seu tamanho máximo limitado principalmente para maximização do sucesso reprodutivo, ainda que, possam atingir, maiores tamanhos médios máximos nas áreas em que consomem presas maiores, como demonstrado no capítulo anterior.

Comprimento relativo da cabeça

De modo semelhante ao CRC, as fêmeas das duas populações apresentaram comprimento relativo de cabeça significativamente maior em relação aos machos. Essa direção no dimorfismo sexual para esse caráter é preponderante em serpentes e já foi relatado para algumas espécies do gênero *Bothrops* (e.g. CAMILLERI & SHINE, 1990; SHINE, 1991; HALLER & MARTINS, 1999; NOGUEIRA *et al.*, 2003; MONTEIRO *et al.*, 2006; mas veja VALDUJO *et al.*, 2002). Diferenças intersexuais no tamanho relativo da cabeça em serpentes estão comumente associadas a diferenças na dieta (e.g. SHINE, 1986; HOUSTON & SHINE, 1993; SHETTY & SHINE, 2002; VINCENT *et al.*, 2004). Devido às serpentes serem predadoras limitadas pela abertura da boca (ARNOLD, 1993; GREENE, 1997; mas veja JAYNE *et al.*, 2002), as dimensões relativas das presas consumidas exercem forte pressão seletiva no tamanho da cabeça e em estruturas do crânio associadas à biologia alimentar (CAMILLERI & SHINE, 1990; SHINE, 1991). Portanto, qualquer seleção para um aumento no tamanho da presa ingerida poderá implicar em um aumento no tamanho da cabeça e o sexo com maior tamanho relativo de cabeça poderá consumir presas relativamente maiores (e.g. SHINE, 1986; CAMILLERI & SHINE, 1990; HOUSTON & SHINE, 1993; SHETTY & SHINE, 2002; VINCENT *et al.*, 2004). Tais modificações morfológicas podem ser adaptações que permitem a utilização especializada e/ou diferencial dos recursos alimentares entre os sexos e a consequente maximização no sucesso de forrageamento intrasexual ou a possível redução da competição intraespecífica (e.g. SCHOENER, 1967; SHINE, 1986; 1989; 1991; HOUSTON & SHINE, 1993; SHETTY & SHINE, 2002; VINCENT *et al.*, 2004). Entretanto, em ambas as populações, os machos e as fêmeas não apresentaram diferenças significativas em relação aos tipos de presas (ectotérmicas e endotérmicas) e classes das principais presas consumidas (anuros, lagartos e mamíferos) e também não apresentaram diferenças

significativas nas dimensões relativas das presas consumidas (tamanho corporal e robustez; dados não apresentados). Esses resultados não eram esperados por dois motivos: a) devido às fêmeas possuírem maior comprimento relativo de cabeça era esperado que se alimentassem de presas relativamente maiores; b) o veneno das fêmeas de *B. jararaca* é aproximadamente oito vezes mais letal para roedores em relação ao dos machos (FURTADO *et al.*, 2006). Entretanto, também não foram observadas diferenças nos tipos e nas classes das presas consumidas entre os sexos. Portanto, apesar da dieta possivelmente ter exercido modificações nos caracteres morfológicos das populações de *B. jararaca* que habitam áreas com diferentes condições climáticas no estado de São Paulo (veja capítulo anterior), essa dimensão do nicho aparentemente não influenciou na evolução do dimorfismo sexual do comprimento relativo da cabeça nessas populações e nas diferenças bioquímicas e farmacológicas do veneno entre os sexos (mas veja NOGUEIRA *et al.*, 2003 para *B. moojeni*). Vantagens adaptativas para um maior tamanho relativo de cabeça nas fêmeas podem estar associadas à defesa mais eficiente contra predadores (SHINE, 1991). As fêmeas grávidas de *B. jararaca* freqüentemente aquecem-se ao sol em micro-hábitats abertos (SAZIMA, 1989; 1992; SAZIMA & HADDAD, 1992), o que pode expô-las aos predadores diurnos (cf. SHINE, 1980). Às vezes, determinadas características dos organismos refletem adaptações que ocorreram em táxons ancestrais e, portanto, não representam adaptações ou modificações durante períodos mais recentes (PEARSON *et al.*, 2002). Nesse sentido, o maior comprimento relativo de cabeça nas fêmeas pode ser reflexo de uma competição intraespecífica pretérita por alimento (LUISELLI *et al.*, 2002) ou alternativamente, uma consequência acidental de efeitos hormonais durante a ontogenia dos machos (SHINE & CREWS, 1988). Outra hipótese, é que o dimorfismo sexual nesse caráter pode ser resultante de inércia filogenética, uma vez que fêmeas com maior comprimento relativo de cabeça podem ocorrer em outras espécies do gênero *Bothrops* que aparentemente não apresentam diferenças intersexuais nos tipos de presas consumidas (e.g. MONTEIRO *et al.*, 2006). Portanto, a diferença entre os sexos no comprimento relativo da cabeça talvez não esteja necessariamente vinculada a causas adaptativas (e.g. SHINE & CREWS, 1988; CAMILLERI & SHINE, 1990).

Em *Thamnophis sirtalis*, as fêmeas habitantes de áreas onde as presas são relativamente maiores apresentam maior comprimento relativo de cabeça quando comparada às coespecíficas habitantes de áreas onde as presas são relativamente menores. Entretanto, a variação geográfica no tamanho relativo da cabeça não está presente nos machos, embora suas dietas sejam semelhantes à das fêmeas simpátricas (KRAUSE *et al.*, 2003). Em conjunto, esses resultados levam a existência de variação geográfica no grau de dimorfismo sexual no comprimento relativo da cabeça nessa espécie (veja KRAUSE *et al.*, 2003). Por outro lado, em *B. jararaca*, a ausência de variação geográfica no grau de dimorfismo sexual para esse caráter pode ser devido à similaridade nas dimensões relativas das presas consumidas entre os sexos em cada população associada às modificações paralelas no comprimento relativo da cabeça de machos e de fêmeas em resposta às presas localmente consumidas.

Robustez

Maior robustez de fêmeas em relação aos machos já foi relatada para indivíduos adultos de *B. jararaca* provenientes principalmente de localidades da região sul e sudeste do Brasil (VANZOLINI, 1946; JANEIRO CINQUINI *et al.*, 1992; SAZIMA, 1992), para outras espécies do gênero (e.g. ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; VALDUJO *et al.*, 2002; NOGUEIRA *et al.*, 2003) e é relativamente comum em serpentes (veja FITCH, 1981; SHINE, 1993). De forma semelhante ao CRC, a seleção natural pode favorecer fêmeas mais robustas devido ao aumento na fecundidade com o aumento da robustez, o que proporciona maior espaço físico para acomodar os embriões em desenvolvimento (e.g. FITCH, 1981; 1985; SHINE, 1986; 1993). Entretanto, as fêmeas são significativamente mais robustas do que os machos apenas nas áreas de altitude e as diferenças para esse caráter em ambos os sexos entre as populações também devem estar associadas à dieta mais calórica dos indivíduos das áreas de altitude (veja capítulo anterior) e por outras pressões seletivas que podem favorecer fêmeas mais robustas nas áreas mais elevadas (veja item fecundidade relativa). Contudo, sabe-se que no gênero *Bothrops*, há uma correlação altamente positiva entre a

robustez das espécies e o substrato utilizado por essas (MARTINS *et al.*, 2001). Por exemplo, as espécies mais delgadas apresentam hábitos mais arborícolas em relação às mais robustas, que utilizam apenas o solo (MARTINS *et al.*, 2001). Assim, as fêmeas da população litorânea deveriam utilizar com maior frequência substratos arborícolas em relação às da população de altitude, o que poderia justificar a existência da variação geográfica no grau do dimorfismo sexual referente à robustez. A disponibilidade de presas é considerada um dos principais agentes seletivos para as mudanças na utilização do habitat e, conseqüentemente, na robustez entre as espécies do gênero *Bothrops* (MARTINS *et al.*, 2001). Se os anfíbios anuros fossem consumidos em frequência significativamente maior pelas fêmeas da população litorânea, isso reforçaria a hipótese da maior utilização de substratos arborícolas por esses indivíduos e poderia ser uma das explicações para a ausência do dimorfismo sexual na robustez entre os sexos nessa população. De fato, na população litorânea, as fêmeas jovens consomem presas ectotérmicas em frequência muito superior às das endotérmicas ao passo que, na população de altitude, as diferenças no consumo entre esses tipos de presas por fêmeas jovens são pouco evidentes. Contudo, é bastante duvidoso que essa possível diferença no uso do ambiente associada à dieta apenas durante a fase juvenil seja suficiente para resultar em fêmeas adultas menos robustas nas áreas litorâneas. Uma explicação alternativa para a menor robustez das fêmeas das áreas litorâneas é que a morfologia mais delgada poderia conferir uma vantagem seletiva na fuga de predadores, caso a pressão seletiva de predação fosse maior sob as fêmeas dessa população (veja abaixo e também GOULD & LEWONTIN, 1979 para outras explicações). Entretanto, alguns autores alertam para a dificuldade de se interpretar dados comparativos referentes à robustez em serpentes. O principal motivo é que a massa relativa pode ser influenciada pela história recente de alimentação dos indivíduos e, portanto, pela flutuação temporal na disponibilidade de presas (SHINE, 1994; KING, 1997; KRAUSE *et al.*, 2003). A massa corpórea das serpentes obtidas neste estudo foi tomada de indivíduos da coleção do IBSP coletados ao longo de várias décadas e de muitas estações em diferentes localidades do estado de São Paulo e, provavelmente, a disponibilidade de presas sofreu oscilações temporais ao longo desses anos,

mesmo dentro de localidades restritas. Contudo, é impossível determinar até que ponto isso pode ter influenciado nos resultados obtidos. De qualquer forma, se essas diferenças forem verdadeiras, é de especial interesse a identificação das causas responsáveis pela menor robustez observada nas fêmeas da população litorânea devido às suas implicações para o potencial reprodutivo desses indivíduos (e.g. BALLINGER, 1983; FITCH, 1985).

Ciclos reprodutivos

Ciclo reprodutivo dos machos

Com base em medidas morfométricas que indicam a época de recrudescência da atividade testicular, alguns trabalhos mostraram que machos de *B. jararaca* de áreas do sul e do sudeste do Brasil apresentam espermatogênese com início e pico de ocorrência entre a primavera e o verão (outubro a março), o que caracteriza um ciclo reprodutivo sazonal (JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1993b; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; ALMEIDA-SANTOS, 2005). CARDOSO (2001) não observou variações significativas na massa dos testículos de *B. jararaca* ao longo do ano em machos provenientes do município de São Paulo e arredores e concluiu que a espermatogênese nessa população deve ser contínua. Entretanto, o resultado obtido em seu estudo é questionável devido à análise estatística inadequada que foi empregada para verificar esse parâmetro. Ciclo reprodutivo sazonal com aumento significativo no volume dos testículos durante o período mais quente do ano foi observado em diversas espécies de viperídeos, inclusive de regiões temperadas, e isso está associado, ao menos em parte, ao aumento da temperatura corporal das serpentes durante o processo final de formação dos espermatozoides (veja ALDRIDGE, 1975; ALDRIDGE & DUVALL, 2002; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; SALOMÃO & ALMEIDA-SANTOS, 2002; ALMEIDA-SANTOS *et al.*, 2004; ALMEIDA-SANTOS, 2005). Contudo, aumento significativo no volume dos testículos durante o período mais quente do ano (outubro a março) apenas foi constatado para os machos da população de altitude. Para os machos da população litorânea, a espermatogênese parece ser contínua ao longo do ano, o que caracteriza um ciclo reprodutivo contínuo (cf. SAINT-GIRONS,

1982; SCHUETT, 1992). Esse resultado não era esperado por dois motivos: a) *Bothrops jararaca*, assim como outras espécies de viperídeos, armazena espermatozóides nos ductos deferentes por períodos prolongados de tempo (e.g. DILLER & WALLACE, 1984; SCHUETT, 1992; JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1993b; ALDRIDGE & BROWN, 1995; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002), o que deve ocorrer em ambas as populações estudadas; e b) apesar da influência da temperatura no processo final de espermatogênese, o ciclo reprodutivo dos machos nas regiões tropicais são mais dependentes dos ciclos reprodutivos das fêmeas (SAINT-GIRONS, 1982; SOLÓRZANO & CERDAS, 1989). Assim, o período de espermiogênese nos machos de *B. jararaca* faz com que o pico de armazenamento de espermatozóides nos ductos deferentes coincida com o período da cópula (ALMEIDA-SANTOS, 2005). Esse período é o mesmo em que as fêmeas apresentam folículos ovarianos vitelogênicos e sinalizam através de feromônios sua receptividade aos machos (ALMEIDA-SANTOS, 2005; veja também SCHUETT, 1992 e ALDRIDGE & DUVALL, 2002). Portanto, em *B. jararaca*, são as fêmeas que determinam a época da cópula, que deve ocorrer em um período que maximiza o sucesso reprodutivo de ambos os sexos (cf. SCHUETT, 1992). Além disso, esse padrão de espermatogênese é o único relatado para *pitvipers* de regiões temperadas (SCHUETT, 1992; ALDRIDGE & DUVALL, 2002) e parece estar fixado na grande maioria das espécies de *Bothrops*, sugerindo a existência de conservatismo filogenético para esse caráter em todo o gênero (ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002).

Tanto as fêmeas das áreas litorâneas quanto àquelas das áreas de altitude iniciam a vitelogênese secundária em épocas semelhantes do ano e, portanto, a época da cópula (final do verão e início de outono; ALMEIDA-SANTOS & ORSI, 2002; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002) deve ser semelhante em ambas as populações (acasalamento do tipo unimodal *sensu* ALDRIDGE & DUVALL, 2002). De fato, estudos têm mostrado que o período de acasalamentos entre populações de uma mesma espécie de viperídeo tende a ser similar (ALDRIDGE & DUVALL, 2002). Essas informações tomadas em conjunto e associadas à existência de custos fisiológicos relativamente altos na produção de espermatozóides em serpentes (cf. OLSON & SHINE, 1997; SHINE, 2003),

tornam difícil a interpretação da espermatogênese aparentemente contínua dos machos das áreas litorâneas. O fato de o maior volume relativo dos testículos nos machos dessa população ocorrer na primavera e no verão (padrão semelhante ao observado nos machos das áreas de altitude) sugere que o tamanho amostral talvez não tenha sido adequado para detectar diferenças sazonais significativas e que, portanto, a espermatogênese dos machos da população litorânea também deve ser sazonal. Espermatogênese no início da primavera e espermiogênese com término ao final do verão ou no outono, com subsequente estocagem de esperma nos ductos deferentes durante todo o inverno, caracterizam o ciclo reprodutivo do Tipo I, também denominado aestival ou pós-nupcial (SAINT-GIRONS, 1982; SCHUETT, 1992).

Ciclo reprodutivo das fêmeas

Todas as fases do ciclo reprodutivo das fêmeas em ambas as populações apresentaram forte sobreposição temporal, indicando a existência de uma sincronia dos diferentes eventos reprodutivos e ausência de variação geográfica no período em que ocorrem. De um modo geral, a vitelogênese secundária inicia-se em fevereiro ou março (final do verão, o que a caracteriza como vitelogênese do Tipo II; veja ALDRIDGE, 1979) se estendendo principalmente até setembro (final do inverno) nas fêmeas das áreas de altitude e até dezembro (final da primavera) nas fêmeas das áreas litorâneas; ovos nos ovidutos são observados entre outubro a janeiro (primavera e início do verão); embriões em estágios bem desenvolvidos ocorrem entre os meses de janeiro a março (verão); e os nascimentos ocorrem de fevereiro a abril (meados do verão e início do outono), indicando que o período de gestação varia de quatro a seis meses. Esses resultados concordam com estudos anteriores que abordaram o ciclo reprodutivo de fêmeas de *B. jararaca* provenientes de áreas do sul e do sudeste do Brasil (veja JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1993a; CARDOSO, 2001; ALMEIDA-SANTOS & ORSI, 2002; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; JANEIRO-CINQUINI, 2004a; ALMEIDA-SANTOS, 2005) e enfatizam a sazonalidade do ciclo reprodutivo nas fêmeas dessa espécie (cf. ALMEIDA-SANTOS & ORSI, 2002; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002). Fêmeas com reprodução sazonal que

apresentam ocorrência dos eventos reprodutivos em estações do ano similares ao de *B. jararaca*, sobretudo em relação ao período de gestação e nascimento dos neonatos, são observadas em muitas espécies de viperídeos de regiões temperadas (e.g. CAMPBELL & SOLÓRZANO, 1992; SCHUETT, 1992; ALDRIDGE & DUVALL, 2002) e em todas as espécies do complexo *Bothrops* estudadas, independente da região que habitam (e.g. HALLER & MARTINS, 1999; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; VALDUJO *et al.*, 2002; NOGUEIRA *et al.*, 2003; HARTMANN *et al.*, 2004; MONTEIRO *et al.*, 2006). Por exemplo, fêmeas de *B. moojeni* provenientes do bioma Cerrado de regiões do Brasil Central e do sudeste brasileiro e de *B. pubescens* de áreas de pampas e de florestas decíduas da região sul do Brasil, ambientes com forte sazonalidade climática, apresentam ciclos reprodutivos semelhantes ao de *B. atrox* de regiões da Amazônia e de *B. jararacussu* provenientes do litoral sul do estado de São Paulo, ambientes com sazonalidade climática menos pronunciada. Em todas essas espécies, a época do desenvolvimento embrionário e de nascimento dos neonatos ocorre durante o verão (CUNHA & NASCIMENTO, 1975; NOGUEIRA *et al.*, 2003; HARTMANN *et al.*, 2004; MARQUES & SAZIMA, 2004). Portanto, se não há diferenças substanciais no ciclo reprodutivo entre espécies do gênero *Bothrops* habitantes de áreas onde a sazonalidade climática difere em grande extensão, já era esperado que as fêmeas de *B. jararaca* das populações estudadas não apresentassem variação geográfica no ciclo reprodutivo, apesar das diferenças climáticas existentes entre as duas áreas. Tais resultados enfatizam a importância da influência de fatores históricos vinculados a filogenia na determinação dos ciclos reprodutivos em serpentes (e.g. MARQUES, 1996a; b; PRADO, 2003). Também indicam que a reprodução sazonal pode ser conservativa em algumas linhagens de répteis que ocorrem em regiões tropicais, independente se as condições ambientais locais são em alguns casos favoráveis à reprodução contínua (e.g. temperatura, pluviosidade e disponibilidade de presas favorecendo a reprodução contínua; cf. VITT, 1992; MARQUES, 1996a; 1998; PIZZATTO & MARQUES, 2006b, mas veja DIXON & SOINI, 1977 e MARTINS & OLIVEIRA, 1998 para algumas populações de *Bothrops atrox* e SOLÓRZANO & CERDAS, 1989 e CAMPBELL & LAMAR, 2004 para algumas populações de

Bothrops asper; mas veja também FITCH, 1982 para explicações alternativas sobre extensão e variações dos ciclos reprodutivos dos répteis em regiões tropicais).

Interpretações adaptativas para a ocorrência do período de gestação durante a primavera e o verão é que essas estações coincidem com a época do ano em que temperaturas maiores e mais constantes são mais fáceis de serem obtidas pelas serpentes (MARQUES, 1996a; HARTMANN *et al.*, 2004). A seleção de temperaturas adequadas durante esse período pode aumentar a taxa de desenvolvimento embrionário, reduzir a incidência de anomalia dos neonatos e aumentar o valor adaptativo das fêmeas (ANDRADE & ABE, 1998; O'DONNELL & ARNOLD, 2005; veja também SHINE, 2005 e referências associadas). A época de recrutamento, principalmente durante o verão, é sincrônica com o pico de atividade de anuros nessas regiões (e.g. POMBAL-JR., 1997; BERTOLUCI, 1998; MORAES, 2005), que consiste o principal tipo de presa para os neonatos de jararacas (SAZIMA, 1992; MARQUES & SAZIMA, 2004). Alguns autores sugerem que esse fator é um dos responsáveis pela sazonalidade dos ciclos reprodutivos de algumas serpentes de regiões tropicais devido à forte imposição da seleção sob o predador para sincronizar seu ciclo reprodutivo com o de sua presa (e.g. MADSEN & SHINE, 1996; 1998; SOLÓRZANO, 1989; MARTINS & OLIVEIRA, 1998). Contudo, tanto as serpentes quanto as suas presas potenciais podem responder de forma similar às mesmas condições ambientais (e.g. chuva, umidade, temperatura ou uma combinação desses fatores), sem haver necessariamente uma relação de causa e efeito entre a abundância de presas e o recrutamento das serpentes (VALDUJO *et al.*, 2002; NOGUEIRA *et al.*, 2003). Os nascimentos durante a época mais úmida do ano também pode evitar a desidratação de neonatos e aumentar suas chances de sobrevivência (CAMPBELL & SOLÓRZANO, 1992).

Produção reprodutiva e esforço reprodutivo

Tamanho das ninhadas

Com base nos nascimentos registrados em cativeiro, os resultados obtidos para o tamanho da ninhada concordam com os verificados em estudos anteriores para populações de *B. jararaca* do

estado de São Paulo (JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1990; SAZIMA, 1992; CARDOSO, 2001; ALMEIDA-SANTOS, 2005). Quando ambas as populações são analisadas conjuntamente, a amplitude varia de 8 a 23 neonatos, o que está dentro da amplitude conhecida para a espécie, que é de 3 a 34 neonatos (SAZIMA, 1992), mas é superior a amplitude de 2 a 16 neonatos, estabelecida para diversas espécies de serpentes estudadas (SEIGEL & FITCH, 1984). Quando são consideradas apenas as ninhadas da população de altitude, a média é de 17,4 descendentes, praticamente idêntica a encontrada por ALMEIDA-SANTOS (2005). A média e o valor mínimo e máximo da amplitude do tamanho de ninhada obtidas neste estudo são de modo geral superiores às de outras espécies de *Bothrops* com ocorrência no Brasil, incluindo: *B. alcatraz* (média = 2,0 descendentes; n = 2, MARQUES *et al.*, 2002), *B. alternatus* (média = 6,6 descendentes; amplitude 3-9; n = 3, MURPHY & MITCHELL, 1984), *B. erythromelas* (11 descendentes; n = 1, LIRA-DA-SILVA *et al.*, 1993), *B. fonscai* (14 descendentes; n = 1, SAZIMA & MANZANI, 1998), *B. insularis* (média = 6,5 descendentes; amplitude 2-10, HOGE *et al.*, 1959), *B. leucurus* (média = 12,0 descendentes, LIRA-DA-SILVA *et al.*, 1993), *B. moojeni* (média = 15,6 descendentes; amplitude 3-32; n = 21, NOGUEIRA *et al.*, 2003), *B. neuwiedi* (*sensu lato* - média = 12,3 descendentes; amplitude 3-32; n = 6, CAMPBELL & LAMAR, 2004), *B. pauloensis* (média = 9,2 descendentes; amplitude 4-20; n = 15; VALDUJO *et al.*, 2002 e *B. pubescens* (média = 11,0 descendentes; amplitude 4-25; n = 13, HARTMANN *et al.*, 2004). Entretanto, esses valores são inferiores àqueles obtidos para *B. atrox* (média = 33,5 descendentes; amplitude 9-53; n = 4, FERNANDES *et al.*, 1993), *B. jararacussu* (amplitude 13-73 descendentes, MARQUES & SAZIMA, 2004) e *B. mattogrossensis* (amplitude 18-37 descendentes; n = 3, MONTEIRO *et al.*, 2006; veja também as revisões de CARDOSO, 2001; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002 e CAMPBELL & LAMAR, 2004). Portanto, *B. jararaca* aparentemente é uma espécie que produz um número relativamente alto de filhotes quando comparada as espécies brasileiras do gênero *Bothrops*.

Apesar da progenitora da área litorânea ser maior em relação às das áreas de altitude, essa fêmea foi a que produziu a ninhada com o menor número de descendentes. Dados preliminares não publicados e obtidos de algumas ninhadas de *B. jararaca* de áreas litorâneas do estado de São

Paulo, também sugerem que as fêmeas dessas localidades produzem ninhadas menores em relação às daquelas das áreas de altitude, além de produzirem descendentes, em média, com comprimento e massa menores (CARDOSO, 2001), o que também concorda com os dados aqui obtidos (veja abaixo). Menor fecundidade para as fêmeas das áreas litorâneas em relação às daquelas das áreas de altitude quando eliminado o efeito do tamanho corporal, também foi observado quando o número de folículos vitelogênicos e o número de ovos e embriões foram incluídos na estimativa da fecundidade relativa (veja item fecundidade relativa).

Comprimento e massa dos neonatos

Para as cinco ninhadas amostradas das áreas de altitude, a média do CRC e da massa, bem como as medidas de variabilidade, foram bastante similares ao de resultados obtidos em estudos anteriores para ninhadas de *B. jararaca* procedentes principalmente de áreas de altitude do estado de São Paulo (JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1990; SAZIMA, 1992; CARDOSO, 2001; ALMEIDA-SANTOS, 2005). Contudo, para a única ninhada amostrada da população litorânea, o resultado das médias de CRC e principalmente da média da massa dos neonatos foi bastante inferior em relação às médias desses caracteres obtidos para a população de altitude e, conseqüentemente, das relatadas anteriormente. O comprimento e a robustez dos neonatos em serpentes constituem importantes atributos morfológicos dos indivíduos e podem estar correlacionados ao valor adaptativo das fêmeas (BONNET, 1997). O primeiro pode aumentar a eficiência de forrageamento dos indivíduos (e.g. indivíduos com maiores comprimentos podem se alimentar de uma maior amplitude de presas, incluindo presas maiores) e o segundo, pode aumentar a resistência do indivíduo durante períodos de baixa disponibilidade de alimento, além de influenciar nas dimensões relativas das presas que podem ser consumidas (e.g. indivíduos mais robustos possuem maior energia armazenada e podem consumir presas relativamente maiores; BONNET, 1997; MARTINS *et al.*, 2002). Apesar de o tamanho amostral das ninhadas não permitir análises morfológicas mais refinadas entre os neonatos das duas populações, aparentemente os descendentes da população litorânea são menores e menos

robustos em relação àqueles da população de altitude, o que também foi sugerido por CARDOSO (2001). As jararacas jovens das áreas de altitude consomem itens alimentares relativamente maiores em relação àquelas do litoral, incluindo maior frequência de presas endotérmicas (i.e., presas mais calóricas), o que deve ser possível devido à maior robustez (veja MARTINS *et al.*, 2002). Esse consumo de presas mais calóricas pode ser vantajoso em áreas onde o período de forrageamento é mais limitado (veja capítulo anterior) e pode garantir a sobrevivência dos neonatos. Nesse sentido, seria lógico pensar que a seleção favorece a produção de descendentes maiores e mais robustos nas áreas de altitude do estado de São Paulo devido ao maior valor adaptativo que esses caracteres proporcionam a esses indivíduos e, conseqüentemente, aos seus pais (e.g. PIANKA, 1976; STEARNS, 1976; BONNET, 1997).

Modelos teóricos que abordam o tamanho ótimo de descendentes predizem uma relação inversa entre o tamanho da ninhada e o tamanho dos descendentes (e.g. SMITH & FRETWELL, 1974; PIANKA, 1976). Isso deve ocorrer porque a alocação de energia disponível para reprodução é finita em determinado tempo e deve ser dividida entre esses dois componentes da produção reprodutiva (SMITH & FRETWELL, 1974; MADSEN & SHINE, 1996). Em muitas espécies de répteis, o tamanho da ninhada está inversamente relacionado ao tamanho dos descendentes e uma determinada alocação de energia para a reprodução pode ser dividida em poucos e grandes ou em muitos e pequenos descendentes. Portanto, um decréscimo no tamanho da ninhada pode significar um aumento no tamanho dos descendentes e vice-versa (FITCH, 1985; SHINE, 2005). Esse menor tamanho dos neonatos pode ser um compromisso evolutivo para manter elevado o tamanho da ninhada através da redução da energia provida pela progenitora para cada descendente individual (FITCH, 1985). Em serpentes, a relação inversa entre tamanho da ninhada e tamanho dos descendentes foi observada em algumas espécies (e.g. FORD & SEIGEL, 1989b; MADSEN & SHINE, 1992; 1996) ao passo que, em outras, o tamanho dos descendentes varia independentemente do tamanho da ninhada produzida (e.g. FORD & KARGES, 1987; KING, 1993). Nesse último caso, é possível que os recursos advindos durante a gestação sejam suficientes para resultar em dissociação entre tamanho e número de

descendentes produzidos em uma mesma ninhada (KING, 1993). Ainda que, o tamanho amostral seja insuficiente para realizar análises mais complexas sobre as relações entre tamanho corporal da progenitora, número e tamanho dos descendentes produzidos (veja FORD & SEIGEL, 1989b; KING, 1993 e MADSEN & SHINE, 1996), os resultados sugerem que o tamanho dos descendentes varia independentemente do tamanho da ninhada produzida pelas fêmeas de *B. jararaca* e que, portanto, deve haver uma dissociação entre esses dois componentes da produção reprodutiva (e.g. KING, 1993). CARDOSO (2001) também verificou por meio da análise de 10 ninhadas de *B. jararaca* procedentes de áreas da grande São Paulo que as ninhadas maiores não eram as que continham descendentes menores e vice-versa, o que deve ser também verdadeiro para as ninhadas das áreas litorâneas.

Fecundidade relativa

Foi observada uma relação positiva e significativa entre o número potencial de descendentes que podem ser produzidos com o CRC das fêmeas em ambas as populações de *B. jararaca*. Para espécies de répteis amplamente distribuídas, essa relação é bastante consistente em populações segregadas de uma mesma espécie (FITCH, 1985; veja discussões no item maturidade e comprimento rostro-cloacal). Entretanto, quando eliminado o efeito do comprimento rostro-cloacal, as fêmeas das áreas de altitude apresentam maior fecundidade em relação àquelas das áreas litorâneas. A alimentação e a produção reprodutiva são processos intimamente relacionados nos organismos (STEARNS, 1976; BALLINGER, 1983; SEIGEL & FORD, 1987). Quando o período de disponibilidade de presas é extenso para as serpentes e/ou os indivíduos de uma determinada população tem maior oportunidade de forragear ao longo do ano, as fêmeas podem produzir ninhadas maiores e mais pesadas em relação aos períodos em que a disponibilidade de presas é pouco extensa e/ou os indivíduos tem menor oportunidade de forrageamento (ANDRÉN & NILSON, 1983; SEIGEL & FITCH, 1985; SEIGEL & FORD, 2001). Isso ocorre porque, na primeira situação, em que a tomada de energia pelas fêmeas é maior, essas podem armazenar gorduras e proteínas que as

permitem investir na produção de um maior número de descendentes (ANDRÉN & NILSON, 1983). Estudos em laboratório que submeteram serpentes à dietas diferenciadas obtiveram resultados semelhantes. Por exemplo, fêmeas de *Thamnophis marcianus* (Colubridae) e de *Elaphe guttata* (Colubridae) submetidas à dieta de alta energia produziram mais descendentes e ninhadas mais pesadas em relação àquelas submetidas a uma dieta de baixa energia (FORD & SEIGEL, 1989a; SEIGEL & FORD, 1991; 1992). Portanto, é bem possível que a dieta mais calórica (= mais energética) das serpentes fêmeas das áreas de altitude influencie no maior número potencial de descendentes que podem ser produzidos. FITCH (1985), revisando a variação geográfica no tamanho da ninhada em répteis do Novo Mundo, observou uma tendência consistente de aumento da ninhada de áreas de menor altitude (abaixo de 1000 m) para áreas mais elevadas (entre 1000 e 2000 m; veja também GREENE, 1997). Esse aumento da fecundidade paralelo ao aumento da altitude compensa a diminuição no comprimento da estação de crescimento vivenciada pelas populações das áreas mais elevadas e ocasionada pelo clima relativamente frio, que encurta os dias e as estações de atividade das serpentes. Em conjunto, esses fatores atrasam a maturidade e aumentam o período de geração, diminuindo o número de ninhadas por estação reprodutiva. Apesar do período de atividade das jararacas das áreas de altitude provavelmente ser menos extenso em relação aos períodos de atividade daquelas das áreas litorâneas, os indivíduos adultos de ambos os sexos atingem a maturidade e reproduzem-se com tamanho menor (e possivelmente com menor idade) nessas áreas, o que não condiz com a existência de um maior período de geração para as jararacas das áreas mais elevadas. Possivelmente, tais resultados devem-se à menor discrepância altitudinal entre as populações aqui estudadas (0 a 900 m) e aquelas analisadas por FITCH (1985), o que deve resultar em diferenças ambientais mais sutis e, portanto, não suficientes para a ocorrência de um maior período de geração para as fêmeas das áreas de altitude. Por outro lado, é possível que o fator altitude influencie nas diferenças de fecundidade relativa entre as populações via condições ambientais mais ou menos estáveis. STEARNS (1976), em ampla revisão sobre evolução de táticas da história de vida em diversos grupos de organismos, concluiu que a hipótese melhor suportada por

seus dados foi a que prediz que os organismos que habitam ambientes menos estáveis (e.g. maior sazonalidade climática) são caracterizados por maior produção reprodutiva em relação aos que habitam ambientes mais estáveis (e.g. clima mais homogêneo; veja também GREENE, 1997 para as serpentes). Ainda que, os ambientes que o autor considerou mais ou menos estáveis sejam muito mais díspares climaticamente (e.g. florestas tropicais *versus* florestas temperadas; floresta equatorial *versus* áreas desérticas) do que os aqui estudados, seus resultados concordam com os obtidos neste estudo. As áreas de maior altitude da Serra do Mar e as áreas do planalto do estado de São Paulo apresentam maior sazonalidade climática em relação às áreas litorâneas e, nas primeiras, a fecundidade relativa das fêmeas é maior. Sob condições climáticas menos estáveis, os riscos durante o desenvolvimento dos neonatos são maiores e as taxas de mortalidade podem ser mais acentuadas e, portanto, o maior tamanho da ninhada nessas populações pode ser o resultado de ajustes evolutivos compensatórios (STEARNS, 1976; FITCH, 1985). Sabendo-se que fêmeas de jararacas maiores produzem em termos absolutos, maior número de descendentes, essa possível pressão seletiva para um aumento da fecundidade em áreas menos estáveis climaticamente também deve influenciar nas maiores dimensões corporais das fêmeas das áreas de altitude (veja capítulo anterior).

Massa relativa da ninhada (MRN)

Assim como o número e o tamanho dos descendentes produzidos e a frequência reprodutiva, a massa relativa da ninhada (MRN) também constitui um parâmetro confiável do esforço reprodutivo em fêmeas de serpentes (SEIGEL & FORD, 1987; PRADO, 2003; PIZZATTO & MARQUES, 2006a; mas veja VITT & CONGDON, 1978 e VITT & PRICE, 1982) e constitui uma medida mais direta do esforço reprodutivo porque envolve a razão entre a massa da ninhada pela massa da progenitora após o parto (SHINE, 1980; WHITE *et al.*, 1995).

A média da MRN obtida de cinco fêmeas da população das áreas de altitude do estado de São Paulo foi de $0,45 \pm 0,18$. Esse resultado é muito semelhante à média de $0,44 \pm 0,1$ obtida para

jararacas dessas mesmas áreas por ALMEIDA-SANTOS (2005). Quando se inclui a massa da ninhada no denominador e, portanto, o índice da MRN passa a ser a razão da massa da ninhada pela massa da progenitora antes do parto (veja VITT & PRICE, 1982; SEIGEL & FITCH, 1984; SEIGEL *et al.*, 1986), o resultado para a população de altitude é de $0,30 \pm 0,088$. Esse valor está dentro da amplitude de MRN estabelecida para diversas espécies de Viperidae (0,14 - 0,41) e é ligeiramente superior a média constatada para espécies de serpentes vivíparas que caçam de espreita, que é de $0,29 \pm 0,07$ (SEIGEL & FITCH, 1984).

Infelizmente, assim como outros parâmetros reprodutivos que foram obtidos das fêmeas das áreas litorâneas do estado de São Paulo, o tamanho amostral da MRN é inadequado para realizar análises estatísticas comparativas mais complexas. Contudo, algumas conclusões parecem pertinentes.

O fato das jararacas de altitude apresentar maior fecundidade relativa em relação àquelas das áreas litorâneas em associação a inexistência de relação entre o tamanho e o número de descendentes produzidos em *B. jararaca*, são fatores que sugerem que há variação geográfica na MRN entre essas populações. Em répteis Squamata, diferentes valores de MRN entre espécies ou entre populações de uma mesma espécie estão relacionados principalmente a diferenças na disponibilidade de recursos (e.g. tomada diferencial de energia entre as populações), modo reprodutivo, estratégia de forrageamento, comportamento de fuga de predadores e morfologia das espécies (e.g. VITT & CONGDON, 1978; VITT & PRICE, 1982; SEIGEL & FITCH, 1984; SEIGEL *et al.*, 1986; SEIGEL & FORD, 1987; SEIGEL & FORD, 1991). Assim, os maiores valores de MRN verificados para as fêmeas da população de altitude podem ser reflexo da dieta calórica dessas fêmeas, o que permitiria um maior investimento na reprodução (e.g. VITT & CONGDON, 1978; VITT & PRICE, 1982; SEIGEL & FORD, 1991). Por outro lado, sabe-se que a MRN pode apresentar valores relativamente fixos em algumas populações e que são determinados por um compromisso entre a produção reprodutiva efetiva (e.g. maximização do número de descendentes produzidos) e o grau em que carregar uma ninhada volumosa aumenta a probabilidade de a espécie ser predada ou ter a

sua eficiência de forrageamento comprometida (VITT & CONGDON, 1978; veja também SHINE, 1980; SEIGEL *et al.*, 1987 e VITT, 1992). Se por algum motivo (i.e. as fêmeas das áreas litorâneas devem estar ativas por períodos mais prolongados de tempo em relação às áreas de altitude e, portanto, mais susceptíveis a eventos predatórios), a pressão seletiva de predação for mais intensa sob as jararacas grávidas (ou em vitelogênese secundária) das áreas litorâneas, isso poderia selecionar fêmeas com menor MRN nessa população (e.g. VITT & CONGDON, 1978; SEIGEL *et al.*, 1986; SEIGEL & FORD, 1987; SHINE, 2003). Contudo, apenas conhecendo a intensidade e a natureza da predação sob essas duas populações de jararacas, as diferenças na MRN podem ser adequadamente interpretadas sob esse parâmetro (e.g. VITT & CONGDON, 1978). Também é possível, que a pressão seletiva para produzir um maior número de descendentes seja maior sob os indivíduos da população de altitude (veja item acima), o que também favoreceria diretamente um aumento na média da MRN nesta população (veja SHINE, 2003; 2005).

Plasticidade fenotípica ou mudanças evolutivas?

Os caracteres que constituem a história de vida dos organismos estão altamente sujeitos a modificações devido à atuação da seleção natural para maximizar o valor adaptativo dos indivíduos ao ambiente local (e.g. PIANKA, 1976; STEARNS, 1976) e/ou devido à plasticidade fenotípica da espécie e das populações (e.g. BALLINGER, 1983, BEGON *et al.*, 2006). Essa plasticidade consiste na modificação de caracteres em resposta aos fatores proximais do ambiente, muito frequentemente, oscilações temporais na disponibilidade de presas ou disponibilidade diferencial de tipos de presas entre as populações (STEARNS, 1976; BALLINGER, 1983). Para os répteis, foi constatado que variações geográficas em caracteres da história de vida podem ser atribuídas a ambos os fatores (e.g. BALLINGER, 1983; FITCH, 1985; SHINE, 2003) e que alguns caracteres podem ser mais plásticos em relação a outros (ANDRÉN, 1982; ANDRÉN & NILSON, 1983; SEIGEL & FITCH, 1985; FORD & SEIGEL, 1989a; SEIGEL & FORD, 1991). Além disso, o grau de plasticidade em um caráter específico da história de vida também pode variar entre diferentes táxons (FORD & SEIGEL, 1989a; SEIGEL &

FORD, 1991) ou até mesmo entre populações de uma mesma espécie de serpente (SEIGEL & FORD, 2001).

Embora seja recomendado um conhecimento prévio de quais caracteres da história de vida da espécie a ser estudada podem ou não apresentar modificações devido à plasticidade fenotípica (veja FORD & SEIGEL, 1989a; SEIGEL & FORD, 1991), este estudo representa um primeiro passo para a compreensão das diferenças nesses caracteres entre as populações de jararacas que habitam áreas costeiras e áreas adjacentes mais elevadas no estado de São Paulo. Primeiramente, pelo simples fato de demonstrar que essas populações diferem em alguma extensão no grau de dimorfismo sexual para caracteres morfológicos e na grande maioria dos caracteres de história de vida estudados. E, que tais modificações presumivelmente devem ter sido mediadas por mudanças evolutivas e/ou através da plasticidade fenotípica da espécie, como sugerido por diversos pesquisadores (e.g. BALLINGER, 1983; FITCH, 1985; GOTTHARD & NYLIN, 1995). Contudo, são necessários estudos mais detalhados para verificar quais desses caracteres de fato podem se modificar devido à influência de fatores proximais e quais estão menos sujeitos a variações dessa natureza. Posteriormente, seria de grande importância investigar se variações semelhantes também pode ocorrer em outros táxons do gênero *Bothrops* que habitam áreas geográficas com diferentes condições ambientais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aldridge, R.D. 1975. Environmental control of spermatogenesis in the rattlesnake *Crotalus viridis*. **Copeia**, 1975: 493-496.
- Aldridge, R.D. 1979. Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. **Herpetologica**, 35(3): 256-261.
- Aldridge, R.D. & W.S. Brown. 1995. Male reproductive cycle, age at maturity, and cost of reproduction in the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*). **Journal of Herpetology**, 29: 399-407.

- Aldridge, R.D. & D. Duvall. 2002. Evolution of the mating season in the pitvipers of North America. **Herpetological Monographs**, 16: 1-25.
- Almeida-Santos, S.M. 2005. **Modelos reprodutivos em serpentes: estocagem de esperma e placentação em *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae)**. Dissertação de Doutorado em Ciências. Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Departamento de Cirurgia. Universidade de São Paulo, São Paulo. 204p.
- Almeida-Santos, S.M. & A.M. Orsi. 2002. Ciclo reprodutivo de *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae): morfologia e função do oviduto. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, 26(2): 109-112.
- Almeida-Santos, S.M. & M.G. Salomão. 2002. Reproduction in neotropical pitvipers, with emphasis on species of the genus *Bothrops*, Pp. 445-462. In: G.W. Schuett; M. Höggren; M.E. Douglas & H.W. Greene (Eds.). **Biology of the vipers**. Eagle Mountain, Utah, 580p.
- Almeida-Santos, S.M.; I.L. Laporta-Ferreira; M.M. Antoniazzi & C. Jared. 2004. Sperm storage in males of the snake *Crotalus durissus terrificus* (Crotalinae: Viperidae) in southeastern Brazil. **Comparative Biochemistry and Physiology, Part A**, 139: 169-174.
- Andrade, D.V. & A.S. Abe. 1998. Abnormalities in a litter of *Boa constrictor amarali*. **The Snake**, 28: 28-32.
- Andrén, C. 1982. Effect of prey density on reproduction, foraging and other activities in the adder, *Vipera berus*. **Amphibia-Reptilia**, (3): 81-96.
- Andrén, C. & G. Nilson. 1983. Reproductive tactics in an island population of adders, *Vipera berus* (L.), with a fluctuating food resource. **Amphibia-Reptilia**, (4): 63-79.
- Arnold, S.J. 1993. **Foraging theory and prey-size-predator-size relations in snakes**, Pp. 87-115. In: R.A. Seigel & J.T. Collins (Eds.). *Snakes: ecology and behavior*. McGraw-Hill, New York, 414p.

- Ballinger, R.E. 1983. Life history variations, Pp. 241-260. In: R. Huey; E.R. Pianka & T.W. Schoener (Eds.). **Lizard Ecology: Studies on a model organism**. Harvard University Press, Cambridge, MA, 512p.
- Begon, M.; C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. **Ecology: From individuals to ecosystems**. Blackwell Publishing Ltd, Malden, 4th USA, 746p.
- Bertoluci, J. 1998. Annual patterns of breeding activity in Atlantic Rainforest anurans. **Journal of Herpetology**, 32(4): 607-611.
- Bonnet, X. 1997. Influence of size on survival in newborn asp vipers (*Vipera aspis*): preliminary results. **Amphibia-Reptilia**, 18: 107-112.
- Bronikowski, A.M. & S.J. Arnold. 1999. The evolutionary ecology of life history variation in the garter snake *Thamnophis elegans*. **Ecology**, 80(7): 2314-2325.
- Bull, J.J. & R. Shine. 1979. Iteroparous animals that skip opportunities for reproduction. **The American Naturalist**, 114(2): 296- 303.
- Camilleri, C. & R. Shine. 1990. Sexual dimorphism and dietary divergence: differences in trophic morphology between male and female snakes. **Copeia**, 1990(3): 649-658.
- Campbell, J.A. & W.W. Lamar. 2004. **The venomous reptiles of the Western Hemisphere. Volume I**. Ithaca, New York, 476p.
- Campbell, J.A. & A. Solórzano. 1992. The distribution, variation, and natural history of the Middle American montane pitviper, *Porthidium godmani*, Pp. 223-250. In: J.A. Campbell & E.D. Brodie-Jr (Eds.). **Biology of the Pitvipers**. Selva, Tyler, Texas, 452p.
- Cardoso, S.R.T. 2001. **Estratégias reprodutivas de *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae)**. Dissertação de Mestrado em Ciências. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Zoologia. Universidade de São Paulo, São Paulo. 89p.
- Cunha, O.R. & F.P. Nascimento. 1975. Ofídios da Amazônia VII – As serpentes peçonhentas do gênero *Bothrops* (jararacas) e *Lachesis* (surucucus) da região Leste do Pará (Ophidia, Viperidae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Zoologia**, 83:1-42.

- Darwin, C. 1859. **Origem das espécies**. Villa Rica Editoras Reunidas LTDA, Belo Horizonte, Minas Gerais, 352p.
- Darwin, C.R. 1871. **The descent of man, and selection in relation to sex**. 2th, Appleton, New York.
- Diller, L.V. & R.L. Wallace. 1984. Reproductive biology of the northern pacific rattlesnake (*Crotalus viridis oreganus*) in northern Idaho. **Herpetologica**, 40: 182-193.
- Dixon, J.R. & P. Soini. 1977. The reptiles of the upper Amazon Basin, Iquitos Region, Peru. II. Crocodylians, turtles and snakes. **Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology**, 12: 1-91.
- Farr, D.R. & P.T. Gregory. 1991. Sources of variation in estimating litter characteristics of the garter snake, *Thamnophis elegans*. **Journal of Herpetology**, 25(3): 261-268.
- Fernandes, W.; S.R.T. Cardoso; M.M.G. Chaves; C.K. Miyaji; S.S. Sant'anna & L.A.B. Lula. 1993. Aspectos reprodutivos de *Bothrops atrox*: Período de cópula e dados sobre a ninhada (Serpentes, Viperidae). **III Congresso Latino Americano de Herpetologia**, Campinas, Brasil.
- Fitch, H.S. 1981. Sexual size differences in reptiles. **The University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publication**, 70: 1-72.
- Fitch, H.S. 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. **Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas**, 96: 1-53.
- Fitch, H.S. 1985. Variation in clutch and litter size in new world reptiles. **The University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publication**, 76: 1-76.
- Ford, N.B. & J.P. Karges. 1987. Reproduction in the checkered garter snake, *Thamnophis marcianus*, from southern Texas and northeastern Mexico: seasonality and evidence for multiple clutches. **The Southwestern Naturalist**, 32(1): 93-101.
- Ford, N.B. & R.A. Seigel. 1989a. Phenotypic plasticity in reproductive traits: evidence from a viviparous snake. **Ecology**, 70(6): 1768-1774.

- Ford, N.B. & R.A. Seigel. 1989b. Relationships among body size, clutch size, and egg size in three species of oviparous snakes. **Herpetologica**, 45(1): 75-83.
- Ford, N.B. & R.A. Seigel. 1994. An experimental study of the trade-offs between age and size at maturity: effects of energy availability. **Functional Ecology**, 8: 91-96.
- Forsman, A. 1991. Variation in sexual size dimorphism and maximum body size among adder populations: effects of prey size. **Journal of Animal Ecology**, 60: 253-267.
- Furtado, M.F.D.; S.R. Travaglia-Cardoso & M.M.T. Rocha. 2006. Sexual dimorphism in venom of *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae). **Toxicon**, 48: 401-410.
- Gibbons, J.W.; R.D. Semlitsch; J.L. Greene & J.P. Schubauer. 1981. Variation in age and size at maturity of the slider turtle (*Pseudemys scripta*). **The American Naturalist**, 117(5): 841-845.
- Gotthard, K. & S. Nylin. 1995. Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. **Oikos**, 74: 3-17.
- Gould, S.J. & R.C. Lewontin, 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. **Proceedings of the Royal Society of London, B**, 205: 581-598.
- Greene, H.W. 1997. **Snakes: The evolution of the mystery in nature**. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California, 351p.
- Gregory, P.T. & K.W. Larsen. 1993. Geographic variation in reproductive characteristics among Canadian populations of the common garter snake (*Thamnophis sirtalis*). **Copeia**, 1993(4): 946-958.
- Haller, E.C.P. & M. Martins. 1999. História natural da urutu, *Bothrops alternatus* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae). V° **Congresso Latino Americano de Herpetología. Publicacion Extra Museo Nacional de Historia Natural Montevideo-Uruguay**, Montevideo, Uruguay.
- Hartmann, M.T.; O.A.V. Marques & S.M. Almeida-Santos. 2004. Reproductive biology of the southern Brazilian pitviper *Bothrops neuwiedi pubescens* (Serpentes, Viperidae). **Amphibia-Reptilia**, 25: 77-85.

- Hoge, A.R.; H.E. Belluomini; G. Schreiber & A.M. Penha. 1959. Sexual abnormalities in *Bothrops insularis* (Amaral, 1921). **Memórias do Instituto Butantan**, 29: 17-88.
- Houston, D. & R. Shine. 1993. Sexual dimorphism and niche divergence: feeding habits of the arafura filesnake. **Journal of Animal Ecology**, 62: 737-748.
- Janeiro-Cinquini, T.R.F. 2004a. Variação anual do sistema reprodutor de fêmeas de *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae). **Iheringia, Série Zoologia**, 94(3): 325-328.
- Janeiro-Cinquini, T.R.F. 2004b. Capacidade reprodutiva de *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae). **Iheringia, Série Zoologia**, 94(4): 429-431.
- Janeiro-Cinquini, T.R.F.; F.F. Leinz & E.C. Farias. 1993a. Ovarian cycle of the snake *Bothrops jararaca*. **Memórias do Instituto Butantan**, 55(1): 33-36.
- Janeiro-Cinquini, T.R.F.; F.F. Leinz & E.C. Farias. 1993b. Seasonal variation in weight and length of the testicles and the quantity of abdominal fat of the snake *Bothrops jararaca*. **Memórias do Instituto Butantan**, 55(1): 15-19.
- Janeiro-Cinquini, T.R.F.; F.F. Leinz & V.C.F. Figueiredo. 1992. Sexual dimorphism in adult *Bothrops jararaca*. **Bulletin of the Chicago Herpetological Society**, 27(4): 94-95.
- Janeiro-Cinquini, T.R.F.; F.F. Leinz & M.M. Ishizuka. 1990. Body size-litter size relationships and some characteristics of litters in *Bothrops jararaca*. **Bulletin of the Chicago Herpetological Society**, 25(5): 84-85.
- Jayne, B.C.; H.K. Voris & P.K.L. NG. 2002. Snake circumvents constraints on prey size. **Nature**, 418: 143.
- King, R.B. 1993. Determinants of offspring number and size in the brown snake, *Storeria dekayi*. **Journal of Herpetology**, 27(2): 175-185.
- King, R.B. 1997. Variation in brown snake (*Storeria dekayi*) morphology and scalation: sex, family, and microgeographic differences. **Journal of Herpetology**, 31(3): 335-346.
- King, R.B. 2000. Analyzing the relationship between clutch size and female body size in reptiles. **Journal of Herpetology**, 34(1): 148-150.

- King, R.B.; T.D. Bittner; A. Queral-Regil & J.H. Cline. 1999. Sexual dimorphism in neonate and adult snakes. **Journal of Zoology**, 247: 19-28.
- Krause, M.A.; G.M. Burghardt & J.C. Gillingham. 2003. Body size plasticity and local variation of relative head and body size sexual dimorphism in garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). **Journal of Zoology**, 261: 399-407.
- Krebs, J.R. & N.B. Davies. 1996. **Introdução à ecologia comportamental**. Atheneu Editora São Paulo, São Paulo, 420p.
- Lira-da-Silva, R.M.; L.L. Casais-E-Silva; I. Biondi Queiroz & T.B. Nunes. 1993. Contribuição à biologia reprodutiva de serpentes do Estado da Bahia, Brasil: I Vivíparas. **III Congresso Latino Americano de Herpetologia**, Campinas, Brasil.
- Luiselli, L.; G.C. Akani; C. Corti & F.M. Angelici. 2002. Is sexual size dimorphism in relative head size correlated with intersexual dietary divergence in west African forest cobras, *Naja melanoleuca*? **Contributions to Zoology**, 71: 141-145.
- Madsen, T. & R. Shine. 1992. Determinants of reproductive success in female adders, *Vipera berus*. **Oecologia**, 92: 40-47.
- Madsen, T. & R. Shine. 1993. Phenotypic plasticity in body sizes and sexual size dimorphism in european grass snakes. **Evolution**, 47(1): 321-325.
- Madsen, T. & R. Shine. 1994. Costs of reproduction influence the evolution of sexual size dimorphism in snakes. **Evolution**, 48(4): 1389-1397.
- Madsen, T. & R. Shine. 1996. Determinants of reproductive output in female water pythons (*Liasis fuscus*: Pythonidae). **Herpetologica**, 52(2): 146-159.
- Madsen, T. & R. Shine. 1998. Quantity or quality? Determinants of maternal reproductive success in tropical pythons *Liasis fuscus*. **Proceedings of the Royal Society, London B**, 265: 1521-1525.

- Marques, O.A.V. 1996a. Reproduction, seasonal activity and growth of the coral snake, *Micrurus corallinus* (Elapidae), in the southeastern Atlantic forest in Brazil. **Amphibia-Reptilia**, 17: 277-285.
- Marques, O.A.V. 1996b. Biologia reprodutiva da cobra-coral *Erythrolamprus aesculapii* Linnaeus (Colubridae), no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 13(3): 747-753.
- Marques, O.A.V. 1998. **Composição faunística, história natural e ecologia de serpentes da Mata Atlântica, na região da Estação Ecológica Juréia-Itatins, São Paulo, SP**. Dissertação de Doutorado em Zoologia. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Zoologia. Universidade de São Paulo, São Paulo. 135p.
- Marques, O.A.V. & I. Sazima. 2004. História natural dos répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins, Pp. 257-277. In: O.A.V. Marques & W. Duleba (Eds.). **Estação Ecológica Juréia-Itatins. Ambiente físico, flora e fauna**. Holos Editora, Ribeirão Preto, São Paulo, 384p.
- Marques, O.A.V.; M. Martins & I. Sazima. 2002. A new insular species of pitviper from Brazil, with comments on evolutionary biology and conservation of the *Bothrops jararaca* group (Serpentes, Viperidae). **Herpetologica**, 58(3): 303-312.
- Martins, M. & M.E. Oliveira. 1998. Natural history of snakes in forests of the Manaus Region, Central Amazonia, Brazil. **Herpetological Natural History**, 6(2): 78-150.
- Martins, M.; O.A.V. Marques & I. Sazima. 2002. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*, Pp. 1-22. In: G.W. Schuett; M. Höggren; M.E. Douglas & H.W. Greene (Eds.). **Biology of the vipers**. Eagle Mountain, Utah, 580p.
- Martins, M.; M.S. Araújo; R.J. Sawaya & R. Nunes. 2001. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). **Journal of Zoology**, 254: 529-538.
- Mayr, E. 1977. **Populações, espécies e evolução**. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 485p.

- Monteiro, C.; C.E. Montgomery; F. Spina; R.J. Sawaya & M. Martins. 2006. Feeding, reproduction, and morphology of *Bothrops mattogrossensis* in the Brazilian Pantanal. **Journal of Herpetology**, 40(3): 408-413.
- Moraes, R.A. 2005. Distribuição temporal de anuros (Amphibia) em duas poças permanentes no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo. **2º Congresso Brasileiro de Herpetologia**. Resumos, CD-Rom, Belo Horizonte-MG.
- Murphy, J.B. & L.A. Mitchell. 1984. Miscellaneous notes on the reproductive biology of reptiles. 6. Thirteen varieties of the genus *Bothrops* (Serpentes, Crotalidae). **Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia**, 78(1): 199-214.
- Nogueira, C.; R.J. Sawaya & M. Martins. 2003. Ecology of the pitviper, *Bothrops moojeni*, in the Brazilian Cerrado. **Journal of Herpetology**, 37(4): 653-659.
- O'Donnel, R.P. & S.J. Arnold. 2005. Evidence for selection on thermoregulation: effects of temperature on embryo mortality in the garter snake (*Thamnophis elegans*). **Copeia**, 2005(4): 929-933.
- Olsson, M.; T. Madsen & R. Shine. 1997. Is sperm really so cheap? Costs of reproduction in male adders, *Vipera berus*. **Proceedings of the Royal Society, London B**, 264: 455-459.
- Parker, W.S. & M.V. Plummer. 1987. Population Ecology, Pp. 253-301. In: R.A. Seigel; J.T. Collins & S.S. Novak (Eds.). **Snakes: ecology and evolutionary biology**. Macmillan Publishing Company, New York, 529p.
- Pearson, D.; R. Shine & A. Williams. 2002. Geographic variation in sexual size dimorphism within a single snake species (*Morelia spilota*, Pythonidae). **Oecologia**, 131: 418-426.
- Pianka, E.R. 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. **The American Zoologist**, 16: 775-784.
- Pianka, E.R. 1994. **Evolutionary Ecology**. HarperCollins College Publishers, 5th New York, New York, 486p.

- Pianka, E.R. & W.S. Parker. 1975. Age-specific reproductive tactics. **The American Naturalist**, 109(968): 453-464.
- Pizzatto, L. & O.A.V. Marques. 2002. Reproductive biology of the false coral snake *Oxyrhopus guibei* (Colubridae) from southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, 23: 495-504.
- Pizzatto, L. & O.A.V. Marques. 2006a. Interpopulational variation in sexual dimorphism, reproductive output, and parasitism of *Liophis miliaris* (Colubridae) in the Atlantic Forest of Brazil. **Amphibia-Reptilia**, 27: 37-46.
- Pizzatto, L. & O.A.V. Marques. 2006b. Interpopulational variation in reproductive cycles and activity of the water snake *Liophis miliaris* (Colubridae) in Brazil. **Herpetological Journal**, 16: 353-362.
- Pombal-Jr, J.P. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, 57(4): 583-594.
- Pough, F.H.; J.B. Heiser & W.N. McFarland. 1999. **A vida dos vertebrados**. Atheneu Editora São Paulo, São Paulo, 798p.
- Prado, L.P. 2003. **Reprodução de *Liophis miliaris* (Serpentes: Colubridae) no Brasil: influência histórica e variações geográficas**. Dissertação de Mestrado em Ecologia. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Departamento de Ecologia. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo. 92p.
- Queral-Regil, A. & R.B. King. 1998. Evidence for phenotypic plasticity in snake body size and relative head dimensions in response to amount and size of prey. **Copeia**, 1998(2): 423-429.
- Rivas, J.A. & G.M. Burghardt. 2001. Understanding sexual size dimorphism in snakes: wearing the snake's shoes. **Animal Behaviour**, Forum, 62: F1-F6.
- Saint-Girons, H. 1982. Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. **Herpetologica**, 38(1): 5-16.

- Salomão, M.G. & S.M. Almeida-Santos. 2002. The reproductive cycle in male neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus terrificus*), Pp.507-514. In: G.W. Schuett; M. Höggren; M.E. Douglas & H.W. Greene (Eds.). **Biology of the vipers**. Eagle Mountain, Utah, 580p.
- Sazima, I. 1989. Comportamento alimentar da jararaca, *Bothrops jararaca*: encontros provocados na natureza. **Ciência e Cultura**, 41(5): 500-505.
- Sazima, I. 1992. Natural history of the jararaca pitviper, *Bothrops jararaca*, in southeastern Brazil, Pp. 199-216. In: J.A. Campbell & E.D. Brodie-Jr (Eds.). **Biology of the Pitvipers**. Selva, Tyler, Texas, 452p.
- Sazima, I. & C.F.B. Haddad. 1992. Répteis da Serra do Japi: notas sobre história natural, Pp. 212-236. In: L.P.C. Morellato (Org.). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Editora da UNICAMP/FAPESP, Campinas, 321p.
- Sazima, I. & P.R. Manzani. 1998. *Bothrops fonsecai* (Fonseca's Lancehead). Reproduction and size. **Herpetological Review**, 29: 102-103.
- Schoener, T.W. 1967. The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. **Science**, 155: 474-477.
- Schuett, G.W. 1992. Is long-term sperm storage an important component of the reproductive biology of temperate pitvipers?, Pp. 169-184. In: J.A. Campbell & E.D. Brodie-Jr (Eds.). **Biology of the Pitvipers**. Selva, Tyler, Texas, 452p.
- Seigel, R.A. & H.S. Fitch. 1984. Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. **Oecologia**, 61: 293-301.
- Seigel, R.A. & H.S. Fitch. 1985. Annual variation in reproduction in snakes in a fluctuating environment. **Journal of Animal Ecology**, 54: 497-505.
- Seigel, R.A. & N.B. Ford. 1987. Reproductive ecology, Pp. 210-252. In: R.A. Seigel; J.T. Collins & S.S. Novak (Eds.). **Snakes: ecology and evolutionary biology**. Macmillan Publishing Company, New York, 529p.

- Seigel, R.A. & N.B. Ford. 1991. Phenotypic plasticity in the reproductive characteristics of an oviparous snake, *Elaphe guttata*: implications for life history studies. **Herpetologica**, 47(3): 301-307.
- Seigel, R.A. & N.B. Ford. 1992. Effect of energy input on variation in clutch size and offspring size in a viviparous reptile. **Functional Ecology**, 6: 382-385.
- Seigel, R.A. & N.B. Ford. 2001. Phenotypic plasticity in reproductive traits: geographical variation in plasticity in a viviparous snake. **Functional Ecology**, 15: 36-42.
- Seigel, R.A.; H.S. Fitch & N.B. Ford. 1986. Variation in relative clutch mass in snakes among and within species. **Herpetologica**, 42(2): 179-185.
- Seigel, R.A.; M.M. Huggins & N.B. Ford. 1987. Reduction in locomotor ability as a cost of reproduction in gravid snakes. **Oecologia**, 73: 481-485.
- Semlitsch, R.A. & J.W. Gibbons. 1978. Reproductive allocation in the brown water snake, *Natrix taxispilota*. **Copeia**, 1978(4): 721-723.
- Shetty, S. & R. Shine. 2002. Sexual divergence in diets and morphology in Fijian sea snakes *Laticauda colubrina* (Laticaudinae). **Austral Ecology**, 27: 77-84.
- Shine, R. 1977a. Reproduction in Australian elapid snakes I. Testicular cycles and mating seasons. **Australian Journal of Zoology**, 25:647-653.
- Shine, R. 1977b. Reproduction in Australian elapid snakes II. Female reproductive cycles. **Australian Journal of Zoology**, 25:655-666.
- Shine, R. 1978a. Sexual size dimorphism and male combat in snakes. **Oecologia**, 33: 269-277.
- Shine, R. 1978b. Growth rates and sexual maturation in six species of Australian elapid snakes. **Herpetologica**, 34(1): 73-79.
- Shine, R. 1980. "Costs" of reproduction in reptiles. **Oecologia**, 46: 92-100.
- Shine, R. 1986. Sexual differences in morphology and niche utilization in an aquatic snake, *Acrochordus arafurae*. **Oecologia**, 69: 260-267.

- Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. **The American Naturalist**, 131(1): 124-131.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. **The Quarterly Review of Biology**, 64(4): 419-461.
- Shine, R. 1990. Proximate determinants of sexual differences in adult body size. **The American Naturalist**, 135(2): 278-283.
- Shine, R. 1991. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. **The American Naturalist**, 138(1): 103-122.
- Shine, R. 1993. Sexual dimorphism in snakes, Pp. 49-86. In: R.A. Seigel & J.T. Collins (Eds.). **Snakes: ecology and behavior**. McGraw-Hill, New York, 414p.
- Shine, R. 1994. Sexual size dimorphism in snakes revisited. **Copeia**, 1994(2): 326-346.
- Shine, R. 2003. Reproductive strategies in snakes. **Proceedings of the Royal Society, London B**, 270: 995-1004.
- Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. **The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 36: 23-46.
- Shine, R. & D. Crews. 1988. Why male garter snake have small heads: the evolution and endocrine control of sexual dimorphism. **Evolution**, 42(5): 1105-1110.
- Shine, R.; Ambariyanto; P.S. Harlow & Mumpuni. 1999. Reticulated pythons in Sumatra: biology, harvesting and sustainability. **Biological Conservation**, 87: 349-357.
- Shine, R.; W.R. Branch; P.S. Harlow & J.K. Webb. 1998. Reproductive biology and food habits of horned adders, *Bitis caudalis* (Viperidae) from southern Africa. **Copeia**, 1998(2): 391-401.
- Smith, C.C. & S.D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. **The American Naturalist**, 108(962): 499-506.
- Solórzano, A. 1989. Distribución y aspectos reproductivos de la mano de piedra, *Bothrops nummifer* (Serpentes: Viperidae), en Costa Rica. **Revista de Biología Tropical**, 37(2): 133-137.

- Solórzano, A. & L. Cerdas. 1989. Reproductive biology and distribution of the terciopelo, *Bothrops asper* garman (Serpentes: Viperidae), in Costa Rica. **Herpetologica**, 45(4): 444-450.
- StatSoft. 1998. **STATISTICA for Windows (release 5.1 J)**. Tulsa: StatSoft.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. **The Quarterly Review of Biology**, 51(1): 3-47.
- Stearns, S.C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 1977(8): 145-171.
- Stearns, S.C. & J.C. Koella. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. **Evolution**, 40(5): 893-913.
- Taylor, E.N. & D.F. DeNardo. 2005a. Reproductive ecology of western diamond-backed rattlesnake (*Crotalus atrox*) in the Sonorian desert. **Copeia**, 2005(1): 152-158.
- Taylor, E.N. & D.F. DeNardo. 2005b. Sexual size dimorphism and growth plasticity in snakes: an experiment on the western diamond-backed rattlesnake (*Crotalus atrox*). **Journal of Experimental Zoology**, 303A: 598-607.
- Tinkle, D.W. 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. **The American Naturalist**, 103(933): 501-516.
- Valdujo, P.H.; C. Nogueira & M. Martins. 2002. Ecology of *Bothrops neuwiedi pauloensis* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. **Journal of Herpetology**, 36(2): 169-176.
- Vanzolini, P.E. 1946. Regressão do peso sobre o comprimento em *Bothrops jararaca* e sua variação sexual e estacional. **Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia**, 3(25): 271-292.
- Vincent, S.E.; A. Herrel & D.J. Irschick. 2004. Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). **Journal of Zoology**, 264: 53-59.
- Vitt, L.J. 1992. Diversity of reproductive strategies among brazilian lizards and snakes: the significance of lineage and adaptation, Pp. 135-149. In: W.C. Hamlett (Ed.). **Reproductive Biology of South American Vertebrates**. Springer-Verlag, New York, 328p.

- Vitt, L.J. & J.D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. **The American Naturalist**, 112(985): 595-608.
- Vitt, L.J. & H.J. Price. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. **Herpetologica**, 38(1): 237-255.
- White, B.S.; J.S. Keogh & R. Shine. 1995. Reproductive output in two species of small elapid snakes. **Herpetofauna**, 25(2): 20-22.
- Zar, J.H. 1999. **Biostatistical Analysis**. Upper Saddle River, New Jersey, 663p.

CAPÍTULO 4

DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES

DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES

Assim como constatado para populações de diversas espécies de répteis Squamata distribuídas geograficamente ao longo de áreas com diferentes condições bióticas e abióticas, populações de *Bothrops jararaca* do estado de São Paulo habitantes de áreas litorâneas e de áreas adjacentes mais elevadas da Serra do Mar e do planalto (altitudes variando entre 450 a 950 m e sazonalidade climática mais acentuada em relação às primeiras), também apresentam variação geográfica em caracteres morfológicos e associados à biologia alimentar e reprodutiva. Tais variações devem estar relacionadas às oportunidades diferenciadas para as atividades de forrageamento e de captura de presas entre os indivíduos das duas populações, bem como à disponibilidade diferencial de presas potenciais ao longo do ano nas áreas de ocorrência dessas populações. Assim, a sazonalidade climática mais acentuada das áreas de altitude do estado de São Paulo deve restringir os períodos de forrageamento, além de reduzir as taxas de captura de presas pelas jararacas habitantes dessas áreas. Presumivelmente, para compensar o menor consumo de presas, essas jararacas consomem itens alimentares relativamente maiores (= presas mais calóricas) em relação àquelas das áreas litorâneas, o que deve resultar na obtenção de maior biomassa por unidade de tempo gasto forrageando (= maior sucesso de forrageamento). Esse mesmo fator também pode estar relacionado à maior frequência de presas endotérmicas encontrada na dieta dos jovens das áreas de altitude. Além disso, é possível que as condições climáticas mais homogêneas das áreas litorâneas favoreçam uma disponibilidade de presas ectotérmicas às jararacas ao longo de todo o ano e também influencie nessas diferenças. Por outro lado, a ausência de diferenças nos tipos e nas classes das presas consumidas entre os indivíduos sub-adultos e adultos das duas populações deve estar associada ao abandono de itens alimentares relativamente pequenos (e.g. presas ectotérmicas) ao longo da ontogenia, o que resulta na existência de mudança ontogenética na dieta das jararacas de ambas as populações.

A frequência de serpentes alimentadas e o número de indivíduos com presas múltiplas no sistema digestório é baixa e deve estar relacionada principalmente à baixa demanda energética e a

elevada eficiência dos ectotérmicos em converter a energia de suas presas em biomassa. A existência de diferenças significativas na frequência de serpentes alimentadas na população de altitude entre os meses mais quentes e úmidos e aqueles mais frios e secos, bem como na frequência de serpentes alimentadas entre as populações para os meses mais frios e secos do ano, provavelmente deva-se a ineficiência alimentar (e.g. redução nas taxas de captura de presas) das jararacas das áreas de altitude durante esse período. A inexistência de diferenças na frequência de serpentes alimentadas entre as populações para os meses mais quentes e úmidos do ano sugere que os indivíduos da população de altitude não compensam o menor período disponível para forragear alimentando-se em maior frequência durante esse período. Presumivelmente, o consumo de presas relativamente maiores pelos indivíduos das áreas de altitude (veja abaixo) seja suficiente para compensar o menor período disponível para forragear. Além disso, as espécies de serpentes mais derivadas alimentam-se com pouca frequência e de itens alimentares relativamente grandes.

Para um mesmo comprimento rostro-cloacal (CRC), comprimento de cabeça e massa corporal, os indivíduos das áreas de altitude consomem presas com maiores dimensões relativas (= presas mais calóricas) em relação àqueles das áreas litorâneas, o que deve ser suficiente para compensar o menor período disponível para forragear vivenciado pelos primeiros. Parece haver uma relação causal entre os caracteres morfológicos analisados das serpentes e as dimensões das presas consumidas, sugerindo que o CRC, o comprimento relativo de cabeça e a robustez desempenham, conjuntamente, um importante papel na biologia alimentar das jararacas. Os indivíduos adultos de ambos os sexos da população de altitude apresentam maior CRC, maior comprimento relativo de cabeça e maior robustez em relação àqueles da população litorânea. Indivíduos jovens e sub-adultos das duas populações não apresentam diferenças no comprimento relativo de cabeça, mas apresentam maior robustez nas áreas de altitude. Portanto, as diferenças nos caracteres morfológicos entre os indivíduos das duas populações em praticamente todas as classes de tamanho examinadas, sugerem que o consumo de itens alimentares relativamente maiores pelos indivíduos da população de altitude deve ter influenciado nessas diferenças. A variação geográfica

em caracteres morfológicos associados à biologia alimentar devido ao consumo de presas de diferentes tipos, classes e/ou tamanhos já foi observada em outras espécies de serpentes amplamente distribuídas ao longo de áreas com diferentes condições ambientais. O maior tamanho relativo de cabeça observado nos indivíduos adultos de ambos os sexos da população de altitude parece ser mediado pela plasticidade fenotípica dessa população, a julgar pela ausência dessas diferenças entre os indivíduos jovens. Por outro lado, a maior robustez observada nos indivíduos da população de altitude em todas as classes de tamanho examinadas deve ter sido mediada por mudanças evolutivas.

Os machos atingem a maturidade sexual com tamanho menor do que as fêmeas em ambas as populações e há plasticidade no tamanho (e possivelmente idade) em que os indivíduos de ambos os sexos tornam-se adultos e iniciam a reprodução, fato também demonstrado em outras espécies de vertebrados. É possível que a dieta mais calórica dos machos e das fêmeas habitantes das áreas de altitude seja um dos fatores responsáveis pela maturidade mais precoce desses indivíduos nas áreas mais elevadas do estado de São Paulo.

As fêmeas adultas apresentam maior CRC em relação aos machos adultos nas duas populações, o que deve estar relacionado principalmente à seleção de fecundidade sob as fêmeas e, em menor extensão, a pressões seletivas sob os machos para um CRC que maximize as taxas de encontro e fertilização das fêmeas durante a época da cópula. De modo similar, as fêmeas adultas apresentam maior comprimento relativo de cabeça em relação aos machos adultos em ambas as populações e, as explicações para esse dimorfismo devem envolver causas adaptativas contemporâneas, como a maior eficiência no combate a predadores, ou pretéritas, como a evitação da competição intraespecífica por alimento. Alternativamente, tais diferenças podem representar uma conseqüência acidental de efeitos hormonais durante a ontogenia dos machos ou ainda pode ser resultante de inércia filogenética, como já sugerido para outras espécies congênicas.

Há variação geográfica entre as populações no grau de dimorfismo sexual para o CRC e robustez, o que deve estar relacionado às diferenças na dieta entre os indivíduos da população

costeira e àqueles da população de altitude somada a pressões seletivas sob cada um dos sexos para maximizar o sucesso reprodutivo. Por outro lado, a ausência de diferenças no grau de dimorfismo sexual entre as populações para o comprimento relativo de cabeça, deve-se ao consumo de presas com dimensões relativas similares entre os sexos em cada população associado às modificações paralelas no tamanho relativo da cabeça de machos e fêmeas, em resposta às presas localmente consumidas.

Presumivelmente, não há variação geográfica no ciclo reprodutivo dos machos e a espermatogênese deve ocorrer apenas durante a primavera e o verão em ambas as populações, época mais quente e úmida do ano. Similarmente, há ausência de variação geográfica entre as populações nos eventos reprodutivos que caracterizam o ciclo reprodutivo das fêmeas, sobretudo na época de desenvolvimento dos embriões e nascimento dos neonatos. A sazonalidade no período em que a espermatogênese ocorre e no período de desenvolvimento embrionário e de nascimento dos neonatos é amplamente difundida em espécies do gênero *Bothrops*, independente se as populações habitam áreas relativamente asazonais ou com sazonalidade climática bastante acentuada ao longo do ano. Isso sugere que existe um fator histórico vinculado a filogenia do grupo que determina a extensão do ciclo reprodutivo e os períodos em que os eventos reprodutivos ocorrem em ambos os sexos. Portanto, esse deve ser o principal fator responsável pela ausência de variação geográfica nesse parâmetro reprodutivo para os machos e fêmeas nessas populações de jararacas do estado de São Paulo.

A inexistência de uma relação significativa entre o tamanho da ninhada e tamanho dos descendentes produzidos pelas fêmeas de *B. jararaca*, sugere que os recursos advindos durante a gestação são suficientes para resultar em uma dissociação entre esses dois componentes do esforço reprodutivo. Em outras palavras, ninhadas maiores não implicam necessariamente em descendentes com menores dimensões corporais e vice-versa.

Há uma relação positiva e significativa em ambas as populações entre a fecundidade e o CRC das fêmeas, fato constatado para a maioria das espécies de serpentes estudadas até hoje.

Entretanto, as fêmeas das áreas mais elevadas do estado de São Paulo apresentam maior fecundidade relativa e presumivelmente produzem descendentes maiores e mais robustos, além de maior massa relativa da ninhada. A forte associação entre a tomada de energia e a produção reprodutiva nos organismos sugere que a dieta mais calórica das fêmeas das áreas de altitude deve possibilitar o maior esforço reprodutivo pelas fêmeas dessa população. Adicionalmente, é possível que pressões seletivas relacionadas à necessidade dos jovens das áreas de altitude em consumirem presas relativamente maiores (= presas endotérmicas), taxas de mortalidade diferenciadas sob os jovens das duas populações e taxas de predação mais intensas sob as jararacas das áreas litorâneas resultem na produção de tamanhos de ninhada e neonatos maiores nas áreas de altitude do estado de São Paulo.

Quando comparada a maioria das espécies de *Bothrops* com ocorrência no Brasil, *B. jararaca* aparentemente é uma espécie bastante prolífica, pois as fêmeas produzem em média, descendentes em maior número e com valor mínimo e máximo de amplitude superiores aos registrados para essas espécies.

As diferenças entre as populações no grau de dimorfismo sexual para os caracteres morfológicos e para os caracteres da história de vida estudados presumivelmente são mediadas pela plasticidade fenotípica e/ou por mudanças evolutivas.

O hábito alimentar generalista de *B. jararaca* (incluindo o uso de presas exóticas), o fato de a espécie ser relativamente prolífica, a plasticidade na utilização do hábitat, a possibilidade de mudanças morfológicas para habitar áreas com características abióticas distintas e caracteres inerentes à sua fisiologia, devem permitir que a espécie ocorra desde ambientes com características florestais até ambientes bastante antropizados ao longo de extensa área geográfica e podem constituir os principais fatores responsáveis pela elevada abundância relativa da espécie nas taxocenoses atuais de serpentes das quais faz parte.