

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



Lígia Pizzatto do Prado

**Ecomorfologia e Estratégias Reprodutivas
nos Boidae (Serpentes), com Ênfase nas
espécies Neotropicais**

A handwritten signature in black ink, appearing to read "Lígia Pizzatto do Prado".

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)

LÍGIA PIZZATTO DO PRADO

e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto
de Biologia para obtenção do
título de Doutor em
Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Otavio Augusto Vuolo Marques

Campinas, 2006

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

P882e Prado, Lígia Pizzatto do
Ecomorfologia e estratégias reprodutivas nos Boidae
(Serpentes), com ênfase nas espécies neotropicais /
Lígia Pizzatto do Prado. -- Campinas, SP: [s.n.], 2006.

Orientador: Otavio Augusto Vuolo Marques.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Ecologia animal. 2. Morfologia (Animais). 3.
Evolução (Biologia). 4. Reprodução animal. 5.
Boidae. I. Marques, Otavio Augusto Vuolo. II.
Universidade Estadual de Campinas. Instituto de
Biologia. III. Título.

(rcdt/ib)

Título em inglês: Ecomorphology and reproductive strategies in Boidae (Serpentes) with emphasis on the Neotropical species.

Palavras-chave em inglês: Animal ecology; Morphology (Animals); Evolution (Biology); Animal reproduction; Boidae.

Área de concentração: Ecologia.

Titulação: Doutora em Ecologia.

Banca examinadora: Otavio Augusto Vuolo Marques, Ivan Sazima, Ricardo Jannini Sawaya, André Victor de Lucci Freitas, Selma Maria de Almeida Santos.

Data da defesa: 28/04/2006.

Data de defesa: 28 de abril de 2006

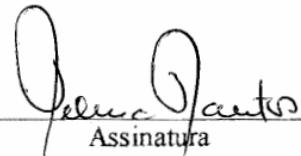
Banca Examinadora

Prof. Dr. Otavio Augusto Vuolo Marques (Orientador)



Assinatura

Profa. Dra. Selma Maria de Almeida Santos

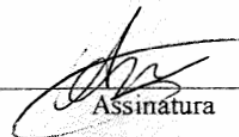


Assinatura

Prof. Dr. Ivan Sazima

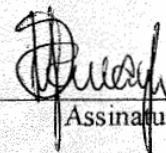
Assinatura

Prof. Dr. André Victor Lucci de Freitas



Assinatura

Prof. Dr. Ricardo Janini Sawaya

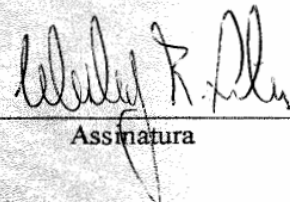


Assinatura

Prof. Dr. José Roberto Trigo

Assinatura

Prof. Dr. Wesley Rodrigues da Silva



Assinatura

Prof. Dr. Augusto Shinya Abe

Assinatura

“Knowledge is experience. Everything else is just information”

Albert Einstein

“Espero que esta tese, com todos os seus defeitos, sirva de exemplo. Exemplo para os nossos governantes, de um trabalho feito com dedicação e, principalmente, amor e honestidade. Eles podem nos tirar tudo, menos o conhecimento. Ofereço este trabalho como prova do amor à nossa pátria e à nossa natureza. Que salvemo-nas!”

AGRADECIMENTOS

Esta tese é resultado da ajuda de inúmeras pessoas, direta e indiretamente... Certamente a primeira pessoa a agradecer é o meu querido orientador! Muitíssimo obrigada, Otavio Augusto Vuolo Marques. Obrigada por confiar em mim durante todo esse tempo, por ter me dado a oportunidade de realizar este trabalho, tão sonhado! Por ter me permitido escolher, sempre! Pela orientação, pelas discussões, pelas experiências trocadas.

Ao querido Ivan Sazima, por me acolher no seu laboratório, por me dar toda a liberdade de trabalho, a confiança e o carinho de sempre.

Ao Paulo Roberto Manzani por toda ajuda no laboratório.

Ao Laboratório de Herpetologia do Instituto Butantan, novamente, pela acolhida. Ao Dr. Luís Francisco Franco pela permissão ao acesso à coleção, pelas discussões e especialmente pela confiança no meu trabalho. Ao Valdir Germano pela indispensável ajuda no laboratório, pela separação de materiais e discussões. Ao João C. Ferreira e Mirian Caleffo pela ajuda no acesso aos espécimes da recepção. Aos colegas Donizete, Rodrigo, Fernanda Stender, Antonio, Fausto, Renato, Adriana por toda ajuda na coleta de dados, recebimento de animais, entrega de relatórios na Fapesp, fotos scaneadas, discussões e amizade. Ao Antonio Carlos pelas observações de corte e cópula no serpentário. À Selma Maria de Almeida Santos pelas discussões, sugestões, pela amizade, confiança e carinho. À minha queridíssima amiga Cristina España de Albuquerque por me acolher tantas vezes! Primeiramente como uma desconhecida e depois se tornando minha melhor amiga! Cris, o que seria de mim e da minha tese sem você??? Ao Hebert Ferrarezzi por todas as noites em claro! Pela co-orientação, desorientação, pelas horas e horas de conversas e discussões, por

me trazer tantas idéias novas, por abrir meus olhos e me fazer enxergar mais além... Por transformar minha tese em algo mais completo! Pela amizade e carinho enormes!

À Fundação Butantan pelas autorizações de uso do alojamento, sempre que possível.

Ao Museu de História Natural da Unicamp, em especial ao Ivan Sazima, Paulo Roberto Manzani e Fátima Maria de Souza pela permissão ao acesso dos exemplares.

À todos os colegas do Laboratório de Herpetologia da Unicamp: Ricardo Sawaya, Mara C. Kiefer, Jivanildo Miranda, por toda a ajuda e convivência no “lab” (embora tenham posteriormente me abandonado aqui)! Aos meus estagiários Mauricio Magnani e Vinícius Capovilla pela ajuda na coleta de dados e, especialmente, pela vontade de aprender o pouco que eu sei... Por me proporcionarem essa experiência...

Ao Dr. Luiz Octávio Marcondes Machado pela permissão da utilização de sua sala para a criação dos animais. Aos queridos professores Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte e José Roberto Trigo pelos auxílios, conversas, pela permissão da criação dos animais no departamento... Luiz, muito obrigada por fazer meu dia-a-dia mais divertido no departamento!

Aos colegas do “Projeto Itirapina”: Tozzetti, Jr., Victor, Ricardo, Pirata e todos aqueles que acharam os queridos Boídeos no campo e me ajudaram no trabalho...

À CEPLAC e Universidade Estadual de Santa Cruz, em especial ao Antonio Jorge Argôlo e Marli Penteado, pela permissão de acesso aos exemplares das coleções e laboratórios. À Talita Fontoura pela acolhida em Ilhéus!

Ao Dr. Guarino Coli, Mariana Zatz e Verônica Novaes e Silva pelo acesso à coleção da UnB e ajuda no laboratório. Aos colegas da UnB, cujos nomes não me recordo (me perdoem a falta de memória) pela identificação dos morcegos e aves.

À Ana Prudente pelo acesso à coleção do Museu Paraense Emílio Goeldi. Aos colegas Juarez, Pablo e demais moradores da casa pela amigável recepção e acolhida em Belém!

Ao Richard Voght e Rafael Bernhard pelo acesso à coleção do INPA e pela ajuda no laboratório. Ao Rafael, Carla e demais colegas pela acolhida em Manaus. À Ermelinda de Oliveira pelo acesso à coleção da Universidade Federal do Amazonas, por toda a ajuda e amizade.

Ao Ubiratan Piovezan e demais pesquisadores da seção de Vertebrados da EMBRAPA-PANTANAL pelo acesso aos espécimes e ajuda no laboratório e pela acolhida em Corumbá. À Wanda Lucia Ferreira pelo acesso aos exemplares da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande. Ao Rodrigo e Carol pela acolhida em Campo Grande.

Ao Hussan Zaher e Carolina Mello pelo acesso à coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo e auxílio no laboratório.

Ao Marcio Martins pelo auxílio nas análises eco-morfológicas e discussões.

Ao Dr. Harry Greene por me incentivar a contatar os curadores de coleções nos EUA. Aos curadores e assistentes das coleções norte-americanas: Harold Voris e Alan Resetar (Field Museum of Natural History, Chicago), Christopher Raxworthy e seu assistente (American Museum of Natural History, New York), Gregory Watkins (Peabody Museum of Natural History at Yale University, New Haven), Ronald Heyer, George Zug e assistentes (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington), John Campbell e Carl J. Franklin (University of Texas at Arlington) e Stephen P. Rogers (Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh), pelo acesso aos exemplares.

Aos amigos Mike Judd e Cheri pela acolhida em Tampa, ao Dr. Henri Mushinski e Bob Henderson pela ajuda no “2005 Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists”. À Reptile House-Bronx Zoo, em especial aos amigos Joe, Jim e Melissa pela acolhida em New York City. Aos amigos ornitólogos do Peabody Museum pela recepção em New Haven. Aos meus tios Maristela e Marcos Accordi e meus primos Marilia e Miguel Accordi pela acolhida em Chicago. Ao Jesus Rivas por toda a ajuda, por me indicar seus amigos nos EUA e “Boidólogos” mundo afora. A todos os norte-americanos simpáticos que cruzaram o meu caminho durante a minha jornada ao “primeiro-mundo” e me ajudaram de alguma maneira...

Aos Dr. Lutz Dirksen, Alberto Puentes-Rolón, Margarita Chiaraviglio, Miguel Vences, Göran Nilson, Ermelinda Oliveira, Ricardo Sawaya, Marcio Martins, Otavio Marques, Tozzetti e todos aqueles que me forneceram informações variadas e preciosas sobre os boídeos.

Ao Ross Sandler (Australia Museum) e Paul Horner (Museum and Art Gallery of the Northern Territory) pelo acesso aos espécimes na Austrália. Ao pessoal do “Shine lab”: Dr. Richard Shine, Melanie Elphick, Jai Thomas, Mike Wall, Raju Radder, Dave Allsop, Amanda Lane, Mattias Hagman, Dan Warner, Ben Phillips, Jonno Webb, Greg Brown, pela oportunidade de trabalho, ajuda e amizade. Ao Jai Thomas, pelos livros, discussões, amizade... Aos demais colegas da “Biological School”, Flávia N. de Sá, Emerson Vieira, Adrian Mackenzie e meus “Billabong” amigos: Anastasia, Nacho, Manue, Dave, Fanny, Barney, Fie, Vanessa, Paul, Christoph, Sina, Phillip, Stephane, Jerome, por contribuírem pela maravilhosa estadia em Sydney.

Aos meus pais, irmãs e avó pelo apoio e ajuda, especialmente durante minhas viagens. Ao Javier Alejandro Kuper por cuidar de mim, da minha casa e meus “filhotes” sempre que necessário.

Aos meus queridos mamíferos Luna e Bóris (em memória) por me mostrarem que existem mais seres simpáticos além das cobras!

À todos aqueles de quem posso ter me esquecido... Me perdoem a memória fraca!

À Unicamp e à Pós-Graduação em Ecologia, pela oportunidade, apoio técnico e financeiro.

À Fapesp e Capes por tornar, financeiramente, um sonho possível.

ÍNDICE

1. Introdução geral – “Origem dos Boinae e Pythoninae: História Evolutiva”.....	1
1.1 Hipóteses filogenéticas.....	2
1.2 Distribuição geográfica.....	7
1.3 Separação dos continentes.....	8
1.4 Biogeografia: Dispersão x Vicariância.....	12
1.5 Registro fóssil.....	17
1.6 Literatura citada.....	20
2. “Ecomorfologia dos Boidae”	25
2.1 Resumo.....	26
2.2 Abstract.....	27
2.3 Introdução.....	28
2.4 Material & Métodos.....	30
2.5 Análise de dados.....	33
2.6 Comentários taxonômicos.....	35
2.7 Resultados.....	35
2.7.1 Tamanhos amostrais e procedência das amostras.....	35
2.7.2 Dimorfismo sexual.....	38
Tamanho corporal.....	38
Tamanho da cabeça e cauda, robustez e compressão lateral do corpo.....	42
Tamanho do esporão.....	42
2.7.3 Comparação entre espécies.....	47
Tamanho corporal.....	47
Distância entre os ovários.....	51
Tamanho da cauda.....	52
Tamanho da cabeça.....	56
Robustez.....	60
Compressão lateral do corpo.....	64
Comprimento do esporão.....	68
Morfologia geral.....	68

2.2.4 Evolução do uso do ambiente e índice de dimorfismo sexual.....	71
2.8 Discussão.....	74
2.9 Apêndice 1 – Prancha colorida das espécies estudadas.....	82
2.10 Apêndice 2 – Relações filogenéticas entre os Boidae.....	88
2.11 Apêndice 3 – Uso do substrato arbóreo nos Boidae.....	89
2.12 Apêndice 4 – Folidose e índice de dimorfismo sexual nos Boidae.....	91
2.13 Apêndice 5 – Tamanho corporal e tamanho na maturidade para <i>Candoia</i> spp. e Pythoninae.....	92
2.14 Literatura citada.....	94
3. “Estratégias reprodutivas dos Boidae”	103
3.1 Resumo.....	104
3.2 Abstract.....	105
3.3 Introdução.....	106
3.4 Material & Métodos.....	108
3.5 Análise de dados.....	109
3.6 Resultados.....	111
3.6.1 Ciclos reprodutivos.....	111
3.6.2 Atividade.....	124
3.7 Discussão.....	127
3.7.1 Ciclos reprodutivos.....	127
3.7.2 Reprodução em outros Boidae.....	132
3.7.3 Atividade.....	140
3.8 Literatura citada.....	141
3.9 Conclusões gerais.....	151

INTRODUÇÃO GERAL

ORIGEM DOS BOINAE E PYTHONINAE: HISTÓRIA EVOLUTIVA

O objetivo desta introdução é situar o leitor quanto à origem e história evolutiva dos Boidae, com ênfase na subfamília Boinae. É importante ressaltar que apresento aqui uma visão geral e bastante simplificada dos possíveis cenários evolutivos para este grupo. A filogenia e origem das serpentes, bem como hipóteses biogeográficas, ainda são amplamente discutidas na literatura e não existe um consenso geral ou uma hipótese melhor aceita.

HIPÓTESES FILOGENÉTICAS

A filogenia das serpentes é ainda amplamente discutida e um avanço significativo no desenvolvimento de trabalhos sobre este tópico tem ocorrido nos últimos anos (veja em Slowinsky & Lawson 2002). A família Boidae faz parte do grupo Macrostromata, que por sua vez está incluso no clado Alethinophidia (Cundall *et al.* 1993, Kluge 1991, 1993a,b, Lee & Scanlon 2002, Rieppel 1988). Diversos autores questionam o monofiletismo da família Boidae (Lawson *et al.* 2004, McDowell 1987, Slowinsky & Lawson 2002, Vidal & Hedges 2002, Wilcox *et al.* 2002). As controvérsias ocorrem principalmente quando comparadas hipóteses filogenéticas morfológicas e moleculares. A morfologia sugere um grupo monofilético constituído pelas subfamílias Boinae, Pythoninae e Erycinae (Lee & Scanlon 2002, Fig. 1). Lee & Scanlon (2002) utilizam-se de um grande acúmulo de informações comparativas referente à morfologia das espécies. Por outro lado, hipóteses derivadas de dados moleculares ainda não são completas o suficiente, em termos de representação taxonômica, para serem conclusivas. De qualquer forma, a proximidade filogenética entre os boíneos e pitoníneos é evidente na maioria dos estudos.

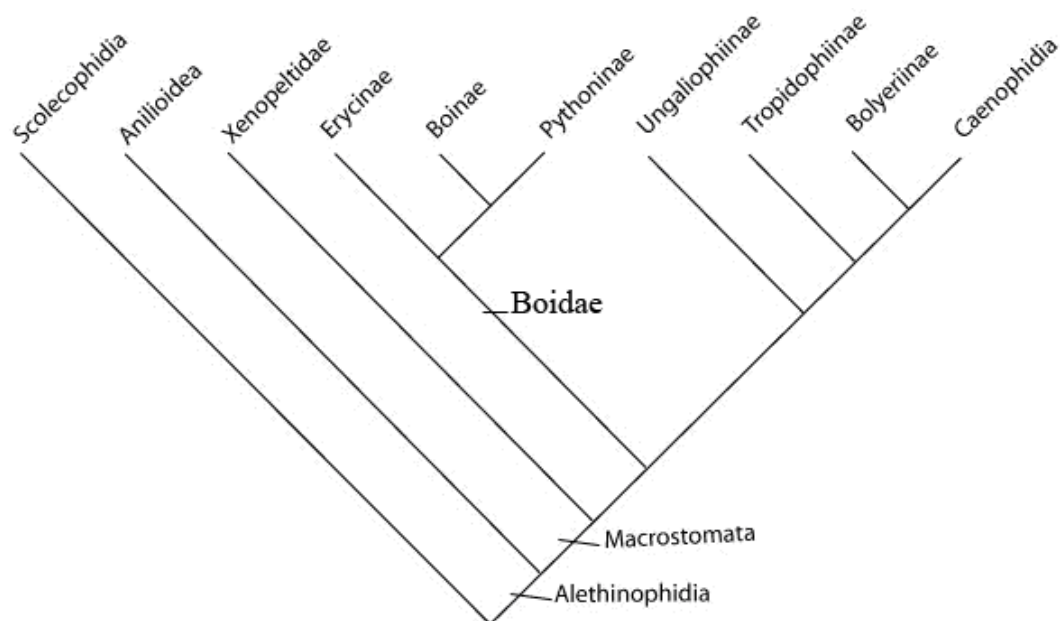


Figura 1. Hipótese das relações filogenéticas entre os grupos maiores de serpentes. Adaptado de Lee & Scanlon (2002).

Após as propostas de Underwood (1976) e McDowell (1979), a hipótese de Kluge (1991) para os Boinae representa a compilação de praticamente toda a evidência morfológica conhecida até o momento e é baseada em parcimônia. Outras três abordagens alternativas provêm de análises moleculares. Vences *et al.* (2001) utilizam informações do citocromo b, 12S s-rRNA, e 16S l-rRNA para um representante de cada gênero dos Boinae (exceto *Candoia* e *Corallus*). Lawson et al (2004) e Burbrink (2005) utilizam seqüências de nucleotídeos do citocromo b (Cytb). O trabalho de Burbrink (2005) apesar de restringir-se a um único gene (Cytb), apresenta maior amostragem taxonômica, incluindo representantes de todos os gêneros. Este autor utiliza o método de verossimilhança máxima (“maximum

likelihood) para a análise dos dados moleculares e também, apresenta uma análise conjunta do citocromo b com os dados morfológicos de Kluge (1991).

Segundo Kluge (1991) *Candoia* constitui o gênero boíneo de divergência mais basal, seguido de *Corallus* (Fig. 2a). Devido às estreitas relações filogenéticas obtidas entre os dois gêneros de Madagascar (*Acrantophis* e *Sanzinia*) e *Boa constrictor* da região neotropical, Kluge (1991) tratou os primeiros como sinônimos do gênero *Boa* (Fig. 2a). Este último clado foi indicado como grupo irmão de outro constituído por *Epicrates* e *Eunectes* (Kluge 1991, Fig 2a). Cada um dos gêneros definidos por este autor foram bem corroborados como monofiléticos e as relações inter-específicas puderam ser completamente (dicotomicamente) resolvidas (veja Kluge 1989, 1991).

Hipóteses filogenéticas para os Boinae, baseada em dados moleculares (Burbrink 2005, Lawson *et al.* 2004, Vences *et al.* 2001), embora plenamente congruentes entre si, apresentam incongruências com a hipótese morfológica de Kluge (1991). Burbrink (2005) apresenta, até o momento, a hipótese filogenética contendo informações moleculares, mais completa em termos de número de táxons analisados. Nesta hipótese, os boíneos de Madagascar formam um clado mais basal, monofilético, (validando os gêneros *Sanzinia* e *Acrantophis*) e irmão do gênero *Candoia* (Fig. 2b). O gênero *Boa* aparece basalmente dentre os Boinae Neotropicais e as sucuris aparecem como grupo irmão das *Epicrates* das Grandes Antilhas (o que torna o gênero *Epicrates* parafilético) (Fig. 2b).

Relações filogenéticas também estão disponíveis para as subespécies de *Epicrates cenchria* onde *E. c. crassus* aparece como grupo irmão de *E. c. assisi* (Passos 2003).

Dentre os Pythoninae, espécies do gênero *Aspidites* representam a linhagem mais basal, ao passo que o gênero *Python* das regiões Afro-Asiáticas representa a mais derivada (Kluge 1993a; Fig. 2c). Apesar de recentes estudos, dados moleculares para os pitoníneos

australianos ainda não permitem o reconhecimento de boas hipóteses filogenéticas, já que a maioria das relações entre as espécies não podem ser resolvidas (veja em Rawlings 2001).

As duas topologias de árvore disponíveis para os Boinae (de Kluge 1991 e Burbrink 2005, complementadas pelos resultados de Passos 2003), bem como a topologia disponível para os Pythoninae (segundo Kluge 1993a), serão empregadas como teorias alternativas para a explicação da evolução de atributos ecológicos no presente trabalho. Apesar da disponibilidade de uma hipótese filogenética para os Erycinae (Kluge 1993b) este grupo não será incluído no presente trabalho.

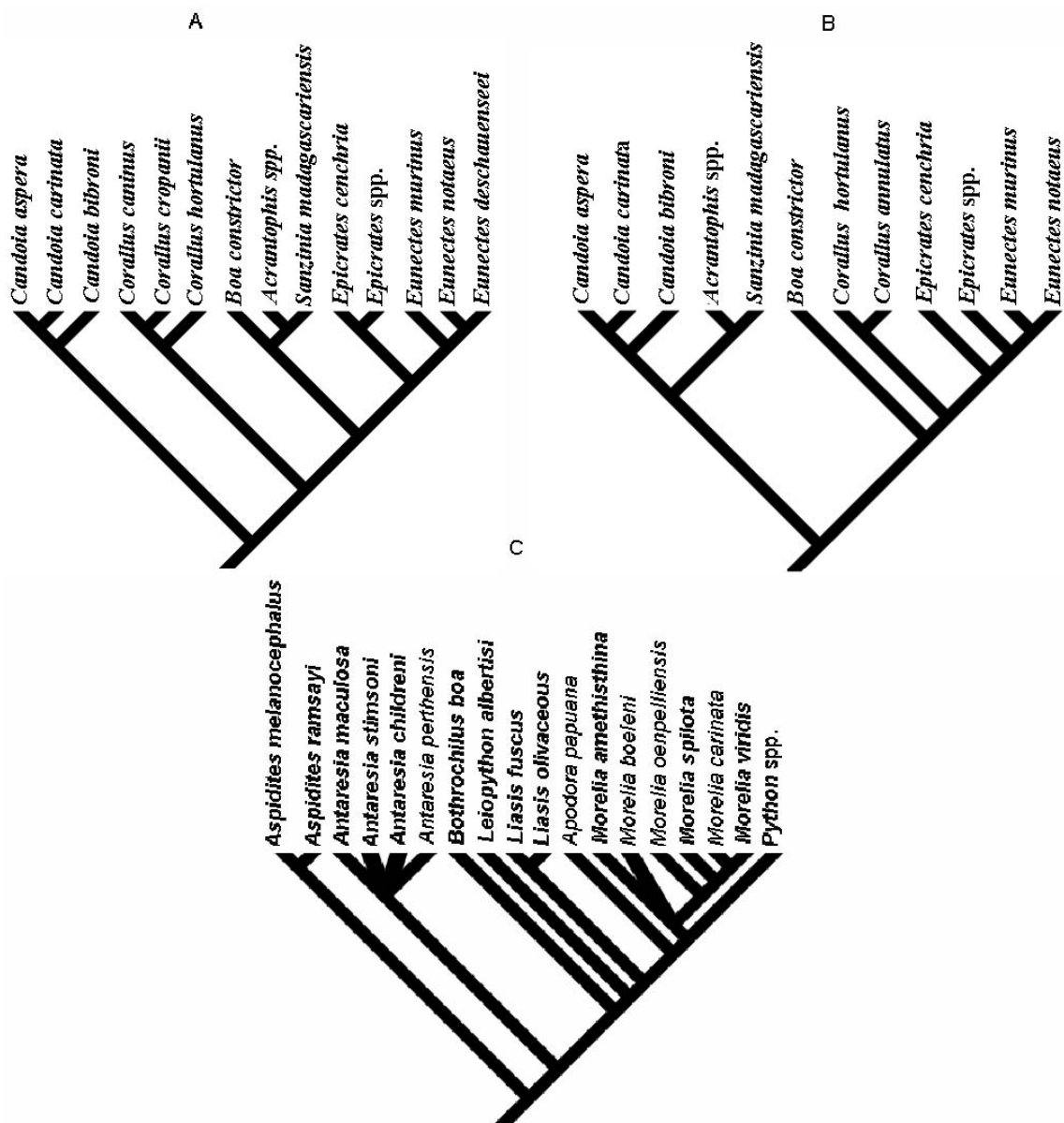


Figura 2. Hipótese das relações filogenéticas entre os Boidae. (a) Relações entre os Boinae, proposta por Kluge (1989, 1991), (b) relações entre os Boinae, proposta por Burbrink (2005) e (c) relações entre os Pythoninae (Kluge 1993a).

DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Representantes da sub-família Boinae estão distribuídos pelas áreas continentais do neotrópico, Antilhas (Henderson *et al.* 1995), Madagascar e ilhas do Pacífico (McDowell 1979) (Fig. 3). Nas áreas neotropicais são encontradas as subespécies de *Boa constrictor* (México, Américas Central e do Sul e nas Antilhas, nas ilhas Dominica e St. Lucia), espécies de *Corallus* (Américas Central e do Sul, Ilha St. Vincent e Arquipélago de Grenada), *Epicrates* (Américas Central e do Sul e Antilhas) e *Eunectes* (América do Sul) (Henderson 1997, Henderson *et al.* 1995). Em Madagascar ocorrem duas espécies de *Acrantophis* e *Sanzinia madagascariensis* (sinônimos de *Boa*, segundo Kluge 1991) (McDowell 1987) e três espécies do gênero *Candoia* são encontradas nas ilhas tropicais do Pacífico (de Ta'u, na Samoa Americana até Sulawesi, na Indonésia) (McDowell 1979).

Os Pythoninae estão restritos ao velho mundo (Kluge 1993a, Fig. 3). Atualmente ocorrem na África, ao sul do deserto do Sahara e do Paquistão até as ilhas Salomão, incluindo Austrália e Nova Guiné (Kluge 1993a). Existem cerca de 26 espécies de Pythoninae bem reconhecidas, sendo que cerca de 15 ocorrem na Austrália e pelo menos dez são endêmicas à Austrália (Barker & Barker 1994).

Os Erycinae ocorrem na América do Norte, Europa, Ásia e África, ao norte, leste e sul do Sahara (Fig. 3).

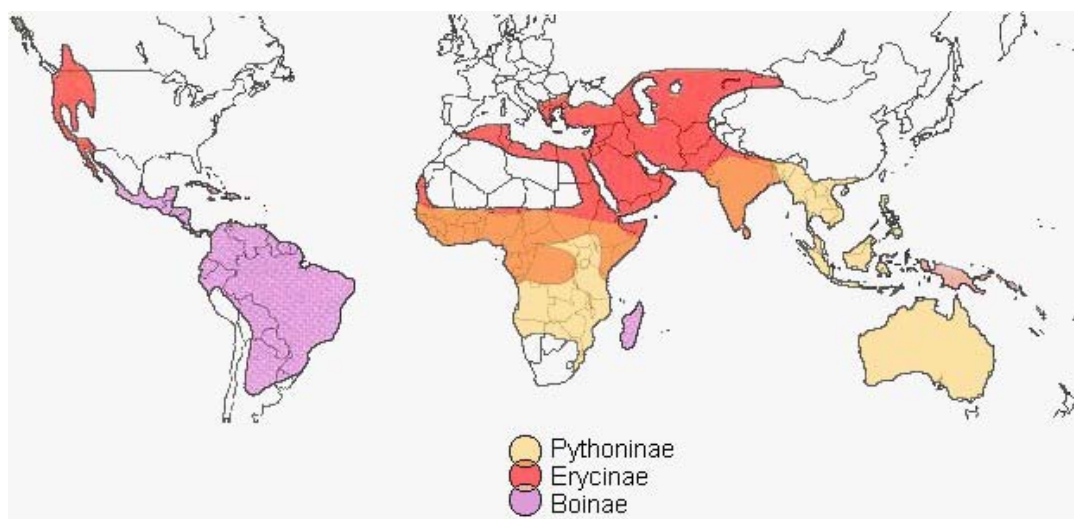


Figura 3. Distribuição geral dos atuais Boidae. Adaptado de Pough *et al.* 1997 por H. Ferrarezzi.

A SEPARAÇÃO DOS CONTINENTES

Durante o período Triássico (Era Mesozóica, cerca de 225 Ma) Gondwana constituía a parte mais ao sul da Pangéia. O clima na Gondwana não era uniforme. A região norte, formada pelo norte da América do Sul, África, Madagascar, Índia, norte da Austrália e Nova Guiné possuía clima tropical. O sul de Gondwana formado pelo sul da América do Sul, Austrália, Antártida, Nova Zelândia, Nova Caledônia e sul da África era temperado (Sanmartín & Ronquist 2004). A forma como ocorreu a quebra da Gondwana e conseqüente formação dos continentes do hemisfério sul ainda é controversa e duas hipóteses principais são apresentadas resumidamente a seguir.

Segundo Sanmartín & Ronquist (2004) Gondwana começou a se dividir no Jurássico (ca. 165-150 Ma). O bloco principal que constituía a parte tropical (Norte da América do Sul, África, Madagascar e Índia) separou-se da Gondwana essencialmente

temperada (Nova Zelândia, Nova Caledônia, sul da América do Sul, Austrália e Nova Guiné – embora o norte da Austrália e Nova Guiné fossem tropicais) há cerca de 135 Ma (Fig. 4). O bloco Madagascar-Índia se separou da África e tomou sua posição próxima a Moçambique no início do Cretáceo, há 121 Ma (Fig. 4). A Índia separou-se de Madagascar no final do Cretáceo (88-84 Ma) e colidiu com a Ásia há 50 Ma. A América do Sul começou a separar-se da África no início do Cretáceo (135 Ma) a separação só foi efetiva no Cretáceo (110-95 Ma) quando, então, a África começou a migrar para nordeste indo colidir com a Eurásia, no Paleoceno (Período Terciário da Era Cenozóica, 60 Ma). Nova Zelândia, Austrália, sul da América do Sul e Antártida permaneceram conectadas até o final do Cretáceo quando o bloco Nova Zelândia-Nova Caledônia começou a se separar da Antártida (80 Ma). Nova Zelândia e Nova Caledônia podem ter sudo constantemente submergidas durante o Oligoceno e finalmente se separaram no meio do Terciário (40-30 Ma). A Austrália e o sul da América do Sul permaneceram conectadas via Antártida até a total separação da Austrália no final do Eoceno (35 Ma). A América do Sul e Antártida se separaram no Oligoceno (30-28 Ma), quando também a Nova Guiné começou a separar-se da Austrália (Sanmartín & Ronquist 2004, Fig. 4).

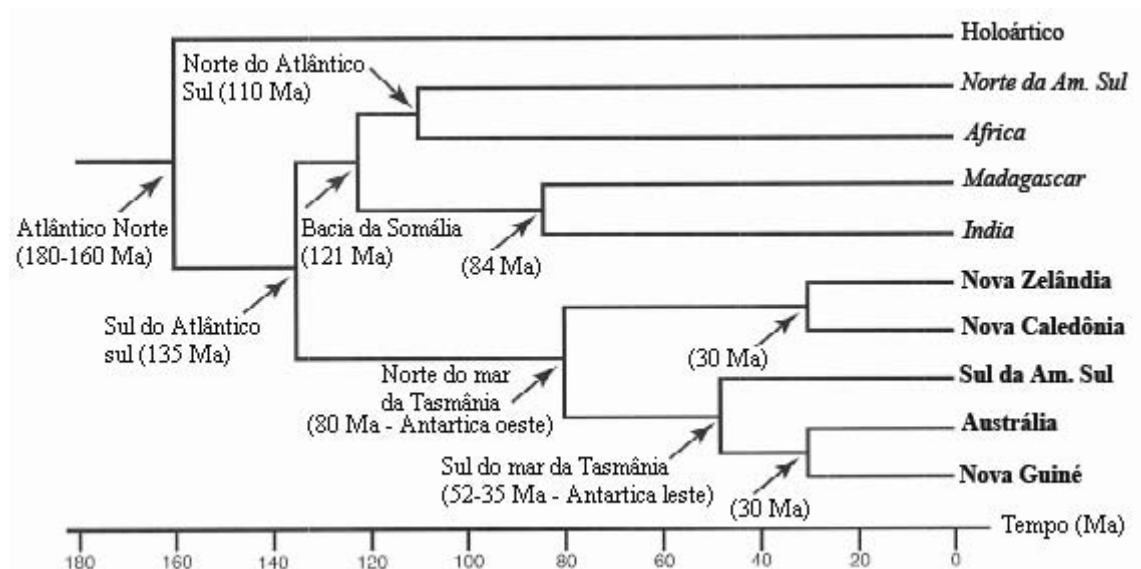


Figura 4. Cladograma geológico representando as relações entre os blocos continentais do Hemisfério Sul baseados em evidências paleogeográficas. O tempo de vicariância indica a fragmentação primária. Em itálico: bloco principal constituinte da Gondwana tropical. Negrito: bloco principal constituinte da Gondwana temperada. Adaptado de Sanmartín & Ronquist 2004.

Entretanto, segundo Storey (1995) a primeira quebra de Gondwana, há aproximadamente 160 Ma, ocorreu entre o oeste (América do Sul-África) e o leste (Antártida, Austrália, Índia e Nova Zelândia) (Fig. 5, 6). Assim, uma das grandes diferenças entre as duas hipóteses está na localização do bloco Índia-Madagascar durante a primeira quebra de Gondwana (Fig. 4 e 5).

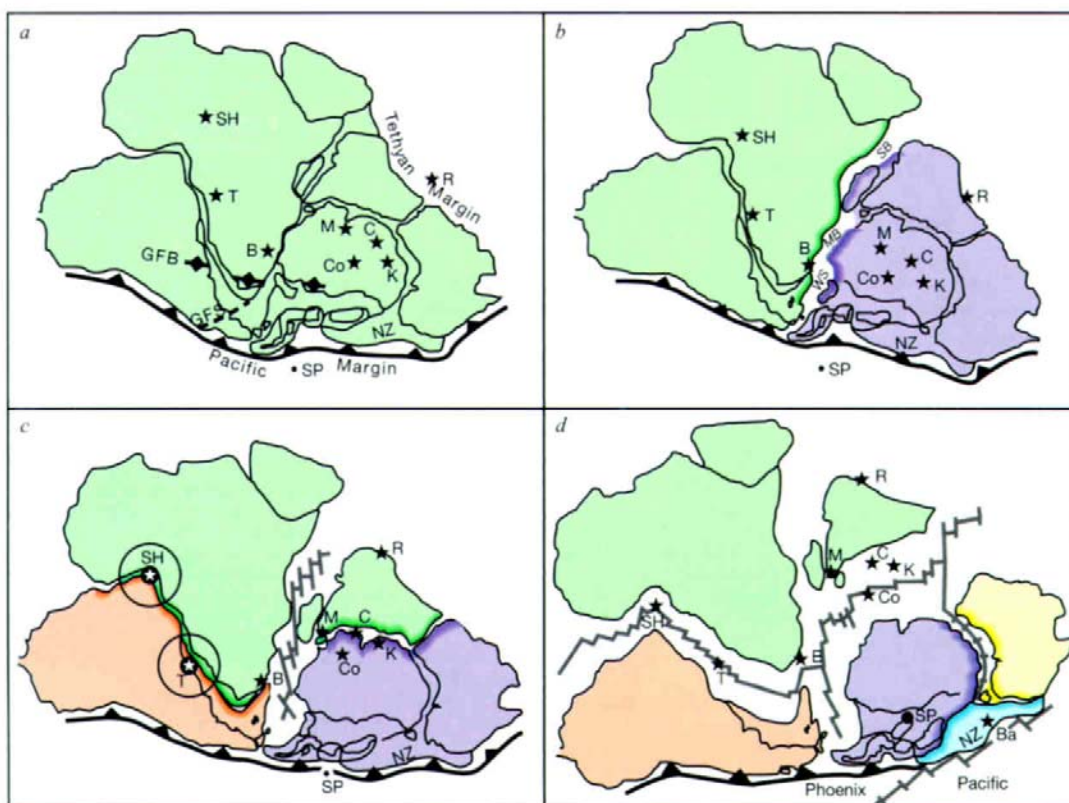


Figura 5. Reconstrução de Gondwana segundo revisão de Storey (1995). a) 200 Ma, b) 160 Ma, c) 130 Ma e d) 100 Ma. As diferentes cores representam as principais placas existentes em cada período e as bordas escuras representam os locais de quebra. SP = pólo sul.

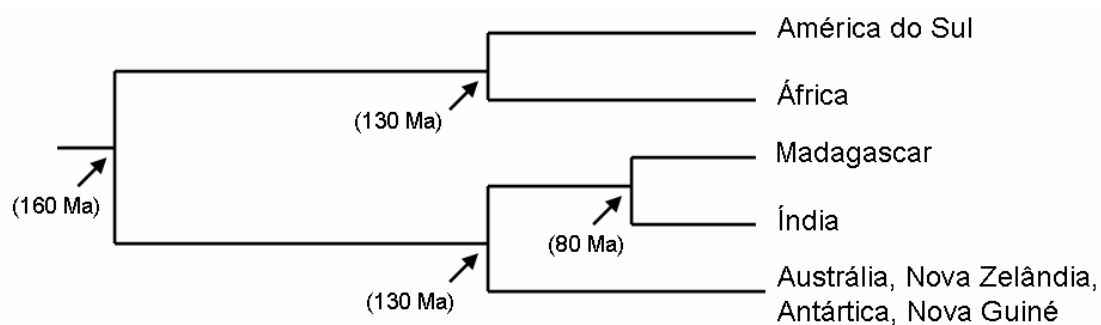


Figura 6. Cladograma geológico representando as relações entre os blocos de terra do Hemisfério Sul segundo revisão de Storey (1995).

A formação das ilhas do Caribe é geologicamente mais recente (veja em Donnelly 1989). Há cerca de 119 Ma (final do Cretáceo), um arco proto-Antilhas começa a se movimentar ligando a América do Sul a um bloco que, mais tarde, fará parte da América Central. A separação dos componentes deste arco em relação à América do Sul só ocorre no final do Eoceno, há cerca de 84 Ma (Donnelly 1989).

BIOGEOGRAFIA: DISPERSÃO X VICARIÂNCIA

Os processos mais conhecidos que podem resultar em especiação são a dispersão ou vicariância (Nelson & Platnick 1981). Na dispersão, os organismos alcançam a nova região ultrapassando uma barreira, ou seja, a formação da nova espécie é mais recente do que a barreira (Croizat *et al.* 1974). Já na vicariância, a nova espécie é tão antiga quanto à barreira, ou seja, ela se forma devido ao isolamento originado pela formação de uma barreira (Croizat *et al.* 1974, Nelson & Platnick 1981).

A dispersão para novas áreas deve resultar em padrões aleatórios de distribuição e não pode ser testada (Croizat *et al.* 1974). Ao contrário, evidências a favor da vicariância podem ser obtidas quando os padrões de dispersão se repetem em diferentes organismos e quando os cladogramas biológicos de área sobrepõem-se entre si ou com cladogramas geológicos de área (Nelson & Platnick 1981, Rosen 1978, 1979). Sanmartín & Ronquist (2004) relatam que a dispersão é evento raro dentre animais, ao passo que a vicariância é significativamente mais comum que o esperado pelo acaso. Além do mais, quando existe correspondência entre os cladogramas biológicos e geológicos, de um modelo de vicariância podem derivar corolários como, por exemplo, a datação absoluta dos eventos geomorfológicos responsáveis pela especiação. A partir dessa informação, pode-se

extrapolar a evolução de caracteres ecológicos de um nível taxonômico para uma dimensão espaço-temporal.

Underwood (1976) e Underwood & Stimson (1990) propõem que os Pythoninae se originaram dos Xenopeltidae na Ásia. Depois disso, poderiam ter se dispersado para a África para depois se irradiarem (Underwood 1976). Alternativamente, o gênero *Python* poderia ter duas origens independentes na África (Underwood & Stimson 1990). O gênero *Candoia*, proximalmente relacionado aos Boinae, teria se dispersado para o oeste, da América tropical para o Pacífico (Underwood 1976).

Entretanto, a hipótese filogenética apresentada por Kluge (1993a) para os Pythoninae não suporta a irradiação dessas serpentes na Austrália, a partir de ancestral vindo da Ásia (Kluge 1993a). Neste caso, a origem dos Pythoninae teria ocorrido na Austrália, com posterior irradiação neste continente e na Nova Guiné para então, mais tarde, dispersarem-se para a África e sudeste da Ásia (Kluge 1993a).

No caso dos Boinae, Darlington (1948) sugere que o grupo era cosmopolita (segundo a classificação da época Boinae abrangia as espécies que hoje constituem os Erycinae), os Pythoninae teriam derivado dos Boinae e os substituído nos continentes do velho mundo (Darlington 1948). Os Boinae teriam remanescido como relíctos em Madagascar e ilhas do Pacífico, assim como os lagartos Iguanidae (Darlington 1948).

Segundo Underwood (1976) os Boinae, teriam distribuição Gondwanica e sua irradiação teria ocorrido antes da quebra do continente, seguida de colonização transoceânica até Madagascar (Underwood 1976). A atual ausência dos Boinae na África seria atribuída à entrada dos Pythoninae, por meio do contato das placas Africanas e Asiáticas e, estas teriam alcançado a Austrália e Nova Guiné via ilhas da Indonésia, durante o Terciário (Underwood 1976, Underwood & Stimson 1990).

É pouco provável que a distribuição atual disjunta dos Boinae tenha sido originada por meio de dispersões transoceânicas ou transcontinentais. Desta forma, a sugestão de Darlington (1948) é plausível quanto à hipótese de que a história evolutiva dos Boinae deve envolver mais eventos de extinções do que dispersões. Entretanto, este autor não oferece um modelo explicativo para a diferenciação das principais linhagens de boíneos.

Cladogramas biológicos de área podem ajudar a elucidar padrões de especiação por vicariância. Estes cladogramas são construídos segundo método desenvolvido por Rosen (1978) e aprimorado por Nelson & Platnick (1981) onde os taxa de um cladograma biológico são sobrepostos por suas áreas de ocorrência (Nelson & Platnick 1981, Rosen 1978).

Padrões biogeográficos semelhantes ao dos Boinae, segundo a hipótese filogenética de Kluge (1991) são encontrados em outros grupos de organismos, como insetos Diptera (Amorim & Pires 1996), lagartos (Iguanidae – Williams 1988), tartarugas (Pelomedusidae) (Noonan 2004) e Caecilidae (veja em Kluge 1991). Entretanto, o padrão biogeográfico semelhante ao obtido segundo a hipótese filogenética de Burbrink (2005) também é encontrado em outros organismos, como é o caso de peixes Cichlidae (Sparks & Smith 2004) e plantas (McLoughlin 2001). Além disso, ambas as hipóteses filogenéticas podem ser explicadas por vicariância. A hipótese filogenética de Kluge (1991) se ajusta melhor ao modelo de quebra Gondwanica proposto por Sanmartín & Ronquist (2004) (Fig. 6) e a hipótese de Burbrink (2005) se ajusta melhor ao modelo revisto por Storey (1995) (Fig. 7).

A distribuição atual dos Boinae possivelmente representa um remanescente de uma distribuição ancestral mais ampla na Gondwana. Considerando a hipótese filogenética de Kluge (1990), pode-se supor que *Candoia* derivou de um ancestral que se isolou quando A Gondwana tropical separou-se da temperada há 165 Ma. Apesar da conexão da Nova Guiné

ao bloco América do Sul-África via Austrália-Antártida que existia durante essa época, é bom ressaltar que Boinae é um grupo de distribuição tipicamente tropical. Portanto, é possível que não tenha ocorrido fluxo gênico entre Nova Guiné e América do Sul via Antártida, que era essencialmente temperada. Assim, *Candoia* pode ter uma origem bastante antiga (até de 165 Ma), datada da separação da Gondwana tropical e temperada (Fig. 6). A próxima quebra separou Madagascar do bloco África-América do Sul, possibilitando a diferenciação das Boas de Madagascar (110 Ma, Fig. 6). A especiação das *Epicrates* caribenhas e continentais, segundo a proposta de Kluge, deve ser mais recente, no máximo há 38 Ma (Fig. 6). A ausência de Boinae na África e Austrália poderia ser explicada por extinções envolvendo competição com os Pythoninae, seus equivalentes ecológicos.

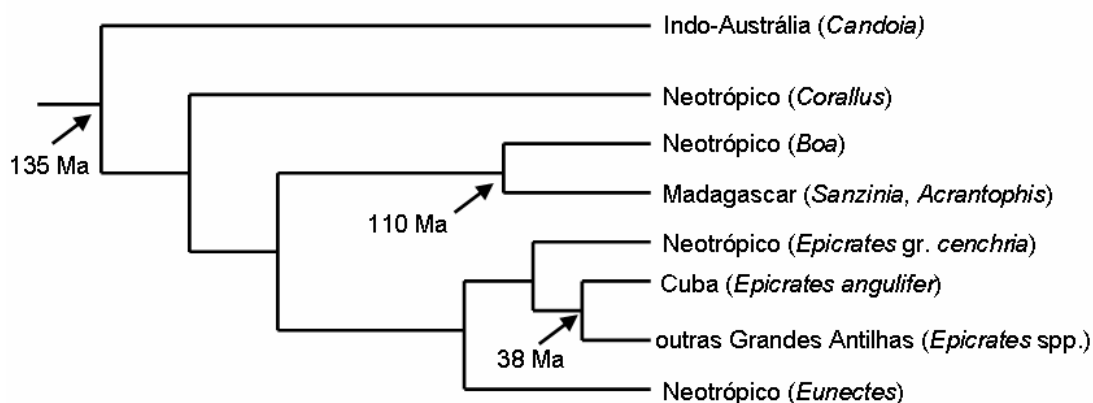


Figura 6. Tempo máximo de surgimento de alguns dos Boinae, segundo a hipótese filogenética de Kluge (1991) e o tempo dos eventos geológicos apresentados por Sanmartín & Ronquist (2004).

No caso da hipótese filogenética de Burbrink (2005), o ancestral dos Boinae teria até cerca de 160 Ma e *Candoia* poderia ter divergido do ancestral dos Boinae de Madagascar há até 130 Ma (Fig. 7). Austin (2000) apóia a proximidade filogenética de *Candoia* e *Sanzinia*, a partir de dados moleculares e, neste caso, sugere que a presença desses Boinae em Madagascar e Papua representam ocorrências relictuais.

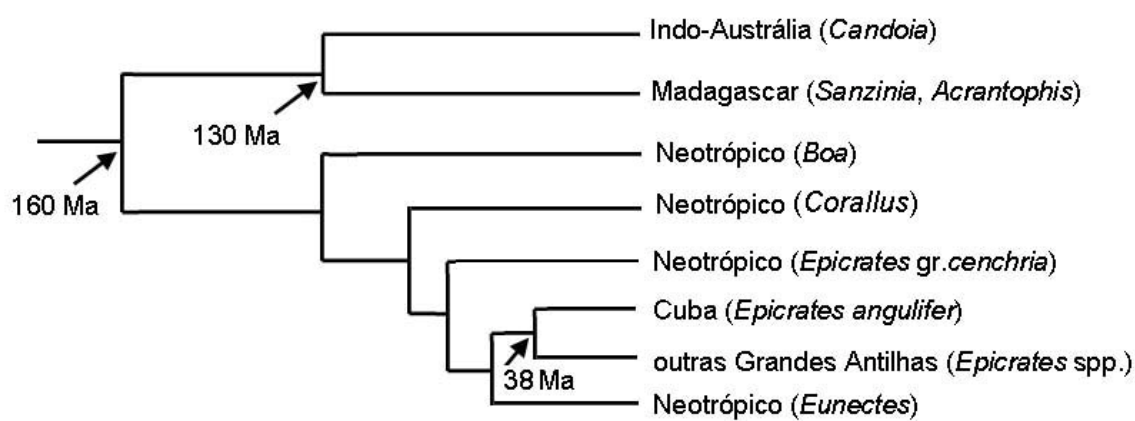


Figura 7. Tempo máximo de surgimento de alguns dos Boinae, segundo a hipótese filogenética de Burbrink (2005) e o tempo dos eventos geológicos apresentados por Storey (1995).

A origem da semelhança de grupos de vertebrados na América do Sul e Madagascar que, ao mesmo tempo, estão ausentes na África, é ainda controversa. Como discutido anteriormente, as explicações mais comuns são a extinção, do grupo em questão, na África ou sua dispersão via Antártida pelo sul da América do Sul (rota sul). Entretanto, Rage (2003) apresenta outra hipótese: a formação de uma rota norte, ligando a Laurásia à Índia-Madagascar, no final do Maastrichtiano (Fig. 8). De qualquer forma, a existência das rotas

sul e norte não são incompatíveis já que a ligação Ásia-Índia deve ter ocorrido em um período após a rota sul (Rage 2003).

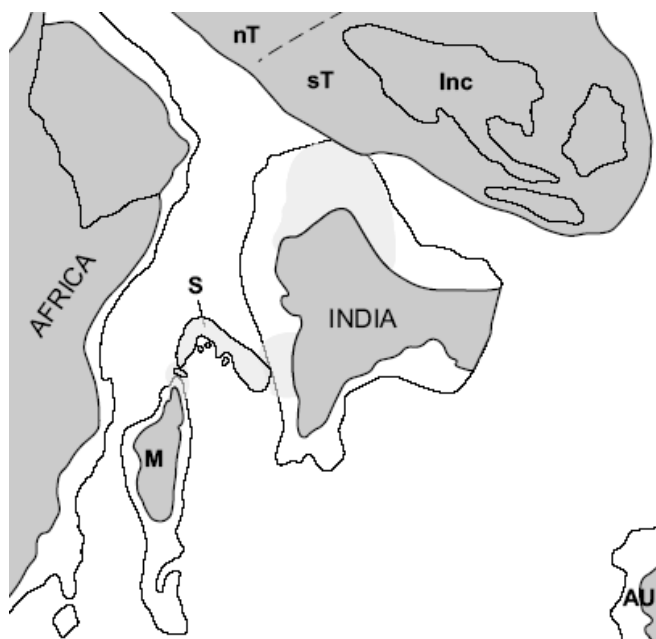


Figura 8. Rota norte hipotética (? final do Maatrichtiano), de acordo com Rage (2003). nT = norte do Tibet, sT = sul do Tibet, Inc = Indochina, S = Seychelles, M = Madagascar, AU = Australia.

REGISTRO FÓSSIL

A origem das serpentes é ainda muito discutida e controversa (veja em Coates & Ruta 2000) e o registro fóssil é bastante incompleto. O fóssil mais antigo de Squamata data do início do Jurássico médio, ao passo que existem, até o momento, registros fósseis de serpentes a partir do início do Cretáceo, com no máximo 140 Ma (Coates & Ruta 2000, Evans 2003, Rage 1987; Fig. 9).

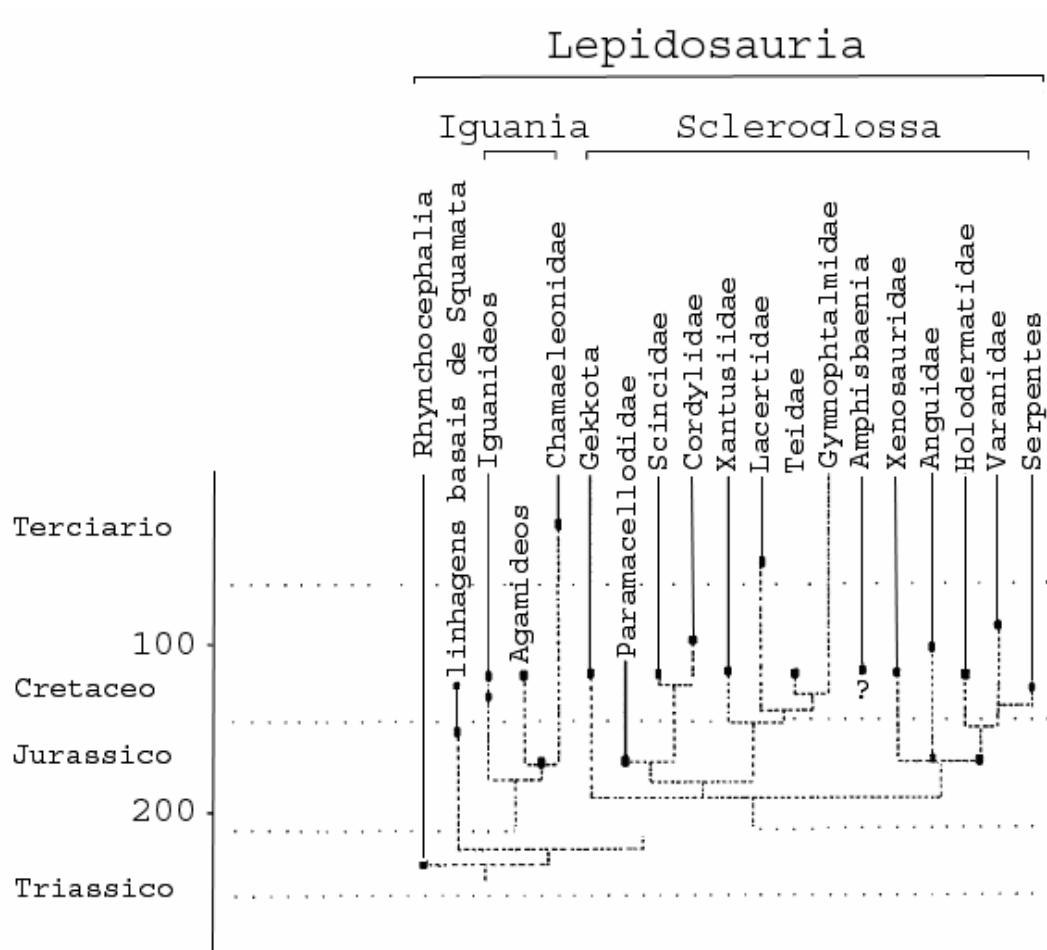


Figura 9. Diagrama filogenético mostrando as relações entre as maiores linhagens de Lepidosauromorpha. Os círculos cheios representam os registros mais antigos para cada grupo, as linhas tracejadas são as idades estimadas em milhões de anos (Adaptado de Evans 2005).

O fóssil mais antigo de um possível Boidae data do final Cretáceo (Campaniano-Maastrichtiano, de 69 a 65 Ma) (Albino 2000, Rage 1987, Rage *et al.* 2003). Entretanto, a maioria dos fósseis de serpentes é constituída apenas de vértebras e muitas das características utilizadas para a classificação podem representar caracteres ancestrais (*e.g.*

forame paracotilar, H. Ferrarezzi, com. pess.). Assim, muitos dos fósseis de Boidae não podem ser separados de outros grupos como os Madtsoiidae (Albino 2000, Rage *et al.* 2003), que por si só não deve representar um grupo monofilético (Rieppel *et al.* 2002). Além disso, o registro fóssil muitas vezes é difícil de ser interpretado e gera interpretações errôneas, por exemplo, o holótipo de *Paleopython*, um suposto boídeo, era composto de restos fósseis de diferentes indivíduos (Szyndlar & Rage 2003). Por outro lado, vértebras de Erycinae apresentam sinapomorfias inconfundíveis (H. Ferrarezzi, com. pess.) e, neste caso, os representantes mais antigos dessa subfamília datam do início do Paleoceno (Rage 1987).

Os primeiros representantes da família Boidae provavelmente se originaram na região Gondwanica, mas se irradiaram rapidamente no Eoceno apresentando ampla distribuição na Laurásia já neste período (Rage *et al.* 2003). Os Erycinae também devem ter apresentado grande diversificação no Eoceno, no bloco América do Norte-Europa, com cerca de seis gêneros conhecidos (Rage 1987).

A sobreposição dos cladogramas biológicos e cladograma geológico resulta em origem bastante antiga para os Boinae (até pelo menos 135 Ma). Esta datação corresponde àquelas dos mais antigos fósseis de serpentes (Rage 1987). Assim, não seria esperada uma origem tão antiga para os boíneos atuais. Entretanto, além da dificuldade de distinção entre fósseis de Boidae e de outros clados diferentes (*e.g.*, Madtsoiidae, *cf.* Rage *et al.* 2003), é também importante ressaltar que o registro fóssil é bastante incompleto e ainda há muito que ser descoberto neste campo do conhecimento.

LITERATURA CITADA

- Albino, A.M. 2000. New record of snakes from the Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Geodiversitas* 22: 247-253.
- Amorim, D.S. & Pires, M.R.S. 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. Pp. 183-219. *In*: Bicudo, C.E.M. & Menezes, N.A. (eds.). *Biodiversity in Brazil, a first approach*. São Paulo, CNPq.
- Austin, C.C. 2000. Molecular phylogeny and historical biogeography of the Pacific islands boas (*Candoia*). *Copeia* 2000: 341-352.
- Barker, D.G. & Barker, T.M. 1994. Pythons of the world, volume I, Australia. Lake Side, Advanced Vivarium Systems Inc.
- Burbrink, F.T. 2005. Inferring the phylogenetic position of *Boa constrictor* among the Boinae. *Mol. Phyl. Evol.* 34: 167–180.
- Coates, M. & Ruta, M. 2000. Nice snake: shame about legs. *TREE* 15: 503-507.
- Croizat L., Nelson, G. & Rosen, D.E. 1974. Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.* 23: 265-287.
- Cundall, D., Wallach, V. & Rossman, D.A. 1993. The systematic relationships of the snake genus *Anomochilus*. *Zool. J. Linn. Soc.* 109: 275-299.
- Darlington, P.J. Jr. 1948. The geographical distribution of cold-blooded vertebrates. *Quart. Rev. Biol.* 23: 105-123.
- Donnelly, T.W. 1989. Geologic history of the Caribbean and Central America. Pp. 299-321. *In*: Bally, A.W. & Palmer, A.R. (eds.). *The geology of North America – An overview*. Boulder, Colorado Geological Society of America.
- Evans, S.E. 2003. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. *Biol. Rev.* 78: 513-551.

- Henderson, R.W. 1997. A taxonomic review of the *Corallus hortulanus* complex of Neotropical tree boas. *Carib. J. Sci.* 33: 198-221.
- Henderson, R.W., Micucci, T.W.P., Puerto, G. & Bourgeois R. W. 1995. Ecological correlates and patterns in the distribution of Neotropical Boines (Serpentes: Boidae): a preliminary assessment. *Herp. Nat. Hist.* 3: 15-27.
- Kluge, A.G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Syst. Zool.* 38: 7-25.
- Kluge, A.G. 1991. Boinae snake phylogeny and research cycles. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 178: 1-58.
- Kluge, A.G. 1993a. *Aspidites* and the phylogeny of pythonine snakes. *Rec. Aust. Mus. Suppl.* 19: 1-77.
- Kluge, A.G. 1993b. Calabaria and the phylogeny of erycine snakes. *Zool. J. Linn. Soc.* 107: 293-351.
- Lawson, R., Slovinski, J.B. & Burbrink, F.T. 2004. A molecular approach to discerning the phylogenetic placement of the enigmatic snake *Xenophidion schaeferi* among the Alethinophidia. *J. Zool. Lond.* 263: 285-294.
- Lee, M.S.Y. & Scanlon, J.D. 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. *Biol. Rev.* 77: 333-401.
- McDowell, S.B. 1979. A catalogue of the snakes of New Guinea and the Salomons, with special reference to those in the Bernice P. Bishop Museum. Part III. Boinae and Acrochordoidea (Reptilia, Serpentes). *J. Herpetol.* 13: 1-92.
- McDowell, S.B. 1987. Systematics. Pp. 3-50. In: Seigel, R.A., Collins, J.T. & Novak, S.S. *Snakes. Ecology and evolutionary biology*. New York, Macmillan Publ. Co.

- McLoughlin, S. 2001. The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Aust. J. Bot.* 49: 271-300.
- Nelson, G.J. & Platnick, N.L. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York, Columbia University Press.
- Noonan, B.P. 2004. Does the phylogeny of pelomedusoid turtles reflect vicariance due to continental drift? *J. Biogeography* 27: 1245-1249.
- Passos, P.G.H. 2003. Sistemática do complexo *E. cenchria* (Linnaeus, 1758) com aproximações sobre filogenia de *Epicrates* Wagler, 1830 (Serpentes: Boidae). Tese de Mestrado. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H. & Wells, K.D. 1997. *Herpetology*. Upper Sadler River, Prentice Hall.
- Rage, J.C. 1987. Fossil History. Pp. 51-76. In: Seigel, R.A., Collins, J.T. & Novak, S.S. *Snakes. Ecology and evolutionary biology*. New York, Macmillan Publ. Co.
- Rage, J.C. 2003. Relationships of the Malagasy fauna during the late Cretaceous: northern or southern routes? *Acta Pal. Pol.* 48: 661-662.
- Rage J.C., Bajpai S., Thewissen J.G.M. & Tiwari B.N. 2003. Early Eocene snakes from Kutch, Western India, with a review of the Palaeophiidae. *Geodiversitas* 25: 695-716.
- Rawlings, L.H. 2001. Molecular systematics of Australian and New Guinea pythons. PhD thesis. Department of genetics, The University of Adelaide, Australia.
- Rieppel, O. 1988. A review of the origin of snakes. *Evol. Biol.* 22: 37-130.
- Rieppel, O., Kluge, A.G. & Zaher, H. 2002. Testing the phylogenetic relationships of the Pleistocene snake *Wonambi naracoortensis* Smith. *J. Vert. Paleontol.* 22: 812-829.
- Rosen, D.E. 1978. Vicariant patterns and historical explanations in biogeography. *Syst. Zool.* 27: 159-188.

- Rosen, D.E. 1979. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative geography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 162: 267-367.
- Sanmartín, I. & Ronquist, F. 2004. Southern Hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Syst. Biol.* 53: 216-243.
- Slowinski, J.B. & Lawson, R. 2002. Snake phylogeny: evidence from nuclear and mitochondrial genes. *Mol. Phyl. Evol.* 24: 194-202.
- Sparks, J.S. & Smith, W.L. 2004. Phylogeny and biogeography of cichlid fishes (Teleostei: Perciformes: Cichlid). *Cladistics* 20: 501-517.
- Storey, B.C. 1995. The role of mantle plumes in continental breakup: case histories from Gondwanaland. *Nature* 377: 301-308.
- Szyndlar, Z. & Rage, J.C. 2003. Non-erycinae Booidea from the Oligocene and Miocene of Europe. Kraków, Polish Academy of Sciences, Institute of Systematics and Evolution of Animals.
- Underwood, G. 1976. A systematics analysis of Boid snakes. Pp. 151-175. In: Bellairs, A.d'A. & Cox, C.B. (eds.). *Morphology and biology of reptiles. Linnean Society Symposium. Vol. 3.* London, Academic Press.
- Underwood, G. & Stimson, A.F. 1990. A classification of pythons (Serpentes, Pythoninae). *J. Zool. Lond.* 221: 565-603.
- Vences, M., Glaw, F., Kosuch, J., Böhme, W. & Veith, M. 2001. Phylogeny of South American and Malagasy boine snakes: molecular evidence for the validity of *Sanzinia* and *Acrantophis* and biogeography implications. *Copeia* 4: 1151-1154.
- Vidal, N. & Hedges, S.B. 2002. Higher-level of relationships of snakes inferred from nuclear and mitochondrial genes. *C.R. Biologies* 325: 987-995.

- Wilcox, T.P., Zwickl, D. J., Heath, T.A. & Hillis, D. M. 2002. Phylogenetic relationships of the dwarf boas and a comparison of Bayesian and bootstrap measures of phylogenetic support. *Mol. Phyl. Evol.* 25: 361-371.
- Williams, E.E. 1998. A new look at the Iguania. Pp. 429-488. *In*: Vanzolini, P.E. & Heyer, W.R. (eds.). *Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns*. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências.

CAPÍTULO 1

ECOMORFOLOGIA DOS BOIDAE

RESUMO. Síndromes morfológicas relacionadas ao uso do ambiente têm sido observadas em diversas serpentes. Entretanto, a morfologia corporal pode estar associada à linhagem filogenética dos organismos. Portanto, estudos eco-morfológicos podem ser melhor realizados utilizando-se métodos comparativos. Utilizando-se espécimes depositados em coleções, os Boidae (subfamílias Boinae e Pythoninae) foram comparados quanto à morfologia corporal e sua relação com o uso do ambiente. Espécies arborícolas apresentam maior compressão lateral do corpo e cauda relativamente maior quando comparadas àquelas terrícolas e aquáticas, mesmo quando removido o efeito filogenético. O dimorfismo sexual ocorreu em relação ao comprimento rostro-cloacal (CRC), tamanho relativo da cabeça, da cauda, circunferência corporal, compressão lateral do corpo e tamanho do esporão. Entretanto, dentre os Boinae, o dimorfismo de CRC não foi observado na maioria das espécies que apresentam combate (*Epicrates* spp.) e o de cauda não foi observado nas arborícolas. Na maioria dos casos o dimorfismo resulta de crescimento diferencial entre os sexos já que não estão presentes em recém-nascidos. A otimização dos caracteres morfológicos e de uso do ambiente nas hipóteses filogenéticas disponíveis sugere que os Boidae sofreram poucas modificações ao longo da evolução, muitas das quais representam autapomorfias das espécies ou subespécies. Duas hipóteses filogenéticas concordam que o ancestral dos Boinae possuía cauda curta, circunferência corporal moderada, cabeça pequena, baixo índice de dimorfismo sexual de CRC (SSD) e era semi-arborícola. Mas, não concordam em como seria o ancestral quanto ao tamanho corporal e compressão lateral do corpo.

ABSTRACT. Morphological syndromes related to macrohabitat use have been detected in many snakes. However, body morphology can be also related to phylogenetic lineage and for this reason ecomorphological studies are better when using comparative methods. Body morphology and its relationship with macrohabitat use was compared among the Boidae snakes, using preserved specimens deposited in museum collections. Arboreal species are more flattened laterally and have relative longer tails, than terrestrial or aquatic species, even after removing phylogenetic effects. Sexual dimorphisms occurs in SVL, relative head size, tail length, body circumference, lateral flatness of the body and spur size. However, SVL dimorphism are absent in some species with ritual combat (*Epicrates* spp.) and tail dimorphism is absent in arboreal species. In most cases sexual dimorphism results of differential growth in sexes because it does not occur in newborn. Optimizations of morphological characters and microhabitat use on two phylogenetic hypotheses suggest that Boinae had little modifications during the evolution, and most of that represent autapomorphies in species or subspecies level. Both hypotheses agree that the ancestor of Boinae was a short-tailed snake, with medium-size body circumference, small head, low SSD and semi-arboreal, but they disagree how would be the ancestor in terms of body size and lateral flatness of the body.

INTRODUÇÃO

A forma e tamanho do corpo podem estar relacionados a fatores ecológicos como dieta, uso do ambiente e reprodução. Por outro lado, tais características estão frequentemente associadas à linhagem filogenética a que pertence determinado animal. (Cadle & Greene 1993, Marques 1998, Martins 1994, Sawaya 2004, Vitt & Vangilder 1983). O tamanho corporal, por exemplo, é um dos maiores determinantes dos tipos de presa que determinada espécie pode subjugar (Cadle & Greene 1993). Assim, serpentes que se alimentam de mamíferos tendem a apresentar maior tamanho corporal (Cadle & Greene 1993, Marques 1998, Martins *et al.* 2003). Entretanto, dentre os fatores ecológicos, o uso do ambiente parece estar mais relacionado à forma do corpo. Assim, se distinguem, pelo menos, cinco síndromes morfológicas básicas (*cf.* Cadle & Greene 1993, Martins 1994):

1. Serpentes fossórias: largura da cabeça indistinta da largura da porção anterior tronco, cabeça acuminada ou comprimida dorso-lateralmente, olhos pequenos, cauda curta, redução do número de escamas no meio do corpo, boca posicionada mais ventralmente e ossos cranianos reforçados (Savitzky 1983);

2. Serpentes criptozoóicas: tamanho corporal pequeno, morfologia generalizada (forma do corpo e comprimento da cauda intermediários);

3. Serpentes terrícolas: tamanho corporal moderado a grande e morfologia generalizada;

4. Serpentes arborícolas: relativamente mais leves, alongadas, corpo achatado lateralmente, cauda longa (embora o tamanho grande da cauda possa também estar associado à defesa) e olhos grandes (Lillywhite & Henderson 1993). Aparentemente, serpentes arborícolas também tendem a apresentar os ovários e ovos/embriões menos sobrepostos (S.M. Almeida-Santos, com. pess.), o que deve conferir menor deformação do

corpo durante a prenhez;

5. Serpentes aquáticas: olhos e narinas posicionados mais dorsalmente e terminalmente, relativamente mais pesadas (*cf.* Marx e Rabb 1972, Parker & Grandison 1977, Scartozzoni 2005), cavidade nasal com fechamento valvular, ninhadas menores e deslocadas para a porção mais cranial do corpo, o que facilitaria o movimento de natação durante a prenhez (Shine 1988a).

Essas síndromes têm sido observadas em estudos com diversas comunidades de serpentes neotropicais (Marques 1998, Martins 1994, Vitt & Vangilder 1983, Sawaya 2004). Entretanto, como a forma do corpo também está associada a linhagens filogenéticas (Cadle & Greene 1993, Marques 1998, Martins 1994, Sawaya 2004) é importante comparar características morfológicas dentro de linhagens monofiléticas, onde ocorram espécies com diferentes hábitos (Brooks & McLennan 1991). Todos os boídeos, por exemplo, apresentam cauda relativamente curta em comparação com espécies não aparentadas, independentemente do uso do ambiente. Porém, análises morfológicas entre representantes do grupo são praticamente inexistentes (mas veja tendências em Marques 1998, Martins 1994, Sawaya 2004). Além da escassez de informações, a família Boidae constitui ótimo objeto para estudo das relações de forma do corpo associadas ao uso do habitat já que inclui espécies que utilizam diferentes tipos ambientes, incluindo aquático, terrestre e arbóreo.

MATERIAL E MÉTODOS

Os espécimes analisados pertencem às coleções científicas das seguintes instituições: Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas (INPA), Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (CEPLAC), Universidade de Brasília (CHUNB), Universidade Estadual de Campinas (ZUEC), Universidade Federal do Grosso do Sul (UFMS – campus Campo Grande e Corumbá), Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA – Corumbá), Instituto Butantan (IB) e Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), National Museum of Natural History (NMNH, USA), American Museum of Natural History (AMNH, USA), Peabody Museum at Yale University (USA), Field Museum of Natural History (USA), Carnegie Museum of Natural History (USA), University of Texas at Arlington (UTA), Australian Museum (Australia) e Museum and Art Gallery of Northern Territory (Australia). As espécies analisadas foram: *Boa constrictor amarali*, *B. c. constrictor*, *Corallus caninus*, *C. hortulanus*, *C. cropanii*, *Epicrates cenchria cenchria*, *E. c. crassus*, *E. c. maurus*, *E. c. assisi*, *E. c. polylepis*, *E. c. hygrophilus*, *E. c. barbouri*, *Eunectes notaeus*, *E. murinus* e *E. deschauenseei*, *Sanzinia madagascariensis*, *Acrantophis dumerili*, *Candoia aspera*, *Candoia carinata* e *Candoia bibroni*, *Aspidites melanocephalus*, *A. ramsayi*, *Antaresia maculosa*, *A. stimsoni*, *A. childreni*, *Liasis fuscus*, *L. olivaceous*, *Leiopython albertisi*, *Bothrochilus boa*, *Morelia amethystina*, *M. s. spilota*, *M. s. variegata* e *M. viridis* (Apêndice 1).

Todos os exemplares examinados foram medidos (em mm) quanto ao comprimento rostro-cloacal (CRC), cauda (CC), comprimento da cabeça (Cca), largura da cabeça (Lca), circunferência corporal, altura e largura do corpo e comprimento do esporão. Fêmeas dissecadas também foram medidas quanto à distância entre os ovários. Para as medidas de

circunferência, altura e espessura do corpo, não foram incluídos indivíduos com conteúdo estomacal e fêmeas prenhes ou com folículos muito desenvolvidos já que nessas condições os indivíduos podem apresentar considerável variação nas dimensões corporais. Parte dos dados para *Candoia* ssp. foram cedidos por Richard Shine (dados referentes ao trabalho desenvolvido por Harlow & Shine 1992).

Os indivíduos foram determinados quanto ao sexo e classificados como adultos (indivíduos maduros sexualmente - ver critérios no Capítulo “Reprodução – Material e Métodos”) ou imaturos.

O índice de dimorfismo sexual de tamanho corporal (SSD - “sexual size dimorphism”) foi calculado pela razão do CRC médio dos adultos do sexo de maior tamanho e o CRC médio dos adultos do sexo de menor tamanho, menos 1, sendo que valores negativos, por convenção, representam machos maiores que fêmeas (*cf.* Shine 1994).

As seguintes relações entre variáveis foram investigadas por regressão linear: (1) CC x CRC, (2) comprimento do tronco x Cca (o tronco é o CRC menos o Cca), Lca x Cca, (3) circunferência do corpo x CRC, (4) espessura corporal x altura (compressão lateral), (5) comprimento do esporão x CRC e (6) distância entre ovários x CRC (a distância entre os ovários representa a distância entre o final do ovário direito e o início do ovário esquerdo, sendo negativa quando estes estão sobrepostos. Esta medida só foi utilizada nas comparações entre espécies).

Os caracteres morfológicos (SSD, média do CC relativo, mediana da circunferência relativa, mediana do CCa relativo, mediana da compressão lateral, média do número de escamas ventrais, utilizando os dados combinados para machos e fêmeas) e de uso do ambiente foram otimizados nas árvores filogenéticas adaptadas das propostas por Kluge

(1991, 1993), Passos (2003) e Burbrink (2005) (veja Apêndice 2 para as hipóteses filogenéticas). As otimizações foram feitas utilizando o método de parcimônia linear no programa Mesquite 1.05 (Maddison & Maddison 1997). A hipótese de Kluge (1993) para os Pythoninae, não resolve as relações entre as espécies de *Antaresia* (veja Apêndice 2). Assim, as otimizações foram feitas considerando as três relações possíveis entre essas espécies. Como os resultados não apresentaram grandes diferenças, optou-se por apresentar somente os referentes à relação *Antaresia maculosa(stimsoni(childreni))*). Como existem dois caminhos diferentes que resultam na mesma proporção de comprimento de cauda/CRC (aumentar o tamanho da cauda ou diminuir o tamanho do corpo – cf. Polly *et al.* 2001) e que podem não ser homólogos, optou-se por utilizar o número de escamas subcaudais ao invés do comprimento relativo da cauda, nas otimizações e análise de contrastes.

Informações de literatura e outros registros de animais na natureza (dados de coleções, observação pessoal e de outros pesquisadores) foram utilizados para caracterizar o uso do ambiente em cada espécie. Para cada espécie calculou-se a proporção de indivíduos encontrados na vegetação (Apêndice 3). Serpentes foram consideradas arborícolas quando a proporção de indivíduos na vegetação foi maior que 0,5, semi-arborícolas quando a proporção era entre 0,3 e 0,5 e terrícolas quando a proporção foi menor que 0,3. Quando apenas dados qualitativos estavam disponíveis para uso do ambiente em uma dada espécie, utilizou-se a proporção 0,5 para serpentes arborícolas, 1,0 para arborícolas e 0 para não arborícolas. As otimizações de uso do ambiente foram feitas considerando-se as modificações de terrestre para semi-arborícola e arborícola como ordenadas.

Possíveis relações entre uso do substrato arbóreo e variáveis morfológicas foram analisadas utilizando-se o método de contrastes independentes (Felsenstein 1989) nas

hipóteses filogenéticas disponíveis. As proporções de uso do substrato arbóreo foram transformadas para o arco-seno da raiz quadrada (Zar 1999). Todos os ramos foram ajustados para 1 e as relações entre as variáveis foram analisadas por regressão linear forçada a passar pela origem (*i.e.* com intercepto ajustado para 0; *e.g.* Martins & Hansen 1996). Para investigar a relação entre o comprimento dos esporões e o CRC pelo método de contrastes independentes utilizou-se apenas os machos, já que em muitas fêmeas os valores eram zero, o que não permite a transformação dos dados. Todas as análises de contrastes independentes foram feitas utilizando-se o programa Mesquite 1.05 (Maddison & Maddison 1997) associado ao pacote PDAP (Midford *et al.* 2002).

Informações sobre a foliose e SSD das espécies foram obtidas da literatura (Apêndice 4).

ANÁLISE DE DADOS

O CRC foi comparado entre machos e fêmeas da mesma espécie por teste t e entre espécies por one-way ANOVA, utilizando-se, neste caso, os CRC combinados para machos e fêmeas em cada espécie (Zar 1999). Espécies com tamanho amostral menor que cinco indivíduos (*e.g.* *Corallus cropanii* e *Acrantophis dumerili*) não foram incluídas nas análises estatísticas. As relações entre as variáveis LCa e circunferência corporal foram comparadas entre machos e fêmeas da mesma espécie por ANCOVA, tendo o sexo como fator e o CRC como co-variável (Zar 1999). As variáveis CCa e compressão lateral do corpo foram comparadas entre machos e fêmeas da mesma espécie por ANCOVA, tendo o sexo como fator, o comprimento do tronco e a altura do corpo como co-variável, respectivamente (Zar 1999). Sempre que necessário os dados foram transformados para o logaritmo natural para sua normalização ou homogeneização de variâncias (Zar 1999). O tamanho na maturidade

(tamanho do menor adulto/CRC médio dos adultos) foi calculado para cada sexo e comparado entre as espécies por meio de ANCOVA (CRC como variável independente, CRC do menor adulto como dependente e sexo como fator; ambas as variáveis log-transformadas) (Zar 1999).

Quando determinada relação diferiu entre os sexos ela foi comparada, do modo descrito acima, entre os sexos, nos recém-nascidos. A ausência de diferença na relação entre as variáveis, entre os sexos nos recém-nascidos significa que o dimorfismo surge ao longo do crescimento dos adultos.

A razão da distância entre os ovários e o CRC foi comparada entre as espécies por Kruskal-Wallis e análise *a posteriori* pelo método de Dunn (Zar 1999). Nesta análise, não foram incluídas *Corallus cropanii*, *Eunectes notaeus*, *Bothorchilus boa* e *Morelia viridis* devido ao baixo tamanho amostral. Indivíduos imaturos (sub-adultos) de *E. murinus* foram incluídos devido à escassez de adultos.

As variáveis: comprimento de cauda (CC), circunferência e tamanho do esporão foram comparadas entre as espécies (combinando-se os dados de machos e fêmeas), utilizando-se as razões entre essas variáveis e o CRC. No caso da variável LCa a medida foi dividida pelo CCa, CCa foi dividido pelo comprimento do tronco da serpente e espessura do corpo foi dividida pela altura do corpo. Todas as proporções foram transformadas para o arco seno da raiz quadrada, exceto para a compressão lateral (que não representa uma proporção, ou seja, o valor não varia entre 0 e 1 já que a largura do corpo pode ser maior que a altura). Essas medidas foram, então, comparadas entre as espécies por ANOVA e análise *a posteriori* pelo teste de Tukey ou teste de Kruskal-Wallis e análise *a posteriori* pelo método de Dunn, quando os dados requeriam teste não paramétrico (Zar 1999).

Para ilustrar as diferenças morfológicas entre as espécies, assim como as principais

variáveis morfológicas relacionadas a essas diferenças foi realizada uma análise de componentes principais (PCA – “principal component analysis”, Manly 1994) utilizando o CRC médio e medianas das medidas relativas do CC, CCa, circunferência corporal e compressão lateral do corpo, no programa Statistica 6.0 (Statsoft 2001).

COMENTÁRIOS TAXONÔMICOS: segundo Passos (2003), *Epicrates cenchria cenchria* e *E. c. hygrophilus* representam sinônimos, assim como *Epicrates c. crassus* e *E. c. polylepis*, e *Epicrates c. maurus* e *E. c. barbouri*. Portanto, essas subespécies serão tratadas conjuntamente.

RESULTADOS

Tamanhos amostrais e procedência das amostras

Dentre as 27 espécies e subespécies analisadas, os tamanhos amostrais apresentaram ampla variação, de 4 a 475 (Tab. 1). Embora a maioria das espécies tenha sido representada por pelo menos 30 indivíduos as amostras também não são homogêneas entre machos, fêmeas e juvenis (Tab. 1).

A maioria dos espécimes analisados é proveniente de localidades que compreendem toda a extensão da área de ocorrência das espécies. Portanto, não é objetivo deste trabalho detectar diferenças entre populações, e sim, caracterizar as espécies de forma geral. Os Boinae Neotropicais (*Boa*, *Corallus*, *Epicrates* gr. *cenchria* e *Eunectes*) foram coletados no Brasil, exceto por uma fêmea de *Epicrates cenchria maurus* procedente da Colômbia. Os Boinae pertencentes aos gêneros *Acrantophis* e *Sanzinia* são provenientes de Madagascar, entretanto, em função da baixa representatividade dessas serpentes nas coleções, alguns

espécimes utilizados para as análises morfológicas são provenientes de zoológicos. Os espécimes do gênero *Candoia* são provenientes de ilhas do Pacífico, especialmente Fiji, Ilhas Salomão, Arquipélago Bismarck e Papua Nova Guiné. Representantes dos Pythoninae (*Aspidites*, *Antaresia*, *Leiopython*, *Liasis* e *Morelia*) são provenientes de diversas localidades na Austrália e os espécimes de *Bothrochilus boa* foram coletados no Arquipélago Bismarck.

Tabela 1. Tamanho amostral (N) de machos, fêmeas e juvenis dos Boidae analisados.

Espécie	N de ♀♀	N de ♂♂	N de imaturos	n total
<i>Boa constrictor constrictor</i>	38	76	308	442
<i>Boa c. amarali</i>	47	70	84	201
<i>Corallus caninus</i>	25	11	51	87
<i>Corallus cropanii</i>	1	3	0	4
<i>Corallus hortulanus</i>	109	132	234	475
<i>E. cenchria cenchria</i>	35	48	155	238
<i>Epicrates c. assisi</i>	18	25	86	108
<i>E. c. crassus</i>	28	35	64	127
<i>E. c. maurus</i>	1	0	33	34
<i>Eunectes deschauenseei</i>	11	14	53	78
<i>E. murinus</i>	4	35	374	413
<i>E. notaeus</i>	2	8	24	34
<i>Sanzinia madagascariensis</i>	10	8	20	38
<i>Acrantophis dumerili</i>	1	4	2	7
<i>Candoia carinata</i>	89	57	75	221
<i>Candoia aspera</i>	54	36	38	128
<i>Candoia bibroni</i>	41	21	35	186
<i>Antaresia maculosa</i>	11	13	15	39
<i>Antaresia stimsoni</i>	20	35	7	61
<i>Antaresia childreni</i>	33	60	26	119
<i>Aspidites ramsayi</i>	15	29	16	60
<i>Aspidites melanocephalus</i>	15	29	16	94
<i>Bothrochilus boa</i>	2	14	10	26
<i>Leiopython albertisi</i>	4	7	2	13
<i>Liasis fuscus</i>	35	36	15	86
<i>Liasis olivaceous</i>	15	29	16	60
<i>Morelia amethystina</i>	18	15	17	50
<i>Morelia spilota spilota</i>	16	22	27	61
<i>Morelia s. variegata</i>	41	56	11	108
<i>Morelia viridis</i>	7	10	9	26
Totais	746	938	1515	3624

Dimorfismo sexual

Tamanho corporal: O tamanho corporal médio dos adultos difere significativamente entre os sexos de *Boa c. amarali*, *Corallus caninus*, *Corallus hortulanus*, *Eunectes murinus* e, possivelmente *Eunectes notaeus* (devido ao alto SSD – veja Apêndice 4) (Tab. 2). A maioria das fêmeas atinge a maturidade sexual com 80-90% do tamanho médio das adultas ($0,78 \pm 0,11$, Tab. 2), ao passo que a maioria dos machos alcança a maturidade entre 60-70% ($0,70 \pm 0,10$, Tab. 2, dados para *Candoia* spp. e Pythoninae no Apêndice 5). Entretanto essa diferença não é significativa (ANCOVA – $F_{(\text{inclinação})} = 0,71$, $gl = 23$, $p = 0,408$; $F_{(\text{elevação})} = 2,25$, $gl = 24$, $p = 0,147$). De forma geral, tanto os Boinae como os Pythoninae atingem a maturidade com tamanho corporal semelhante (ANCOVA – ♀♀: $F_{(\text{inclinação})} = 1,11$, $gl = 21$, $p = 0,305$; $F_{(\text{elevação})} = 0,94$, $gl = 22$, $p = 0,342$; ♂♂: $F_{(\text{inclinação})} = 0,63$, $gl = 23$, $p = 0,436$; $F_{(\text{elevação})} = 2,01$, $gl = 24$, $p = 0,169$; Apêndice 5). Dentre os Boinae, o gênero *Eunectes* (excetuando *E. deschauenseei*) é o grupo com maior SSD, seguido de *Corallus*, *Candoia*, *Boa*, *E. deschauenseei* e por último as *Epicrates* (Apêndice 4). As espécies de maior porte também apresentam recém-nascidos maiores (Tab. 2). O baixo SSD é também comum para a maioria das espécies de Pythoninae (veja Apêndice 4).

Na maioria das espécies onde foi encontrado dimorfismo de CRC este parece resultar de crescimento diferencial após o nascimento, já que o mesmo não foi verificado em recém-nascidos de *Boa c. amarali*, *Candoia aspera*, *Corallus caninus*, *C. hortulanus*, *Eunectes deschauenseei* e *E. murinus* (Tab.3). O CRC médio dos recém-nascidos diferiu entre machos e fêmeas somente em *Boa c. constrictor* (Tab. 3). As amostras disponíveis de *Candoia carinata* e *C. bibroni* não apresentavam recém-nascidos para análise de dimorfismo sexual.

Os filhotes de *C. caninus* nascem com coloração alaranjada, desde tons amarelados

até avermelhados, e essa coloração permanece algum tempo após o nascimento. O maior filhote laranja apresentou $CRC = 525$ mm. Após esse tamanho as serpentes geralmente tornam-se verdes. Entre 29 filhotes ($CRC < 525$), apenas três ($CRC = 437$ mm, 492mm e 514 mm) apresentaram coloração verde.

Tabela 2. Comprimento rostro-cloacal (CRC, mm) e tamanho na maturidade (tamanho do menor adulto/CRC médio dos adultos) dos Boinae estudados. Entre parênteses: amplitude, N = tamanho amostral. Em negrito: resultados estatisticamente significativos (p<0,05).

Espécies	CRC ♀♀ (média ± DP)	CRC ♂♂ (média ± DP)	t-student	Tamanho maturidade	na CRC dos recém-nascidos (média ± DP)
<i>Boa c. amarali</i>	1501,1 ± 162,6 (1270 - 1800, N = 47)	1418,4 ± 192,4 (1060 - 2130, N = 70)	t = 2,42 p = 0,017	♂♂: 0,74 ♀♀: 0,85	410,1 ± 52,1 (301 - 466, N = 24)
<i>Boa c. constrictor</i>	2030,9 ± 468,6 (1418 - 3118, N = 37)	1903,4 ± 522,5 (1162 - 3713, N = 74)	t = 1,25 p = 0,213	♂♂: 0,61 ♀♀: 0,70	440,9 ± 29,6 (341 - 493, N = 119)
<i>Corallus caninus</i>	1385,5 ± 182,5 (1120 - 1710, N = 25)	1055,3 ± 202,8 (835 - 1405, N = 11)	t = 4,83 p < 0,0001	♂♂: 0,65 ♀♀: 0,84	375,0 ± 9,8 (360 - 390, N = 7)
<i>Corallus hortulanus</i>	1389,2 ± 136,9 (1168 - 1887, N = 104)	1233,3 ± 161,2 (802 - 1600, N = 107)	t = 7,56 p < 0,0001	♂♂: 0,79 ♀♀: 0,81	409,2 ± 39,9 (282 - 455, N = 30)
<i>Corallus cropanii</i> *	1510 (N=1)	1080, 1177, 1348 (n=3)	-		
<i>Epicrates c. assisi</i>	1223,4 ± 107,5 (1085 - 1446, N = 18)	1204,5 ± 145,3 (988 - 1480, N = 25)	t = 0,47 p = 0,643	♂♂: 0,82 ♀♀: 0,89	336,6 ± 40,7 (250 - 405, N = 36)
<i>Epicrates c. cenchria</i>	1510,5 ± 88,4 (1420 - 1640, N = 35)	1466,1 ± 216,0 (946 - 1630, N = 48)	t = 1,15 p = 0,255	♂♂: 0,64 ♀♀: 0,94	370,8 ± 21,3 (312 - 330, N = 24)
<i>Epicrates c. crassus</i>	1102,6 ± 93,4 (970 - 1371, N = 27)	1094,6 ± 116,5 (876 - 1301, N = 36)	t = -0,29 p = 0,771	♂♂: 0,80 ♀♀: 0,88	301,2 ± 26,9 (262 - 333, N = 8)
<i>Epicrates c. maurus</i>	1168 (N = 1)		-		313,3 ± 25,3 (274 - 360, N = 13)
<i>Eunectes deschauenseei</i>	1655,3 ± 300,4 (1200 - 2307, N = 12)	1537,6 ± 266 (1300 - 2107, N = 35)	t = -1,15 p = 0,258	♂♂: 0,84 ♀♀: 0,72	1415,4 ± 47,7 (290 - 470, N = 50)
<i>Eunectes murinus</i>	3626,7 ± 720,2 (2963 - 4480, N = 6)	2256,2 ± 407,1 (1335 - 3329, N = 35)	t = -6,75 p < 0,0001	♂♂: 0,59 ♀♀: 0,82	618,6 ± 55,3 (435 - 696, N = 230)
<i>Eunectes notaeus</i>	2500, 2255 (N = 2)	1816,5 ± 214,3 (1515 - 2161, N = 8)	-	♂♂: 0,83	400,7 ± 8,5 (390 - 410, N = 11)
<i>Acrantophis dumerili</i>	1427 ± 80 (1350-1510, N=3)	1553 ± 86 (1470-1708, N = 6)	-	♂♂: 0,95 ♀♀: 0,95	Menor amostrado: 369mm
<i>Sanzinia madagascariensis</i>	1471 ± 303 (1100-1910, N = 13)	1382 ± 222 (1106-1850, N = 13)	t = 0,86 p = 0,400	♂♂: 0,80 ♀♀: 0,75	372 ± 48 (300-460, N = 15)

* provavelmente adultos (não dissecados ou eviscerados). ** proveniente da Colômbia, possivelmente adulta (não dissecado).

Tabela 3. Comprimento rostro-cloacal (média $\pm$ DP) em recém-nascidos dos Boinae. N = tamanho amostral. Em negrito: resultados estatisticamente significativos ($p < 0,05$).

Espécies	♀♀	♂♂	t-student	p
<i>Boa c. amarali</i>	384,1 $\pm$ 43,1; N = 8	353,6 $\pm$ 33,9; N = 8	1,34	0,208
<i>Boa c. constrictor</i>	445,2 $\pm$ 34,8; N = 67	441,2 $\pm$ 35,8; N = 65	2,27	0,024
<i>Corallus caninus</i>	375,7 $\pm$ 7,0; N = 4	374,7 $\pm$ 13,9; N = 3	0,13	0,900
<i>Corallus hortulanus</i>	409,6 $\pm$ 29,6; N = 17	422,2 $\pm$ 25,5; N = 9	-1,08	0,290
<i>Eunectes murinus</i>	562,0 $\pm$ 31,7; N = 41	562,0 $\pm$ 27,1; N = 51	0,002	0,999
<i>Eunectes deschauenseei</i>	423,2 $\pm$ 42,8; N = 24	413,9 $\pm$ 58,7; N = 28	0,65	0,520
<i>Candoia aspera</i>	162,4 $\pm$ 1,82; N = 5	162,4 $\pm$ 6,1; N = 5	0,0	1.000

Tamanho da cabeça e cauda, robustez e compressão lateral do corpo: O comprimento relativo da cauda foi significativamente maior nos machos do que nas fêmeas, na maioria das espécies de Boinae (Tab. 4a), mas esse dimorfismo foi raro entre os Pythoninae (Tab. 4b). O comprimento relativo da cabeça foi maior nas fêmeas de alguns dos Boinae (Tab. 4a), mas menor nas fêmeas de *A. childreni* (Tab. 4b). A largura da cabeça diferiu somente em *Liasis fuscus*, com fêmeas apresentando cabeça mais larga (Tab. 4b). A compressão lateral do corpo foi maior nos machos somente em *Boa c. constrictor* (Tab. 4a). A circunferência relativa do corpo foi significativamente maior em fêmeas em *C. hortulanus*, *Epicrates c. crassus*, *Candoia aspera*, *C. carinata* e provavelmente *Eunectes murinus* (Tab. 4a). A amostra praticamente inexistente de fêmeas de *Eunectes notaeus* não permitiu detectar qualquer tendência das relações entre as variáveis, entre os sexos.

Apesar do dimorfismo nos adultos, o tamanho relativo da cauda não diferiu entre machos e fêmeas recém-nascidos de *Boa c. amarali*, *Epicrates c. assisi*, *E. c. cenchria*, *E. c. crassus* e *Eunectes deschauenseei*, *Eunectes murinus* e *Candoia aspera* (Tab. 5). Também não foram verificadas diferenças no comprimento relativo da cabeça dos recém-nascidos em *Boa c. constrictor*, *Boa c. amarali* e *Corallus hortulanus*, na compressão lateral em *B. c. constrictor* e na circunferência relativa em *C. hortulanus*, *E. c. crassus* e *E. murinus* (Tab. 5). Entretanto, machos recém-nascidos de *B. c. constrictor* apresentaram cauda mais longa do que fêmeas. As amostras de recém-nascidos de Pythoninae não foram suficientes para permitir análise entre machos e fêmeas.

Tamanho do esporão: O comprimento do esporão foi maior nos machos de todos os Boinae sendo, em muitos casos não detectado nas fêmeas (Fig. 1). Nos recém-nascidos o esporão é praticamente imperceptível em ambos os sexos de todas as espécies.

Tabela 4a. Resultados de ANCOVA para a comparação das variáveis morfológicas analisadas entre machos e fêmeas adultos dos Boinae.

Espécies	Comprimento relativo da cauda	Comprimento relativo da cabeça	Largura relativa da cabeça	Compressão lateral	Circunferência relativa do corpo
<i>Boa c. amarali</i>	$F_{i(1,105)}=0,0005$; $p=0,983$; $F_{e(1,106)}=45,14$; $p<0,0001$	$F_{i(1,90)}=1,95$; $p=0,166$; $F_{e(1,91)}=8,30$; $p=0,005$	$F_{i(1,99)}=0,59$; $p=0,444$; $F_{e(1,100)}=2,73$; $p=0,101$	$F_{i(1,47)}=2,24$; $p=0,141$; $F_{e(1,48)}=0,09$; $p=0,760$	$F_{i(1,105)}=0,79$; $p=0,375$; $F_{e(1,106)}=0,62$; $p=0,432$
<i>Boa c. constrictor</i>	$F_{i(1,99)}=0,34$; $p=0,558$; $F_{e(1,100)}=16,31$; $p<0,0001$	$F_{i(1,101)}=6,52$; $p=0,012$	$F_{i(1,94)}=0,07$; $p=0,788$; $F_{e(1,95)}=0,39$; $p=0,533$	$F_{i(1,40)}=1,22$; $p=0,276$; $F_{e(1,41)}=5,15$; $p=0,028$	$F_{i(1,106)}=0,001$; $p=0,975$; $F_{e(1,107)}=1,23$; $p=0,270$
<i>Corallus caninus</i>	$F_{i(1,32)}=1,08$; $p=0,307$; $F_{e(1,33)}=1,93$; $p=0,174$	$F_{i(1,37)}=0,07$; $p=0,793$; $F_{e(1,38)}=3,11$; $p=0,086$	$F_{i(1,24)}=1,11$; $p=0,303$; $F_{e(1,25)}=1,72$; $p=0,201$	$F_{i(1,31)}=2,31$; $p=0,139$; $F_{e(1,32)}=0,86$; $p=0,360$	$F_{i(1,27)}=0,28$; $p=0,601$; $F_{e(1,28)}=1,73$; $p=0,199$
<i>Corallus hortulanus</i>	$F_{i(1,204)}=0,01$; $p=0,937$; $F_{e(1,205)}=0,45$; $p=0,501$	$F_{i(1,203)}=2,82$; $p=0,094$; $F_{e(1,204)}=43,49$; $p<0,0001$	$F_{i(1,194)}=0,76$; $p=0,385$; $F_{e(1,195)}=0,56$; $p=0,456$	$F_{i(1,193)}=0,02$; $p=0,896$; $F_{e(1,194)}=2,32$; $p=0,129$	$F_{i(1,179)}=0,13$; $p=0,721$; $F_{e(1,180)}=9,00$; $p=0,0031$
<i>Epicrates c. assisi</i>	$F_{i(1,38)}=4,01$; $p=0,052$; $F_{e(1,39)}=13,89$; $p=0,0006$	$F_{i(1,36)}=0,01$; $p=0,926$; $F_{e(1,37)}=0,60$; $p=0,444$	$F_{i(1,29)}=0,12$; $p=0,730$; $F_{e(1,29)}=0,0001$; $p=0,993$	$F_{i(1,32)}=0,76$; $p=0,391$; $F_{e(1,33)}=0,0002$; $p=0,988$	$F_{i(1,38)}=1,19$; $p=0,282$; $F_{e(1,39)}=1,54$; $p=0,221$
<i>Epicrates c. cenchria</i>	$F_{i(1,72)}=0,58$; $p=0,447$; $F_{e(1,73)}=9,11$; $p=0,003$	$F_{i(1,77)}=0,04$; $p=0,847$; $F_{e(1,78)}=1,97$; $p=0,164$	$F_{i(1,67)}=0,004$; $p=0,950$; $F_{e(1,68)}=0,01$; $p=0,910$	$F_{i(1,65)}=1,45$; $p=0,232$; $F_{e(1,66)}=0,66$; $p=0,419$	$F_{i(1,77)}=0,02$; $p=0,895$; $F_{e(1,78)}=1,72$; $p=0,194$
<i>Epicrates c. crassus</i>	$F_{i(1,59)}=1,44$; $p=0,234$; $F_{e(1,60)}=11,21$; $p=0,0014$	$F_{i(1,50)}=3,54$; $p=0,066$; $F_{e(1,51)}=0,36$; $p=0,549$	$F_{i(1,53)}=3,97$; $p=0,051$; $F_{e(1,53)}=0,16$; $p=0,688$	$F_{i(1,57)}=0,12$; $p=0,725$; $F_{e(1,58)}=0,58$; $p=0,147$	$F_{i(1,56)}=0,76$; $p=0,386$; $F_{e(1,57)}=15,54$; $p=0,0002$
<i>Eunectes deschauenseei</i>	$F_{i(1,20)}=0,002$; $p=0,968$; $F_{e(1,21)}=5,22$; $p=0,033$	$F_{i(1,16)}=0,001$; $p=0,970$; $F_{e(1,17)}=1,53$; $p=0,233$	$F_{i(1,18)}=0,31$; $p=0,586$; $F_{e(1,19)}=0,38$; $p=0,544$	-	$F_{i(1,15)}=0,18$; $p=0,675$; $F_{e(1,16)}=3,89$; $p=0,066$
<i>Eunectes murinus</i>	aparentemente maior nos machos*	aparentemente não difere*	aparentemente não difere*	aparentemente não difere*	aparentemente maior nas fêmeas*
<i>Sanzinia madagascariensis</i>	$F_{i(1,15)}=0,78$; $p=0,783$; $F_{e(1,16)}=2,05$; $p=0,171$	$F_{i(1,15)}=0,88$; $p=0,363$; $F_{e(1,16)}=2,72$; $p=0,118$	$F_{i(1,13)}=0,72$; $p=0,412$; $F_{e(1,14)}=0,29$; $p=0,505$	-	-
<i>Candoia aspera</i>	$F_{i(1,75)}=1,95$; $p=0,617$; $F_{e(1,76)}=4,88$; $p=0,030$	$F_{i(1,57)}=0,26$; $p=0,609$; $F_{e(1,58)}=3,22$; $p=0,080$	$F_{i(1,56)}=0,16$; $p=0,692$; $F_{e(1,57)}=0,54$; $p=0,467$	$F_{i(1,60)}=2,82$; $p=0,098$; $F_{e(1,61)}=0,05$; $p=0,824$	$F_{i(1,79)}=1,34$; $p=0,295$; $F_{e(1,80)}=12,85$; $p=0,0006$
<i>Candoia carinata</i>	$F_{i(1,130)}=0,43$; $p=0,512$; $F_{e(1,131)}=15,3$; $p=0,0001$	$F_{i(1,131)}=1,56$; $p=0,214$; $F_{e(1,132)}=1,46$; $p=0,228$	$F_{i(1,130)}=0,80$; $p=0,373$; $F_{e(1,131)}=4,04$; $p=0,046$	$F_{i(1,129)}=0,03$; $p=0,858$; $F_{e(1,130)}=0,02$; $p=0,891$	$F_{i(1,130)}=0,47$; $p=0,492$; $F_{e(1,131)}=4,62$; $p=0,0033$
<i>Candoia bibroni</i>	$F_{i(1,48)}=2,45$; $p=0,124$; $F_{e(1,49)}=0,47$; $p=0,495$	$F_{i(1,48)}=2,84$; $p=0,098$; $F_{e(1,49)}=0,04$; $p=0,840$	$F_{i(1,47)}=0,10$; $p=0,750$; $F_{e(1,48)}=0,43$; $p=0,469$	$F_{i(1,46)}=0,48$; $p=0,493$; $F_{e(1,47)}=0,07$; $p=0,799$	$F_{i(1,48)}=0,15$; $p=0,700$; $F_{e(1,49)}=0,21$; $p=0,651$

F_i : valor de F para a inclinação da reta, F_e : valor de F para a elevação da reta. As variáveis foram transformadas para o logaritmo natural para: comprimento relativo da cauda, comprimento e largura da cabeça em *Boa c. constrictor*, comprimento relativo da cauda em *C. hortulanus*, comprimento da cabeça e circunferência em *Epicrates c. crassus*, todas as variáveis em *Eunectes deschauenseei* e *Candoia carinata*. * dados insuficientes para realizar análise. Valores em negrito representam resultados estatísticos significativos ($p<0,05$).

Tabela 4b. Resultados de ANCOVA para a comparação das variáveis morfológicas analisadas entre machos e fêmeas adultas dos Pythoninae. Valores em negrito representam resultados estatísticos significativos ($p < 0,05$).

Espécies	Comprimento relativo da cauda	Comprimento relativo da cabeça	Largura relativa da cabeça	Compressão lateral	Circunferência relativa do corpo
<i>Antaresia maculosa</i>	$F_{i(1,16)}=9,93$; $p=0,006$	$F_{i(1,17)}=0,53$; $p=0,466$ $F_{e(1,18)}=1,72$; $p=0,193$	$F_{i(1,15)}=0,22$; $p=0,644$; $F_{e(1,16)}=1,38$; $p=0,258$	$F_{i(1,16)}=3,05$; $p=0,100$; $F_{e(1,16)}=3,49$; $p=0,079$	$F_{i(1,16)}=1,63$; $p=0,220$; $F_{e(1,17)}=0,51$; $p=0,484$
<i>Antaresia stimsoni</i>	$F_{i(1,24)}=0,30$; $p=0,583$; $F_{e(1,25)}=0,17$; $p=0,680$	$F_{i(1,27)}=0,43$; $p=0,519$; $F_{e(1,28)}=1,68$; $p=0,206$	$F_{i(1,26)}=0,33$; $p=0,572$; $F_{e(1,27)}=1,62$; $p=0,213$	$F_{i(1,26)}=0,17$; $p=0,683$; $F_{e(1,27)}=3,53$; $p=0,071$	$F_{i(1,27)}=0,001$; $p=0,974$; $F_{e(1,28)}=1,37$; $p=0,251$
<i>Antaresia childreni</i>	$F_{i(1,31)}=2,20$; $p=0,148$; $F_{e(1,32)}=0,04$; $p=0,845$	$F_{i(1,43)}=5,03$; $p=0,030$	$F_{i(1,31)}=0,005$; $p=0,945$; $F_{e(1,32)}=0,002$; $p=0,962$	$F_{i(1,31)}=1,66$; $p=0,207$; $F_{e(1,32)}=0,74$; $p=0,398$	$F_{i(1,32)}=1,29$; $p=0,265$; $F_{e(1,33)}=0,05$; $p=0,815$
<i>Aspidites ramsayi</i>	$F_{i(1,19)}=0,29$; $p=0,598$; $F_{e(1,20)}=0,07$; $p=0,790$	$F_{i(1,33)}=3,41$; $p=0,073$; $F_{i(1,34)}=12,22$; $p=0,468$	$F_{i(1,22)}=0,01$; $p=0,938$; $F_{e(1,23)}=0,13$; $p=0,718$	$F_{i(1,21)}=0,0003$; $p=0,583$; $F_{e(1,22)}=3,59$; $p=0,071$	$F_{i(1,22)}=0,05$; $p=0,816$; $F_{e(1,23)}=0,89$; $p=0,356$
<i>Aspidites melanocephalus</i>	$F_{i(1,20)}=1,33$; $p=0,263$; $F_{e(1,21)}=0,22$; $p=0,642$	$F_{i(1,67)}=1,38$; $p=0,245$; $F_{e(1,68)}=1,19$; $p=0,279$	$F_{i(1,31)}=2,35$; $p=0,135$; $F_{e(1,32)}=0,0002$; $p=0,989$	$F_{i(1,33)}=0,27$; $p=0,603$; $F_{e(1,34)}=0,58$; $p=0,450$	$F_{i(1,33)}=0,57$; $p=0,456$; $F_{e(1,34)}=0,63$; $p=0,431$
<i>Leiopython albertisi</i>	$F_{i(1,6)}=0,61$; $p=0,465$; $F_{e(1,7)}=0,08$; $p=0,789$	$F_{i(1,7)}=0,70$; $p=0,4291$; $F_{e(1,8)}=0,09$; $p=0,775$	$F_{i(1,6)}=1,48$; $p=0,269$; $F_{e(1,7)}=0,54$; $p=0,586$	$F_{i(1,5)}=0,19$; $p=0,684$; $F_{e(1,6)}=0,19$; $p=0,680$	$F_{i(1,6)}=1,14$; $p=0,362$; $F_{e(1,6)}=0,27$; $p=0,618$
<i>Liasis fuscus</i>	$F_{i(1,35)}=2,19$; $p=0,148$; $F_{e(1,36)}=1,11$; $p=0,300$	$F_{i(1,33)}=0,14$; $p=0,713$; $F_{e(1,34)}=1,40$; $p=0,245$	$F_{i(1,33)}=0,25$; $p=0,618$; $F_{e(1,34)}=4,97$; $p=0,032$	$F_{i(1,31)}=0,005$; $p=0,943$; $F_{e(1,32)}=0,14$; $p=0,715$	$F_{i(1,33)}=0,001$; $p=0,991$; $F_{e(1,34)}=0,66$; $p=0,423$
<i>Liasis olivaceous</i>	$F_{i(1,18)}=2,19$; $p=0,148$; $F_{e(1,19)}=1,11$; $p=0,300$	$F_{i(1,48)}=0,70$; $p=0,405$; $F_{e(1,49)}=1,56$; $p=0,456$	$F_{i(1,19)}=0,53$; $p=0,476$; $F_{e(1,20)}=0,12$; $p=0,731$	$F_{i(1,21)}=0,64$; $p=0,430$; $F_{e(1,22)}=2,18$; $p=0,154$	$F_{i(1,21)}=0,17$; $p=0,683$; $F_{e(1,22)}=0,22$; $p=0,643$
<i>Morelia amethystina</i>	$F_{i(1,20)}=13,1$; $p=0,002$	$F_{i(1,24)}=0,001$; $p=0,978$; $F_{e(1,25)}=0,30$; $p=0,588$	$F_{i(1,20)}=0,20$; $p=0,660$; $F_{e(1,21)}=1,71$; $p=0,204$	$F_{i(1,22)}=0,06$; $p=0,808$; $F_{e(1,23)}=0,51$; $p=0,482$	$F_{i(1,22)}=0,01$; $p=0,917$; $F_{e(1,22)}=3,57$; $p=0,072$
<i>Morelia s. spilota</i>	$F_{i(1,31)}=0,25$; $p=0,623$; $F_{e(1,32)}=0,70$; $p=0,409$	$F_{i(1,36)}=2,38$; $p=0,132$; $F_{e(1,37)}=0,78$; $p=0,382$	$F_{i(1,39)}=0,68$; $p=0,413$; $F_{e(1,40)}=1,68$; $p=0,202$	$F_{i(1,34)}=0,25$; $p=0,621$; $F_{e(1,35)}=0,0003$; $p=0,986$	$F_{i(1,33)}=0,87$; $p=0,623$; $F_{e(1,34)} < 0,0001$; $p=1,00$
<i>Morelia s. variegata</i>	$F_{i(1,31)}=0,25$; $p=0,623$; $F_{e(1,32)}=0,50$; $p=0,483$	$F_{i(1,73)}=0,001$; $p=0,970$; $F_{e(1,74)}=0,28$; $p=0,597$	$F_{i(1,31)}=2,41$; $p=0,131$; $F_{e(1,32)}=0,99$; $p=0,326$	$F_{i(1,31)}=0,11$; $p=0,745$; $F_{e(1,32)}=1,57$; $p=0,220$	$F_{i(1,28)}=0,94$; $p=0,340$; $F_{e(1,29)}=0,0004$; $p=0,983$

F_i : valor de F para a inclinação da reta, F_e : valor de F para a elevação da reta. As variáveis foram transformadas para o logaritmo natural para o comprimento relativo da cabeça em *L. fuscus*.

Tabela 5. Resultados de ANCOVA para a comparação das variáveis morfológicas analisadas entre machos e fêmeas recém-nascidos dos Boinae. Valores em negrito representam resultados estatísticos significativos ($p < 0,05$).

Espécies	Comprimento relativo da cauda	Comprimento relativo da cabeça	Compressão lateral	Circunferência relativa do corpo
<i>Boa c. amarali</i>	aparentemente não difere*	aparentemente não difere*	-	-
<i>Boa c. constrictor</i>	$F_{i(1,119)}=1,00$; $p=0,318$ $F_{e(1,120)}=34,25$; $p<0,0001$	$F_{i(1,102)}=0,03$; $p=0,869$ $F_{e(1,103)}=0,14$; $p=0,708$	$F_{i(1,99)}=1,33$; $p=0,252$ $F_{e(1,100)}=1,57$; $p=0,213$	-
<i>Corallus hortulanus</i>	-	$F_{i(1,21)}=0,42$; $p=0,524$ $F_{e(1,23)}=2,78$; $p=0,110$	-	aparentemente não difere*
<i>Epicrates c. assisi</i>	$F_{i(1,29)}=0,33$; $p=0,569$ $F_{e(1,30)}=0,02$; $p=0,876$	-	-	-
<i>Epicrates c. cenchria</i>	$F_{i(1,17)}=0,02$; $p=0,893$ $F_{e(1,18)}=0,06$; $p=0,812$	-	-	-
<i>Epicrates c. crassus</i>	aparentemente não difere*	-	-	aparentemente não difere*
<i>Eunectes deschauenseei</i>	$F_{i(1,48)}=0,13$; $p=0,721$ $F_{e(1,49)}=1,57$; $p=0,215$	-	-	-
<i>Eunectes murinus</i>	aparentemente não difere*	-	-	aparentemente não difere*
<i>Candoia áspera</i>	$F_{i(1,6)}=0,34$; $p=0,578$ $F_{e(1,7)}=0,54$; $p=0,487$	-	-	$F_{i(1,6)}=0,20$; $p=0,668$ $F_{e(1,7)}=0,00$; $p=1,000$

F_i : valor de F para a inclinação da reta, F_e : valor de F para a elevação da reta. Todas as variáveis foram transformadas para o logaritmos natural para *Boa c. constrictor*. * os dados não são suficientes para a realização de análise.

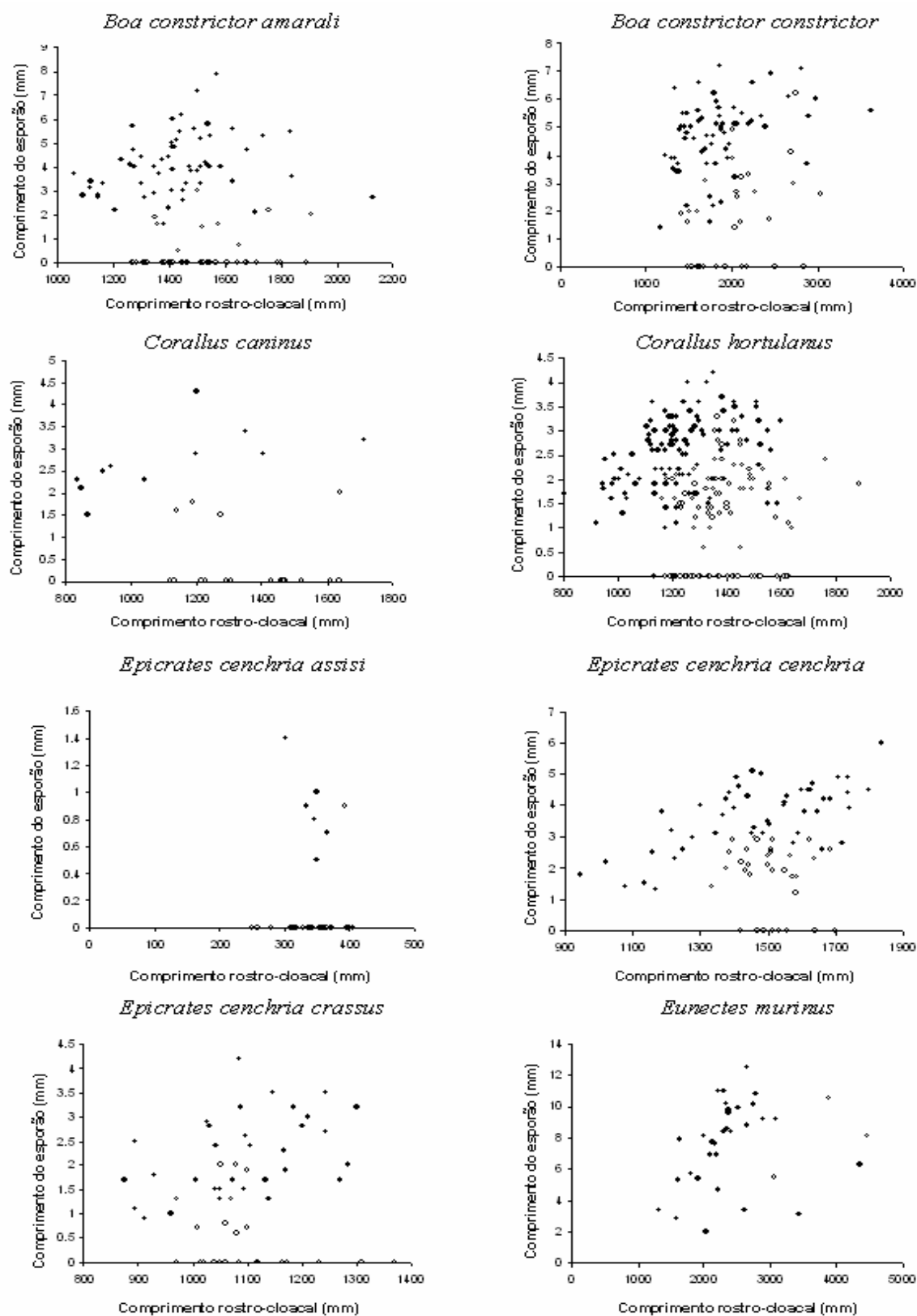


Figura 1. Relação entre comprimento rostro-cloacal e comprimento do esporão em machos (círculos cheios) e fêmeas (círculos vazios) adultos, nos Boinae Neotropicais.

Comparação entre espécies

Tamanho corporal: As espécies analisadas de bóídeos diferem amplamente quanto ao comprimento rostro-cloacal (Fig. 2) (ANOVA: $F_{(1,1559)} = 133,4$, $p < 0,0001$). *Eunectes* spp. estão entre os boidae de maior porte, assim como *Boa c. constrictor* (Fig. 2). As *Candoia* spp. e *Antaresia* spp. são os bóídeos de pequeno porte (Fig. 2). Quando removido o efeito filogenético, o número de escamas ventrais não está relacionado ao uso do substrato arbóreo em qualquer das duas hipóteses filogenéticas (hipótese adaptada de Kluge (1991): $R^2 = 0,02$, $p = 0,459$; Burbrink (2005): $R^2 = 0,03$, $p = 0,172$; Fig. 3a,b), bem como o CRC médio (hipótese adaptada de Kluge (1991): $R^2 = 0,005$, $p = 0,713$; Burbrink (2005): $R^2 = 0,000007$, $p = 0,490$). A maior parte das modificações no número de escamas ventrais (e, portanto no tamanho corporal) ocorreu nos terminais das árvores (*i.e.*, nas espécies; Fig. 4a,b). Em ambas as hipóteses filogenéticas o número de ventrais diminuiu no ancestral de *Candoia aspera* e *C. carinata* e no ancestral de *Corallus caninus* e *C. cropanii* (Fig. 4a,b). Dentre os Pythoninae, ocorreu um aumento no número de ventrais no clado de *Aspidites* e em *Liasis olivaceous* e uma diminuição em *Python* (Fig. 4a,b). O ancestral de Pythoninae provavelmente era maior que o de Boinae e, de forma geral os Pythoninae apresentam maior número de ventrais que os Boinae (Fig. 4a,b).

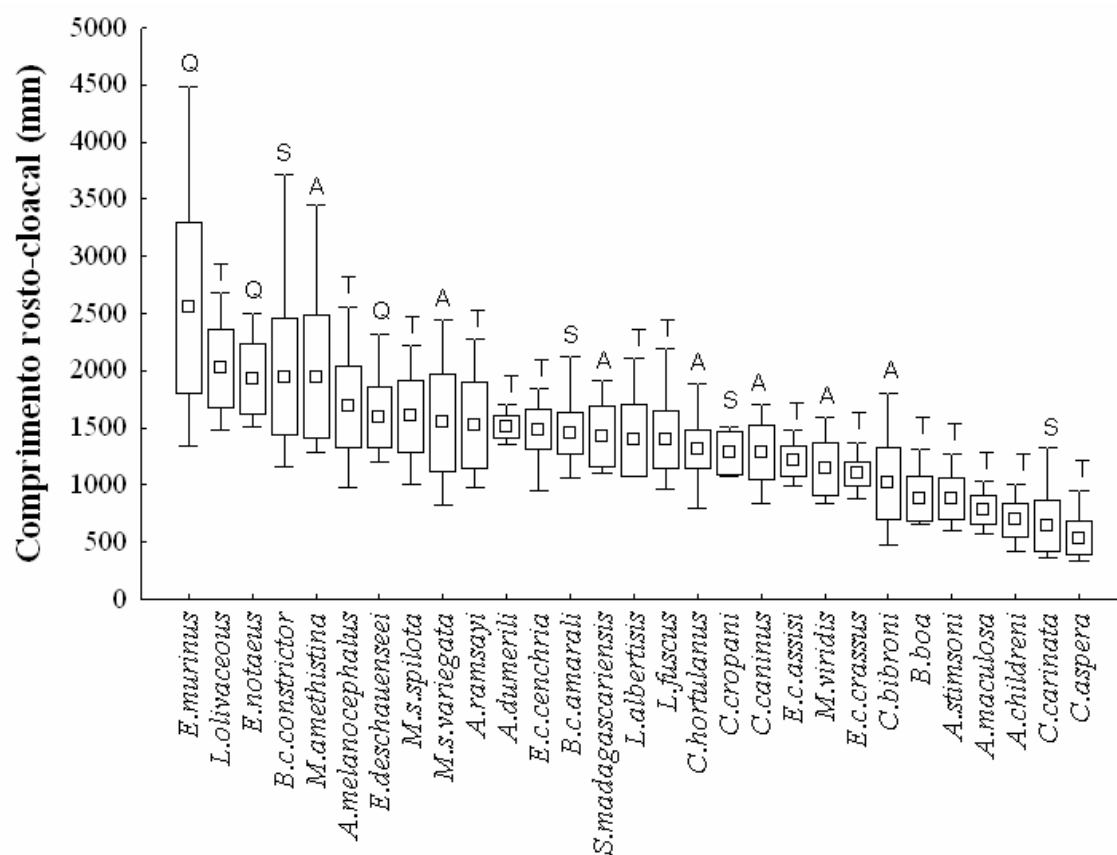


Figura 2. Tamanho corporal dos Boidae analisados (dados combinados para machos e fêmeas). Quadrado = média, retângulo = desvio padrão, barras = máximo-mínimo. A = arborícola, Q = aquática, T = terrícola, S = semi-arborícola.

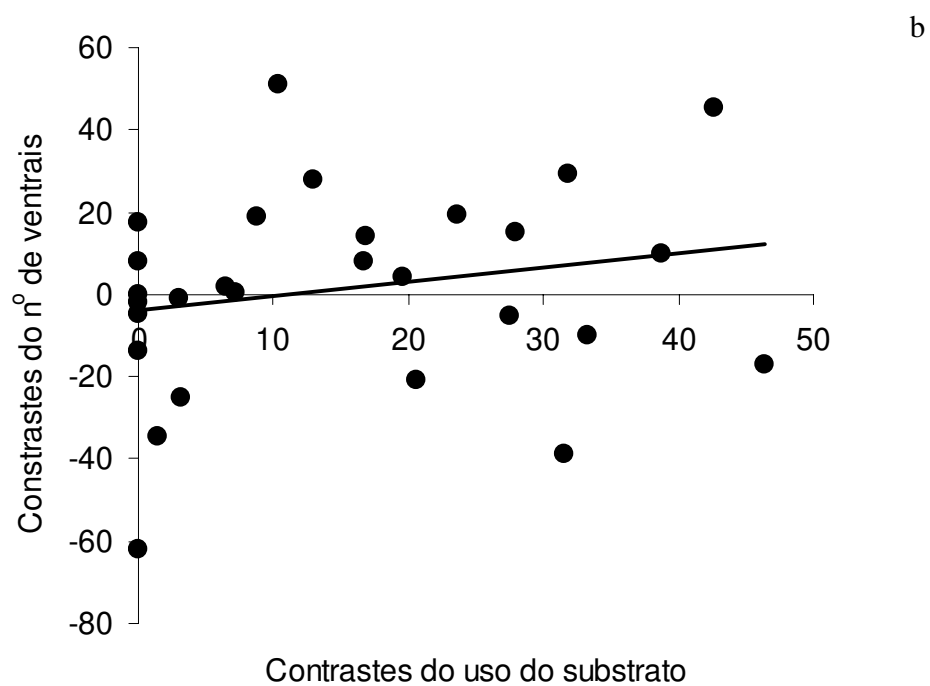
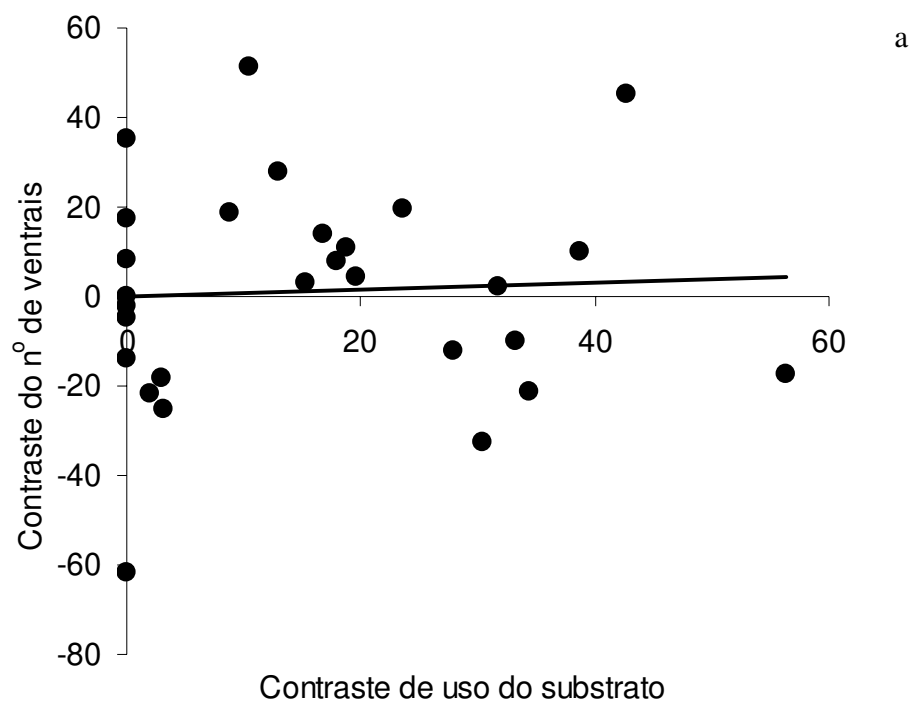


Figura 3. Relações entre os contrastes do uso do substrato arbóreo e o número de escamas ventrais nos Boidae, segundo as hipóteses filogenéticas adaptadas de Kluge (1991, 1993) (a) e de Burbrink (2005) (b).

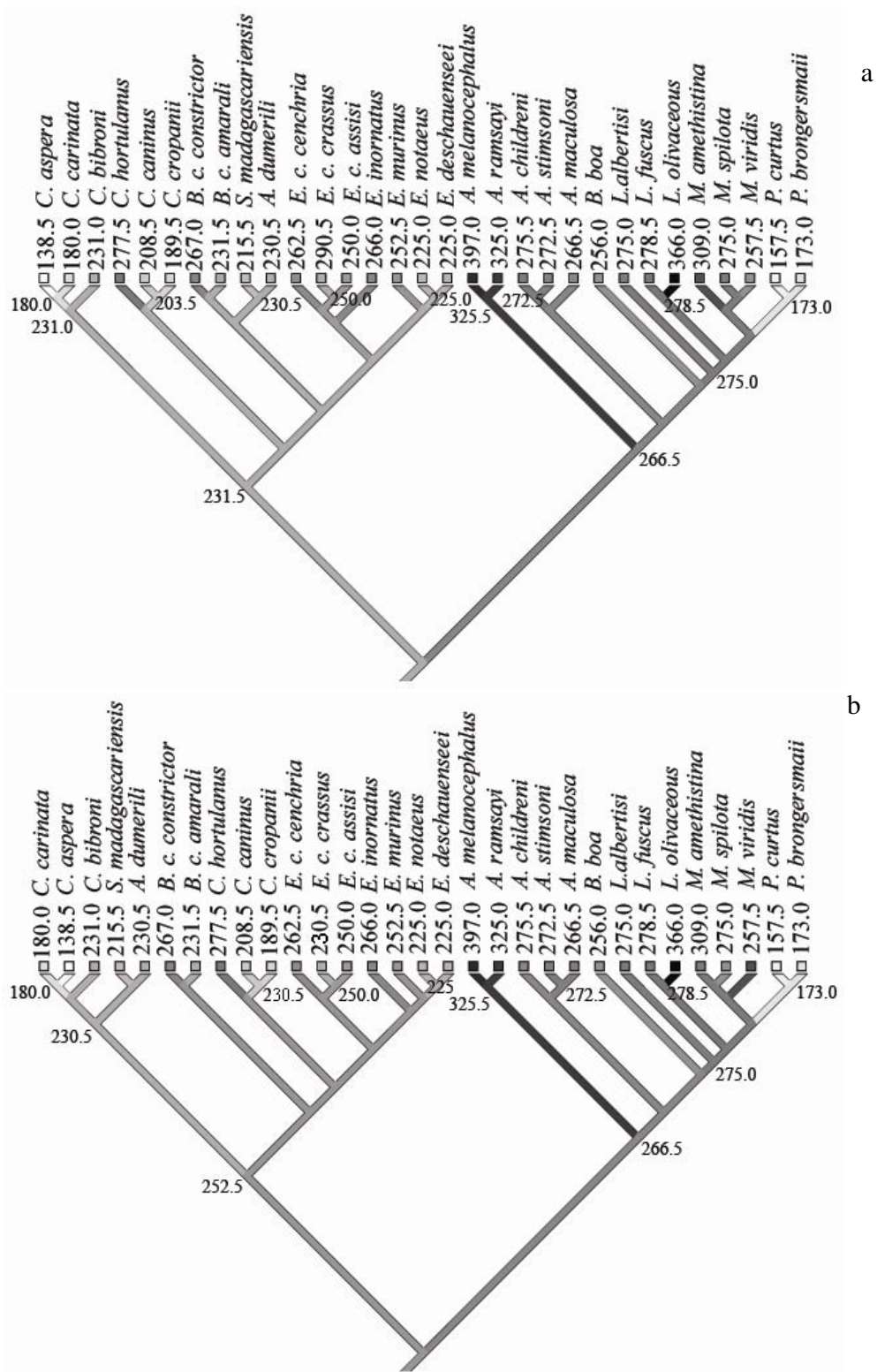


Figura 4. Otimização do número de escamas ventrais nos Boidae segundo as hipóteses filogenéticas adaptadas de Kluge (1991,1993) (a) e Burbrink (2005) (b).

Distância entre os ovários: A distância entre os ovários apresentou ampla variação, mas diferiu entre as espécies. Espécies arborícolas apresentaram menor sobreposição dos ovários do que as espécies com outros hábitos ($H_{(380,3)}=49,16$, $p < 0,0001$; Fig. 5) mesmo quando considerado o efeito filogenético (hipótese adaptada de Kluge: $R^2 = 0,34$, $p = 0,003$; Burbrink 2005: $R^2 = 0,32$, $p = 0,004$).

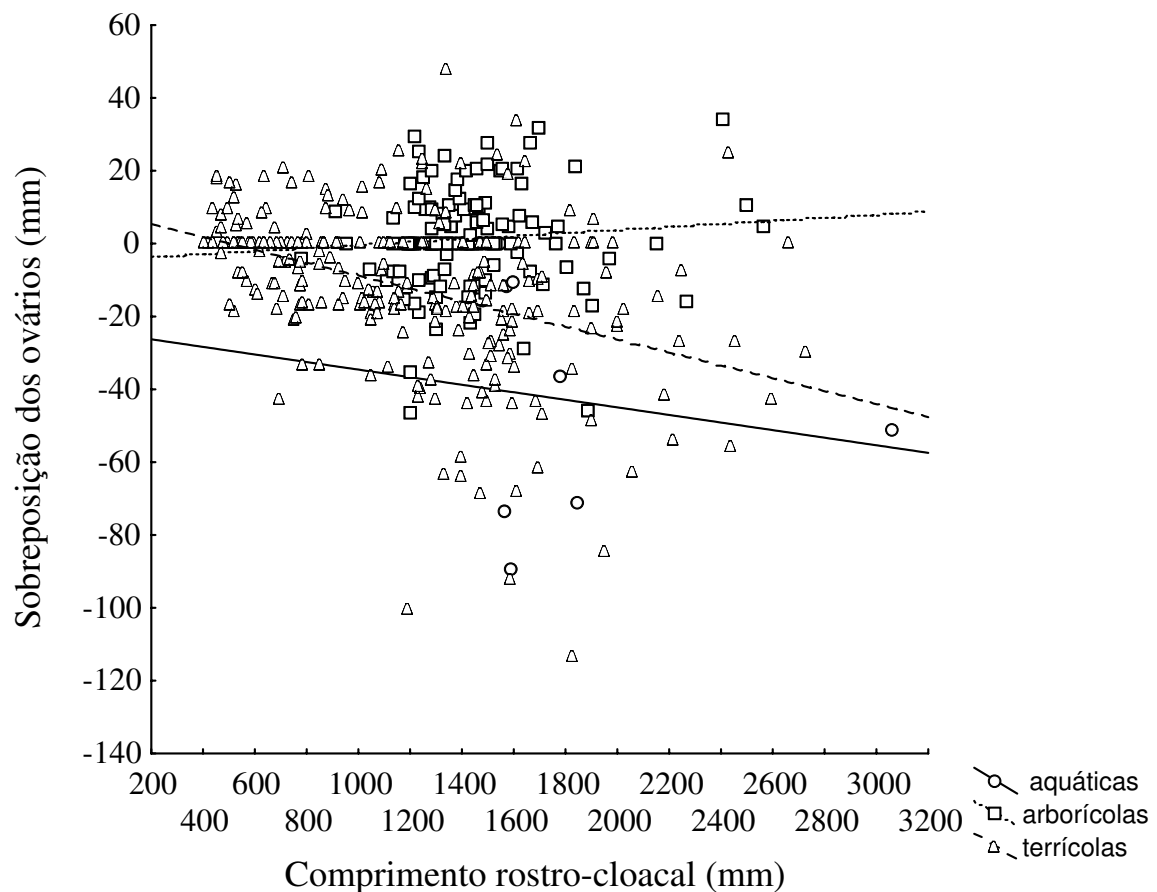


Figura 5. Relação entre a sobreposição dos ovários e o comprimento rostro-cloacal nos Boidae analisados.

Tamanho da cauda: O tamanho relativo da cauda diferiu entre as espécies analisadas ($H_{(26,12537)} = 1091,5$, $p < 0,0001$, Fig. 6), sendo *Corallus hortulanus* a espécie com cauda mais longa e *Candoia aspera* e *Acrantophis dumerili* as de cauda mais curta (Fig. 6). De forma geral, espécies arborícolas apresentam a cauda mais longa, seguidas das aquáticas e semi-arborícolas, ao passo que as terrícolas apresentam cauda mais curta ($H_{(3,1261)} = 583,4$, $p < 0,0001$). Mesmo após remoção do efeito filogenético o número de escamas subcaudais aumenta significativamente com a arborealidade em ambas as hipóteses (Kluge: $R^2 = 0,21$, $p = 0,013$, Fig. 7a; Burbrink: $R^2 = 0,28$, $p = 0,001$, Fig. 7b). A reconstrução do número de subcaudais indica que o ancestral dos Boinae apresentava cauda de tamanho mediano e esta tendeu a aumentar de comprimento durante a evolução, no ancestral de *Epicrates* e *Eunectes*, considerando-se a hipótese de Kluge (Fig. 8a) ou no ancestral de (*Corallus*(*Epicrates*(*Eunectes*))). Dentre os Pythoninae, a tendência foi um aumento no número de subcaudais a partir do ancestral de *Leiopython* com uma posterior diminuição em *Python* (Fig. 8a,b).

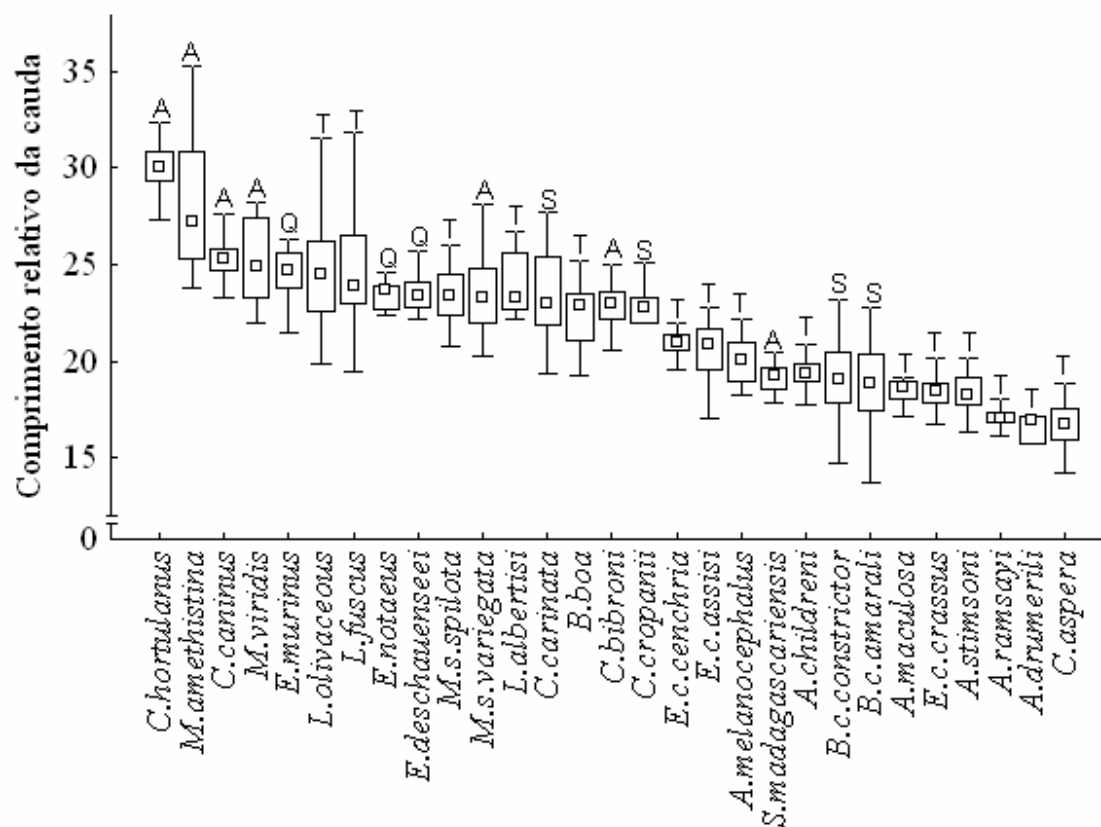


Figura 6. Comprimento relativo da cauda nos Boidae analisados (dados combinados para machos e fêmeas). Quadrado = medianas, caixas = percentis 25% - 75% e barras = máx-mín. Os valores para *Corallus cropanii* e *Acrantophis dumerili* referem-se a quatro e três indivíduos, respectivamente. A = arborícola, Q = aquática, T = terrícola, S = semi-arborícola.

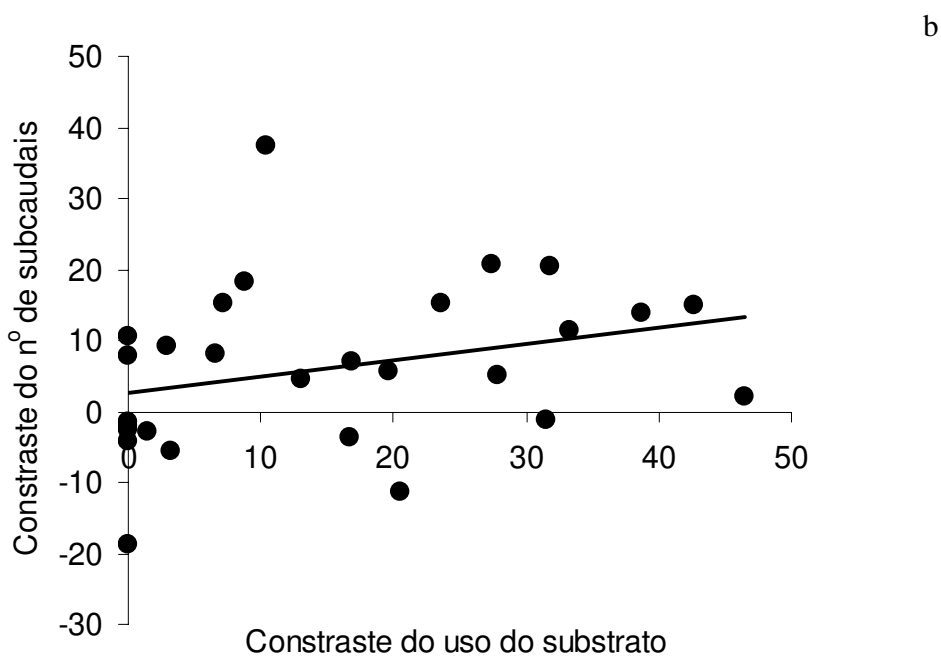
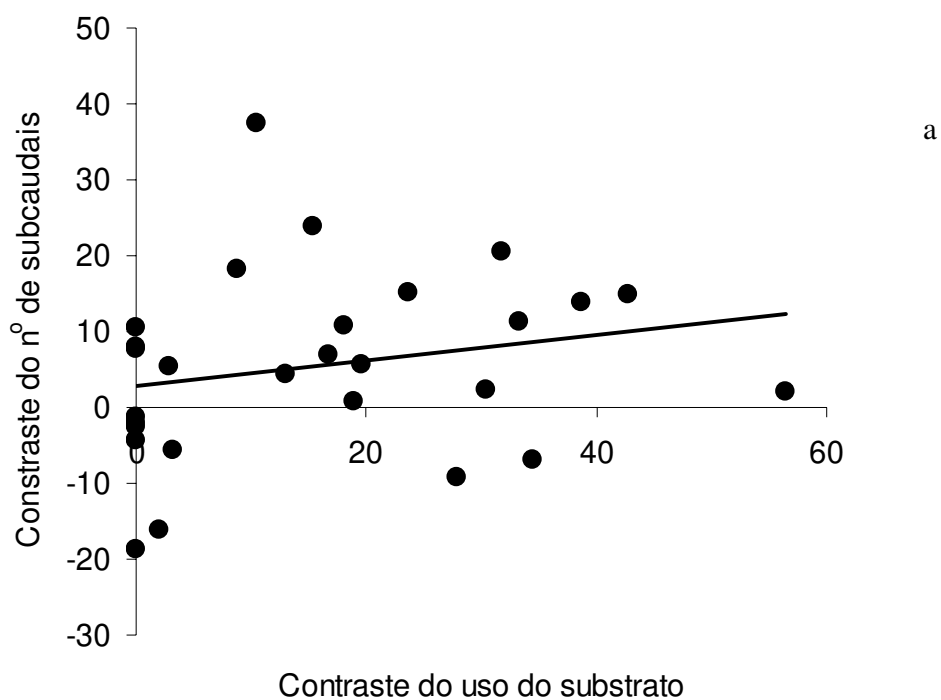


Figura 7. Relação entre os contrastes do uso do substrato arbóreo e número de escamas subcaudais nos Boidae, segundo as hipóteses filogenéticas adaptadas de Kluge (1991, 1993) (a) e Burbrink (2005) (b).

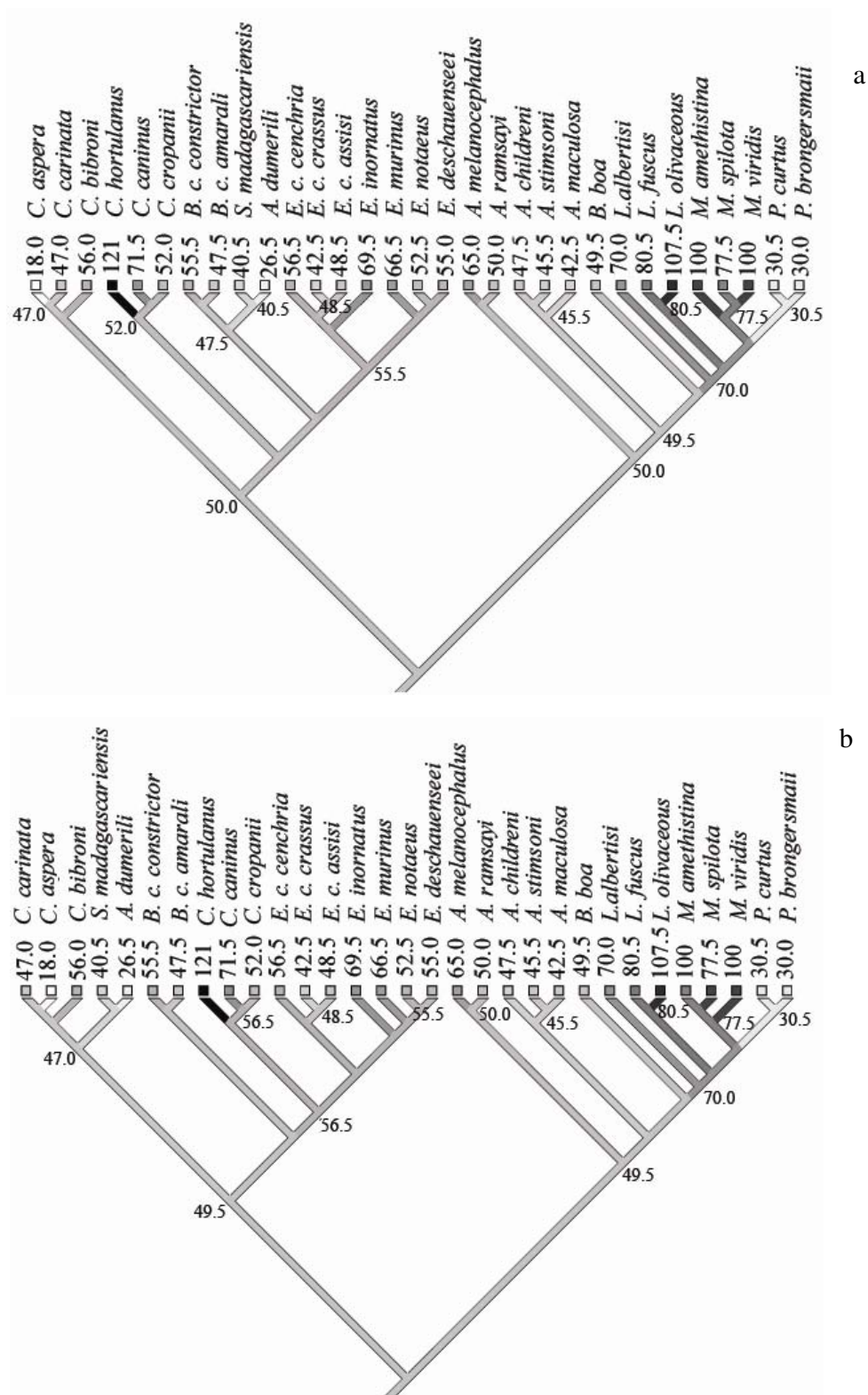


Figura 8. Otimização do número de escamas subcaudais nos Boidae segundo as hipóteses filogenéticas adaptadas de Kluge (1991, 1993) (a) e Burbrink (2005) (b).

Tamanho da cabeça: O comprimento relativo da cabeça diferiu entre as espécies analisadas ($H_{(26,1413)} = 1013,6$, $p < 0,0001$, Fig. 9). *Candoia aspera* apresentou a cabeça mais comprida, seguida de *Corallus caninus*, *C. cropanii* e *C. carinata* (Fig. 9). *Corallus hortulanus*, *Eunectes murinus* e *Aspidites* spp. foram as espécies com menor comprimento da cabeça (Fig. 9). O comprimento da cabeça parece ter sofrido alterações independentes em algumas linhagens (Fig. 10a,b). Houve considerável aumento no tamanho da cabeça no ancestral de (*Corallus caninus*(*cropanii*)) e (*Candoia aspera*(*carinata*)). Dentre as *Corallus*, *C. hortulanus*, que apresenta dieta generalista, apresentou menor tamanho da cabeça (Fig. 10a, b).

A relação do comprimento com a largura da cabeça é menos variável, mas ainda assim diferiu entre as espécies ($H_{(26,1409)} = 451,5$, $p < 0,0001$, Fig. 11). *Sanzinia madagascariensis* e provavelmente *Corallus cropanii* (não incluída na análise estatística) apresentaram maior relação largura/comprimento da cabeça (Fig. 11). A pequena relação e ampla variação encontrada para *E. notaeus* provavelmente se deve ao pequeno tamanho amostral ($N = 6$, Fig. 11).

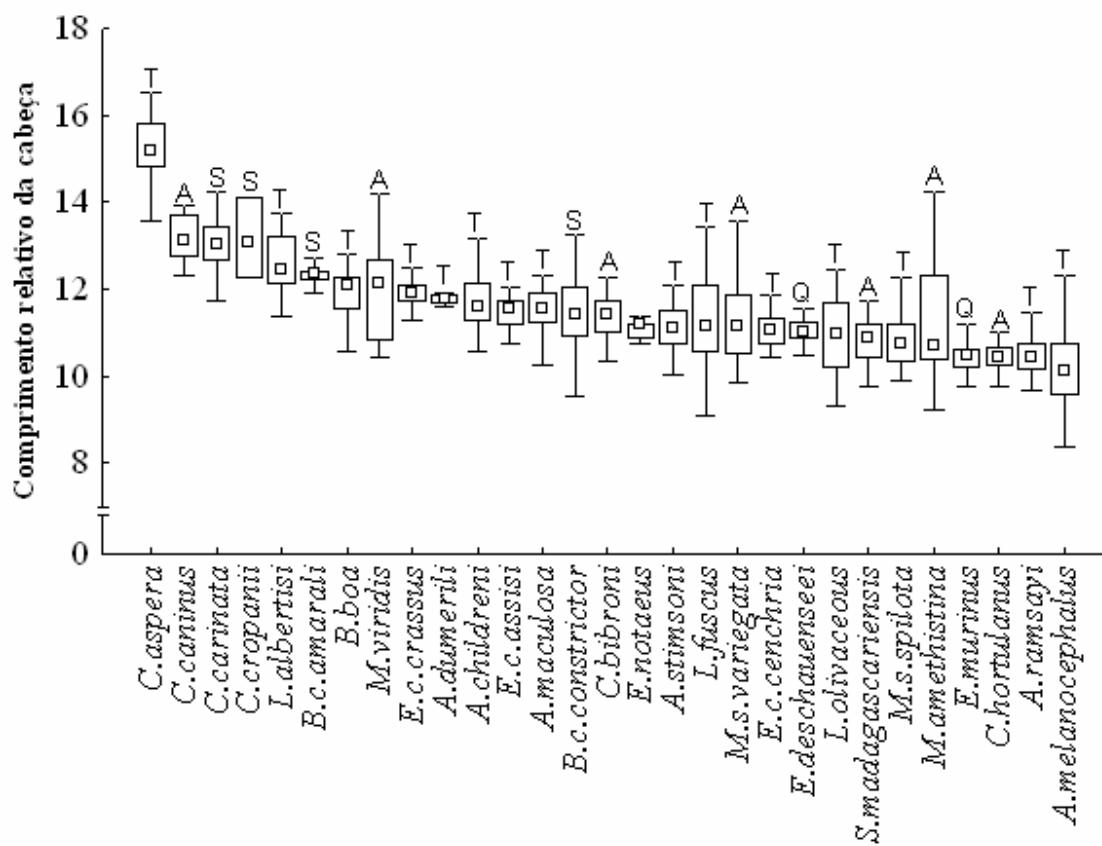


Figura 9. Comprimento relativo da cabeça (dados combinados para machos e fêmeas), nos boídeos analisados. Quadrado = medianas, caixas = percentis 25% - 75% e barras = máx-mín. Os valores para *Corallus cropanii* e *Acrantophis dumerili* referem-se a quatro indivíduos. A = arborícola, Q = aquática, T = terrícola, S = semi-arborícola.

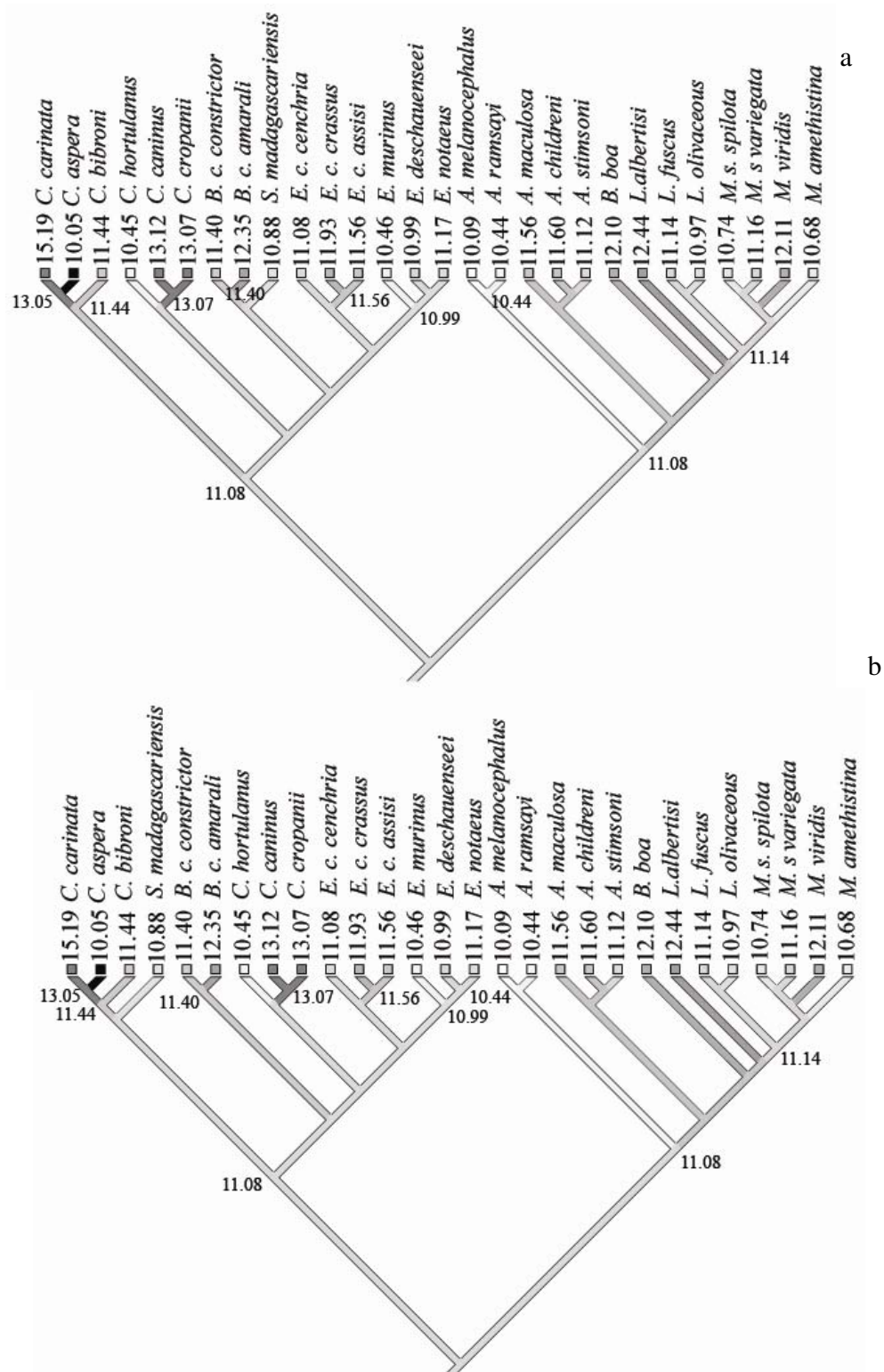


Figura 10. Otimização do comprimento relativo da cabeça nos Boidae, segundo a hipótese filogenética adaptada de Kluge (1991, 1993) (a) e Burbrink (2005) (b).

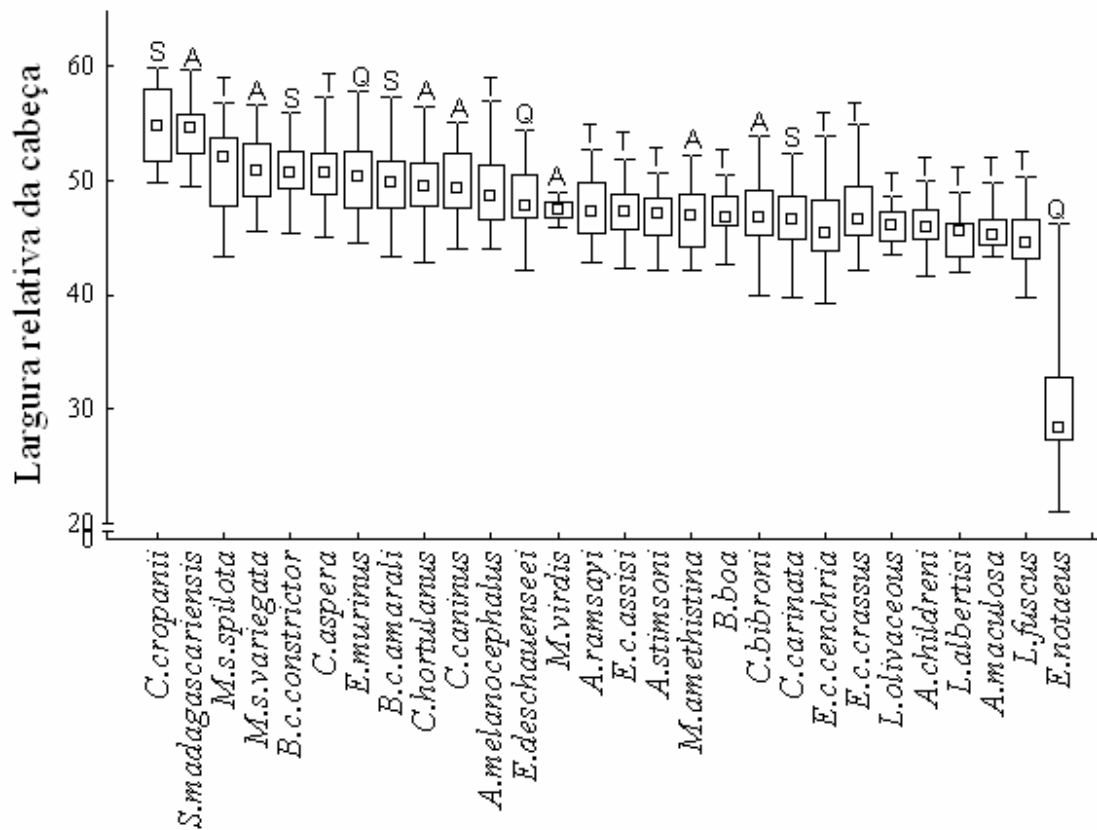


Figura 11. Largura relativa da cabeça (dados combinados para machos e fêmeas) nos boídeos analisados. Quadrado = medianas, caixas = percentis 25% - 75% e barras = máx-mín. Os valores para *Corallus cropanii* referem-se a quatro indivíduos. A = arborícola, Q = aquática, T = terrícola, S = semi-arborícola.

Robustez: A circunferência do corpo diferiu entre as espécies ($H_{(26,1292)} = 837,2$, $p < 0,0001$, Fig. 12). *Candoia aspera* foi a espécie mais robusta e *Corallus hortulanus* e *Morelia amethystina* as menos robustas (Fig. 12). Espécies arborícolas apresentaram menor circunferência relativa do corpo ($H_{(4,1300)} = 391,4$, $p < 0,0001$) mesmo após considerado o efeito filogenético (Kluge: $R^2 = 0,15$, $p = 0,038$, Fig. 13a; Burbrink: $R^2 = 0,15$, $p = 0,021$; Fig. 13b). A circunferência corporal parece ter apresentado poucas mudanças durante a evolução dos Boidae. O corpo mais robusto parece ser característico de *Boa* (incluindo *Sanzinia*, quando considerada a hipótese de Kluge 1991) e, diminuições e aumentos independentes ocorreram em determinadas espécies (e.g. *Corallus hortulanus* e *Candoia aspera*, Fig. 14a,b). De forma geral, quando considerada a hipótese de Kluge (1991), a tendência foi um aumento discreto da circunferência corporal durante a evolução dos Boinae (Fig. 14a), ao passo que não houve muita mudança quando considerada a hipótese de Burbrink (2005; Fig. 14b). Dentre os Pythoninae australianos, a tendência foi uma diminuição discreta nos grupos mais derivados, com um aumento independente em *Bothrochilus boa* e diminuição em *Morelia amethystina* (Fig. 14a,b).

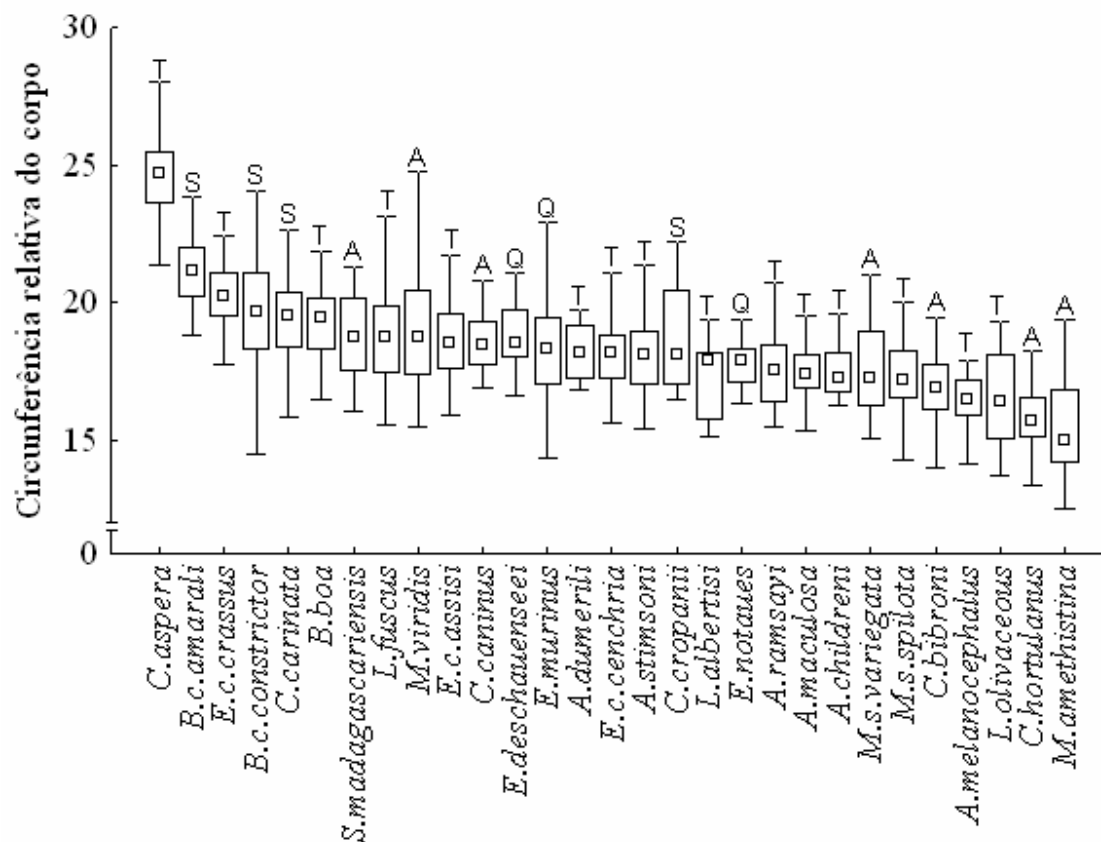


Figura 12. Circunferência relativa do corpo (dados combinados para machos e fêmeas), nos boídeos analisados. Quadrado = medianas, caixas = percentis 25% - 75% e barras = máx-mín. Os valores para *Corallus cropanii* e *Acrantophis dumerili* referem-se quatro indivíduos. A = arborícola, Q = aquática, T = terrícola, S = semi-arborícola.

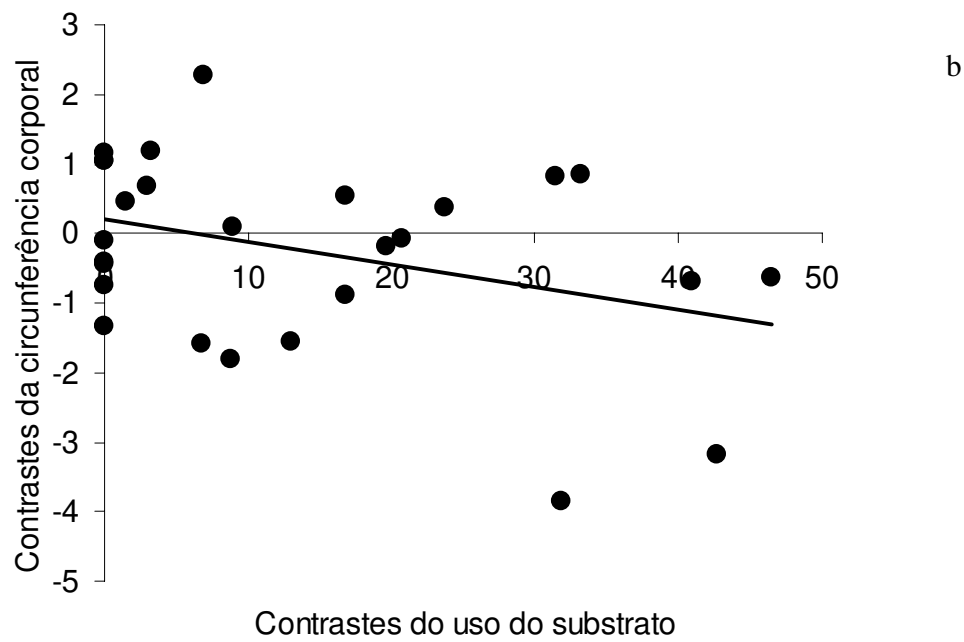
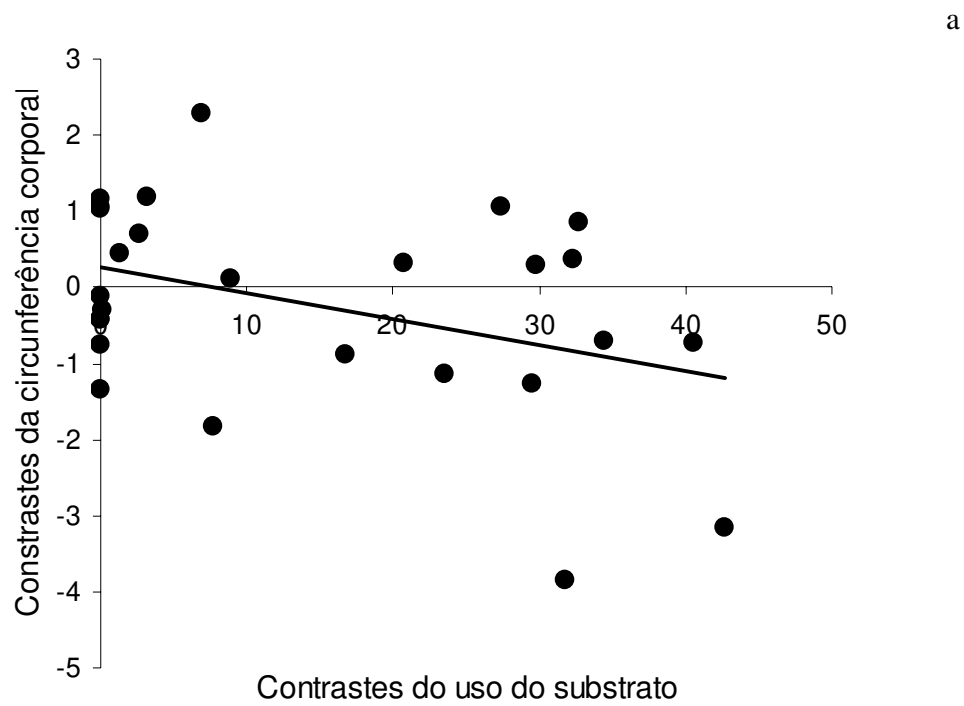


Figura 13. Relações entre os contrastes do uso do substrato arbóreo e a circunferência corporal dos Boidae, segundo a hipótese filogenética adaptada de Kluge (1991, 1993) (a) e Burbrink (2005) (b).

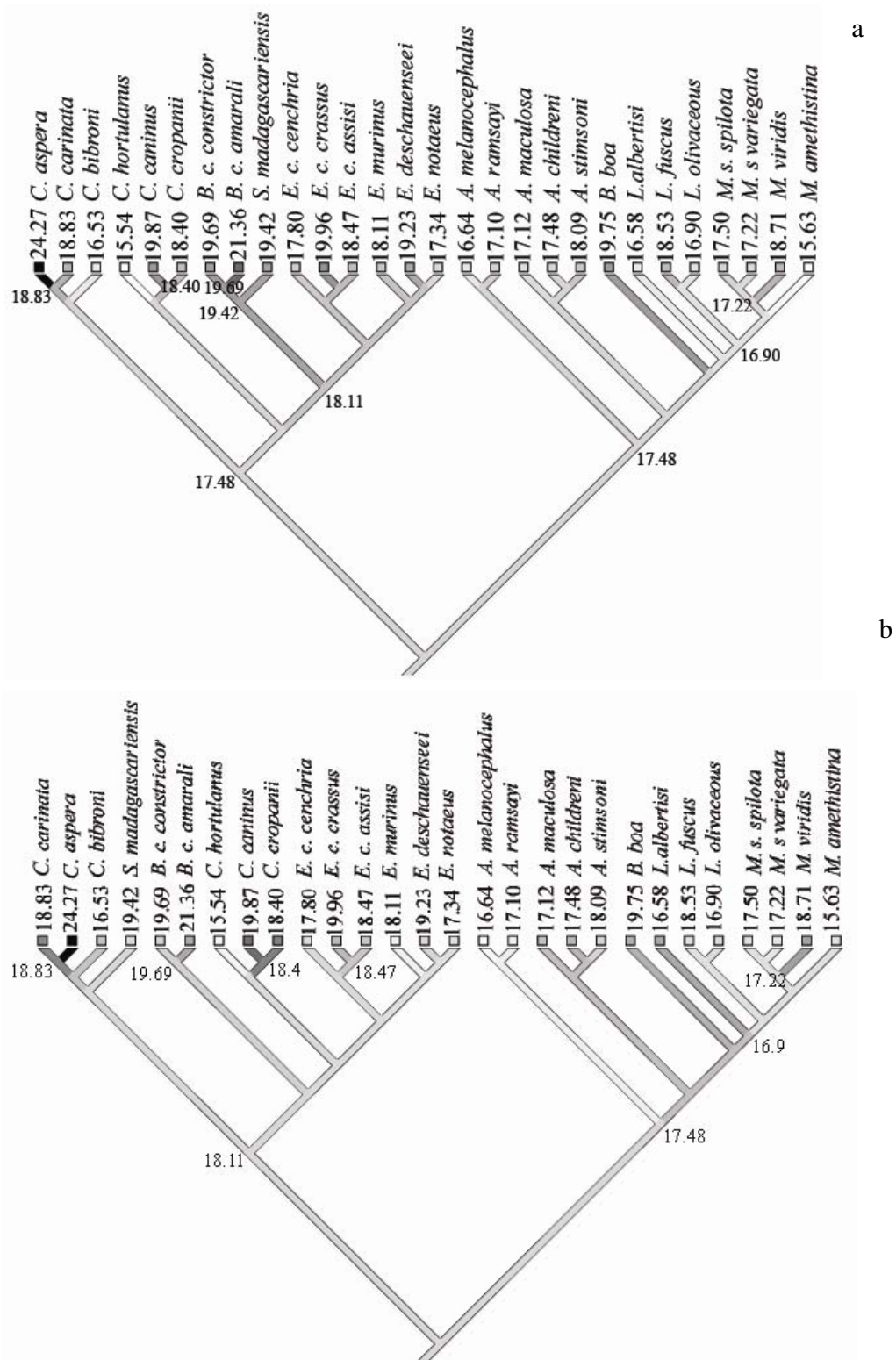


Figura 14. Otimização da circunferência relativa do corpo nos Boidae, segundo a hipótese filogenética adaptada de Kluge (1991, 1993) (a) e Burbrink (2005) (b).

Compressão lateral do corpo: A compressão lateral do corpo diferiu entre as espécies ($H_{(25,1107)} = 572,4$, $p < 0,0001$, Fig. 15), sendo *C. caninus* a espécie com corpo mais comprimido e *Eunectes murinus* a de corpo menos comprimido lateralmente (Fig. 15). Espécies arborícolas apresentaram corpo mais comprimido, seguidas das semi-arborícolas, ao passo que as aquáticas apresentaram o corpo menos comprimido ($H_{(3,1083)} = 433,8$, $p < 0,0001$), mesmo após considerar o efeito filogenético (hipótese de Kluge (1991): $R^2 = 0,43$, $p = 0,0001$, Fig. 16a; Burbrink (2005): $R^2 = 0,36$, $p = 0,0003$, Fig. 16b). Segundo a hipótese de Kluge (1991) o ancestral dos Boinae apresentava o corpo moderadamente comprimido (Fig. 17a), se comprimiu mais no ancestral de *Corallus* e, então evoluiu para um menor grau de compressão no ancestral de *Boa*(*Epicrates*(*Eunectes*)) (Fig. 17a). A compressão do corpo também diminuiu independentemente em *Corallus cropanii* e *Candoia aspera* (Fig. 17a). Devido à divergência nas hipóteses filogenéticas quanto à posição de *Corallus* e *Boa*, os Boinae podem ter evoluído de ancestral com corpo moderadamente comprimido para espécies com corpo não comprimido (Fig. 16a) ou pelo caminho inverso (Fig. 17b). Quando considerada a hipótese adaptada de Burbrink (2005), o ancestral de Boinae teria o corpo não comprimido e este se modificou para mais comprimido no ancestral de (*Candoia*(*Sanzinia*)) e também no ancestral de *Corallus* (Fig. 17b). O ancestral dos Pythoninae provavelmente apresentava corpo menos comprimido lateralmente e modificou-se para comprimido no ancestral de *Morelia* (Fig. 17a,b).

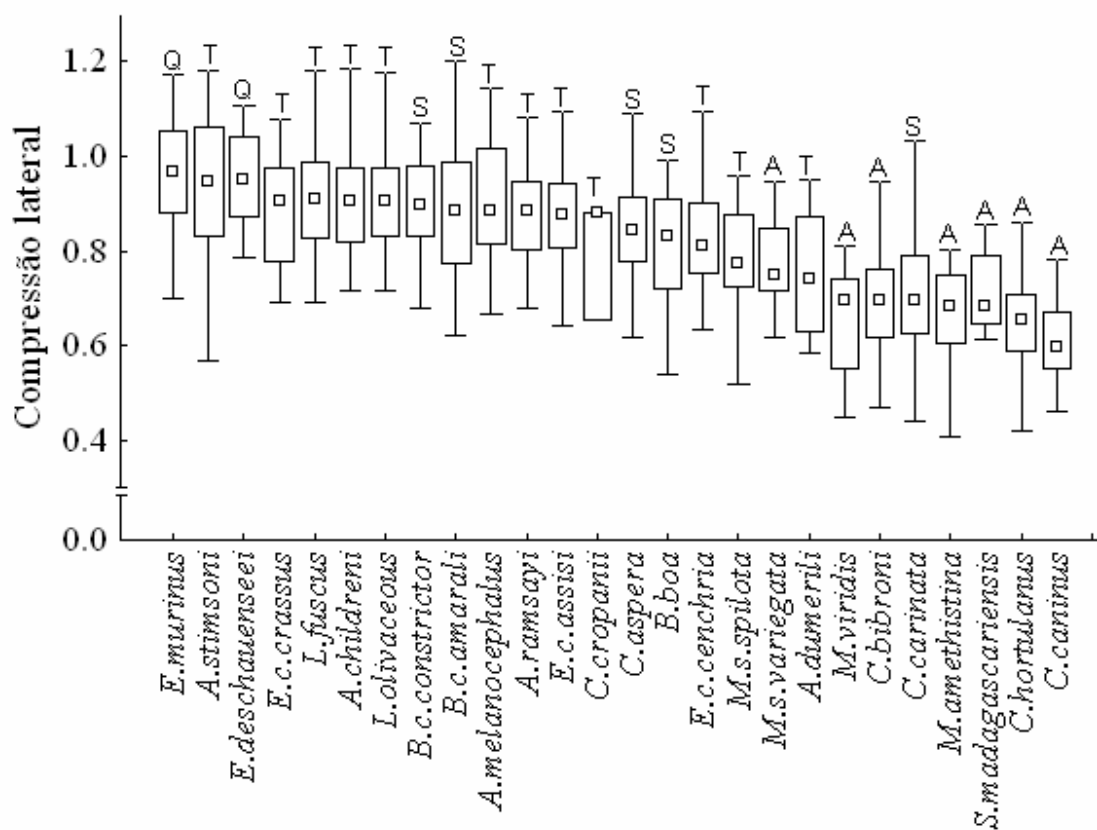


Figura 15. Compressão lateral do corpo (dados combinados para fêmeas e machos), nos boídeos analisados. Quadrado = medianas, caixas = percentis 25% - 75% e barras = máx-mín. Os valores para *Corallus cropanii* referem-se a três indivíduos e quatro indivíduos para *Acrantophis dumerili*. A = arborícola, Q = aquática, T = terrícola, S = semi-arborícola.

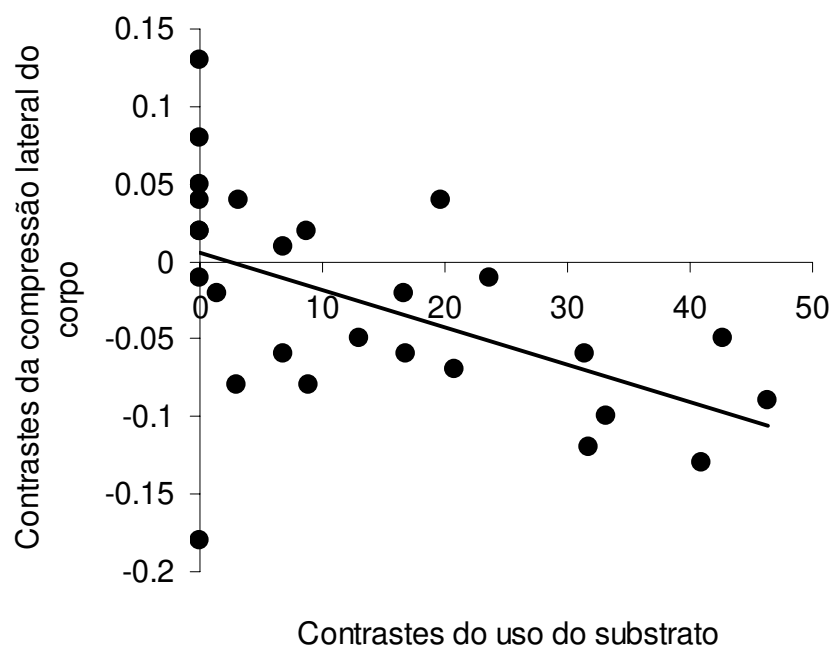
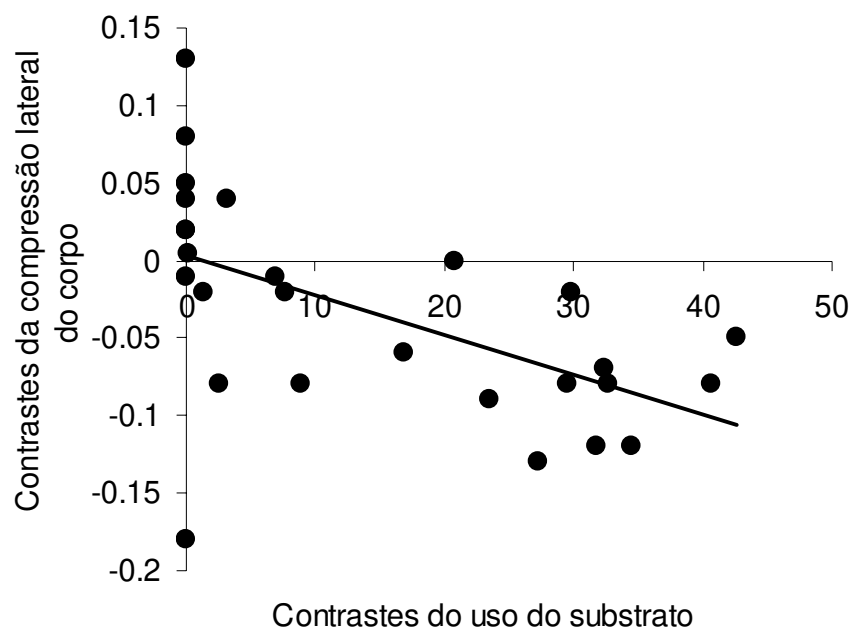


Figura 16. Relações entre os contrastes do uso do substrato arbóreo e a compressão lateral do corpo nos Boidae, segundo a hipótese filogenética adaptada de Kluge (1991, 1993) (a) e Burbrink (2005) (b).

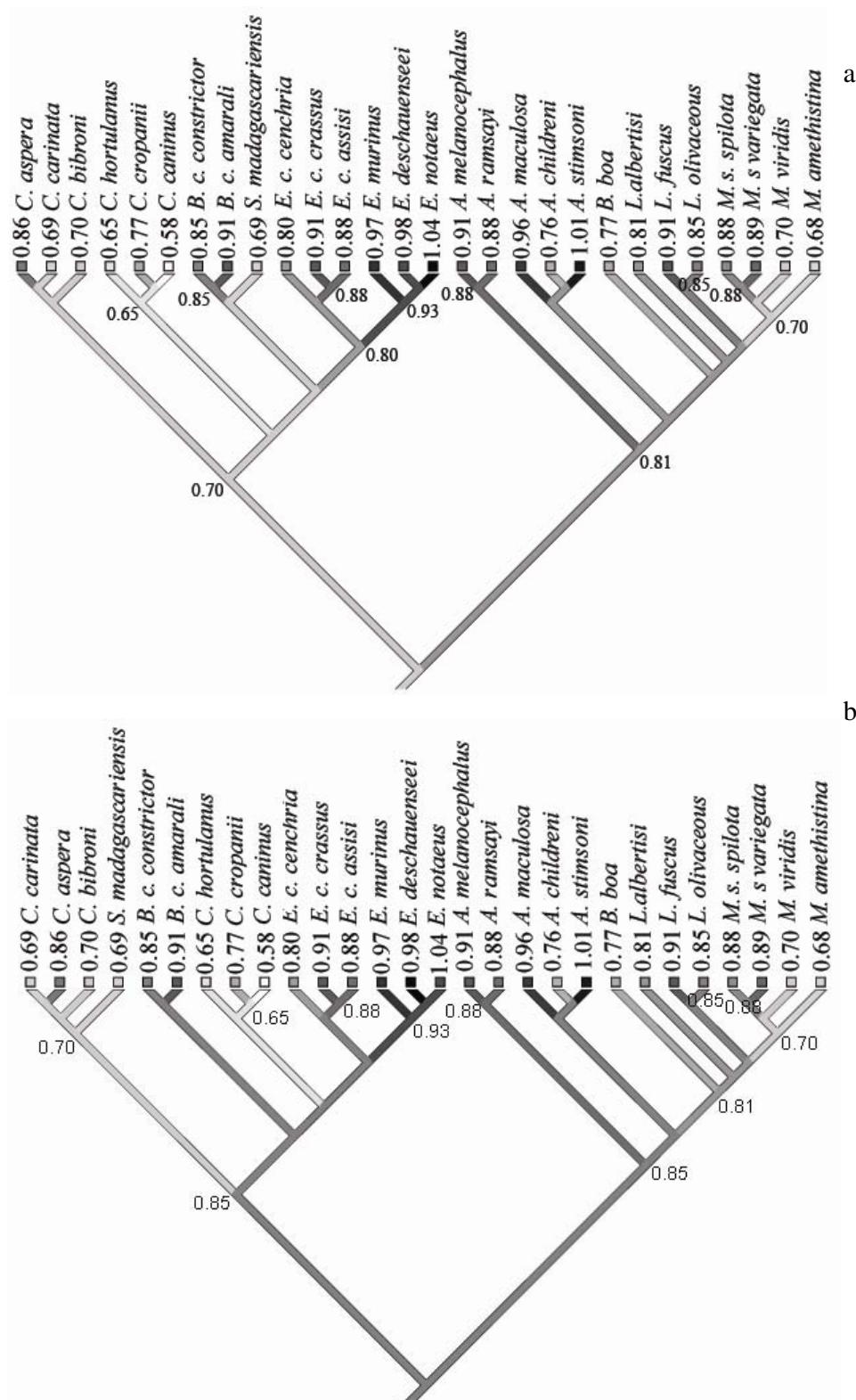


Figura 17. Otimização da compressão lateral do corpo nos Boidae, segundo a hipótese filogenética adaptada de Kluge (1991, 1993) (a) e Burbrink (2005) (b).

Comprimento do esporão: O tamanho do esporão está positivamente relacionado ao CRC das espécies, tanto em machos como em fêmeas. Essa relação é positiva mesmo quando considerado o efeito filogenético, nos machos (Kluge: $R^2 = 0,41$, $p = 0,0002$; Burbrink: $R^2 = 0,51$, $p = 0,000006$).

Morfologia geral: Os dois primeiros eixos da análise de componentes principais correspondem a 75,8% da variância observada entre as espécies (Tab. 5a,b). O eixo 1 ordena as espécies principalmente em relação a circunferência do corpo e comprimento da cabeça, no sentido de valores positivos e, o tamanho corporal e comprimento da cauda no sentido de valores negativos (Fig. 18). O eixo 2 ordena as espécies principalmente em relação ao comprimento da cauda, no sentido dos valores positivos e compressão do corpo, no sentido dos valores negativos (Fig. 18). Esta análise mostrou que *Candoia aspera*, *C. carinata*, *Corallus hortulanus*, *C. caninus* e *Morelia amethystina* são as espécies mais diferenciadas morfologicamente (Fig. 18). *Candoia aspera* destaca-se pela cabeça e circunferência grandes, ao passo que *C. hortulanus*, *C. caninus* e *M. amethystina* se destacam pela cauda longa e pelo corpo comprimido lateralmente (Fig. 18). A análise também evidenciou a existência de gradiente de CRC em direção oposta ao gradiente de CCa e CRC e que a cauda decresce na mesma direção que o corpo se torna menos comprimido (Fig. 18). As demais espécies apresentaram pouca diferenciação na morfologia corporal formando um grande grupo agregado no centro do gráfico (Fig. 18).

Tabela 5a. Auto-valores e porcentagem de variância explicada pelos primeiros cinco eixos para a matriz de correlação da análise de componentes principais.

Eixos	Autovalores	% de variância	% variância acumulada
1	2.45	49.02	49.02
2	1.34	26.76	75.78
3	0.58	11.59	87.37
4	0.48	9.68	97.05
5	0.14	2.94	100.00

Tabela 5b. Auto-vetores para a matriz de correlação da análise de componentes principais. Os valores em negrito representam as variáveis de maior importância nos dois primeiros eixos.

Eixos	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5
CRC	-0.74	-0.23	-0.51	0.35	0.06
CC	-0.64	0.55	-0.29	-0.45	-0.09
Circunferência	0.89	0.05	-0.35	0.07	-0.26
Compressão lateral	0.14	-0.89	-0.16	-0.39	0.06
CCa	0.82	0.43	-0.28	-0.05	0.25

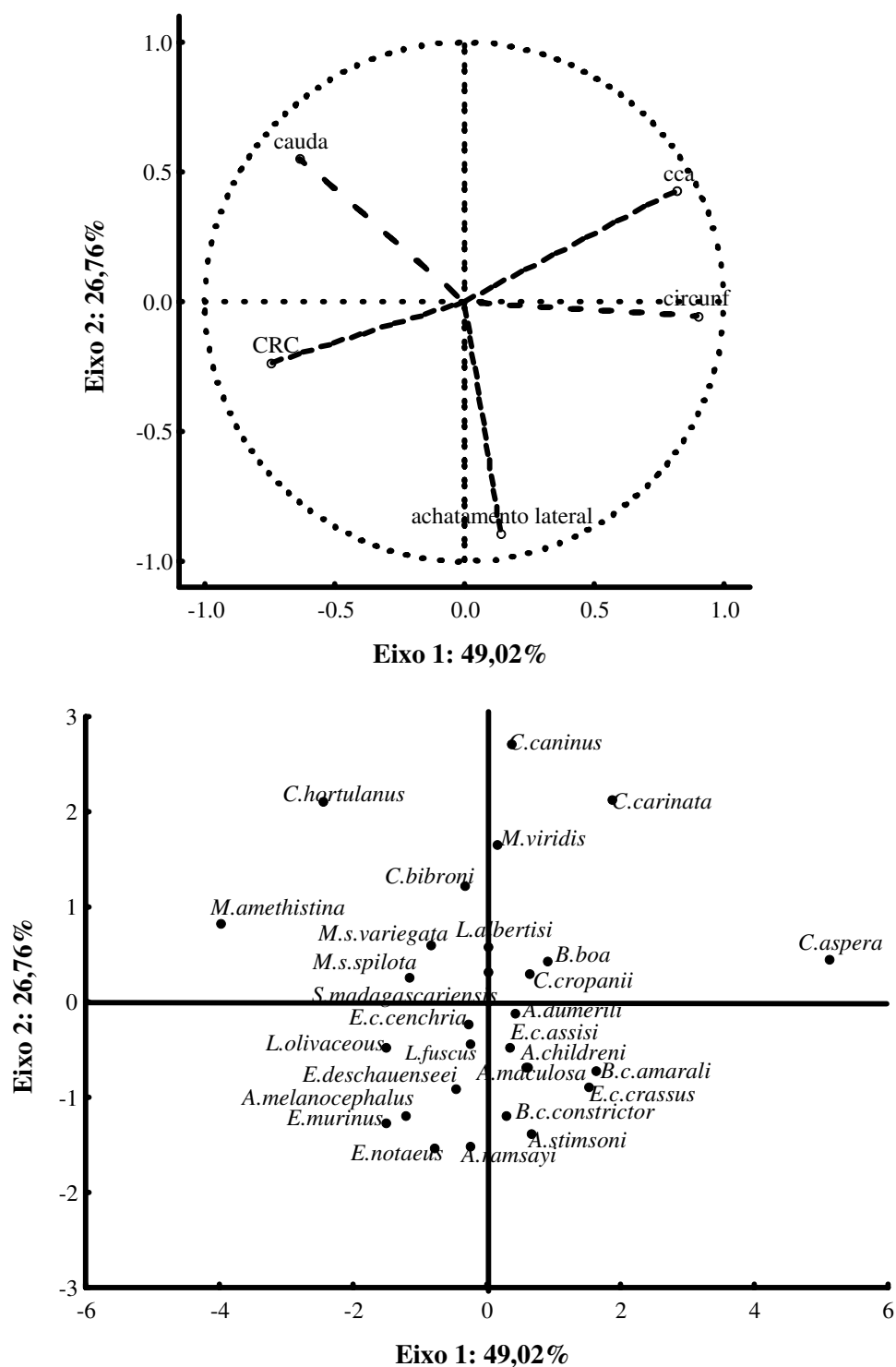


Figura 18. Análise de componentes principais para características morfológicas dos machos dos Boidae analisados. CRC = comprimento rostro-cloacal, CCa = comprimento da cabeça, cauda = comprimento da cauda, circunf. = circunferência relativa do corpo.

Evolução do uso do ambiente e índice de dimorfismo sexual: O hábito aquático é sinapomorfia do gênero *Eunectes* e o hábito terrestre possivelmente evoluiu três vezes entre os Boinae (Fig. 19a,b), sendo derivado em *Candoia aspera* e *Acrantophis dumerili* (Fig. 19a,b). A arborealidade evoluiu pelo menos três vezes na sub-família e o ancestral deveria ser semi-arborícola (Fig. 19a,b). O ancestral de Pythoninae era terrestre, houve uma mudança para arborícola no ancestral de *Morelia* com posterior reversão a terrestre em *M. s. spilota* (Fig. 19).

O índice de dimorfismo sexual do tamanho corporal (SSD) parece ser bastante conservativo. Em ambas as hipóteses o ancestral dos Boinae e Pythoninae deveria ser muito pouco dimórfico (Fig. 20a,b) e ocorreram pelo menos duas modificações, para fêmeas maiores que machos, nos ancestrais de *Candoia*, *Corallus* e *Eunectes* (neste caso desconsiderando o SSD encontrado para *E. deschauenseei* que provavelmente resulta de problema amostral; Fig. 20a,b). Dentre os Pythoninae, as fêmeas adquiriram maior tamanho que os machos no ancestral de *Morelia* (Fig. 20a,b). Não houve relação significativa entre o SSD e o uso do substrato arbóreo considerando ambas as hipóteses filogenéticas (hipótese de Kluge (1991, 1993): $R^2 = 0,00004$, $p = 0,970$; Burbrink (2005): $R^2 = 0,002$, $p = 0,80$).

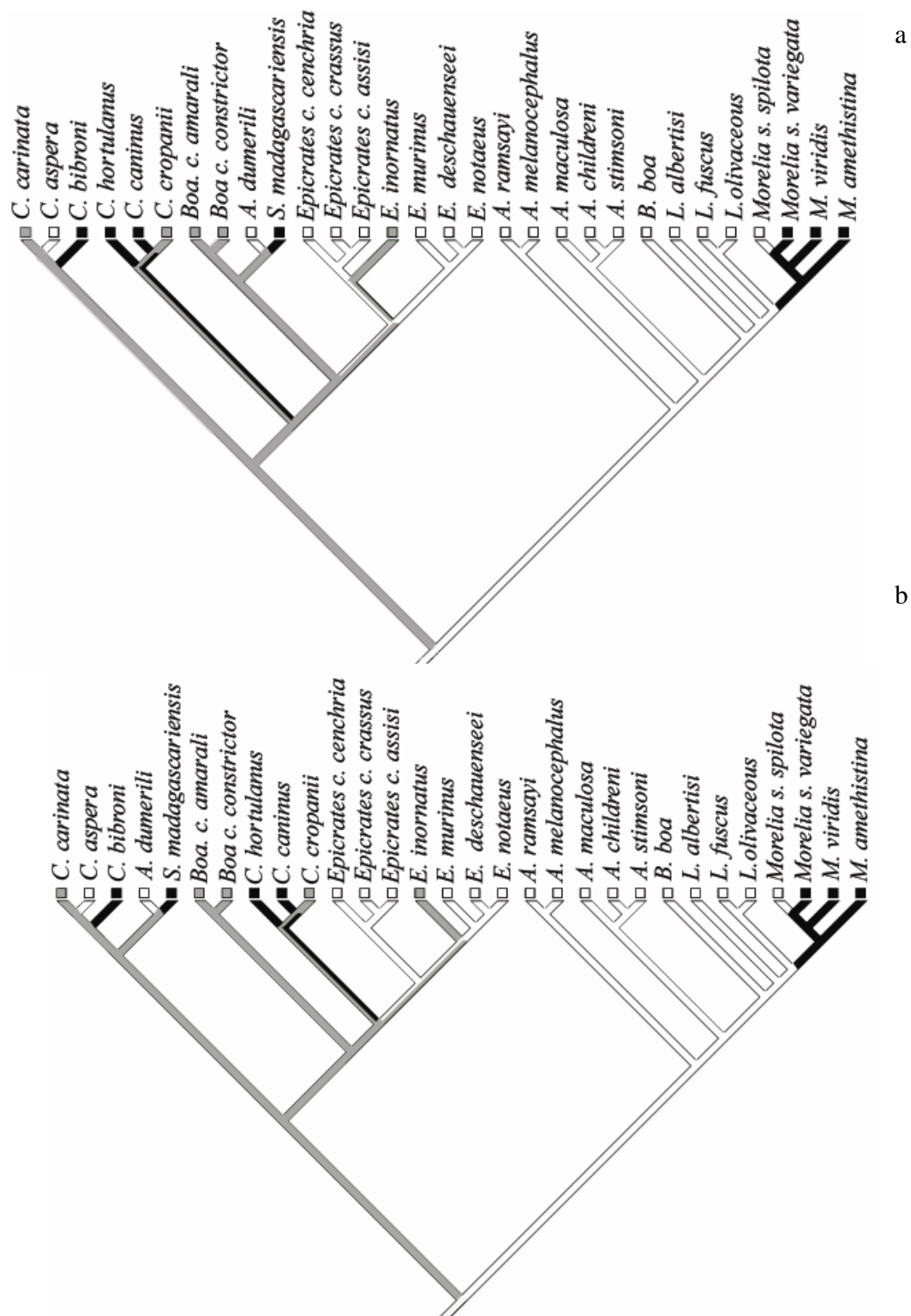


Figura 19. Otimização do hábito arborícola nos Boidae, segundo a hipótese filogenética adaptada de Kluge (1991, 1993) (a) e Burbrink (2005) (b). Ramos brancos: arborícola, cinza = semi-arborícola, preto = terrestre.

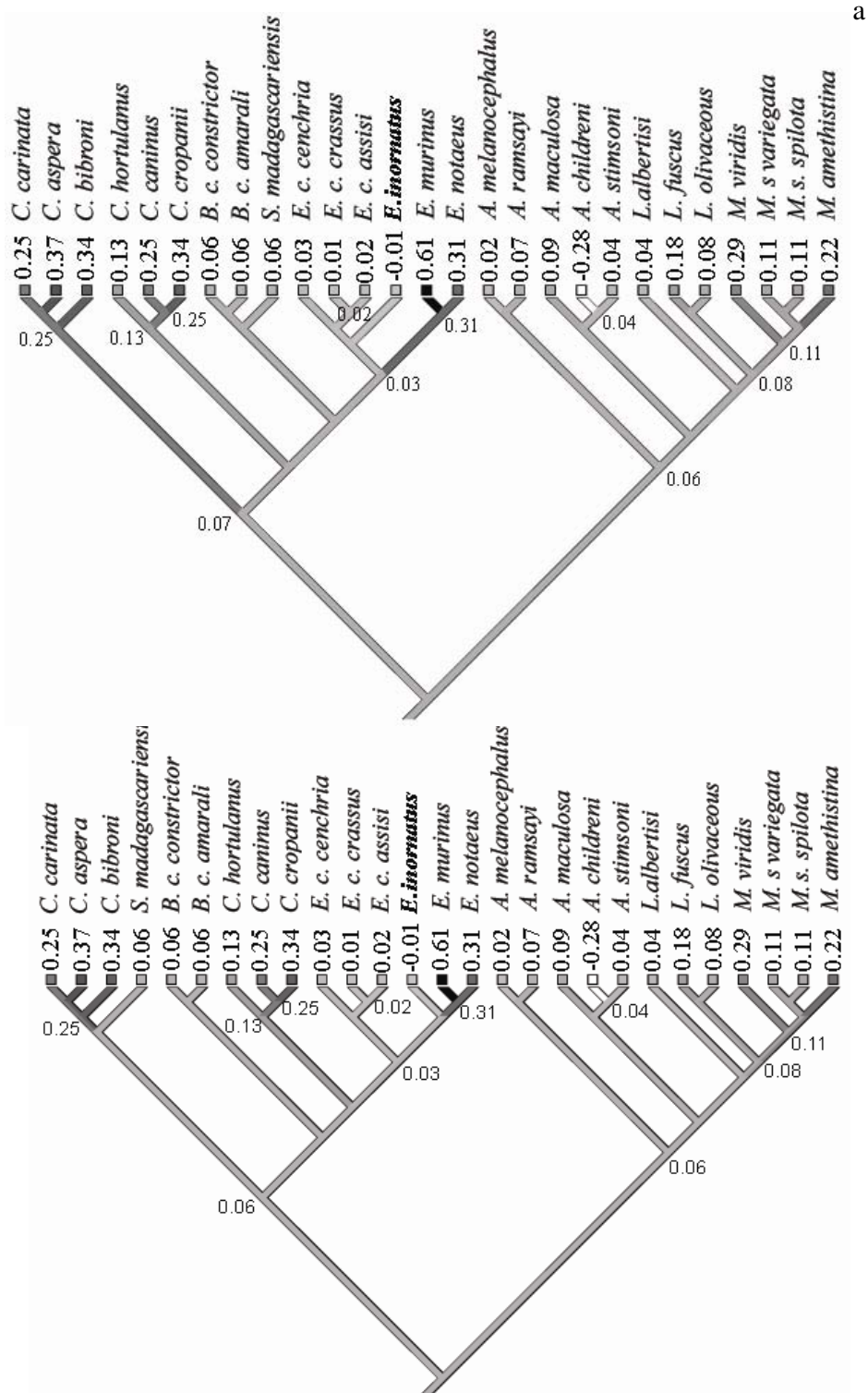


Figura 20. Otimização do índice de dimorfismo sexual de tamanho corporal nos Boidae, segundo a hipótese filogenética adaptada de Kluge (1991, 1993) (a) e Burbrink (2005) (b).

DISCUSSÃO

Assim como para os Pythoninae australianos, dentre os Boinae, o tamanho corporal na maturidade depende do CRC médio das espécies (Shine & Slip 1990) e o tamanho relativo na maturidade é similar entre nas duas subfamílias. De forma geral, a proporção do CRC na maturidade em relação ao CRC médio não difere entre machos e fêmeas. Uma reanálise para os Pythoninae demonstra também não existir diferença entre os sexos (ANCOVA – $F_{(\text{inclinação})} = 0,19$, $gl = 21$, $p = 0,666$; $F_{(\text{elevação})} = 3,07$, $gl = 22$, $p = 0,147$), ao contrário do encontrado por Shine & Slip (1990).

De modo geral, as fêmeas dos Boinae são maiores que os machos. A ausência de dimorfismo de CRC em *Boa c. constrictor* e *Eunectes deschauenseei* pode ser devido a tendências amostrais. Espécimes muito grandes são raros em coleções, portanto é provável que as amostras sejam desviadas para indivíduos de tamanho moderado. O dimorfismo de CRC é registrado em outras subespécies de jibóias como *B. c. occidentalis* (Chiaraviglio *et al.* 2003) e *B. c. amarali* (presente trabalho), podendo estar presente também nos recém nascidos (*B. c. amarali*, presente trabalho). Assim, é esperado que esse dimorfismo ocorra em *B. c. constrictor* e que o SSD seja maior do que o encontrado neste trabalho, para ambas as espécies. O mesmo deve ocorrer entre as sucurs. Estas serpentes, especialmente *E. murinus*, estão entre os animais com maior SSD, sendo as fêmeas muito maiores que os machos (Rivas 1999, Rivas & Burghardt 2001). *Eunectes notaeus* também apresentou um elevado SSD, assim é improvável que *E. deschauenseei* realmente apresente baixo SSD. Entretanto, são necessárias mais informações para esclarecer essa questão.

O aumento da fecundidade (especialmente em termos de tamanho da ninhada) é um dos principais agentes seletivos para maior tamanho das fêmeas, em relação aos machos na maioria dos grupos animais (Darwin 1874, Trivers 1972, mas veja também Shine 1988b) e

também entre os Boinae (veja no Capítulo 2). Uma cavidade corporal grande permite fêmeas acomodarem mais ovos e estocarem mais energia (seja sob forma de gordura ou músculo). A capacidade de estocar energia aumenta com o aumento do tamanho corporal mais rápido do que os custos metabólicos do tamanho corporal (Anderson 1994) e o custo energético e riscos da reprodução têm muitos componentes que são independentes do tamanho da ninhada (veja em Shine 1978, 1980).

A ausência de dimorfismo de CRC ou o maior tamanho dos machos em relação às fêmeas (portanto baixo SSD) é característico de serpentes nas quais os machos realizam combate ritual para a disputa de fêmeas durante a época reprodutiva (Shine 1994). O baixo SSD ocorreu em todas as subespécies de *Epicrates cenchria* e também ocorre em *E. inornatus* (Apêndice 4, Wiley 2003), sugerindo a ocorrência de combate. O combate ritual é conhecido em diversas espécies do gênero *Epicrates* (veja em Bloxan & Tonge 1981, Shine 1994, Tolson 1992, Tolson & Henderson 1993) incluindo *E. c. cenchria* (Schuett & Schuett 1995) e *E. c. crassus* (Pizzatto *et al.*, 2006). Por outro lado, embora seja incomum, o menor tamanho dos machos e a ocorrência de combate são registrados em algumas serpentes (Shine 1994). Isso parece ocorrer em *Corallus caninus* (Osborne 1984) e *C. hortulanus* (veja Henderson 2002). Entretanto, embora haja registros de combate nessas espécies (Osborne 1984, Henderson 2002), pelo menos para *Corallus hortulanus*, o contexto dos combates é ainda incerto, não sendo evidente de que se tratava de combate relacionado à reprodução (*cf.* Henderson 2002). O combate é amplamente difundido entre os Pythoninae com SSD menor que 0,2 (*cf.* Shine 1994). Além disso, existem tendências filogenéticas na ocorrência de combate e ele parece comum entre os Boinae e Pythoninae (Schuett *et al.* 2001; veja também Shine 1994). Esse comportamento também é mais comum entre serpentes que subjagam suas presas por constrição e/ou envenenamento (*cf.*

Schuett *et al.* 2001) e todos Boidae adotam a primeira estratégia. O combate ritual entre os machos parece ser uma característica basal entre os Boidae (se não dentre as serpentes) e essa hipótese é apoiada pelos resultados obtidos para as reconstruções da evolução SSD no grupo.

O maior SSD é observado em *Eunectes murinus* e em menor grau em *E. notaeus*. O alto SSD pode estar relacionado ao hábito aquático dessas serpentes. A sustentação do corpo na água é mais fácil do que na terra, devido ao empuxo. Assim, serpentes aquáticas podem apresentar maior tamanho corporal do que serpentes de outros hábitos, e as fêmeas podem ainda ser maiores que os machos (portanto maior SSD) devido à vantagem do aumento na fecundidade. No caso específico de *E. murinus*, além do hábito aquático, o grande dimorfismo pode também estar relacionado ao sistema de acasalamento dessas espécies (Rivas & Burghardt 2001). Durante o período reprodutivo, *E. murinus* forma agregações reprodutivas onde uma fêmea é cortejada por vários machos ao mesmo tempo. Assim, o alto dimorfismo de tamanho corporal poderia auxiliar os machos no reconhecimento da fêmea nas agregações (Rivas & Burghardt 2001). Entretanto, essa hipótese não foi corroborada em outras espécies com esse mesmo sistema de acasalamento (Shine *et al.* 2003).

Espécies de *Corallus* também apresentaram alto SSD, assim como serpentes arborícolas de outros grupos (*e.g.*, *Philodryas* spp. – Hartmann & Marques 2005, *Morelia* spp. – Shine 1994). O corpo mais comprimido pode limitar a fecundidade nas serpentes arborícolas (*cf.* Lillywhite & Henderson 1993). Assim, as fêmeas de serpentes arborícolas podem contornar essa limitação aumentando o comprimento do corpo e, portanto, a cavidade corporal, o que também irá aumentar o SSD (*cf.* Hartmann & Marques 2005). Entretanto, a relação entre o SSD e o uso do substrato não foi significativa entre os Boidae.

Na maioria das espécies de Boidae, o dimorfismo sexual se expressa em termos de CRC, comprimento da cauda e do esporão. As outras formas (*e.g.*, comprimento e largura relativa da cabeça, circunferência relativa do corpo e compressão lateral do corpo) estão mais restritas a algumas espécies. Entretanto, características semelhantes (*e.g.*, tamanho relativo da cauda) entre as espécies podem ter evoluído a partir de agentes seletivos distintos e por processos também distintos. Por exemplo, o maior tamanho relativo da cauda em machos deve estar relacionado à presença do hemipênis, na maioria das espécies (King 1989). Entretanto, o uso da cauda para deslocar machos concorrentes nas agregações de acasalamento pode ter sido determinante para o seu maior tamanho em machos de *E. murinus* (King 1989, Rivas 1999). No caso de *Corallus hortulanus*, *C. caninus* e *Candoia bibroni* e *Sanzinia madagascariensis* a ausência de dimorfismo sexual em termos de tamanho de cauda indica que a arborealidade também é um agente seletivo importante para o aumento da cauda. Neste caso, a cauda teria aumentando em ambos os sexos fazendo com que esse dimorfismo desaparecesse (*q.v.*, Fowler, 1994). Inesperadamente, dentre os Pythoninae, o dimorfismo no tamanho da cauda só ocorreu em *Antaresia maculosa* e *Morelia amethystina*. Diferenças entre o comprimento relativo de cauda, tanto entre espécies como entre os sexos, podem ainda resultar de pelo menos dois processos evolutivos diferentes: ser resultado do aumento da cauda ou da diminuição do corpo (Polly *et al.* 2001). O mesmo pode ocorrer com a circunferência corporal: uma maior circunferência pode resultar da diminuição do CRC ou aumento da própria circunferência.

A diferença de tamanho dos esporões, entre machos e fêmeas, é um padrão já observado entre boíneos e pitoníneos (Shine & Slip 1990). Na maioria das espécies, o maior esporão dos machos está relacionado à estimulação das fêmeas durante a corte e cópula e combates entre machos (veja em Seigel & Ford 1987).

Nas espécies em que ocorreu dimorfismo de circunferência corporal, a maior circunferência sempre foi observada nas fêmeas. A circunferência é uma estimativa de robustez, portanto, similarmente ao CRC, uma maior circunferência deve conferir uma maior cavidade corporal. Assim, fêmeas com maior circunferência podem apresentar maior fecundidade.

O maior tamanho da cabeça pode estar relacionado a divergências na dieta, sendo que o sexo de cabeça maior pode explorar presas de tamanho maior (Houston & Shine 1993, Nogueira *et al.* 2003, Shetty & Shine 2002, Shine 1986, 1991). Entretanto, em muitos casos esse tipo de dimorfismo é encontrado, mas não se detecta nenhuma divergência na dieta (*e.g.*, Bizerra *et al.* 2005, Luiselli *et al.* 2002). Assim, Luiselli *et al.* (2002) sugerem que isso pode estar relacionado a preferências da fêmea na escolha de parceiros. Entretanto, essa hipótese ainda não foi testada. A ocorrência de dimorfismo sexual no tamanho da cabeça também parece estar associada à linhagem filogenética (*cf.* Shine 1991). Esse tipo de dimorfismo é incomum entre os Pythoninae (Shine 1991, presente trabalho) e também em *Charina bottae* (Erycinae) (Shine 1991), mas foi detectado em *Eryx j. johni* (Erycinae - veja em Shine 1991) e também em alguns Boinae (*B. c. constrictor*, *C. hortulanus* e *Eunectes deschauenseei* – presente trabalho). De forma similar, em *C. hortulanus* as fêmeas já nascem com cabeça maior que os machos. Em todos os outros tipos de dimorfismo encontrados as diferenças entre machos e fêmeas resultam de crescimento diferencial entre os sexos, provavelmente controlado por hormônios (Shine & Crews 1988), já que não se expressam desde o nascimento.

Os boíneos estão entre as serpentes de maiores dimensões corporais. Entretanto, o tamanho corporal é bastante variável entre as diferentes espécies do grupo. De forma geral, as *Epicrates cenchria* ssp. e *Corallus* spp. estão entre os menores boíneos, ao passo que

Eunectes spp. e *Boa constrictor* ssp. estão entre os maiores. Entretanto, variações do tamanho do corpo entre as espécies existem dentro do mesmo gênero, para todos os gêneros. O tamanho corporal (em termos número de escamas ventrais e CRC médio) das espécies não está relacionado ao uso do substrato. De acordo com as síndromes de uso do ambiente, espécies aquáticas tendem a apresentar maior tamanho corporal e as arborícolas tendem a ser menores (cf. Cadle & Greene 1993, Lillywhite & Smiths 1992, Martins 1994, Martins *et al.* 2001). Entretanto, essa relação não ocorre entre os Boidae e entre uma comunidade de serpentes de área de cerrado, embora neste último caso, possíveis efeitos filogenéticos não tenham sido considerados (Sawaya 2004). De qualquer forma, no caso dos Boidae o grande tamanho corporal parece ser característica ancestral.

Com exceção do tamanho corporal, outras características relacionadas à arborealidade foram observadas entre os Boidae. Mesmo depois de descontado o efeito filogenético as espécies arborícolas apresentaram cauda maior (em termos de número de escamas subcaudais), corpo mais comprimido lateralmente, menos robusto (em termos de circunferência corporal) e menor sobreposição dos ovários. De forma geral, cauda relativamente mais longa é freqüente entre serpentes arborícolas (Cadle & Greene 1993, Fowler & Salomão 1994, Hartmann & Marques 2005, Lillywhite & Henderson 1993), podendo auxiliar no equilíbrio e melhor distribuição da massa corporal nos ramos (cf. Cadle & Greene 1993, Lillywhite & Henderson 1993). O segundo grupo com cauda mais longa é o dos Boinae aquáticos, representados pelas sucuris, nos quais a cauda pode atuar como força propulsora na natação (Shine 1988a).

O corpo mais delgado (menor circunferência e maior compressão lateral) das serpentes arborícolas tende a limitar o número de ovos que a fêmea é capaz de carregar (Lillywhite & Henderson 1993, mas veja também o Capítulo 2). Uma forma de compensar

essa limitação é a assimetria dos ovários e ovidutos. Os Boidae arborícolas apresentam os ovários menos sobrepostos (portanto mais assimétricos) e a assimetria ovariana se reflete nos ovidutos (Fox 1977, Blackburn 1998). Assim, os folículos e embriões se posicionam alinhadamente no corpo da fêmea de forma que mesmo indivíduos reprodutivos mantêm o corpo esguio.

Corallus cropanii é a espécie mais rara e menos conhecida dentre os Boidae. Existem apenas quatro espécimes depositados em coleções, três informações sobre uso do ambiente (dois avistamentos no chão e um em árvore) e o único item alimentar registrado é um marsupial terrícola (veja em Marques & Cavalheiro 1998). Essas características somadas a características morfológicas como tamanho da cauda, compressão lateral e circunferência corporal (além do tamanho do olho – obs. pess.) sugerem que esta espécie é mais terrícola que outras do gênero *Corallus*. Embora Kluge (1991) tenha sugerido que esta espécie é irmã de *C. caninus*, ela apresenta estado ancestral para a maioria das características morfológicas analisadas. Além disso, outros caracteres morfológicos (*e.g.* diâmetro da região posterior à cabeça e diâmetro do olho) associados à informações genéticas, também sugerem maior proximidade desta espécie ao ancestral (Grazziotin *et al.* 2004, H. Ferrarezzi, com. pess.).

De forma mais geral, a análise de componentes principais agrupa as espécies de um mesmo gênero. Entretanto, mesmo espécies aparentadas (*e.g.* *Corallus* spp., *Candoia* spp., *Morelia* spp.) podem apresentar morfologia bastante distinta. *Corallus caninus* e *C. hortulanus* são espécies irmãs e de mesmo hábito, mas são morfologicamente distantes entre si e entre os demais boíneos. *Sanzinia madagascariensis* e *Acrantophis dumerili* agrupam-se mais próximas aos gêneros Neotropicais do que de *Candoia*.

Os Boidae apresentaram consideráveis variações morfológicas durante a sua

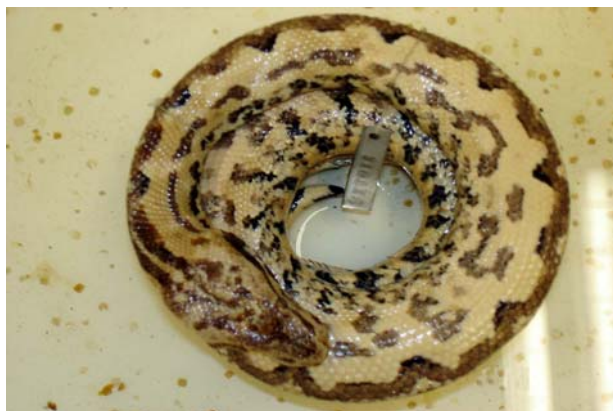
evolução e, embora a grande parte pareça ter ocorrido no nível de espécie ou subespécie (autapomorfias) essas mudanças estão relacionadas às mudanças no uso do hábitat. Apesar das divergências entre as hipóteses filogenéticas propostas, ambas concordam que o ancestral dos Boinae era semi-arborícola, possuía corpo moderadamente robusto (circunferência corporal de 9 a 10% do CRC), cauda curta (cerca de 50 subcaudais, mas de 9 a 12% do CRC), cabeça pequena (cerca de 3% do CRC) e baixo SSD (0,06-0,07). Segundo a hipótese adaptada de Kluge (1991) esse ancestral era de tamanho moderado (cerca de 231 ventrais, CRC: 0,82-0,98 m) e corpo moderadamente comprimido (índice de 0,70). Em contraste, a hipótese adaptada de Burbrink (2005) sugere que o ancestral era grande (cerca de 252 ventrais, CRC: 1,4 a 1,5 m) e com o corpo não comprimido lateralmente (índice de 0,85).

A maioria das reconstruções apresenta comprimento semelhante dos ramos das árvores, em ambas as hipóteses. A morfologia corporal sugere maior proximidade de *Sanzinia madagascariensis* em relação aos boíneos Neotropicais, como sugerido na análise de Kluge (1991). Entretanto, há grande necessidade de mais estudos sobre a filogenia dos Boidae, incluindo as relações entre as subfamílias, que muitas vezes apresentam resultados ambíguos nos diferentes estudos.

APÊNDICE 1. Espécies dos Boinae e Pythoninae estudados.



Candoia aspera, NMNH 195595



Candoia carinata, NMNH 119713



Candoia carinata, evidenciando embriões,
Australian Museum R137248



Candoia bibroni, Australian Museum R125500



Otávio Marques

Boa constrictor constrictor



Ricardo Sawaya

Boa constrictor amarali



Otávio Marques

Corallus caninus



Corallus cropanii, AM92997



Otávio Marques

Corallus hortulanus



Otávio Marques

Corallus hortulanus



Ivan Sazima

Epicrates cenchria cenchria



Otávio Marques

Epicrates cenchria crassus



Epicrates cenchria assisi



Epicrates cenchria maurus



Eunectes murinus



Eunectes notaeus



Eunectes deschauenseei



Sanzinia madagascariensis, UTA 9627



Acrantophis dumerili, Peabody
Museum at Yale R11830



Aspidites melanocephalus, NTM60298



Aspidites ramsayi



Antaresia stimsoni



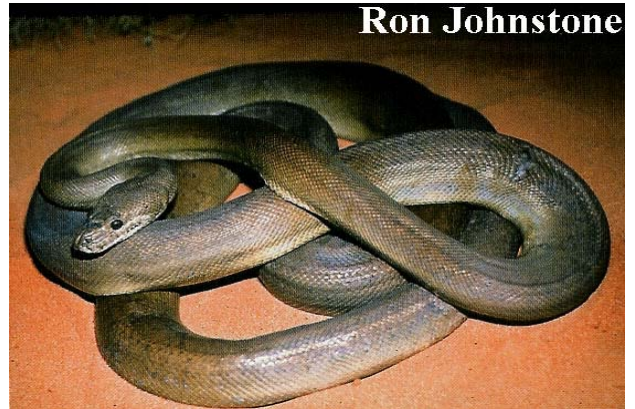
Antaresia childreni



Antaresia maculosa



Liasis fuscus



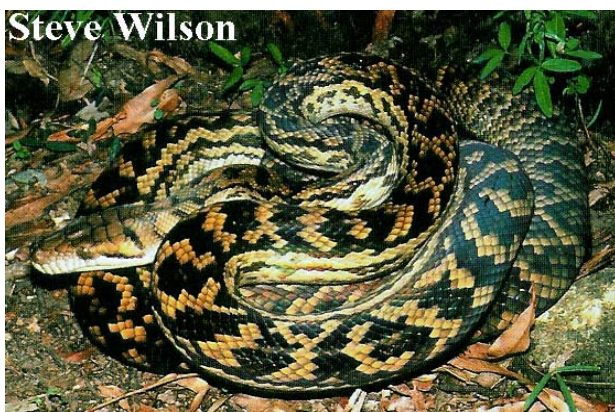
Liasis olivaceous



Leiopython albertisi



Bothrochilus boa



Morelia amethystina



Morelia spilota spilota

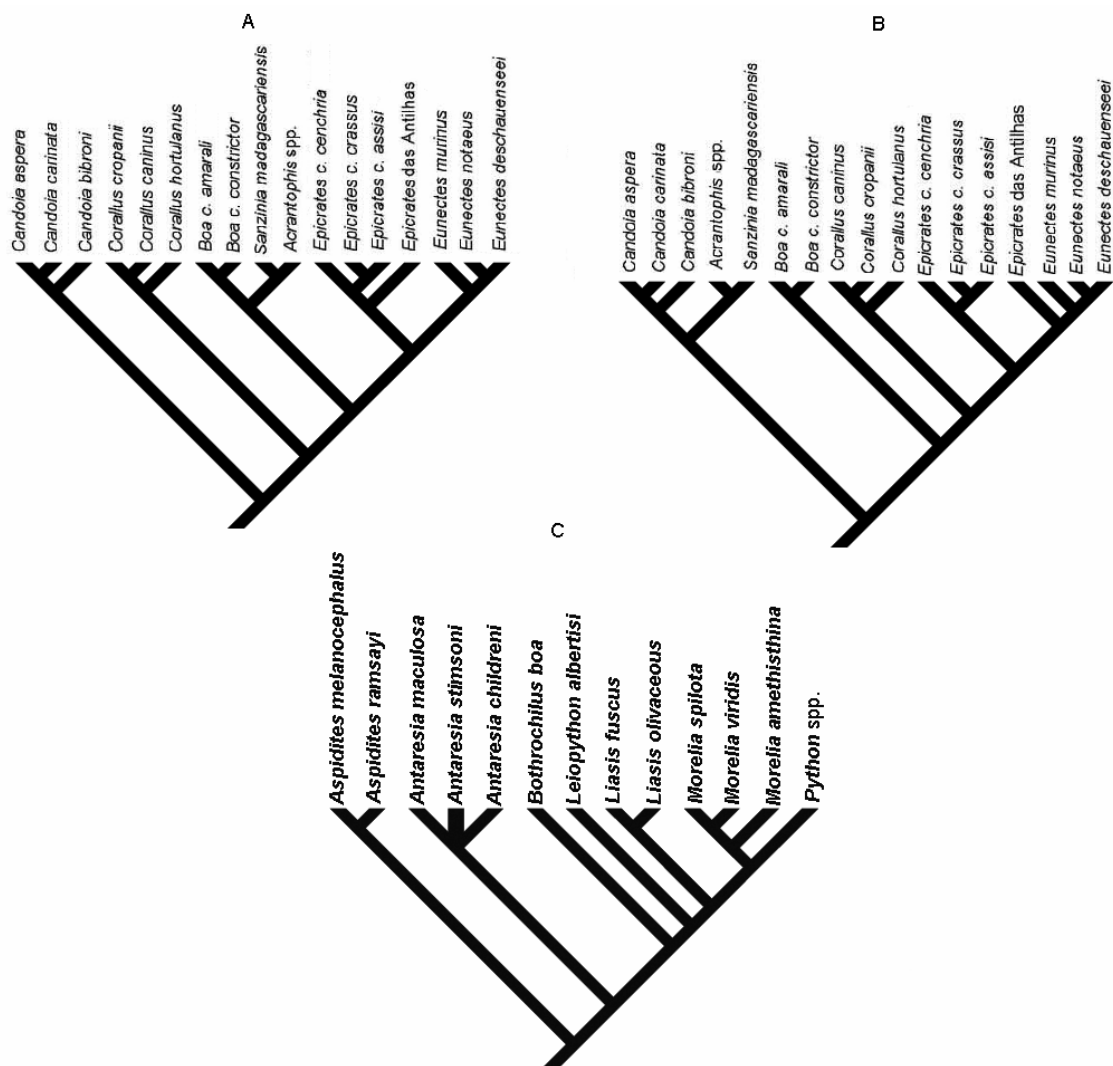


Morelia spilota variegata



Morelia viridis

APÊNDICE 2. Relações filogenéticas entre os Boidae. (a) relações entre os Boinae proposta de Kluge (1991), (b) relações entre os Boinae proposta Burbrink (2005), ambas incluindo as relações entre *Epicrates cenchria* ssp. obtidas por Passos (2003). (c) Relações entre os Pythoninae, proposta por Kluge (1993).



APÊNDICE 3. Uso do substrato arbóreo (Sub) nos Boinae e Pythoninae. O valor de Sub corresponde a porcentagem de indivíduos encontrados acima do chão e o N representa o número total de observações.

	Sub	Referências
Boinae		
<i>Boa constrictor amarali</i>	0,375 (N=16)	Sawaya 2004, M. Martins, com. pess., C. Nogueira, com. pess., obs. pess.
<i>Boa c. constrictor</i>	0,3 (N=9)	Martins & Oliveira 1998, Schwartz & Henderson 1991, livro de registro de coleções, M. Martins, com. pess.
<i>Corallus caninus</i>	1*	Amaral 1976, Beebe 1946, Dixon & Soini 1986, Duellman 1978, M. E. Oliveira, com. pess.
<i>Corallus hortulanus</i>	0,96 (N=57)	Beebe 1946, Duellman 1978, Duellman & Mendelson III 1995, Fugler 1986, Martins & Oliveira 1998, livro de registro de coleções, C. Nogueira, com. pess.
<i>Corallus cropanii</i>	0,333 (N=3)	O.A.V. Marques, com. pess.
<i>Epicrates c. assisi</i>	0*	
<i>Epicrates c. cenchria</i>	0,20 (N=20)	Dixon & Soini 1986, Duellman 1978, Lemke 1978, livro de registro das coleções, M.E. Oliveira, com. pess., M. Martins, com. pess.
<i>Epicrates c. crassus</i>	0 (N=6)	Sawaya 2005, C. A. Tozzeti, com. pess., C. Nogueira, com. pess.
<i>Eunectes deschauenseei</i>	0*	Dirksen 2002
<i>Eunectes murinus</i>	0*	Dirksen 2002, Rivas 1999,
<i>Eunectes notaeus</i>	0*	Dirksen 2002, Strüssmann 1992
<i>Epicrates inornatus</i>	0,5*	Wiley 2003, A. Puentes-Rolón, com. pess.
<i>Sanzinia madagascariensis</i>	1*	Carpenter <i>et al.</i> 1978, Vences, com. pess.
<i>Acranthophis dumerili</i>	0*	Vences, com. pess.
<i>Candoia carinata</i>	0,5*	Harlow & Shine 1992
<i>Candoia aspera</i>	0*	Harlow & Shine 1992
<i>Candoia bibroni</i>	1*	Harlow & Shine 1992
Pythoninae		
<i>Aspidites melanocephalus</i>	0*	Barker & Barker 1994, R. Shine, com. pess.
<i>A. ramsayi</i>	0*	Barker & Barker 1994, R. Shine, com. pess.
<i>Antaresia maculosa</i>	0*	Barker & Barker 1994, R. Shine, com. pess.
<i>A. stimsoni</i>	0*	Barker & Barker 1994, R. Shine, com. pess.
<i>A. childreni</i>	0*	Barker & Barker 1994, R. Shine, com. pess.
<i>Bothrochilus boa</i>	0*	R. Shine, com. pess.

<i>Leiopython albertisi</i>	0*	Cogger 2000, R. Shine, com. pess.
<i>Liasis fuscus</i>	0 (N=20)	obs. pess., R. Shine, com. pess.
<i>L. olivaceous</i>	0*	Barker & Barker 1994, R. Shine, com. pess.
<i>Morelia amethystina</i>	1*	Barker & Barker 1994
<i>M. viridis</i>	1*	Barker & Barker 1994
<i>M. s. spilota</i>	0,16 (N=152)	Slip & Shine 1988
<i>M. s. variegata</i>	0,61 (N=1285)	Shine & Fitzgerald 1996

* Dados quantitativos não disponíveis.

APÊNDICE 4. Foliodose e índice de dimorfismo sexual de tamanho corporal (SSD) nos Boinae e Pythoninae. A ausência de referência para SSD significa que o índice foi calculado a partir dos dados obtidos no presente trabalho.

	Nº de ventrais	Nº de subcaudais	SSD	Referências para foliodose* e SSD [†]
Boinae				
<i>Boa constrictor amarali</i>	226 – 263	43 – 52	0,058	Stull 1932*
<i>Boa c. constrictor</i>	250 – 284	49 – 62	0,062	Stull 1932*
<i>Corallus caninus</i>	188 – 219	64 – 79	0,252	Boulanger 1961*
<i>Corallus hortulanus</i>	258 – 297	105 – 137	0,126	Henderson 2002*
<i>Corallus cropanii</i>	179 – 200	51 -53	0,338	Hoge 1953*
<i>Epicrates c. assisi</i>	240 – 260	35 – 62	0,016	Passos 2003*
<i>Epicrates c. cenchria</i>	246 – 279	45 – 68	0,030	Passos 2003*
<i>Epicrates c. crassus</i>	214 – 247	33 – 52	0,007	Passos 2003*
<i>Eunectes deschauenseei</i>	214 – 236	49 – 62	0,076	Dirksen 2002*
<i>Eunectes murinus</i>	239 – 266	55 – 78	0,608	Dirksen 2002*
<i>Eunectes notaeus</i>	213 – 237	44 – 61	0,309	Dirksen 2002*
<i>Epicrates inornatus</i>	261 – 271	67 – 75	-0,010	Schmidt 1928*
<i>Sanzinia madagascariensis</i>	199 – 232	35 – 46	0,064	Vences & Glaw 2003*
<i>Acranthophis dumerili</i>	225 – 236	20 – 33	-0,883	Boulanger 1961*
<i>Candoia carinata</i>	160 – 200	38 – 56	0,254	Boulanger 1896* Harlow & Shine 1992 [†]
<i>Candoia aspera</i>	131 – 146	15 – 21	0,374	Boulanger 1961*, Harlow & Shine 1992 [†]
<i>Candoia bibroni</i>	210 – 252	50 - 62	0,339	Boulanger 1961*, Harlow & Shine 1992 [†]

Pythoninae					
<i>Aspidites melanocephalus</i>	315-359	60-70	0,02	Barker & Barker 1994*, Shine & Slip 1990 [†]	
<i>A. ramsayi</i>	273-308	45-55	0,07	Barker & Barker 1994*, Shine & Slip 1990 [†]	
<i>Antaresia maculosa</i>	246-287	37-48	0,09	Barker & Barker 1994*, Shine & Slip 1990 [†]	
<i>A. stimsoni</i>	243-302	38-53	-0,28	Barker & Barker 1994*, Shine & Slip 1990 [†]	
<i>A. childreni</i>	251-300	38-57	0,04	Barker & Barker 1994*, Shine & Slip 1990 [†]	
<i>Bothrochilus boa</i>	245-267	47-52	-	Boulanger 1961*	
<i>Leiopython albertisi</i>	260-290	60-80	0,04	Cogger 2000*	
<i>Liasis fuscus</i>	271-286	72-89	0,13	Barker & Barker 1994*, Shine & Slip 1990 [†]	
<i>L. olivaceous</i>	321-411	96-119	0,08	Barker & Barker 1994*, Shine & Slip 1990 [†]	
<i>Morelia amethistina</i>	270-348	80-120	0,21	Barker & Barker 1994*, Shine & Slip 1990 [†]	
<i>M. viridis</i>	255-260	90-110	0,29	Barker & Barker 1994*	
<i>M. s. spilota</i>	261-280	71-85	0,11	Barker & Barker 1994*, Slip & Shine 1988 [†]	
<i>M. s. variegata</i>	259-294	81-91	0,11	Barker & Barker 1994*, Shine & Fitzgerald 1995 [†]	
<i>Python reticulatus</i>	297-330	78-102	0,37	Boulanger 1961*, Shine <i>et al.</i> 1998 [†] , 1999a [†]	
<i>P. curtus</i>	152-163	28-33	0,08	Keogh <i>et al.</i> 2001*, Shine <i>et al.</i> 1999b [†]	
<i>P. brongersmaii</i>	168-178	24-36	0,09	Keogh <i>et al.</i> 2001*, Shine <i>et al.</i> 1999b [†]	

* = referências para foliose, [†] = referência para SSD.

APÊNDICE 5 Tamanho corporal médio e relação com o tamanho na maturidade para os

Candoia spp. e Pythoninae.

Espécie	CRC ♀♀ (mm)	CRC ♂♂ (mm)	CRC _{(menor adulto)/} CRC _(médio)	Referência para CRC
<i>Candoia carinata</i>	602 ± 156 (405- 725, N = 69)	480 ± 76 (317- 720, N = 61)	♀♀: 0,67 ♂♂: 0,66	Harlow & Shine 1992
<i>Candoia aspera</i>	588 ± 142 (345- 930, N = 43)	428 ± 83 (225- 584, N = 21)	♀♀: 0,63 ♂♂: 0,59	Harlow & Shine 1992
<i>Candoia bibroni</i>	983 ± 317 (600- 1460, N = 13)	720 ± 229 (460- 1190, N = 15)	♀♀: 0,61 ♂♂: 0,64	Harlow & Shine 1992
<i>Aspidites melanocephalus</i>	1593 ± 199 (1010- 1084, N = 19)	1561 ± 323 (950- 2180, N = 35).	♀♀: 0,63 ♂♂: 0,61	Shine & Slip 1990
<i>Aspidites ramsayi</i>	1583 ± 248 (1290- 1950, N = 10)	1482 ± 375 (1000- 2200, N = 15)	♀♀: 0,81 ♂♂: 0,67	Shine & Slip 1990
<i>Leiopython albertisi</i>	1457 ± 240 (1115- 1643, N = 4)	1398 ± 357 (1160- 2112, N = 7)	♀♀: - ♂♂: 0,89	Este trabalho
<i>Antaresia childreni</i>	718 ± 97 (485-940, N = 25).	688 ± 152 (390- 990, N = 59)	♀♀: 0,67 ♂♂: 0,57	Shine & Slip 1990
<i>Antaresia maculosa</i>	841 ± 125 (620- 1100, N = 24)	772 ± 177 (500- 1120, N = 38)	♀♀: 0,74 ♂♂: 0,65	Shine & Slip 1990
<i>Antaresia stimsoni</i>	852 ± 121 (650- 1060, N = 20)	876 ± 211 (552- 1270, N = 21)	♀♀: 0,76 ♂♂: 0,63	Shine & Slip 1990
<i>Liasis fuscus</i>	1300 ± 199 (1160- 1650, N = 24)	1305 ± 318 (970- 2200, N = 87)	♀♀: 0,71 ♂♂: 0,74	Shine & Slip 1990
<i>Liasis olivaceous</i>	1901 ± 366 (1080- 2550, N = 24)	1759 ± 379 (1000- 2520, N = 23)	♀♀: 0,57 ♂♂: 0,57	Shine & Slip 1990
<i>Morelia amethystina</i>	2325 ± 78 (2270- 2380, N = 2)	1917 ± 650 (1290- 3450, N = 10)	♀♀: 0,98 ♂♂: 0,67	Shine & Slip 1990
<i>Morelia s. spilota</i>	1707 ± 299 (1250- 2220, N = 15)	1543 ± 308 (1000- 2160, N = 27)	♀♀: 0,73 ♂♂: 0,65	Este trabalho
<i>Morelia s. variegata</i>	1583 ± 373 (950- 2450, N = 40)	1422 ± 397 (820- 2400, N = 56)	♀♀: 0,60 ♂♂: 0,57	Este trabalho
<i>Morelia viridis</i>	1319 ± 211 (990 - 1600, N = 7)	1022 ± 158 (840- 1352, N = 10)	♀♀: 0,77 ♂♂: 0,84	Este trabalho
<i>Bothrochilus boa</i>	-	824 ± 160 (660- 1200, N = 11),	♂♂: 0,8	Shine & Slip 1990

LITERATURA CITADA

- Amaral, A. 1976. Serpentes do Brasil. Iconografia colorida. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Andersson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton, Princeton Univ. Press.
- Barker, D.G. & Barker, T.M. 1994. Pythons of the world, volume I, Australia. Lake Side, Advanced Vivarium Systems Inc..
- Beebe, W. 1946. Filed notes on the snakes of Kartarbo, British Guiana and Caripito, Venezuela. *Zoológica* 31: 11-52.
- Bizerra, A., Marques, O.A.V. & Sazima, I. 2005. Reproduction and feeding of the colubrid snake *Tomodon dorsatus* from south-eastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 33-38.
- Blackburn, D.G. 1998. Structure, function and evolution of the oviducts of squamate reptiles, with special, reference to viviparity and placentation. *J. Exp. Zool.* 282: 560-617.
- Bloxan, Q. & Tonge, S. 1981. A comparison of reproduction in three species of *Epicrates* (Serpentes, Boidae) maintained at the Jersey Wildlife Preservation Trust. *Dodo, J. Jersey Wildl. Preserv. Trust* 18: 64-74.
- Boulenger, G.A. 1961. Catalogue of the snakes of the British Museum (Natural History). Vol. I. London, British Museum of Natural History.
- Brooks, D.R. & McLennan, D.A. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior: A Research Program in Comparative Biology*. Chicago, University of Chicago Press.
- Burbrink, F.T. 2005. Inferring the phylogenetic position of *Boa constrictor* among the Boinae. *Mol. Phyl. Evol.* 34: 167–180.

- Cadle, J.E. & Greene, H.W. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. Pp. 281-293. *In*: Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (eds.). *Historical and geographical determinants of community diversity*. Chicago, Univ. Chicago Press.
- Carpenter, C., Murphy, J.B., and Mitchell, L.A. 1978. Combat bouts with spur use in the Madagascan boa (*Sanzinia madascariensis*). *Herpetologica* 34: 207-212.
- Chiaraviglio, M., Bertona, M., Sironi, M. & Luciano, S. 2003. Intrapopulation variation in life history traits of *Boa constrictor occidentalis* in Argentina. *Amphibia-Reptilia* 24: 65-74.
- Cooger, H.G. 2000. Reptiles & Amphibians of Australia. Sydney, Reed New Holland.
- Darwin, C. R. 1874. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. 2nd ed., New York, Appletown.
- Dirksen, L. 2002. Anakondas. Monographische Revision der Gattung *Eunectes* (Wagler, 1830). Münster, Natur und Tier-Verlag.
- Dixon, J., and P. Soini. 1986. The Reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos Region, Peru. Part II. Crocodilians, turtles and snakes. *Contr. Biol. Geol. Milwaukee Publ. Mus.* 1977: 1-91.
- Duellman, W.E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans.* 65:1-352.
- Duellman, W.E. & Mendelson III., J.R. 1995. Amphibians and reptiles from northern Departamento Loreto, Peru: taxonomy and biogeography. *Univ. Kansas Sc. Bull.* 55: 329-376.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125: 1-15.

- Fowler, I.R. & Salomão, M.G. 1994. A study of sexual dimorphism in six species from the colubrid snake genus *Philodryas*. *Snake* 26: 117-122.
- Fox, W. 1977. The urogenital system of reptiles. Pp. 1-157. *In* Gans, C. & Parsons, T. S. (eds.). *Biology of the Reptilia, Morphology E*, vol. 6. New York, Acad. Press.
- Fugler, C.M. 1986. La estructura de una comunidad herpetologica en las selvas benianas en la estación de sequia. *Ecología en Bolívia* 8:1-20.
- Grazziotin, F.G., Marques, O.A.V., Ferrarezzi, H., Pizzatto, L., Martins, M. & Bonato, S.L. 2004. Posição filogenética (morfologia versus DNA), ecologia e conservação da rara *C. cropanii* (Serpentes: Boidae). Florianópolis, CD de resumos do 50º Congresso Brasileiro de Genética.
- Harlow, P. & Shine, R. 1992. Food habits and reproductive biology of the Pacific Island Boas (*Candoia*). *J. Herpetol.* 26: 60-66.
- Hartmann, P. A. & Marques, O. A. V. 2005. Diet and habitat use of two sympatric species of *Philodryas* (Colubridae), in south Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 25-31.
- Henderson, R.W. 2002. Neotropical treeboas. Natural history of the *Corallus hortulanus* complex. Malabar, Brieger Publ. Co.
- Hoge, A.R. 1953. A new genus and species of Boinae from Brazil. *Xenoboa cropanii*, gen. nov., sp. nov. *Mem. Inst. But.* 25: 27-34.
- Houston, D. & Shine, R. 1993. Sexual dimorphism and niche divergence: feeding habits of the Arafura filesnake. *J. Anim. Ecol.* 62: 737-748.
- Keogh, J.S., Barker, D.G. & Shine, R. 2001. Heavily exploited but poorly known: systematics and biogeography of commercially harvested pythons (*Python curtus* group) in Southeast Asia. *Biol. J. Linn. Soc.* 73: 113-129.

- King, R. B. 1989. Sexual dimorphism in tail length: sexual selection, natural selection, or morphological constraint? *Biol. J. Linn. Soc.* 38: 133-154.
- Kluge, A.G. 1991. Boine snake phylogeny and research cycles. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 178: 1-58.
- Kluge, A.G. 1993. *Aspidites* and the phylogeny of pythonine snakes. *Rec. Aust. Mus. Suppl.* 19: 1-77.
- Lemke, T.O. 1978. Predation upon bats by *Epicrates cecchris cenchris* in Colombia. *Herp. Rev.* 9:47.
- Lillywhite, H.B. & Henderson, R.W. 1993. Behavioral and functional ecology of arboreal snakes. Pp. 1-48. In: Seigel, R.A., Collins, J.T. (eds.). *Snakes: Ecology & Behavior*. New York, McGraw-Hill Inc.
- Lillywhite, H.B. & Smits, A. W. 1992. The cardiovascular adaptations of viperid snakes. Pp. 143-153. In: Campbell, J.A. & Brodie, E.D. (eds.). *Biology of pitvipers*. Tyler, Selva.
- Luiselli, L., Akani, G.C., Corti, C., Angelici, F.M. 2002. Is sexual size dimorphism in relative head size correlated with intersexual dietary divergence in West African forest cobras, *Naja melanoleuca* ? *Contrib. Zool.* 71: 141-145.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R 1997. A modular system for evolutionary analysis. Version 1.05. <http://mesquiteproject.org/mesquite/mesquite.html>.
- Manly, F.J. 1994. Multivariate statistical methods: a primer. London, Chapman and Hall.
- Marques, O.A.V. 1998. *Composição faunística, história natural e ecologia de serpentes da Mata Atlântica, na região da Estação Ecológica Juréia-Itatins, SP*. Tese de Doutorado, São Paulo, Universidade de São Paulo.

- Marques, O.A.V. & Cavalleiro, J. 1998. *Corallus cropanii*. Habitat and diet. *Herpetol. Rev.* 29: 170.
- Martins, E.P. & Hansen, T.F. 1996. The statistical analysis of interespecific data: a review and evaluation of phylogenetic comparative methods. Pp. 22-75. *In*: Martins, E.P. (ed.). *Phylogenies and the comparative method in animal behavior*. New York, Oxford University Press.
- Martins, M. 1994. *História Natural de uma taxocenose de serpents de mata na região de Manaus, Amazônia Central, Brazil*. Tese de Doutorado, Campinas, Universidade Estadual de Campinas.
- Martins, M. & Oliveira, M.E. 1998. Natural History of snakes in forests of the Manaus Region, Central Amazonia, Brazil. *Herpetol. Nat. Hist.* 6: 78-150.
- Martins, M., Araujo, M.S., Sawaya, R.J. & Nunes, R. 2001. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). *J. Zool. Lond.* 254: 529-538.
- Martins, M., Marques, O.A.V. & Sazima, I. 2003. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*. Pp. 307-328. *In*: Schuett, G., Höggren, M., Douglas, M.E & Greene, H.W. (eds.). *Biology of vipers*. Eagle Mountain Publ. Eagle Mountain.
- Marx, H. & Rabb, G.B. 1972. Phyletic analysis of fifty characters of advanced snakes. *Field. Zool.* 63: 1-321.
- Midford, P.E., Garland Jr., T. & Maddison, W.P. 2002. PDAP: PDTREE: A translation of PDTREE application of Garland et al's phenotypic diversity analysis programs. http://mesquiteproject.org/pdap_mesquite/index.html.

- Nogueira, C., Sawaya, R.J. & Martins, M. 2003. Ecology of *Bothrops moojeni* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. *J. Herpetol.* 37: 653-659.
- Osborne, S.T. 1984. *Corallus canina* (Emerald Tree Boa). Behavior. *Herp. Rev.* 15: 50.
- Parker, W.S. & Grandison, A.G.C. 1977. *Snakes – a natural history*. Ithaca and London. Brit. Mus. (Nat. Hist.) and Cornell Univ. Press.
- Passos, P.G.H. 2003. Sistemática do complexo *E. cenchria* (Linnaeus, 1758) com aproximações sobre filogenia de *Epicrates* Wagler, 1830 (Serpentes: Boidae). Tese de Mestrado. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Pizzatto, L., Manfio, R.H. & Almeida-Santos, S.M. 2006. Male-male ritualized combat in the Brazilian rainbow boa *Epicrates cenchria crassus*. *Herp. Bull.* In press.
- Polly, P.D., Head, J.J. & Cohn, J.J. 2001. Testing modularity and dissociation: the evolution of regional proportions in snakes. Pp. 305-335. In: Zelditch, M.L. (ed.). *Beyond Heterochrony: The Evolution of Development*. New York, Wiley-Liss Inc.
- Rivas, J.A. 1999. *The life history of the green anaconda (Eunectes murinus) with emphasis on its reproductive biology*. PhD thesis. Knoxville, The University of Tennessee.
- Rivas, J. & Burghardt, G.M. 2001. Understanding sexual size dimorphism in snakes: wearing the snake's shoe. *Anim. Behav.* 62: F1-F6.
- Savitzky, A.H. 1983. Coadapted character complexes among snakes: fossoriality, piscivory, and durophagy. *Amer. Zool.* 23: 397-409.
- Sawaya, R.J. 2004. *História natural e ecologia das serpentes de cerrado da região de Itirapina, SP*. Tese de Doutorado, Campinas, Universidade Estadual de Campinas.
- Scartozzoni, R.R. 2005. *Morfologia de serpentes aquáticas Neotropicais: um estudo comparativo*. Tese de Mestrado. São Paulo. Universidade de São Paulo.

- Schmidt, K.P. 1928. Amphibians and land reptiles of Porto Rico with a list of those reported from Virgin Islands. *Scient. Surv. Porto Rico and the Virgin Islands* 10:1-60.
- Schuett, G.W & Schuett, S.P. 1995. *Epicrates cenchria cenchria*. Male combat. *Herpetol. Rev.* 26: 101.
- Schuett, G.W., Gergus, E.W.A., Kraus, F. 2001. Phylogenetic correlation between male-male fighting and mode of prey subjugation in snakes. *Act. Ethol.* 4: 31-49.
- Schwartz, A. & Henderson, R.W. 1991. Amphibians and Reptiles of the West Indies: Descriptions, Distributions and Natural History. Gainesville, Univ. Florida Press.
- Seigel, R.A. & Ford, N.B. 1987. Reproductive ecology. Pp. 210-252. In: Seigel, R.A., Collins, J.T. & Novak, S.S. (eds.). *Snakes, Ecology and Evolutionary Biology*. New York, McMillan Publishing Company.
- Shetty S. and Shine, R. 2002. Sexual divergence in diets and morphology in Fijian sea snakes *Laticauda colubrina* (Laticaudinae). *Aust. Ecol.* 27: 77-84.
- Shine, R. 1978. Growth rates and sexual maturation in six species of Australian elapid snakes. *Herpetologica* 34: 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. 1988a. Constraints on reproductive investment: a comparison between aquatic and terrestrial snakes. *Evolution* 42: 17-27.
- Shine, R. 1988b. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *Am. Nat.* 131: 124-131.

- Shine, R. 1991. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *Am. Nat.* 138: 103-122.
- Shine, R. 1994. Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia* 1994: 326-346.
- Shine, R. & Crews, D. 1988. Why male garter snakes have small heads: the evolution and endocrine control of sexual dimorphism. *Evolution* 42: 1105-1110.
- Shine, R. & Fitzgerald, M. 1996. Large snakes in a mosaic rural landscape: the ecology of carpet pythons, *Morelia spilota* (Serpentes: Pythonidae) in coastal eastern Australia. *Biol. Conserv.* 76: 113-122.
- Shine, R. & Slip, D.J. 1990. Biological aspects of the adaptive radiation of Australasian pythons (Serpentes: Boidae). *Herpetologica* 46: 283-290.
- Shine, R., Harlow, P.S., Keogh, J.S. & Boeadi. 1998. The influence of sex and body size on food habits of a giant tropical snake, *Python reticulatus*. *Fun. Ecol.* 12: 248-258.
- Shine, R., Ambariyanto, Harlow, P.S. & Mumpuni. 1999a. Reticulated pythons in Sumatra: biology, harvesting and sustainability. *Biol. Conserv.* 87: 349-357.
- Shine, R., Ambariyanto, Harlow, P.S. & Mumpuni. 1999b Ecological attributes of two commercially-harvested python species in northern Sumatra. *J. Herp.* 33: 249-257.
- Shine, R., Langkilde, T. & Mason, R.T. 2003. Confusion within 'mating balls' in garter snakes: does misdirected courtship impose selection on male tactics? *An. Behav.* 66: 1011-1017.
- Slip, D.J. & Shine, R. 1988. Habitat use, movements and activity patterns of free-ranging diamond pythons, *Morelia s. spilota* (Serpentes: Boidae): a radiotelemetric study. *Aust. Wild. Res.* 15: 515-531.

Statsoft, Inc. 2001. Statistica. Data analysis software system, version 6.0.

www.statsoft.com.

Strüssmann, C. 1992. Serpentes do Pantanal de Poconé, Mato Grosso: composição faunística, história natural e ecologia comparada. Tese de Mestrado. Campinas, Universidade Estadual de Campinas.

Stull, O. 1932. Five new subspecies of the family Boidae. *Occ. Pap. Boston Soc. Nat. Hist.* 8: 25-30.

Tolson, P.J. 1992. The reproductive biology of the Neotropical boid genus *Epicrates* (Serpentes: Boidae). Pp. 165-178. In: Hamlet, W.C (ed.). *Reproductive biology of South American vertebrates*. Springer-Verlag, New York.

Tolson P.J. & Henderson. R.W. 1993. The natural history of the West Indian boas. Somerset, R & A Publishing Ltd.

Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Campbel, B. (ed.). *Sexual Selection and the Descent of Man*. Pp. 136-179. Chicago, Aldine-Atherton.

Vences, M. and Glaw, F. 2003. Phylogeography, systematics and conservation status of boid snakes from Madagascar (*Sanzina* and *Acrantophis*). *Salamandra* 39: 181-206.

Vitt, L.J. & Vangilder, L.D. 1983. Ecology of snake community in the northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 4: 273-296.

Wiley, J.W. 2003. Habitat association, size, stomach contents, and reproductive condition of Puerto Rican boas (*Epicrates inornatus*). *Carib. J. Sci.* 39: 189-194.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. New Jersey, Prentice Hall.

CAPÍTULO 2

ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DOS BOIDAE

RESUMO. Informações sobre a biologia reprodutiva dos Boinae Neotropicais são restritas e referem-se basicamente a espécimes em cativeiro. Este trabalho apresenta informações sobre a ecologia reprodutiva dessas serpentes, a partir de exemplares preservados em coleções, e compara com as informações disponíveis na literatura para os Erycinae e Pythoninae. Com exceção de *Corallus hortulanus* e *Eunectes murinus*, todas as espécies apresentaram vitelogênese concentrada no outono-inverno, gestação do final do inverno até a primavera e nascimentos no final da primavera até o verão. Cópula foi observada em poucas espécies (*Boa constrictor* ssp. e *Epicrates cenchria crassus*) e ocorreu do outono até início do inverno. As espécies do gênero *Corallus* apresentaram vitelogênese mais prolongada. A gestação em *C. hortulanus* ocorreu desde o final do verão até início do inverno e os nascimentos no outono-inverno. *Eunectes murinus* apresentou vitelogênese na primavera, a gestação durante o verão e os nascimentos no outono-inverno. O ciclo testicular foi sazonal em *B. c. constrictor* (pico de espermatogênese no verão) e em *E. c. crassus* (pico de espermatogênese no verão-outono) e contínuo nas demais espécies analisadas (*C. hortulanus*, *E. c. assisi* e *E. c. cenchria*). O tamanho da ninhada variou de acordo com o tamanho das espécies. O padrão reprodutivo da maioria dos Boinae analisados parece diferir dos Boinae de Madagascar e dos Erycinae, assemelhando-se ao padrão da maioria dos Pythoninae. O tamanho da ninhada e dos recém-nascidos é semelhante nas sub-famílias Boinae e Pythoninae.

ABSTRACT. Data on the reproductive biology of Neotropical Boinae are mostly restricted to captive snakes. This work presents information on reproduction of these snakes, using preserved specimens from collections, and compares the results to those available in literature to the subfamilies Pythoninae and Erycinae. The Neotropical Boinae presented vitellogenesis mostly during the autumn and winter (except for *Corallus hortulanus* and *Eunectes murinus*), pregnancy from late winter to spring and birth from late spring to summer. Mating was only recorded to *Boa constrictor* spp. and *Epicrates cenchria crassus*, from autumn to early winter. Vitellogenesis timing was more extended in *Corallus hortulanus*, the pregnancy was recorded from late summer to early winter, and birth from autumn to winter. In *Eunectes murinus* vitellogenesis occurred in the spring, pregnancy in the summer and birth from autumn to winter. Testicular cycles were seasonal in *Boa c. constrictor* (peak occurring in the summer) and in *Epicrates c. crassus* (peak occurring in the summer-autumn), but continuous in the other species (*C. hortulanus*, *E. c. assisi* e *E. c. cenchria*). Clutch size differs among species but it was related to SVL. The reproductive pattern in most Boinae species apparently differed from the Madagascan boas and Erycinae species but was very similar to the pattern recorded to most Pythoninae snakes. Clutch size and offspring size is similar among Boinae and Pythoninae snakes.

INTRODUÇÃO

Informações sobre reprodução em vertebrados têm sido de grande importância para teste de hipóteses e elaboração de modelos evolutivos que integrem os diversos atributos ecológicos dos organismos (Krebs 1999, Madsen *et al.* 1992, Olsson *et al.* 1999, Shine 1980a, 1983). Estudos sobre reprodução incluem descrição de ciclos reprodutivos, tamanho do corpo na maturidade sexual, dimorfismo sexual e fecundidade (*cf.* Seigel & Ford 1987).

Em relação à reprodução de serpentes, o aspecto melhor conhecido é o ciclo reprodutivo. Serpentes de zonas temperadas possuem ciclos reprodutivos sazonais sincronizados às estações do ano (Seigel & Ford 1987). Em áreas tropicais existem espécies com ciclos reprodutivos (femininos e masculinos) estritamente sazonais e outras com reprodução contínua (Fowler *et al.* 1998, Janeiro-Cinquini *et al.* 1993, Jordão 1996, Marques 1996a, Pizzatto 2003, Pizzatto & Marques 2002). Entretanto, mesmo espécies que se reproduzem ao longo do ano podem apresentar picos reprodutivos em determinada época (Pizzatto & Marques 2002).

As várias fases do período reprodutivo de uma serpente podem estar relacionadas à temperatura, umidade, disponibilidade de recursos, fotoperíodo, modo reprodutivo (viviparidade/oviparidade) ou ainda ser conservativa em determinadas linhagens filogenéticas (*cf.* Marques 1996a,b, 1998, Seigel & Ford 1987, Vitt 1987). Embora os estudos recentes realizados com serpentes neotropicals tenham avaliado a influência de alguns destes fatores sobre o ciclo reprodutivo (*e.g.*, Hartmann *et al.* 2002, Marques 1996a,b, Pizzatto 2003, Pizzatto & Marques 2002) ainda é difícil fazer uma avaliação segura para os diferentes grupos de serpentes.

A maturidade sexual é um aspecto pouco conhecido mesmo entre espécies de climas temperados, sendo difícil a detecção de padrões para a maioria dos grupos de serpentes (*cf.*

Parker & Plumer 1987). Em muitas espécies os machos atingem a maturidade mais cedo, com menor tamanho corporal, entretanto isso não ocorre em todas as serpentes (Parker & Plumer 1987). O tamanho do corpo na maturidade geralmente está relacionado ao tamanho médio dos adultos (*cf.* Shine 1978, 1980b, 1989). As fêmeas geralmente atingem tamanhos maiores que os machos, porém as espécies que apresentam combate ritual entre machos costumam apresentar dimorfismo inverso (Shine 1994). O tamanho corporal da fêmea tem forte influência sobre sua fecundidade, incluindo o número, tamanho e massa dos filhotes (Fitch 1970, 1981, Marques 1996a,b, Shine 1993, 1994). Isso pode explicar a grande variação intra e interespecífica deste parâmetro entre as serpentes.

Ao contrário do que ocorre com os Colubroidea, existem relativamente poucos estudos sobre a biologia reprodutiva de serpentes mais basais na filogenia, mesmo em outras regiões do mundo (Greene 1997, Ross & Marzec 1990). A família Boidae compreende três subfamílias: Boinae (restrita a regiões Neotropicais e ilhas no Pacífico), Erycinae (serpentes fossoriais encontradas na América do Norte, Europa, Ásia e África) e Pythoninae (Australia, Ásia e África). A biologia reprodutiva dos Pythoninae é conhecida para a maioria das espécies, especialmente as encontradas na Austrália (Barker & Barker 1994, Shine 1991, Shine & Slip 1990). Entretanto, para os Boinae estas informações estão restritas basicamente ao gênero *Candoia* (endêmico da região da Nova Guiné e Ilhas Salomão) (Harlow & Shine 1992) e dados de espécies neotropicais obtidos em cativeiro (Greene 1997, Ross & Marzec 1990). As informações obtidas em cativeiro não permitem caracterizar com segurança as tendências reprodutivas deste grupo de serpentes. A família Boidae possui posição basal entre as serpentes macrostomata, portanto a caracterização da reprodução neste grupo é essencial para compreender melhor os padrões reprodutivos e sua evolução entre os macrostomata.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram consultadas as coleções das seguintes instituições: Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas (INPA), Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (CEPLAC), Universidade de Brasília (UnB), Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), Universidade Federal do Grosso do Sul (UFMS – campus Campo Grande e Corumbá), Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA – Corumbá) e Instituto Butantan (IB). Os táxons analisados foram: *Boa constrictor amarali*, *B. c. constrictor*, *Corallus caninus*, *C. hortulanus*, *Epicrates cenchria cenchria*, *E. c. crassus*, *E. c. maurus*, *E. c. assisi*, *E. c. polylepis*, *E. c. hygrophilus*, *E. c. barbouri*, *Eunectes notaeus*, *E. murinus* e *E. deschauenseei*.

Todos os exemplares examinados foram medidos quanto ao comprimento rostro-cloacal (CRC) e determinados quanto ao sexo. Dos exemplares dissecados, foram medidos o tamanho do maior folículo ovariano, largura e espessura dos testículos e diâmetro do ducto deferente. Nas fêmeas, foi contado o número de embriões ou folículos bem desenvolvidos. O desenvolvimento dos embriões foi categorizado em três estágios: 1 – logo após a ovulação (e provavelmente fecundação) quando somente o vitelo é visível, 2 – o vitelo ainda é abundante, mas um pequeno embrião já é visível e 3 – o embrião já está totalmente formado e não há mais vitelo. Verificou-se também a presença de conteúdo gastro-intestinal nos diferentes estágios reprodutivos.

Fêmeas foram consideradas maduras quando apresentavam folículos em vitelogênese secundária embriões, ovidutos pregueados ou se haviam dado à luz antes da morte. O tamanho mínimo de folículos em vitelogênese secundária foi 10 mm (*cf.* Shine 1978), estabelecido a partir da análise da distribuição dos tamanhos de folículos por mês.

Machos foram considerados maduros quando apresentavam testículos túrgidos e/ou ductos deferentes opacos e enovelados (*cf.* Shine 1980b, Slip & Shine 1988).

A frequência reprodutiva das fêmeas foi calculada pela porcentagem de fêmeas reprodutivas nas amostras (Seigel & Ford 1987).

A atividade de machos e fêmeas foi inferida a partir da abundância de serpentes ao longo do ano (*cf.* Marques *et al.* 2001).

ANÁLISE DE DADOS

Análises preliminares indicaram a ausência de variação nas variáveis medidas entre populações de uma mesma espécie (*e.g.*, *Boa c. constrictor* e *Corallus hortulanus* na Amazônia e Mata Atlântica e *Eunectes murinus* no Cerrado e Amazônia). Assim, essas amostras foram analisadas conjuntamente. Portanto, os resultados referem-se a padrões gerais para as espécies.

Quando os exemplares eram representados apenas por suas peles, o CRC foi estimado pela equação da reta de regressão linear do comprimento da cabeça ou da cauda pelo CRC. Em casos onde a regressão não era significativa ou não havia dados suficientes para fazê-la o CRC foi estimado pela medida da pele, utilizando-se régua. No caso de *E. murinus*, como grande parte da amostra de fêmeas era constituída apenas pelas peles, adotou-se o tamanho da menor fêmea adulta segundo Rivas (1999). O CRC médio dos machos e fêmeas adultos foi comparado por meio de teste t (Zar 1999).

A relação entre o número de folículos vitelogênicos, embriões ou filhotes e o CRC da fêmea foi analisada por regressão linear (Zar 1999) para *Corallus hortulanus*. Para as outras espécies, cujo tamanho amostral era pequeno, essa relação foi investigada por meio de correlação de Spearman (Zar 1999).

O volume dos testículos é utilizado como indicativo da espermatogênese (Fox 1952, Shine 1977, Volsøe 1944) e foi calculado pela fórmula do volume da elipsóide ($4/3\pi abc$, onde a é metade do comprimento, b é metade da largura e c metade da espessura do testículo (cf. Pleguezuelos & Feriche 1999). O diâmetro do ducto deferente é utilizado como indicativo de estocagem de esperma e pode sugerir a época de cópula (Almeida-Santos *et al.* 2006). As variações no volume dos testículos e diâmetro do ducto deferente foram analisadas ao longo das estações do ano, por teste de Kruskal-Wallis nos casos em que o tamanho amostral permitia a análise. Quando a regressão linear do volume dos testículos e do diâmetro do ducto deferente em relação ao CRC era significativa os testes foram feitos utilizando-se os resíduos dessas regressões. Quando detectada diferença significativa realizou-se teste de Dunn para as comparações múltiplas *a posteriori* (Zar 1999).

As relações entre tamanho das ninhadas, CRC dos recém-nascidos e o CRC das fêmeas foram analisadas utilizando-se o método de contrastes independentes (Felsenstein 1989) considerando as hipóteses filogenéticas disponíveis (ver Apêndice 1, Capítulo 1).

O tamanho da ninhada foi comparado entre espécies agrupadas quanto ao uso do ambiente por meio de ANCOVA. As variáveis foram transformadas para seu logaritmo natural, o CRC foi utilizado como variável independente, uso do substrato como fator e tamanho da ninhada como variável dependente. Para esta análise as espécies semi-arborícolas (segundo a classificação utilizada no Capítulo 1) foram agrupadas junto com as terrícolas. Os resíduos da relação do tamanho da ninhada e CRC dos recém nascidos com o CRC das fêmeas foram relacionados à proporção do uso do substrato arbóreo por meio da análise de contrastes independentes (Felsenstein 1989) nas hipóteses filogenéticas

disponíveis (ver Apêndice 1, Capítulo 1), utilizando o programa Mesquite 1.05, associado ao pacote PDAP. Nas análises de contrastes as proporções de uso do substrato foram transformadas para o arco-seno da raiz quadrada (Zar 1999) e nas relações entre CRC e tamanho da ninhada as variáveis foram transformadas para seu logaritmo natural. Todos os ramos foram ajustados para 1 e as relações entre as variáveis foram analisadas por regressão linear forçada a passar pela origem (*i.e.* com intercepto ajustado para 0; *e.g.*, Martins & Hansen 1996). Nessas análises de fecundidade foram utilizadas as informações coletadas para todos os Boinae Neotropicais, *Sanzinia madagascariensis*, *Candoia* spp., Pythoninae australianos (citados no Capítulo 1). Informações adicionais às coletadas nos museus foram cedidas por Richard Shine (School of Biological Sciences, The University of Sydney) ou obtidas da literatura (Harlow & Shine 1992, Madsen & Shine 1996, Shine & Slip 1990, Shine *et al.* 1998, 1999a,b).

A variação na atividade de machos e fêmeas foi analisada por meio de Qui-quadrado (Zar 1999), utilizando-se o número de serpentes por estação do ano: verão (janeiro a março), outono (abril a junho), inverno (julho a setembro) e primavera (outubro a dezembro).

RESULTADOS

Ciclos reprodutivos

Boa constrictor amarali: folículos em vitelogênese secundária foram registrados a partir de junho (Fig. 1a), mas é possível que a vitelogênese se inicie antes. Provavelmente a ovulação e o início do desenvolvimento embrionário ocorram em meados de setembro, quando os folículos já estão grandes (Fig. 1a). Recém-nascidos foram encontrados principalmente em janeiro (Fig. 2a). O tamanho da ninhada foi positivamente relacionado

ao CRC da fêmea ($R_{(s)} = 0,83$; $p = 0,042$; Fig. 3a). O número de folículos vitelogênicos nas fêmeas preservadas foi de 11 e 16 (Fig. 3a). Entretanto, houve registro de ninhadas (ou parte delas, nas quais só havia os filhotes, sem dados da mãe) com cinco (agosto), 10 (janeiro) e 30 filhotes (sem data). Um evento de corte foi observado em abril de 2003 no serpentário do IB e outro em junho de 2004 na recepção do IB (ver detalhes abaixo). Cópula foi registrada em meados de julho de 2003, no serpentário do IB. Aparentemente, o volume dos testículos e diâmetro do ducto deferente não variaram ao longo do ano, embora indivíduos nos meses de setembro a dezembro tenham sido pouco amostrados (Figs. 4a e 5a). A frequência reprodutiva das fêmeas foi de 13,6 % ($N_{\text{total}} = 22$).

Boa c. constrictor: duas fêmeas em vitelogênese secundária foram encontradas em agosto e setembro, respectivamente (Fig. 1b). Uma fêmea com embrião (estágio 1 de desenvolvimento) foi encontrada em julho (Fig. 1b). Recém-nascidos foram encontrados principalmente em outubro, novembro, janeiro e fevereiro (Fig. 2b). Ninhadas foram registradas em setembro ($N = 1$), outubro ($N = 2$) e abril ($N = 1$). O tamanho da prole variou de 18 a 41 ($N = 10$), de acordo com o número de folículos ovarianos e embriões (Fig. 3b) e três ninhadas de 18, 27 e 34 filhotes (as duas últimas sem dados da mãe). O tamanho da prole aumentou com o CRC da fêmea ($R_{(s)} = 0,88$; $p = 0,004$; Fig. 3b). Ritual de corte foi observado em meados de junho de 2004, nas caixas de manutenção temporária de serpentes da recepção do IB. Neste evento, um macho de *B. c. constrictor* dardejava e esfregava a região gular no dorso de uma fêmea de *B. c. amarali*, movimentando-se lentamente sobre ela. Aparentemente, o volume dos testículos aumenta entre janeiro e fevereiro e o diâmetro do ducto deferente entre abril e maio (Fig. 4b e 5b). A frequência reprodutiva das fêmeas foi de 16,7% ($N_{\text{total}} = 18$).

Corallus caninus: folículos em vitelogênese secundária foram encontrados em março, setembro, outubro e dezembro, sendo este o maior (Fig. 1c). Uma ninhada com sete filhotes foi registrada em janeiro. Dois filhotes com tamanho próximo ao de recém-nascidos (CRC = 400 e 399 cm) foram registrados em janeiro e outubro, respectivamente. O número de folículos vitelogênicos variou de três a 11 e não estava relacionado significativamente ao CRC da fêmea ($R_{(s)} = -0,22$; $p = 0,576$; Fig. 3c). Não há informações sobre o ciclo reprodutivo de machos devido ao baixo tamanho amostral. A frequência reprodutiva das fêmeas foi de 35% ($N_{\text{total}} = 20$)

Corallus hortulanus: folículos em vitelogênese secundária só não foram encontrados em junho e embriões em estágio inicial de desenvolvimento ocorreram em outubro e dezembro (Fig. 1d). Recém-nascidos ocorreram principalmente em maio e outubro (Fig. 2c). Uma ninhada nasceu em cativeiro em maio, de mãe coletada prenhe, no norte da Mata Atlântica (BA) e outra em junho, no sul da Mata Atlântica (RJ). O número de folículos vitelogênicos ou embriões variou de três a 24, sendo correlacionados positivamente com o CRC da fêmea (Fig. 3d; $R^2 = 0,18$; $\beta = 0,015$; $p = 0,007$). O volume dos testículos (Fig. 4c; $H_{(3,31)} = 1,35$, $p = 0,72$) e diâmetro do ducto deferente não variam significativamente ao longo do ano (Fig. 5c, $H_{(3,34)} = 2,78$, $p = 0,43$). A frequência reprodutiva das fêmeas foi de 50,6% ($N_{\text{total}} = 83$)

Corallus cropanii: não há informações.

Epicrates cenchria assisi: folículos vitelogênicos ocorreram em maio e agosto, uma fêmea com embriões em estágio 1 de desenvolvimento foi registrada em novembro (Fig. 1e) e outra em maio (embriões não medidos pois estavam muito deformados). Recém-nascidos foram encontrados em outubro ($N = 2$), janeiro ($N = 2$), fevereiro a abril ($N = 1$ em cada mês) e junho ($N = 1$). Uma ninhada com cinco filhotes foi registrada em maio e

duas, com oito filhotes cada, em dezembro. O número de folículos vitelogênicos ou embriões foi de sete ($N = 1$ fêmea), oito ($N = 3$), 11 ($N = 1$) e 14 ($N = 1$) e não foi relacionado ao CRC da fêmea ($R_{(s)} = -0,39$; $p = 0,439$). Não houve variação nos resíduos do volume dos testículos (variáveis transformadas para o logaritmo natural, $F_{(2,17)} = 1,13$; $p = 0,346$; Fig. 4d) nem no diâmetro do ducto deferente (variáveis transformadas para o logaritmo natural, $F_{(2,16)} = 0,66$; $p = 0,535$; Fig. 5d). A frequência reprodutiva das fêmeas foi de 30,3% ($N_{\text{total}} = 18$).

Epicrates c. cenchria: folículos em vitelogênese secundária ocorreram entre junho e dezembro. Embriões em estágio 1 de desenvolvimento foram encontrados de agosto a outubro e embriões em estágio 2 em novembro (Fig. 1f). Um maior número de filhotes com tamanho de recém-nascidos ocorreu em dezembro e fevereiro (Fig. 2d) e uma ninhada com 15 filhotes foi coletada em janeiro. O número de folículos ou embriões variou de oito a 25 nas fêmeas dissecadas e não estava relacionado significativamente ao CRC da fêmea ($R_{(s)} = 0,44$; $p = 0,207$; Fig. 3e). Os resíduos dos volumes dos testículos (variáveis transformadas para o logaritmo natural, $F_{(3,31)} = 0,52$; $p = 0,675$) e do diâmetro do ducto deferente (variáveis transformadas para o logaritmo natural, $F_{(3,31)} = 1,45$; $p = 0,246$) não variam ao longo das estações do ano (Fig. 4e, 5e). A frequência reprodutiva das fêmeas foi de 66,5% ($N_{\text{total}} = 18$).

Epicrates c. crassus: folículos vitelogênicos ocorreram entre abril e maio e em outubro. Embriões ocorreram de outubro a dezembro (Fig. 1g). Filhotes com tamanho de recém-nascidos foram encontrados principalmente em novembro (Fig. 2e). Uma fêmea expeliu 14 filhotes completamente formados no momento em que foi atropelada em 27/01/2000, em uma estrada no Paraná. O número de folículos ou embriões nos exemplares fixados variou de oito a 26 (Fig. 3f) e não foi relacionado ao CRC da fêmea ($R_{(s)} = -0,09$; p

= 0,789). O volume dos testículos aumentou significativamente no verão-outono e diminuiu no inverno-primavera (Fig. 4f; $H_{(3,30)} = 10,94$, $p = 0,012$), ao passo que o ducto deferente aumentou no outono-inverno e diminuiu na primavera verão (Fig. 5f; $H_{(3,31)} = 8,12$; $p = 0,045$). Combate entre machos, em cativeiro, foi observado entre abril e junho de 2001, 2002 e 2003. A frequência reprodutiva das fêmeas foi de 60,2% ($N_{\text{total}} = 27$)

Epicrates c. maurus: a única informação reprodutiva disponível é a ocorrência de uma ninhada com oito filhotes, nascida em cativeiro, de fêmea coletada grávida em novembro, em Cachoeira do Arari, Ilha de Marajó, PA.

Eunectes deschauenseei: não foram encontradas fêmeas em vitelogênese secundária. O número de filhotes de ninhadas nascidas em cativeiro, provenientes de fêmeas grávidas, variou de três a 27 filhotes (Fig. 3g). As ninhadas foram registradas em março ($N = 1$), abril ($N = 2$) e novembro ($N = 2$). Um filhote com tamanho de recém-nascido foi registrado em dezembro. O tamanho da amostra de machos não foi suficiente para análise. A frequência reprodutiva das fêmeas foi de 33,3% ($N_{\text{total}} = 11$).

Eunectes murinus: um maior número de filhotes foi registrado em maio e julho (Fig 2f). Uma ninhada com 82 filhotes foi registrada em maio (CRC da fêmea = 4394 mm), outra com 54 filhotes em julho (CRC da fêmea = 3900 mm), e outras duas com 70 e 49 filhotes em junho e agosto, respectivamente. Não há informações suficientes para descrever o ciclo reprodutivo dos machos. O pequeno número de fêmeas adultas na amostra não permitiu a inferência da frequência reprodutiva.

Eunectes notaeus: o único dado reprodutivo disponível é de uma ninhada de 13 filhotes em março (CRC da fêmea = 2255 mm). O pequeno número de fêmeas adultas na amostra não permitiu a inferência da frequência reprodutiva.

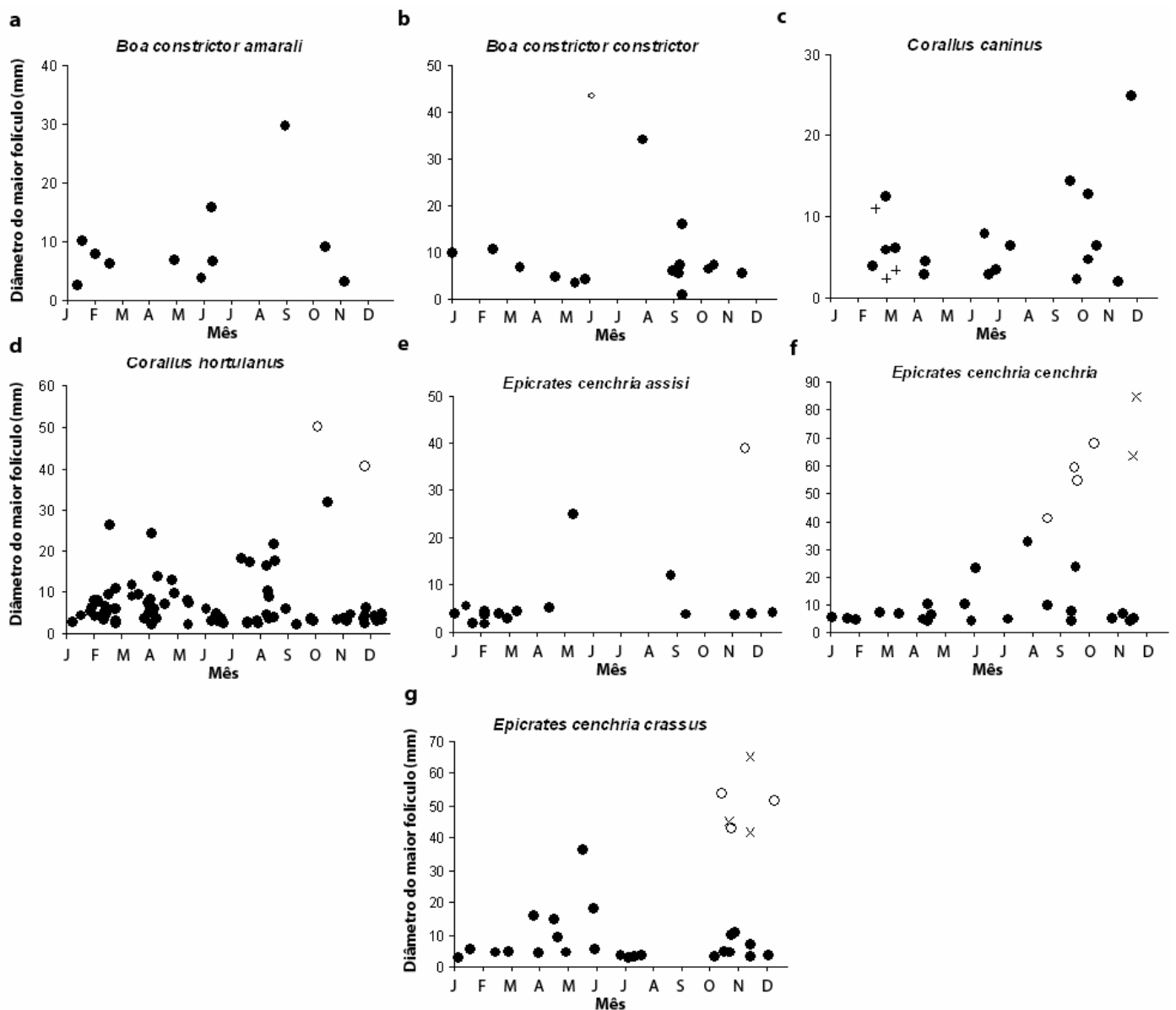


Figura 1. Variação no diâmetro do maior folículo ovariano (símbolos cheios) ou embriões em estágio 1 (símbolos vazios) nos Boinae Neotropicais. C. +: exemplares com folículos e corpo lúteo ou oviduto muito pregueado. F e G. x: embriões em estágio 2. Todas as medidas em mm.

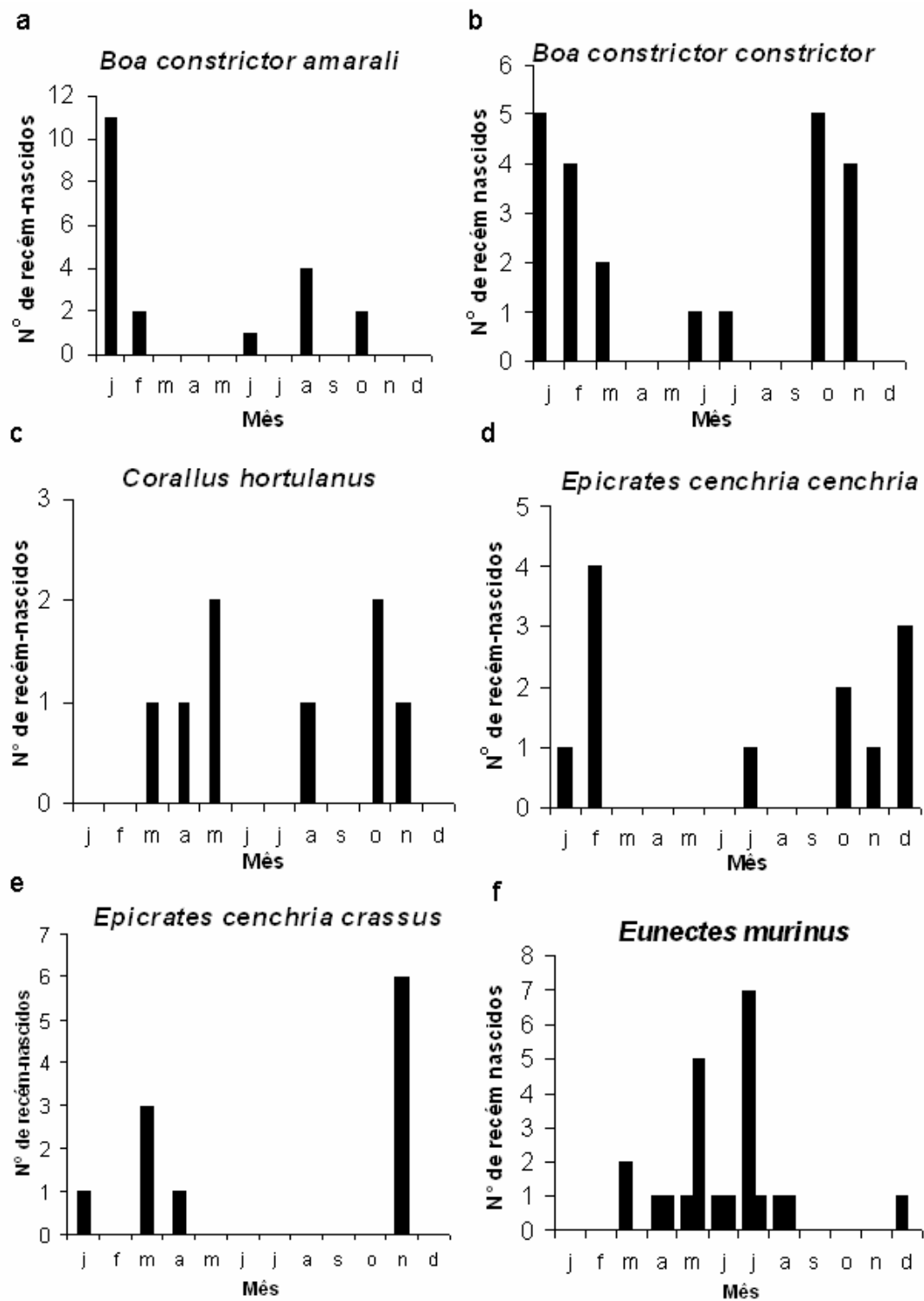


Figura 2. Número de recém-nascidos por mês, nos Boinae Neotropicais.

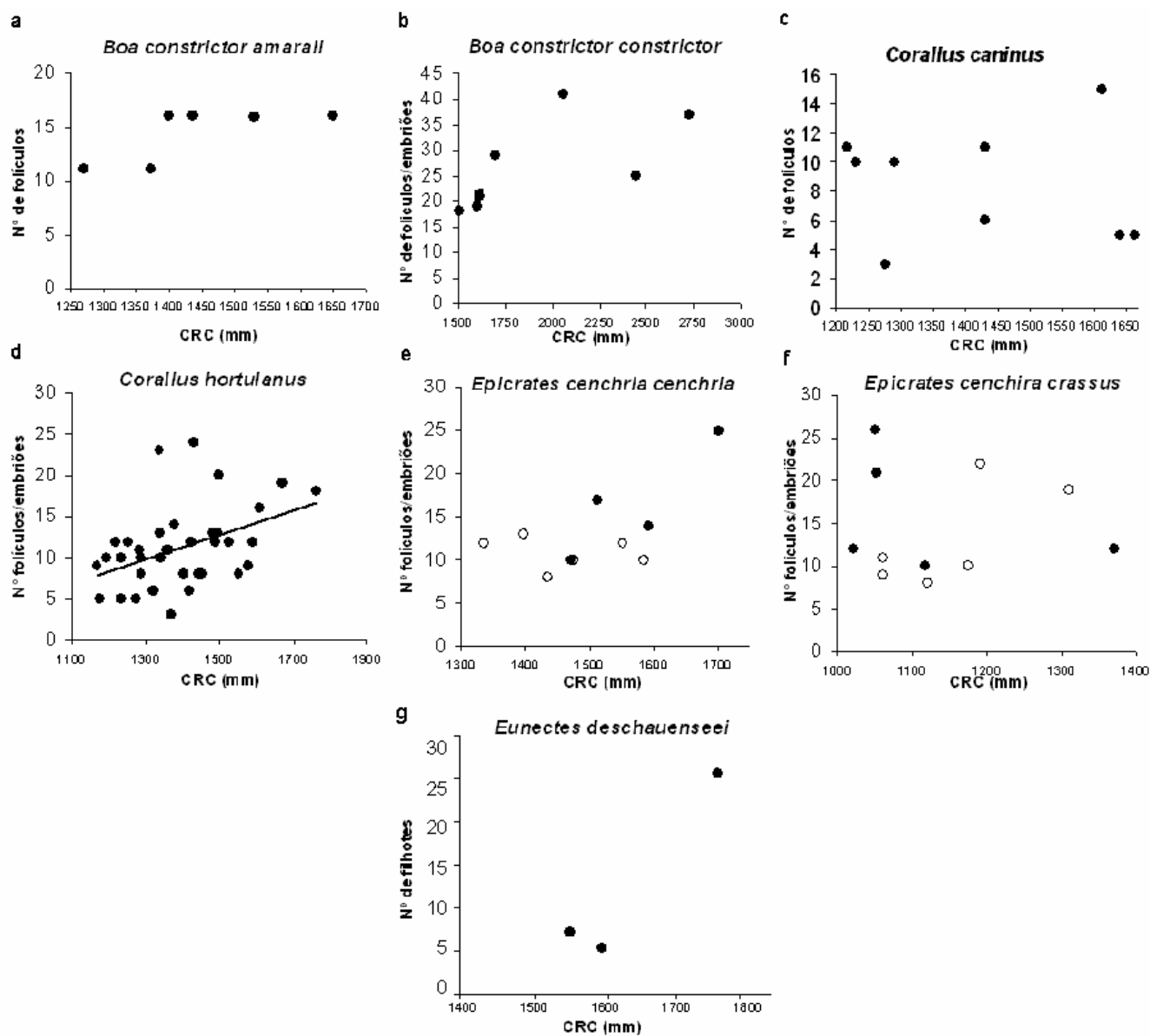


Figura 3. Relação do número de folículos vitelogênicos, embriões ou filhotes com o comprimento rostro-cloacal da fêmea, nos Boinae Neotropicais. Símbolos cheios: folículos, vazios: embriões ou filhotes.

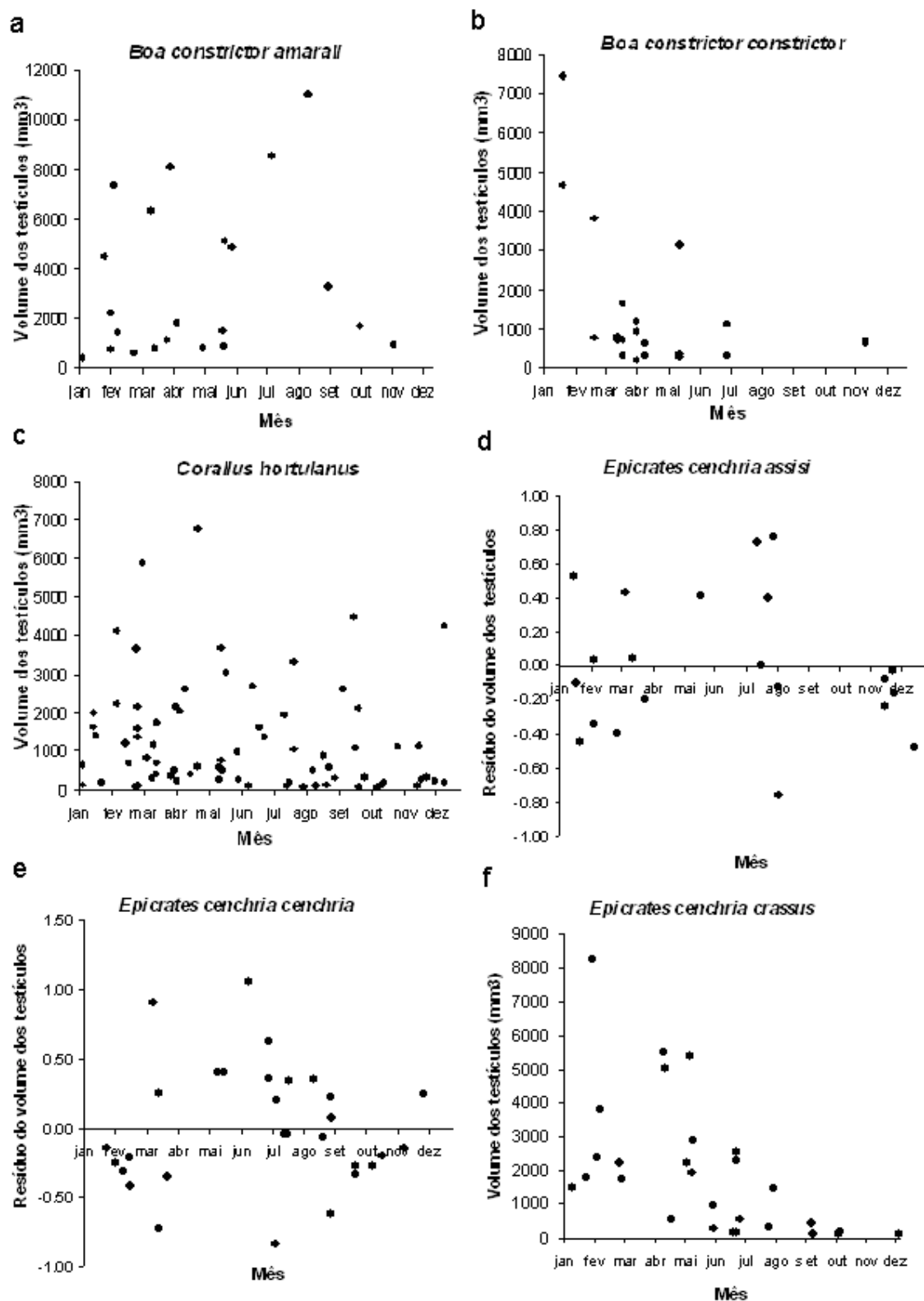


Figura 4. Variação no volume dos testículos nos Boinae Neotropicais.

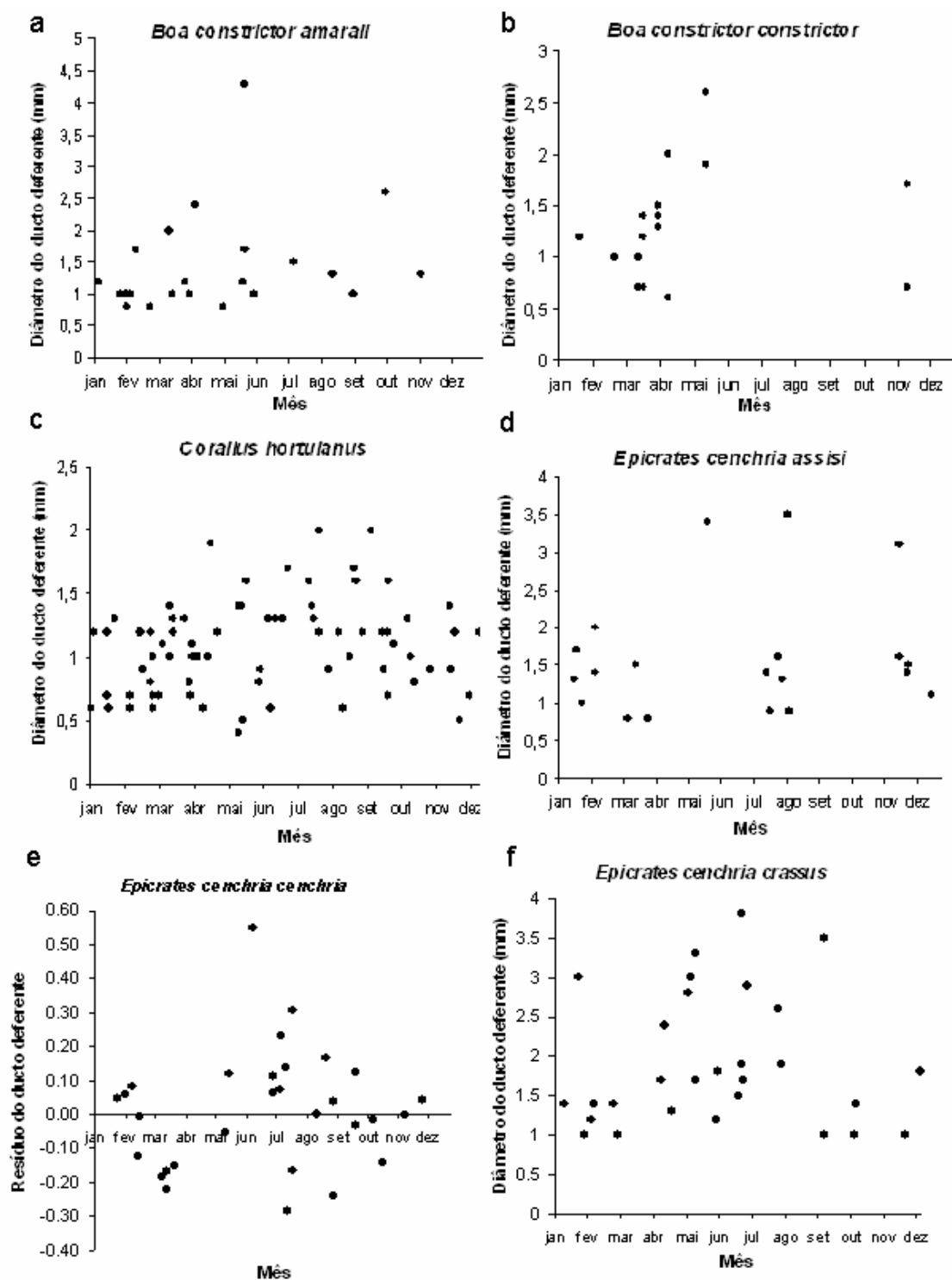


Figura 5. Variação no diâmetro do ducto deferente nos Boinae Neotropicais.

O tamanho médio da ninhada aumenta com o aumento do CRC médio das fêmeas, nas espécies de Boinae e Pythoninae mesmo considerando o efeito filogenético (hipótese de Kluge (1991, 1993): $R^2 = 0,27$; $p = 0,005$; hipótese de Burbrink (2005): $R^2 = 0,28$; $p = 0,004$). O CRC médio dos recém-nascidos também aumenta com o CRC médio das fêmeas nas duas subfamílias (hipótese de Kluge (1991, 1993): $R^2 = 0,70$; $p < 0,0001$; hipótese de Burbrink (2005): $R^2 = 0,71$; $p < 0,0001$). Espécies aquáticas (*Eunectes* spp.) apresentaram ninhadas relativamente maiores ao passo que as arborícolas apresentaram ninhadas menores (ANCOVA - inclinação: $F_{(1,146)} = 5,97$; $p < 0,0001$; Fig. 6). O tamanho da ninhada diminui com o aumento da arborealidade mesmo considerando o efeito filogenético (hipótese de Kluge (1991, 1993): $R^2 = 0,15$; $p = 0,029$; hipótese de Burbrink (2005): $R^2 = 0,13$; $p = 0,030$; Fig. 7) e o tamanho do recém-nascido não está relacionado com o grau de arborealidade (hipótese de Kluge (1991, 1993): $R^2 = 0,03$; $p = 0,417$; hipótese de Burbrink (2005): $R^2 = 0,05$; $p = 0,302$).

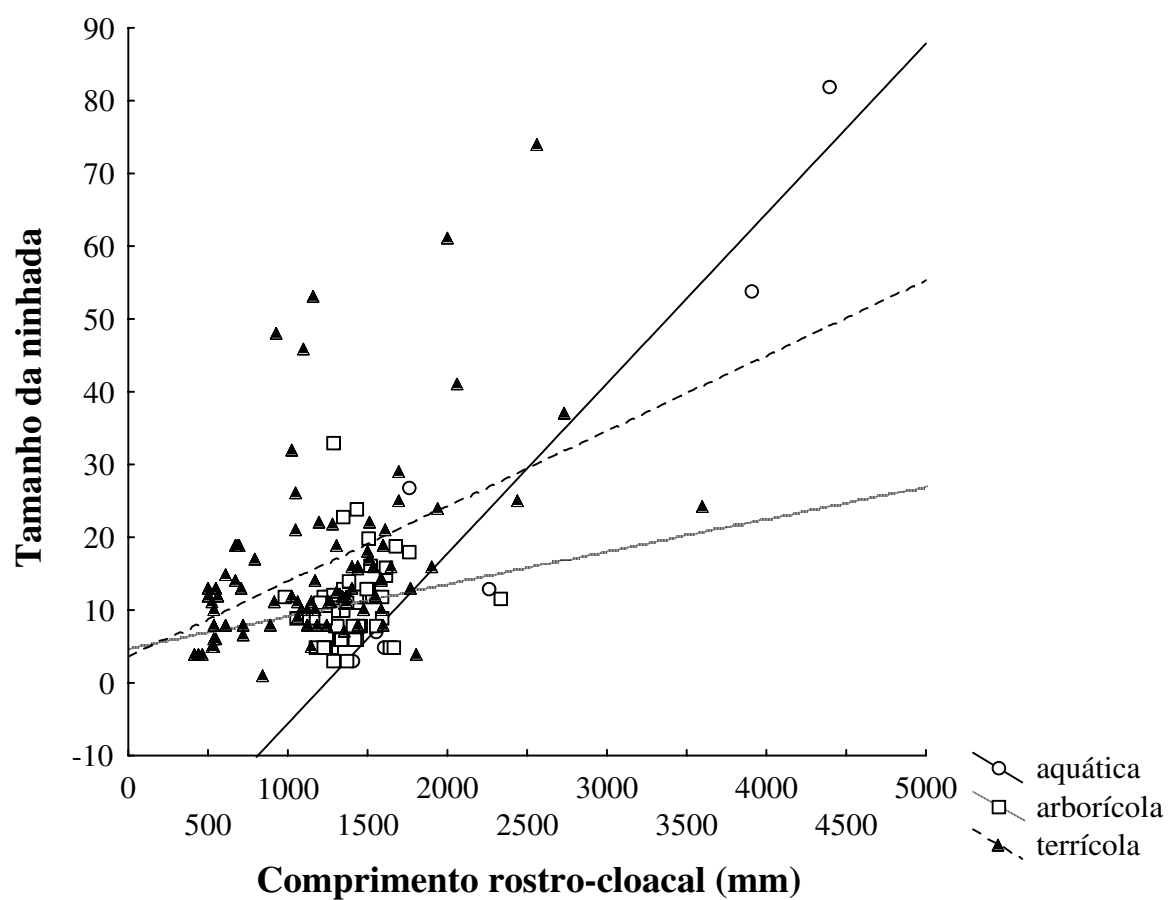


Figura 6. Relação entre o comprimento rostro-cloacal das fêmeas e o tamanho da ninhada entre os boidae aquáticos, terrícolas e arborícolas.

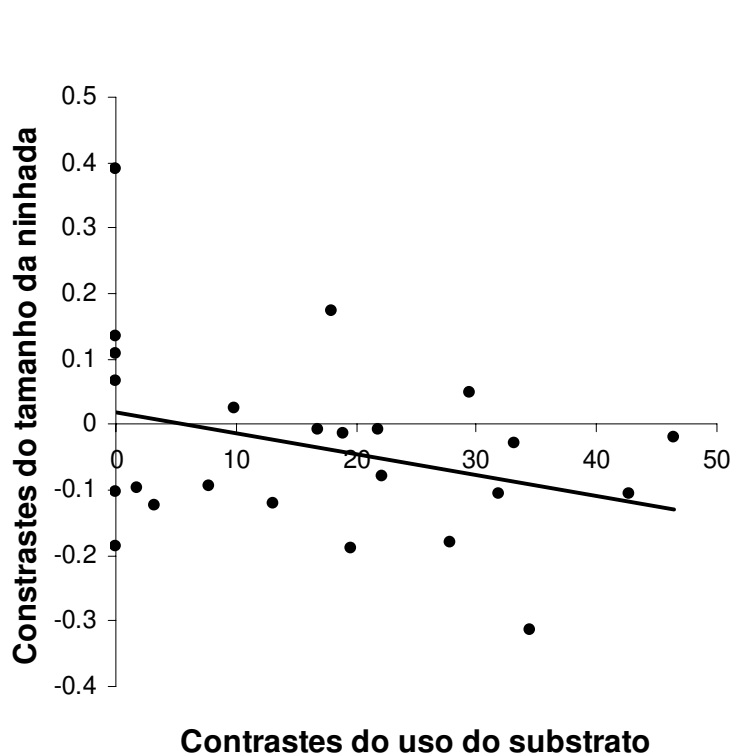
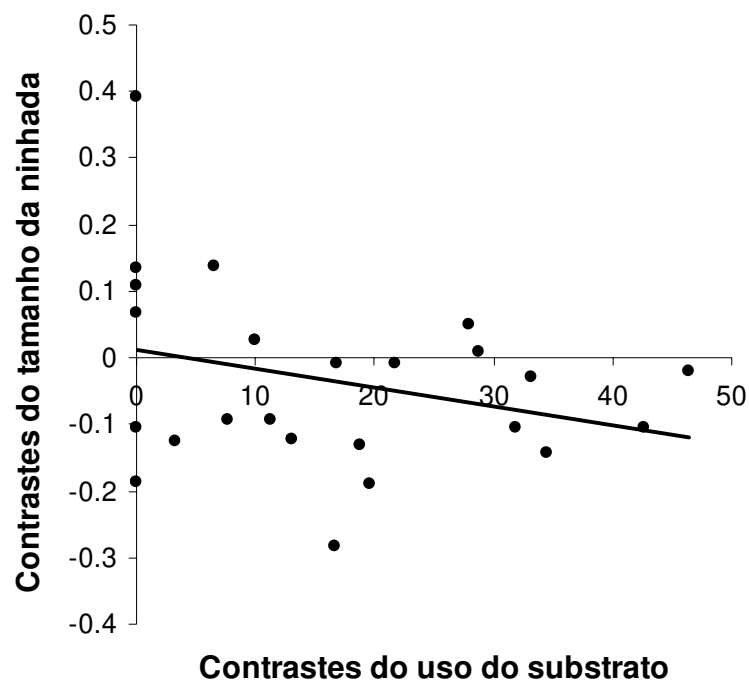


Figura 7. Relação entre os resíduos do tamanho da ninhada e o uso do substrato arbóreo nos Boiadae, segundo hipótese filogenética adaptada de Kluge (1991, 1993) (a) e Burbrink (2005) (b).

Atividade

Fêmeas de *Boa c. amarali* foram mais abundantes no outono, entre abril e junho ($X^2 = 14,9$; gl = 3; p = 0,019; Fig. 8a) e não houve variação sazonal significativa na abundância das fêmeas das outras espécies entre as estações do ano (*Boa c. constrictor*: $X^2 = 0,89$; gl = 3; p = 0,829; Fig. 8a; *Corallus caninus*: $X^2 = 0,83$; gl = 3; p = 0,843; Fig. 8b; *Corallus hortulanus*: $X^2 = 5,0$; gl = 3; p = 0,170; Fig. 8b; *Epicrates c. assisi*: $X^2 = 5,77$; gl = 3; p = 0,123; Fig. 8c; *Epicrates c. cenchria*: $X^2 = 0,24$; gl = 3; p = 0,506; Fig. 8c; *Epicrates c. crassus*: $X^2 = 3,7$; gl = 3; p = 0,240; Fig. 8c; *Eunectes deschauenseei*: $X^2 = 5,0$; gl = 3; p = 0,172; Fig. 8d e *Eunectes murinus*: $X^2 = 2,38$; gl = 3; p = 0,496; Fig. 8d). Machos de *Boa c. amarali* ($X^2 = 10,3$; gl = 3; p = 0,016; Fig. 9a), *Corallus caninus* ($X^2 = 30,9$; gl = 3; p < 0,00001; Fig. 9b), *Epicrates c. crassus* ($X^2 = 8,13$; gl = 3; p = 0,045; Fig. 9c) e *Eunectes deschauenseei* ($X^2 = 12,4$; gl = 3; p = 0,006; Fig. 9d) foram mais coletados no outono, de abril a junho, e de *Corallus hortulanus* no verão, de janeiro a março ($X^2 = 11,2$; gl = 3; p = 0,010; Fig. 9b). Machos das outras espécies não apresentaram variação sazonal na atividade entre as estações do ano (*Boa c. constrictor*: $X^2 = 2,33$; gl = 3; p = 0,506; Fig. 9a; *Epicrates c. assisi*: $X^2 = 6,2$; gl = 3; p = 0,102; Fig. 9c; *Epicrates c. cenchria*: $X^2 = 2,06$; gl = 3; p = 0,561; Fig. 9c; *Eunectes murinus*: $X^2 = 3,69$; gl = 3; p = 0,297; Fig. 9d e *Eunectes notaeus*: $X^2 = 0,05$; gl = 3; p = 0,997; Fig. 9d).

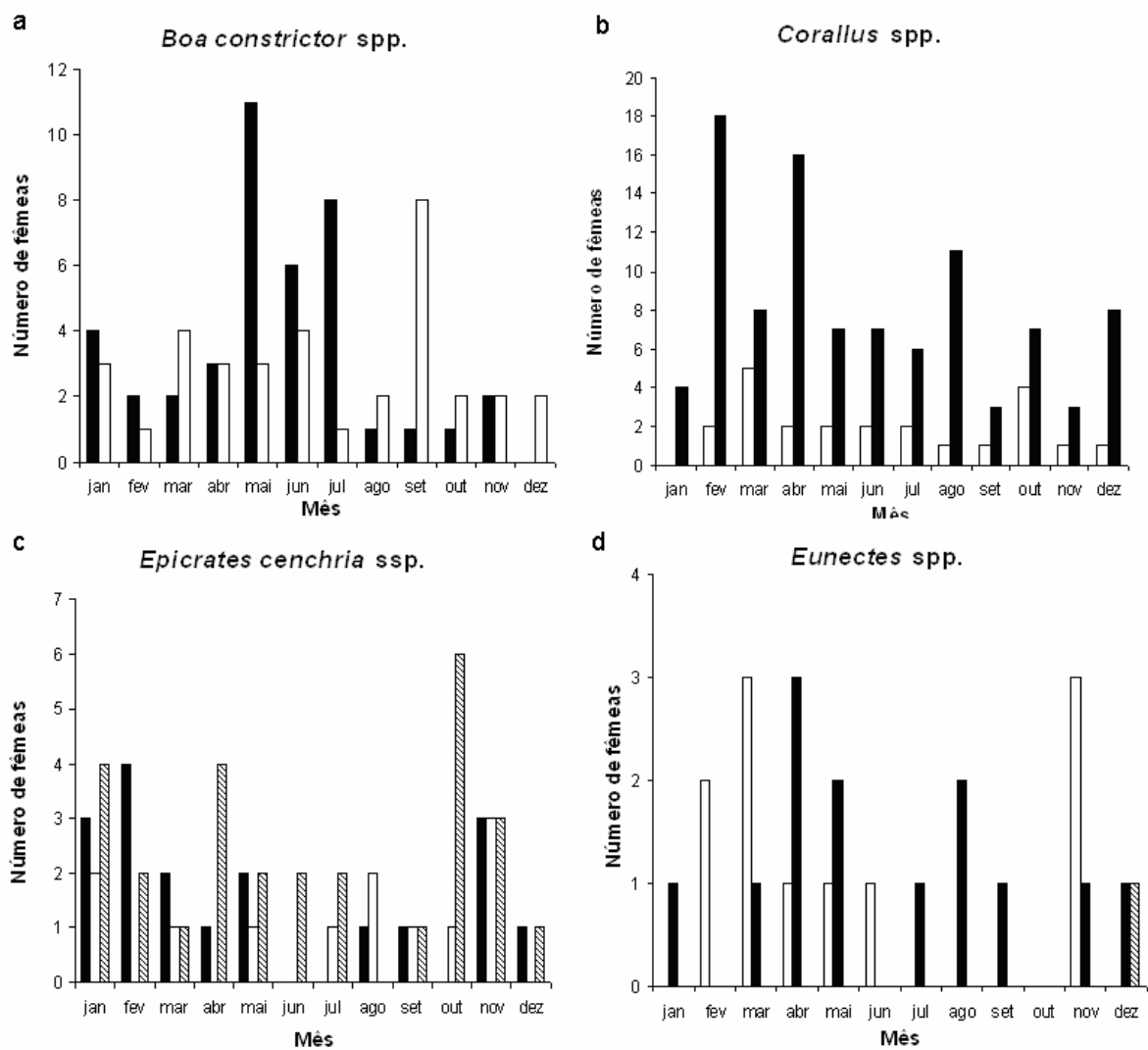


Figura 8. Variação sazonal na atividade de fêmeas dos Boinae. A. barras escuras: *Boa constrictor amarali*, claras: *Boa c. constrictor*; B. barras escuras: *Corallus hortulanus*, claras: *C. caninus*; C. barras escuras: *Epicrates cenchria assisi*, claras: *Epicrates c. cenchria*, hachurada: *Epicrates c. crassus*; D. barras escuras: *Eunectes murinus*, claras: *E. deschauenseei*, hachuradas: *E. notaeus*.

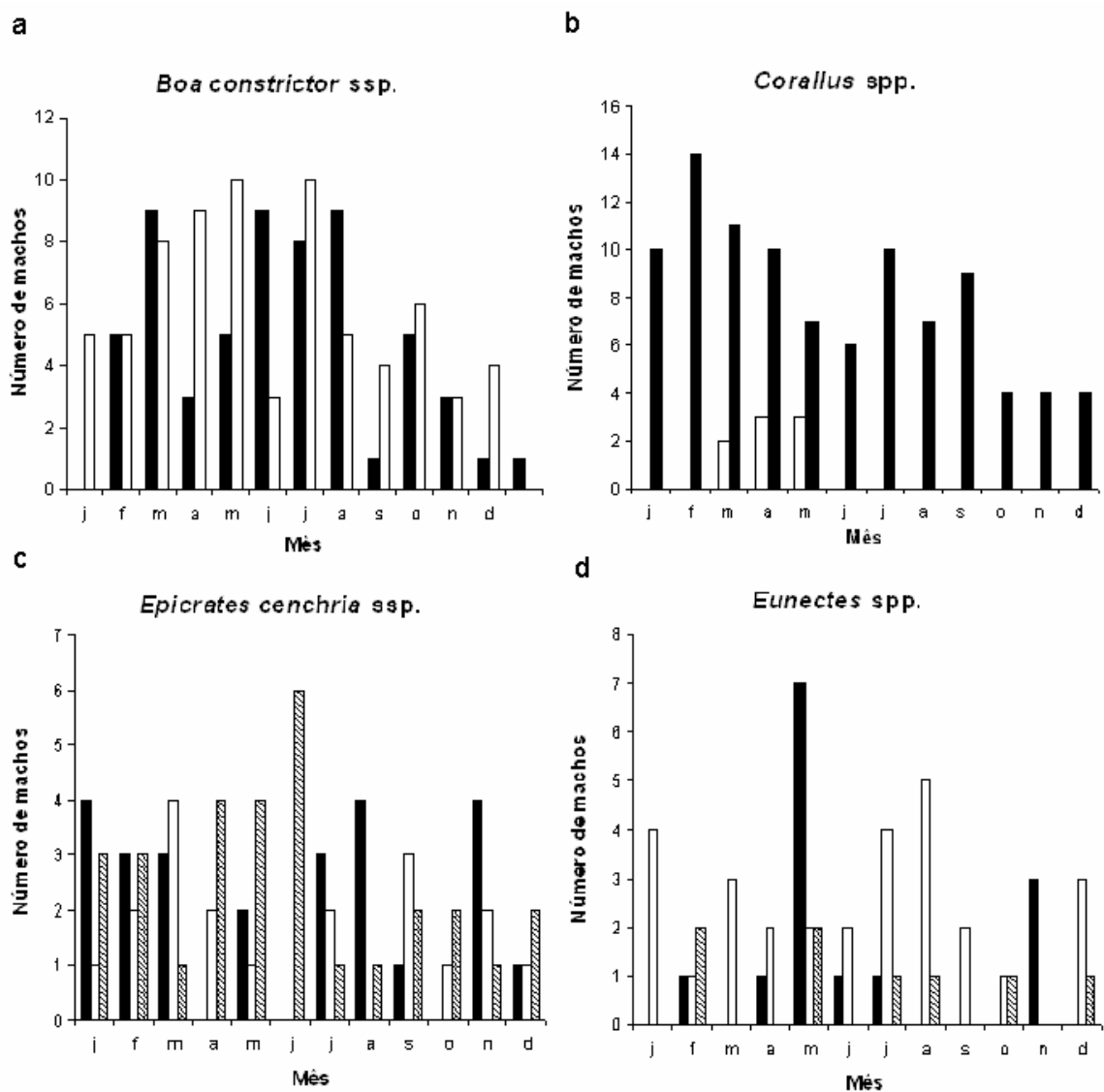


Figura 9. Variação sazonal na atividade de machos dos Boinae. A. barras escuras: *Boa constrictor amarali*, claras: *Boa c. constrictor*; B. barras escuras: *Corallus hortulanus*, claras: *C. caninus*; C. barras escuras: *Epicrates cenchria assisi*, claras: *Epicrates c. cenchria*, hachurada: *Epicrates c. crassus*; D. barras escuras: *Eunectes murinus*, claras: *E. deschauenseei*, hachuradas: *E. notaeus*.

DISCUSSÃO

Ciclos reprodutivos

Boa c. amarali apresenta ciclo reprodutivo pouco mais tardio e curto em relação a *B. c. constrictor*. Na primeira subespécie, a formação de embriões inicia-se em setembro e os nascimentos ocorrem principalmente em janeiro; na segunda, os embriões aparecem em junho e os nascimentos ocorrem de setembro a fevereiro. Essas diferenças possivelmente estão relacionadas às diferenças climáticas, já que *B. c. amarali* ocorre em áreas com maior sazonalidade climática do que *B. c. constrictor*. Entretanto, a época de corte e cópula e o tamanho da prole são similares nas duas subespécies. Adicionalmente, *B. c. occidentalis*, na Argentina, também apresenta ciclo folicular sazonal, com a reprodução (gametogênese, corte e cópula) ocorrendo na estação seca (Abril a Setembro) e tamanho de prole similar às duas subespécies aqui estudadas (Bertona & Chiaraviglio 2003). Em cativeiro, diferentes subespécies também apresentam cópula no outono-inverno e nascimento no verão (Ross & Marzec 1990). Embora o ciclo reprodutivo das fêmeas pareça ser conservativo nessa espécie, é possível que haja diferenças na extensão ou época do ciclo e em determinados comportamentos associados à reprodução. Por exemplo, em *B. c. occidentalis* foi registrada a ocorrência de agregações reprodutivas durante o outono, na Argentina (Bertona & Chiaraviglio 2003), comportamento aparentemente nunca relatado para jibóias brasileiras, mesmo em cativeiro. Em algumas subespécies de *B. constrictor* cativas as fêmeas necessitam de vários machos e múltiplas cópulas para se reproduzirem (Ross & Marzec 1990), o que sugere que as agregações reprodutivas devem realmente fazer parte do sistema de acasalamento nesses casos. Informações sobre o ciclo espermatogênico não estão disponíveis para a maioria das subespécies, mas parece ser contínuo naquelas aqui estudadas.

Entre as *Corallus*, *C. hortulanus* parece ter ciclo mais longo do que *C. caninus*. Na primeira espécie a vitelogênese deve ser lenta, iniciando-se em julho e podendo se prolongar até maio do ano seguinte. Os nascimentos podem ocorrer de junho a maio. Já em *C. caninus* os nascimentos ocorrem entre outubro e janeiro. De forma geral, *C. cooki*, *C. grenadensis*, *C. hortulanus* e *C. ruschenbergerii* tendem a ter filhotes na estação chuvosa (julho a dezembro; cf. Henderson 2002). Isso também ocorre com *C. caninus*, entretanto os dados aqui obtidos para *C. hortulanus* não concordam com os obtidos por Henderson (2002), possivelmente devido ao seu pequeno tamanho amostral. A espermatogênese parece ser contínua e a ausência de variação no diâmetro do ducto deferente sugere que os ciclos de machos e fêmeas sejam associados (Almeida-Santos *et al.* 2006). Em cativeiro, o combate em *C. caninus* foi registrado no inverno (Osborne 1984).

Apesar de sugestões de que fêmeas do grupo *Epicrates cenchria* poderiam apresentar reprodução contínua e anual (Ross & Marzec 1990), todas as subespécies aqui estudadas apresentam ciclos sazonais com gestação nas estações mais quentes/chuvosas. A reprodução sazonal também ocorre em outras espécies do gênero, com vitelogênese e gestação na primavera e início do verão e nascimentos desde o final do verão até início do outono na natureza (Murphy & Guese 1977: *E. f. fordii*; Murphy *et al.* 1978: *E. c. cenchria*, *E. f. fordii*, *E. g. gracilis*; Vitt & Vangilder 1983: *E. c. assisi*; Reagan 1984, Wiley 2003: *E. inornatus*) ou mesmo em cativeiro (Buden 1975: *E. chrysogaster*; Hanlon 1964: *E. striatus*; Murphy *et al.* 1978: *E. angulifer*). Nas subespécies de *E. cenchria* aqui estudadas a vitelogênese ocorre na estação seca (outono-inverno) e os nascimentos na chuvosa (final de primavera-início de verão). O ciclo dos machos apresentou-se mais variável, sendo sazonal e não sincrônico com o das fêmeas em *E. c. crassus* e contínuo em *E. c. assisi* e *E. c. cenchria*. Em *E. c. crassus*, a assincronia da época de gametogênese para

ambos os sexos e época de cópula sugere que, além dos machos, fêmeas também devem estocar esperma. O combate entre machos deve ser comum a todos os representantes do grupo, a julgar pelo dimorfismo sexual de tamanho (veja no capítulo 1). Tolson (1992) ressalta que existe nítido padrão de acasalamento na primavera em *Epicrates* ssp. Entretanto, isto parece ocorrer apenas nas espécies caribenhas (*E. angulifer*: Murphy *et al.* 1978, Ross & Marzec 1990; *E. subflavus*: Ross & Marzec 1990; *E. striatus*: Hanlon 1964; *E. inornatus*: Grant 1932 apud Reagan 1984; Peres-Rivera & Velez 1978 apud Reagan 1984) com exceção de *E. f. fordii* que copula no inverno (Murphy & Guese 1977). Espécies continentais como as do grupo *cenchrina* apresentam cópula (e combate, quando registrado) no outono-inverno (Ross & Marzec 1990, Schuett & Schuett 1995, Pizzatto *et al.* 2006).

Entre as sucuris, as duas menores espécies, *Eunectes notaeus* e *E. deschauenseei* parecem apresentar ciclos mais semelhantes, com nascimentos na estação chuvosa e início da seca. Por outro lado, os nascimentos em *E. murinus* ocorrem durante a seca (outono-inverno), o que concorda com os dados obtidos para a população venezuelana (*cf.* Rivas 1999). Outros estudos relatam parturição de *E. murinus* na estação seca (outono-inverno) na Guiana, Equador e Peru (veja em Strimble 1993). Entretanto, existem relatos de cópula no final do outono e início do inverno e nascimentos no verão, em Trinidad e uma serpente foi encontrada com embriões desenvolvidos, na Amazônia Brasileira, em outubro (Hero & dos Santos 1987, Strimble 1993). Quanto ao tamanho da prole, *E. deschauenseei* e *E. notaeus* apresentaram ninhadas menores, o que deve estar relacionado ao menor tamanho corporal. Entretanto, há poucos dados para *E. notaeus* e é possível que esta apresente ninhadas maiores que *E. deschauenseei*, pois seu tamanho corporal é maior. Os tamanhos das ninhadas para *E. murinus* registrados no presente estudo são maiores do que o tamanho médio da população venezuelana, porém está dentro da amplitude registrada para esta

população (cf. Rivas 1999) na Venezuela. As agregações reprodutivas em *E. murinus* ocorrem no final do inverno ao início da primavera (Rivas 1999), portanto simultâneas à vitelogênese. Não foram obtidos relatos sobre agregações reprodutivas de *E. murinus* no Brasil. Registros de variações inter-populacionais no sistema de acasalamento em serpentes são raros. O único caso bem conhecido é do pitoníneo australiano *Morelia spilota* (Shine & Fitzgerald 1995). Nesta espécie, os machos da população do sul da Austrália tendem a se agregar em torno de uma única fêmea e não apresentam qualquer comportamento agonístico (Slip & Shine 1988), ao passo que os machos das populações da costa nordeste realizam combate ritual (Shine & Fitzgerald 1995). Entretanto, nesta espécie, tais populações são representadas por subespécies distintas (*M. s. spilota* no sul da Austrália e *M. s. variegata* na costa nordeste) e a variação no sistema de acasalamento é acompanhada de variação no dimorfismo sexual de tamanho, com fêmeas maiores que machos em *M. s. spilota* e o inverso em *M. s. variegata* (Slip & Shine 1988, Shine & Fitzgerald 1995). No caso de *E. murinus*, em ambas as populações do Brasil e Venezuela as fêmeas são maiores que os machos e não existe qualquer evidência de que estas representem subespécies distintas. Assim, provavelmente, a ausência de registros de agregações desta espécie no Brasil se deve à falta de estudos.

Por outro lado, *E. notaeus* é abundante no Pantanal e não há registros de agregações reprodutivas para esta espécie, apesar de estudos de longa duração nesta área (cf. Strüssmann 1992, O.A.V. Marques, com. pess.). Assim, é pouco provável que esta espécie apresente comportamento de agregação na época reprodutiva. As informações disponíveis para *E. deschauenseei*, tanto de observações no campo como dos espécimes preservados (e.g., SSD) não são suficientes para discutir sobre o sistema de acasalamento nesta espécie.

De forma geral, quanto aos ciclos reprodutivos, as fêmeas de todos os Boinae analisados apresentam ciclos reprodutivos sazonais (Figs. 1 e 10). Os ciclos testiculares são mais variáveis entre as espécies, podendo ser contínuos ou sazonais (Figs. 4 e 5). O tamanho do corpo na maturidade sexual depende do tamanho médio das espécies, sendo que espécies maiores têm maturidade com maior CRC, e as fêmeas atingem maturidade sexual com CRC maior ou similar ao dos machos, em todas as espécies. O combate entre machos ocorre pelo menos em dois gêneros estudados (*Corallus* e *Epicrates*) e as agregações reprodutivas foram registradas pelo menos nas populações venezuelanas de *Eunectes murinus* (Rivas 1999). O tamanho da prole tende a aumentar com o CRC da fêmea, embora esta relação não seja estatisticamente significativa para a maioria das espécies. Isso provavelmente se deve ao pequeno tamanho amostral da maioria dos casos. O aumento da fecundidade, em termos de tamanho da ninhada, é um agente seletivo que favorece o aumento do tamanho corporal nas fêmeas (Shine 1994).

A frequência reprodutiva parece alta em *Epicrates c. assisi* e *E. c. crassus* (mais de 50%), o que poderia sugerir reprodução anual. Entretanto, é pouco provável que isso ocorra já que a vitelogênese sempre se inicia logo após a época de nascimentos e deve ser improvável que fêmeas pós-parto consigam alocar, em um período tão curto, energia suficiente para um novo ciclo (veja também em Rivas 1999). A alta frequência reprodutiva observada pode se dever a desvios de coleta. Fêmeas reprodutivas tendem a ser mais lentas e permanecem expostas para termorregular por mais tempo do que as não reprodutivas (Seigel *et al.* 1987, Shine 1979, 1980a) estando, geralmente mais susceptíveis à coleta. Além disso, esse desvio pode variar de acordo com o comportamento das espécies durante a prenhez e o uso do ambiente.

O tamanho relativo da ninhada é maior em serpentes aquáticas e terrícolas, e menor nas arborícolas. Serpentes aquáticas tendem a ter ninhadas menores do que as terrícolas e deslocadas para a porção mais cranial do corpo, o que facilitaria a propulsão caudal na natação (Shine 1988). Entretanto, essas tendências não foram observadas nos Boinae aqui analisados ou entre espécies de Xenodontinae aquáticas brasileiras (Scartozzoni 2005). Ao contrário, essas serpentes apresentaram ninhadas maiores. Isso é possível, pois o empuxo da água diminui o efeito da gravidade sobre os corpos. No caso das serpentes arborícolas, a seleção natural deve favorecer a ocorrência de ninhadas menores que devem causar menor deformação do corpo e, portanto, minimizar os efeitos da gravidez (aumento do peso corporal) sobre o equilíbrio no estrato arbóreo. Por outro lado, as espécies aquáticas tendem a ter filhotes de tamanho relativamente similar às terrícolas e as arborícolas parecem ter filhotes menores.

Reprodução em outros Boidae

Boinae

Dados mais completos sobre dimorfismo sexual e reprodução entre os Boinae não analisados neste estudo estão disponíveis apenas para espécies de *Candoia*, embora não haja informações sobre sazonalidade reprodutiva, já que os exemplares analisados não tinham registros de data de coleta (Harlow & Shine 1992). Em todas as espécies a reprodução é pelo menos bienal (Harlow & Shine 1992). Em cativeiro, a corte em *C. bibroni* ocorre no outono (Murphy *et al.* 1978) e em *C. carinata* na primavera, com nascimentos no outono-inverno (Ross & Marzec 1990).

O dimorfismo sexual de CRC não ocorre em *Epicrates inornatus*, como em *E. cenchria* (dados adaptados de Wiley 2003 e Alberto R. Puente-Rolón, com. pess.) Os machos têm CRC médio de 1425 ± 306 mm (980 a 1850 mm), ao passo que as fêmeas têm 1411 ± 214 mm (1080 a 1850 mm) (dados adaptados de Wiley 2003 e Alberto R. Puente-Rolón, com. pess.). O SSD é de -0.01 (dados adaptados de Wiley 2003 e Alberto R. Puente-Rolón, com. pess.). Fêmeas reprodutivas são encontradas desde o início da primavera até o verão (Wiley 2003).

Combate entre machos em cativeiro foi registrado para *Sanzinia madagascariensis* no verão e outono (Carpenter *et al.* 1978). Entretanto, Ross & Marzec (1990) descrevem a ocorrência de cópula somente no outono e nascimentos na primavera-verão. No verão também ocorre em cativeiro combate e corte em *Acranthophis dumerili* e corte em *A. madagascariensis* (Murphy *et al.* 1981). Mais uma vez, os registros de Ross & Marzec diferem, sendo a cópula para *A. dumerili* no outono-inverno e nascimentos no inverno-início de primavera e para *A. madagascariensis* a cópula é registrada praticamente o ano todo e os nascimentos no inverno-início de primavera (Ross & Marzec 1990).

Pythoninae

Existe maior número de informações reprodutivas para espécies da sub-família Pythoninae, especialmente as Australianas. Neste caso, na natureza, a oviposição inicia-se no final do inverno e prolonga-se até a primavera na maioria das espécies dos gêneros *Aspidites*, *Liasis*, *Antareia* e *Morelia* (Barker & Barker 1994, Shine & Slip 1990). *Liasis fuscus* é espécie com ampla plasticidade das características reprodutivas de acordo com as condições físicas da fêmea, locais de postura de ovos e temperatura dos ninhos (Madsen & Shine 1996, 1999; Shine *et al.* 1997). Apresenta variação na época de oviposição,

ocorrendo de agosto a outubro no norte da Austrália (Northern Territory) e de outubro a novembro no leste (Queensland) (Shine & Slip 1990). De acordo com informações provenientes de cativeiro e natureza, um grande grupo de espécies apresenta o mesmo padrão reprodutivo (Australianas: *Aspidites* spp., *Morelia amethystina*, *Antaresia* spp., *Liasis* spp., *Leiopython albertisi*, *Bothrochilus boa*, provavelmente *Morelia oenpelliensis* e Africanas-Asiáticas: *Python molurus*, *P. curtus*, *P. anchietae*, *P. regius*, *P. sebae*, e provavelmente *Python timorensis*): cópula no final do outono até o inverno, oviposições na primavera e nascimentos no verão (Barker & Barker 1994, Barker *et al.* 1979, Charles *et al.* 1985, Murphy *et al.* 1978, 1981, Ross & Marzec 1990, Shine & Slip 1990). *Morelia s. splitola* e *M. s. variegata* diferem do padrão de cópula da maioria, acasalando-se entre setembro e novembro (final do inverno, início da primavera). O combate entre machos na época da cópula é comum na maioria dos Pythoninae (Shine 1994), mas agregações reprodutivas também ocorrem em certas espécies (*e.g.*, *M. s. splitola*, Slip & Shine 1988). Os ciclos não aparentam ser anuais em todas as espécies na natureza (Shine & Slip 1990).

Dentre as pythons afro-asiáticas existem algumas variações. *Python reticulatus* apresenta vitelogênese secundária e ovulação do final do outono ao início da primavera, oviposições na primavera. Os ciclos são bienais ou trienais (Shine *et al.* 1998, 1999a). O ciclo dos machos varia de acordo com a área de ocorrência das populações, mas é sempre sazonal (Shine *et al.* 1998, 1999a).

Python curtus e *P. brongersmai* apresentam ciclos bienais semelhantes com oviposições no outono e pico de espermatogênese na primavera (Shine *et al.* 1999b).

Erycinae

De acordo com informações de cativeiro distinguem-se três grupos: grupo 1 (*Eryx j. johnii* e *Charina b. botae*), com cópula na primavera e nascimentos no verão (Ross & Marzec 1990); grupo 2 (*Eryx c. conicus*, *E. tataricus*, *E. miliaris* e *E. j. jaculus*), com cópula no inverno-primavera e nascimentos no verão (Ross & Marzec 1990) e grupo 3 (*Eryx c. colubrinus* e provavelmente *E. jayakary*), com cópula no verão e nascimentos no outono (Ross & Mrzec 1990, Staub & Eberton 2002).

Na natureza, estão disponíveis informações para *Charina bottae* e *C. reinhardii*. *Charina b. umbricata* apresenta cópula na primavera e nascimentos no final do verão (como no grupo 1 acima). O ciclo das fêmeas é bienal em ambas as espécies (Luiselli *et al.* 2002).

O padrão reprodutivo sazonal da maioria dos Boinae aqui analisados (Fig. 10) parece diferir daqueles encontrados nos Erycinae e Boinae de Madagascar, embora os dados para esses grupos sejam bastante restritos. Assemelha-se mais àquele encontrado para a maioria dos Pythoninae, onde os ciclos femininos não são anuais com vitelogênese sincrônica à cópula (*i.e.* pré-nupcial) no outono-inverno, ovulação e gestação (oviposição e incubação nos Pythoninae) concentrados na primavera e nascimentos concentrados no verão.

O tamanho da ninhada é semelhante nas três sub-famílias (ANCOVA, dados transformados para o logaritmo natural sem a inclusão de Erycinae, inclinação: $F_{(24,1)} = 0,28$, $p = 0,760$, elevação: $F_{(25,1)} = 2,28$, $p = 0,143$, Fig. 11). Esses resultados discordam do sugerido por Harlow & Shine (1992), onde espécies de *Candoia* apresentariam ninhadas relativamente maiores que os Pythoninae. Da mesma forma, a relação entre o CRC da fêmea e dos recém-nascidos não difere entre as sub-famílias (ANCOVA, dados

transformados para o logaritmo natural sem a inclusão de Erycinae, inclinação: $F_{(19,1)} = 0,60$, $p = 0,447$, elevação: $F_{(20,1)} = 0,61$, $p = 0,444$, Fig. 12), como já sugerido por Harlow & Shine (1992).

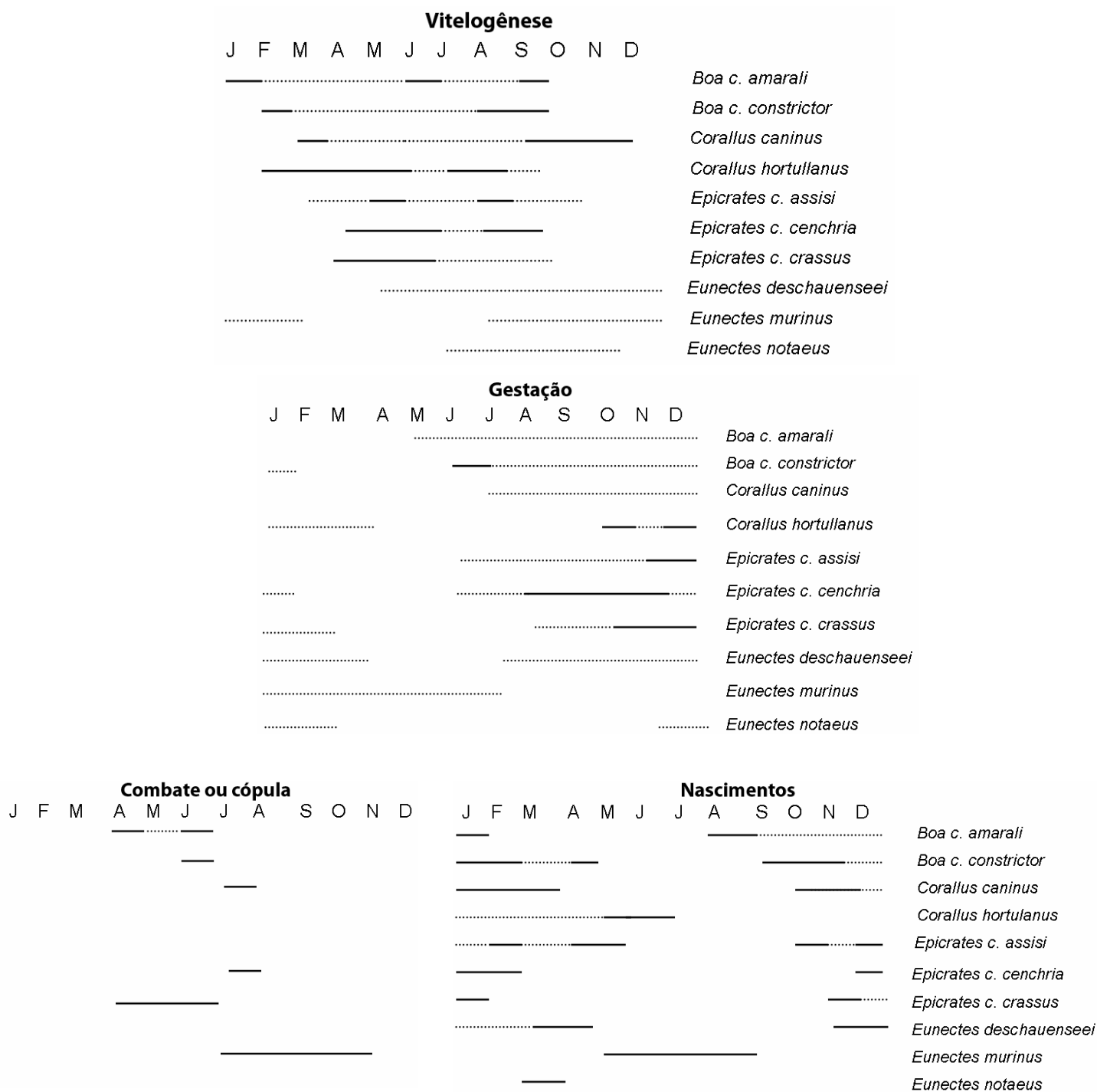


Figura 10. Síntese geral dos ciclos reprodutivos dos Boinae estudados. Retas cheias indicam dados registrados e retas pontilhadas indicam inferências feitas a partir dos registros de distribuição dos folículos, embriões, ninhadas e filhotes.

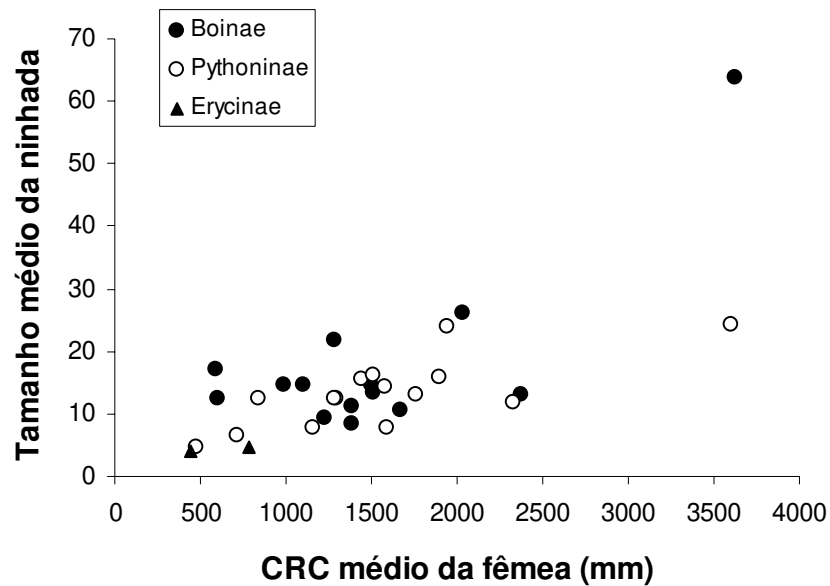


Figura 11. Comparação entre o tamanho das fêmeas e o tamanho das ninhadas nas três subfamílias de Boidae. Dados para *Candoia* spp. de Harlow & Shine 1992, para Erycinae de Hoyer & Stewart 2000, Luiselli *et al.* 2002, para Pythoninae de Aubret *et al.* 2003, Shine *et al.* 1998, 1999a,b, Madsen & Shine 1996, Shine & Slip 1990, Slip & Shine 1988.

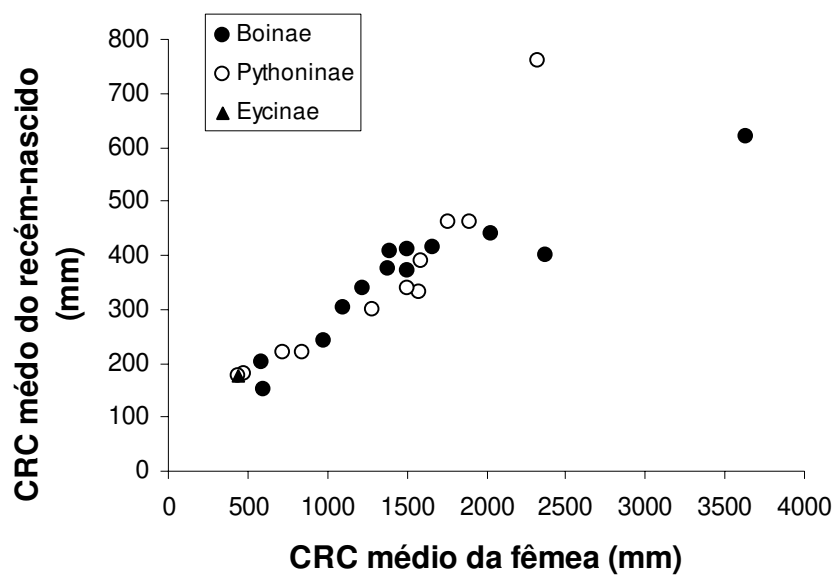


Figura 12. Comparação entre o tamanho das fêmeas e o tamanho dos recém-nascidos nas três sub-famílias de Boidae. Dados para *Candoia* spp. de Harlow & Shine 1992, para Erycinae de Hoyer & Stewart 2000, para Pythoninae de Madsen & Shine 1996, Shine & Slip 1990.

Atividade

Fêmeas de *Boa c. amarali* são mais coletadas durante o outono (abril-junho). Frequentemente o aumento na coleta e, portanto, na atividade das fêmeas deve estar relacionado ao período de gestação, quando elas estão mais lentas e expostas ao sol e, portanto, têm maior probabilidade de serem coletadas (Seigel *et al.* 1987, Shine 1979, 1980a). Entretanto, para *B. c. amarali*, o outono representa apenas o início da gestação e é improvável que o aumento da coleta se deva a esse motivo, neste caso. É possível que, assim como nos machos dessa espécie, a maior abundância dos indivíduos no outono se deva à atividade de corte e cópula, assim como observado para os machos dessa espécie. No caso dos machos o aumento na coleta foi observado no outono para *B. c. amarali*, *C. caninus*, *Epicrates c. crassus* e *Eunectes deschauenseei*. Esse aumento deve resultar da maior atividade dos machos nessa época devido à procura pela fêmea para cópula, que é registrada pelo menos para *B. c. amarali* e *Epicrates c. crassus* nessa estação. Em *Boa c. occidentalis* também é verificado aumento nas coletas (machos e fêmeas juntos) durante o outono, quando ocorrem as agregações reprodutivas (Bertona & Chiariaviglio 2003, Chiariaviglio *et al.* 2003) O registro de combate em *C. caninus* é no inverno (Osborne 1984), mas é possível que se inicie no outono.

LITERATURA CITADA

- Almeida-Santos, S.M., Pizzatto, L. & Marques, O.A.V. 2006. Intra–sex synchrony and inter–sex coordination in the reproductive timing of the coral snake *Micrurus corallinus* (Elapidae) in Brazil *Herp. J.* in press.
- Aubret, F., Bonnet, X., Shine, R. & Maumelat, S. 2003. Clutch size manipulation, hatchling success and offspring phenotype in the ball python (*Python regius*). *Biol. J. Linn. Soc.* 78: 263-272.
- Bertona, M. & Chiaraviglio, M. 2003. Reproductive biology, mating aggregations, and sexual dimorphism of the Argentine Boa constrictor (*Boa constrictor occidentalis*). *J. Herpetol.* 37: 510-516.
- Buden, D.W. 1975. Notes on *Epicrates chrysogaster* (Serpentes: Boidae) of the Southern Bahamas, with description of a new subspecies. *Herpetologica* 31: 166-177.
- Burbrink, F.T. 2005. Inferring the phylogenetic position of *Boa constrictor* among the Boinae. *Mol. Phyl. Evol.* 34: 167–180.
- Barker, D.G. & Barker, T.M. 1994. Pythons of the World. Vol I. Australia. Lakeside, Advanced Vivarium Systems Inc.
- Carpenter, C.C., Murphy, J.B., & Mitchell, L.A. 1978. Combat bouts with spur use in the Madagascan Boa (*Sanzinia madagascariensis*). *Herpetologica* 34: 207-212.
- Barker, D.G., Murphy, J.B. & Smith, K.W. 1979. Social behavior in a captive group of Indian Pythons, *Python molurus* (Serpentes, Boidae) with formation of a linear social hierarchy. *Copeia* 1979: 466-471.
- Charles, N., Field, R. & Shine, R. 1985. Notes on reproductive biology of Australian Pythons genera *Aspidites*, *Liasis* and *Morelia*. *Herpetol. Rev.* 16: 45-48.

- Chiaraviglio, M., Bertona, M., Sironi, M. & Luciano, S. 2003. Intrapopulation variation in life history traits of *Boa constrictor accidentalis* in Argentina. *Amphibia-Reptilia* 24: 65-74.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125: 1-15.
- Fitch, H.S. 1970. Reproductive cycles of lizards and snakes. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans.* 52: 1-247.
- Fitch, H.S. 1981. Sexual size differences in reptiles. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans.* 70: 1-72.
- Fox, W. 1952. Seasonal variation in the male reproductive system of Pacific Coast garter snake. *J. Morphol.* 90: 481-533.
- Fowler, I.R., Salomão, M.G. & Jordão, R.S. 1998. A description of the female reproductive cycle in four species from the neotropical colubrid snake *Philodryas* (Colubridae, Xenodontine). *The Snake* 28: 71-78
- Grant, C. 1932. Notes on the boas of Puerto Rico and Mona. *J. Dept. Agric. Puerto Rico* 16: 327-329.
- Greene, H. W. 1997. Snakes, the evolution of mystery in nature. Berkeley, Los Angeles and London, University of California Press.
- Hanlon, R.W. 1964. Reproductive activity of the Bahaman boa (*Epicrates striatus*). *Herpetologica* 20: 143-144.
- Harlow, P. & Shine, R. 1992. Food habits and reproductive biology of the Pacific Island Boas (*Candoia*). *J. Herpetol.* 26: 60-66.

- Hartmann, M.T., Del Grande, M.L., Gondim, M.J., Mendes, M.C. & Marques, O.A.V. 2002. Reproduction and activity of the snail-eating snake, *Dipsas albifrons* (Colubridae), in the southeastern Atlantic Forest in Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 37: 11-114.
- Henderson, R.W. 2002. Neotropical treeboas. Natural history of the *Corallus hortulanus* complex. Malabar, Brieger. Publ. Co.
- Hero, J.M. & dos Santos, A. 1987. *Eunectes murinus* (Anaconda). Reproduction. *Herpetol. Rev.* 18: 36.
- Hoyer, R.F. & Stewart, G.R. 2000. Biology of the rubber boa (*Charina bottae*), with emphasis on *C. b. umbratica*. Part I: capture, size, sexual dimorphism, and reproduction. *J. Herpetol.* 34: 348-354.
- Janeiro-Ciquini, T.R.F., Leinz, F.F. & Farias, E.C. 1993. Seasonal variation in weight and length of the testicles and the quantity of abdominal fat of the snake *Bothrops jararaca*. *Mem. Inst. But. (Suppl.)* 55: 15-19.
- Jordão, R.S. 1996. Estudo comparativo da alimentação e da reprodução de *Waglerophis merremii* e *Xenodon neuwiedii* (Serpentes: Colubridae). Tese de mestrado. São Paulo Universidade de São Paulo.
- Kluge, A.G. 1991. Boine snake phylogeny and research cycles. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* 178: 1-58.
- Kluge, A.G. 1993. *Aspidites* and the phylogeny of pythonine snakes. *Rec. Aust. Mus. Suppl.* 19: 1-77.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological methodology*. Menlo Park, Addison-Wesley Educational Publishers Inc.

- Luiselli, L., Effah, C., Angelici, F.M., Odegbune, E., Inyang, M.A., Akani, G.C. & Politano, E. 2002. Female breeding frequency, clutch size and dietary habits of a Nigerian population of calabar ground python, *Calabaria reinhardtii*. *Herpetol. J.* 12: 127-129.
- Madsen, T. & Shine, R. 1996. Determinants of reproductive output in female water pythons (*Liasis fuscus*: Pythonidae). *Herpetologica* 52: 146-159.
- Madsen, T. & Shine, R. 1999. Life history consequences of nest-site variation in tropical pythons (*Liasis fuscus*). *Ecology* 80: 989-997.
- Madsen, T., Shine, R., Loman, J. & Håkansson, T. 1992. Why do females adders copulate so frequently? *Nature* 355: 440-441.
- Marques, O.A.V. 1996a. Biologia reprodutiva de *Erythrolamprus aesculapii* Linnaeus (Colubridae), no Sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 13: 747-753.
- Marques, O.A.V. 1996b. 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. 1998. *Composição faunística, história natural e ecologia de serpentes da Mata Atlântica, na região da estação Ecológica Juréia-Itatins, SP*. Tese de doutorado. São Paulo, Universidade de São Paulo.
- Marques, O.A.V., Eterovic, A. & Endo, W. 2001. Seasonal activity of snakes in the Atlantic forest in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 22: 103-111.
- Martins, E.P. and Hansen, T.F. 1996. The statistical analysis of interespecific data: a review and evaluation of phylogenetic comparative methods. Pp. 22-75. *In*: E.P. Martins (Ed.),

- Phylogenies and the comparative method in animal behavior. New York, Oxford Univ. Press.
- Murphy, J.B., Guese, R.K. 1977. Reproduction in the Hispaniolan boa *Epicrates fordii* at Dallas Zoo. *Internat. Zoo Yearbook* 17: 132-133.
- Murphy, J.B., Barker, D.G. & Tryon, B.W. 1978. Miscellaneous notes on the reproductive biology of reptiles. 2. Eleven species of the family Boidae, genera *Candoia*, *Corallus*, *Epicrates* and *Python*. *J. Herpetol.* 12: 385-390.
- Murphy, J.B., Lamoreaux, W.E. & Barker, D.G. 1981. Miscellaneous notes on the reproductive biology of reptiles. 4. Eight species of the family Boidae, genera *Acrantophis*, *Aspidites*, *Candoia*, *Liasis* and *Python*. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 84: 39-49.
- Olsson, M., Pagel, M., Shine, R. Madsen, T., Doums, C., Gullberg, A. & Tegelström, H. 1999. Sperm choice and sperm competition: suggestions for field and laboratory studies. *Oikos* 84: 172-174.
- Osborne, S.T. 1984. *Corallus canina* (Emerald Tree Boa). Behavior. *Herpetological Review* 15: 50.
- Parker, W.S. & Plumer, M.V. 1987. Population ecology. Pp. 253-301. In: Seigel, R.A. Collins, J.T. & Novak, S.S. (eds.). *Snakes, Ecology and Evolutionary Biology*. New York, McMillan Publishing Company.
- Perez-Rivera, R.A. & Vélez, M.J.Jr. 1978. Notas sobre algunas culebras da Puerto Rico. *Science-Ciencia* 6: 68-73.

- Pizzatto, L. 2003. *Reprodução de Liophis miliaris (Serpentes: Colubridae) no Brasil: influência histórica e variações geográficas*. Tese de Mestrado. Campinas, Universidade Estadual de Campinas.
- Pizzatto, L. & Marques, O.A.V. 2002. Reproductive biology of the false coral snake *Oxyrhopus guibei* (Colubridae) from southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 23: 495-504.
- Pizzatto, L., Haddad R.H. & Almeida-Santos, S.M. 2006. Male-male ritualized combat in the Brazilian rainbow boa *Epicrates cenchria crassus*. *Herp Bull.* In press.
- Pleguezuelos, J.M. & Feriche, M. 1999. Reproductive ecology of the horseshoe whip snake (*Coluber hippocrepis*) in the Iberian Peninsula. *J. Herpetol.* 33: 202-207.
- Reagan, D.P. 1984. Ecology of the Puerto Rican Boa (*Epicrates inornatus*) in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Carib. J. Sci.* 20: 119-127.
- Rivas, J. 1999. Life history of the green anaconda (*Eunectes murinus*) with emphasis on its reproductive biology. PhD thesis. Knoxville, The University of Tennessee.
- Ross A. R. and Marzec G. 1990. Reproductive Husbandry of Pythons and Boas. *Institute of Herpetological Research*.
- Scartozzoni, R.R. 2005. *Morfologia de serpentes aquáticas Neotropicais: um estudo comparativo*. Tese de Mestrado. São Paulo, Universidade de São Paulo.
- Schuett, G.W & Schuett, S.P. 1995. *Epicrates cenchria cenchria*. Male combat. *Herpetol. Rev.* 26: 101.
- Seigel, R.A. & Ford, N.B. 1987. Reproductive ecology. Pp. 210-252. In: Seigel, R.A., Collins, J.T. & Novak, S.S. (eds.). *Snakes, Ecology and Evolutionary Biology*. New York, McMillan Publishing Company.

- Seigel, R.A., Huggins, M.M. & Ford, N.B. 1987. Reduction in locomotor ability as a cost of reproduction in gravid snakes. *Oecologia* 73: 481-485.
- Shine, R. 1977. Reproduction in Australian elapid snakes I. Testicular cycles and mating seasons. *Aust. J. Zool.* 25: 647-653.
- Shine, R. 1978. Growth rates and sexual maturation in six species of Australian elapid snakes. *Herpetologica* 34:73-79.
- Shine, R. 1979. Activity patterns in Australian elapid snakes (Squamata: Serpentes: Elapidae). *Herpetologica* 35: 1-11.
- Shine, R. 1980a. "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia* 1980: 92-100.
- Shine, R. 1980b. Comparative ecology of three Australian snake species of the genus *Cacophis* (Serpentes, Colubridae). *Copeia* 1980: 831-838.
- Shine, R. 1982. Ecology of the Australian elapid snake *Tropidechis carinatus*. *J. Herpetol.* 16: 383-387.
- Shine, R. 1983. Reptilian viviparity in cold climates: testing the assumptions of an evolutionary hypothesis. *Oecologia* 57: 397-405.
- Shine, R. 1988. Constraints on reproductive investment: a comparison between aquatic and terrestrial snakes. *Evolution* 42: 17-27.
- Shine, R. 1989. Constraints, allometry, and adaptation: food habits and reproductive biology of Australian brownsnakes (*Pseudonaja*: Elapidae). *Herpetologica* 45: 195-207.
- Shine, R. 1991. Australian snakes, a natural history. Sydney, Reed Books Pty Ltd.
- Shine, R. 1993. Sexual size dimorphism in snakes, pp. 49-86 *In*: Seigel, R.A. & Collins, J.T. (eds.). *Snakes: Ecology and Behaviour*. New York, McGraw-Hill.

- Shine, R. 1994. Sexual dimorphism in snakes revised. *Copeia* 1994: 326-346.
- Shine, R. & Fitzgerald, M. 1995. Variation in mating systems and sexual size dimorphism between populations of the Australian python *Morelia spilota* (Serpentes: Pythonidae). *Oecologia* 103: 490-498.
- Shine, R. & Slip, D.J. 1990. Biological aspects of the adaptatove radiation of Australasian pythons (Serpentes: Boidae). *Herpetologica* 46: 286-290.
- Shine, R. Madsen, T. R.L., Elphick, M.J. & Harlow, P.S. 1997. The influence of nest temperatures and maternal brooding on hatchling phenotypes in water pythons. *Ecology* 79: 1713-1721.
- Shine, R., Harlow, P.S., Keogh, J.S. & Boeadi. 1998. The allometry of life-history traits: insights from a study of giant snakes (*Python reticulatus*). *J. Zool. Lond.* 244:405-414.
- Shine, R., Ambariyanto, Harlow, P.S. & Mumpuni. 1999a. Ecological attributes of two commercially-harvest Python species in Northern Sumatra. *J. Herpetol.* 33: 249-257.
- Shine, R., Ambariyanto, Harlow, P.S. & Mumpuni. 1999b. Reticulated pythons in Sumatra: biology, harvesting and sustainability. *Biol. Conserv.* 87: 349-357.
- Slip, D.J. & Shine, R. 1988. The reproductive biology and mating system of diamond pythons, *Morelia spilota* (Serpentes: Boidae). *Herpetologica* 44: 396-404.
- Staub, R.E. & Eberton, J. 2002. *Eryx jayakari* (Arabian Sand Boa). Reproduction. *Herp. Rev.* 33: 214.
- Strimple, P.D. 1993. Overview of the natural history of the green anaconda (*Eunectes murinus*). *Herp. Nat. Hist.* 1: 25-35.

- Strüssmann, C. 1992. *Serpentes do Pantanal de Poconé, Mato Grosso: Composição Faunística e Ecologia Comparada*. Tese de Mestrado. Campinas, Universidade Estadual de Campinas.
- Tolson, P.J. 1992. The reproductive biology of the Neotropical boid genus *Epicrates* (Serpentes: Boidae). Pp. 165-178. In: W.C Hamlet (ed). *Reproductive biology of South American vertebrates*. New York, Springer-Verlag.
- Vitt, L.J. 1987. Communities, pp 335-365. In: Seigel, R.A., Collins, J.T. & Novak, S.S. (eds.), *Snakes, Ecology and Evolutionary Biology*. McMillan Publishing Company, New York.
- Vitt, L.J., Vangilder, L.D. 1983. Ecology of a snake community in northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 4: 273-296.
- Volsøe, H. 1944. Seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). *Spol. Zool. Mus. Haun.* 5: 1-157.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th ed. New Jersey, Prentice Hall.
- Wiley, J.W. 2003. Habitat association, size, stomach contents, and reproductive condition of Puerto Rican boas (*Epicrates inornatus*). *Carib. J. Sci.* 39: 189-194.

CONCLUSÕES GERAIS

Apesar de algumas divergências de opiniões quanto à filogenia dos Boidae “boas” e “pítons” provavelmente tiveram sua origem e parte de sua evolução juntos. Atualmente, esses grupos só se encontram em simpatria na Nova Guiné e representam equivalentes ecológicos no Novo e Velho Mundo. A grande diversidade de habitats e ambientes que essas serpentes ocupam levou a adaptações morfológicas distintas. Entretanto, elas sofreram poucas modificações ao longo de sua evolução quanto à sazonalidade reprodutiva, tamanho na maturidade e alguns parâmetros de fecundidade. O tempo de vitelogênese secundária é mais prolongado em algumas espécies (*e.g. Boa constrictor*, *Corallus hortulanus*), mas de forma geral, está concentrado no outono-inverno. A época de gestação (final do inverno e início da primavera) dos Boinae coincide com a época de oviposição dos Pythoninae, de forma que os filhotes de ambos os grupos nascem também na mesma época (especialmente no verão). Entretanto, algumas especializações para a vida na água ou nas árvores influenciaram também a reprodução de algumas espécies, demonstrando certa plasticidade no grupo. Aparentemente, *Eunectes* é o gênero que mais difere dos demais quanto à sazonalidade reprodutiva. O ciclo reprodutivo das fêmeas e época de acasalamento parecem estar relacionados às variações no volume de água dos rios. Também, espécies arborícolas sofreram modificações no tamanho e posição da ninhada. Assim, o padrão reprodutivo sazonal, com vitelogênese no outono-inverno, gestação concentrada na primavera e nascimentos no verão, é esperado para o ancestral dos Boinae e Pythoninae.

Da mesma forma, características morfológicas como tamanho do corpo e tamanho da cabeça sofreram poucas alterações entre os Boinae e Pythoninae, ao passo que características como tamanho de cauda, circunferência corporal e compressão lateral do corpo estão relacionadas ao uso do ambiente.

Apesar da contribuição deste trabalho ao conhecimento dos Boidae, este grupo é ainda muito mal estudado. Existem imensas lacunas no conhecimento de algumas espécies, como por exemplo, as *Epicrates* das Antilhas, os boíneos de Madagascar e até mesmo as espécies brasileiras. O uso do ambiente é uma característica especialmente mal estudada e de extrema importância para estudos ecológicos, evolutivos e sobre conservação. Para muitas das espécies estudadas neste trabalho, o uso do ambiente foi inferido a partir da experiência de campo de pesquisadores. Apesar de constituírem registros confiáveis e terem sido suficientes ao propósito deste trabalho, essas informações são pouco precisas. Enquanto a filogenia do grupo volta a ser debatida, especialmente devido ao desenvolvimento das técnicas moleculares, e, ao mesmo tempo em que os boídeos compreendem um dos grupos de serpentes mais utilizados como animais de estimação e criados em cativeiro, nós sabemos basicamente nada sobre sistemas de acasalamento e aspectos básicos de história natural, como dieta. Por exemplo, *Boa constrictor occidentalis* apresenta comportamento de agregação durante a época reprodutiva e, apesar da jibóia brasileira ser uma espécie relativamente comum não há relatos sobre o comportamento reprodutivo desta espécie no Brasil (seja *Boa c. constrictor* ou *Boa c. amarali*). As informações disponíveis na literatura indicam que a dieta das jibóias brasileiras é composta principalmente por mamíferos, podendo incluir aves e lagartos. Entretanto, a análise do conteúdo estomacal dos espécimes analisados no presente trabalho indica que as aves compõem o principal item da dieta, pelo menos de *Boa c. amarali* e que lagartos são raramente consumidos por essa subespécie (dados não publicados).