



Lígia Pizzatto do Prado

**Reprodução de *Liophis miliaris* (Serpentes: Colubridae) no Brasil: influência histórica e variações geográficas**

200333904

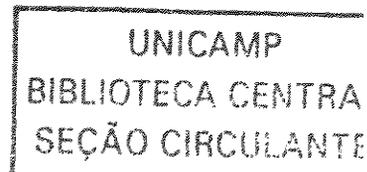
Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) Lígia Pizzatto do Prado e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia para a obtenção do título de Mestre em Ecologia

Orientador: Dr. Otavio Augusto Vuolo Marques

Campinas, São Paulo

Fevereiro de 2003



UNIDADE	BE
Nº CHAMADA	UNICAMP P882r
V	EX
TOMBO BCI	56396
PROC.	16-12-103
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	
Nº CPD	

CM00189471-2

BIBID 305020

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

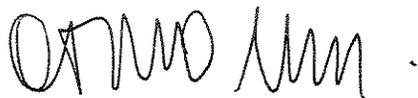
**P882r** Prado, Lígia Pizzatto do  
Reprodução de *Liophis miliaris* (Serpentes: Colubridae) no Brasil: influência histórica e variações geográficas/Lígia Pizzatto do Prado. --  
Campinas, SP:[s.n.], 2003

Orientador: Otávio Augusto Vuolo Marques  
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas.  
Instituto de Biologia

1.Reprodução - Biologia. 2.Serpente. 3.Brasil. 4.Fecundidade. 5.Recrutamento.  
6. Dieta. 7.Parasitismo. 8.Clima – Influência. I.Marques, Otávio Augusto Vuolo.  
II.Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III Título.

DATA DA DEFESA: 20/02/2003

BANCA EXAMINADORA:



Prof. Dr. OTÁVIO AUGUSTO VUOLO MARQUES



Prof. Dr. IVAN SAZIMA

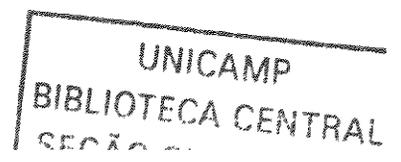


Prof. Dr. AUGUSTO SHINYA ABE

Profª. Dra. CLÁUDIA ALVES MAGALHÃES

---

Em memória de meu querido amigo  
Ricardo Eugênio Franco Silva.



## AGRADECIMENTOS

Ao querido Otavio Augusto Vuolo Marques pela confiança, orientação no trabalho e na vida. Pelas horas de conversa, pela sinceridade, preocupação e carinho.

Ao querido Ivan Sazima pelo incentivo, pela permissão para o uso de seu laboratório e pela identificação de conteúdos estomacais.

Ao Laboratório de Herpetologia do Instituto Butantan e seus funcionários pelo fornecimento dos animais, permissão para a utilização de suas dependências e todos os auxílios prestados durante este trabalho. Ao Dr. Francisco Luís Franco pela permissão para a utilização da Coleção Herpetológica do Butantan. Ao Valdir José Germano pela ajuda no acesso aos espécimes da coleção e recepção. Ao João C. Ferreira pela ajuda no acesso aos espécimes da recepção. Aos colegas Donizete, Anão, Rodrigo e Fernanda por toda a assistência no Laboratório de Herpetologia do Butantan. À Selma Maria de Almeida Santos pelas discussões, sugestões, pela amizade, confiança e carinho.

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.

Ao Dr. Luiz Octávio Marcondes Machado pela permissão da utilização de sua sala para a criação dos animais. Ao querido Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte pela permissão da criação dos animais no departamento. Ao Paulo Roberto Manzani pelos enormes auxílios no laboratório. Aos colegas do laboratório da Unicamp, especialmente ao Jivanildo Miranda, pela agradável convivência e auxílios. A Rubens Riscalá Madi pela identificação dos parasitos. Ao Ricardo Jannini Sawaya pelas valiosas discussões, sugestões, identificação de conteúdos estomacais, ajuda nas análises, fotos...

Ao querido José Roberto Trigo pelas discussões, sugestões, auxílios nas análises, livros emprestados, participação na pré-banca... Pela paciência, compreensão e carinho imensuráveis.

Ao Museu de História Natural do Capão da Imbuia e especialmente ao Dr. Julio César de Moura Leite pela permissão ao acesso dos exemplares da coleção. Ao Renato Bérnils por toda ajuda no

laboratório e coletas de dados, pela recepção e convivência durante minha estadia em Curitiba. À família Stender de Oliveira pela ótima recepção, hospedagem e carinho durante minha estadia em Curitiba. Ao Magno Vicente Segala e Vinícius Abilhôa pela identificação de conteúdos estomacais.

À CEPLAC e Universidade Estadual de Santa Cruz, em especial ao Antonio Jorge Argôlo, pela permissão de acesso aos exemplares das coleções e laboratórios e por toda a ajuda na Bahia.

À Expo serpentes do Brasil (Aquário de Ubatuba, SP), em especial ao “Barba” pelo fornecimento dos dados de desova do exemplar em cativeiro.

Ao Dr. Hélio Ricardo da Silva pela identificação do *Gymnophiona*.

Ao Instituto Agrônomo de Campinas e Instituto Agrônomo do Paraná pelo fornecimento de dados climatológicos.

Ao Carlo Frederico Duarte da Rocha pela participação na pré-banca, pelas sugestões e críticas.

Ao Javier Alejandro Kuper pela ajuda na confecção do mapa e tratamento das fotos, pela paciência e carinho. Aos meus colegas de graduação e pós-graduação pela amizade. Aos meus amigos Mario Bonafé Neto e Vitor Jesus Pazeti pela grande amizade e por desculparem a minha ausência. A minha amiga Ana Carolina Pereira de Castro Ribeiro Bastos, por toda a amizade e horas de conversa que muito me ajudaram a crescer. Ao meu eterno amigo Edson Fernando Luz pelo carinho, compreensão, incentivo, por me ensinar a responsabilidade e a dedicação e, principalmente por acreditar em mim. Ao querido Adilson Nascimento por seus preciosos ensinamentos que me ajudaram a buscar o equilíbrio durante esses anos.

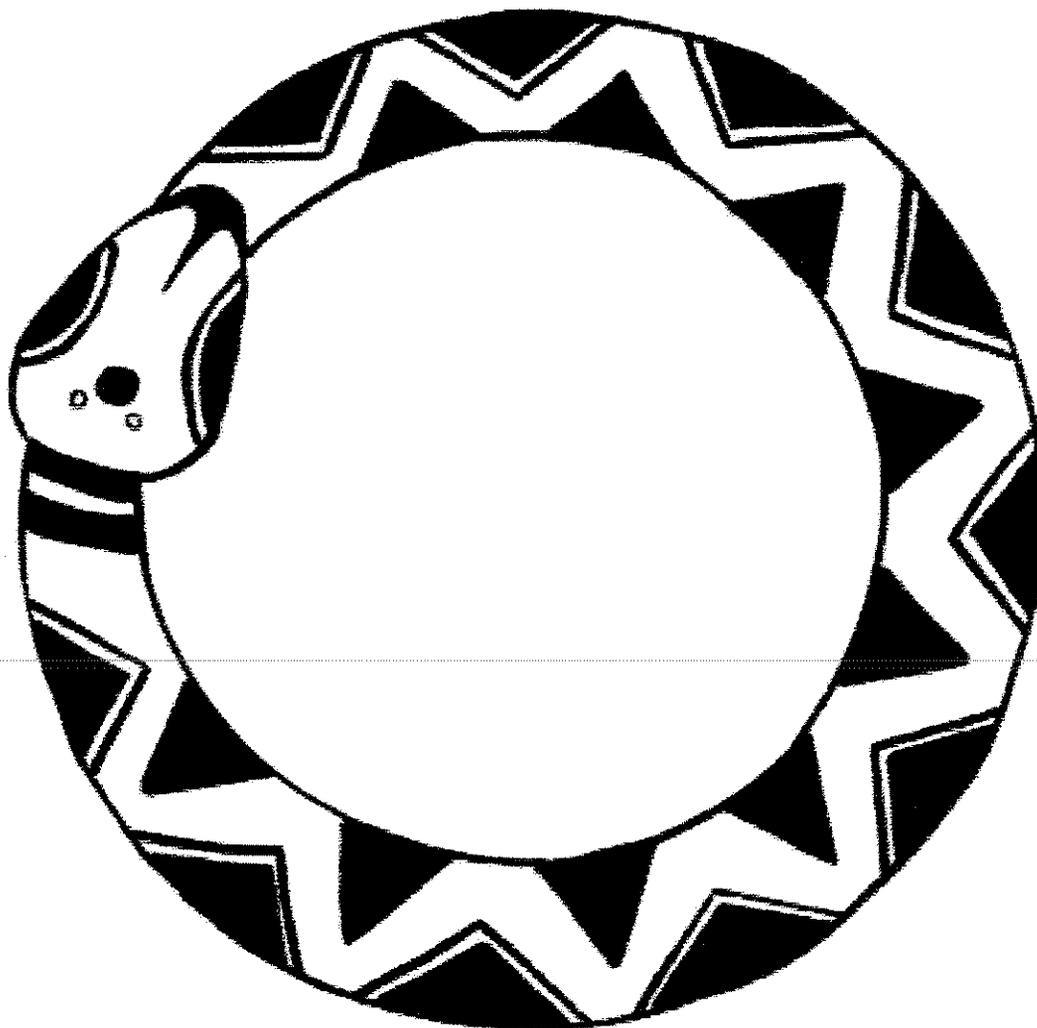
À minha família, em especial aos meus pais por toda ajuda e paciência em todos esses anos. Por me abrirem caminho para a realização dos meus sonhos. Pela compreensão e incompreensão.

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

À Fapesp por tornar, financeiramente, mais uma realização possível em minha vida.

Às serpentes, por serem os animais mais magníficos...

Meu fim...



É meu começo...

# ÍNDICE

1. APRESENTAÇÃO .....	1
2. RESUMO .....	6
3. ABSTRACT .....	7
4. INTRODUÇÃO .....	8
5. CARACTERIZAÇÃO DAS POPULAÇÕES, ÁREA DE ESTUDO E CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS	13
6. MATERIAL & MÉTODOS .....	21
7. ANÁLISE DE DADOS .....	22
8. RESULTADOS .....	25
8.1 MATURIDADE SEXUAL .....	25
8.2 DIMORFISMO SEXUAL .....	25
8.3 CICLO FOLICULAR E DESOVAS .....	28
8.4 CORTE .....	33
8.5 TAMANHO DE RECÉM-NASCIDOS E ÉPOCA DE RECRUTAMENTO .....	33
8.6 ESFORÇO REPRODUTIVO .....	36
8.7 CICLO TESTICULAR .....	46
8.8 ALIMENTAÇÃO .....	50
8.9 PARASITISMO .....	52
8.10 ATIVIDADE .....	56
9. DISCUSSÃO .....	61
9.1 DIMORFISMO SEXUAL E ESFORÇO REPRODUTIVO .....	61
9.2 CICLO REPRODUTIVO DAS FÊMEAS E RECRUTAMENTO DE JOVENS .....	65
9.3 CICLO REPRODUTIVO DOS MACHOS .....	68
9.4 ÉPOCA DE CÓPULA E ESTOCAGEM DE ESPERMA: SINCRONIA DOS CICLOS ESPERMATOGÊNICO E FOLICULAR E SELEÇÃO SEXUAL PÓS COPULATÓRIA .....	69
9.5 RELAÇÃO ENTRE REPRODUÇÃO E ALIMENTAÇÃO .....	73
9.6 RELAÇÃO ENTRE REPRODUÇÃO E PARASITISMO .....	73
9.7 ATIVIDADE .....	74
10. INFLUÊNCIA FILOGENÉTICA E ECOLÓGICA NA REPRODUÇÃO DOS XENODONTINI .....	76
11. RESUMO ESTENDIDO E CONCLUSÕES .....	79
12. PERSPECTIVAS .....	81
13. LITERATURA CITADA .....	82

## APRESENTAÇÃO

“No começo, no imenso caos do mundo, vivia solitária, a bela e poderosa deusa Eurínome. Ela adorava dançar mas, não tendo uma base para apoiar seus pés acabou por separar o céu do mar. Assim, começou a saltar e dançar por sobre as ondas que criara até que encontrou, do lado norte do mundo, um vento forte. Eurínome gostou do vento. Achou o seu frescor agradável e decidiu começar por ele a obra da criação. Apanhou, então, o fluido companheiro e, com as mãos enérgicas esfregou-o até que se tornasse sólido. O vento se transformou em uma serpente, Ofião, que se estendeu aos pés de sua criadora. Com frio, Eurínome voltou a dançar para se aquecer. Ao vê-la dançando, a serpente se apaixonou pela deusa e uniu-se a ela para gerar todas as coisas que hoje existem. Ela, então, transformou-se em pomba, sentou-se sobre as águas do mar e pôs um ovo, que continha a natureza. Então, Ofião enrolou-se sete vezes ao redor do ovo para chocá-lo. Quando a casca rompeu saíram o sol, a lua, os planetas, os outros astros, a Terra, com suas montanhas e rios, as árvores, plantas animais e os homens...”(CIVITA 1973).

O culto à serpente é bastante antigo. Persiste na Índia, África central, povos oceânicos, Grécia, Egito, Roma, Oriente. Os povos cultuam a própria serpente, figuras serpentiformes ou relacionadas às serpentes, deuses ofioformes, protetores de fontes, representantes da fecundidade da terra, da força criadora terrena, dos segredos herméticos, do infinito (mordendo a própria cauda) (CASCUDO 1988, BIEDERMANN 1996). Imagens de serpentes aparecem em diversos objetos mundo afora. Na África equatorial (do Congo até Camarões) a serpente é a forma dos gênios bons, espíritos da floresta que ensinam o caminho certo (CASCUDO 1988).

Na psicologia a serpente é o animal que incorpora a psiquê inferior, o psiquismo obscuro e tudo aquilo que é raro, incompreensível e misterioso (CHEVALIER & GHEERBRANT 2000). Ela representa um

complexo de arquétipos<sup>1</sup> ligado à fria e pegajosa escuridão subterrânea das origens. De fato, o seu simbolismo é ligado à vida latente, à camada mais profunda da vida (CHEVALIER & GHEERBRANT 2000, BIEDERMANN 1996). Assim, os Chaldaios<sup>2</sup> possuíam apenas uma palavra para representar vida e serpente. Semelhantemente, em Árabe as palavras que significam serpente, vida e um dos principais nomes de Deus (cujo significado é gerador da vida) são de fato muito parecidas (CHEVALIER & GHEERBRANT 2000). A serpente é um deus antigo, o primeiro a ser encontrado no início de toda a cosmogênese, antes das religiões destruírem-no. Ela cria e sustenta a vida. No plano humano ela é símbolo duplo da alma e da libido (CHEVALIER & GHEERBRANT 2000). Freud aponta que as serpentes freqüentemente representam o fálico, os interesses, conflitos e atitudes sexuais. Enquanto que para Jung elas representam o espiritual ou integrativo, a força da personalidade, a transformação e renovação (DELANEY 1988, CLIF & CLIF 1989)

No tantrismo<sup>3</sup> a serpente (*kundalinī*) está enrolada na base da coluna vertebral, no *chakra* do sono, ela fecha com a boca o canal do pênis. Quando ela desperta, sibila e enrijece, ocorre então a ascensão sucessiva dos *chakras* que traz à tona a libido, a manifestação renovada da vida (CHEVALIER & GHEERBRANT 2000, BIEDERMANN 1996, CIRLOT 1984). Na visão macrocósmica, o equivalente de *kundalinī* é a serpente Ananta que mantém-se enrodilhada segurando as Bases do Mundo. Ananta é associada a Vishnu e Shiva<sup>4</sup> e simboliza desenvolvimento e reabsorção cíclica; ele carrega o mundo sobre si mesmo e garante sua estabilidade (CHEVALIER & GHEERBRANT 2000).

A serpente, na figura dos ouroboros, sustenta o mundo envolvendo-se ao redor dele e mantendo seus pedaços unidos. O ouroboro, representado pela serpente mordendo a própria cauda, é símbolo da

---

<sup>1</sup> Segundo C.G. Jung arquétipo é o conjunto de imagens psíquicas do inconsciente coletivo, que são patrimônio comum a toda humanidade.

<sup>2</sup> Membros do antigo povo semita que foi dominante na Babilônia.

<sup>3</sup> Referente à tantra, uma das últimas escrituras Hindus ou Budistas que apresenta especialmente técnicas e rituais, incluindo meditação e práticas sexuais.

<sup>4</sup> Segundo e terceiro deus da sagrada trindade hindu (o primeiro é Brahma). Vishnu é o deus da preservação do universo que descansa sobre uma serpente enrodilhada – a cama do poder, símbolo do universo adormecido. Shiva é o deus da dissolução e recriação do universo. Aparece com uma serpente enrolada três vezes no seu pescoço. A serpente representa o poder com o qual Shiva dissolve e reconstrói o universo. As três rodilhas da cobra representam o passado, presente e futuro, o tempo em ciclos, como ocorre a criação.

manifestação cíclica e retorno, paradoxo, enigma, união sexual em si mesmo, auto-fecundação (sugerida pela cauda penetrando na boca), auto-renovação, infinito temporal e espacial, transformação contínua da morte na vida, já que sua presas envenenam a si própria. (CHEVALIER & GHEERBRANT 2000). Gerador universal da vida, os ouroboros provêm a força motriz não somente da vida, mas do tempo, gerando ambos (CHEVALIER & GHEERBRANT 2000). A serpente representa a imortalidade, a vida renovada a cada muda de pele (CIRLOT 1984)

Em muitas culturas a serpente também representa o próprio oceano, o espírito das águas superficiais e subterrâneas (CHEVALIER & GHEERBRANT 2000, BIEDERMANN 1996, CIRLOT 1984). No Baixo Egito, ela é adorada na figura da deusa Uto (ou Wadjet), uma divindade guardiã do faraó. Juntamente com a deusa Nekhebet (do Alto Egito) formava o par das “Duas Senhoras” que protegia o rei. Ambas divindades aparecem na testa do sarcófago de Tutankhamon, representando sua dignidade real neste mundo e no além (SCHULZ & SEIDEL 2001).

Mais uma vez, na cultura mediterrânea a serpente é a criadora do mundo. Atum, o deus serpente, cuspiu toda a criação depois de ter emergido sozinho das águas primordiais. Dele descendem o ar, a umidade, a terra e o céu e depois, tudo passou a existir. Diante de sua criação, Atum falou: “Sou aquilo que permanece; ... o mundo voltará ao caos inicial, e então eu me transformarei em serpente, que nenhum homem conhece, que nenhum deus vê!” (CHEVALIER & GHEERBRANT 2000). A serpente também, está ligada à regeneração do dia, como relatado no “Livro dos Mortos<sup>5</sup>”. O caminho que o sol deve percorrer para renascer é dividido em doze cômodos (que correspondem às doze horas da noite). A barca solar inicialmente atravessa extensões de areia habitadas por serpentes e depois, ela própria se transforma em serpente. Na sétima hora aparece outra figura serpentiforme: Apófis, a encarnação monstruosa do senhor dos infernos e prefiguração do Satanás bíblico. Na 11<sup>a</sup> hora, a corda que puxa a barca se transforma em serpente. E, durante a 12<sup>a</sup> hora, no cômodo do crepúsculo, a barca solar é puxada por uma serpente enorme. O sol, então, sai de sua boca para renascer na Terra (CHEVALIER &

---

<sup>5</sup> Livro sagrado dos egípcios.

GHEERBRANT 2000). O livro sagrado dos egípcios destaca, entre as várias características das serpentes, a de uma força hostil.

A cultura greco-romana parece ser a mais rica em termos de figuras e divindades relacionadas à serpente: Equidina, Hidra de Lerna, Cérbero, Ládon, Tifeu, Medusa, Esculápio (CIVITA 1973, KERÉNYI 1998).

Medusa, juntamente com suas duas irmãs, eram chamadas de Górgonas. Moças muito bonitas foram castigadas por serem vaidosas e se comparem às deusas do Olimpo. Os cabelos transformaram-se em serpentes, as bocas foram deformadas e receberam dentes de javalis. Braços e pernas eram garras de bronze. Possuíam asas de ouro para voar e o poder de petrificar quem as contemplasse. Das três Górgonas, Medusa era a mais feroz e medonha, a única mortal. Fora mais castigada pois além gabar-se da sua beleza cometera o sacrilégio de entregar-se a Poseidon<sup>6</sup> no próprio templo de Palas Athenas (CIVITA 1973). Medusa é vencida por Perseu que corta sua cabeça defendendo-se de seus olhar petrificante com ajuda de um espelho. O ideal supremo da mortalidade grega, conhecer a si próprio, é indispensável na conquista do equilíbrio pessoal e da harmonia interior. O mito de Perseu e a luta com a Medusa simbolizam a guerra íntima do ser humano na procura por si próprio. Quem vê a cabeça da Medusa é petrificado: é a conscientização, por parte do homem, do seu lado negativo, é a descoberta do peso petrificante de sua culpa (CIVITA 1973).

Nos séculos V e IV a.C. a medicina grega avançou da sabedoria tradicional aos inícios da medicina científica. Os primeiros cultos e práticas de cura eram realizados nos santuários de Esculápio, que passou a ser conhecido como deus da cura. Esculápio, filho de Apolo e de Coronis nascera de um ovo sob forma de serpente. Era representado por um ancião com uma serpente enrolada em seu caduceu. A serpente era a figura mais importante do santuário e ainda no século IV se pensava que se ela lambesse os olhos de um cego poderia curá-lo (LEVI 1996). Em resumo, tanto o pensamento grego como o egípcio só atacam a serpente quando esta quer devolver o cosmo ao caos. Ao contrário, quando

---

<sup>6</sup> Também conhecido como Erecteu, o homem-serpente, antigo rei de Atenas.

ela permanece na “outra face” indispensável ao espírito, vivificadora, inspiradora, é aceita e até glorificada. Assim, todas as grandes deusas da natureza têm a serpente como atributo (CHEVALIER & GHEERBRANT 2000).

Na cultura cristã a serpente representa a tentação. “A cobra era a animal mais esperto que deus havia criado” (GÊNESIS 3). Ela incentiva Eva a comer o fruto da árvore do conhecimento, contrariando as ordens de deus. Embora esse ato tenha levado à serpente e os homens à castigos severos ele abriu os olhos dos homens para o conhecimento. Assim, os homens passaram a ter o conhecimento do mal, mas também do bem (GÊNESIS 3). A cobra, portanto, pode também representar a esperteza. As serpentes aparecem também no inferno de Dante Alighieri (1981). Lá estão três hidras e Medusa, castigando os pecadores. Estão também ladrões eternamente castigados por mordidas de serpentes: “... serpentes incontáveis se embolavam, tão horríveis de ver que só de recordá-las nas veias me gela o sangue. ... jamais se notou tamanha quantidade, nem pelas praias do Mar Vermelho, nem no sertão da Etiópia se viu número e vulto iguais. Pelo meio do cruel e feroz enxame, corria gente desnuda e decomposta, sem jamais esperar descanso... Algumas das serpes ligavam as mãos dos infelizes atrás das costas. Outras, atravessando a cauda sobre seus rins, juntavam cabeça e cauda no peito do padecente” (ALIGHIERI 1981). Outra figura serpentiforme, o dragão, aparece no apocalipse. O dragão representa a cobra diabólica que engana os homens e vai castigá-los (APOCALIPSE 12). Entretanto, embora o cristianismo, na maior parte das vezes, tenha retido o aspecto negativo da serpente, o positivo também aparece. Primeiro, deus enviou serpentes para castigar o povo pecador, mas a cobra também seria a salvadora dessas pessoas através de sua imagem colocada por Moisés e uma haste. Jeová disse a Moisés: “Faze uma serpente abrasadora e coloca-a numa haste, todo aquele que for mordido e a contemplar, viverá” (NÚMEROS 21).

De forma geral, a serpente que, nas diversas culturas aparece tanto representando o Bem como o Mal, é símbolo de força e poder. Representa o mistério, o imortal, o inconsciente.

## RESUMO

A reprodução de *Liophis miliaris* no Brasil foi estudada em quatro populações: Mata Atlântica do sul da Bahia, Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, Domínio Atlântico do interior de São Paulo e Domínio Atlântico do interior do Paraná. Em todas as localidades as fêmeas são maiores que os machos. Adultos e recém-nascidos da Mata Atlântica do sul da Bahia são menores que os das demais localidades. Nessa região, onde existe pouca variação climática ao longo do ano, as fêmeas apresentaram ciclo reprodutivo contínuo, ao passo que nas demais localidades ele é sazonal e relacionado ao aumento de temperatura e precipitação. O ciclo espermatogênico parece ser contínuo em todas as regiões. Nas populações onde o ciclo é sazonal, a cópula parece ocorrer antes da época de vitelogênese e, portanto, as fêmeas devem estocar os espermatozóides. A fecundidade é semelhante em todas as áreas e aumenta com o tamanho corporal da fêmea. A frequência reprodutiva é menor na Mata Atlântica do sul da Bahia e, ao contrário das demais regiões, tende a ser maior em indivíduos de maior tamanho corporal. Os tipos de presas ingeridos são semelhantes nas quatro populações e fêmeas grávidas não se alimentam. Machos e fêmeas são parasitados (por nematóide *Ophidiascaris* sp. e cisticantos *Oligacanthorhynchus spira*) em iguais proporções e os indivíduos da Mata Atlântica do sul da Bahia são menos parasitados. O parasitismo aparentemente não impede a reprodução da espécie. Entretanto, fêmeas parasitadas pelo nematóide, no Domínio Atlântico do interior do Paraná, apresentam menor fecundidade. A atividade das serpentes está relacionada ao ciclo reprodutivo e às variações climáticas nas quatro áreas estudadas. *Liophis miliaris* apresenta o ciclo reprodutivo diferente de outros membros da tribo Xenodontini, que tendem a se reproduzir continuamente mesmo em áreas onde a sazonalidade climática é acentuada. Assim, *L. miliaris* parece ser mais sensível a certos parâmetros ambientais do que outras espécies de Xenodontini já estudadas.

## ABSTRACT

This work reports different aspects on reproduction of the colubrid snake *Liophis miliaris* in four different regions of Brazil: Atlantic forest in south Bahia state, coastal Atlantic forest in São Paulo-Paraná states, inland Atlantic forest in São Paulo and inland Atlantic forest in Paraná. Females have larger snout-vent length (SVL) than males in all these regions. In south Bahia, where there is little climate variation, the reproductive cycle is continuous whereas in the other regions it is seasonal, related to warmer and more rainy season. Sperm production seems to occur all through the year in all these regions. Where reproductive cycle is seasonal, mating seems to be dissociated from vitellogenesis, thus, females must store sperm overwinter. Clutch size is similar in all populations increasing with maternal length. In the Atlantic forest in south Bahia newborn snakes had a smaller SVL than in the other regions studied. Reproductive frequency is lower in Atlantic forest in south Bahia, different from the other regions, tends to increase with female length. Prey items are similar in all populations and gravid females do not feed. *Ophidiascaris* sp. (Nematoda) and cystacanths of *Oligacanthorhynchus spira* (Acanthocephala) were found equally in both females and males, fewer in snakes from Atlantic forest in Bahia. Apparently, these parasites do not impede reproduction, but females attacked by nematodes in the inland Atlantic forest in Paraná show a smaller clutch size than non-attacked ones. The activity pattern of adults snakes is associated with reproductive cycle and climate variation in all sites. The reproductive pattern of *L. miliaris* differs from other Xenodontini species which tend to reproduce continuously even in areas with seasonal climate. Thus, *L. miliaris* seems to be more sensitive to some climate variables than other studied species of Xenodontini.

## INTRODUÇÃO

Os genes são unidades replicadoras cuja manutenção é a razão última da existência dos seres vivos e o principal meio dessa manutenção é a reprodução (DAWKINS 1989). A reprodução é o principal componente da história de vida dos organismos (BEGON ET AL. 1990) sendo essencial em estudos de história natural que é a base para o conhecimento da biodiversidade, programas de conservação e educação (GREENE & LOSOS 1988).

Tamanho corporal no nascimento, tamanho da ninhada, frequência da reprodução, época de maturidade sexual e modo de reprodução são componentes da história de vida de uma espécie e compõem parte do seu esforço reprodutivo. O esforço reprodutivo é negativamente correlacionado à longevidade do adulto (BEGON ET AL. 1990, POUGH ET AL. 1998). Desta forma, o estudo da reprodução é essencial para a compreensão da dinâmica populacional de qualquer espécie.

Tratando-se de serpentes, a biologia reprodutiva é relativamente bem conhecida em espécies australianas, européias e norte-americanas (*cf.* SEIGEL & FORD 1987), ao passo que em regiões neotropicais o conhecimento ainda está restrito à poucos táxons (*e.g.*, ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO 1997, ALMEIDA-SANTOS ET AL. SUBMETIDO, FOWLER ET AL. 1998, MARQUES 1996a,b, 1998, MARQUES & PUERTO 1998, PIZZATTO & MARQUES 2002).

Os principais aspectos estudados em reprodução de serpentes incluem a descrição e extensão dos ciclos reprodutivos, tamanho corporal na maturidade sexual, dimorfismo sexual e esforço reprodutivo (*cf.* SEIGEL & FORD 1987).

Os ciclos reprodutivos podem ser classificados quanto à relação entre a época da cópula e a produção dos gametas. Quando a produção de gametas coincide com o acasalamento o ciclo é denominado pré-nupcial ou associado e quando não coincide, é chamado pós-nupcial ou dissociado (CREWS 1984, CREWS ET AL. 1984, SAINT-GIRONS 1982, SEIGEL & FORD 1987). Os ciclos podem ainda

ser contínuos, com a produção de gametas ocorrendo durante todo o ano e a cópula em qualquer época ou sazonais, onde os gametas são produzidos em uma época restrita do ano (SAINT-GIRONS 1982).

Em regiões temperadas os ciclos reprodutivos são sazonais, com o acasalamento ocorrendo durante a primavera ou no outono, antes do período de hibernação. Nestas estações, os folículos ovarianos estão pequenos e irão se desenvolver rapidamente após a cópula. A ovulação ocorre no final da primavera ou começo do verão, a oviposição ocorre no início do verão e as eclosões ou partos se dão no final desta estação ou no começo do outono (FITCH 1982). Geralmente, estas fêmeas não são capazes de gerar mais de uma ninhada por ano (ALDRIDGE 1979, FITCH 1982). Seus ciclos podem ser anuais (BLEM 1982, KOFRON 1979), bienais (ALDRIDGE 1979, FITCH 1970, NILSON 1980) ou trienais (NILSON 1980). Nos machos, a espermatogênese pode ocorrer de três modos: (1) durante o verão e/ou outono e, neste caso, os espermatozoides serão estocados nos ductos deferentes até a primavera, quando deve ocorrer a cópula ou nos ovidutos das fêmeas quando a cópula ocorre na primavera e/ou no verão (ciclo pós-nupcial); (2) inicia-se no verão, permanece em pausa durante as estações frias e completa-se no início da primavera (ciclo misto); ou (3) ocorrer na primavera, quando os espermatozoides estão prontos na época do acasalamento - ciclo pré-nupcial (*cf.* SAINT-GIRONS 1982, SEIGEL & FORD 1987).

Em espécies de áreas tropicais, principalmente onde não há grandes variações climáticas ao longo do ano, as fêmeas podem se reproduzir continuamente (FITCH 1970, MARQUES 1998, VITT 1987). A ausência de sazonalidade pode ser resultado da assincronia reprodutiva entre os indivíduos ou de desovas múltiplas ao longo do ano (FOWLER ET AL.1998, MARQUES 1996a,1998, PIZZATTO & MARQUES 2002, SEIGEL & FORD 1987, VITT 1992). Entretanto, muitas serpentes tropicais podem se reproduzir somente em uma determinada estação ou apresentar pico reprodutivo na estação chuvosa quando o ciclo é contínuo (FITCH 1982, FOWLER ET AL.1998, MARQUES 1996b, 1998, PIZZATTO & MARQUES 2002, SHINE 1977a, 1989). Os ciclos podem variar dentro da mesma espécie em áreas relativamente

próximas (GREENE 1997, JORDÃO 1996). Nas áreas tropicais a espermatogênese pode ser contínua ao longo do ano (PIZZATTO & MARQUES 2002, SAINT-GIRONS 1982, SEIGEL & FORD 1987), pré-nupcial (podendo ocorrer em qualquer estação - SEIGEL & FORD 1987) ou pós-nupcial (ALMEIDA-SANTOS ET AL, SUBMETIDO).

A época de cópula é desconhecida para a maioria das serpentes e muito difícil de ser determinada quando a espermatogênese e a vitelogênese não ocorrem na mesma época (*e.g.*, BIZERRA 1998, JORDÃO 1996). Quando a cópula não está associada à espermatogênese (ciclos pós-nupciais) os machos estocam os espermatozóides na porção terminal do ducto deferente (ALMEIDA-SANTOS ET AL. SUBMETIDO, BULL ET AL. 1997, QUINN 1979, SAINT-GIRONS 1982, SEIGEL & FORD 1987, YOKOYAMA & YOSHIDA 1993). Embora a cópula e a fertilização nas serpentes possa ocorrer na mesma época (*e.g.* JORDÃO 1996, MARQUES 1996b), em muitas espécies o acasalamento não coincide com a época de fecundação (ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO 1997, DAREVSKY 1971, FOX 1956, HALPERT ET AL. 1982, SCHUETT 1992). Quando isso ocorre e, portanto, o ciclo das fêmeas é pós-nupcial, os espermatozóides serão obrigatoriamente estocados nos ovidutos da fêmea, na região do infundíbulo, até o momento da ovulação.

A estocagem de esperma pela fêmea, além de garantir a sincronia dos ciclos de machos e fêmeas quando esses são dissociados, permite também que ocorra a seleção sexual pós-copulatória (BIRKHEAD 2000, BIRKHEAD & MØLLER 1993, SCHUETT 1992). Os espermatozóides estocados, provenientes de diferentes machos, irão competir pela fecundação dos óvulos. Isso pode resultar em múltiplas paternidades (DURVALL ET AL. 1992, GIBSON & FALLS 1975, SCHUETT 1992, SCHUETT & GILLINGHAM 1986, STILLE ET AL. 1986), maior qualidade, variabilidade genética e maior número de filhotes viáveis (MADSEN ET AL 1992, OLSSON ET AL 1999). Por outro lado, os machos tentam impedir a fêmea de obter novas cópulas o que pode ocorrer por meio da deposição de um tampão (“plug”) copulatório. Os tampões são estruturas colocadas pelo macho, no trato reprodutivo da fêmea após a

inseminação dificultando a ocorrência de cópulas posteriores. (CREWS & GARSTKA 1982, DEVINE 1975, 1977, PARKER 1970, ROSS & CREWS 1977, SHINE ET AL 2000). Nas serpentes os tampões podem ser uma substância gelatinosa depositada na cloaca da fêmea ou uma torção do oviduto (tampão fisiológico) induzida logo após a inseminação. (DEVINE 1975, NILSON & ANDRÉN 1982). Porém, o tampão fisiológico deve ter um papel mais importante na estocagem de espermatozóides, garantindo a fertilização quando o período de cópula não coincide com a ovulação (ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO 1997). A estocagem de espermatozóides pode ser curta ou longa (acima de sete meses – SCHUETT 1992). E, embora a estocagem de esperma em longo prazo possa realmente ocorrer, muitos casos devem ser reavaliados (principalmente aqueles de fêmeas que geram prole quando isoladas de machos por mais de dois anos) (SCHUETT ET AL. 1997), pois a existência de partenogênese já foi sugerida ou relatada para algumas serpentes (MCDOWELL 1974, NUSSBAUM 1980, SCHUETT ET AL. 1997).

Embora a variação do período reprodutivo em serpentes esteja geralmente relacionada a fatores ambientais (*e.g.*, temperatura, umidade, fotoperíodo e/ou disponibilidade de recurso alimentar - SEIGEL & FORD 1987) sua extensão também pode estar vinculada historicamente a determinadas linhagens filogenéticas (*cf.* MARQUES 1996a,b, 1998; SHINE 1989, VITT 1987). Entretanto, a escassez de dados sobre história natural e ecologia reprodutiva, principalmente das espécies tropicais ainda não permite uma boa avaliação da influência desse fator.

O dimorfismo sexual, encontrado em várias linhagens de serpentes, pode ocorrer em termos de tamanho corporal, tamanho relativo da cabeça ou cauda e coloração, sendo (FITCH 1981; KING 1989a, SHINE 1993a; SHINE & MADSEN 1994). A fecundidade (tamanho das ninhadas e dos recém-nascidos) geralmente está associada ao tamanho corporal da fêmea (FITCH 1970, 1981, MARQUES 1996a,b, SHINE 1994). Entretanto, têm sido sugerido que outros fatores como uso do hábitat, disponibilidade de alimento e modo reprodutivo, podem influenciar o tamanho das ninhadas, principalmente em espécies tropicais (*cf.* GREENE 1997, MARQUES 1998, SEIGEL & FITCH 1984). Já a maturidade sexual, é aspecto

pouco conhecido até mesmo para as espécies de climas temperados sendo difícil verificar padrões neste aspecto para a maioria dos grupos de serpentes (cf. PARKER & PLUMER 1987). Em muitas serpentes os machos atingem a maturidade mais cedo (com menor tamanho corporal), porém isso não ocorre em todas as espécies (PARKER & PLUMER 1987).

Entre as serpentes da região Neotropical, a subfamília Xenodontinae é muito representativa em relação ao número de espécies. Nessa subfamília destaca-se a tribo Xenodontini que possui seis gêneros de serpentes exclusivos da América do Sul: *Erythrolamprus*, *Liophis*, *Lystrophis*, *Umbrivaga*, *Xenodon* e *Waglerophis* (DIXON 1980). *Erythrolamprus aesculapii*, *Liophis poecilogyrus*, *Xenodon newiedii*, *Waglerophis merremii* são as únicas espécies estudadas em detalhes em relação à biologia reprodutiva em algumas áreas do Brasil (JORDÃO 1996, MACIEL 2001, MARQUES 1996a). A literatura fornece poucas informações sobre reprodução de algumas espécies do gênero *Liophis* (cf. MARTINS & OLIVEIRA 1998, VITT 1983, VITT & VANGILDER 1983) o que não permite uma boa caracterização de sua biologia reprodutiva.

*Liophis miliaris* está amplamente distribuída na América do Sul, apresentando sete sub-espécies (cf. DIXON 1989). Ocorre desde o sul da Guiana até Buenos Aires, com poucos registros na Amazônia e cerrados brasileiros (DIXON 1989). Apresenta hábitos semi-aquáticos, atividade diurna e noturna e alimenta-se principalmente de peixes e anfíbios (MARQUES 1998, MARQUES & SOUZA 1993, MICHAUD & DIXON 1989, SAZIMA & HADDAD 1992, VITT & VANGILDER 1983). Alguns aspectos de sua reprodução são conhecidos apenas na região sudeste (ALBOLEA 1998, MARQUES 1998). Nesta região o ciclo de *L. miliaris* parece ser sazonal, ao passo que outros Xenodontini (e.g. *Erythrolamprus aesculapii*, *Xenodon newiedii* e *Waglerophis merremii*) reproduzem-se continuamente (MARQUES 1996a, JORDÃO 1996). Dados obtidos para outras espécies de *Liophis* da Amazônia e nordeste do Brasil sugerem que seus ciclos sejam contínuos (VITT & VANGILDER 1983, MARTINS 1994). A partir dessas informações duas hipóteses principais foram formuladas nesse estudo:

1. *Liophis miliaris*, assim como outros Xenodontini, apresenta capacidade de reprodução contínua entretanto, o padrão reprodutivo pode variar de acordo com a área de ocorrência das populações (i.e. existem variações geográficas no padrão reprodutivo);
2. Variações no padrão reprodutivo de *L. miliaris* podem estar relacionadas a fatores climáticos (principalmente temperaturas e pluviosidade) ou ecológicos (dieta).

Essas hipóteses puderam ser testadas a partir da caracterização de alguns parâmetros reprodutivos em quatro populações de *L. miliaris*, provenientes de áreas geográficas climaticamente distintas. Os parâmetros estudados, para cada uma das populações, foram: maturidade e dimorfismo sexual, extensão do ciclo reprodutivo de machos e fêmeas, esforço reprodutivo das fêmeas e recrutamento de jovens. Além disso, procurou-se investigar possíveis relações entre alimentação, parasitismo e atividade e os parâmetros reprodutivos estudados. Os padrões reprodutivos obtidos foram relacionados às variáveis climáticas (temperaturas máximas, médias e mínimas e pluviosidade) à dieta, em cada uma das regiões de onde provinham os espécimes. Adicionalmente, foram feitas considerações sobre a influência histórica na reprodução dos Xenodontini, discutindo os padrões reprodutivos ocorrentes nas espécies dessa tribo.

#### CARACTERIZAÇÃO DAS POPULAÇÕES, ÁREAS DE ESTUDO E CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS

*Liophis miliaris* apresenta variação morfológica bastante evidente. Os adultos provenientes do domínio Atlântico do interior do Estado de São Paulo e Paraná, que compreende áreas de cerrados e florestas estacionais dos planaltos a oeste da Serra do Mar, possuem o dorso do corpo variando do verde oliva ao amarronzado e o ventre creme (Figura 1a). Os jovens apresentam padrão dorsal

variegado em tons cinza escuro, ventre creme com manchas escuras na borda das escamas ventrais e faixas claras e escuras alternadas atrás da cabeça (Figura 1a).

Indivíduos adultos da Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, que compreende áreas de floresta ombrófila densa na vertente oceânica da Serra do Mar e na baixada litorânea, têm o dorso variegado em preto e amarelo e ventre creme (Figura 1b). Os jovens apresentam colar branco em forma de V, e padrão dorsal similar ao dos adultos do litoral com o amarelo mais claro (Figura 1b).

No norte da Mata Atlântica (áreas no sul da Bahia, nos cacauais na floresta ombrófila densa de Ilhéus, Itabuna e adjacências) adultos e jovens apresentam coloração semelhante aos indivíduos do Domínio Atlântico do interior de São Paulo e Paraná (Figura 1c). Entretanto, alguns adultos ainda apresentam colar branco, mais tênue que nos jovens (Figura 1d).

Assim, baseado na localização geográfica dos indivíduos, na variação climática e topográfica das áreas de em questão, considerou-se quatro populações:

1. Mata Atlântica do sul da Bahia (MA<sub>BA</sub>): compreende áreas dos cacauais na floresta ombrófila densa de Ilhéus, Itabuna e adjacências (entre 13°48' e 18°04'S, 30°08' e 40°43'O) (Figura 2). O clima predominante é o tropical sempre quente e sem estação seca ou com subseca (IBGE 1993, NIMER 1977a). De modo geral, as temperaturas máximas, médias e mínimas variam pouco ao longo do ano. A temperatura máxima varia de 26 a 30°, a média de 21 a 25° e a mínima de 18 a 22°C. A quantidade de chuvas apresenta-se mais constante que nas outras regiões (Figura 3).

2. Mata Atlântica do litoral do Estado de São Paulo e Paraná (MA<sub>SP-PR</sub>): compreende áreas de mata das baixadas Atlânticas da Serra do Mar dos Estados de São Paulo e Paraná, entre 23°26' e 25°52'S, 45°04' a 48°50'O (Figura 2). Essa área possui clima tropical sub-quente, com temperaturas elevadas no verão, predomínio de temperaturas amenas no inverno, com estação sub-seca (cerca de um mês) (IBGE 1993, NIMER 1977b,c). As temperaturas máximas, médias e mínimas uma variação amena

ao longo do ano. A temperatura máxima varia de 24 a 30°, a média de 18 a 26° e a mínima de 13 a 21°C. Da mesma forma que no interior paulista a precipitação sofre uma queda acentuada de abril a setembro (Figura 3), entretanto, não chega a menos de 50 mm o que não caracteriza um período de seca, segundo Nimer (1977b).

3. Domínio Atlântico do interior do Estado de São Paulo (DA<sub>SP</sub>): compreende áreas de cerrados e florestas estacionais dos planaltos a oeste da Serra do Mar, entre 20°12' e 24°41'S, 45°06' a 51°06'O (Figura 2). Essa área possui clima tropical quente, com temperaturas elevadas no verão, predomínio de temperaturas amenas no inverno e seca de até três meses em algumas localidades (IBGE 1993, NIMER 1977b). De modo geral, as temperaturas máximas, médias e mínimas apresentam uma variação amena ao longo do ano. A temperatura máxima varia de 24 a 31°, a média de 18 a 27° e a mínima de 12 a 21°C. A quantidade de chuvas é mais variável caracterizando uma época de seca, de abril a setembro, e uma chuvosa de outubro a março (Figura 3).

4. Domínio Atlântico do interior do Estado do Paraná (DA<sub>PR</sub>): compreende áreas de campo, florestas estacionais e de araucária dos planaltos a oeste da Serra do Mar entre 22°51' e 27°17'S, 45°18' a 54°35'O (Figura 2). A área possui clima temperado mesotérmico brando, com verão quente e inverno ameno, grande amplitude térmica e sem estação seca (IBGE 1993, NIMER 1977c). De modo geral, as temperaturas máximas, médias e mínimas apresentam uma variação amena ao longo do ano. A temperatura máxima varia de 19 a 31°, a média de 12 a 25° e a mínima de 8 a 21°C. A quantidade de chuvas apresenta-se mais constante, não havendo uma seca marcada (Figura 3).

Dixon (1980, 1989) apresentou uma revisão do gênero *Liophis* caracterizando sete sub-espécies pertencentes à *L. miliaris*. Como descrito acima, os indivíduos provenientes da MA<sub>SP-PR</sub> apresentam coloração diferente daqueles do DA<sub>SP</sub> e DA<sub>PR</sub>, além disso, em algumas áreas elevadas da Serra do Mar ambos os morfos são encontrados. Entretanto, de acordo com o autor, os indivíduos provenientes dessas três áreas pertencem à mesma sub-espécie *L. m. orinus*, enquanto que aqueles provenientes da

MA<sub>BA</sub> são classificados como *L. m. merremii* (Dixon 1980, 1989). Embora essas populações possam representar, pelo menos, três espécies diferentes (indivíduos da MA<sub>BA</sub>, indivíduos da MA<sub>SP-PR</sub> e indivíduos do DA<sub>SP</sub> juntamente com aqueles do DA<sub>PR</sub>) este trabalho optou por utilizar a classificação recorrente de Dixon (1989, 1990), tratando os indivíduos das quatro populações acima definidas como representantes de uma única espécie *L. miliaris*.

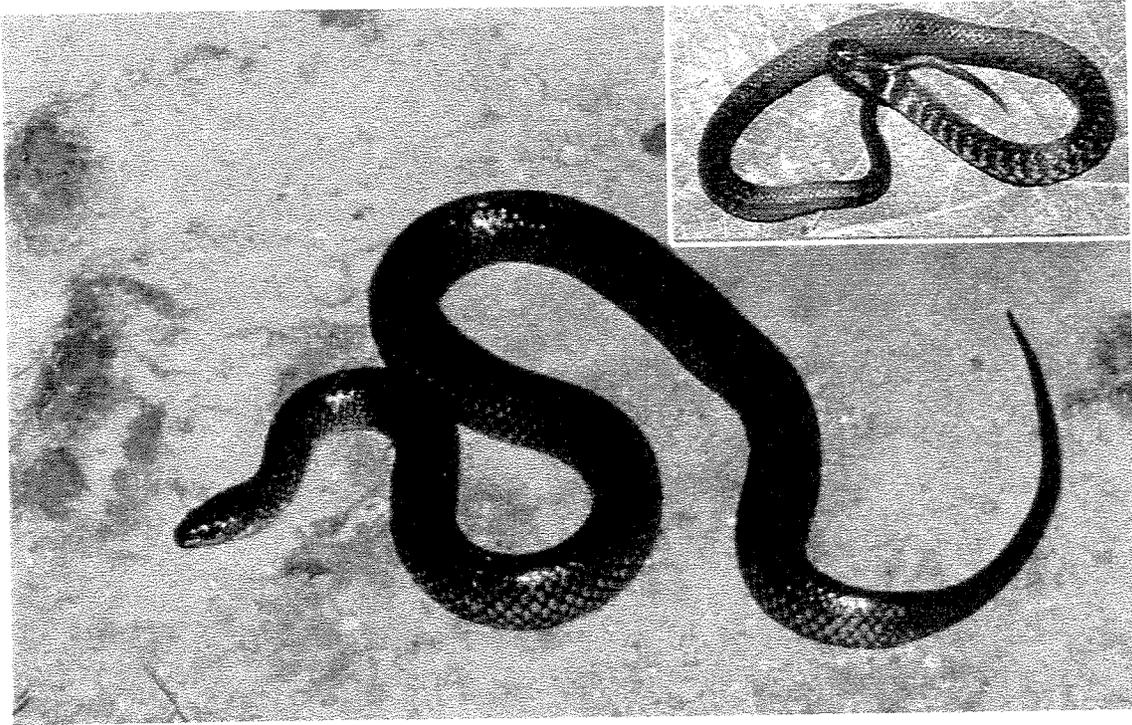


Figura 1a. Padrão de coloração de *Liophis miliaris* no Domínio Atlântico do interior de São Paulo (DA<sub>SP</sub>) (Foto: Ivan Sazima). Detalhe: jovem (Foto: Ricardo J. Sawaya).

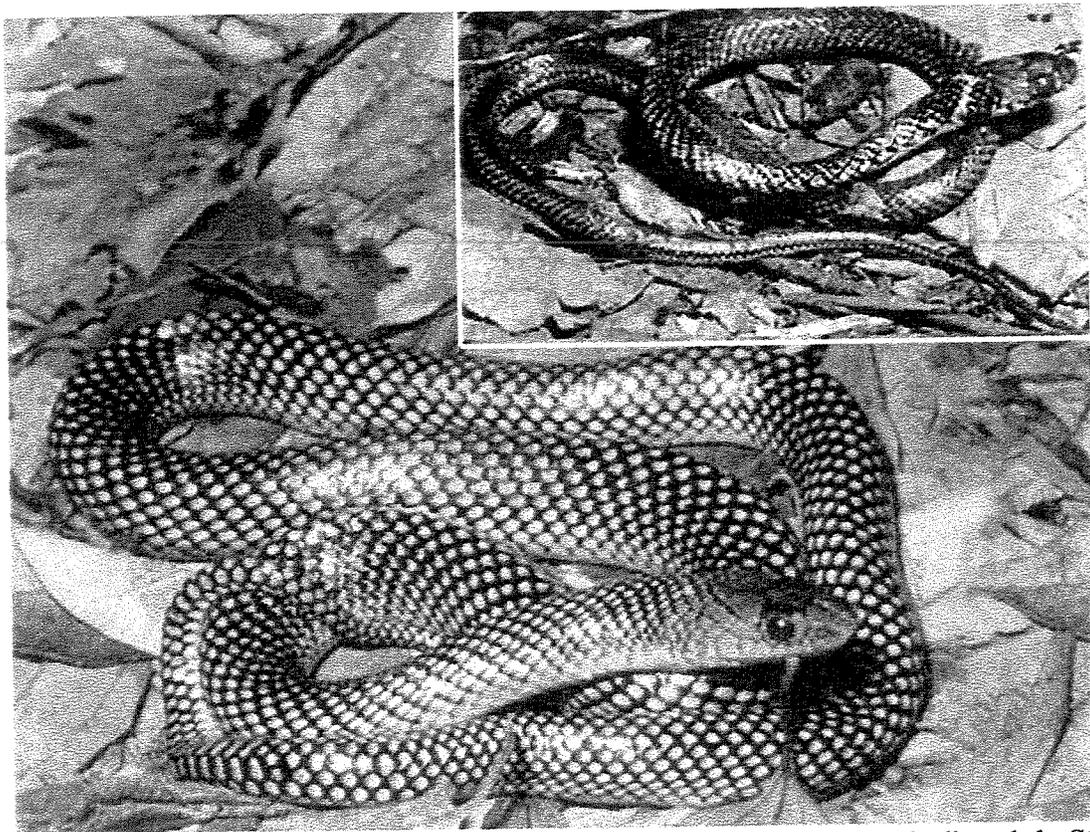


Figura 1b. Padrão de coloração de *Liophis miliaris* na Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná (MA<sub>SP-PR</sub>). Detalhe: jovem (Fotos: Otavio A.V. Marques).

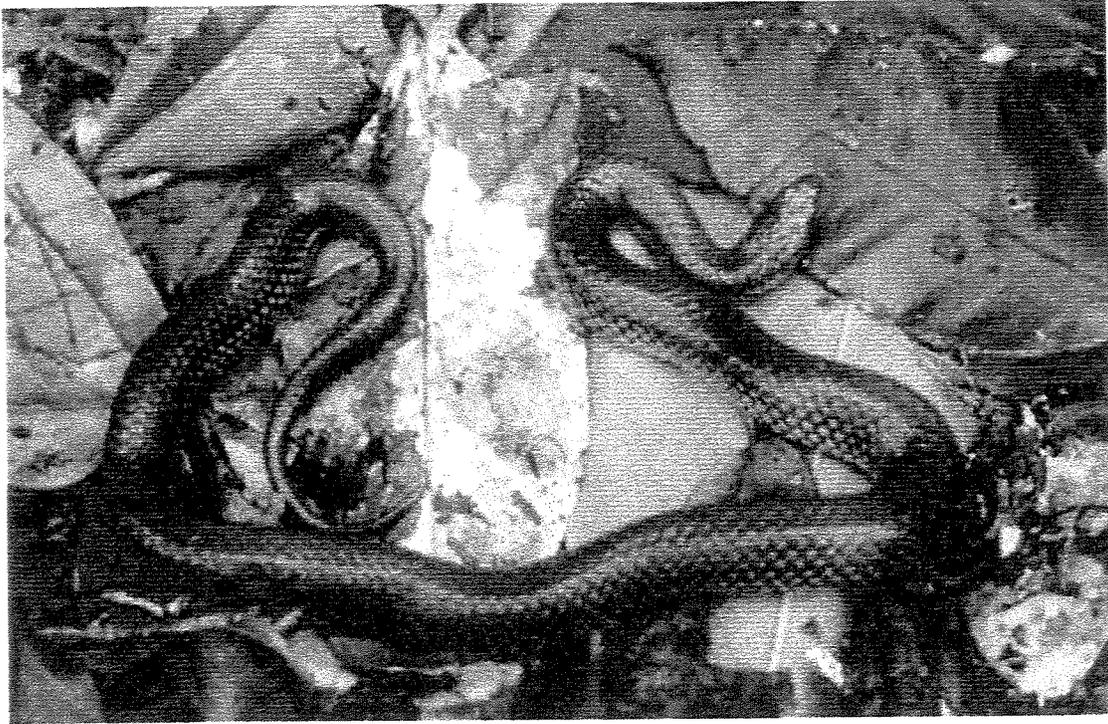


Figura 1c. Padrão de coloração de *Liophis miliaris* na Mata Atlântica do sul da Bahia (MA<sub>BA</sub>)  
(Foto: Otavio A.V. Marques).

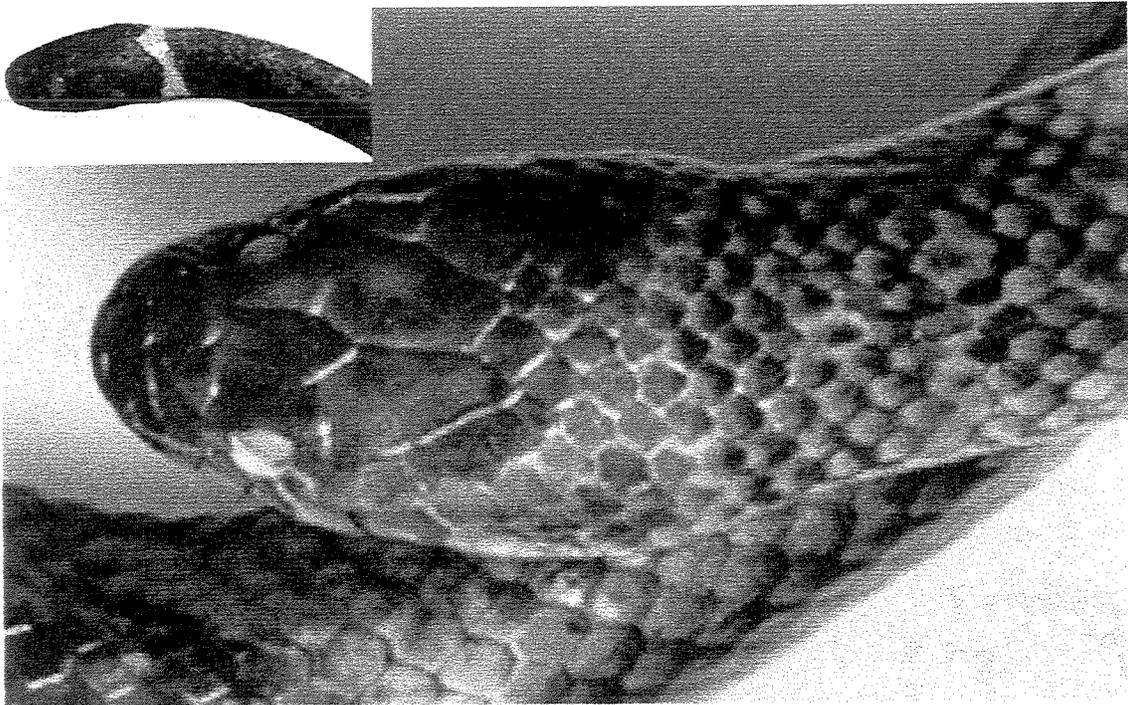
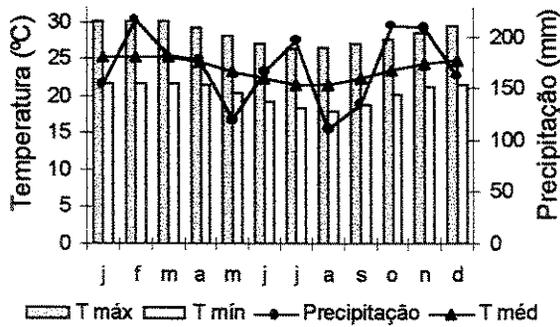


Figura 1d. Coloração da cabeça de *Liophis miliaris* na Mata Atlântica do sul da Bahia (MA<sub>BA</sub>).  
Detalhe: jovem (Fotos: Ricardo J. Sawaya).

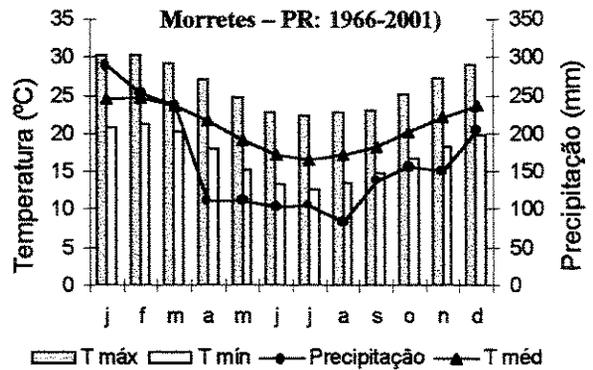
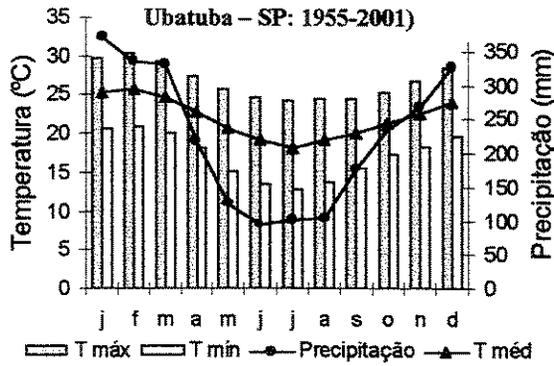


Figura 2. Localização geográfica das populações estudadas de *Liophis miliaris* no Brasil. MA<sub>BA</sub>= Mata Atlântica do sul da Bahia, MA<sub>SP-PR</sub> = Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, DA<sub>SP</sub> = Domínio Atlântico do interior de São Paulo e DA<sub>PR</sub> = Domínio Atlântico do interior do Paraná.

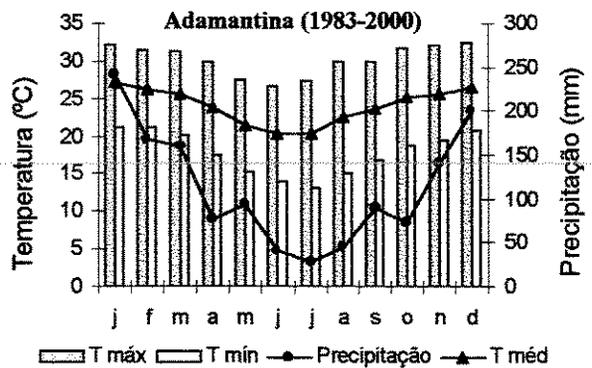
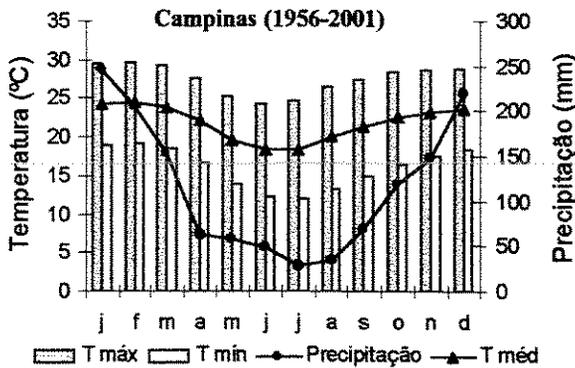
**Mata Atlântica do sul da Bahia (Ilhéus: 1967-1978)**



**Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná**



**Domínio Atlântico do interior de São Paulo**



**Domínio Atlântico do interior do Paraná**

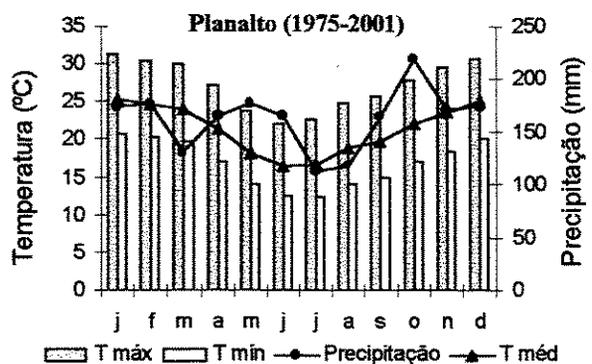
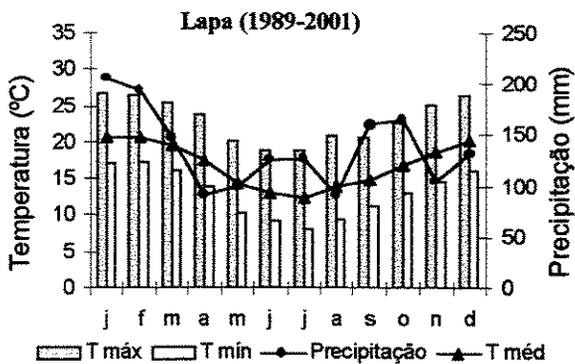


Figura 3. Padrões climáticos das áreas de ocorrência das populações estudadas de *Liophis miliaris*.

## MATERIAIS E MÉTODOS

Foram examinados 289 espécimes de *Liophis miliaris* (127 fêmeas, 140 jovens e 22 machos) provenientes da Mata Atlântica do sul da Bahia (MA<sub>BA</sub>); 249 (84 fêmeas, 106 jovens e 59 machos) da Mata Atlântica do litoral do de São Paulo e Paraná (MA<sub>SP-PR</sub>); 167 (49 fêmeas, 80 jovens e 38 machos) provenientes de áreas de domínio Atlântico do interior do Estado de São Paulo (DA<sub>SP</sub>) e 201 (84 fêmeas, 64 jovens e 53 machos) exemplares do Domínio Atlântico do interior do Estado do Paraná (DA<sub>PR</sub>). Os exemplares estão depositados nas coleções herpetológicas da Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (CEPLAC), Instituto Butantan (IB), Museu de História Natural do Capão da Imbuia (MHNCI), Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC), e Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz (MZUESC). Cada exemplar foi medido quanto ao comprimento rostro-cloacal (CRC em mm, utilizando-se trena de acurácea de 1 mm), comprimento e largura da cabeça (Cca e Lca em mm, utilizando-se paquímetro de acurácea de 0,1 mm) e dissecado por meio de incisão ventral registrando-se: (1) tamanho do maior folículo ovariano ou ovo, em mm, medidos com paquímetro de acurácea de 0,1mm, (2) número de ovos ou folículos ovarianos com tamanho próximo ao de ovos (> 15 ou 20 mm), (3) estado do oviduto (pregueados ou não) e presença ou ausência de corpo lúteo (sugerindo recente oviposição – cf. BETZ 1966 e SHINE 1977a), (4) presença ou ausência de conteúdo gastrointestinal, (5) comprimento, largura e espessura de ambos os testículos, em mm, medidos com paquímetro de acurácea de 0,1mm, (6) diâmetro do ducto deferente direito, na porção distal, em mm, medidos com paquímetro de acurácea de 0,1mm, e (7) número de endoparasitos (nematóides e acantocéfalos).

O volume do testículo e dos ovos foi calculado por meio da fórmula do volume de um elipsóide ( $4/3\pi abc$ , onde  $a$  é metade do comprimento,  $b$  é metade da largura e  $c$  a espessura do testículo ou ovo) (PLEGUEZUELOS & FERICHE 1999). O volume dos testículos foi utilizado como indicador da atividade espermatogênica (veja FOX 1952, SHINE 1977b, VOLSFØE 1944). Fêmeas foram consideradas maduras

quando possuíam folículos em vitelogênese secundária ( $> 10$  mm), ovos nos ovidutos e/ou ovidutos pregueados (SHINE 1978a) e machos quando possuíam testículos túrgidos e ducto deferente opaco e enovelado (MARQUES 1992, SHINE 1980a, SLIP & SHINE 1988).

Fêmeas prenhes recebidas no IB foram mantidas na Universidade Estadual de Campinas em terrários de vidro adequados ao seu tamanho, contendo água, abrigo e alimento (peixe e anuros) oferecidos *ad libitum* a cada 10-15 dias. A temperatura foi aquela do ambiente e a umidade controlada com borrifadas de água. Após a desova (até 48h após a postura) as fêmeas foram medidas (CRC em mm, utilizando-se trena de acurácea de 1 mm) e pesadas, em seguida os ovos foram contados, medidos e pesados. Após a tomada de dados, os ovos foram incubados dentro de caixas plásticas individuais contendo vermiculita umedecida.

Dados da recepção do IB foram utilizados para inferir a época de recrutamento dos jovens nas áreas da MA<sub>SP-PR</sub> e DA<sub>SP</sub> (*cf.* MARQUES ET AL 2001). Para inferir sobre a época de recrutamento dos jovens na MA<sub>BA</sub> e DA<sub>PR</sub> e atividade dos adultos nas quatro áreas, utilizou-se os dados dos espécimes em coleção.

O parasitismo por cistacantos de acantocéfala (na cavidade peritoneal) e por nematóides (no estômago) foi classificado em três níveis, de acordo com uma estimativa visual do número de parasitos: 1 – até 15 parasitos, 2 – de 15 a 30 parasitos, 3 – mais de 30 parasitos. A prevalência de parasitos é a proporção de indivíduos infectados em relação à amostra total de indivíduos.

#### ANÁLISE DE DADOS:

Quando a distribuição dos dados não se ajustava à distribuição normal ou as variâncias não eram homogêneas utilizou-se testes não paramétricos (ZAR 1999). O tamanho (CRC) dos machos e fêmeas em cada região foi comparado por meio do teste de Mann-Whitney (ZAR 1999).

O tamanho dos indivíduos (CRC) proveniente das três regiões foi comparado utilizando o teste

de Kruskal-Wallis e teste Post-hoc de comparações múltiplas (ZAR 1999). O tamanho da cabeça dos espécimes foi comparado, entre as áreas e entre sexos, por meio dos testes Mann-Whitney e Kruskal-Wallis e teste Post-hoc de comparações múltiplas, utilizando-se os resíduos (ZAR 1999). O índice de dimorfismo sexual (SSD) foi calculado utilizando a fórmula “(CRC médio dos adultos do sexo de maior tamanho/ CRC médio dos adultos do sexo de menor tamanho) - 1” (cf. SHINE 1994).

As relações entre CRC, número de ovos, comprimento e largura de ovos foi analisada por meio de regressão linear. A fecundidade (número de ovos) das fêmeas foi comparada nas três áreas por meio do teste de Kruskal-Wallis, utilizando os resíduos do número de ovos em relação ao CRC da progenitora (ZAR 1999). A frequência reprodutiva das fêmeas foi estimada utilizando a proporção de indivíduos reprodutivos na estação reprodutiva (cf. SEIGEL & FORD 1987).

O volume total dos testículos (direito + esquerdo) e o diâmetro do ducto deferente estão relacionados ao comprimento rostro-cloacal (CRC) do macho. Como essas relações alométricas diferem ao longo do ciclo reprodutivo (e, portanto, ao longo do ano – SHINE ET AL. 1998a) calculou-se o resíduo do volume total dos testículos e do diâmetro do ducto deferente em relação ao CRC, em quatro períodos: janeiro a março, abril a junho, julho a setembro e outubro a dezembro. A variação dos resíduos do volume dos testículos e do diâmetro do deferente nesses quatro períodos foi analisada utilizando o teste de Kruskal-Wallis.

O número de fêmeas reprodutivas e não reprodutivas infectadas por parasitos foi comparado por meio do teste exato de Fisher (ZAR 1999). Para este teste foram consideradas apenas duas categorias de infestação: nível 1 – até 15 parasitos, nível 2 – mais de 15 parasitos. A relação do nível de infestação (considerando-se três níveis) por parasitos e o resíduo do volume dos testículos foi analisada por meio de uma regressão linear.

A atividade dos indivíduos foi inferida pela comparação do número de indivíduos por período do ano (4 períodos: janeiro-março, abril-junho, julho-setembro e outubro-dezembro), por meio de um

teste qui-quadrado (ZAR 1999).

Os testes estatísticos foram feitos com auxílio dos programas STATISTICA 5 e BIOESTAT

2.0. O nível de significância foi de  $\alpha = 0,05$  para todos os testes.

## RESULTADOS

### **Maturidade sexual:**

Os machos atingem a maturidade sexual com menor tamanho que as fêmeas em todas as populações (Tabela 1). Na MA<sub>BA</sub> ambos os sexos atingem a maturidade sexual com menor tamanho corporal em relação às das outras localidades (Tabela 1). De forma geral, fêmeas estão maduras com CRC entre 400 e 534 mm e os machos entre 355 e 417 mm (Tabela 1).

### **Dimorfismo sexual:**

Fêmeas adultas são significativamente maiores do que os machos, independentemente da região (Tabela 1). De forma geral, o CRC médio das fêmeas varia de 555,8 a 713,3 mm enquanto o CRC médio dos machos varia entre 465,4 e 580,6 mm (Tabela 1). O tamanho dos machos e das fêmeas adultas diferem significativamente entre as diferentes regiões ( $H = 30,97$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0,0001$  para machos e  $H = 95,95$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0,0001$  para fêmeas). Indivíduos de ambos os sexos provenientes da MA<sub>SP-PR</sub> possuem maior tamanho e os da MA<sub>BA</sub> são menores (Tabelas 1 e 2). O índice de dimorfismo sexual em termos de tamanho corporal (SSD) é semelhante entre as áreas (Tabela 1).

O comprimento e largura relativos da cabeça das fêmeas e machos não diferem significativamente entre si em nenhuma das localidades (Tabela 3), portanto o dimorfismo sexual ocorre aparentemente apenas em relação ao CRC.

**Tabela 1. Estatísticas das diferenças entre o comprimento rostro-cloacal (CRC em mm) de machos e fêmeas adultas de *Liophis miliaris* em cada uma das quatro áreas estudadas.**

Local	média CRC ♀ ± DP	mín-máx	n	média CRC ♂ ± DP	mín-máx	n	Z	P	SSD
MA <sub>BA</sub>	555,8 ± 101,0	400-1015	127	465,4 ± 78,4	355-650	23	7,21	<0,0001	0,19
MA <sub>SP-PR</sub>	713,3 ± 111,7	534-985	83	580,6 ± 84,8	410-745	59	6,41	<0,0001	0,23
DA <sub>SP</sub>	676,2 ± 118,5	505-1005	49	539,1 ± 94,4	417-905	37	4,98	<0,0001	0,25
DA <sub>PR</sub>	670,9 ± 115,1	507-876	80	532,3 ± 85,1	380-744	104	7,68	<0,0001	0,26

MA<sub>BA</sub> = Mata Atlântica do sul da Bahia, MA<sub>SP-PR</sub> = Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, DA<sub>SP</sub> = Domínio Atlântico do interior de São Paulo, DA<sub>PR</sub> = Domínio Atlântico do interior do Paraná. SSD = Índice do dimorfismo sexual. DP = desvio padrão da média. Z = estatística calculada referente ao teste Mann-Whitney.

**Tabela 2. Comparação do comprimento rostro-cloacal dos machos e fêmeas adultos de *Liophis miliaris* nas quatro áreas estudadas. Resultados de “p” para o “post-hoc” de Kruskal-Wallis.**

	♀				♂			
	MA <sub>BA</sub>	MA <sub>SP-PR</sub>	DA <sub>SP</sub>	DA <sub>PR</sub>	MA <sub>BA</sub>	MA <sub>SP-PR</sub>	DA <sub>SP</sub>	DA <sub>PR</sub>
MA <sub>BA</sub>								
MA <sub>SP-PR</sub>	< 0,0001				< 0,0001			
DA <sub>SP</sub>	< 0,0001	0,098		0,0054	0,0059			0,8960
DA <sub>PR</sub>	< 0,0001	0,0327	0,839	0,0020	0,0002			

MA<sub>BA</sub> = Mata Atlântica do sul da Bahia, MA<sub>SP-PR</sub> = Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, DA<sub>SP</sub> = Domínio Atlântico do interior de São Paulo, DA<sub>PR</sub> = Domínio Atlântico do interior do Paraná.

**Tabela 3. Estatísticas das diferenças entre os resíduos do comprimento e largura da cabeça de machos e fêmeas de *Liophis miliaris* nas quatro regiões estudadas.**

	MABA	MA <sub>SP-PR</sub>	DA <sub>SP</sub>	DA <sub>PR</sub>
Comprimento da cabeça	Zaj = 0,014, p = 0,988	Zaj = 0,169, p = 0,866	Zaj = -,0167, p = 0,865	Zaj = 0,744, p = 0,467
Largura da cabeça	Zaj = -0,901, p = 0,367	Zaj = -1,464, p = 0,143	Zaj = -0,297, p = 0,766	Zaj = -0,762, p = 0,446

MA<sub>BA</sub> = Mata Atlântica do sul da Bahia, MA<sub>SP-PR</sub> = Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, DA<sub>SP</sub> = Domínio Atlântico do interior de São Paulo, DA<sub>PR</sub> = Domínio Atlântico do interior do Paraná.

### **Ciclo Folicular e desovas:**

*Mata Atlântica do sul da Bahia (MA<sub>BA</sub>)* - embora tenham sido registrados apenas dois indivíduos com ovos (em outubro e novembro), folículos em vitelogênese secundária ocorreram praticamente ao longo do ano todo (Figura 3). Fêmeas com oviduto muito pregueado, sugerindo oviposição recente, foram registradas em fevereiro, março e setembro (Figura 3).

*Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná (MA<sub>SP-PR</sub>)* - folículos em vitelogênese secundária, ovos nos ovidutos e ovidutos muito pregueados foram registrados principalmente no final do ano, a partir de setembro até dezembro (Figura 4). Uma fêmea coletada em janeiro de 2000, mantida em cativeiro isolada de machos, depositou ovos em janeiro de 2000, dezembro de 2001 e fevereiro de 2002, portanto a última desova ocorreu após 13 meses de coleta (Figura 4). Os ovos dessas desovas foram contaminados por fungos antes do desenvolvimento e eclosão dos recém-nascidos. Uma fêmea apresentou simultaneamente ovos nos ovidutos e folículos em vitelogênese secundária (18,5 mm).

*Domínio Atlântico do interior de São Paulo (DA<sub>SP</sub>)* - folículos em vitelogênese secundária, ovos nos ovidutos e ovidutos muito pregueados também ocorreram principalmente entre setembro e dezembro. Entretanto, vitelogênese secundária foi registrada em período anterior, em alguns indivíduos (Figura 5). Uma desova foi encontrada na natureza e levada ao IB em dezembro. Uma fêmea foi coletada em janeiro no momento da oviposição. Uma outra fêmea, não prenhe coletada em outubro de 2001 foi mantida em cativeiro na ausência de machos e desovou em novembro de 2001 e outubro de 2002 (portanto, após um ano de coleta). Uma terceira fêmea coletada em março de 2001 e mantida isolada de machos depositou ovos em novembro de 2001. Esta fêmea foi colocada na presença de um macho em meados de dezembro 2001 até setembro de 2002, mas não foi observado comportamento de corte ou cópula e ela desovou novamente em janeiro de 2001 e outubro de 2002 (portanto, a última desova ocorreu após 1 ano e 7 meses). Uma quarta fêmea não prenhe foi coletada em abril de 2001 foi mantida cativa na ausência de machos e depositou ovos em outubro e dezembro de 2001 (portanto, a última desova ocorreu após 8 meses). Assim, desovas em cativeiro foram obtidas em outubro (n = 3),

novembro (n = 2), dezembro (n = 1) e janeiro (n = 2). Uma fêmea apresentou simultaneamente ovos nos ovidutos e folículos em vitelogênese secundária (16,3 mm).

*Domínio Atlântico do interior do Paraná (DA<sub>PR</sub>)* - folículos em vitelogênese secundária e ovos nos ovidutos ocorreram de outubro até fevereiro (Figura 6). Uma fêmea apresentou corpo lúteo em fevereiro, indicando recente oviposição (Figura 6). Quatro fêmeas apresentaram simultaneamente ovos nos ovidutos e folículos em vitelogênese secundária (10,7; 10,9; 11,1 e 12mm).

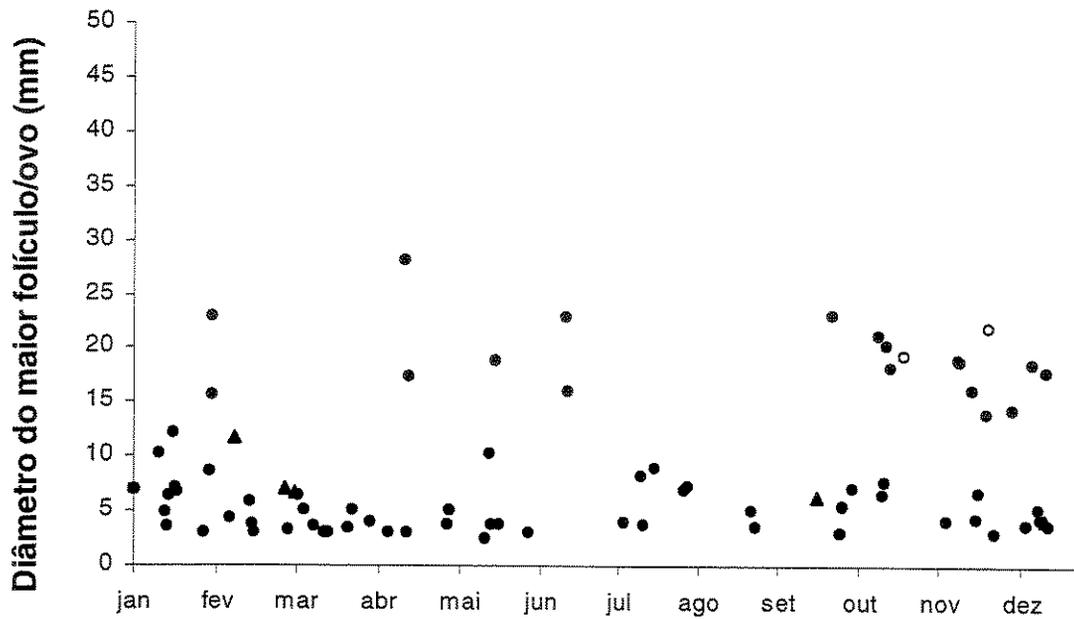


Figura 3. Variação sazonal do diâmetro do maior folículo ovariano de *Liophis miliaris* da Mata Atlântica do sul da Bahia (MA<sub>BA</sub>). Círculos cheios = folículos, círculos vazios = ovos, triângulos = folículos de serpentes com ovidutos muito preguiados.

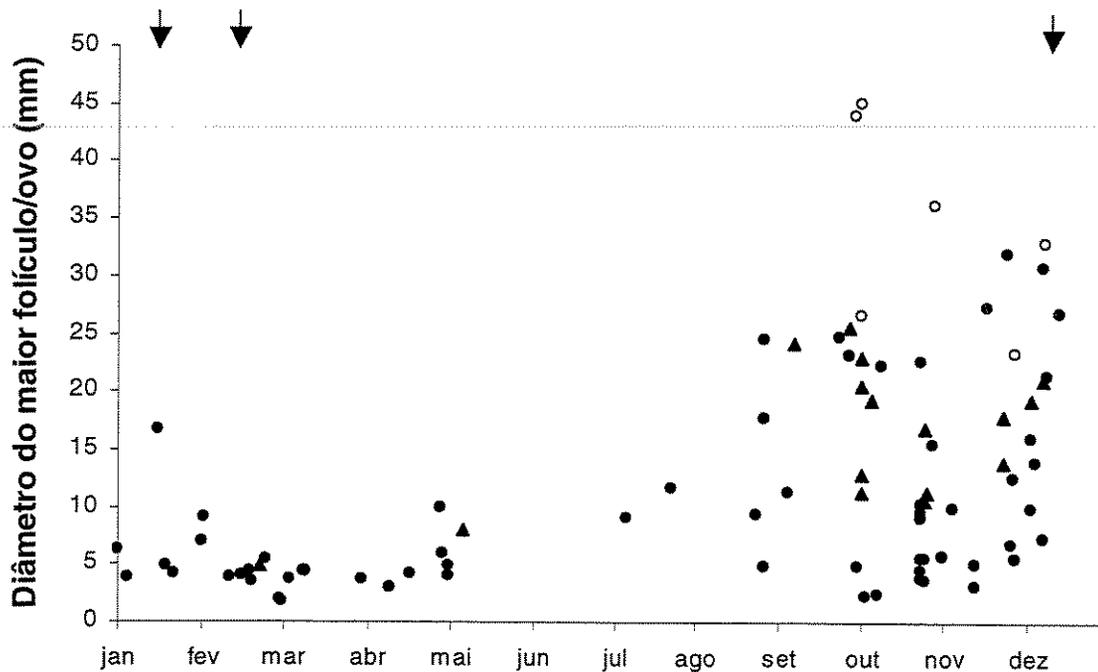


Figura 4. Variação sazonal do diâmetro do maior folículo ovariano de *Liophis miliaris* da Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná (MA<sub>SP-PR</sub>). Círculos cheios = folículos, círculos vazios = ovos, triângulos = folículos de serpentes com ovidutos muito preguiados, setas = oviposturas.

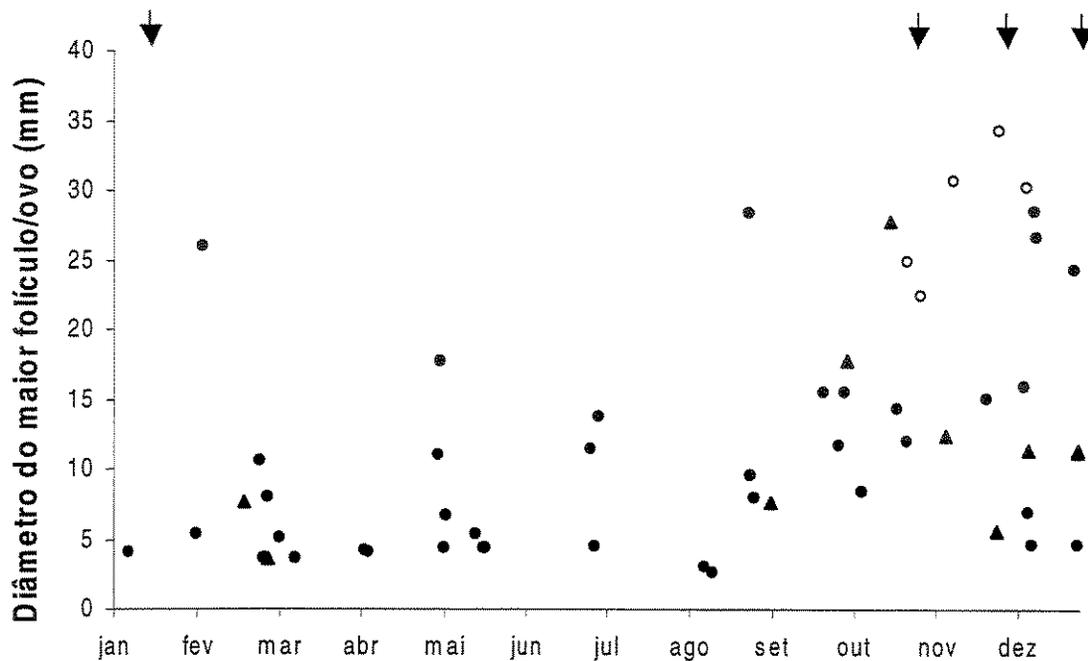


Figura 5. Variação sazonal do diâmetro do maior folículo ovariano de *Liophis miliaris* do Domínio Atlântico do interior de São Paulo (DA<sub>SP</sub>). Círculos cheios = folículos, círculos vazios = ovos, triângulos = folículos de serpentes com ovidutos muito pregueados, setas = oviposturas.

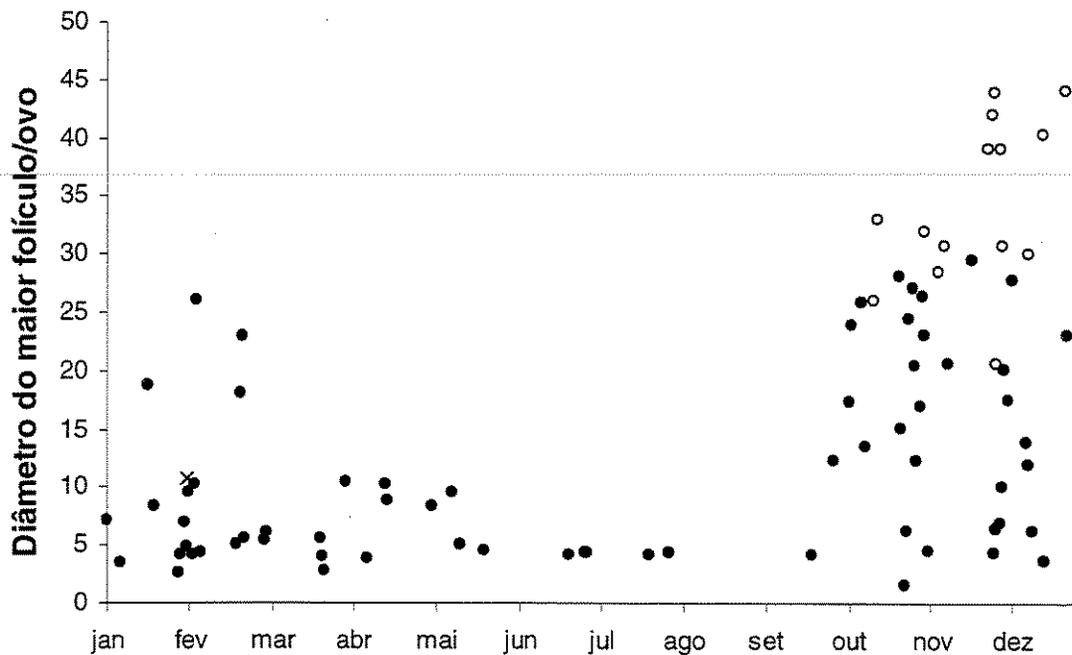


Figura 6. Variação sazonal do diâmetro do maior folículo ovariano de *Liophis miliaris* do Domínio Atlântico do interior do Paraná (DA<sub>PR</sub>). Círculos cheios = folículos, círculos vazios = ovos, cruz = folículo de serpentes com corpo lúteo.

### **Corte:**

Comportamento de corte em cativeiro foi registrado em duas ocasiões. Um macho, proveniente do DA<sub>SP</sub>, cortejou uma fêmea proveniente da MA<sub>SP-PR</sub> durante cinco dias - de 11 a 14 de março de 2002. O macho apresentava contrações circulares rítmicas na metade posterior do corpo enquanto alinhava-o com o corpo da fêmea. Sua cauda entrelaçava a porção posterior do corpo da fêmea, próximo à cloaca. Por alguns minutos o macho permaneceu sobre a fêmea, com sua cabeça sobre a dela. Durante todo o tempo ele apresentava as contrações corporais e a cauda entrelaçada próxima à cloaca da fêmea. O comportamento ocorreu tanto dentro da água como na área seca. Embora a corte tenha se prolongado por vários dias, não foi observada cópula. Após esse período, esse macho foi colocado com outra fêmea, proveniente do interior de São Paulo, com a qual ficou até o final de maio de 2002. Durante esse período foi observado apenas o comportamento de entrelaçamento com a cauda. Não foram observadas contrações corporais ou tentativas de alinhamento. No final de maio de 2002 esse mesmo macho foi colocado com outra fêmea, proveniente do DA<sub>SP</sub>. No dia 19 de junho de 2002 foram observadas contrações circulares no corpo do macho e entrelaçamento de caudas. Como os indivíduos estavam escondidos no interior de um abrigo de tijolos, no terrário, não foi possível observar se houve alinhamento dos corpos. Durante o período em que a observação foi possível, a fêmea não levantou a escama cloacal para que ocorresse a cópula. Durante a observação dos comportamentos de corte os indivíduos se alimentaram normalmente. O comportamento de corte cessava quando era oferecido alimento e reiniciava-se após os indivíduos se alimentarem.

### **Tamanho de recém-nascidos e época de recrutamento:**

*Mata Atlântica do sul da Bahia (MA<sub>BA</sub>)* - não foram obtidos dados de ninhadas nessa área. Entretanto, o menor jovem preservado apresentou CRC = 113 mm. Recém-nascidos (CRC < 160 mm) foram coletados praticamente ao longo de todo ano, parecendo existir pico de recrutamento no mês de janeiro (Figura 7).

*Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná (MA<sub>SP-PR</sub>)* - nessa área o menor jovem preservado apresentou CRC = 169 mm. O CRC médio dos recém-nascidos de desovas provenientes desta região foi de  $127,3 \pm 7$  mm (118-130 mm, n = 7; ovos incubados em cativeiro) e  $172,4 \pm 6,6$  mm (162-178, n = 5; ovos recebidos no momento da eclosão, mas recém-nascidos medidos após 29 dias). Uma desova foi recebida no IB em dezembro, no momento da eclosão. Recém-nascidos (CRC < 230 mm) foram encontrados em maior número entre dezembro e junho e poucos durante os outros meses do ano (Figura 8).

*Domínio Atlântico do interior de São Paulo (DA<sub>SP</sub>)* - o menor jovem preservado apresentou CRC = 170 mm. Cinco recém-nascidos de uma mesma localidade, foram obtidos pelo mesmo coletor em 07 de fevereiro de 2002 e apresentaram CRC médio de  $175 \pm 4,6$  mm (172-182 mm). Duas desovas foram recebidas em fevereiro no momento da eclosão. O CRC médio dos recém-nascidos de uma dessas ninhadas foi de  $184,3 \pm 4,5$  (173-190 mm, n = 17). Nessa área, recém-nascidos (CRC < 230 mm) foram encontrados em maior número entre janeiro e abril. (Figura 9).

*Domínio Atlântico do interior do Paraná (DA<sub>PR</sub>)* - nessa área, o menor jovem preservado apresentou CRC = 150 mm e não foram obtidos dados de ninhadas. Recém-nascidos (CRC < 230 mm) foram coletados principalmente em março e abril (Figura 10).

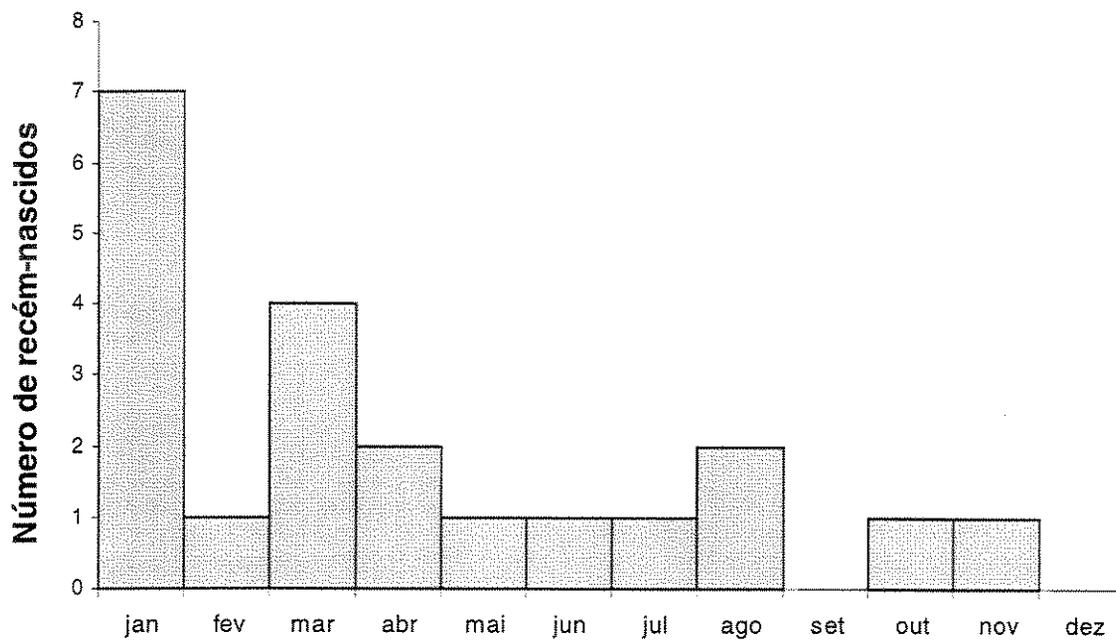


Figura 7. Número de recém-nascidos (CRC < 160 mm) de *Liophis miliaris* coletados ao longo do ano na Mata Atlântica do sul da Bahia (MA<sub>BA</sub>).

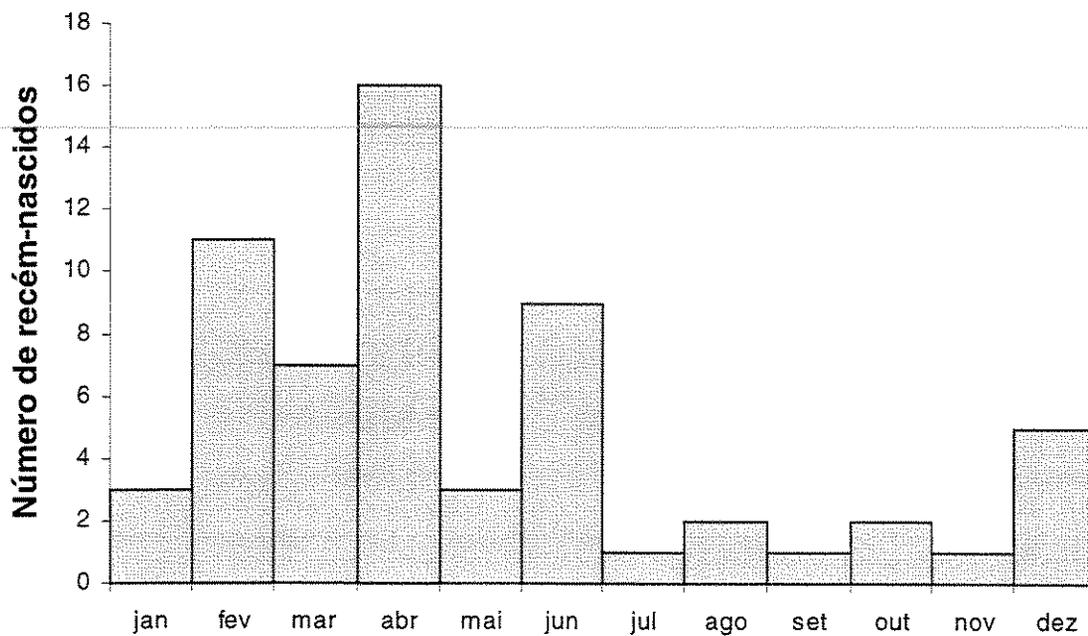


Figura 8. Número de recém-nascidos (CRC < 230 mm) de *Liophis miliaris* coletados ao longo do ano na Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná (MA<sub>SP-PR</sub>).

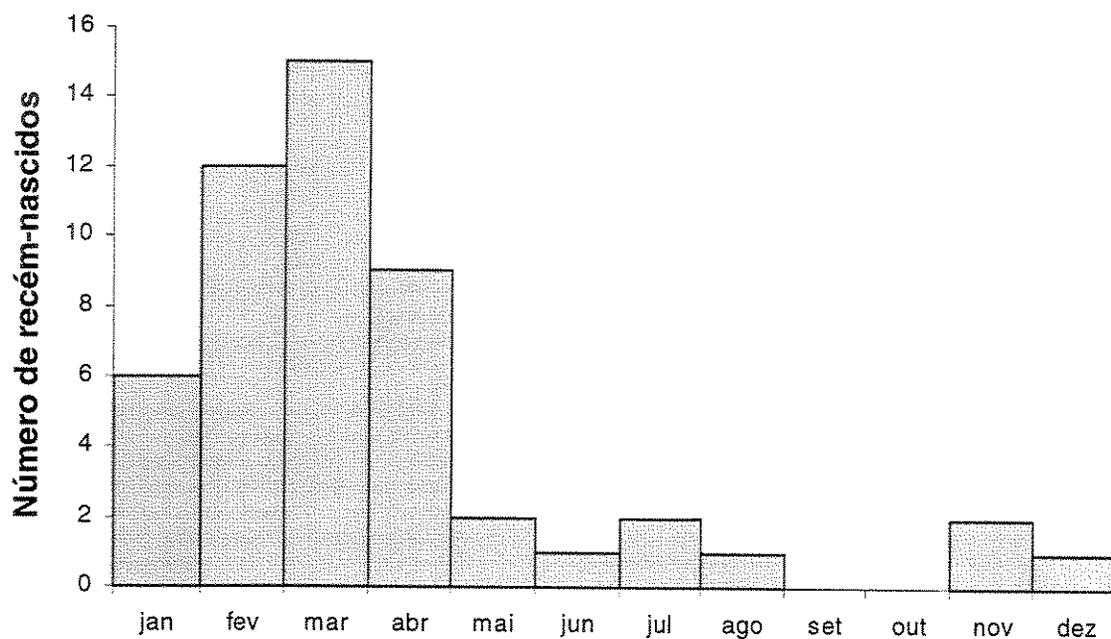


Figura 9. Número de recém-nascidos (CRC < 230 mm) de *Liophis miliaris* coletados ao longo do ano no Domínio Atlântico do interior de São Paulo (DA<sub>SP</sub>).

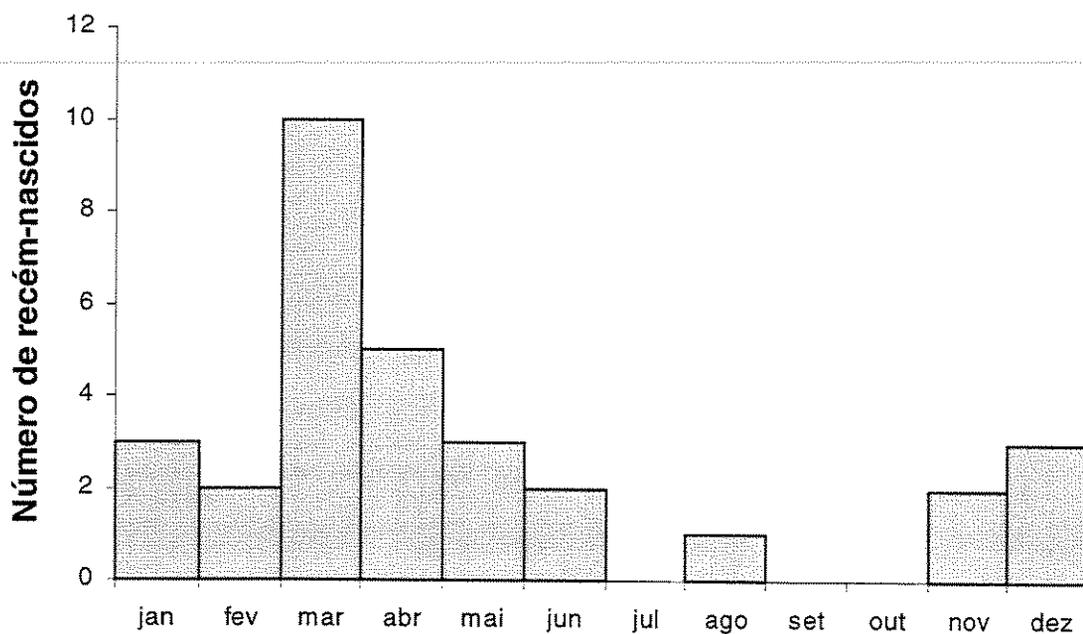


Figura 10. Número de recém-nascidos (CRC < 230 mm) de *Liophis miliaris* coletados ao longo do ano no Domínio Atlântico do interior do Paraná (DA<sub>PR</sub>).

### **Esforço reprodutivo:**

O tamanho da ninhada nas quatro populações não difere significativamente ( $H = 1,885$ ,  $gl = 3$ ,  $p = 0,597$ ; Tabela 4), variando de 9 a 10,6 ovos em média (Tabela 4). De forma geral, os ovos apresentam de 20 a 28,3 mm de comprimento e 11,3 a 13,9 mm de largura (Tabela 4). O comprimento dos ovos das populações da  $MA_{BA}$  e do  $DA_{SP}$  não diferem entre si, mas são menores que os ovos das fêmeas da  $MA_{SP-PR}$ . A população do  $DA_{PR}$  apresenta os ovos mais compridos ( $H = 53,104$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0,0001$ ; Tabela 4). Quanto à largura, os ovos das populações da  $MA_{BA}$  e da  $MA_{SP-PR}$  também não diferem entre si e são mais estreitos que os ovos da população do  $DA_{SP}$ . Os ovos das fêmeas do  $DA_{PR}$  também são os mais largos ( $H = 51,222$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0,0001$ ; Tabela 4).

Após a oviposição os ovos das fêmeas do  $DA_{SP}$  apresentaram em média  $27,6 \pm 3,5$  (22,5-35,5) mm de comprimento e  $15,0 \pm 1,0$  (12,1-16,7) mm de largura ( $n = 40$  ovos, provenientes de quatro ninhadas). O RCM (“relative clutch mass” = Massa ovos / Massa da progenitora após a desova – SHINE 1980a) dessa população foi de  $0,26 \pm 0,05$  ( $n = 3$ ).

A frequência reprodutiva é menor na  $MA_{BA}$  do que nas outras três áreas, durante a estação reprodutiva ( $X^2 = 50,227$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0,0001$ ) e também ao longo de todo o ano ( $X^2 = 14,977$ ,  $gl = 3$ ,  $p = 0,0018$ ; Tabela 4).

**Tabela 4. Parâmetros do tamanho da ninhada e medidas do tamanho dos ovos de *Liophis miliaris* nas quatro áreas estudadas.**

População	Tamanho da ninhada*	Comprimento dos ovos (mm)	Largura dos ovos (mm)	% ♀♀ reprodutivas na estação reprodutiva**	% ♀♀ reprodutivas no ano
MA <sub>BA</sub>	9,0 ± 3,4 (5-17, n = 20)	20,0 ± 5,1 (11,3-33,9, n = 54 ovos de 5 ♀♀)	11,9 ± 1,6 (6,7-16,2, n = 54 ovos de 5 ♀♀)	32,8	32,8
MA <sub>SP-PR</sub>	10,6 ± 3,3 (5-17, n = 20)	26,3 ± 7,3 (16,6-45,1, n = 41 ovos de 5 ♀♀)	11,3 ± 1,3 (9-14,6, n = 41 ovos de 5 ♀♀)	70,0	52,5
DA <sub>SP</sub>	10,9 ± 6,5 (4-30, n = 14)	21,5 ± 5,3 (12,7-34,3, n = 63 ovos de 4 ♀♀)	12,7 ± 1,7 (8,7-16,3, n = 63 ovos de 4 ♀♀)	70,2	58,3
DA <sub>PR</sub>	10,0 ± 4,4 (1-18, n = 28)	28,3 ± 5,8 (19,5-44, n = 52 ovos de 7 ♀♀)	13,9 ± 2,1 (9,3-18, n = 52 ovos de 7 ♀♀)	77,0	53,6

MA<sub>BA</sub> = Mata Atlântica do sul da Bahia, MA<sub>SP-PR</sub> = Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, DA<sub>SP</sub> = Domínio Atlântico do interior de São Paulo, DA<sub>PR</sub> = Domínio Atlântico do interior do Paraná. \* Calculado a partir do número de ovos nos ovidutos ou folículos ovarianos bem desenvolvidos (> 15 mm na MA<sub>BA</sub> e > 20 mm nas outras localidades). \*\* Estação reprodutiva na MA<sub>BA</sub> foi considerada ao longo do ano, na MA<sub>SP-PR</sub> e DA<sub>SP</sub> de setembro a dezembro e no DA<sub>PR</sub> de outubro a janeiro.

A proporção de fêmeas reprodutivas durante a estação reprodutiva é alta em todas as classes de tamanho, em todas as localidades estudadas, exceto na MA<sub>BA</sub> (Figuras 11 a 14). Nesta área, a frequência reprodutiva de fêmeas pequenas (< 600 mm de CRC) é pequena (Figura 11).

O CRC da progenitora não está relacionado ao volume médio dos ovos em nenhuma das áreas (Tabela 5). Entretanto, o CRC está relacionado positivamente com o número de ovos ou folículos bem desenvolvidos gerados pela fêmea em todas as áreas (Tabela 5, Figuras 15-18). Apenas em cativeiro, o número de ovos diminui com o aumento do volume médio deles, para as fêmeas do Domínio Atlântico do interior de São Paulo (Tabela 5).

A fecundidade relativa (resíduo do número de ovos em relação ao CRC da progenitora) não difere entre as fêmeas das áreas estudadas (Figura 19,  $H = 1,43$ ,  $gl = 3$ ,  $p = 0,6983$ ).

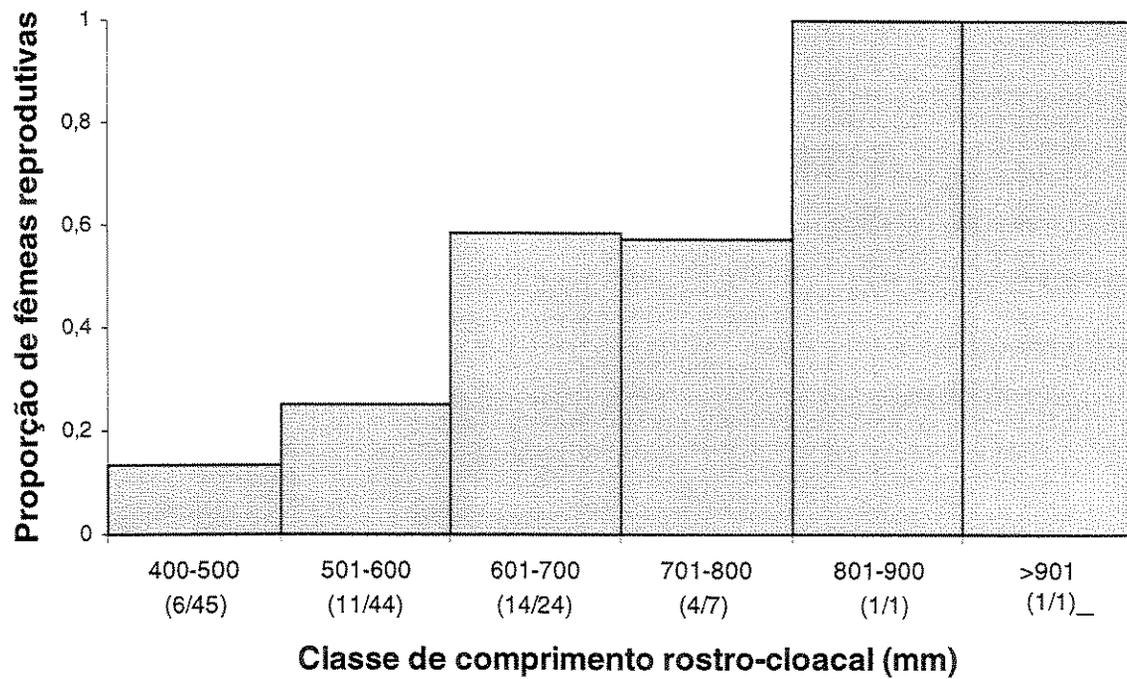


Figura 11. Proporção de fêmeas de *Liophis miliaris* que estão reprodutivas na Mata Atlântica do sul da Bahia (MA<sub>BA</sub>) em diferentes classes de tamanho. Os números entre parênteses representam número de fêmeas reprodutivas/total de fêmeas.

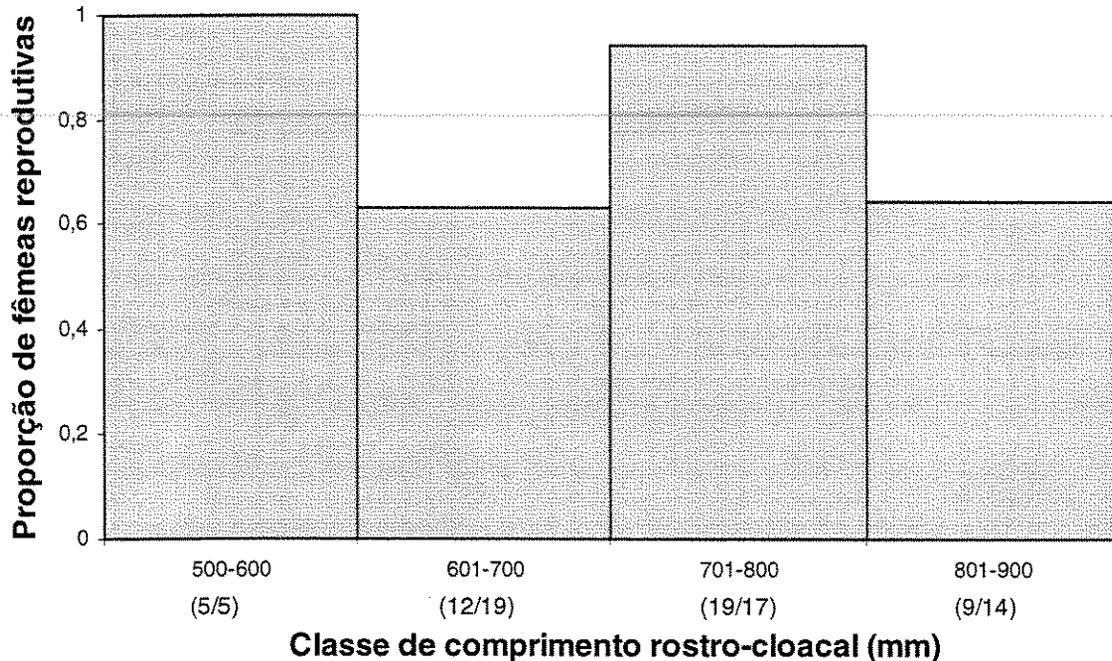


Figura 12. Proporção de fêmeas de *Liophis miliaris* que estão reprodutivas na Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná (MA<sub>SP-PR</sub>) em diferentes classes de tamanho. Os números entre parênteses representam número de fêmeas reprodutivas/total de fêmeas.

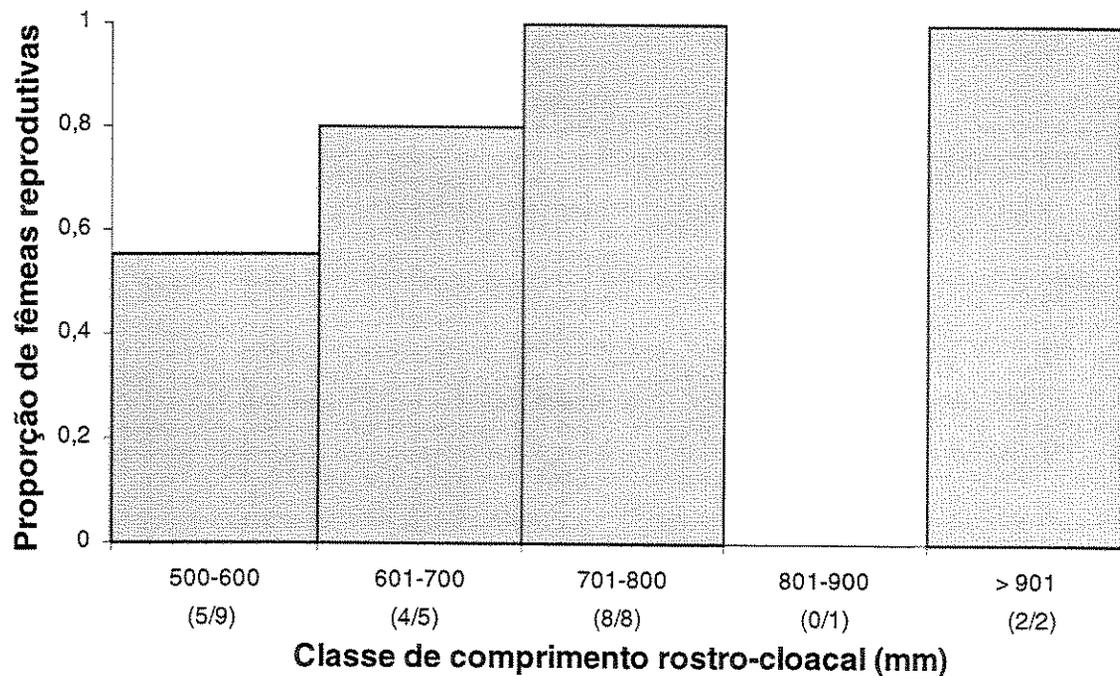


Figura 13. Proporção de fêmeas de *Liophis miliaris* que estão reprodutivas na Mata Atlântica do interior de São Paulo (DA<sub>SP</sub>) em diferentes classes de tamanho. Os números entre parênteses representam número de fêmeas reprodutivas/total de fêmeas.

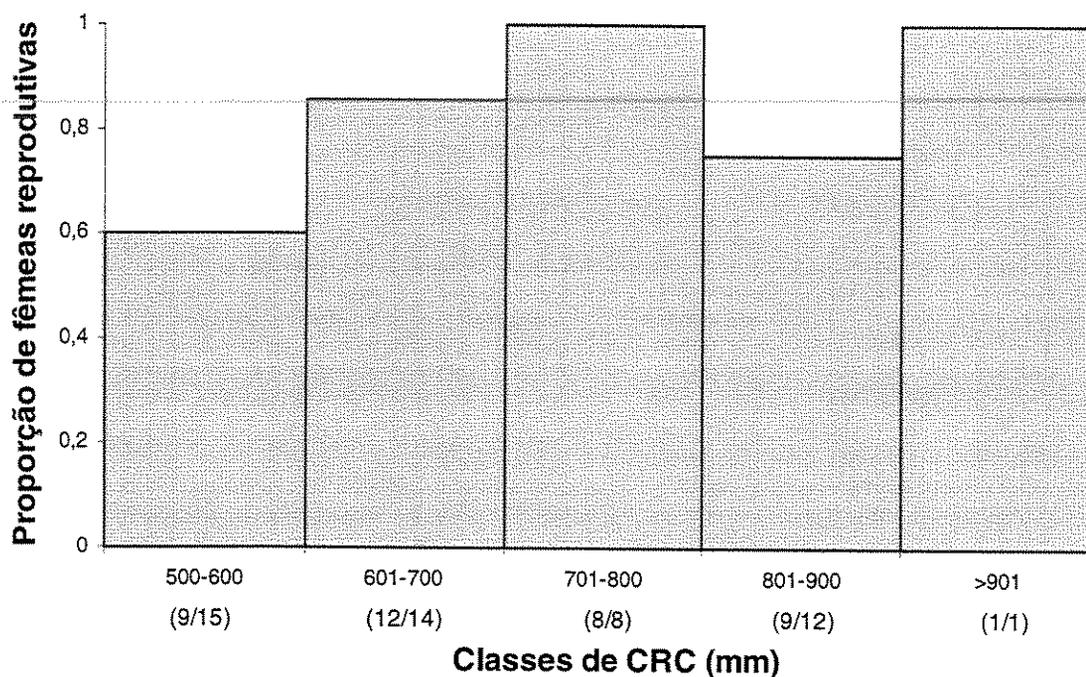


Figura 14. Proporção de fêmeas de *Liophis miliaris* que estão reprodutivas na Mata Atlântica do interior do Paraná, (DA<sub>PR</sub>) em diferentes classes de tamanho. Os números entre parênteses representam número de fêmeas reprodutivas/total de fêmeas.

**Tabela 5. Estatísticas das relações entre o volume (em mm<sup>3</sup>) e número dos ovos e o comprimento rostro-cloacal (em mm) da progenitora em *Liophis miliaris* nas quatro áreas estudadas.**

	MA <sub>BA</sub>	MA <sub>SP-PR</sub>	DA <sub>SP</sub> (fixados)	DA <sub>SP</sub> (cativoeiro)	DA <sub>PR</sub>
n <sup>o</sup> ovos/folículos X CRC	R <sup>2</sup> = 0,506, β= 0,711, R <sup>2</sup> = 0,387, β= 0,622, R <sup>2</sup> = 0,923, β= 0,961, R <sup>2</sup> = 0,463, β= 0,68, R <sup>2</sup> = 0,387, β= 0,622,				
progenitora	p= 0,0004, n= 20	p= 0,0034, n= 20	p= 0,0006, n= 7	p= 0,137, n= 6	p= 0,0034, n= 20
n <sup>o</sup> ovos X volume méd.	R <sup>2</sup> = 0,174, β= -0,42, R <sup>2</sup> = 0,608, β= -0,78, R <sup>2</sup> = 0,171, β= -0,41, R <sup>2</sup> = 0,997, β= -0,1, R <sup>2</sup> = 0,094, β= -0,31,				
ovos	p= 0,484, n= 5	p= 0,120, n= 5	p= 0,586, n= 4	p= 0,002, n= 4	p= 0,554, n= 6
CRC progenitora X	R <sup>2</sup> = 0,041, β= -0,20, R <sup>2</sup> = 0,157, β= 0,257, R <sup>2</sup> = 0,207, β= -0,46, R <sup>2</sup> = 0,377, β= -0,61, R <sup>2</sup> = 0,066, β= 0,26,				
volume méd. ovos	p= 0,744, n= 5	p= 0,623, n= 5	p= 0,545, n= 4	p= 0,386, n= 4	p= 0,623, n= 6

MA<sub>BA</sub> = Mata Atlântica do sul da Bahia, MA<sub>SP-PR</sub>= Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, DA<sub>SP</sub> = Domínio Atlântico do interior de São Paulo, DA<sub>PR</sub> = Domínio Atlântico do interior do Paraná.

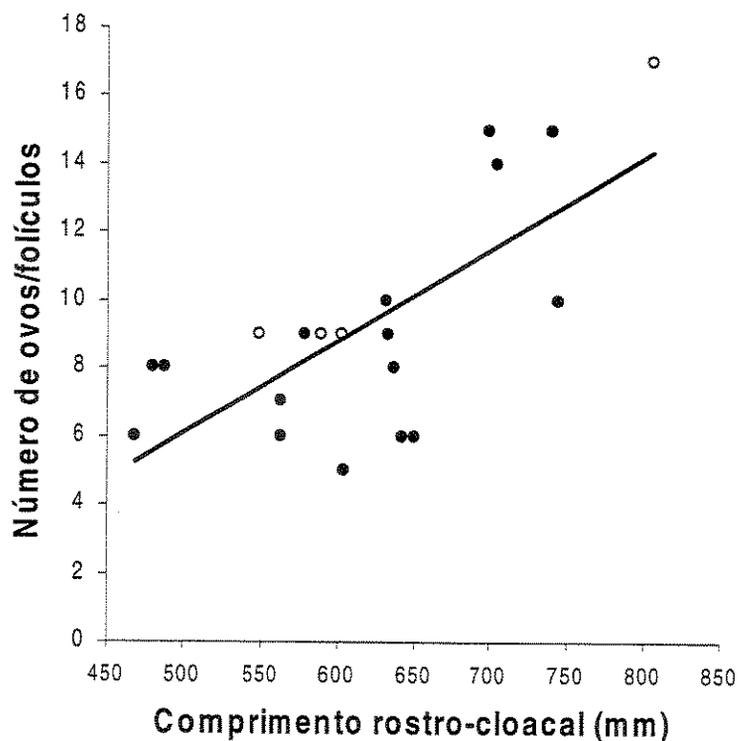


Figura 15. Relação entre o tamanho da fêmea e o número de ovos ou folículos vitelogênicos bem desenvolvidos (> 15 mm) de *Liophis miliaris* da Mata Atlântica do sul da Bahia (MA<sub>BA</sub>). Círculos cheios: folículos, círculos vazios: ovos.  $R^2 = 0,506$ ,  $\beta = 0,711$ ,  $p = 0,0004$ ,  $n = 20$ .

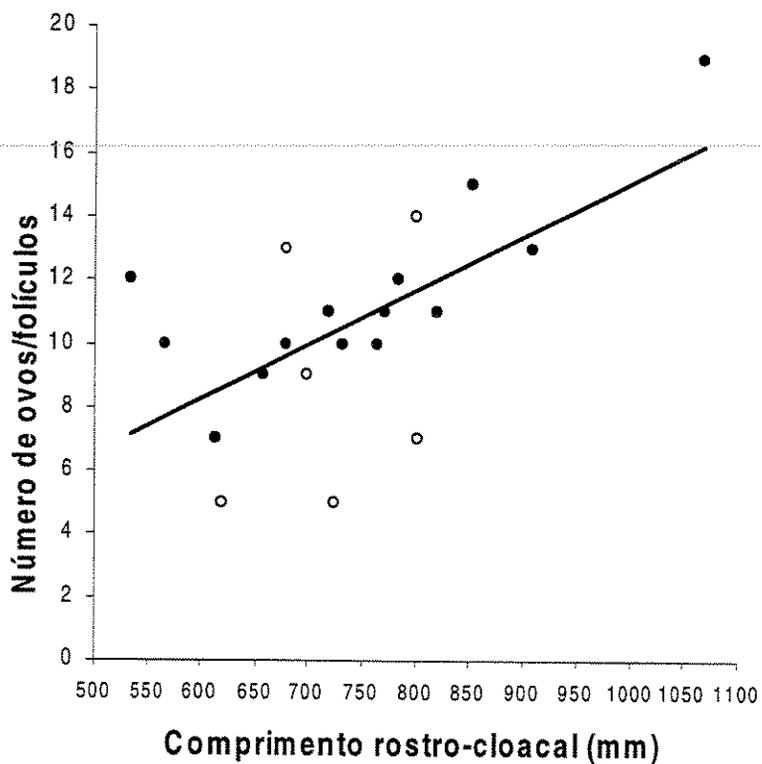


Figura 16. Relação entre o tamanho da fêmea e o número de ovos ou folículos vitelogênicos bem desenvolvidos (> 25 mm) de *Liophis miliaris* da Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná (MA<sub>SP-PR</sub>). Círculos cheios: folículos, círculos vazios: ovos.  $R^2 = 0,387$ ,  $\beta = 0,622$ ,  $p = 0,0034$ ,  $n = 20$ .

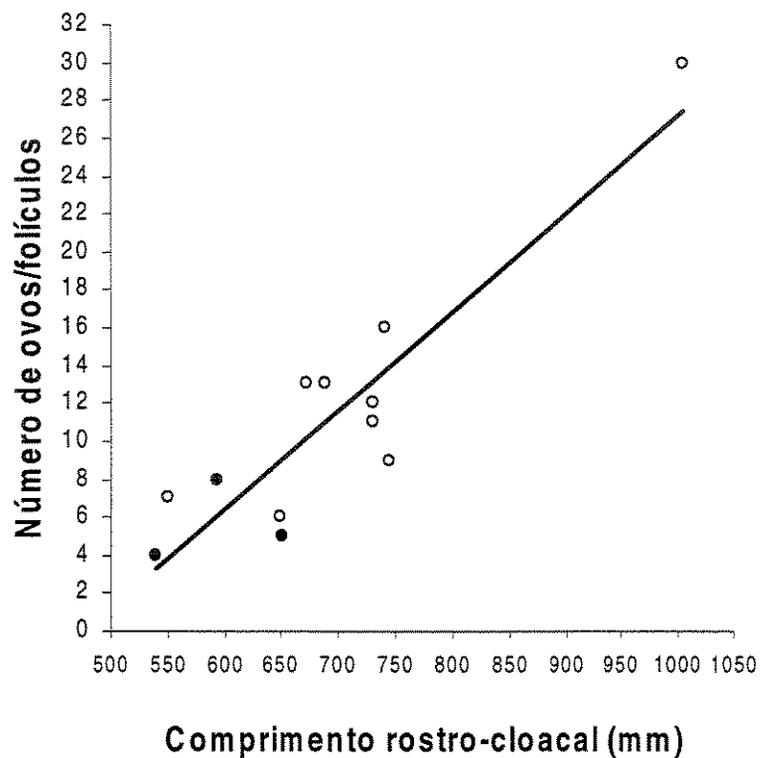


Figura 17. Relação entre o tamanho da fêmea e o número de ovos ou folículos vitelogênicos bem desenvolvidos (> 25 mm) de *Liophis miliaris* do Domínio Atlântico do interior de São Paulo (DA<sub>SP</sub>). Círculos cheios: folículos, círculos vazios: ovos.  $R^2 = 0,923$ ,  $\beta = 0,961$ ,  $p = 0,0006$ ,  $n = 7$ . Dados referentes aos exemplares fixados.

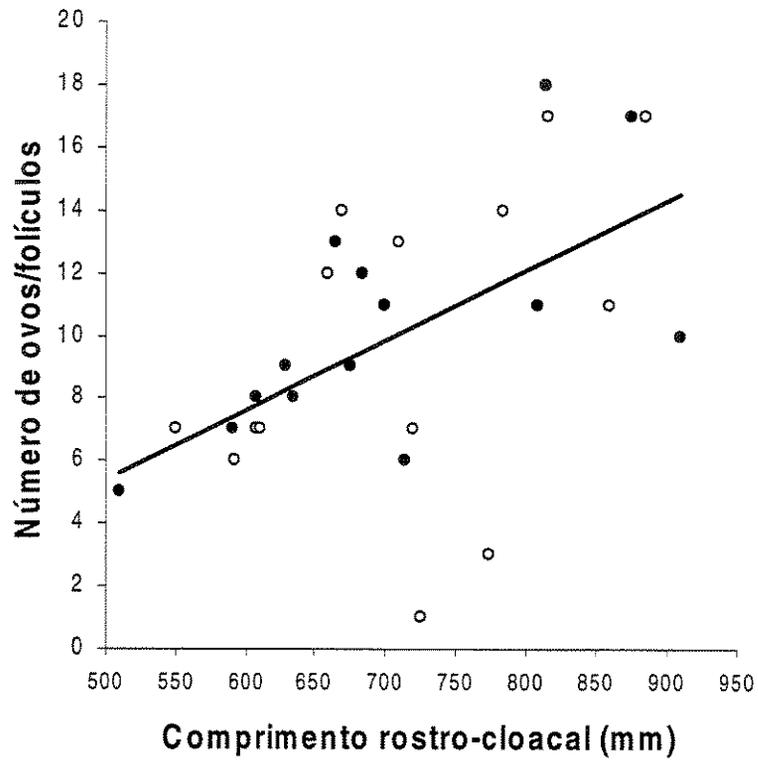
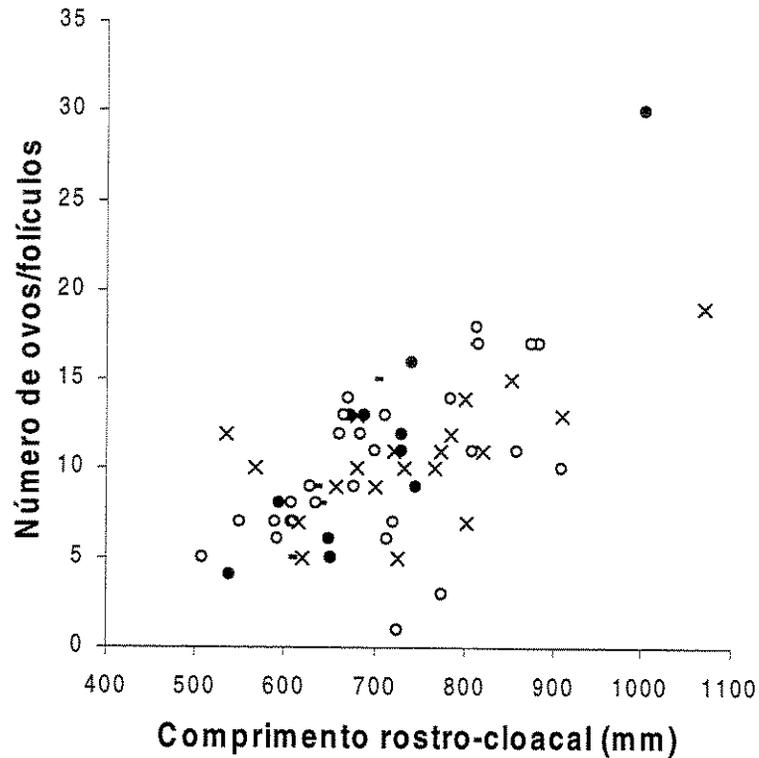


Figura 18. Relação entre o tamanho da fêmea e o número de ovos ou folículos vitelogênicos bem desenvolvidos (> 25 mm) de *Liophis miliaris* do Domínio Atlântico do interior do Paraná (DA<sub>PR</sub>). Círculos cheios: folículos, círculos vazios: ovos.  $R^2= 0,387$ ,  $\beta= 0,622$ ,  $p= 0,0034$ ,  $n= 20$ .



### Ciclo testicular:

Os resíduos do volume dos testículos e do diâmetro do ducto deferente de *L. miliaris* apresentam uma pequena variação ao longo dos períodos (janeiro-março, abril-junho, julho-setembro, outubro-dezembro). Entretanto, essa variação não é estatisticamente significativa em nenhuma das áreas estudadas (Tabela 6, Figuras 20 - 25).

O ciclo testicular na MA<sub>BA</sub> não pôde ser determinado pois apenas sete machos adultos apresentavam data de coleta.

**Tabela 6. Comparação dos resíduos do volume dos testículos e diâmetro do ducto deferente de *Liophis miliaris* ao longo dos quatro períodos (jan-mar, abr-jun, jul-set, out-dez) nas áreas estudadas.**

LOCAL	Kruskal-Wallis para resíduo do volume dos testículos	Kruskal-Wallis para resíduo do diâmetro do ducto deferente
MA <sub>SP-PR</sub>	H = 0,079, p = 0,994 = 52	H = 0,343, p = 0,952, n = 55
DA <sub>SP</sub>	H = 0,432, p = 0,933 = 37	H = 0,113, p = 0,99, n = 37
DA <sub>PR</sub>	H = 0,010, p = 0,999, n = 48	H = 0,514, p = 0,916, n = 48

MA<sub>SP-PR</sub> = Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, DA<sub>SP</sub> = Domínio Atlântico do interior de São Paulo, DA<sub>PR</sub> = Domínio Atlântico do interior do Paraná.

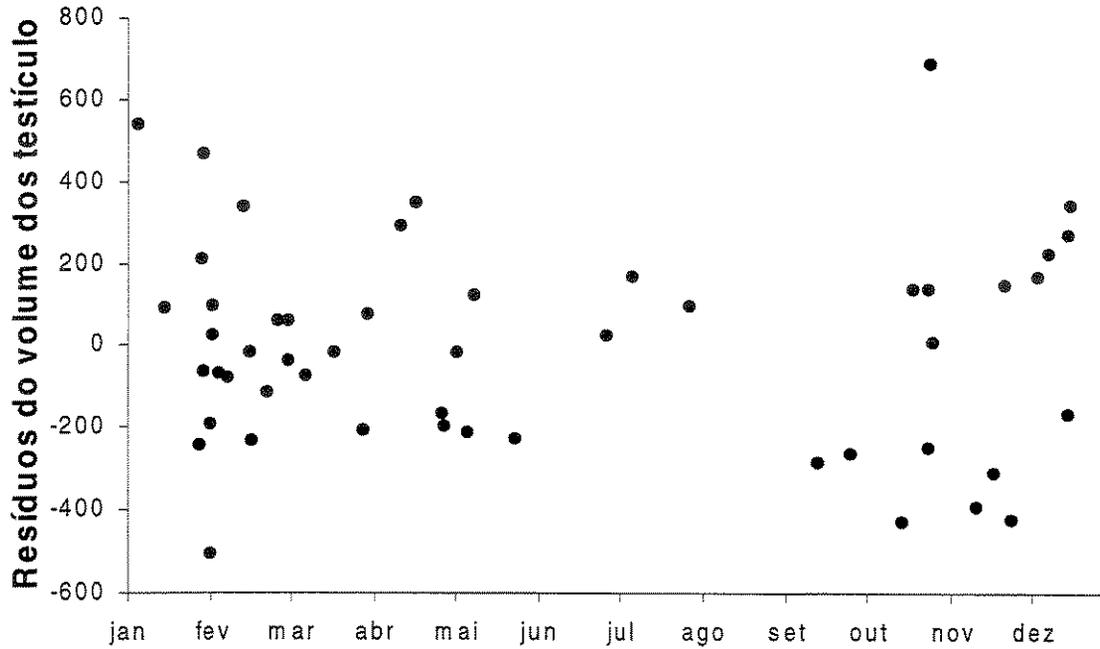


Figura 20. Variação sazonal do volume dos testículos, expresso como seus resíduos em relação ao comprimento rostro-cloacal, em *Liophis miliaris* da Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná. (MA<sub>SP-PR</sub>)

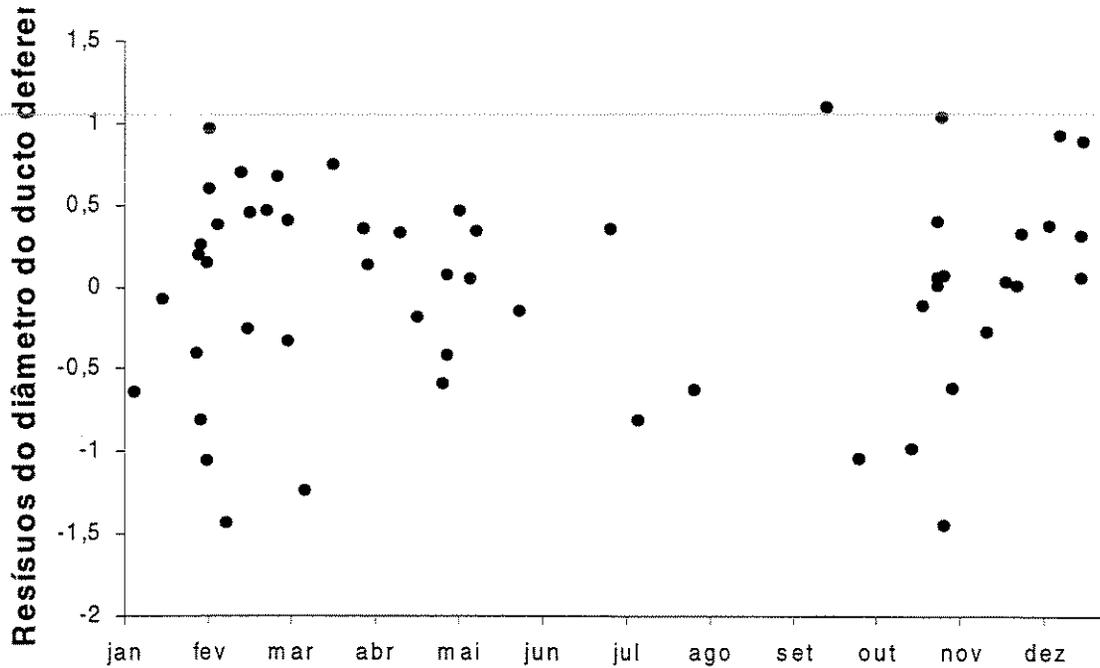


Figura 21. Variação sazonal do diâmetro dos ductos deferentes, expresso como seus resíduos em relação ao comprimento rostro-cloacal, em *Liophis miliaris* da Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná (MA<sub>SP-PR</sub>).

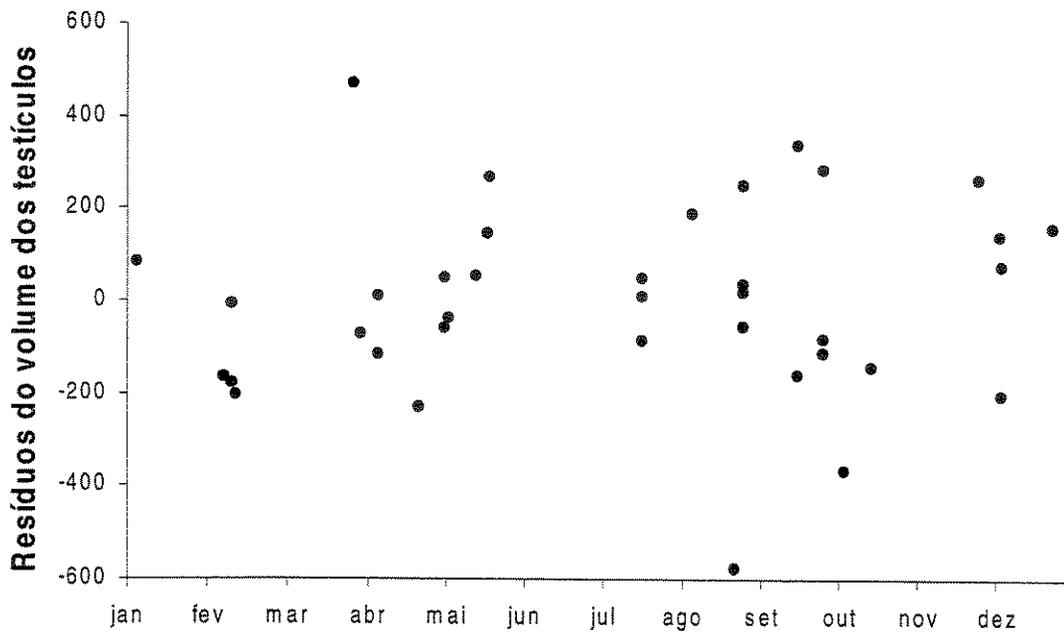


Figura 22. Variação sazonal do volume dos testículos, expresso como seus resíduos em relação ao comprimento rostro-cloacal, em *Liophis miliaris* do Domínio Atlântico do interior de São Paulo (DA<sub>SP</sub>).

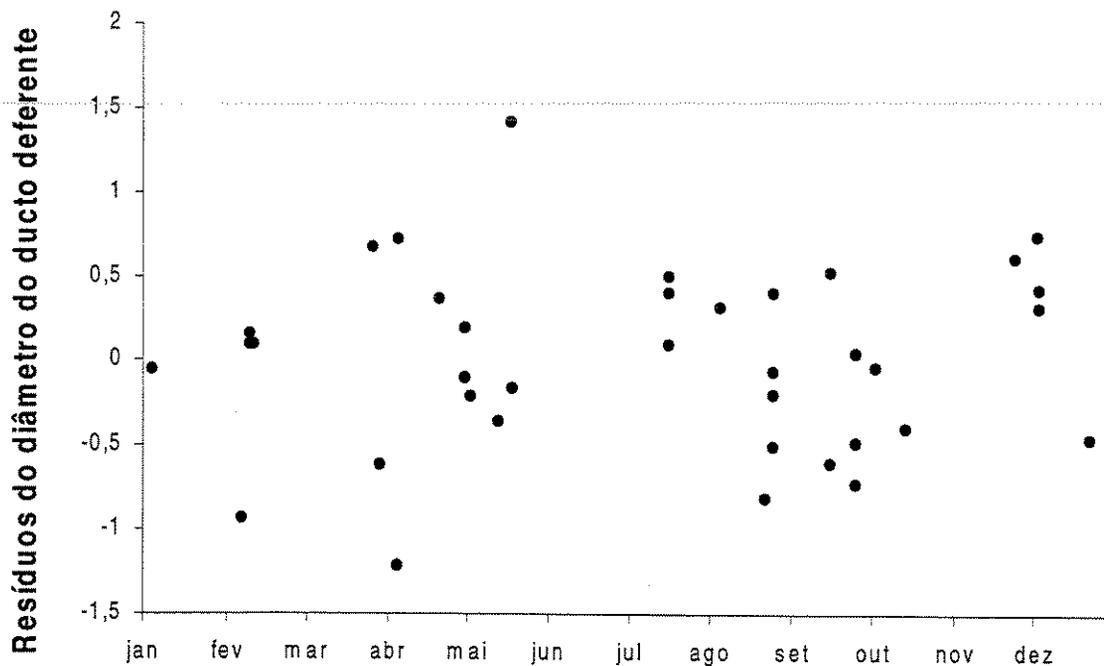


Figura 23. Variação sazonal do diâmetro do ducto deferente, expresso como seus resíduos em relação ao comprimento rostro-cloacal, em *Liophis miliaris* do Domínio Atlântico do interior de São Paulo (DA<sub>SP</sub>).

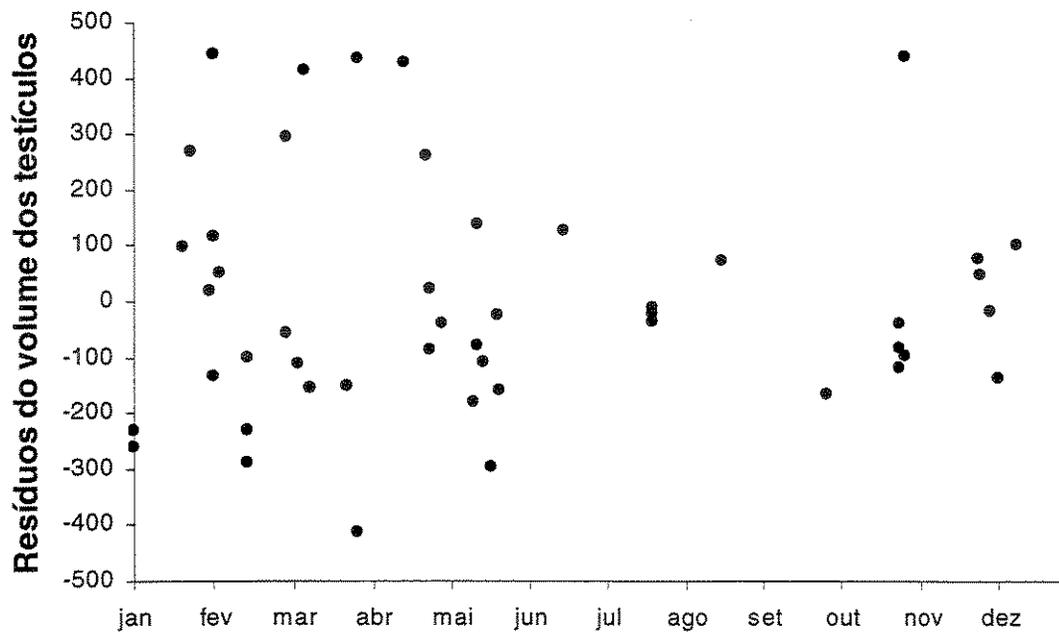


Figura 24. Variação sazonal do volume dos testículos, expresso como seus resíduos em relação ao comprimento rostro-cloacal, em *Liophis miliaris* do Domínio Atlântico do interior do Paraná (DA<sub>PR</sub>).

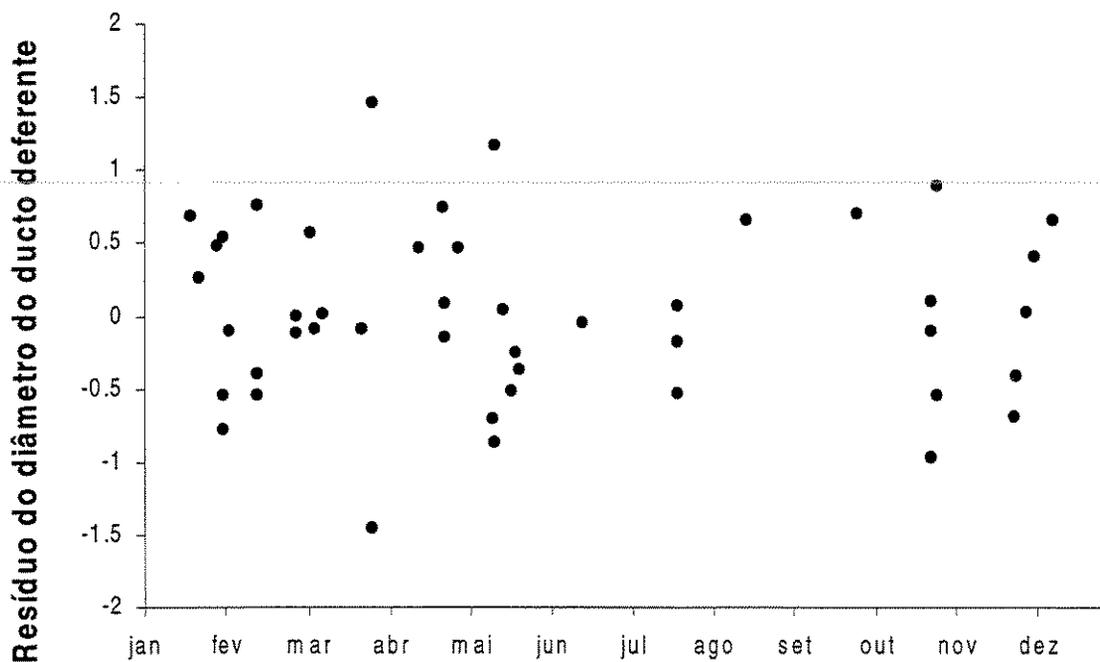


Figura 25. Variação sazonal do volume dos testículos, expresso como seus resíduos em relação ao comprimento rostro-cloacal, em de *Liophis miliaris* do Domínio Atlântico do interior do Paraná (DA<sub>PR</sub>).

### **Alimentação:**

*Mata Atlântica do sul da Bahia (MA<sub>BA</sub>)* - foram encontrados vestígios de conteúdo gastrointestinal em 18,9% das fêmeas adultas (n = 127), 22,73% dos machos adultos (n = 22) e 8,57% dos jovens (n = 140) examinados. 40% das fêmeas alimentadas (n = 23) estavam em vitelogênese secundária e fêmeas com ovos não apresentaram conteúdo gastrointestinal.

*Mata Atlântica do litoral do de São Paulo e Paraná (MA<sub>SP-PR</sub>)* - foram encontrados vestígios de conteúdo gastrointestinal em 9,52% das fêmeas adultas (n = 84), 27,12% dos machos adultos (n = 59) e 6,6% dos jovens (n = 106) examinados. 50% das fêmeas alimentadas (n = 8) estava em vitelogênese secundária e fêmeas com ovos não apresentaram conteúdo gastrointestinal.

*Domínio Atlântico do interior de São Paulo (DA<sub>SP</sub>)* - foram encontrados vestígios de conteúdo gastrointestinal em 12,2% das fêmeas adultas (n = 49), 2,62% dos machos adultos (n = 38) e nenhum jovem examinados. 85,7% das fêmeas alimentadas (n = 7) estavam em vitelogênese secundária e fêmeas com ovos não apresentaram conteúdo gastrointestinal.

*Domínio Atlântico do interior do Paraná (DA<sub>PR</sub>)* - foram encontrados vestígios de conteúdo gastrointestinal em 10,7% das fêmeas adultas (n = 84), 32,1% dos machos adultos (n = 53) e 7,8% dos jovens (n = 64) examinados. 77,8% das fêmeas alimentadas (n = 9) estavam em vitelogênese secundária e uma única fêmea (11,1%) com ovos nos ovidutos possuía vestígios de alimento no intestino.

Em termos gerais, a dieta dos indivíduos é semelhante nas quatro áreas estudadas (Tabela 7).

**Tabela 7. Presas ingeridas por *Liophis miliaris* adultas nas áreas estudadas.**

Ítem	Número de ítems			
	MA <sub>BA</sub>	MA <sub>SP-PR</sub>	DA <sub>SP</sub>	DA <sub>PR</sub>
<b>Peixes</b>				
<i>Astyanax</i> cf. <i>scabripinnis</i> (Characidae)	-	-	-	2
<i>Astyanax</i> sp. (Characidae)	-	-	-	1*
Cichlidae não identificado	-	-	-	1
<i>Callichthys callichthys</i> (Callichthyidae)	1	-	-	-
<i>Hoplias</i> cf. <i>malabaricus</i> (Erythrinidae)	2	-	-	-
<i>Phalloceros</i> sp. (Poeciliidae)	-	1	-	-
<i>Phalloceros caudimaculatus</i> (Poeciliidae)	-	1	-	-
Poeciliidae não identificados	1	-	-	-
<i>Trichomyicterus</i> sp. (Trichomycteridae)	-	-	-	1
<b>Anuros</b>				
<i>Bufo</i> cf. <i>crucifer</i>		1	1	
<i>Bufo ictericus</i>		2		
<i>Bufo</i> spp.		1		
<i>Hyla</i> gr. <i>decipens</i> (Hylidae)	1			
<i>Hyla</i> sp. (Hylidae)	1			
Hylidae (girino)	1			
Hylidae não identificado		1		
<i>Leptodactylus</i> cf. <i>ocellatus</i>	4	1		
<i>Leptodactylus</i> spp	3	1		1
Leptodactylidae não identificado	4			2
<i>Physalaemus</i> spp	2	1		1
<i>Physalaemus</i> gr. <i>cuvieri</i>				1
<b>Gymnophiona</b>				
Caecilia não identificada (provavelmente do gênero <i>Chthonerpeton</i> )		1		
<i>Chthonerpeton viviparum</i> **		1		

MA<sub>BA</sub> = Mata Atlântica do sul da Bahia, MA<sub>SP-PR</sub> = Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, DA<sub>SP</sub> = Domínio Atlântico do interior de São Paulo, DA<sub>PR</sub> = Domínio Atlântico do interior do Paraná. Os números entre parênteses na segunda coluna indicam o número de predadores em cada área. \* foi ingerido apenas as nadadeiras cortadas de um indivíduo. \*\* exemplar já registrado por Marques 1998

### **Parasitismo:**

A prevalência de nematóides (adultos) *Ophidascaris* sp. e de cistacantos do acantocéfala *Oligacanthorhynchus spira* é menor nos indivíduos adultos provenientes da MA<sub>BA</sub> e maior nos provenientes da MA<sub>SP-PR</sub> (Tabela 8,  $X^2_{\text{nematóides}} = 73,4$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0,0001$ ).

A proporção de machos infectados pelo nematóide não difere da proporção de fêmeas infectadas em nenhuma das áreas estudadas e o mesmo parece ocorrer com as infestações por cistacantos (Tabela 8).

As proporções de fêmeas pouco parasitadas (nível 1 de infestação) e muito parasitadas (nível 2-3 de infestação) não diferem em relação ao estado reprodutivo, para qualquer um dos parasitas (Tabela 9). O parasitismo por nematóides parece não afetar a fecundidade nas fêmeas da MA<sub>SP-PR</sub>. Isto é, o número de ovos não está relacionado ao CRC das fêmeas não parasitadas ( $R^2 = 0,202$ ,  $\beta = 0,450$ ,  $p = 0,224$ ,  $n = 9$ ) ou parasitadas ( $R^2 = 0,375$ ,  $\beta = 0,612$ ,  $p = 0,0796$ ,  $n = 9$ ). Entretanto, esse tipo de parasitismo parece influenciar na fecundidade da população do DA<sub>PR</sub>, pois o número de ovos ou folículos vitelogênicos bem desenvolvidos ( $> 25$  mm) aumenta significativamente com o CRC de fêmeas não parasitadas ( $R^2 = 0,425$ ,  $\beta = 0,652$ ,  $p = 0,003$ ,  $n = 18$ ) e essa relação não é significativa para fêmeas parasitadas ( $R^2 = 0,181$ ,  $\beta = 0,425$ ,  $p = 0,255$ ,  $n = 9$ ; Figura 26).

O resíduo do volume dos testículos não está relacionado ao nível de parasitismo (níveis 1, 2 e 3) por nematóides ou acantocéfalos em nenhuma das áreas estudadas (Tabela 10).

**Tabela 8. Prevalência da infecção por nematóides estomacais e cistacantos de acantocéfala peritoniais em *Liophis miliaris* nas áreas estudadas.**

LOCAL	NEMATÓIDES			CISTACANTOS DE ACANTOCÉFALA				
	% total de indivíduos	% ♀♀	% ♂♂	X <sup>2</sup> entre e ♀♀ e ♂♂	% total de indivíduos	% ♀♀	% ♂♂	X <sup>2</sup> entre e ♀♀ e ♂♂
MA <sub>BA</sub>	2,0 (3/149)*	1,3 (3/127)	0 (0/22)	-	0,67 (1/149)	0,79 (1/127)	0 (0/22)	-
MA <sub>SP-PR</sub>	41,9 (60/143)*	48,8 (41/84)	32,2 (19/59)	X <sup>2</sup> = 3,27, p = 0,07	9,1 (13/143)	10,7 (9/84)	6,8 (4/59)	-
DA <sub>SP</sub>	19,5 (17/87)	12,2 (6/49)	28,9 (11/38)	X <sup>2</sup> = 2,8, p = 0,009	3,4 (3/87)	2,0 (1/49)	5,3 (2/38)	-
DA <sub>PR</sub>	16,0 (22/137)	16,7 (14/84)	15,1 (8/53)	X <sup>2</sup> = 0,06, p = 0,996	3,6 (5/137)	4,8 (4/84)	1,9 (1/53)	-

MA<sub>BA</sub> = Mata Atlântica do sul da Bahia, MA<sub>SP-PR</sub> = Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, DA<sub>SP</sub> = Domínio Atlântico do interior de São Paulo, DA<sub>PR</sub> = Domínio Atlântico do interior do Paraná. Os números em parênteses representam: n° de indivíduos infectados/n° total de indivíduos. \* Valores significativamente diferentes dos esperados pelo teste de qui-quadrado. — indica que a natureza dos dados não permitiu a aplicação de um teste estatístico.

**Tabela 9. Relação entre o número de fêmeas de *Liophis miliaris* infectadas, em cada nível de infecção, e seu estado reprodutivo nas áreas estudadas.**

LOCAL	NEMATÓIDES			CISTACANTOS DE ACANTOCÉFALA			Teste exato de Fisher	Teste exato de Fisher	p =		
	♀ reprodutivas	♀ não reprodutivas	♀ reprodutivas	♀ reprodutivas	♀ não reprodutivas	♀ reprodutivas				♀ não reprodutivas	
NI	NI	N2-3	NI	N2-3	NI	N2-3	NI	N2-3	NI	N2-3	
MA <sub>BA</sub>	1 (100%)	0 (0%)	1 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	1 (100%)	0 (0%)	1 (100%)	0 (0%)	-
MA <sub>SP-PR</sub>	10 (43,5%)	13 (56,5%)	7 (38,9%)	11 (61,1%)	5 (71,4%)	2 (28,6%)	2 (66,7%)	1 (33,3%)	2 (66,7%)	1 (33,3%)	p = 0,99
DA <sub>SP</sub>	5 (71,4%)	2 (28,6%)	2 (66,7%)	1 (33,3%)	1 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	1 (100%)	0 (0%)	-
DA <sub>PR</sub>	8 (66,7%)	4 (33,3%)	1 (50%)	1 (50%)	1 (100%)	0 (0%)	1 (100%)	0 (0%)	1 (100%)	0 (0%)	-

MA<sub>BA</sub> = Mata Atlântica do sul da Bahia, MA<sub>SP-PR</sub> = Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, DA<sub>SP</sub> = Domínio Atlântico do interior de São Paulo, DA<sub>PR</sub> = Domínio Atlântico do interior do Paraná. NI = nível de infecção, N2-3 = mais de 15 parasitos, - indica que a natureza dos dados não permitiu a aplicação de um teste estatístico.

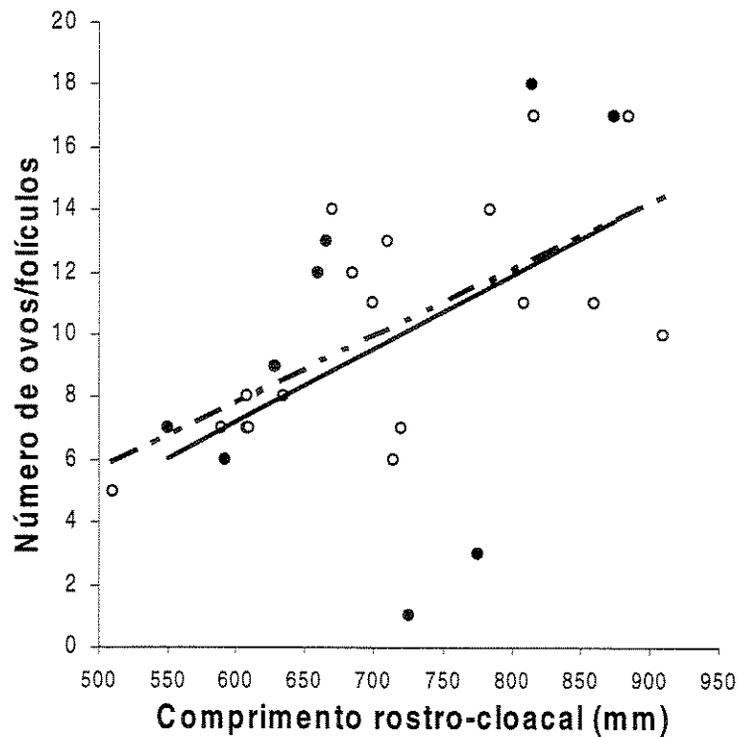


Figura 26. Relação entre comprimento rostro-cloacal e o número de ovos ou folículos vitelogênicos bem desenvolvidos em fêmeas provenientes do Domínio Atlântico do interior do Paraná (DA<sub>PR</sub>). Círculos vazios e linha tracejada = fêmeas não parasitadas ( $R^2 = 0,425$ ,  $\beta = 0,652$ ,  $p = 0,003$ ,  $n = 18$ ), círculos cheios e linha contínua = fêmeas parasitadas por nematóides ( $R^2 = 0,181$ ,  $\beta = 0,425$ ,  $p = 0,255$ ,  $n = 9$ ).

**Tabela 10. Relação entre o resíduo do volume dos testículos e o nível de infecção por parasitos em *Liophis miliaris* nas áreas estudadas.**

LOCAL	NEMATÓIDES	CISTACANTOS DE ACANTOCÉFALA
MA <sub>SP-PR</sub>	$R^2 = 0,018$ , $\beta = -0,13$ , $p = 0,458$	$R^2 = 0,070$ , $\beta = 0,265$ , $p = 0,136$
DA <sub>SP</sub>	$R^2 = 0,00001$ , $\beta = 0,001$ , $p = 0,994$	-
DA <sub>PR</sub>	$R^2 = 0,016$ , $\beta = -0,011$ , $p = 0,454$	-

MA<sub>SP-PR</sub> = Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, DA<sub>SP</sub> = Domínio Atlântico do interior de São Paulo, DA<sub>PR</sub> = Domínio Atlântico do interior do Paraná.– indica que a natureza dos dados não permitiu a aplicação de um teste estatístico.

### **Atividade:**

*Mata Atlântica do sul da Bahia (MA<sub>BA</sub>)* - fêmeas adultas foram significativamente mais coletadas entre janeiro e março (Figura 27, Tabela 11). O número de fêmeas coletadas por mês está positivamente correlacionado às temperaturas máximas, médias e mínimas (Tabela 12). A pequena amostra de machos não permite qualquer inferência sobre sua atividade nesta área (Figura 27).

*Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná (MA<sub>SP-PR</sub>)* - fêmeas adultas foram significativamente mais coletadas entre outubro e fevereiro (Figura 28, Tabela 11). Nesta área, o número de fêmeas está positivamente correlacionado à quantidade de chuvas (Tabela 12). Os machos apresentam um pico de atividade de outubro a fevereiro (Figura 28, Tabela 11) e a atividade está correlacionada às temperaturas máximas, mínimas, médias e pluviosidade (Tabela 12).

*Domínio Atlântico do interior de São Paulo (DA<sub>SP</sub>)* - fêmeas adultas foram significativamente mais coletadas entre outubro e dezembro (Figura 29, Tabela 11). Nesta área, o número de fêmeas não apresentou correlação com nenhuma das variáveis climáticas estudadas (Tabela 12). Os machos apresentam atividade constante, também não correlacionada às variáveis climáticas (Figura 30, Tabela 12).

*Domínio Atlântico do interior do Paraná (DA<sub>PR</sub>)*: - fêmeas adultas foram significativamente mais coletadas entre outubro e dezembro (Figura 30, Tabela 11) e sua atividade parece estar correlacionada às temperaturas máximas, médias e mínimas (Tabela 12). Os machos apresentam um pico de atividade de janeiro a abril (Figura 30, Tabela 11) e sua atividade não apresentou correlação com nenhuma das variáveis climáticas (Tabela 13).

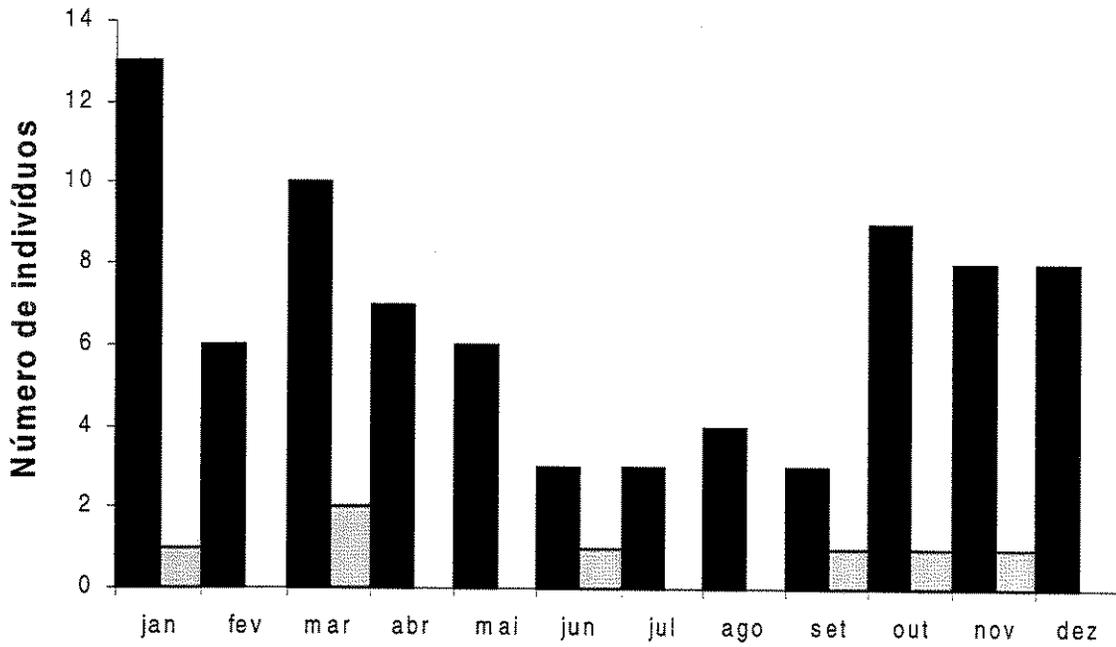


Figura 27. Número de indivíduos adultos de *Liophis miliaris* coletados ao longo do ano na Mata Atlântica do sul da Bahia (MA<sub>BA</sub>). Barras escuras: fêmeas (n = 80), barras claras: machos (n = 7).

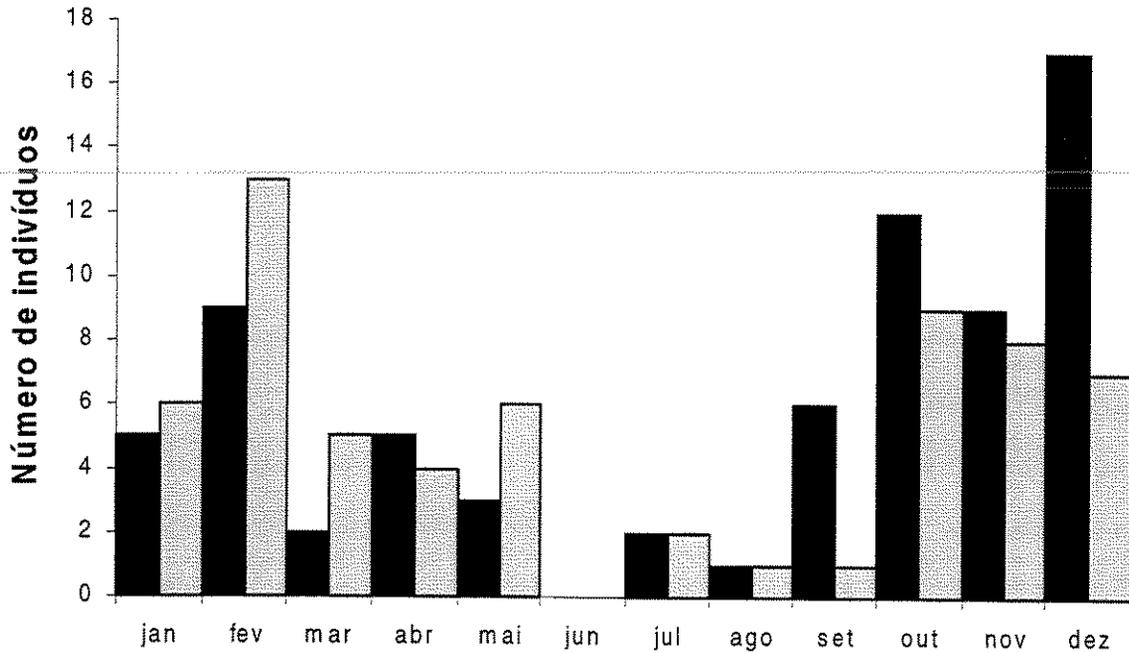


Figura 28. Número de indivíduos adultos de *Liophis miliaris* coletados ao longo do ano na Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná (MA<sub>SP-PR</sub>). Barras escuras: fêmeas (n = 71), barras claras: machos (n = 62).

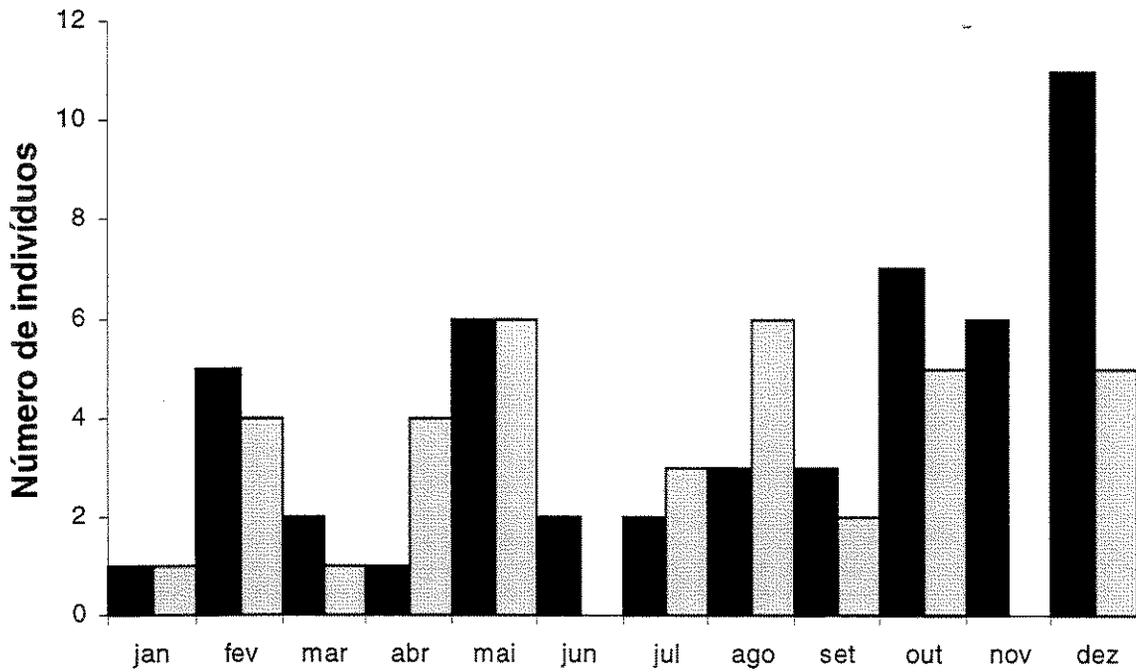


Figura 29. Número de indivíduos adultos de *Liophis miliaris* coletados ao longo do ano no Domínio Atlântico do interior de São Paulo (DA<sub>SP</sub>). Barras escuras: fêmeas (n=49), barras claras: machos (n = 37).

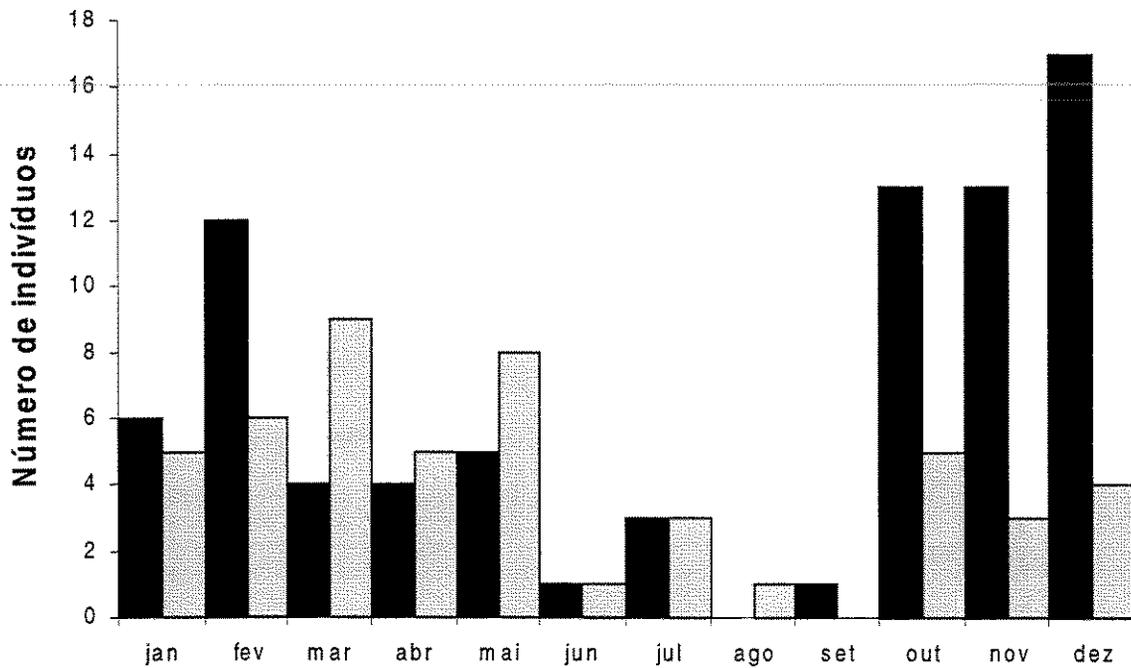


Figura 30. Número de indivíduos adultos de *Liophis miliaris* coletados ao longo do ano no Domínio Atlântico do interior do Paraná (DA<sub>PR</sub>). Barras escuras: fêmeas (n=79), barras claras: machos (n = 50).

**Tabela 11. Número de machos e de fêmeas adultas de *Liophis miliaris* em cada período do ano, nas áreas estudadas.**

LOCAL	♀♀					♂♂			Chi-quadrado (gl= 3)	
	jan-mar	abr-jun	jul-set	out-dez		jan-mar	abr-jun	jul-set		out-dez
MA <sub>BA</sub>	29 (20)	16 (20)	10 (20)	25 (20)		3	1	1	2	♀♀: $X^2= 11,1$ , $p= 0,011$ ♂♂: -
MA <sub>SP-PR</sub>	16 (17,75)	8 (17,75)	9 (17,75)	38 (17,75)		24 (15,5)	10 (15,5)	4 (15,5)	24 (15,5)	♀♀: $X^2= 33,4$ , $p< 0,0001$ ♂♂: $X^2= 19,8$ , $p= 0,0002$
DA <sub>SP</sub>	8 (12,25)	9 (12,25)	8 (12,25)	24 (12,25)		6 (9,25)	10 (9,25)	11 (9,25)	10 (9,25)	♀♀: $X^2= 15,1$ , $p< 0,0017$ ♂♂: $X^2= 1,58$ , $p= 0,6762$
DA <sub>PR</sub>	22 (19,75)	10 (19,75)	4 (19,75)	43 (19,75)		20 (12,5)	14 (12,5)	4 (12,5)	12 (12,5)	♀♀: $X^2= 45,0$ , $p< 0,0001$ ♂♂: $X^2= 10,48$ , $p= 0,0149$

MA<sub>BA</sub> = Mata Atlântica do sul da Bahia, MA<sub>SP-PR</sub> = Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, DA<sub>SP</sub> = Domínio Atlântico do interior de São Paulo, DA<sub>PR</sub> = Domínio Atlântico do interior do Paraná. Os números em parêntese indicam os valores esperados. – indica que a natureza dos dados não permitiu a aplicação de um teste estatístico.

**Tabela 12. Relação do número de indivíduos adultos coletados de *Liophis miliaris* por mês e as variáveis ambientais nas três áreas estudadas.**

Local	FÊMEAS		
	Nº indivíduos X temp. média	Nº indivíduos X temp. mín.	Nº indivíduos X temp. máx.
MA <sub>BA</sub>	R <sup>2</sup> =0,608, β=0,780, p=0,003	R <sup>2</sup> =0,586, β=0,766, p=0,004	R <sup>2</sup> =0,634, β=0,797, p=0,002
MA <sub>SP-PR</sub>	R <sup>2</sup> =0,132, β=0,364, p=0,245	R <sup>2</sup> =0,310, β=0,556, p=0,060*	R <sup>2</sup> =0,225, β=0,475, p=0,119
DA <sub>SP</sub>	R <sup>2</sup> =0,060, β=0,246, p=0,441	R <sup>2</sup> =0,073, β=0,271, p=0,394	R <sup>2</sup> =0,070, β=0,265, p=0,405
DA <sub>PR</sub>	R <sup>2</sup> =0,443, β=0,666, p=0,018	R <sup>2</sup> =0,400, β=0,633, p=0,027	R <sup>2</sup> =0,442, β=0,665, p=0,018
MACHOS			
MA <sub>SP-PR</sub>	R <sup>2</sup> =0,458, β=0,677, p=0,016	R <sup>2</sup> =0,548, β=0,740, p=0,006	R <sup>2</sup> =0,518, β=0,720, p=0,008
DA <sub>SP</sub>	R <sup>2</sup> =0,008, β= -0,090, =0,787	R <sup>2</sup> =0,016, β= -0,130, p=0,696	R <sup>2</sup> =0,013, β= -0,110, p=0,728
DA <sub>PR</sub>	R <sup>2</sup> =0,212, β=0,460, p=0,132	R <sup>2</sup> =0,267, β=0,517, p=0,085	R <sup>2</sup> =0,238, β=0,488, p=0,107

MA<sub>BA</sub> = Mata Atlântica do sul da Bahia, MA<sub>SP-PR</sub> = Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, DA<sub>SP</sub> = Domínio Atlântico do interior de São Paulo, DA<sub>PR</sub> = Domínio Atlântico do interior do Paraná. \*Valores marginalmente significativos estatisticamente.

**Dimorfismo sexual e esforço reprodutivo:**

Os adultos de *Liophis miliaris* diferem quanto ao tamanho corporal nas diferentes populações estudadas, sendo os espécimes da M<sub>ABA</sub> menores que os das outras áreas. O tamanho corporal médio é influenciado pela taxa de sobrevivência dos adultos nas espécies em que o crescimento continua após a maturidade (KING 1989b, SHINE 1990). Assim, os indivíduos de uma área podem ser menores que os coespecíficos em outra área devido a diferenças em idade (KING 1989b, SHINE 1990). Entretanto, se a sobrevivência é semelhante entre as áreas, diferenças em tamanho corporal podem ser devido a taxas de crescimento distintas. A disponibilidade de alimento pode influenciar taxas de crescimento (SHINE 1993b). Além disso, a diversidade tende a aumentar com a diminuição da latitude (BEGON ET AL. 1990, VITT 1987) o que, de fato, é verificado na região do sul da Bahia. Sendo assim, o aumento da diversidade poderia aumentar a competição interespecífica por recursos reduzindo essa dimensão do nicho das espécies (BEGON ET AL. 1990). Isso poderia ser um fator que reduziria o tamanho dos indivíduos desta região.

O dimorfismo sexual em termos de tamanho relativo da cabeça ocorre em diversas espécies de serpentes sendo conservativo em alguns grupos (SHINE 1991). Esse dimorfismo pode surgir da inibição das taxas de crescimento da cabeça induzidas por andrógenos nos machos, o que ocorre nas fases iniciais da ontogenia (SHINE & CREWS 1988). Na maioria dos casos a fêmea apresenta cabeça relativamente maior do que a do macho, o que pode estar relacionado à diferença de dieta (principalmente tamanho de presas) entre os sexos (HOUSTON & SHINE 1993, NOGUEIRA ET AL. submetido, SHINE 1986, 1991, 2002). Entretanto, o dimorfismo em termos de CRC é o mais comum e evidente entre as serpentes. Os machos de *L. miliaris* tornam-se adultos com menor tamanho corporal que as fêmeas, nas quatro áreas estudadas. Isso é esperado já que eles atingem, em média, menor tamanho corporal que as fêmeas. O tamanho corporal pequeno pode conferir uma série de vantagens

para o indivíduo. Muitas vezes, predadores preferem presas grandes; indivíduos maiores necessitam de mais energia para a própria manutenção, crescimento e reprodução, assim estão mais susceptíveis à desnutrição quando existe pouca disponibilidade de alimento (BEGON ET AL. 1990). Além disso, quando a agilidade e habilidade são mais importantes que a força na aquisição de recursos (alimentares, parceiros, abrigos) ou em fugas, indivíduos com menor tamanho corporal são favorecidos (ANDERSSON 1994, DARWIN 1874). Os machos que atingem a maturidade sexual mais cedo (com menor tamanho corporal) começam a se reproduzir mais precocemente, diminuindo seu crescimento antes dos machos grandes. Quando a competição pelo acesso às fêmeas depende da procura, e não da luta, machos que amadurecem mais cedo podem encontrar as fêmeas antes dos machos de maturação tardia (ANDERSSON 1994). Portanto, nas serpentes, quando não há combate entre machos na disputa por fêmeas, os machos menores são favorecidos pela seleção natural (SHINE 1978b, SHINE 1994). O índice de dimorfismo sexual em *L. miliaris* variou de 0,19 a 0,26. Espécies de colubrídeos com índice semelhante geralmente não realizam combate (cf. SHINE 1994) indicando que *L. miliaris* também não devem apresentar esse comportamento. Além disso, não há qualquer registro de combate em outras espécies de Xenodontini o que sugere que esse comportamento não tenha evoluído nessa linhagem de serpentes. Assim, o menor tamanho corporal dos machos nessa tribo pode se dever a uma inércia filogenética e não estar mais sob seleção natural.

A maior pressão seletiva para o maior tamanho das fêmeas, como verificado em *L. miliaris*, é o aumento da fecundidade. As fêmeas são maiores que os machos em muitos animais, particularmente em espécies de crescimento contínuo. Isso porque a produção de ovos aumenta com o tamanho corporal (DARWIN 1874). Esse aumento é esperado pelo simples fato de que fêmeas maiores têm maior espaço corporal para acomodar ovos ou filhotes. Fêmeas maiores devem ter vantagem em termos de fecundidade porque a capacidade para estocagem de energia aumenta mais rápido com o tamanho corporal do que os custos metabólicos (ANDERSSON 1994). Além disso, a reprodução envolve gastos energéticos e riscos para as fêmeas (e.g. diminui a velocidade de locomoção dificultando fugas e

atividades de forrageio) mesmo quando as ninhadas são pequenas (BEGON ET AL. 1990, SHINE 1978a, SHINE 1980a).

O esforço reprodutivo é a proporção de recurso disponível no corpo do indivíduo que é alocado para a reprodução, num determinado período de tempo (BEGON ET AL. 1990). No caso da fêmea, ele pode ser estimado em termos de sua fecundidade (número e tamanho de ovos), massa relativa da ninhada (“relative clutch mass” – RCM) e frequência reprodutiva (BEGON ET AL. 1990). Em *L. miliaris* o número de ovos aumenta com o CRC da progenitora. Embora existam diferenças de CRC médio das fêmeas a fecundidade não varia entre as quatro populações. O “RCM” e frequência reprodutiva são, provavelmente, os parâmetros de fecundidade mais difíceis de serem medidos ou estimados (*cf.* SEIGEL & FORD 1987). Dados de massa de desova e sua progenitora foram escassos (apenas três, para serpentes do DA<sub>SP</sub>) não permitindo a estimativa do “RCM” para a maioria das populações. Entretanto, a frequência reprodutiva pôde ser estimada. O seu alto valor nas áreas do DA<sub>SP</sub>, DA<sub>PR</sub> e MA<sub>SP-PR</sub> (cerca de 70%) sugere que a maioria das fêmeas podem se reproduzir todos os anos nessas regiões (ciclos reprodutivos anuais). Entretanto, a frequência reprodutiva na MA<sub>BA</sub> é mais baixa. A alta diversidade nessa região pode reduzir o nicho ocupado por cada espécie diminuindo a oferta de alimento. Assim, embora haja alimento ao longo do ano todo, devido à homogeneidade climática (o que possibilita a reprodução contínua – veja item a seguir), a quantidade de presas disponível para uma determinada espécie deve ser menor que em áreas de maior latitude. Isso pode explicar a menor frequência reprodutiva nessa população e é possível que o ciclo reprodutivo não seja anual.

Na MA<sub>BA</sub>, a frequência reprodutiva de fêmeas pequenas (CRC < 600 mm de CRC) é muito baixa em relação às outras classes de tamanho. Assim, as fêmeas devem estar investindo primeiramente em crescimento, atrasando a reprodução e iniciando-a com maior tamanho corporal o que aumenta sua fecundidade. Adicionalmente, nessa área, as fêmeas têm a possibilidade de se reproduzir ao longo do ano (veja item “Ciclo reprodutivo das fêmeas e recrutamento de jovens”). Portanto, esse atraso não deve representar uma desvantagem muito grande nessa população porque essas fêmeas não teriam que

esperar até a próxima estação reprodutiva. Enquanto isso, nas outras áreas, onde a reprodução está restrita a um curto período (veja item a seguir), deve ser vantajoso iniciar a reprodução cedo. Muitas fêmeas atrasam a reprodução para investir em crescimento e só poderão se reproduzir, no mínimo, um ano depois, na próxima estação reprodutiva. O padrão geral de alta frequência reprodutiva em todas as classes de tamanho, encontrado em *L. miliaris* é contrário ao que seria esperado. A frequência reprodutiva deveria diminuir com o maior tamanho corporal o que estaria relacionado à senescência. Entretanto, espécies de crescimento rápido podem atingir grandes tamanhos e serem relativamente jovens, como em *Liasis fuscus* e *Python reticulatus* (cf. MADSEN & SHINE 1996, SHINE ET AL. 1998a). Nessas serpentes (fêmeas adultas possuem CRC médio de 1,7 m e 3,5 m, respectivamente), a queda na frequência reprodutiva com o aumento do CRC pode ser explicada com base nos custos da manutenção corporal em espécies de grande porte (cf. MADSEN & SHINE 1996, SHINE ET AL. 1998a). Entretanto, essa hipótese não deve se aplicar a colubrídeos pequenos como *L. miliaris* (nas quais o CRC médio das fêmeas adultas varia de 0,5 a 0,7 m). Nessas espécies, a taxa de aquisição de energia ainda deve aumentar gradativamente com o CRC sem que os custos da manutenção corporal influenciem na capacidade reprodutiva. Assim a frequência reprodutiva pode se manter alta mesmo em indivíduos grandes.

De qualquer forma, deve ser ressaltado que as frequências reprodutivas estimadas desta maneira pressupõem que: 1) fêmeas grávidas e não grávidas têm a mesma probabilidade de serem coletadas e 2) fêmeas grávidas têm a mesma probabilidade de serem coletadas independentemente do tamanho corporal, ou seja, não existem desvios de coleta. Entretanto, essas premissas podem não ser verdadeiras. Fêmeas grávidas são mais lentas, termorregulam mais (SEIGEL ET AL. 1987, SHINE 1979, 1980a) e, portanto, podem estar mais expostas à coleta. Também, as taxas de predação (e coleta) podem diferir nas diferentes classes de tamanho já que as fêmeas maiores necessitam de mais tempo para termorregular e devem ser mais lentas. Nesse caso, fêmeas grávidas grandes teriam mais probabilidade

de serem coletadas. Desta forma, as estimativas das frequências reprodutivas podem estar sendo super ou subestimadas em relação aos valores reais.

### **Ciclo reprodutivo das fêmeas e recrutamento de jovens:**

A porção mais setentrional da Mata Atlântica apresenta clima quente e úmido, homogêneo ao longo de todo o ano. Regularidade climática ao longo do ano pode permitir uma oferta de alimento constante ao longo do ano para indivíduos (BEGON ET AL 1990). Alimentando-se freqüentemente e dispondo de temperatura e umidade adequadas para a reprodução durante o ano todos os indivíduos de *L. miliaris* dessa região devem adquirir energia suficiente para reprodução contínua (cf. SEIGEL & FORD 1987). Embora tenham sido obtidos poucos dados de fêmeas grávidas, a distribuição dos folículos em vitelogênese secundária e a presença de recém-nascidos ao longo de todo o ano indicam a continuidade do ciclo. Mesmo ciclos contínuos podem apresentar picos reprodutivos nas épocas mais favoráveis (*i.e.* mais quentes e/ou úmidas; cf. SEIGEL & FORD 1987, PIZZATTO & MARQUES 2002) o que pode explicar o aumento no número de recém-nascidos no mês de janeiro, nessa região. Embora a abundância de recém-nascidos por mês parece um bom indicativo do recrutamento, ela pode ser um retrato não muito fiel das épocas de nascimento já que não existem informações sobre taxas de crescimentos dos recém-nascidos. De forma geral, embora a temperatura possa influenciar a abundância das fêmeas, a variação de temperatura nesta área parece não ser suficiente para restringir o ciclo reprodutivo. Isso provavelmente porque embora ocorra pequena variação nas temperaturas elas são sempre elevadas (mínimas acima de 18°C no período mais frio do ano).

Não foram obtidas evidências de que *L. miliaris*, nessa área, possa realizar desovas múltiplas. Assim, a continuidade do ciclo deve ser resultado principalmente da assincronia reprodutiva dos indivíduos da população (cf. SEIGEL & FORD 1987).

Como o tamanho corporal das fêmeas da MA<sub>BA</sub> é, em média, menor que nas outras áreas, seus ovos tendem a ser menores e geram recém-nascidos também menores.

Nas outras três áreas estudadas, o ciclo reprodutivo parece ser sazonal, com vitelogênese e oviposturas concentradas no final do ano. Essa sazonalidade reprodutiva deve ser consequência da maior variação climática ao longo do ano no sudeste e sul do Brasil.

As temperaturas médias e mínimas não apresentam grande variação ao longo do ano na MA<sub>SP-PR</sub> e DA<sub>SP</sub>, mas, a variação da pluviosidade é bem acentuada. Na região tropical onde a temperatura e o fotoperíodo variam menos em comparação com as áreas temperadas, a pluviosidade deve constituir, de forma geral, o principal fator determinando a sazonalidade climática em algumas áreas. *Liophis miliaris* é serpente semi-aquática e parece depender de corpos d'água para forrageamento (MARQUES & SOUZA 1993, MARQUES & SAZIMA 2003). Durante a estação seca (abril a setembro) existe uma diminuição do volume da água corrente nos corpos d'água na região sudeste, potencialmente diminuindo a disponibilidade de alimento e áreas de forrageamento para esta espécie. Desta forma, a ocorrência de uma estação menos chuvosa na MA<sub>SP-PR</sub> e DA<sub>SP</sub> deve ser um fator importante na limitação do ciclo reprodutivo de *L. miliaris* nessas áreas. Embora a variação de pluviosidade possa ser o principal fator para restringir o ciclo de *L. miliaris*, nessas duas regiões, é possível que as quedas de temperatura também exerçam alguma influência, como no DA<sub>PR</sub> (veja a seguir). A sazonalidade reprodutiva já foi observada em outras espécies de serpentes (cf. SAINT-GIRONS 1982, SHINE ET AL. 1998a) e lagartos (cf. JAMES & SHINE 1985) de áreas tropicais onde as temperaturas são constantes ao longo do ano, mas ocorre diminuição da pluviosidade.

Embora no DA<sub>PR</sub> as temperaturas médias, mínimas e a pluviosidade apresentem pouca variação ao longo do ano, as temperaturas (principalmente as mínimas) são mais baixas do que nas outras áreas estudadas. Aparentemente, *L. miliaris* é uma serpente bastante sensível a temperaturas baixas quando comparada a espécies como *Oxyrhopus guibei* (Colubridae, Pseudoboini) (obs. pess.): *L. miliaris* tende a permanecer enrodilhada e não reage quando estimulada em temperaturas entre 8 e 12°C (ABE 1977), o que não ocorre em *O. guibei*. No DA<sub>PR</sub>, as temperaturas médias nos meses mais frios (jun-ago) variam em torno dos 12°C e as mínimas variam em torno de 8°C. Nesta área, a abundância de fêmeas está

significativamente relacionada às temperaturas do ambiente. Desta forma, temperatura provavelmente constitui o fator mais importante para limitar o ciclo reprodutivo da espécie nessa região. Além disso, as temperaturas mínimas só se aproximam dos 15 - 20° C a partir de outubro, assim o início da estação mais quente é retardado nesta área. Isso reflete intimamente no ciclo reprodutivo de *L. miliaris* que, nas áreas de DA<sub>PR</sub>, apresentam o ciclo reprodutivo mais restrito: de outubro a fevereiro. Um retardo na época de oviposição e de nascimentos em populações que ocorrem em climas mais frios quando comparado a populações de áreas mais quentes também foi observado em outras espécies de serpentes área tropical (MADSEN & SHINE 1996) e temperada (NAULLEAU ET AL. 1998).

A sazonalidade do ciclo reprodutivo de *L. miliaris* na MA<sub>SP-PR</sub>, DA<sub>SP</sub> e DA<sub>PR</sub> parece resultar da sincronia reprodutiva dos indivíduos. Além disso, a ocorrência de folículos vitelogênicos e ovos nos ovidutos simultaneamente e as desovas obtidas em cativeiro indicam que as fêmeas dessas áreas têm a capacidade de realizar desovas múltiplas em uma mesma estação reprodutiva. A ocorrência das desovas no final do ano permite que os ovos sejam incubados durante a época mais quente e chuvosa do ano. Isso favorece o desenvolvimento do embrião (VINEGAR 1977), diminui o tempo de incubação dos ovos, aumenta o sucesso das eclosões e geralmente resulta no nascimento de filhotes maiores (JI & DOU 2001, QUALLS & SHINE 1998, SHINE & ELPHICK 2001). A diferença no tamanho dos ovos quando medidos ainda no oviduto das fêmeas do DA<sub>SP</sub> em relação àqueles medidos após a oviposição, em cativeiro, deve ser resultado da compressão no interior dos ovidutos.

A ocorrência de desovas realizadas por fêmeas que foram mantidas em cativeiro por longo período, na ausência de machos, indicam que elas apresentam capacidade de estocar espermatozóides por longos períodos (de uma estação reprodutiva para outra). Essa estocagem deve ocorrer nos ovidutos das fêmeas, na região do infundíbulo, como em outros colubrídeos (ALDRIDGE 1992, FOX 1956, HALPERT ET AL. 1982, PIZZATO & MARQUES 2002).

### **Ciclo reprodutivo dos machos:**

A relação entre o volume dos testículos e o tamanho do corpo é um bom indicativo do esforço reprodutivo dos machos (BEGON ET AL. 1990) e também permite descrever o ciclo testicular (JAMES & SHINE 1985, SHINE ET AL. 1999, PLEGUEZUELOS & FERICHE 1999, VOLSØE 1944). A ausência de variação no volume dos testículos de *L. miliaris* ao longo do ano nas áreas estudadas sugere que a produção de espermatozóides seja contínua. Da mesma forma, a ausência de variação no diâmetro do ducto deferente indica que os machos não estocam os espermatozóides produzidos e, portanto apóia a hipótese de espermatogênese contínua. Em outras espécies, a retenção de esperma no ducto deferente (o que resulta no aumento do seu diâmetro) geralmente ocorre quando a espermatogênese é sazonal (ou contínua com pico) e a época de cópula está dissociada da espermatogênese (ALMEIDA-SANTOS ET AL. SUBMETIDO; SHINE 1977b).

As variáveis climáticas não estão correlacionadas à abundância (e portanto atividade) de machos ao longo dos meses, exceto na MA<sub>SP-PR</sub>. Desta forma, o clima (principalmente a temperatura) deve ter pouca influência na espermatogênese de *L. miliaris* nas áreas estudadas o que deve possibilitar a produção contínua de espermatozóides.

A falta de coleta de machos na MA<sub>BA</sub> não permite a caracterização da espermatogênese. Entretanto, considerando que ela ocorre de forma contínua nas áreas onde existe maior sazonalidade climática é muito provável que também seja contínua na MA<sub>BA</sub>. Embora outras serpentes tropicais apresentem produção contínua de espermatozóides (JORDÃO 1996, PIZZATTO & MARQUES 2002) a espermatogênese pode apresentar custos altos em algumas espécies (OLSSON & SHINE 1997) e o ciclo pode ser sazonal mesmo em áreas tropicais (ALMEIDA-SANTOS ET AL. SUBMETIDO, BIZERRA 1998, JORDÃO 1996, SAINT-GIRONS 1982). Além disso, a análise do volume dos testículos não deve permitir detectar pequenas variações na produção de espermatozóides. Para isso, seria necessária uma análise histológica, mais refinada.

Como a produção de espermatozóides ocorre simultaneamente à época de cópula, o ciclo dos machos deve ser classificado como pré-nupcial (SAINT-GIRONS 1982, SEIGEL & FORD 1987).

**Época de cópula e estocagem de esperma - sincronia dos ciclos espermato gênico e folicular e seleção sexual pós-copulatória:**

O Comportamento de corte foi observado de março a junho. Adicionalmente, um evento de cópula, entre um casal cativo coletado no Rio de Janeiro, foi observado em maio (PONTES & FIGUEREDO 2002). Embora, corte e cópula em *L. miliaris* ocorra de março a junho não é possível saber se estão limitadas a esse período. Gillingham (1987) descreve três fases típicas do acasalamento das serpentes: contato tátil, alinhamento e coito. Na primeira fase o macho se aproxima, persegue e contata a fêmea, enquanto que a segunda e terceira fases o macho fica posicionado sobre o dorso da fêmea, ocorre o alinhamento dos corpos e a corte. Aceitando o cortejamento do macho, a fêmea levanta a cauda e a escama cloacal deixando a abertura da cloaca exposta e permitindo o coito (GILLINGHAM 1987). Durante a fase de corte, a fêmea não demonstrou qualquer reação de interesse na cópula (*i.e.* levantar a escama e expor a abertura cloacal) e após o alinhamento dos corpos o macho de *L. miliaris* iniciou várias contrações em algumas porções do corpo. Embora essas contrações não façam parte do padrão geral de corte descrito por Gillingham (1987) esse comportamento já foi observado no elapídeo marinho *Laticauda colubrina* (SHETTY & SHINE 2002).

Quando ocorre a cópula, as fêmeas de *L. miliaris* das áreas onde o ciclo é sazonal (*i.e.* exceto na MABA) ainda não apresentam folículos em vitelogênese secundária (portanto os ciclos são pós-nupciais). Assim, supostamente não estando preparadas para a reprodução, essas fêmeas necessitam estocar os espermatozóides, o que geralmente ocorre na região do infundíbulo (FOX 1956, HALPERT ET AL. 1982, ALDRIDGE 1992). Essa estocagem se estende até a época de vitelogênese secundária e ovulação (pelo menos cerca de três meses) para então ocorrer a fecundação.

A estocagem de esperma em período curto de tempo (até seis meses *cf.* SCHUETT 1992), pelas fêmeas, é fundamental em diversas espécies de serpentes. Ela permite a sincronização para a fecundação quando os ciclos folicular e testicular são dissociados (SCHUETT 1992). Além disso, a estocagem de esperma pela fêmea pode propiciar seleção sexual pós-copulatória (SCHUETT 1992, OLSSON ET AL. 1996, BIRKHEAD & MØLLER 1993, BIRKHEAD 2000). Essa seleção ocorre por meio da competição dos espermatozóides no interior do trato reprodutivo da fêmea (BIRKHEAD 2000, PARKER 1970, OLSSON ET AL. 1996). Uma fêmea pode copular com mais de um macho e estocar seus espermatozóides. No corpo da fêmea, esses gametas estocados podem se misturar e deverão competir pela fecundação dos óvulos (PARKER 1970, BIRKHEAD 2000). Pouco se sabe como ocorre essa competição nas serpentes. Em muitos insetos os espermatozóides provenientes de diferentes cópulas não se misturam na espermateca das fêmeas. Assim, o último macho a copular com a fêmea tem vantagem: seus espermatozóides fecundam a maioria dos ovos permitindo que ele se torne pai da maioria dos filhotes, aumentando seu sucesso reprodutivo (PARKER 1970, BIRKHEAD 2000). É possível também que nas serpentes o último macho tenha vantagens na paternidade (SCHUETT & GILLINGHAM 1986), pelo menos quando não se forma um tampão copulatório (ANDRÉN & NILSON 1987).

A vantagem da poligenia para os machos é óbvia: seu sucesso reprodutivo depende quase exclusivamente do número de filhotes do qual é pai. Portanto, ele deve copular com o maior número de fêmeas possíveis e tentar garantir que a fêmea não copule com outros machos (PARKER 1970, BIRKHEAD 2000). Já para as fêmeas, a vantagem da poliandria nem sempre foi clara. O sucesso reprodutivo das fêmeas depende mais do número de filhotes que ela gera. O número de cópulas não está associado à fecundidade da fêmea e a quantidade de esperma inseminada por um único macho é suficiente para fecundar todos os seus óvulos (STILLE ET AL. 1986, MADSEN ET AL. 1992). Assim, o sucesso reprodutivo da fêmea não deveria estar associado ao número de parceiros. Entretanto, a estocagem de esperma e múltipla paternidade são conhecidas em várias espécies de serpentes (GIBSON & FALLS 1975, SCHUETT & GILLINGHAM 1986, STILLE ET AL. 1986, DURVALL ET AL. 1992, SCHUETT

1992). De fato, a grande vantagem de cópulas com diferentes machos, para as fêmeas, é a competição dos espermatozóides. Essa competição deve selecionar os melhores espermatozóides aumentando a aptidão dos filhotes e, portanto, aumentando o sucesso reprodutivo da fêmea (BIRKHEAD 2000, MADSEN ET AL. 1992, PARKER 1970).

Até 1956 ainda não havia sido descoberto nenhum local específico do oviduto dos répteis que fosse responsável pela estocagem de espermatozóides. Nesse ano, Fox descreveu a estrutura responsável pela estocagem de esperma no oviduto de *Thamnophis* spp. (Colubridae) e posteriormente estruturas semelhantes foram descritas em lagartos (SAINT-GIRONS 1962, FOX 1963, CUELLAR 1966). Esses receptáculos são compostos por uma camada simples de células, agranulares e não ciliadas. Os espermatozóides são armazenados em vacúolos presentes no citoplasma dessas células (FOX 1956). Os receptáculos geralmente ocorrem agrupados nas bordas de bolsas ciliadas presentes na região dos infundíbulos, que é a porção mais proximal do oviduto (FOX 1956). Essa localização dos receptáculos deve ser favorável à fecundação rápida dos ovos após a ovulação. Ao mesmo tempo, oferece proteção física e fisiológica aos espermatozóides: gametas livres no lúmen dos ovidutos serão destruídos pelos óvulos quando estes entrarem nos ovidutos, ao passo que aqueles presentes nos receptáculos estão protegidos e possivelmente serão nutridos por secreções glandulares durante o período de estocagem (FOX 1956). Após a inseminação, os espermatozóides permanecem algum tempo na vagina (porção cloacal do oviduto) e depois tendem a migrar para a região infundibular onde serão estocados a longo ou curto prazo (HALPERT ET AL. 1982).

Quando o acasalamento não coincide com a época de fecundação, os espermatozóides são estocados por curtos períodos nos ovidutos das fêmeas (SCHUETT 1992). Por exemplo, as fêmeas de *Thamnophis sirtalis sirtalis* que copulam no início da primavera irão estocar os gametas masculinos por cerca de três meses e aquelas que copulam no início do outono estocarão por cinco a seis meses (RAHN 1940, BLANCHARD 1943, BLANCHARD & BLANCHARD 1941, HEBARD 1951, STEWART 1968, HALPERT ET AL 1982). Esse tipo de estocagem é encontrado também em outras espécies de áreas temperadas que

copulam no outono (cf. FOX 1956, SCHUETT 1992, SCHUETT & GILLINGHAM 1986, ALDRIDGE 1992). A estocagem em longo prazo, de sete meses até seis anos, foi relatada em algumas espécies (cf. FOX 1956, STEWART 1972) e pode ser um componente essencial e obrigatório no ciclo reprodutivo (DURVAL ET AL 1992, SCHUETT 1992). Por exemplo, populações norte-americanas da cascavel *Crotalus viridis viridis* apresentam vitelogênese lenta, que se inicia no verão e termina na primavera, após um período de latência no inverno. Entretanto, a cópula não ocorre na primavera quando os indivíduos emergem da hibernação. Assim que emergem, essas serpentes procuram por áreas para forrageio e outras atividades básicas à sua sobrevivência. A cópula só irá ocorrer no verão e, portanto esses espermatozóides só poderão fecundar os óvulos na primavera seguinte (SCHUETT 1992). A cópula na época do verão, para essa espécie e outras víboras, coincide com o período de muda dos adultos e da vitelogênese. Nos viperídeos de áreas temperadas a cópula não ocorre antes da muda de pele, ou seja, antes de pelo menos cinco semanas após a emergência da hibernação (SCHUETT 1992).

Embora a seleção sexual pós-copulatória tenha começado a receber atenção após o trabalho de Parker (1970) com insetos, ela é ainda pouco compreendida nas serpentes. Aspectos como a frequência de cópula em ambos os sexos e os efeitos da ordem de acasalamento na paternidade (o último macho a copular com a fêmea seria o pai de maior número de filhotes?) ainda permanecem desconhecidos (SCHUETT & GILLINGHAM 1986).

Os dados obtidos a partir da manutenção dos animais em cativeiro sugerem que as fêmeas de *L. miliaris* podem estocar espermatozóides por longos períodos (certamente até oito meses e possivelmente por até um ano e sete meses). Entretanto, a dificuldade da manutenção dos ovos até que ocorressem as eclosões (devido ao ataque de fungos) não permitiu detectar se nasceriam filhotes de ambos os sexos. Portanto, a possibilidade de partenogênese não pode ser descartada, embora seja pouco provável. De qualquer forma, a estocagem em curto prazo ocorre e é essencial na sincronia dos ciclos dos machos e fêmeas.

### **Relação entre reprodução e alimentação:**

*Liophis miliaris* é uma espécie generalista quanto à sua dieta mas, alimenta-se basicamente de presas relacionadas a ambientes aquáticos. Os tipos presas ingeridas são semelhantes nas quatro áreas estudadas. Portanto, as diferenças observadas nos ciclos reprodutivos das populações não devem estar relacionadas aos itens utilizados na dieta. Embora exista uma tendência das fêmeas em vitelogênese secundária alimentarem-se com maior frequência do que aquelas em vitelogênese primária as amostras são muito pequenas para serem conclusivas. Como observado em cativeiro e também em outras espécies de serpentes, fêmeas grávidas não se alimentam (SHINE 1977a, 1980a,b). A energia necessária para a reprodução deve ser alocada antes de ser utilizada para crescimento ou forrageamento. Assim, fêmeas grávidas devem ter menos energia disponível para forragear. Também, as serpentes têm maior limitação de espaço na cavidade corporal (devido ao seu formato cilíndrico) o que pode dificultar a ingestão de presas durante o período reprodutivo. Outro fator, provavelmente o mais importante, é que a reprodução envolve riscos e não está baseada somente na alocação de recursos. Fêmeas grávidas são mais lentas do que as não grávidas. Isso deve torná-las mais vulneráveis a predação e também deve diminuir a habilidade na captura de presas, principalmente no caso das espécies que são forrageadoras ativas, como *L. miliaris* (BEGON ET AL. 1990, SHINE 1980a).

### **Relação entre reprodução e parasitismo:**

O nível de parasitismo deve estar relacionado com o histórico da alimentação dos animais e sua capacidade imunológica (cf. SHINE ET AL. 1998b). A população de *L. miliaris* da MA<sub>BA</sub> é menos susceptível ao parasitismo pelos cistacantos (*Oligacanthorhynchus spira*) e nematóides estomacais (*Ophidiascaris* sp.). A dieta das populações é bastante semelhante, de forma que a menor susceptibilidade a esses parasitos pode ter outras causas ecológicas ou ainda causas históricas: é possível que devido à maior homogeneidade climática as serpentes sejam menos susceptíveis a parasitoses, ou que esses parasitos sejam menos comuns na MA<sub>BA</sub> (limitação na distribuição

geográfica). De qualquer forma, a incidência dos parasitos é igual em machos e fêmeas e parece não impossibilitar a reprodução das fêmeas nem afetar a produção de espermatozoides, como ocorre em certos lagartos e parasitos sanguíneos (SCHALL 1983). Outras duas hipóteses a respeito da influência desses parasitos na reprodução de *L. miliaris* são plausíveis: 1. a influência do parasitismo sobre a reprodução ocorre em uma escala muito menor do que a que pôde ser analisada neste trabalho e 2. se os indivíduos analisados já chegaram à fase reprodutiva com uma carga parasitária, a seleção sobre eles já ocorreu e, portanto, deve-se tratar de indivíduos mais resistentes imunologicamente que não terão sua reprodução afetada pelos parasitos. Entretanto, há evidências de que a ocorrência de *Ophidiascaris* sp. afeta a fecundidade das fêmeas do DA<sub>PR</sub>. *Ophidiascaris* spp. são parasitos comuns em serpentes de diferentes famílias (ARAUJO & MACHADO 1980, ASH & BEAVER 1963, GOLDBERG & BURSEY 1999, HAMIR 1986, HERING-HAGENBECK & BROOMKER 2000, MCALLISTER ET AL. 1992, 1993, SPRENT 1955, 1988) e em anuros (BURSEY ET AL. 2001). Assim, serpentes são hospedeiros definitivos desses nematóides que devem ser adquiridos de suas presas, especialmente os anfíbios anuros, no caso de *L. miliaris*. Por outro lado, cistacantos de *Oligacanthorhynchus spira* são encontrados em insetos e seus hospedeiros definitivos são as aves (SCHMIDT AND ROBERTS 1996, TRAVASSOS 1917). Anuros, lagartos e serpentes são hospedeiros acidentais desses acantocéfalos (PIZZATTO & MADI 2002, SCHMIDT AND ROBERTS 1996, TRAVASSOS 1917, YAMAGUTI 1963) e, portanto, não devem apresentar sintomas de doença por esses parasitos (SCHMIDT & ROBERTS 1996). O parasitismo é um aspecto ainda muito pouco estudado em populações de serpentes e ainda não é possível inferir sobre a sua importância em populações naturais (cf. SHINE ET AL. 1998b).

#### **Atividade:**

O número de fêmeas coletadas por mês na MA<sub>BA</sub> está positivamente correlacionado às temperaturas (mínima, média e máxima). Embora a variação climática seja discreta, o número de indivíduos amostrados durante os meses de temperatura mais baixa (julho a setembro) diminui.

Nas outras áreas o pico de atividade de fêmeas que ocorre de outubro a dezembro deve estar relacionado à reprodução. Fêmeas grávidas (ou em vitelogênese secundária) gastam mais tempo termorregulando e são mais lentas do que fêmeas em vitelogênese primária (SEIGEL ET AL. 1987, SHINE 1979, 1980a). Além disso, a atividade deve aumentar na época da oviposição devido à procura por locais adequados. Assim, durante o período reprodutivo, as fêmeas devem estar mais susceptíveis à coleta. Obviamente a atividade das serpentes está relacionada às variações climáticas (GIBBONS & SEMLITSCH 1987), entretanto na MA<sub>SP-PR</sub> a atividade das fêmeas está mais limitada pela temperatura mínima e precipitação, ao passo que no DA<sub>PR</sub> temperatura parece ser o fator mais limitante da atividade. Assim, o declínio no número de fêmeas entre abril e setembro de ser consequência da queda de temperatura e/ou das chuvas.

Um número maior de machos ocorre durante os meses mais quentes e chuvosos (outubro a março). Entretanto, a queda acentuada na abundância dos machos ocorre apenas de julho a setembro (exceto no DA<sub>SP</sub>) e o número de indivíduos coletados entre abril e junho não difere do esperado pela distribuição aleatória. O fato da abundância de machos não começar a declinar no período de abril a junho (quando ocorre declínio de temperatura e/ou chuvas) pode estar relacionado à ocorrência de corte e cópula nessa época (*cf.* SHINE 1980b). Durante o período de corte e cópula os machos devem estar a procura de fêmeas, portanto a atividade nessa época não deve diminuir como nas fêmeas, embora a pluviosidade e/ou temperaturas diminuam.

Na maioria dos casos, o padrão de atividade está relacionado ao ciclo reprodutivo das serpentes (SHINE 1980b) e, de forma geral, o padrão de declínio na abundância de indivíduos em períodos de baixa temperatura e pluviosidade é recorrente em serpentes de áreas tropicais.

### **Influência filogenética e ecológica na reprodução dos Xenodontini:**

“Os organismos são, em alguma extensão, prisioneiros do seu passado evolutivo. Sua história de vida é limitada pelas possibilidades de desenvolvimento disponíveis à ele e, isso, é limitado pela sua posição filogenética. A história de vida pode evoluir dentro de um número limitado de opções e os organismos estão confinados a uma amplitude limitada de habitats. Isso permite que as histórias de vida reflitam tanto o habitat como a filogenia...” (BEGON ET AL. 1990). Portanto, o padrão do ciclo reprodutivo pode ser conservativo em certas linhagens de serpentes (cf. ALMEIDA-SANTOS ET AL. SUBMETIDO, MARQUES 1996a, 1998, SHINE 1989, VITT 1987). As serpentes da tribo Xenodontini apresentam hemipênis bilobado com discos apicais (DOWLING 1975, JENNER 1981, MYERS 1986) e semelhanças imunológicas (CADLE 1984) constituindo, provavelmente um grupo monofilético. O ciclo folicular apresenta-se contínuo em diversas espécies de Xenodontini no Brasil: *Erytrolamprus aesculapii* (nos Estados de SP e PR - MARQUES 1996a), *Xenodon newiedii* (nos estados de SP e PR - JORDÃO 1996), *Waglerophis merremii* (no Estado de SP e provavelmente na caatinga - JORDÃO 1996, VITT 1983, VITT & VANGILDER 1983), provavelmente em diferentes espécies de *Liophis* na caatinga (VITT & VANGILDER 1983) e em *L. maryellenae* no cerrado em Brasília (C. Nogueira & P. Valdujo com. pess.). Entretanto, o clima parece afetar o ciclo reprodutivo de algumas espécies em certas localidades. Por exemplo, em São Paulo *W. merremii* apresenta ciclo contínuo com pico reprodutivo no final do ano, ao passo que no Paraná o ciclo é estritamente sazonal (JORDÃO 1996). Além disso, *L. poecilogyrus* no litoral norte do Rio Grande do Sul apresenta ciclo sazonal, com ovulação e oviposturas de outubro a janeiro e nascimentos de janeiro a março (MACIEL 2001). O presente estudo, com *L. miliaris*, confirma os dados de Marques (1998) e Albolea (1998): nas regiões sul e sudeste do Brasil, a espécie apresenta ciclo folicular sazonal, restrito ao final do ano. Entretanto, na porção mais ao norte da Mata Atlântica o ciclo folicular é contínuo, como na maioria dos outros Xenodontini. Os dados disponíveis para as populações de *L. miliaris* e outras espécies da tribo Xenodontini indicam que serpentes dessa linhagem possuem capacidade potencial para se reproduzirem ao longo de todo o ano.

Entretanto, fatores ecológicos (e.g. temperatura, pluviosidade, oferta de alimento) podem restringir o período reprodutivo a certas épocas do ano. Os ciclos de diferentes espécies da tribo podem diferir em uma mesma região geográfica (e.g. na Mata Atlântica do litoral sudeste do Brasil *X. neuwiedii* e *E. aesculapii* apresentam ciclo contínuo e em *L. miliaris* é sazonal). Características ecológicas de cada espécie, como uso de hábitat, dieta, resposta fisiológica a temperatura e umidade, devem ser responsáveis por tais diferenças e podem limitar a extensão do ciclo reprodutivo em certas regiões.

O ciclo testicular permanece menos conhecido; foi estudados apenas em *X. neuwiedii* e *W. merremii* no Estado de São Paulo. Em *X. neuwiedii* a espermatogênese é contínua e, em *W. merremii* ocorre um pico durante o outono (JORDÃO 1996). Em *L. miliaris*, assim como em *X. neuwiedii* a espermatogênese parece ser contínua. Portanto, aparentemente, existem dois padrões de espermatogênese na tribo Xenodontini, o contínuo e o sazonal. Deste modo, mais estudos são necessários para melhor caracterização do ciclo reprodutivo dos machos na tribo Xenodontini.

A cópula, em *W. merremii* no Estado de São Paulo, ocorre entre julho e dezembro e o macho deve estocar parte dos gametas, pois há pico de espermatogênese no outono (JORDÃO 1996). Em *L. poecilogyrus* no Rio Grande do Sul, foram observadas cópulas em agosto e novembro, associada à vitelogênese (MACIEL 2001). A ausência de dados sobre a espermatogênese e variação no diâmetro do ducto deferente nessa espécie não permite inferir se ocorre estocagem de esperma pelo macho. Até o presente momento, *L. miliaris* é a única espécie da tribo Xenodontini em que a cópula está dissociada da vitelogênese e, portanto, a estocagem de esperma pela fêmea é fundamental na sincronização dos ciclos dos machos e fêmeas.

Embora o índice de dimorfismo sexual (SSD) tenha variado entre as populações de *L. miliaris*, seu valor é semelhante ao de *X. neuwiedii* (SSD = 0,18; obtido a partir de JORDÃO 1996) e para *Erytrolamprus aesculapii* (SSD = 0,19; obtido a partir dos dados de MARQUES 1996a). Embora as populações do DA<sub>SP</sub> e DA<sub>PR</sub> apresentem valores mais elevados de SSD eles ainda são inferiores que o calculado para *W. merremii* (SSD = 0,35; obtido a partir de JORDÃO 1996).

A fecundidade relativa (análise do resíduo do número de ovos/CRC progenitora) não difere entre as populações de *L. miliaris* e a população de *E. aesculapii* do sudeste do Brasil ( $H = 1,488$ ;  $gl = 4$ ;  $p = 0,8286$ ). As outras espécies não puderam ser incluídas na comparação, pois a forma de apresentação dos dados de tamanho de ninhada e CRC da progenitora não permite o cálculo da fecundidade relativa.

## RESUMO ESTENDIDO E CONCLUSÕES

1. O dimorfismo sexual em *L. miliaris* ocorre nas quatro populações estudadas. Os machos adultos são em média menores do que as fêmeas e tornam-se maduros com menor tamanho corporal, nas quatro áreas estudadas. O índice de dimorfismo sexual é semelhante entre as populações e entre outros representantes da tribo Xenodontini, com exceção de *Waglerophis merremi* que apresenta dimorfismo mais acentuado;
2. O ciclo reprodutivo das fêmeas de *Liophis miliaris* é sazonal na Mata Atlântica do litoral de São Paulo e Paraná, Domínio Atlântico do interior de São Paulo e Domínio Atlântico do interior do Paraná; áreas onde existe sazonalidade climática acentuada (chuvas e/ou temperatura). Nessas áreas, a vitelogênese, ovulação e desovas ocorrem durante a estação mais quente e/ou chuvosa (setembro a janeiro) e os nascimentos entre fevereiro e abril;
3. O ciclo reprodutivo das fêmeas de *L. miliaris* é contínuo na Mata Atlântica do sul da Bahia, onde o clima quente e úmido é mais constante durante todo o ano. Vitelogênese, ovulação, desovas e nascimentos ocorrem ao longo do ano, sem época marcada;
4. A espermatogênese deve ser contínua e não existe evidência de estocagem de espermatozoides pelos machos, nas quatro populações estudadas;
5. A cópula, na população do Domínio Atlântico do interior de São Paulo, ocorre entre março e junho, indicando que a estocagem de espermatozoides pelas fêmeas é fundamental na sincronia dos ciclos reprodutivos de machos e de fêmeas;
6. A reprodução das fêmeas deve ser anual. A frequência reprodutiva é alta em todas as classes de tamanho, exceto em fêmeas menores de 600 mm da Mata Atlântica do sul da Bahia que apresentam frequência reprodutiva baixa;

7. O tamanho da ninhada varia de 4 a 30 ovos entre as quatro populações e o número de ovos produzidos está positivamente relacionado ao comprimento rostro-cloacal da fêmea. A fecundidade relativa não difere entre as populações;
8. *Liophis miliaris* possui dieta generalista e semelhante nas quatro áreas, portanto o tipo de alimento não deve influenciar na reprodução. Fêmeas grávidas não se alimentam, provavelmente porque são menos ágeis para a captura de presas estariam mais vulneráveis à predação;
9. A incidência de parasitismo (nematóides estomacais e cistacantos peritoneais) é baixa na Mata Atlântica do sul da Bahia quando comparada às outras áreas entretanto, o parasitismo parece não afetar a produção de gametas femininos ou masculinos. Entretanto o parasitismo por nematóides parece diminuir a fecundidade das fêmeas no Domínio Atlântico do interior do Paraná;
10. A atividade das serpentes está intimamente ligada ao ciclo reprodutivo. Há evidente sazonalidade apenas nas áreas onde o ciclo reprodutivo é restrito;
11. Os estudos existentes até o momento indicam que as espécies da tribo Xenodontini podem potencialmente se reproduzir ao longo do ano todo. Entretanto, fatores ecológicos (habitat, clima, oferta de alimento) e fisiológicos (respostas às variações ambientais) podem restringir a extensão do ciclo reprodutivo. Os parâmetros reprodutivos podem apresentar plasticidade, variando entre as espécies ou populações dependendo de sua distribuição geográfica.

## PERSPECTIVAS

Muitos aspectos da reprodução de serpentes ainda são muito pouco explorados, como o ciclo reprodutivo dos machos. A variação do diâmetro do ducto deferente é praticamente desconhecida para a maioria das espécies e muitas vezes permite inferir sobre a época de cópula. Esse parâmetro, juntamente com a variação do tamanho (ou massa) dos testículos, permite compreender o ciclo reprodutivo dos machos como um todo e relacioná-lo ao ciclo das fêmeas. O conhecimento apenas do ciclo das fêmeas não é suficiente para a compreensão da biologia reprodutiva das espécies. Se faz necessária a compreensão da influência da variação geográfica e histórica na reprodução dos diferentes grupos de serpentes. Para isso, é necessário um maior número de estudos sobre a reprodução de diferentes espécies com relações filogenéticas conhecidas, em diferentes áreas, principalmente nas proximidades do Equador. Estudos amplos abordando os diferentes aspectos da reprodução das serpentes e busca por padrões reprodutivos são essenciais para a compreensão de sua biologia e desenvolvimento de medidas de conservação.

## LITERATURA CITADA

- ABE, A.S. 1977. Adaptações respiratórias e tolerância a variações de alguns fatores extrínsecos em *Helicops modestus* (Günther, 1861) e *Liophis miliaris* (Linnaeus, 1758), serpentes de hábitos aquáticos (Serpentes: colubridae). 161p. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- ALBOLEA, A.B.P. 1998. Padrões de atividade em serpentes não peçonhentas de interesse médico: *Helicops modestus* (Colubridae: Xenodontinae) e *Liophis miliaris* (Colubridae: Xenodontinae) e sua relação com a epidemiologia. Dissertação de mestrado. Universidade de Guarulhos, Guarulhos.
- ALDRIDGE, R.D. 1979. Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. *Herpetologica* 35: 256-261.
- ALDRIDGE, R.D. 1992. Oviductal anatomy and seasonal sperm storage in the southeastern crowned snake (*Tantilla coronata*). *Copeia* 1992: 1103-1106.
- ALIGHIERI, D. 1981. *A divina comédia*. 335p. Abril Cultural, São Paulo.
- ALMEIDA-SANTOS, S.M., PIZZATTO, L. & MARQUES, O.A.V. Reproductive synchrony in the coral snake *Micrurus corallinus* (Elapidae) from southeast Brazil. *Herp. Nat. Hist.* (submetido).
- ALMEIDA-SANTOS, S.M., & M.G. SALOMÃO. 1997. Long-term sperm storage in the female neotropical rattlesnake *Crotalus durissus terrificus* (Viperidae: Crotalinae). *Jap. J. Herpetol.* 17:46-52.
- ANDERSSON, M. 1994. Sexual selection. 599p. Princeton Univ. Press. New Jersey, USA.
- ANDRÉN, C. & NILSON, G. 1987. The copulatory plug of the adder, *Vipera berus*: does it keep sperm in or out? *Oikos* 49: 230-232
- ARAUJO, P. & MACHADO, M.I. 1980. Some data on the life history of the ascaroid *Ophidascaris trichuriformes*, parasite of snakes. *Ann. Paras. Hum. Comp.* 55: 333-346.
- ASH, L.R. & BEAVER, C. 1963. Redescription of *Ophidascaris labiatopapillosa* Walton, 1927, an ascarid parasite of North American snakes. *J. Parasitol.* 49: 765-769.
- BEGON, M.; HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. 1990. Individuals, populations and communities. 945p. 2<sup>nd</sup> ed. Blackwell Scientific Publ. Massachusetts.
- BETZ, T.W. 1966. The ovarian cycle of *Natrix rhombifera* - An apparently generalized cycle of snakes of temperate latitudes. *Mem. Inst. Butantan* 33: 115-120.
- BIEDERMANN, H. 1996. *Diccionario de simbolos*. 573p. Ediciones Paidós Ibérica, S.A. Barcelona & Buenos Aires.
- BIRKHEAD, T.R. 2000. Promiscuity: an evolutionary approach of sperm competition. 272p. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- BIRKHEAD, T.R. & MØLLER, A.P. 1993. Sexual selection and the temporal separation of reproductive events: sperm storage data from reptiles, birds and mammals. *Biol. J. Linn. Soc.* 50: 295-311.
- BIZERRA, A.F. 1998. História natural de *Tomodon dorsatus* (Serpentes: Colubridae). Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- BLANCHARD, F.C. 1943. A test of fecundity of the garter snake *Thamnophis sirtalis sirtalis* (Linnaeus) in the year following the year of insemination. *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett.* 28: 313-316.
- BLANCHARD, F.N. & BLANCHARD, F.C. 1941. The inheritance of melanism in the garter snake *Thamnophis sirtalis sirtalis* (Linnaeus), and some evidence of effective autumn mating. *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett.* 26: 177-193.
- BLEM, C.R. 1982. Biennial reproduction in snakes: an alternative hypothesis. *Copeia* 1982: 961-963.
- BULL, K.H., MASON, R.T. & WHITTIER, J. 1997. Seasonal testicular development and sperm storage in tropical and subtropical populations of the brown tree snake (*Boiga irregularis*). *Aust. J. Zool.* 45: 479-488.
- BURSEY, C.R., GOLDBERG, S.R. & PARMELEE, J.R. 2001. Gastrointestinal helminths of 51 species of anuran from Reserva Cuzco Amazonico Peru. *Comp. Parasitol.* 68: 21-35.
- CADLE, J.E. 1984. Molecular systematics of neotropical xenodontine snakes: I. South American xenodontines. *Herpetologica* 40: 8-20.
- CASCUDO, L. C. 1988. *Dicionário do folclore brasileiro*. 811p. 6ª ed. Ed. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- CIRLOT, J.E. 1984. *Dicionário de símbolos*. 614p. Ed. Moraes. São Paulo.
- CIVITA, V. 1973. *Mitologia*. Vol. 2. 544p. Abril Cultural, São Paulo.
- CHEVALIER, J. & GHEERBRANT, A. 2000. *Dicionário de símbolos*. 996p. 15ª ed. Ed. José Olympio.
- CLIF, J.D. & CLIF, W.B. 1989. *Symbols of transformation in dreams*. 155p. The crossroad Publ. Co. New York.
- CREWS, D. 1984. Gamete production, sex hormone secretion, and mating behavior uncoupled. *Horm. Behav.* 18:22-28.
- CREWS, D., B. CAMAZINE, M. DIAMOND, R. MASON, R. R. TOKARZ, AND W. R. GARSTKA. 1984. Hormonal independence of courtship behavior in the male garter snake. *Horm. Behav.* 18:29-41.
- CREWS, D. & GARSTKA, W.R. 1982. The ecological physiology of the garter snake. *Sci. Am.* 247: 136-144.
- CUELLAR, O. 1966. Oviductal anatomy and sperm storage structures in lizards. *J. Morphol.* 119: 7-20.
- DAREVSKY, I.S. 1971. Delayed fertilization in the colubrid snake *Xenodon merremii* (Wagler). *J. Herpetol.* 5:82-83.

- DARWIN, C.R. 1874. The descent of man, and selection in relation to sex. 2<sup>nd</sup> ed. Appletown, N.Y.
- DAWKINS, R. 1989. O gene egoísta. 230p. Editora Itatiaia Ltda, São Paulo.
- DELANEY, G. 1988. *Living your dreams: using sleep to solve problems and enrich your life*. 259p. Harper & Row Publ. San Francisco.
- DEVINE, M.C. 1975. Copulatory plugs in snakes: enforced chastity. *Science* 187: 844-845.
- DEVINE, M.C. 1977. Copulatory plugs, restricted mating opportunities and reproductive competition among male garter snakes. *Nature* 267: 345-346.
- DIXON, J.R. 1980. The neotropical colubrid snake genus *Liophis*: the generic concept. *Milw. Publ. Mus. Contrib. Biol. Geol.* 31: 1-40.
- DIXON, J.R. 1989. A key and checklist to the Neotropical snake genus *Liophis* with country list and maps. *Smithson. Herpetol. Inf. Serv.* 79: 1-28.
- DOWLING, H.G. 1975. The nearctic snake fauna. Pp. 190-202. In: Dowling, H.G. (ed). *HISS Yearbook of Herpetology*. New York.
- DURVALL, D., ARNOLD, S.J. & SCHUETT, G.W. 1992. Pitviper mating systems: ecological potential, sexual selection, and microevolution. Pp. 321-336. In J.A. Campbell and E.D. Brodie Jr. (eds.), *Biology of the pit vipers*, Selva, Tyler, Texas.
- 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.
- FITCH, H.S. 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans.* 96: 1-53.
- FOX, W. 1952. Seasonal variation in the male reproductive system of Pacific Coast garter snake. *J. Morphol.* 90: 481-533.
- FOX, W. 1956. Seminal receptacles of snakes. *Anat. Rec.* 124:519-539.
- FOX, W. 1963. Special tubules for sperm storage in female lizards. *Nature* 198: 500-501.
- 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* (Colubridade, Xenodontine). *The Snake* 28: 71-78.
- GIBBONS, J.W. & SELMLITSCH, R. D. 1987. Activity patterns. Pp. 396-421. In: Seigel, R.A., Collins, J.T. & Novak, S.S. (eds.), *Snakes, Ecology and Evolutionary Biology*. McMillan Publishing Company, New York.

- GIBSON, R.A. & FALLS, B.J. 1975. Evidence for multiple insemination in the common garter snake, *Thamnophis sirtalis*. *Can. J. Zool.* 53: 1362-1368.
- GILLINGHAM, J.C. 1987. Social behavior. Pp. 184-209. In: Seigel, R.A., Collins, J.T. & Novak, S.S. (eds.), *Snakes, Ecology and Evolutionary Biology*. McMillan Publishing Company, New York.
- GOLDBERG, S.R. & BURSEY, C.R. 1999. First report occurrence of *Ophidascaris labiatopapillosa* (Nematoda: Ascarididae) in the red diamond rattlesnake. *Calif. Fish and Game* 85: 181-182.
- GREENE, H.W. 1997. Snakes, the evolution of mystery in nature. 351p. University of California Press, Berkley, L.A. and London.
- GREENE, H.W. & LOSOS, J.B. 1988. Systematics, natural history, and conservation. *Bioscience* 38: 458-462.
- HALPERT, A.P., GARSTKA, W.R. & CREWS, D. 1982. Sperm transport and storage and its relation to the annual sexual cycle of female red-sided garter snake, *Thamnophis sirtalis parietalis*. *J. Morphol.* 174:149-159.
- HAMIR, A.N. 1986. Aortitis caused by *Ophidascaris papuanus* in a python. *J. Am. Vet. Assoc.* 189: 1129-1130.
- HEBARD, W.B. 1951. Notes on the life history of the Puget Sound garter snake, *Thamnophis ordinoides*. *Herpetologica* 7: 177-179.
- HERING-HAGENBECK, S.F.B.N. & BROOMER, J. 2000. A check-list of the nematode parasites of South African Serpentes (snakes) and Sauria (lizards). *Ond. J. Vet. Res.* 67: 1-13.
- HOUSTON, D. & SHINE R. 1993. Sexual dimorphism and niche divergence: feeding habits of the Arafura filesnake. *J. Anim. Ecol.* 62: 737-748.
- IBGE. 1993. Clima. Anuário Estatístico do Brasil 56: 1/67-1/84.
- JAMES, C. & SHINE, R. 1985. The seasonal timing of reproduction. a tropical-temperate comparison in Australian lizards. *Oecologia* 67: 464-474.
- JENNER, J.V. 1981. A zoogeographic study and the taxonomy of the xenodontine colubrid snakes. 354p. PhD. Thesis. N.Y. University, New York.
- Ji, X. & DOU, W.G. 2001. Effects of thermal and hydric environments on incubating eggs and hatchling traits in the cobra, *Naja naja atra*. *J. Herpetol.* 35: 186-194.

- JORDÃO, R.S. 1996. Estudo comparativo da alimentação e da reprodução de *Waglerophis merremii* e *Xenodon newiedii* (Serpentes: Colubridae). Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo, Departamento de Zoologia, São Paulo.
- KING, R.B. 1989a. Sexual dimorphism in snake tail length: sexual selection, natural selection or morphological constraint? *Biol. J. Linn. Soc.* 38: 133-154.
- KING, R.B. 1989b. Body size variation among island and mainland snake populations. *Herpetologica* 45: 84-88.
- KERÉNYI, K. 1998. *Os deuses gregos*. 219p. 10<sup>a</sup> ed. Ed. Cultrix S.A., São Paulo.
- KOFRON, C.P. 1979. Reproduction of aquatic snakes in south-central Louisiana. *Herpetologica* 35: 44-50.
- LEVI, P. 1996. *Grécia. Berço do Oriente. Vol. I-II*. 231p. Edições Del Prado, Madri, Espanha.
- MACIEL, A.P. 2001. Ecologia e história natural da “cobra-capim” *Liophis poecilogyrus* (Serpentes: Colubridae) no litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. 88p. Dissertação de Mestrado. Porto Alegre.
- MADSEN, T., SHINE, R. 1996. Determinants of reproductive output in female water pythons (*Liasis fuscus*: Pythonidae). *Herpetologica* 52: 146-159.
- MADSEN, T., SHINE, R., LOMAN, J. & HÅKANSSON, T. 1992. Why do female adders copulate so frequently? *Nature* 355: 440-441.
- MARQUES, O.A.V. 1992. História natural de *Micrurus corallinus* (Serpentes, Elapidae). Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia Geral.
- 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. *Amph.-Rep.* 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. Universidade de São Paulo, Departamento de Zoologia, São Paulo.
- MARQUES, O.A.V. & SAZIMA, I. 2003. História Natural da Estação Ecológica Juréia-Itatins. In: *Estação Ecológica Juréia-Itatins: Ambiente Físico, Flora e Fauna*. O.A.V. Marques & W. Duleba (eds). Editora Holos, Ribeirão Preto.

- MARQUES, O.A.V. & SOUZA, V.C. 1993. Nota sobre a atividade alimentar de *Liophis miliaris* no ambiente marinho (Serpentes, Colubridae). *Rev. Bras. Biol.* 53: 645-648.
- MARQUES, O.A.V. & PUORTO, G. 1998. Feeding, reproduction and growth in the crowned snake *Tantilla melanocephala* (Colubridae), from southeastern Brazil. *Amph.-Rep.* 19: 311-318.
- MARQUES, O.A.V., ETEROVIC, A. & ENDO, W. 2001. Seasonal activity of snakes in the Atlantic forest in southeastern Brazil. *Amph.-Rep.* 22: 103-111.
- MARTINS, M. 1994. História natural de uma taxocenose de serpentes de mata na região de Manaus, Amazônia Central, Brasil. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- MARTINS, M. & OLIVEIRA, M.E. 1998. Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazônia, Brazil. *Herp. Nat. Hist.* 6: 78-150.
- MCALLISTER, C.T., FREED, P.S. & FREED, D.A. 1992. *Ophiotaenia ophiodes* and *Ophidascaris* sp. in a spotted night adder (*Causus maculatus*) from Cameroon, West-Africa. *J. Wild. Dis.* 28: 641-642.
- MCALLISTER, C.T., RILEY, J. FREED, P.S. & FREED, D.A. 1993. Endoparasites of some Malagasy colubrids (Reptilia, Serpentes), with descriptions of 2 new species of *Raillietiella* (Pentastomida, Cephalobaenida). *Trans. Am. Mic. Soc.* 112: 35-42.
- MCDOWELL, S.B. 1974. A catalogue of the snakes of New Guinea and the Salomons, with special reference to those in the Bernice P. Bishop Museum, Part I. Scolecophidia. *J. Herpetol.* 8: 1-57.
- MICHAUD, E.J. & DIXON, J.R. 1989. Prey items of 20 species of the neotropical colubrid snake *Liophis*. *Herp. Rev.* 20: 39-41.
- MYERS, C.W. 1986. An enigmatic new snake from the Peruvian Andes, with notes on Xenodontini (Colubridae: Xenodontinae). *Am. Mus. Novit.* 2853: 1-12.
- NAULLEAU, G., DUGUY, R. & SAINT-GIRONS, H. 1998. Le système espace-temps au cours du cycle annuel chez les viperinae. *Bul. Soc. Zool. Fr.* 123: 53-60.
- NILSON, G. 1980. Male reproductive cycle of the European Adder, *Vipera berus*, and its relation to annual activity periods. *Copeia* 4: 729-737.
- NILSON, G. & ANDRÉN, C. 1982. Function of renal sex secretion and male hierarchy in the adder, *Vipera berus*, during reproduction. *Horm. Behav.* 16: 404-413.
- NIMER, E. 1977a. Clima, pp 47-84. In: Galvão, M. V. (org.), Geografia do Brasil, Região Nordeste, vol 2. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.

- NIMER, E. 1977b. Clima, pp 51-89. *In*: Galvão, M. V. (org.), Geografia do Brasil, Região Sudeste, vol 3. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- NIMER, E. 1977c. Clima, pp 35-79. *In*: Galvão, M. V. (org.), Geografia do Brasil, Região Sul, vol 5. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro
- NOGUEIRA, C., SAWAYA, R.J., MARTINS, M. Ecology of *Bothrops moojeni* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. *J. Herpetol.* (submetido).
- NUSSBAUM, R.A. 1980. The brahminy blind snake (*Ramphotyphlops braminus*) in the Seychelles Archipelago: distribution, variation, and further evidence for parthenogenesis. *Herpetologica* 36: 216-221.
- OLSSON, M., SHINE, R., MADSEN, T., GULLBERG, A. & TEGELSTRÖM, H. 1996. Sperm selection by females. *Nature* 383: 585.
- OLSSON, M., PAGEL, M., SHINE, R., MADSEN, T., DOUMNS, C., GULLBERG, A. & TEGELSTRÖM, H. 1999. Sperm choice and sperm competition: suggestions for field and laboratory studies. *Oikos* 84: 173-175.
- PARKER, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* 45: 525-567.
- 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*. McMillan Publishing Company, New York.
- PIZZATTO, L. & MADI, R.R. 2002. *Micrurus coralinus*. Endoparasites. *Herp. Rev.* 33: 215.
- PIZZATTO, L. & MARQUES, O.A.V. 2002. Reproductive biology of the false coral snake *Oxyrhopus guibei* (Colubridae) from southeastern Brazil. *Amph.=.Rep.*. No prelo.
- PLEGUEZUELOS, J.M. & FERICHE, M. 1999. Reproductive ecology of the horseshoe snake (*Coluber hippocrepis*) in the Iberian Peninsula. *J. Herpetol.* 33: 202-207.
- PONTES, J.A.L. & FIGUEREDO, J.P. 2002. Comportamento em cativeiro de *Liophis miliaris* (Linnaeus, 1758) (Serpentes: Colubridae), com registro de canibalismo. Pp. 431. Resumos do XXIV Congresso Brasileiro de Zoologia. Florianópolis.
- POUGH, F.H., ANDREWS, R.M., CADLE, J.E., CRUMP, M.L., SAVITZKY, A.H. & WELLS, K.D. 1998. *Herpetology*. 576p. Prentice Hall Inc. New Jersey.

- QUALLS, F.J. & SHINE, R. 1998. Geographic variation in lizard phenotypes: importance of the incubation environment. *Biol. J. Linn. Soc.* 64: 477-491.
- QUINN, H.R. 1979. Reproduction and growth of the Texas Coral Snake (*Micrurus fulvius tenere*). *Copeia* 1979: 453-463.
- RAHN, H. 1940. Sperm viability in the uterus of the garter snake, *Thamnophis*. *Copeia* 1940: 109-115.
- ROSS, P. & CREWS, D. 1977. Influence of the seminal plug on the mating behaviour in the garter snake. *Nature* 267: 344-345.
- SAINT-GIRONS, H. 1962. Presence de receptacles séminaux chex les caméléons. *Beaufortia* 9: 165-172.
- SAINT-GIRONS, H. 1982. Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. *Herpetologica* 38: 5-16.
- SAZIMA, I. & HADDAD, C.F.B. 1992. Répteis da Serra do Japi: notas sobre história Natural. Pp. 212-237. In: Morellato L.P.C (org.) *História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*. Editora da Unicamp, Campinas.
- SCHALL, J.J. 1983. Lizard malaria: parasite-host ecology. Pp. 84-100. In: R.B. Huey, E.R. Pianka & T.W. Schoener (eds.), *Lizard ecology. Studies of a model organism*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts and London.
- SCHMIDT, G.D & ROBERTS, L.S. 1996. *Foundations of Parasitology*. 569p. 5<sup>th</sup> ed. W.C.B. Publ. Dubuque.
- SCHUETT, G.W. 1992. Is long-term sperm storage an important component of the reproductive biology of temperate pit vipers? Pp. 169-184. In J.A. Campbell and E.D. Brodie Jr. (eds.), *Biology of the pit vipers*, Selva, Tyler, Texas.
- SCHUETT, G.W. & GILLINGHAM, J.C. 1986. Sperm storage and multiple paternity in the copperhead *Agkistrodon contortrix*. *Copeia* 1986: 807-811.
- SCHUETT, G.W., FERNANDEZ, P.J., GERGITS, W.F., CASNA, N.J., CHISZAR, D., SMITH, H.M., MITTON, J.B., MACKESSY, S.P., ODUM, R.A. & DEMLONG, M.J. 1997. Production of offspring in the absence of males: evidence for facultative parthenogenesis in bisexual snakes. *Herp. Nat. Hist.* 5: 1-10.
- SCHULZ, R. & SEIDEL, M. 2001. *Egypto. O mundo dos faraós*. 538p. Könemann Verlagsgesellschaft MbH. Colônia, Alemanha.
- SEIGEL, R.A. & FITCH, H.S. 1984. Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. *Oecologia* 61: 293-301.

- 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*. McMillan Publishing Company, New York.
- 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.
- SHETTY, S. & SHINE, R. 2002. The mating system of yellow-lipped sea kraits (*Laticauda colubrina*: Laticaudidae). *Herpetologica* 58: 170-180.
- SHINE, R. 1977a. Reproduction in Australian elapid snakes II. Female reproductive cycles. *Aust. J. Zool.* 25: 655-666.
- SHINE, R. 1977b. Reproduction in Australian elapid snakes I. Testicular cycles and mating seasons. *Aust. J. Zool.* 25: 647-653.
- SHINE, R. 1978a. Growth rates and sexual maturation in six species of Australian elapid snakes. *Herpetologica* 34:73-79.
- SHINE, R. 1978b. Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia* 33: 269-277.
- SHINE, R. 1979. Activity patterns in Australian elapid snakes (Squamata: Serpentes: Elapidae). *Herpetologica* 35 (1): 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. 1986. Sexual differences in morphology and niche utilization in aquatic snake, *Acrochordus arafurae*. *Oecologia* 69: 260-267.
- SHINE, R. 1989. Constraints, allometry, and adaptation: food habits and reproductive biology of Australian brownsnakes (*Pseudonaja*: Elapidae). *Herpetologica* 45: 195-207.
- SHINE, R. 1990. Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *Am. Nat.* 135: 278-283.
- SHINE, R. 1991. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *The Am. Nat.* 138: 103-122.
- SHINE, R. 1993a. Sexual size dimorphism in snakes. Pp. 49-86. *In*: Seigel, R.A. & Collins, J.T. (eds.). *Snakes: Ecology and Behavior*. McGraw-Hill, New York.

- SHINE, R. 1993b. Phenotypic plasticity in body sizes and sexual size dimorphism in European grass snakes. *Evolution* 47: 321-325.
- SHINE, R. 1994. Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia* 1994: 326-346.
- SHINE, R. 2002. Sexual divergence in diets and morphology in Fijian sea snakes *Laticauda colubrina* (Laticaudinae). *Aust. Ecol.* 27: 77-84.
- SHINE, R. & CREWS, D. 1988. Why male garter snakes have small heads: the evolution and control of sexual dimorphism. *Evolution* 42: 1105-1110.
- SHINE, R. & ELPHICK, M.J. 2001. The effect of short-term weather fluctuations on temperatures inside lizards nests, and on the phenotypic traits of hatchling lizards. *Biol. J. Linn. Soc.* 75: 555-565.
- SHINE, R. & MADSEN, T. 1994. Sexual size dichromatism in snakes of the genus *Vipera*: a review and a new evolutionary hypothesis. *J. Herpetol.* 28: 114-117.
- SHINE, R., OLSSON, M.M. & MASON, T. 2000. Chastity belts in garter snakes: the functional significance of mating plugs. *Biol. J. Linn. Soc.* 70: 377-390.
- SHINE, R., AMBARIYANTO, HARLOW, P.S. & MUMPUNI. 1999. Ecological attributes of two commercially-harvest Python species in Northern Sumatra. *J. Herpetol.* 33: 249-257.
- SHINE, R., HARLOW, P.S., KEOGH, J.S. & BOEADI. 1998a. The allometry of life-history traits: insights from a study of giant snakes (*Python reticulatus*). *J. Zool.* 244: 405-414.
- SHINE, R., HARLOW, P.S., KEOGH, J.S. & BOEADI. 1998b. The influence of sex and body size on food habits of a giant tropical snake, *Python reticulatus*. *Func. Ecol.* 12: 248-258.
- SLIP, D.J. & SHINE, R. 1988. The reproductive biology and mating system of diamond pythons, *Morelia spilota* (Serpentes: Boidae). *Herpetologica* 44: 396-404.
- SPRENT, J.F.A. 1955. The life history of *Ophidascaris filaria* in the carpet snake (*Morelia argus*). *J. Parasitol.* 41: 598-599
- SPRENT, J.F.A. 1988. Ascarioid nematodes of amphibians and reptiles – *Ophidascaris* Baylis, 1920. *Sys. Parasitol.* 11: 165-213.
- STEWART, G.R. 1968. Some observations on the natural history of two Oregon garter snakes (genus *Thamnophis*). *J. Herpetol.* 2: 71-86.
- STEWART, G.R. 1972. An unusual record of sperm storage in a female garter snake (genus *Thamnophis*). *Herpetologica* 28: 346-347.

- STILLE, B., MADSEN, T. & NIKLASSON, M. 1986. Multiple paternity in the adder, *Vipera berus*. *Oikos* 47: 173-175.
- TRAVASSOS, L. 1917. Contribuições para o conhecimento da fauna helmintológica brasileira. VI. Revisão dos acantocefalos brasileiros. Parte I. Fam. Gigantorhynchidae Hamman 1892. *Mem. Inst. Osw. Cruz* 9: 5-62.
- VINEGAR, A. 1977. Evolutionary implications of temperature induced anomalies of development on snake embryos. *Herpetologica* 30: 72-74.
- VITT, L.J. 1983. Ecology of an anuran-eating guild of terrestrial tropical snakes. *Herpetologica* 39: 52-66.
- 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. 1992. Diversity of reproductive strategies among Brazilian lizards and snakes: The significance of lineage and adaptation. Pp.135-149. In: W.C. Hamlett (ed.). *Reproductive Biology of South American Vertebrates*. Springer-Verlag. New York.
- VITT, L.J. & VANGILDER, L.D. 1983. Ecology of snake community in the northeastern Brazil. *Amph.-Rep.* 4: 273-296.
- VOLSØE, H. 1944. Seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). *Spolia Zool. Mus. Haun.* 5: 1-157
- 
- YAMAGUTI, S. 1963. *Systema Helminthum V. Acanthocephala*. 423p. Interscience Publ. New York
- YOKOYAMA, F. & H. YOSHIDA. 1993. The reproductive cycle of the male habu, *Trimeresurus flavoviridis*. *The Snake* 25: 55-62.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 663p. 4<sup>th</sup> ed. Prentice Hall, New Jersey.