

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA

**BIOLOGIA REPRODUTIVA E ALIMENTAR DE *Bothrops*  
*atrox* (SERPENTES, VIPERIDAE) NAS REGIÕES  
CENTRAL E SUDOESTE DA AMAZÔNIA**

**PEDRO FERREIRA GONÇALVES BISNETO**

**Manaus - Amazonas**

**2017**

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA

**PEDRO FERREIRA GONÇALVES BISNETO**

**BIOLOGIA REPRODUTIVA E ALIMENTAR DE *Bothrops atrox* (SERPENTES, VIPERIDAE) NAS REGIÕES CENTRAL E SUDOESTE DA AMAZÔNIA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica.

Orientador: Dr. Igor Luis Kaefer

**Manaus - Amazonas**

**2017**

## Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Goncalves Bisneto, Pedro Ferreira  
G635b Biologia reprodutiva e alimentar de *Bothrops atrox*  
(Serpentes, Viperidae) nas regiões central e sudoeste da  
Amazônia / Pedro Ferreira Goncalves Bisneto. 2017  
35 f.: il.; 31 cm.

Orientador: Igor Luis Kaefer  
Dissertação (Mestrado em Diversidade Biológica) - Universidade  
Federal do Amazonas.

1. dieta. 2. história natural. 3. jararaca. 4. reprodução. I.  
Kaefer, Igor Luis II. Universidade Federal do Amazonas III.  
Título

**PEDRO FERREIRA GONÇALVES BISNETO**

**BIOLOGIA REPRODUTIVA E ALIMENTAR DE *Bothrops atrox* (SERPENTES, VIPERIDAE) NAS REGIÕES CENTRAL E SUDOESTE DA AMAZÔNIA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica.

Aprovado em 11 de agosto de 2016.

**BANCA EXAMINADORA**

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Cristina Motta Bührnheim, Membro  
Universidade do Estado do Amazonas

Prof. Dr. Marcelo Gordo, Membro  
Universidade Federal do Amazonas

Dr. Rafael de Fraga, Membro  
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

## **AGRADECIMENTOS**

Primeiramente, ao meu orientador, Igor, pela paciência, incentivo, críticas, revisões, correções, ideias e, principalmente, por ter me aceitado e guiado como aluno.

Ao Programa de Diversidade Biológica, e aos coordenadores e vice coordenadores do programa, Gal, Igor e Tomas, pelo acolhimento e ajuda sempre que necessário.

A todos os meus professores, não apenas os da pós, mas a todos que participaram da minha formação como aluno, seja de ensino básico, fundamental, médio e superior, e como pessoa. Por terem me ensinado como me portar, me alfabetizado, me tornado uma pessoa infinitamente melhor e por terem se doado para que pessoas como eu pudessem estar onde eu estou.

Aos meus ex-orientadores: Thierry, Thaís e Cristina, por terem, cada um ao seu jeito, me ensinado coisas da nossa profissão, por terem me aceitado como aluno, e por terem me guiado quando necessário.

À curadoria da Coleção de Répteis e Anfíbios do INPA, nominalmente à vice curadora, Dra. Fernanda Werneck, por ter permitido meu acesso à coleção, e à técnica Ariane Silva por ter me ajudado, sempre que necessário, durante minhas visitas ao INPA.

À Mesa Diretora da Fundação de Medicina Tropical Doutor Heitor Vieira Dourado, em especial à Diretora Presidente, Dra. Maria das Graças Costa Alecrim, por ter me permitido acessar o material da coleção e aos biólogos Luís Lozano, Emiro Muniz e Verdinho, pela ajuda na coleção.

Ao professor Marcelo Menin, por ter identificado os anuros dos estômagos das jararacas.

Ao Alexandre e aos mateiros do INPA, por terem me ajudado em campo, quando eu ainda tinha outro projeto em mente.

Às bancas de qualificação e de defesa, que me ajudaram com suas críticas e sugestões.

A todos os autores de livros e artigos que usei como referência, pois minha pesquisa teve ajuda fundamental daqueles que vieram antes de mim.

À UFAM, com que tenho uma relação de quase uma década, e que me proporcionou alguns dos melhores momentos da minha vida, seja pessoal ou acadêmica.

À CAPES, por financiar a minha bolsa de Mestrado.

Aos meus amigos, por terem me ouvido falar tanto de um assunto que muitos deles não conhecem, por terem simplesmente perguntado como estava o meu mestrado, por me apoiarem e por tornarem minha vida muito mais divertida.

À Keyte, por ter me apoiado, ouvido, e conversado sobre tudo o que se passou na minha vida desde que ingressei no Mestrado, e por ter feito de mim alguém melhor.

À minha família materna, por estarem do meu lado, por se importarem comigo, e por me darem amor a vida toda. Em especial à minha mãe, por ter me dado todas as condições de ter uma vida digna e com educação, por ter sempre me apoiado desde o tempo da criança que queria ser cientista e que virou biólogo, por sempre se esforçar para dar os livros que acabaram alimentando a minha paixão por ciência.

À finada Baía, que foi uma das pessoas que mais me incentivou a ler, que desde criança cuidou de mim como se fosse o próprio filho, e que não tenho dúvida alguma, estaria orgulhosa se estivesse vendo onde estou agora. Obrigado por tudo.

## RESUMO

A jararaca *Bothrops atrox* é uma serpente de ampla distribuição e localmente abundante na Amazônia. Visto que a biologia reprodutiva e alimentar de serpentes varia geograficamente, objetivamos caracterizar a história natural de indivíduos provenientes das porções central e sudoeste do bioma. Para isso, analisamos espécimes preservados coletados na área compreendida entre as regiões metropolitanas dos municípios brasileiros de Manaus e Porto Velho. Foram aferidas medidas morfométricas e realizadas análises gonadais e do trato digestório de 109 exemplares. Fêmeas atingem a maturação sexual com tamanhos corporais maiores. Adultos da espécie apresentam marcado dimorfismo sexual em tamanho, sendo que fêmeas são, em média, maiores. O ciclo reprodutivo parece estar sincronizado com o regime de chuvas regional, o qual difere daquele encontrado em outras porções do bioma. A espécie possui dieta generalista, com a ingestão de uma ampla gama de presas tais como lacraias, anuros, lagartos, serpentes e mamíferos. Neste estudo foi registrada pela primeira vez a predação da serpente *Imantodes cenchoa* (Dipsadidae) por *B. atrox*. Há mudança ontogenética na dieta: indivíduos menores se alimentam principalmente de presas ectotérmicas (lacraias, anuros, lagartos e serpentes) e adultos tendem a incorporar itens endotérmicos (mamíferos) ao repertório alimentar.

Palavras-chave: dieta; história natural; jararaca; reprodução.

**"Reproductive and feeding biology of *Bothrops atrox* (Serpentes, Viperidae) from central and southwestern Amazonia"**

**ABSTRACT**

The pit viper *Bothrops atrox* is a widely distributed and locally abundant snake in Amazonia. Given that the reproductive and feeding biology of snakes varies geographically, we aimed to characterize the natural history of individuals from the central and southwestern portions of the biome. For this, we analyzed museum-preserved specimens collected in the region between the metropolitan areas of the Brazilian cities of Manaus and Porto Velho. We took morphometric measurements and performed the analysis of gonads and digestive tracts of 109 individuals. Females attain sexual maturity with larger body sizes. Adults of the species show a pronounced sexual dimorphism in body size being females, on average, larger. The reproductive cycle seems to be synchronized with regional rainfall, which differs from that found in other portions of the biome. The species has a generalist diet with the consumption of a wide range of prey such as centipedes, frogs, lizards, snakes and mammals. This study first recorded the predation of the snake *Imantodes cenchoa* (Dipsadidae) by *B. atrox*. There is an ontogenetic shift in the diet: smaller individuals feed mainly on ectothermic prey (centipedes, frogs, lizards and snakes), and adults tend to incorporate endothermic items (mammals) to their food repertoire.

Keywords: diet; lancehead; natural history; reproduction.



## SUMÁRIO

1. Introdução	10
2. Material e métodos	13
2.1. Amostragem de espécimes e área de estudo	13
2.2. Medidas morfométricas	15
2.3. Maturidade sexual	15
2.4. Dimorfismo sexual	15
2.5. Ciclo reprodutivo	16
2.6. Biologia alimentar	16
3. Resultados	16
3.1. Tamanho corporal, maturidade reprodutiva e dimorfismo sexual	16
3.2. Ciclo reprodutivo	17
3.3. Dieta	19
4. Discussão	21
4.1. Tamanho corporal, maturidade reprodutiva e dimorfismo sexual	21
4.2. Ciclo reprodutivo	23
4.3. Dieta	24
5. Conclusão	26
6. Referências	27
7. Apêndice I	35

## 1. INTRODUÇÃO

Estudos em biologia alimentar e reprodutiva de animais são frequentemente agrupados pela disciplina de história natural, um termo genérico que também incorpora investigações sobre o uso do espaço, estrutura social, mecanismos de defesa, e relações com outros indivíduos e espécies (Greene, 1993). Esse conjunto de informações forma a base crítica para o entendimento da biodiversidade e sua evolução, e o fundamento sobre o qual pesquisas de cunho básico e aplicado devem ser conduzidas (Greene, 2005; Vitt, 2013, Bernarde, 2014).

Proporcionalmente à diversidade de espécies existente, o conhecimento sobre história natural de serpentes é mais completo em regiões como a América do Norte, Europa e Austrália (e.g., Shine, 1977; Lourdais *et al.*, 2003; Vincent *et al.*, 2004). Além disso, muitos dos estudos disponíveis para a região neotropical baseiam-se em observações em cativeiro ou em registros pontuais (e.g., Silva *et al.*, 1994; Duellman & Mendelson, 1995; Marques & Sazima, 1997; Martins & Oliveira, 1998; Sawaya *et al.*, 2008; Lira-da-Turci *et al.*, 2009). Nas últimas décadas uma atenção maior foi voltada para os exemplares de coleções científicas, principalmente em estudos voltados para dieta e reprodução, possibilitando a proposição de alguns padrões ecológicos para as serpentes neotropicais (e.g., Almeida-Santos & Salomão, 2002; Martins *et al.*, 2002; Janeiro-Cinquini, 2004; Monteiro *et al.*, 2006; Leite *et al.*, 2007; Marques *et al.*, 2013; Barros *et al.*, 2014; Leão *et al.*, 2014; Santos-Costa *et al.*, 2015; Rodrigues *et al.*, 2016).

Estudos de campo com serpentes são dificultados pela baixa detectabilidade de indivíduos, a qual é acentuada em serpentes de coloração críptica, comportamento noturno, e baixa vagilidade (Fraga *et al.*, 2013). Tais características são comuns no gênero *Bothrops* Wagler, 1824 (Viperidae), com as quais estudos ecológicos são dificultados também pela reputação desses como animais perigosos e agressivos, e pelo fato de muitas espécies habitarem ambientes de difícil acesso para pesquisadores (Sasa *et al.*, 2009). No caso de serpentes peçonhentas como *Bothrops*, informações sobre história natural podem ser particularmente relevantes em estratégias para minimizar o

número de acidentes ofídicos envolvendo humanos (Santos *et al.*, 1995, Bernarde, 2014).

O gênero *Bothrops* é representado por 45 espécies neotropicais, distribuídas do México à Argentina (Uetz & Hošek, 2016), ocupando uma série de habitats, desde florestas até áreas abertas, incluindo áreas antropizadas (Martins *et al.*, 2002; Melgarejo, 2009). Estudos recentes com *Bothrops* resultaram no acúmulo de informações sobre a história natural de várias espécies, as quais permitiram traçar alguns padrões gerais sobre o gênero: a maior parte das espécies tem alimentação generalista, ocorrendo uma mudança ontogenética na dieta (Martins *et al.* 2002); a reprodução é sazonal, associada a características climáticas locais (Almeida-Santos & Salomão, 2002); espécies arbóreas possuem caudas maiores e são mais delgadas que as espécies terrícolas (Martins *et al.*, 2001).

Em relação a investigações sobre a biologia reprodutiva, há informações para poucas das 26 espécies que ocorrem no Brasil, como *Bothrops jararaca* (Almeida-Santos & Orsi, 2002), *B. moojeni* (Nogueira *et al.*, 2003), *B. neuwiedi* (Valdujo *et al.*, 2002; Hartmann *et al.*, 2004), *B. matogrossensis* (Monteiro *et al.*, 2006), *B. alternatus* (Nunes *et al.*, 2010), *B. insularis* (Marques *et al.*, 2013), *B. leucurus* (Lira-da-Silva, 2009; Barros *et al.*, 2014) e *B. atrox* (Hoge & Federsoni, 1976/1977; Cunha & Nascimento, 1981; Oliveira, 2003; Santos-Costa *et al.*, 2015; Silva, 2015). Esses estudos demonstram que certos aspectos da reprodução são conservados no grupo, como por exemplo, a viviparidade e a existência de ciclos reprodutivos, embora cada ciclo coincida com as estações do ano de cada região, o que pode gerar diferenças entre populações de regiões diferentes (Almeida-Santos & Salomão, 2002). Outros aspectos parecem diferir entre as espécies, como a fecundidade, que é diretamente relacionada ao tamanho da fêmea: as maiores espécies do gênero geram maiores ninhadas (Martins *et al.*, 2001).

Em relação ao ciclo reprodutivo, o recrutamento de juvenis no gênero parece coincidir com os períodos mais quentes e chuvosos (Almeida-Santos & Salomão, 2002; Barros *et al.*, 2014). Para o sudeste do Brasil, Almeida-Santos & Salomão (2002) sugerem um pico anual unimodal como padrão de atividade

de juvenis entre o final de fevereiro e o começo de maio, sugerindo que o verão e outono compreendam a fase de recrutamento para várias espécies de *Bothrops* (*B. alternatus*, *B. cotiara*, *B. fonsecai*, *B. itapetiningae*, *B. jararaca*, *B. jararacussu*, *B. leucurus*, *B. moojeni* e *B. neuwiedi*). A maioria dos estudos com relação à reprodução de *Bothrops* provêm de populações das regiões sul e sudeste do Brasil (e.g., Almeida-Santos & Orsi, 2002; Hartmann *et al.*, 2004; Sawaya *et al.*, 2008; Marques *et al.*, 2013), onde existe sazonalidade climática diferente da região Amazônica. A época do verão na porção meridional do Brasil coincide com a estação chuvosa, sendo que no verão as condições climáticas (temperatura, umidade e chuva), e abundância de alimentos (principalmente de anuros, grande parte da dieta de juvenis de *Bothrops*) são fatores altamente favoráveis para a sobrevivência de serpentes juvenis (Fitch, 1987), bem como para o acúmulo de energia para a geração de ovos e filhotes por parte da fêmea, e para a atividade dos machos enquanto eles procuram por parceiras (Lillywhite, 2014).

A mudança ontogenética na dieta de *Bothrops* se dá pela substituição do consumo de presas ectotérmicas na fase juvenil (e.g., lacraias, anuros e lagartos), pela predação de animais endotérmicos (e.g., mamíferos) na fase adulta (Martins *et al.*, 2002). Por possuírem hábito generalista, itens como outras serpentes, peixes, aves e carniça também foram registrados na dieta de muitas das espécies (Sazima & Strüssman, 1990; Martins *et al.*, 2002; Oliveria & Martins, 2003). Poucos táxons em *Bothrops* fogem desse padrão, indicando que dieta generalista pode ser uma sinapomorfia do grupo (Martins *et al.*, 2002).

A jararaca-da-Amazônia *Bothrops atrox* (Linnaeus, 1758) é uma espécie amplamente distribuída no bioma Amazônico, localmente abundante e generalista quanto ao uso do habitat (Martins & Oliveira, 1998, Fraga *et al.*, 2013). Tais características permitem a adoção de uma dieta diversificada pelo encontro de uma ampla variedade de presas utilizando predominantemente a estratégia de forrageamento por espreita, mas podendo utilizar o método de caça ativa (Martins *et al.*, 2002; Oliveira, 2003). Informações sobre a alimentação de *B. atrox* sugerem que essa espécie também apresenta mudança ontogenética em sua dieta, mas muitas delas provêm de observações

pontuais na natureza (e.g., Duellman, 1978; Duellman & Mendelson, 1995; Martins & Oliveira, 1998), enquanto que os estudos de Oliveira (2003) e Santos-Costa *et al.* (2015) contam com um conjunto de amostras mais representativo.

Uma vez que existem relativamente poucos estudos sobre dieta e reprodução de serpentes na região Neotropical, e que estes são conduzidos principalmente na porção austral, é relativamente difícil reconhecer se os padrões conhecidos são aplicáveis para as espécies da região amazônica. Ainda no bioma amazônico, a maior parte dos estudos amazônicos mais representativos foi desenvolvida na região oriental, a qual apresenta sazonalidade climática diferente daquela observada nas porções central e ocidental (Santos-Costa, 2003; Maschio, 2008; Santos-Costa *et al.*, 2015). Considerando-se que padrões de dieta e reprodução podem diferir entre populações de áreas distintas, esse estudo tem como objetivo geral descrever a biologia alimentar e reprodutiva da jararaca-da-Amazônia *Bothrops atrox* nas regiões central e sudoeste da Amazônia brasileira. Mais especificamente, objetivamos: (1) identificar a fase de desenvolvimento na qual ocorre maturação sexual em machos e fêmeas; (2) testar a existência de dimorfismo sexual em caracteres morfológicos; (3) descrever o ciclo reprodutivo anual; (4) identificar os itens alimentares consumidos; (5) testar a ocorrência de mudança ontogenética na dieta.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1. Amostragem de espécimes e área de estudo**

Foram analisados espécimes provenientes da região de Manaus, Amazonas, até a região de Porto Velho, Rondônia, e cidades adjacentes, formando assim um transecto de cerca de 1000 km ao longo do interflúvio entre os rios Purus e Madeira (figura 1). O clima da região é do tipo tropical chuvoso, com temperaturas médias anuais entre 24 e 28° C, e regime pluviométrico dividido entre um período mais chuvoso, normalmente entre dezembro e maio, e um período mais seco entre junho e novembro (Leopoldo *et al.*, 1987; Forti &

Moreira-Nordemann, 1991). A precipitação anual média varia entre 2075 mm na região de Manaus e 1733 mm na região de Porto Velho, e as médias anuais de umidade relativa do ar variam entre 75 e 90% (Silva *et al.*, 2004; DNPM, 1976).

A vegetação da região é caracterizada pela predominância de florestas de terra firme de estrutura e composição variadas com ocorrência de florestas alagáveis por água barrenta e preta, assim como campinaranas e campos naturais alagáveis (Prance, 1987; Greenpeace, 2009). Ao norte, a vegetação é caracterizada por florestas ombrófilas densas, enquanto que o sul abriga formações florestais mais abertas (IBGE, 1997). A topografia da área é plana, baixa e sem impedimento do relevo para circulação de vento. Com a cobertura da floresta, ocorre pouca amplitude de temperatura ao longo do dia (Cortez, 2004).

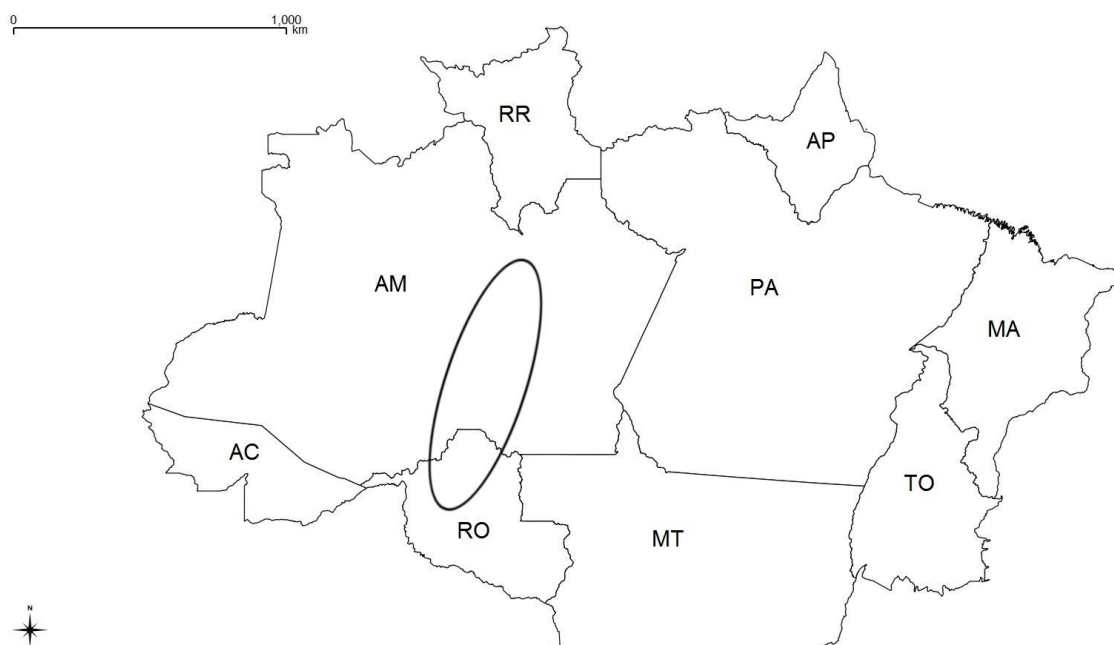


Figura 1: Amazônia Legal Brasileira e respectivas unidades federativas. A elipse representa a região de origem dos exemplares de *Bothrops atrox* analisados no presente estudo. A área de abrangência compreende desde o município de Presidente Figueiredo (AM), ao norte, até a região de Porto Velho (RO), ao sul.

Foram analisados 109 exemplares depositados na Coleção de Anfíbios e Répteis do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e na coleção da Fundação de Medicina Tropical Doutor Heitor Vieira Dourado (FMT-HVD), ambas em Manaus, Amazonas, Brasil (Apêndice I). Essa amostra excluiu indivíduos provenientes de cativeiro e/ou que tenham sido capturados por meio de armadilhas de interceptação e queda (*pitfall traps*). Espécimes foram analisados independentemente do sexo, tamanho, estágio de maturação e da presença perceptível de itens alimentares.

## **2.2. Medidas morfométricas**

Foram aferidas as seguintes medidas de cada espécime, em milímetros: comprimento rostro-cloacal (CRC), comprimento da cauda (CCD) e comprimento total (CT). Medidas de cabeça não foram realizadas devido a danos físicos frequentemente observados nessa porção do corpo. Essas medidas foram escolhidas porque representam de forma geral tamanho e forma corporal (Monteiro *et al.*, 2006).

## **2.3. Maturidade sexual**

Sempre que possível, foram analisados os seguintes dados reprodutivos: sexo; número de folículos ovarianos em vitelogênese secundária, ovócitos ou embriões; diâmetro do maior folículo ovariano ou embrião ovidutal; altura, largura e comprimento, em milímetros, do testículo direito. Fêmeas foram consideradas maduras pela presença de folículos em vitelogênese secundária com diâmetro maior que oito milímetros, ou de embriões ovidutais, enquanto machos com CRC maior que 467 mm foram considerados maduros (Oliveira, 2003). Todos os indivíduos maiores que o menor exemplar maduro de cada sexo foram considerados potencialmente maduros (Nunes *et al.*, 2010) e incluídos nas análises de dimorfismo sexual. O índice gonadossomático ( $IGS = [CRC / \text{comprimento da gônada}] \times 100$ ), o qual descreve a proporção do tamanho da gônada correspondente ao animal, foi calculado para determinar as variações anuais na produção de gametas em machos e fêmeas (adaptado de Shine, 1977).

## **2.4. Dimorfismo sexual**

Foi analisada a existência de dimorfismo sexual no CRC por meio do teste U de Mann-Whitney. O grau de dimorfismo sexual (GDS) foi calculado de acordo com Gibbons & Lovich (1990):  $(GDS = CRC \text{ do maior sexo} / CRC \text{ do menor sexo}) - 1$ . A existência de dimorfismo sexual no CCD foi testada via análise de covariância (ANCOVA), utilizando CRC como covariável. Para a análise de dimorfismo de CCD foram considerados apenas indivíduos que não apresentaram nenhum tipo de perda ou dano caudal.

## **2.5. Ciclo reprodutivo**

A estação reprodutiva das fêmeas foi considerada como o período do ano com os maiores valores de diâmetro de folículos, enquanto que nos machos foi avaliada a sazonalidade na razão entre largura e altura do testículo. Também foi verificada a variação sazonal no IGS de ambos os sexos.

## **2.6. Biologia alimentar**

Foi observada a quantidade de itens alimentares no trato digestivo (estômago e intestino) dos indivíduos, tipo de presa (ectotérmica ou endotérmica), bem como sua identidade até o menor nível taxonômico possível, através da análise morfológica, com ajuda de chaves de identificação e estudos em taxonomia e sistemática (e.g., Martins & Oliveira, 1998; Adis, 2002; Vitt *et al.*, 2008; Fraga *et al.*, 2013). Também foi testada a ocorrência de mudança ontogenética na dieta, por meio do teste U de Mann-Whitney. Essa análise comparou o tamanho corporal das serpentes de acordo com o tipo de presa ingerida.

# **3. RESULTADOS**

## **3.1. Tamanho corporal, maturidade reprodutiva e dimorfismo sexual**

O CRC das fêmeas variou de 229 a 1265 mm (média = 560,44; desvio padrão = 237,82; n = 74) e nos machos variou de 282 a 823 mm (média = 568,56; DP = 135,65; n = 25). Entre as fêmeas o CT variou de 274 a 1415 mm (média = 643,91; DP = 261,81; n = 69) e nos machos variou entre 330 e 954 mm (média = 673,34; DP = 163,95; n = 23). O CCD das fêmeas variou de 40 a



155 mm (média = 87,31; DP = 31,55; n = 69), enquanto que nos machos variou de 48 a 140 mm (média = 103,87; DP = 26,29; n = 23).

Fêmeas maduras (folículo > 8 mm) apresentaram CRC entre 795 e 1265 mm (média = 919,71; DP = 148,55; n = 14), enquanto que nos machos maduros essa medida variou entre 480 e 823 mm (média = 615,1; DP = 103,96; n = 20). O CT das fêmeas maduras variou de 906 a 1415 (média = 1038,61; DP = 153,22; n = 13), enquanto que nos machos variou de 565 a 954 (média = 734,72; DP = 121,22; n = 18). O CCD das fêmeas maduras variou de 106 a 155 mm (média = 133,53; DP = 16,21; n = 13), enquanto que nos machos maduros variou de 79 a 140 mm (média = 113,27; DP = 19,345; n = 18).

Fêmeas maduras apresentaram CRC maior que os machos maduros (U de Mann-Whitney = 243,0;  $p < 0,001$ ;  $df = 1$ ; n = 34) e comprimentos totais maiores (U de Mann-Whitney = 224,5;  $p < 0,001$ ;  $df = 1$ ; n = 31). Considerando-se o tamanho corporal como covariável, não houve diferença significativa em CCD entre os sexos (ANCOVA;  $F = 21,23$ ;  $p = 0,34$ ; n = 31). O grau de dimorfismo sexual para tamanho foi de 0,49.

### **3.2. Ciclo reprodutivo**

O índice gonadossomático de machos e fêmeas apresentou variação sutil ao longo dos meses do ano, com valores máximos entre março e maio para fêmeas, e entre fevereiro e abril para machos (figura 2). O tamanho do maior folículo vitelogênico apresentou valores máximos entre fevereiro e julho (figura 3). A razão entre largura/altura dos testículos apresentou pico entre janeiro e maio (figura 4). Recém-nascidos (CRC < 254 mm) foram encontrados em janeiro (n = 1), fevereiro (n = 2) e maio (n = 1).

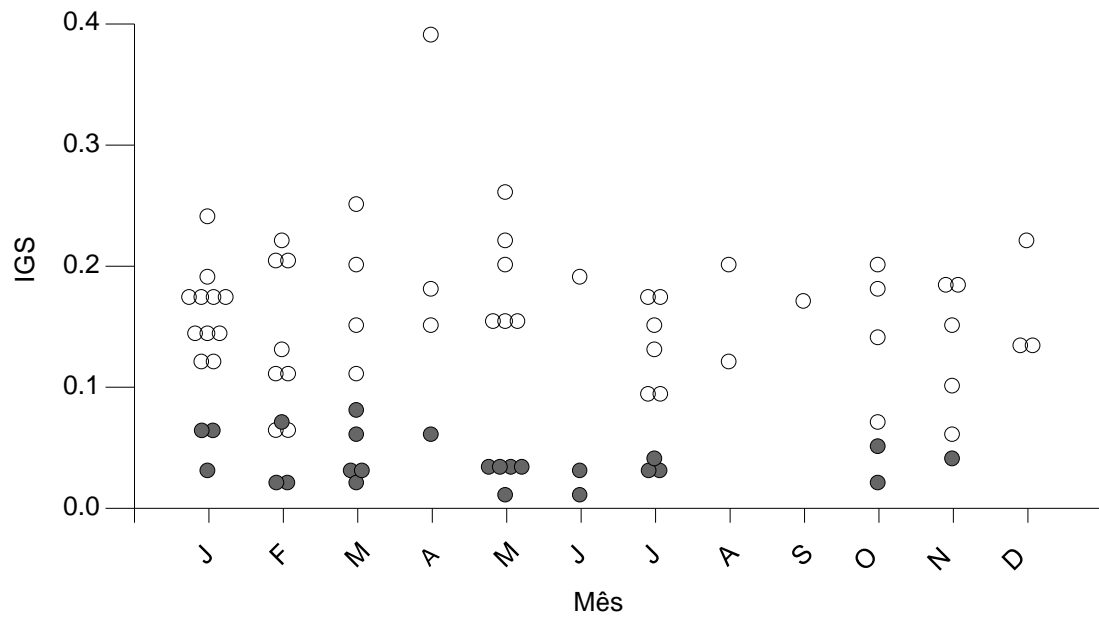


Figura 2: Distribuição sazonal no índice gonadossomático (IGS) em indivíduos de *Bothrops atrox*. Círculos brancos representam fêmeas e círculos cinzas representam machos.

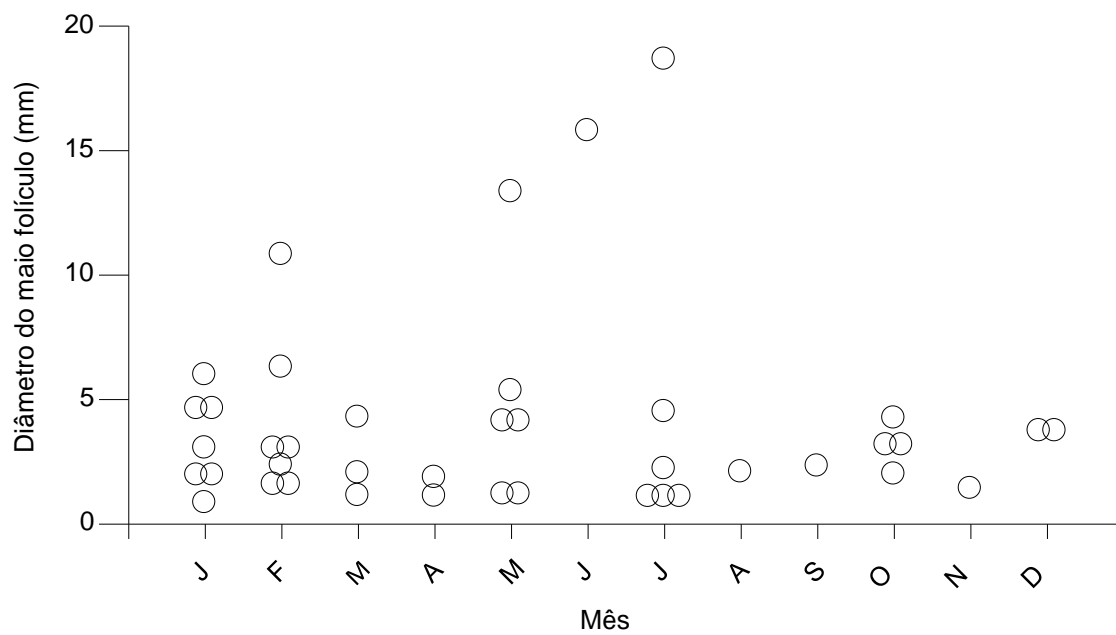


Figura 3: Distribuição sazonal no diâmetro dos maiores folículos vitelogênicos em fêmeas de *B. atrox*.

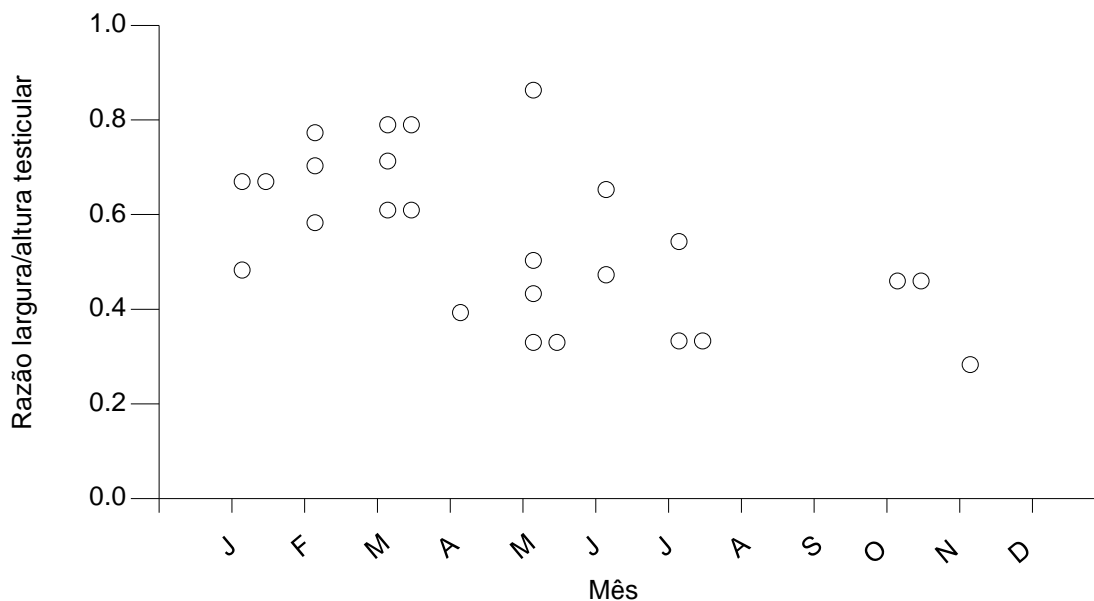


Figura 4: Distribuição sazonal na razão entre largura e altura testicular em machos de *Bothrops atrox*.

### 3.3. Dieta

Entre os exemplares analisados, 33 (35 %) apresentaram conteúdo alimentar. Dentre estes, 24 (73 %) ingeriram exclusivamente presas ectotérmicas; oito (24 %) ingeriram exclusivamente presas endotérmicas; um (3 %) ingeriu as duas categorias de presas; 10 (30 %) ingeriram mais de um item alimentar (n = 2-4). O CRC de predadores de ectotérmicos variou entre 240 e 865 mm (média = 486,04; DP = 205,21), enquanto que o CRC de predadores de endotérmicos variou entre 390 e 1110 mm (média = 671,22; DP = 232,52) (figura 5). Predadores de endotérmicos foram maiores que os de ectotérmicos (U de Mann-Whitney = 60,5; p = 0,04, df = 1). *Bothrops atrox* ingeriu presas das ordens Scolopendromorpha, Anura, Squamata, Didelphimorphia e Rodentia, além de uma espécie não identificada de Chilopoda e outra não identificada de vertebrado, conforme detalhado na Tabela 1. Em ordem decrescente de frequência, os itens alimentares foram anuros (38,3 %), lagartos (19,5 %), mamíferos (19,5 %), lacraias (15,2 %) e serpentes (4,3 %). Fragmentos de insetos foram encontrados no intestino de algumas serpentes e foram

considerados como digestão secundária (i.e., de presas anuras ingeridas por *B. atrox*).

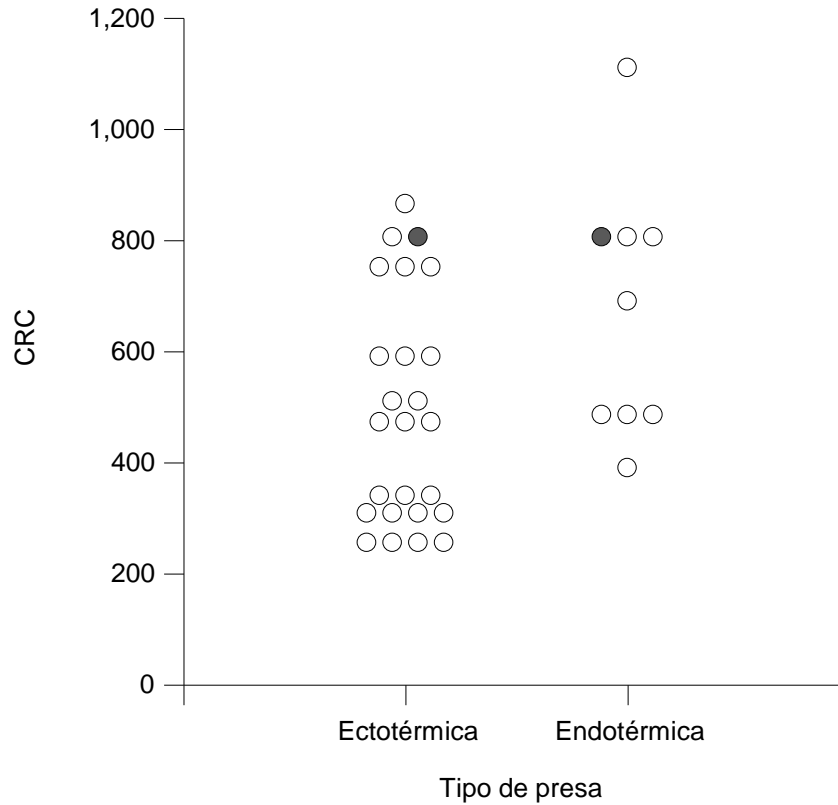


Figura 5: Relação entre comprimento corporal (CRC, em mm) e o tipo de presa (endotérmica ou ectotérmica) ingerida por *Bothrops atrox*. Os círculos cinzas representam um mesmo indivíduo (CRC: 790 mm) que se alimentou dos dois tipos de presas.

Identificação	Número de itens	Frequência (%)
<b>Lacraias</b>	<b>7</b>	<b>15,21</b>
Scolopendromorpha	6	
<i>Scolopendra</i> sp.	6	
NI	1	
<b>Anuros</b>	<b>5</b>	<b>10,8</b>
Craugastoridae	1	
<i>Pristimantis fenestratus</i>	1	
Hylidae	1	
<i>Osteocephalus</i> sp.	1	
Leptodactylidae	3	

<i>Adenomera andreae</i>	1	
<i>Adenomera</i> sp. (?)	1	
<i>Leptodactylus</i> sp.	1	
<b>Serpentes</b>	<b>2</b>	<b>4,34</b>
Colubridae	1	
<i>Tantilla melanocephala</i>	1	
Dipsadidae	1	
<i>Imantodes cenchoa</i>	1	
<b>Lagartos</b>	<b>9</b>	<b>19,56</b>
Gymnophthalmidae		
<i>Leposoma</i> sp.	1	
NI (?)	1	
Teiidae	1	
<i>Kentropyx calcarata</i>	1	
NI	1	
NI	5	
<b>Mamíferos</b>	<b>9</b>	<b>19,56</b>
Didelphimorphia	1	
Rodentia	2	
Cricetidae	1	
NI	1	
NI	6	
<b>Insetos</b>	<b>13</b>	<b>28,26</b>
<b>Vertebrado NI</b>	<b>1</b>	<b>2,17</b>
Total	46	

Tabela 1: Presas consumidas por *Bothrops atrox* nas regiões central e sudoeste da Amazônia. Os insetos encontrados no sistema digestivo foram considerados como restos de digestão secundária (ver resultados, seção 3.3.). NI: não identificado.

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. Tamanho corporal, maturidade reprodutiva e dimorfismo sexual

Assim como no presente estudo, fêmeas maiores foram observadas em outras espécies de *Bothrops*, como *B. moojeni* (Leloup, 1975, Nogueira *et al.*, 2003), *B. asper* (Solórzano & Cerdas, 1989), *B. jararaca* (Sazima, 1992), *B. fonsecai* (Sazima & Manzani, 1998), *B. neuwiedi* (Valdujo *et al.*, 2002) *B. pubescens* (Hartmann *et al.*, 2004), *B. alternatus* (Nunes *et al.*, 2010), *B.*

*itapetiningae* (Leão *et al.*, 2014), e mesmo em *B. atrox* (Oliveira, 2003), sendo esse fenômeno a tendência em serpentes de modo geral (Shine, 1978). O tamanho maior nas fêmeas pode ser reflexo da fecundidade baseada no tamanho, onde fêmeas maiores geram proles mais numerosas (Martins *et al.*, 2001). Nos machos, o menor tamanho corporal é relacionado a uma maior mobilidade, aumentando a capacidade desses indivíduos de procurar ativamente parceiras disponíveis e serem menos detectáveis para os predadores durante a procura por parceiras (Shine, 1978).

Machos alcançaram a maturidade reprodutiva com tamanho menor do que fêmeas, o que já foi observado em outras espécies de *Bothrops*, como *B. asper* (Solórzano & Cerdas, 1989), *B. jararaca* (Sazima, 1992), *B. pubescens* (Hartmann *et al.*, 2004), *B. alternatus* (Nunes, *et al.*, 2010). Beaupre *et al.* (1998) sugeriram que machos e fêmeas possuem taxas de crescimento semelhantes, levando à ideia de que machos alcançam a maturidade antes das fêmeas da mesma espécie (Shine *et al.*, 1998). A maturação em fêmeas pode ser atrasada devido aos gastos energéticos envolvidos, uma vez que elas devem alcançar tamanhos maiores para gerar maior massa de ovos e ninhadas (Shine, 1978; Seigel & Ford, 1987).

Algumas espécies de *Bothrops* apresentam combate ritual entre machos. Esse tipo de combate é conhecido por estabelecer papéis de dominância e subordinação e status de prioridade para o acesso às parceiras (Schuett, 1996, 1997). Esses combates costumam ocorrer entre o outono e começo do inverno para as espécies das regiões mais meridionais do Brasil. Nas espécies onde há combate ritual a razão de dimorfismo sexual para tamanho é menor, porque a seleção favorece machos maiores, que conseguem o acesso às fêmeas. Hartmann *et al.* (2004) registraram o GDS de *B. neuwiedi* equivalente a 0,39, um valor próximo ao encontrado para *B. atrox* neste estudo (0,49), e deduziram ausência de combate ritual naquela espécie. Esse comportamento foi observado em indivíduos da Amazônia Oriental de *B. atrox* por Fernandes *et al.* (1993). Entretanto, Oliveira (2003) argumentou que durante anos de estudos na região de Manaus não foram observados combates rituais em machos dessa espécie, sugerindo que em populações dessa área, o combate ritual é raro ou não existe.

*Bothrops atrox* é sexualmente dimórfica, com fêmeas apresentando maiores CRC e CT em relação a machos. Essas diferenças foram observadas também em outras espécies de *Bothrops* (Solórzano & Cerdas, 1989; Nogueira *et al.*, 2003; Hartmann *et al.*, 2004; Monteiro *et al.*, 2006; Nunes *et al.*, 2009; Marques *et al.*, 2013). O maior tamanho corporal das fêmeas provavelmente se deve à fecundidade positivamente relacionada a tamanho, proporcionando mais espaço para órgãos reprodutivos e embriões dentro da cavidade do corpo (Shine, 1993). Outro padrão comumente reportado é um maior tamanho relativo de cauda em machos, a qual comporta o hemipênis e seus músculos retratores (King, 1989). Entretanto, o CCD dos machos não foi significativamente maior, diferentemente de estudos com outras espécies do gênero e demais estudos com *B. atrox* (Oliveira, 2003). Acreditamos que esse resultado tenha diferido do padrão pelo reduzido número de amostras de animais maduros para as análises (fêmeas =14, machos=20).

#### **4.2. Ciclo reprodutivo**

Reprodução parece ser sazonal em espécies de *Bothrops*, sendo os nascimentos sincronizados com épocas mais quentes do ano nas espécies de ambientes temperados, como *B. neuwiedi* (Hartmann *et al.*, 2004) e *B. alternatus* (Nunes *et al.*, 2010), e com a estação chuvosa em espécies tropicais, como *B. jararaca* (Sazima, 1992), *B. neuwiedi* (Valdujo *et al.*, 2002) *B. moojeni* (Nogueira *et al.*, 2003), *B. mattogrossensis* (Monteiro *et al.*, 2006), *B. asper* (Solórzano & Cerdas, 1989; Sasa *et al.*, 2009), e *B. leucurus* (Lira-da-Silva, 2009). Nesta investigação ambos os sexos apresentaram indícios de sazonalidade reprodutiva, com presença de folículos desenvolvidos ou maior volume testicular nos primeiros meses do ano, época de chuvas na região de estudo. Diferentemente, a distribuição do índice gonadossomático em ambos os sexos foi pouco varável ao longo do ano, sugerindo que este método não é eficaz para a determinação do ciclo reprodutivo de *B. Atrox*. As fêmeas apresentaram folículos em vitelogênese (>5mm) ao longo de todo ano, mas os maiores folículos (>10mm) foram encontrados somente entre fevereiro e julho, intervalo que vai do fim da estação chuvosa até a seca, enquanto que o volume testicular dos machos tem pico entre os meses de janeiro e maio, auge da estação chuvosa, voltando a diminuir gradativamente na estação seca. Essas

observações estão de acordo com estudos anteriores (Martins & Oliveira, 1998; Oliveira & Martins, 2001), os quais sugerem que o acasalamento ocorre nos primeiros meses do ano, entre fevereiro e maio, época em que os machos apresentam testículos mais inchados (produzindo esperma), enquanto que nos meses seguintes os embriões se desenvolvem para que os nascimentos ocorram na estação chuvosa, quando o maior número de juvenis é encontrado na natureza.

Maschio (2008), no leste da Amazônia, encontrou fêmeas com folículos desenvolvidos em outubro e novembro. Na mesma área, Cunha & Nascimento (1981) observaram fêmeas grávidas entre setembro e janeiro, com filhotes perfeitamente desenvolvidos (já com a coloração da espécie) em novembro e janeiro, enquanto que Santos-Costa (2003) e Santos-Costa *et al.* (2015) registraram filhotes nos meses de janeiro, fevereiro, março, junho, julho, setembro, outubro, novembro e dezembro, sugerindo que o recrutamento dos filhotes na região oriental da Amazônia possa se dar ao longo de todo o ano. Na região de Manaus, cópulas foram observadas no mês de abril (Oliveira & Martins, 2001), enquanto que embriões bem desenvolvidos datam de agosto a dezembro (Oliveira, 2003), e recém-nascidos entre dezembro e fevereiro, indicando que os nascimentos ocorrem no começo da estação chuvosa (Martins & Oliveira, 1998; Oliveira & Martins, 2001). O nascimento dos filhotes na região do presente estudo parece estar sincronizado com uma época em que estes tenham maior disponibilidade de presas, principalmente anuros (Fitch, 1987; Sazima, 1992; Sasa *et al.*, 2009). Sugere-se que, em *Bothrops*, essa regulagem seja facilitada pelo retardamento na fertilização de ovos por meio do fenômeno de estocagem de esperma de longo prazo via torção muscular uterina (Almeida-Santos & Salomão, 2002). Além disso, tal estratégia evolutiva deve permitir às fêmeas controle pós-copulatório da paternidade da prole (Almeida-Santos & Salomão, 2002).

### **4.3. Dieta**

Martins *et al.* (2002), em estudo de revisão sobre a biologia alimentar do gênero *Bothrops*, demonstraram que a dieta da maioria das espécies é generalista, incluindo uma ampla variedade de presas. Adicionalmente, foi



reportada a ocorrência de mudança na dieta ao longo do desenvolvimento ontogenético dos indivíduos e propôs-se que essa seja uma característica do comum a todas as espécies do gênero. Desde então, outros estudos sobre dieta de *Bothrops*, incluindo a presente investigação, vêm fortalecendo essa ideia (Nogueira *et al.*, 2003; Oliveira, 2003; Monteiro *et al.*, 2006; Santos-Costa *et al.*, 2015; Rodrigues *et al.*, 2016). Martins *et al.* (2002) apontam que os itens mais importantes na dieta de *Bothrops* (considerando as espécies generalistas) são mamíferos, lagartos e anuros. Corroborando essa proposição, esses foram os três grupos de presas mais frequentemente encontrados nas jararacas deste estudo. Os mesmos autores consideraram lacraias como uma categoria menos importante na dieta de *Bothrops* (<10%), o qual, no presente estudo, representou cerca de 15% dos itens identificados. Todos os indivíduos que predaram lacraias foram considerados reprodutivamente imaturos. É provável que conforme os animais cresçam, e sejam capazes de predação de animais endotérmicos com maior quantidade de calorias, eles deixem de se alimentar de animais de baixo conteúdo energético como as lacraias.

O fenômeno de predação sobre outras serpentes (ofiofagia) em *Bothrops*, de modo geral, e em *B. atrox*, especificamente, tem sido reportado na literatura, mesmo sendo considerado pouco importante na dieta geral das espécies generalistas (Martins *et al.*, 2002). Registros de espécies de serpentes predadas por *B. atrox* incluem o colubrídeo *Tantilla melanocephala* (também observada neste estudo) e de outra espécie não identificada de colubrídeo (Martins & Gordo, 1993), os dipsadídeos *Atractus torquatus* (Oliveira & Martins, 1996) e *Oxyrhopus melanogenys* (Gavira & Loebmann, 2011), e o viperídeo *Porthidium lansbergii* (Roldan & Lucero, 2011). Bernarde & Abe (2006) também registram ofiofagia em *B. atrox*, mas não especificam a presa, enquanto que Rodrigues *et al.* (2016) observaram a ocorrência de canibalismo nesta espécie. Neste estudo, o conteúdo alimentar de *B. atrox* incluiu um espécime de *Imantodes cenchoa* (Serpentes, Dipsadidae), o qual representa, ao nosso conhecimento, o primeiro registro dessa serpente na dieta da jararaca-da-Amazônia.

Registros pontuais de dieta de *Bothrops atrox* (Duellman, 1978; Martins & Oliveira, 1998, Oliveira & Martins, 2003) auxiliaram na elucidação de alguns

aspectos de sua biologia alimentar. Entretanto, por serem baseados em poucas observações, eles não permitiram gerar um padrão para a espécie. Outros estudos (Oliveira, 2003; Santos-Costa *et al.*, 2015; Rodrigues *et al.*, 2016), incluindo a presente investigação, os quais contaram com amostras mais amplas, revelaram que *B. atrox* possui uma dieta generalista, composta principalmente de anuros, mamíferos e lagartos, e que ocorre uma mudança ontogenética na dieta, com juvenis se alimentando majoritariamente de presas ectotérmicas, com ênfase em lacraias, e adultos principalmente de presas endotérmicas especialmente pela incorporação de mamíferos ao repertório alimentar.

## 5. CONCLUSÃO

Com base no presente estudo, permite-se chegar às seguintes conclusões sobre a reprodução e a dieta de *Bothrops atrox* nas regiões central e sudoeste da Amazônia: 1) fêmeas atingem a maturação sexual com tamanhos corporais maiores do que machos, os quais provavelmente levam menos tempo para alcançar a fase adulta; 2) a espécie possui marcado dimorfismo sexual em tamanho, com as fêmeas maiores que os machos; 3) o ciclo reprodutivo parece estar sincronizado com o regime de chuvas regional, o qual difere daquele encontrado em outras porções do bioma; 4) a espécie possui dieta generalista, com a ingestão de uma ampla gama de presas, tais como lacraias, anuros, lagartos, serpentes e mamíferos; e 5) há mudança ontogenética na dieta: indivíduos menores se alimentam exclusivamente de presas ectotérmicas (lacraias, anuros, lagartos e serpentes), enquanto adultos também se alimentam de presas endotérmicas (mamíferos).

## 6. REFERÊNCIAS

ADIS, J. (Ed.). *Amazonian Arachnida & Myriapoda*. SÓfia: Pensoft Pub. 589 páginas. 2002.

ALMEIDA-SANTOS, S.M. & ORSI, A.M. Ciclo reprodutivo de *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae): morfologia e função do oviduto. *Revista Brasileira de Reprodução Animal*, 26, 109–112, 2002.

ALMEIDA-SANTOS, S.M. & SALOMÃO, M.G. Reproduction in Neotropical pitvipers, with emphasis on species of the genus *Bothrops*. Em: *Biology of the Vipers*, 445–462. Schuett, G. W., Höggren, M., Douglas, M. E. & Greene, H. W. (Eds.). Eagle Mountain: Eagle Mountain Publishing, 2002.

BARROS, V.A.; ROJAS, C.A. & ALMEIDA-SANTOS, S.M. Is rainfall seasonality important for reproductive strategies in viviparous Neotropical pit vipers? A case study with *Bothrops leucurus* from the Brazilian Atlantic Forest. *Herpetological Journal*, 24, 67–75, 2014.

BERNARDE, P.S. & ABE, A.S. A snake community at Espigão do Oeste, Rondônia, southwestern Amazon, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 1, 102–113, 2006.

BERNARDE, P.S. *Serpente Peçonhentas e Acidentes Ofídicos no Brasil*. São Paulo: Anolisbooks. 223 páginas. 2014.

CORTEZ, M. Climatologia de Rondônia. *Primeira Versão*, Universidade Federal de Rondônia. Ano IV, 11 (171). 2004.

CUNHA, O.R. & NASCIMENTO, F.P. Ofídios da Amazônia. XII - Observações sobre a viviparidade em ofídios do Pará e Maranhão (Ophidia, Aniliidae, Boidae, Colubridae e Viperidae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Zoologia*, 109, 1–20, 1981.

DNPM (Departamento Nacional de Produção Mineral). *Radambrasil, Levantamento de Recursos Naturais*. Vol. 18. Manaus. Rio de Janeiro: Ministério de Minas e Energia, 1976.

DUELLMAN, W.E. & MENDELSON III, J.R. Amphibians and reptiles from northern Departamento Loreto, Peru: taxonomy and biogeography. *University of Kansas Science Bulletin*, 55, 329–376, 1995.

DUELLMAN, W.E. *The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador*. Lawrence: Miscellaneous Publication - University of Kansas, Museum of Natural History. 65, 1–352, 1978.

FERNANDES, W.; CARDOSO, S.R.; CHAVES, M.M.; MIYAJI, C.K.; SANT'ANA, S.S & LULA, L.A. Aspectos reprodutivos de *Bothrops atrox*: período de cópula e dados sobre a ninhada (Serpentes, Viperidae). Campinas. *III Congresso Latino-Americano Herpetologia*. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. Página 68. 1993

FITCH, H.S. Collecting and life-history techniques. 143–164. Em: *Snakes, Ecology and Evolutionary Biology*. Seigel, S.A., Collins, J.T. & Novak, S.S. (Eds.). Nova York: Macmillan, 1987.

FORTI, M.C. & MOREIRA-NORDEMANN, L.M. Rainwater and throughfall chemistry in a "terra firme" rain forest: Central Amazonia. *Journal of Geophysical Research*, 96, 7415–7421, 1991.

FRAGA, R.; LIMA, A.P.; PRUDENTE, A.L. & MAGNUSSON, W.E. *Guia de cobras da região de Manaus – Amazônia Central*. Manaus: Editora INPA. 303 páginas. 2013.

FRAGA, R.; MAGNUSSON, W.E.; ABRAHÃO, C.R.; SANAIOTTI, T. & LIMA, A.P. Habitat Selection by *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae) in Central Amazonia, Brazil. *Copeia* 2013(4), 684–690, 2013.

GAVIRA, R.S. & LOEBMANN, D. *Bothrops* sp. (gr. *atrox*) (jararaca/lancehead). diet. *Herpetological Review*, 42, 436, 2011.

GIBBONS, J.W. & LOVICH, J.E. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). *Herpetological Monographs*, 4, 1–29, 1990.

GREENE, H.W. What's good about good natural history? *Herpetological Natural History*, 1, 3, 1993.

GREENE, H.W. Organisms in nature as a central focus for biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 23–27, 2005.

GREENPEACE BRASIL. BR-319 - Projeto de Reconstrução. Contribuições ao processo de Licenciamento e Análise do Estudo de Impactos Ambientais. 2009. Disponível em: <[http://www.greenpeace.org/brasil/PageFiles/4397/Analise\\_EIA\\_RIMA\\_Consolidado\\_15\\_Junho\\_2009\\_autarquias.pdf](http://www.greenpeace.org/brasil/PageFiles/4397/Analise_EIA_RIMA_Consolidado_15_Junho_2009_autarquias.pdf)>. Acesso: em 11 de fevereiro de 2015.

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

HOGUE, A.R. & FEDERSONI JR., P.A. Observações sobre uma ninhada de *Bothrops atrox* (Linnaeus, 1758) (Serpentes: Viperidae: Crotalinae). *Memórias do Instituto Butantan*, 40/41, 19–36, 1976/1977.

IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). Recursos naturais e meio ambiente: uma visão do Brasil. *Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística*. 2. ed. 208 páginas. 1997.

JANEIRO-CINQUINI, T.R. Variação anual do sistema reprodutor de fêmeas de *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae). *Iheringia, Série Zoologia*, 94, 325–328, 2004.

LEÃO, S.M.; PELEGRIN, N.; NOGUEIRA, C.C. & BRANDÃO, R.A. Natural History of *Bothrops itapetiningae* Boulenger, 1907 (Serpentes: Viperidae: Crotalinae), an Endemic Species of the Brazilian Cerrado. *Journal of Herpetology*, 48, 324–331, 2014.

LEITE, P.T.; NUNES, S.F. & CECHIN, S.Z. Dieta e uso de habitat da jararaca-do-brejo, *Mastigodryas bifossatus Raddi* (Serpentes, Colubridade) em domínio subtropical do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24, 729–734, 2007.

LEOPOLDO, P.R.; FRANKEN, W.; SALATI, E. & RIBEIRO, M.N. Towards a water balance in the central Amazonian region. *Experientia*, 43, 222–233, 1987.

LILLYWHITE, H.B. 2014. *How Snakes Work*. Nova York: Oxford University Press. 256 páginas.

LIRA-DA-SILVA, R.M. *Bothrops leucurus* Wagler, 1824 (Serpentes; Viperidae): Natural History, Venom and Envenomation. *Gazeta Médica da Bahia*, 79, 56–65, 2009.

LIRA-DA-SILVA, R.M.; CASAIS-E-SILVA, L.L.; QUEIROZ, I.B. & NUNES, T.B. Contribuição à biologia de serpentes da Bahia, Brasil. I. Vivíparas. *Revista Brasileira de Zoologia*, 11, 187–193, 1994.

LOURDAIS, O.; BONNET, X.; SHINE, R. & TAYLOR, E.N. When does a reproducing female viper (*Vipera aspis*) 'decide' on her litter size? *Journal of Zoology*, 259, 123–129, 2003.

MARQUES, O.A. & SAZIMA, I. Diet and feeding behavior of the coral snake, *Micrurus corallines*, from the Atlantic Forest of Brazil. *Herpetological Natural History*, 5, 88–93, 1997.

MARQUES, O.A., KASPEROVICZUS, K. & ALMEIDA-SANTOS, S.M. Reproductive Ecology of the Threatened Pitviper *Bothrops insularis* from Queimada Grande Island, Southeast Brazil. *Journal of Herpetology*, 47, 393–399, 2013.

MARTINS, M. & GORDO, M. *Bothrops atrox* (Common Lancehead). Diet. *Herpetological Review*, 24, 151–152, 1993.

MARTINS, M. & OLIVEIRA, M. E. Natural history of snakes in forest of the Manaus region, Central Amazonia, Brazil. *Herpetological Natural History*, 6, 78–150, 1998.

MARTINS, M., ARAÚJO, M.S., SAWAYA, R.J. & NUNES, R. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). *Journal of Zoology*, 254, 529–538, 2001.

MARTINS, M.; MARQUES, O.A.V. & SAZIMA, I. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers (genus *Bothrops*). Em:

*Biology of the Vipers*, 307–328. Schuett, G. W., Höggren, M., Douglas, M. E. & Greene, H. W. (Eds.). Utah: Eagle Mountain Publishing, 2002.

MASCHIO, G.F. *História natural e ecologia das serpentes da Floresta Nacional de Caxinauã e áreas adjacentes, Pará, Brasil*. Tese (Doutorado), Universidade Federal do Pará, Museu Nacional Emílio Goeldi. Belém. 214 páginas. 2008.

MELGAREJO, A.R. Serpentes Peçonhentas do Brasil. Em: *Animais Peçonhentos no Brasil: Biologia, Clínica e Terapêutica dos Acidentes*. 42–70. Cardoso, J.L., França, F.O., Wen, F.H., Málaque, C.M. & Haddad Jr., V. (Eds.). 2ª Ed. São Paulo: Sarvier, 2009.

MONTEIRO, C.; MONTGOMERY, C.E.; SPINA, F.; SAWAYA, R.J. & MARTINS, M. Feeding, Reproduction, and Morphology of *Bothrops mattogrossensis* (Serpentes, Viperidae, Crotalinae) in the Brazilian Pantanal. *Journal of Herpetology*, 40, 408–413, 2006.

NOGUEIRA, C.C.; SAWAYA, R.J. & MARTINS, M. Ecology of the pitviper, *Bothrops moojeni*, in the Brazilian Cerrado. *Journal of Herpetology*, 37, 653–659, 2003.

NUNES, S.F.; KAEFER, I.L.; LEITE, P.T. & CECHIN, S.Z. Reproductive and feeding biology of the pitviper *Rhinocerophis alternatus* from subtropical Brazil. *Herpetological Journal*, 20, 31–39, 2010.

OLIVEIRA, M.E. & MARTINS, M. *Bothrops atrox* (Common Lancehead). Foraging Behaviour and Ophiophagy. *Herpetological Review*, 27, 22–23, 1996.

OLIVEIRA, M.E. & MARTINS, M. When and where to find a Pitviper: Activity patterns and habitat use of the Lancehead, *Bothrops atrox*, in central Amazonia, Brazil. *Herpetological Natural History*, 8, 101–110, 2001.

OLIVEIRA, M.E. *História Natural de Jararacas Brasileiras do grupo Bothrops atrox (SERPENTES, VIPERIDAE)*. Tese (Doutorado), Universidade do Estado de São Paulo, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Área de Zoologia). 123 páginas. 2003.

- OLIVEIRA, M.E., & MARTINS, M. *Bothrops atrox* (Common Lancehead). Prey. . *Herpetological Review*, 31, 123–124, 2003.
- PRANCE, G.T. Vegetation. Em: *Biogeography and Quaternary history in tropical America*, 28–45. Whitmore, T.C. & Prance, G.T. (Eds.). Oxford: Clarendon Press, 1987.
- RODRIGUES, G.M.; MASCHIO, G.F. & PRUDENTE, A.L. Snake assemblages of Marajó Island, Pará state, Brazil. *Zoologia*, 33, 1–13 2016.
- ROLDAN, J.S. & LUCERO, M.F. A prey item not previously recorded for *Bothrops asper*: a case of ophiophagy involving two sympatric pit viper species. *Herpetotropicos*, 5, 107–109, 2011.
- SANTOS, M.C.; MARTINS, M.; BOECHAT, A.L.; NETO, A.P. & OLIVEIRA, M.E. *Serpentes de Interesse Médico da Amazônia*. Manaus: UA/SESU, 64 páginas. 1995.
- SANTOS-COSTA, M.C. *História natural das serpentes da Estação Científica Ferreira Penna, Floresta Nacional de Caxiuanã, Melgaço, Pará*. Tese (Doutorado), Pontifícia Universidade Católica de Porto Alegre, Porto Alegre. 87 páginas. 2003.
- SANTOS-COSTA, M.C., MASCHIO, G.F. & PRUDENTE, A.L. Natural history of snakes from Floresta Nacional de Caxiuanã, Amazônia Oriental, Brasil. *Herpetology Notes*, 8, 69–98, 2015.
- SASA, M., WASKO, D.K. & LAMAR, W.W. Natural history of the terciopelo *Bothrops asper* (Serpentes: Viperidae) in Costa Rica. *Toxicon*, 54, 904–922, 2009.
- SAWAYA, R.J.; MARQUES, O.A. & MARTINS, M. Composição e história natural das serpentes de Cerrado de Itirapina, São Paulo, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 8, 127–149, 2008.
- SAZIMA, I. & MANZANI, P.R. *Bothrops fonsecai* (Fonseca's lancehead). Reproduction and size. *Herpetological Review*, 29, 102–103, 1998.



SAZIMA, I. & STRÜSSMANN, C. Necrofagia em serpentes brasileiras: exemplos e previsões. *Revista Brasileira de Biologia*, 50, 461–468, 1990.

SAZIMA, I. Natural history of the jararaca pitviper, *Bothrops jararaca*, in southeastern Brasil. Em: *Biology of the pitvipers*, 199–216. Campbell, J.A. & Brodie, E.D. (Eds.). Texas: Tyler. 1992.

SCHUETT, G.W. Fighting dynamics of male copperheads *Agkistrodon contortrix* (Serpentes, Viperidae): stress-induced inhibition of sexual behavior in losers. *Zoo Biology*, 15, 209–221, 1996.

SCHUETT, G.W. Body size and agonistic experience affect dominance and mating success in male copperheads. *Animal Behaviour*, 54, 213–224, 1997.

SEIGEL, R.A. & FORD, N.B. 1987. Reproductive ecology. Em: *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*, 210–252. Seigel, R.A., Collins, J.T. & Novak, S.S. (Eds.). Nova York: McGraw-Hill Publishing Company. 1987.

SHINE, R. Reproduction in Australian elapid snakes II. Female reproductive cycles. *Australian Journal of Zoology*, 25, 655–666, 1977.

SHINE, R. Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia*, 33, 269–277, 1978.

SHINE, R. Sexual dimorphism in snakes. Em: *Snakes: Ecology and Behavior*, 49–86. R. A. Seigel and J. T. Collins (Eds.). Nova York: McGraw-Hill. Inc, 1993.

SHINE, R.; HARLOW, P.S.; KEOGH, J.S & BOEADI. The influence of sex and body size on food habits of a giant tropical snake, *Python reticulatus*. *Functional Ecology*, 12, 248–258, 1998.

SILVA, K.M. *Biologia reprodutiva da jararaca da Amazônia*, *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae). Dissertação (Mestrado), Universidade de São Paulo, Programa de Pós-Graduação em Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres. 81 páginas. 2015.

SILVA, M.J.; SARAIVA, F.A. & ARAÚJO, M.L. Aspecto Climático de Porto Velho - Rondônia. Fortaleza. *Anais do XIII Congresso Brasileiro de*

*Meteorologia. Meteorologia e o Desenvolvimento Sustentável*. 2004. Disponível em: < <http://cbmet.com/index.php>>. Acesso em: 15 de junho de 2015.

SOLÓRZANO, A. & CERDAS, L. Reproductive biology and distribution of the terciopelo, *Bothrops asper* Garman (Serpentes: Viperidae), in Costa Rica. *Herpetologica*, 45, 195–207, 1989.

TURCI, L.C.; ALBUQUERQUE, S.; BERNARDE, P.S. & MIRANDA, D.B. Uso do hábitat, atividade e comportamento de *Bothriopsis bilineatus* e de *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae) na floresta do Rio Moa, Acre, Brasil. *Biota Neotropica*, 9, 197–206, 2009.

UETZ, P. & HOŠEK, J. (Eds.). The Reptile Database. Disponível: em <<http://www.reptile-database.org>>. Acesso: em 15 de junho de 2016.

VALDUJO, P.H.; NOGUEIRA, C.C. & MARTINS, M. Ecology of *Bothrops neuwiedi pauloensis* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. *Journal of Herpetology*, 36, 169–176, 2002.

VINCENT, S.E., HERREL, A. & IRSCHICK, D. Ontogeny of intersexual head shape and prey selection in the pitviper *Agkistrodon piscivorus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81, 151–159, 2004.

VITT, L.J. Walking The Natural-History Trail. *Herpetologica*, 69, 105–117, 2003.

VITT, L.J.; MAGNUSSON, W.E.; PIRES, T.A. & LIMA, A.P. 2008. *Guia de Lagartos da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central*. Manaus: Áttema Design Editorial. 175 páginas. 2008.

## **7. APÊNDICE I: Espécimes analisados**

**Fundação de Medicina Tropical: AMAZONAS: Careiro da Várzea:** FMT 3544, FMT 3881; **Manaus:** FMT 3498, FMT 3510, FMT 3574, FMT 3580, FMT 3589, FMT 3598, FMT 3612, FMT 3618, FMT 3670, FMT 3707, FMT 3786, FMT 3794, FMT 3817, FMT 3845, FMT 3860, FMT 3867, FMT 3879, FMT 3887, FMT 3888, FMT 3891, FMT 3892, FMT 4111, FMT 4112, FMT 4113, FMT 4115, FMT 4117, FMT 4119, FMT 4123, FMT 4126, FMT 4128, FMT 4129, FMT 4132, FMT 4133, FMT 4134, FMT 4135, FMT 4137, FMT 4141, FMT 4145, FMT 4146, FMT 4147, FMT 4148, FMT 4164; **Presidente Figueiredo:** FMT 3874.

**Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia: AMAZONAS: Careiro:** INPA-H 019808, INPA-H 032193, INPA-H 032213; **Irlanduba:** INPA-H 023358; **Manaus:** INPA-H 008565, INPA-H 010933, INPA-H 011906, INPA-H 012010, INPA-H 012601, INPA-H 012602, INPA-H 018232, INPA-H 029490, INPA-H 030412, INPA-H 030447, INPA-H 031484, INPA-H 031485, INPA-H 032189, INPA-H 032192, INPA-H 032217, INPA-H 034949; **Rio Preto da Eva:** INPA-H 031472, INPA-H 031486 **RONDÔNIA: Porto Velho:** INPA-H 027842, INPA-H 027843, INPA-H 027844, INPA-H 027845, INPA-H 027846, INPA-H 027847, INPA-H 027848, INPA-H 031992, INPA-H 032178, INPA-H 032179, INPA-H 032180, INPA-H 032181, INPA-H 032182, INPA-H 032184, INPA-H 032185, INPA-H 032187, INPA-H 032188, INPA-H 032190, INPA-H 032191, INPA-H 032194, INPA-H 032195, INPA-H 032196, INPA-H 032197, INPA-H 032198, INPA-H 032199, INPA-H 032200, INPA-H 032201, INPA-H 032202, INPA-H 032203, INPA-H 032204, INPA-H 032205, INPA-H 032206, INPA-H 032208, INPA-H 032209, INPA-H 032210, INPA-H 032211, INPA-H 032214, INPA-H 032215, INPA-H 032216, INPA-H 032218, INPA-H 032219.