

UFRRJ

INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

DISSERTAÇÃO

Comportamento predatório de serpentes (*Boidae*) de diferentes hábitos e biometria de crescimento e ecdises de *Eunectes murinus* Linnaeus, 1758 em laboratório.

Henrique Abrahão Charles

2007



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

Comportamento predatório de serpentes *Boidae* de diferentes hábitos e biometria de *Eunectes murinus* Linnaeus, 1758 em laboratório.

HENRIQUE ABRAHÃO CHARLES

Sob a Orientação do Professor
Dr. Oscar Rocha-Barbosa

E co-orientação do professor
Dr. Ricardo Tadeu Santori

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências**, no Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração em Conservação de Grupos Silvestres.

Seropédica, RJ
Março de 2007

597.967

A159c

T

Abrahão-Charles, Henrique, 1976-
Comportamento predatório de
serpentes Boidae de diferentes
hábitos e biometria de Eunectes
murinus Linnaeus, 1758 em
laboratório / Henrique Abrahão
Charles. - 2007.
65f. : il.

Orientador: Oscar Rocha-Barbosa.
Dissertação (mestrado) -
Universidade Federal Rural do Rio
de Janeiro, Instituto de Biologia.
Bibliografia: f. 59-65.

1. Boidae - Teses. 2. Cobra -
Comportamento - Teses. 3. Análise
de sobrevivência (Biometria) -
Teses. I. Rocha-Barbosa, Oscar,
1957-. II. Universidade Federal
Rural do Rio de Janeiro. Instituto
de Biologia. III. Título.

Bibliotecário: _____

Data: ___/___/___

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

HENRIQUE ABRAHÃO CHARLES.

Dissertação submetida como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre, em Ciências, no curso de Pós-Graduação em Biologia Animal, área de Concentração em Conservação de Grupos Silvestres.

DISSERTAÇÃO APROVADA EM 09/03/2007.

Oscar Rocha-Barbosa, Dr., UERJ
(Orientador)

Dr. Alexandre Fernandes Bamberg de Araújo, Dr., UFRRJ

Dr. José Duarte de Barros, Dr., UFRJ

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a **Rita de Cássia Lamonica Charles**, por ser a pessoa que trabalha comigo, que me apóia em tudo e em todas as ocasiões, nos momentos mais felizes e nos momentos mais difíceis, que se somam em nossa mutualística existência, por me amar e ser amada por mim em escalas maiores que a multiplicação de todo o fatorial do infinito do universo.

À minha maravilhosa mãe **Nágila Abrahão Charles**, que tanto amo, por ter me concebido e dedicado tanto tempo de sua vida em minha formação e por estar ao meu lado, chorando ou sorrindo, sempre que a vida assim exigiu.

À minha especial irmã mais velha **Deborah Abrahão Charles**, por ter me proporcionado uma infância maravilhosa e feliz, pelas caronas de bicicleta, pelos passeios nas ruas de Nova Friburgo, pelos carinhos e colo oferecidos e pela paciência em me ensinar os deveres de casa e auxílios nos estudos, nos quais me direcionaram até aqui.

Ao meu paciente pai **Manoel Charles**, que trabalhou a vida inteira para ajudar a pagar meus estudos e que me protegeu e me protege como se eu ainda fosse uma criança que segura as suas mãos para atravessar a rua.

Ao meu falecido primo **Willian Correia de Araujo Junior**, por horas e horas de sermão sobre a importância da dedicação aos estudos.

À minha maravilhosa família **Danielle Abrahão Charles, Christian Correia de Araújo, Virginea Abrahão Charles, Laurah Abrahão Charles, Yasmim Abrahão Charles, Zairah Abrahão Charles e Roberto Abrahão**. Por existirem, por se dedicarem tanto a minha pessoa, por me darem muito carinho, muito amor e por acreditarem em mim com veemência inabalável.

Ao meu grande amigo, orientador e brilhante cientista **Oscar Rocha Barbosa**, que me orienta mesclando um comportamento entre pai e amigo e que em todos os momentos acreditou e brigou em meu favor na vida acadêmica e fora dela.

Ao meu co-orientador **Ricardo T. Santori**.

Aos meus grandes amigos: **Anderson Gouvêa de Oliveira, Maria de Fátima Silva, Anderson D. Marques, Anderson Antônio, Luciano Bahia de Brito, Genesis Rezende Gonçalves, Carlos Henrique R. de Oliveira, Mauro Barreto, Luiz Felipe de Oliveira Ribeiro, Alessandro Coelho, Willian Silva de Lima, Jaime Remesar, Marco Aurélio Stacul, Cláudio Gea, Clever Junior, Mariana Fiúza C. Loguercio, Jamille Bullé Dantas, Hugo Ferreira, Alessandro Lustosa, Rafael Bandeira, Humberto Moura, Álvaro Mendes e Joaz Mello**. Agradecimentos pela torcida, paciência e dedicação de cada amigo.

Ao ilustríssimo senhor **Charles Robert Darwin**, o maior de todos os cientistas e pai da biologia moderna. Autor do livro: A origem das Espécies. Que desencadeou centenas de publicações e gravuras didáticas sobre evolução nas quais tive acesso ainda criança, levando-me desde então a imediata decisão de querer ser um dia um bioevolucionista.

Ao sagaz **Richard Dawkins**, que elaborou difundiu teoria do Gene Egoísta, fornecendo uma nova visão no estudo do comportamento animal, que serviu de rumo ao meu trabalho e

por sua incansável luta contra o obscurantismo religioso, que tanto se empenha em tentar destruir os conhecimentos científicos.

Ao Laboratório de Zoologia de Vertebrados Tetrapoda (LAZOVERTE) do Departamento de Zoologia – IBRAG - UERJ e toda equipe de amigos que trabalham comigo fazendo ciência neste laboratório.

Ao Laboratório de Herpetologia da UFRRJ, em especial ao professor **Hélio Ricardo da Silva**, que possui o conhecimento mais vasto sobre Darwin e evolução que eu conheço e que compartilhou um pouco desta sapiência comigo através de suas aulas; ao professor **Alexandre F. B. Araújo**, por ter iluminado o meu trabalho na utilização de imagens em comportamento animal e nos conceitos etológicos.

Ao **corpo docente do PPGBA**, especialmente aos professores **Francisco Gerson de Araújo** e **Antônio José Mayhé Nunes**, que tanto se empenham em fornecer o melhor ao curso de biologia animal e a senhora **Agra Mendonça Cardoso**.

Ao **Instituto Vital Brazil** por disponibilizar o ambiente e as serpentes para estudo.

RESUMO

ABRAHÃO-CHARLES, Henrique. **Comportamento predatório de serpentes *Boidae* de diferentes hábitos e biometria de *Eunectes murinus* Linnaeus, 1758 em laboratório.** 2007. 65p. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal, Conservação de Grupos Silvestres). Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2007.

Diferentes formas, de adquirir alimento foram desenvolvidas dentro do grupo das serpentes. Estratégias de obtenção de alimento podem estar relacionadas aos microhabitats de cada espécie. Este estudo objetivou comparar o comportamento predatório de *Eunectes murinus* (semiaquática) (n=4), *Corallus hortulanus* (arborícola) (n=2) *Boa constrictor* (semi-arborícola) (n=4) e *Epicrates cenchria* (terrestre) (n= 1) e descrevê-los de acordo com seus diferentes hábitos. Os indivíduos foram filmados em comportamento de predação com uma câmera de vídeo VHS em recintos que variaram conforme o tamanho corporal de cada animal. Os indivíduos de *Eunectes murinus* foram filmados em aquários de 60X40X30cm dentro de uma sala climatizada, enquanto que para as outras espécies foram utilizados terrários de 90X50X40cm. Para a sucuri adulta, um viveiro externo sem climatização, cercado com tela de arame com 28 m² aproximadamente e uma piscina de 200X400X100cm. As imagens foram analisadas quadro a quadro com um videocassete e pelo programa Adobe Premiere. A espécie semi-aquática, *E. murinus*, após a detecção da presa submergiam completamente o corpo emergindo a cabeça após deslocar-se para próximo da mesma. Após o bote, as serpentes puxaram as presas para dentro da água, matando-as por constricção e afogamento. Posteriormente à subjugação, as serpentes buscaram a cabeça das presas para iniciar a sua deglutição. Para ingerir a presa, as serpentes fizeram uso das espiras como apoio, segurando as presas. Os botes desferidos pelas serpentes arborícolas *Corallus hortulanus* foram os mais distantes, as presas foram trazidas em direção ao suporte onde se encontravam apoiadas, em geral um galho, junto ao corpo das serpentes que as enrodilharam para matá-las. Com parte do corpo enrolado num galho e a cabeça pendurada abaixo deste, as serpentes posicionaram-se com a boca aberta por baixo das presas para degluti-las, favorecidas pela ação da gravidade. Na espécie terrestre, *Epicrates cenchria*, as serpentes desferiram o bote arremessando o corpo sobre as presas, enrodilhando-as para a constricção. Na deglutição, o substrato do terrário foi utilizado como apoio para forçar a entrada das presas em sua boca. A *Boa constrictor* apresentou comportamento arbóreo e terrestre na captura da presa, mas não utilizou o substrato para a deglutição. Os dados possibilitaram observar diferentes comportamentos de predação neste grupo de serpentes constrictoras de diferentes hábitos. As estratégias apresentadas pelas espécies para subjugar e deglutir suas presas parece refletir a vida nos diferentes habitats ocupados pelos gêneros estudados. Este trabalho também estudou o crescimento de três proles fêmeas de sucuri, com registros desde o nascimento em cativeiro até cerca de 14 meses de vida. Mantidas em ambiente controlado de temperatura constante. Foram tomados dados biométricos, da alimentação e de mudas. Ao final desses registros, os filhotes haviam crescido em média 2,6 vezes seus comprimentos e 3830,10g em massa, aproximadamente 43,5% do alimento total ingerido. Realizaram neste período 0,69 trocas de pele por mês, não apresentando significativa diferença nestes eventos, nem no crescimento corpóreo. Por vezes o alimento foi recusado, em dias que antecediam as ecdises. As mudas não parecem ser explicadas pela alimentação ou crescimento, sugerindo relações com outros fatores endógenos.

Palavras-chaves: Constricção. Predação. Bote. Hábito. Substrato. Ecdise. Crescimento.

ABSTRACT

ABRAHÃO-CHARLES, Henrique. **Predatory behavior of boas of different habits, and biometry of *Eunectes murinus* Linnaeus, 1758 in laboratory.** 2007. 65p. Dissertation (Master Science in Animal Biology, Conservation of Wild Groups). Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2007.

Many strategies to obtain food have evolved within the snakes group. This diversity could be related to the different microhabitats that these animals live on. This study aims to compare the predatory behavior of *Eunectes murinus* (semi-aquatic) (n=4), *Corallus hortulanus* (arboreal) (n=2), *Boa constrictor* (semi-arboreal) (n=4) e *Epicrates cenchria* (terrestrial) (n=1), relating it to their divergent habitats. The specimens were videotaped using a camera VHS. The *Eunectes murinus* youngsters were taped on a 60X40X30cm aquarium within an acclimatized room and the adult on a non-acclimatized 28m² room, with a 200X400X100cm pool. For the other species, the animals were on a 90X50X40cm terrarium. The images were analyzed frame by frame on the software Adobe Première. The semi-aquatic species, *Eunectes murinus*, after the prey detection, submerged completely, leaving only its head above water. After the strike, the anacondas pulled the prey under water, killing them by constriction and drowning. Swallowing only began after the prey's head was found. Coil helped the swallowing supporting the prey. The strikes made by the arboreal snake *Corallus hortulanus* were the farthest. The preys were rolled up and brought towards the support the snake was using, usually a branch. With part of the coiled body in a branch and the head hung below this, the serpents were positioned with the mouth opened underneath of the preys to swallow them, favored by the action of the gravity. The terrestrial species, *Epicrates cenchria*, attacked throwing their bodies over the prey and suffocating it by constriction. During swallowing, the ground was used as support, to force the preys into the snake mouth. The *Boa constrictor* displayed the same arboreal and terrestrial behavior, but it did not use the ground to help during swallowing. These data, in general, help understand the different predatory behaviors of this group of constrictor snakes relating it to their divergent habits. The strategies observed in each species to attack and swallow their preys seem to directly reflect their ecology. This study also analyzed the growth of three female anaconda siblings, with records from their birth in captivity up to around 14 months of age. The snakes were kept in a controlled environment with constant temperature and data related to biometry, feeding and skin shedding were recorded. At the end of these 445 days, the siblings had grown on average 2.6 times their initial length and increased their initial weight by 3830.10g, incorporating about 43.5% of total food ingested to their body mass. They showed a total of 0.69 skin sheddings per month in that period, and did not exhibit significant differences in shedding intervals, nor in body growth (weight and length), when compared among themselves. Food was refused at times, coinciding with the days that preceded the ecdyses. Sheddings do not seem to be explained by feeding or growth, which suggests a relation to other endogenous factors.

Key words: Constriction. Predation. Bite. Habit. Substratum. Ecdyse. Growth.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. <i>Boa constrictor</i> : Indivíduo em área aberta no Instituto Vital Brazil.....	3
Figura 2. <i>Boa constrictor</i> : Distribuição geográfica em território brasileiro por Giuseppe Puerto, < http://www.butantan.gov.br/museu/br/serp_serpbras01.pdf >. Acesso em: 12/12/2006.....	3
Figura 3. <i>Corallus hortulanus</i> : Indivíduo em área aberta no Instituto Vital Brazil.....	4
Figura 4. <i>Corallus hortulanus</i> : Distribuição geográfica em território brasileiro por Giuseppe Puerto, < http://www.butantan.gov.br/museu/br/serp_serpbras01.pdf >. Acesso em: 12/12/2006.....	4
Figura 5. <i>Epicrates cenchria</i> : Indivíduo de em área aberta no Instituto Vital Brazil.....	5
Figura 6. <i>Epicrates cenchria</i> : Distribuição geográfica em território brasileiro por Giuseppe Puerto, < http://www.butantan.gov.br/museu/br/serp_serpbras01.pdf >. Acesso em: 12/12/2006.....	6
Figura 7. <i>Eunectes murinus</i> : Indivíduo no Instituto Vital Brazil.....	7
Figura 8. <i>Eunectes murinus</i> : Distribuição geográfica em território brasileiro por Giuseppe Puerto, < http://www.butantan.gov.br/museu/br/serp_serpbras01.pdf >. Acesso em: 12/12/2006.....	7
Figura 9. Aquários e filmadora VHS com tripé utilizados para as filmagens dos filhotes de <i>Eunectes murinus</i>	10
Figura 10. Viveiro externo da sucuri adulta.....	11
Figura 11. Oferta alimentar de camundongos.....	11
Figura 12. Papel quadriculado fixado nos vidros dos aquários e terrários.....	11
Figura 13. Relação entre idade e a massa (A) e comprimento total (B). Os símbolos indicam o intervalo de mudas.....	16
Figura 14. Massa relativa (A) e crescimento relativo (B) após as mudas e intervalo entre mudas (C). A décima muda corresponde apenas aos filhotes 76FA e 31B0.	17
Figura 15. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Detecção da presa.....	19
Figura 16. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Aproximação da presa.....	19
Figura 17. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Bote destro.....	19
Figura 18. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Bote, com o início da inclinação para esquerda...20	20

Figura 19. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Deslocamento da presa para atrás com o impacto do bote.....	20
Figura 20. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Puxando a presa com o início da inclinação espiral para a esquerda.....	20
Figura 21. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Puxando a presa e iniciando a formação das espiras para a esquerda.....	21
Figura 22. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Primeiro contato da presa contra o corpo da serpente.....	21
Figura 23. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: posicionamento da presa para a formação do nó constrictor.....	21
Figura 24. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Presa totalmente dominada e constrictada pela primeira espira.....	22
Figura 25. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Detecção da morte da presa.....	22
Figura 26. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Movimentação lateral da boca da serpente pela presa até a região da cabeça do camundongo.....	22
Figura 27. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Cabeça da presa inteiramente dentro da boca da serpente.....	23
Figura 28. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Afrouxamento da espira com a presa sendo posicionada pela serpente para deglutição.....	23
Figura 29. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Serpente empurrando a presa contra as espiras....	23
Figura 30. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Fim da utilização das espiras.....	24
Figura 31. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Fim da utilização das espiras, movimento ondulatório lateral do corpo com a presa ainda com a cauda do lado de fora.....	24
Figura 32. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Presa deglutida e movimentos ondulatórios do corpo.....	24
Figura 33. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Realinhamento da mandíbula após o término da ingestão.....	25
Figura 34. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B1: Reposicionamento da serpente.....	25
Figura 35. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B2: Detecção da presa com a serpente em substrato aéreo.....	25

Figura 36. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B2: Distância do bote.....	26
Figura 37. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B2: Construção em que a presa fica de cabeça pra baixo.....	26
Figura 38. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B2: A serpente desliza boca pelo corpo da presa até a cabeça e iniciando afrouxamento da espira.....	26
Figura 39. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B2: Desestruturação das espiras e presa mantida segura com a mordida.....	27
Figura 40. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B2: Movimentação da cabeça da serpente para a esquerda juntamente com a movimentação alternada da mandíbula e maxila.....	27
Figura 41. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B2: Movimentação da cabeça da serpente para a direita juntamente com a movimentação alternada da mandíbula e maxila.....	27
Figura 42. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B2: Ondulação do corpo da serpente.....	28
Figura 43. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B2: Processo de deglutição em estágio de finalização.....	28
Figura 44. <i>Boa constrictor</i> , indivíduo B2: Finalização da deglutição e recomposição da serpente.....	28
Figura 45. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: C1 com o corpo estendido em duplo “S” e corpo fixado no substrato arbóreo simulado.....	29
Figura 46. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Bote levógiro de C1 atingindo a presa.....	30
Figura 47. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Impacto do bote de C1 na presa.....	30
Figura 48. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Serpente C1 trazendo a presa em direção ao substrato.....	30
Figura 49. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Início da formação das espiras levóginas em C1.....	31
Figura 50. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Presa dominada por C1, com espiras em constricção.....	31
Figura 51. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Ambas em momento de pós-deteção da morte da presa e início do afrouxamento das espiras para o reposicionamento do roedor.....	31
Figura 52. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: C1 reposicionando o camundongo para deglutição e C2 em processo de deglutição.....	32
Figura 53. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: camundongo sendo reposicionado de cabeça para baixo por C1 e C2 em processo de deglutição.....	32

Figura 54. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Presa posicionada de cabeça pra baixo e serpente C1 iniciando a busca pelo focinho do camundongo.....	32
Figura 55. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Início da deglutição por C1.....	33
Figura 56. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Serpente C1 afrouxando a espiral, soltando a presa e movimentando a mandíbula e a maxila do lado direito e esquerdo, alternadamente.....	33
Figura 57. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Movimentação ondulatória do corpo de C1 e reposicionamento da mandíbula.....	33
Figura 58. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Finalização da deglutição de C1.....	34
Figura 59. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Ponto de partida do bote destro pela <i>C. hortulanus</i> macho (C2) à direita.....	34
Figura 60. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Bote destro de C2.....	34
Figura 61. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Presa sendo atingida na região da cintura escapular por C2.....	35
Figura 62. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Presa sendo trazida por C2 em direção ao substrato.....	35
Figura 63. <i>Corallus hortulanus</i> , indivíduos C1 e C2: Formação das espiras dextróginas de C2.....	35
Figura 64. <i>Epicrates cenchria</i> : Detecção da presa.....	37
Figura 65. <i>Epicrates cenchria</i> : Início do bote destro.....	37
Figura 66. <i>Epicrates cenchria</i> : Bote desferido.....	37
Figura 67. <i>Epicrates cenchria</i> : Presa sofrendo impacto do bote e sendo capturada.....	38
Figura 68. <i>Epicrates cenchria</i> : Serpente trazendo a presa contra o corpo.....	38
Figura 69. <i>Epicrates cenchria</i> : Enroscamento das espiras no sentido levógiro.....	38
Figura 70. <i>Epicrates cenchria</i> : Posição de constrição, nó constrictor.....	39
Figura 71. <i>Epicrates cenchria</i> : Soltura da presa no chão pelo afrouxamento das espiras depois da morte do roedor.....	39
Figura 72. <i>Epicrates cenchria</i> : Iniciando a procura da cabeça da presa solta no chão.....	39
Figura 73. <i>Epicrates cenchria</i> : Abocanhamento da cabeça da presa.....	40

Figura 74. <i>Epicrates cenchria</i> : Serpente forçando a presa contra o substrato.....	40
Figura 75. <i>Epicrates cenchria</i> : Movimentação lateral contra o substrato.....	40
Figura 76. <i>Epicrates cenchria</i> : Movimento ondulatório do corpo com suspensão do corpo e da cabeça.	41
Figura 77. <i>Epicrates cenchria</i> : Finalização da deglutição.	41
Figura 78. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Percepção da presa.....	42
Figura 79. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Submersão da serpente em direção a presa...42	
Figura 80. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: emersão da serpente próximo da presa.....	43
Figura 81. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Início do bote.....	43
Figura 82. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Bote destro desferido.....	43
Figura 83. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Captura da presa.....	44
Figura 84. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Presa sendo puxada e início da formação das espiras levógiras.....	44
Figura 85. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Primeiro contato da presa com a água iniciando, o afogamento da mesma.....	44
Figura 86. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Espiras levógiras.....	45
Figura 87. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Cauda presa ao substrato.....	45
Figura 88. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Presa sempre posicionada de cabeça para baixo.....	45
Figura 89. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Serpente procurando a cabeça da presa.....	46
Figura 90. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Cabeça da presa abocanhada pela serpente...46	
Figura 91. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Serpente forçando a presa contra as espiras..46	
Figura 92. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Movimento ondulatório do corpo.....	47
Figura 93. <i>Eunectes murinus</i> , indivíduo 31B0: Processo de finalização da deglutição.....	47
Figura 94. Desenho esquemático de dentição de <i>Corallus hortulanus</i>	50
Figura 95. Desenho esquemático de dentição representando um modelo único para <i>Eunectes murinus</i> , <i>Boa constrictor</i> e <i>Epicrates cenchria</i>	50

Figura 96. Relações filogenéticas de Boidae do Novo Mundo editado de BURBRINK (2005).....51

Figura 97. Dendograma de similaridade comportamental de Boidae gerado a partir do coeficiente de Jaccard pela análise de cluster segundo o método de agrupamento de UPGMA, (coeficiente de correlação cofenética= 0,84).....1

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Análises descritivas dos dados biométricos (inicial e final) de filhotes de sucuri até o 14º mês de vida.15
- Tabela 2.** Alimento consumido e adquirido no primeiro ano de vida. Alimento adquirido foi calculado com a razão da massa final menos a massa inicial pelo total de alimento consumido.15
- Tabela 3.** Massa, comprimento total, alimento consumido, alimento adquirido e taxa de mudas mensais.15
- Tabela 4.** Análise descritiva dos dados referentes às unidades comportamentais registradas para cada uma das espécies estudadas. TA: Tempo de Aproximação; TB: Tempo de Bote; TS: Tempo de Subjugação; TD: Tempo de Deglutição.....48
- Tabela 5.** Análise descritiva dos dados referentes às variáveis de bote registradas para cada uma das espécies estudadas. DB: Distância do Bote; VB: Velocidade do Bote.....48
- Tabela 6.** Resultado do teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis para os valores das unidades comportamentais entre as espécies de Boidae. KW: Kruskal-Wallis; *p*: probabilidade; TA: tempo de aproximação; TB: tempo de bote; TD: tempo de deglutição; TS: tempo de subjugação; UC: unidades comportamentais.....49
- Tabela 7.** Resultado do teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis para os valores das variáveis de entre as espécies de Boidae. KW: Kruskal-Wallis; *p*: probabilidade; DB: distância do bote; VB: velocidade do bote.....49
- Tabela 8.** Resultado do post hoc de Dunn para os valores das unidades comportamentais entre as espécies de Boidae. ns: diferença não significativa; *p*: probabilidade; TA: tempo de aproximação; TD: tempo de deglutição; TS: tempo de subjugação; z^{cal} : *z* calculado.....49
- Tabela 9.** Resultado do post hoc de Dunn para os valores das variáveis de bote entre as espécies de Boidae. *p*: probabilidade; DB: distância do bote; VB: velocidade do bote.....49

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	1
1.1 Breve Apresentação sobre a Biologia das Espécies Estudadas.....	2
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	8
2.1 Serpentes e Cativeiro.....	8
2.2 Dados Biométricos de Crescimento.....	9
2.3 Ecdises.....	9
2.4 Alimentação.....	9
2.5 Filmagens e Equipamentos.....	9
2.6 Biomecânica e Motricidade.....	12
2.7 Análises dos Dados.....	12
2.8 Similaridade Comportamental.....	12
3 RESULTADOS.....	14
3.1 Biometria de <i>Eunectes murinus</i>	14
3.1.1 Alimentação e crescimento.....	14
3.1.2 Ecdises.....	14
3.2 Predação por <i>Boidae</i>	18
3.2.1 <i>Boa constrictor</i>	18
3.2.2 <i>Corallus hortulanus</i>	29
3.2.3 <i>Epicrates cenchria</i>	36
3.2.4 <i>Eunectes murinus</i>	40
3.3 Análises das Unidades Comportamentais.....	47
3.4 Desenhos Esquemáticos da Observação da Dentição das Serpentes.....	49
3.5 Relações Filogenéticas dos <i>Boideos</i> Estudados.....	50

4 DISCUSSÃO	52
4.1 Biometria de <i>Eunectes murinus</i>	52
4.2 Comportamento Predatório, Dentição e Filogenia	53
5 CONCLUSÕES	58
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	59

1 INTRODUÇÃO

Serpentes são predadores ectotérmicos que em atividade são capazes de manter a temperatura do corpo relativamente alta, fazendo uso da radiação solar e da radiação do substrato, controlando o período de exposição ao calor, permitindo que a temperatura possa ser mantida razoavelmente constante (POUGH *et al.*, 2003). Porém, como são organismos com baixo metabolismo, se tornam predadores capazes de suportar longos períodos de tempo sem precisar se alimentar e por isso vivem em ambientes com baixo fluxo de energia, diferente do que ocorre com animais endotérmicos (HALLIDAY & ADLER, 1986; POUGH *et al.*, 2003).

A predação é um fator primordial no que diz respeito à dinâmica das populações nos ecossistemas e seus microhabitats, visto que um pequeno número de predadores pode ser suficiente para a regulação de uma população inteira de presas (RICKLEFS, 2003; ODUM, 1986; MILES & RICKLEFS, 1984). O predador pode ser fortemente destrutivo (limitante) a ponto de levar a presa à extinção (ODUM, 1986). Neste caso, oscilações no tamanho da população de presas resultarão, caso o predador não possa mudar e alimentar-se de outras populações, em oscilações no número de predadores ou extinção dos mesmos (RICKLEFS, 2003; ODUM, 1986). O predador pode ser regulador, caso ajude a manter a população de presas abaixo do esgotamento de suas fontes energéticas; o que em outras palavras contribuirá para a manutenção de um estado de equilíbrio na densidade da presa. Outra possibilidade é a de o predador não ser nem fortemente limitante e nem regulador (ODUM, 1998).

A competição por alimento e as adaptações para sobrepujar as defesas das presas levaram a refinados mecanismos morfofisiológicos e comportamentais para encontrar, capturar e comer outros animais (OWEN, 1980). Cada ambiente apresenta diferentes níveis de complexidade que exercem uma pressão sobre os fenótipos dos organismos e a interação entre o comportamento e a morfologia influenciará, em última análise, na maneira pela qual cada organismo utiliza os recursos disponíveis no ambiente (MILES & RICKLEFS, 1984). Os mecanismos predatórios e alimentares das serpentes vêm sendo estudados e descritos por pesquisadores como: AMARAL (1924), SCHOUTEN (1931), ANANJEVA & ORLOV (1982), VITT & VANGILDER (1983), LEMA *et al.* (1983), HENDERSON *et al.* (1987), MUSHINSKY (1987) e SAZIMA (1989a, b). Quanto às especializações predatórias, as serpentes detêm mecanismos eficientes, como envenenamento e constricção, que as permite subjugar suas presas (MARQUES *et al.*, 2001; POUGH *et al.*, 2003). Desta forma, as serpentes peçonhentas matam suas presas por inoculação de veneno através da peçonha, (e.g. Viperídeos e Elapídeos) (RODRÍGUEZ-ROBLES, 1992) e serpentes constrictoras (PINTO & LEMA, 2002; GANS, 1983) matam suas presas pela constricção de suas espiras (e.g. Boídeos e alguns Colubrídeos) (AMARAL, 1924; ABALOS & NADER, 1968; HERZOG & BURGHARDT, 1974; GREENE & BURGHARDT, 1978; LOPES *et al.*, 1991). Estas duas especializações para a predação permitem que as serpentes manipulem presas grandes, diminuindo a possibilidade de injúrias (POUGH *et al.*, 2003; LEE *et al.* 1999).

Compreender a intrínseca relação entre o comportamento predatório das serpentes e seus diferentes hábitos pode permitir uma melhor análise da sua ocorrência em seus microhabitats e, até mesmo, a possível incidência de acidentes ofídicos, além de corroborar com a importância da preservação dos habitats naturais (FORD, 1995; CUNDALL, 1983; 1986; 1995; CUNDALL & GANS, 1979).

O pensamento de que novas tecnologias podem ser desenvolvidas a partir da observação do comportamento animal e da natureza vem se fortalecendo através dos tempos com o desenvolvimento tecnológico, em campos como, por exemplo, a robótica e aeronáutica, que têm sido fortemente inspirados pela observação e estudo dos movimentos dos animais

(FISH, 1997) e a forma na qual eles caçam e manipulam suas presas. Desta maneira, não é por acaso que sondas robóticas inspiradas no corpo de serpentes sejam capazes de se esgueirar dentro de tubulações ou que a forma de submarinos modernos, peixes e mamíferos marinhos sejam tão próximas. Este paralelo ocorre porque as soluções arquitetônicas de deslocamento, como a busca de alimento por predadores, sofre a ação e são constrangidas por forças físicas de mesma natureza (FISH, 1997).

As serpentes são animais notavelmente bem adaptados a vários tipos de habitats e sua história evolutiva é maior que 100 milhões de anos. Um dos fósseis mais completos de serpente, *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901, é conhecido do Cretáceo da Argentina, datado de aproximadamente 95 milhões de anos atrás (CALDWELL & ALBINO, 2002). O fóssil mais antigo de serpente, *Lapparentophis defrennei*, provém de sedimentos do Aptiano-Albiano marroquino, porção superior do Cretáceo Inferior com idade aproximada de 110 milhões de anos (CUNY *et al.*, 1990). Entretanto, as serpentes podem ter se originado antes, no Jurássico, há cerca de 140 milhões de anos (MARQUES *et al.*, 2001). Descoberta recente de APESTEGUIA & ZAHER (2006) sustenta claramente a hipótese da origem terrestre das cobras, que rejeita as evidências que sustentavam a hipótese de uma origem marinha desse grupo, consenso entre a comunidade científica nos últimos anos. APESTEGUIA & ZAHER (2006) descreveram um cenário evolutivo em que as serpentes teriam derivado de um ancestral terrestre e possivelmente cavador (chamado *fossorial*), sugerindo que a perda das patas nas serpentes atuais deveu-se provavelmente a pressões adaptativas do ambiente. Durante a evolução espera-se que a seleção natural aumente a eficiência com que predadores detectem e capturem suas presas (KREBS & DAVIS, 1996). Assim, analisar a eficiência dos mecanismos predatórios das serpentes e documentar alguns destes processos pode ser muito valioso, mesmo que nem sempre seja possível uma aplicação imediata dos conhecimentos oriundos da produção em ciência básica relacionada à zoologia.

Estudos sobre comportamento predatório de serpentes vêm sendo realizados há décadas, abordando diferentes espécies e estratégias de predação (BELLUOMINI *et al.* 1976/77; CHISZAR *et al.*, 1992; FORD, 1996; MUSHINSKY, 1987; SAVITZKY, 1992; WILLARD, 1977). Ainda assim, estudos comportamentais com espécies de bóideos mostram-se escassos (*e.g.* ABRAHÃO-CHARLES *et al.*, 2003; HEIRICH & KLAASSEM, 1985; LOPES *et al.*, 1991; SCARTOZZONI & MOLINA, 2006; WILLARD, 1977). Por esta razão, este trabalho visa descrever o comportamento predatório de quatro espécies de serpentes Boidae neotropicais de diferentes hábitos; observar a dentição das espécies; verificar possíveis padrões na predação; investigar as relações filogenéticas de Boidae; estabelecer caracteres comportamentais para esse grupo de serpentes e averiguar a similaridade comportamental a partir dos caracteres estabelecidos e sua possível utilização em estudos filogenéticos, além de realizar concomitante análise de biometria em *Eunectes murinus*. As espécies estudadas foram: *Eunectes murinus* (semi-aquática), *Corallus hortulanus* (arborícola), *Boa constrictor* (terrestre/semi-arborícola) e *Epicrates cenchria* (terrestre), todas serpentes áglifas que matam suas presas por constrição e que representam todos os gêneros da família Boidae existentes no Brasil.

1.1 Breve Apresentação sobre a Biologia das Espécies Estudadas:

Boa constrictor Linnaeus, 1758

Foto (Figura 1)

Vulgarmente chamada de jibóia, é diurna e noturna (FRANÇA & ARAÚJO, 2006) e de tamanho grande (400cm), vive em lugares secos ou em campos e moitas não muito úmidas, podendo subir em árvores quando impelida pelas enchentes ou forçadas pela fome (SAZIMA

& HADDAD, 1992; FREITAS, 1999). Alimenta-se principalmente de pequenos mamíferos (AMARAL,1978; ARGÔLO, 2004), de aves (FRANÇA & ARAÚJO, 2006) e de outros animais.

De acordo com ARGÔLO (2004),

Cabeça destacada do corpo; olho com pupila vertical. Dorso da cabeça coberto com escamas pequenas e irregulares. Cabeça cinza-clara com uma linha escura atravessando o dorso, do focinho à nuca, onde se alarga. Faixa pós-ocular bem evidente. Corpo revestido por escamas diminutas. Cor dorsal cinza-claro com bandas castanho-escuras, transversais, estreitas a largas que freqüentemente fundem-se dorsolateralmente. Ventre claro com pontos escuros irregulares. Cauda curta, porém preênsil, com manchas dorsais castanho-escuro-avermelhadas.

Distribui-se em grande parte do território nacional desde a Amazônia até a zona nordestina e sudeste brasileiro (AMARAL, 1978) (Figura 2).

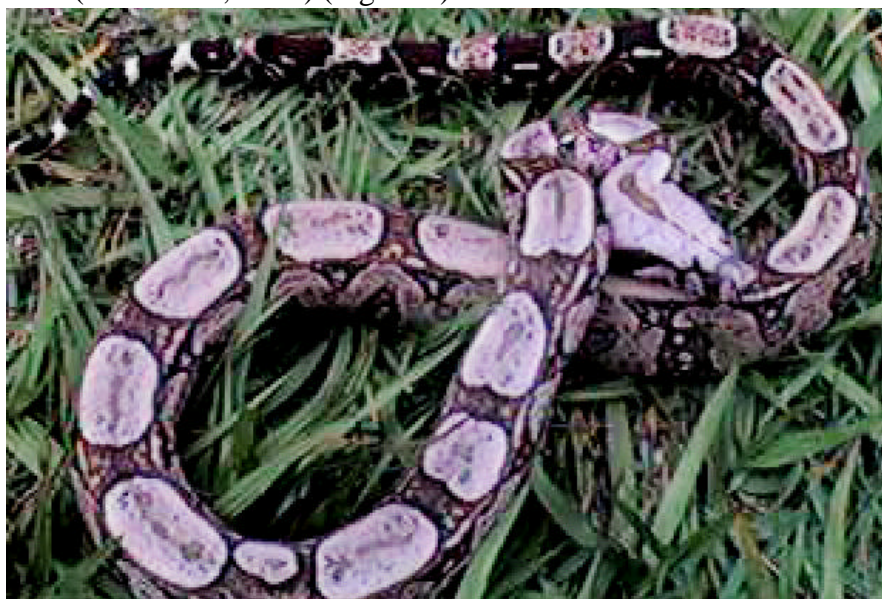


Figura 1. *Boa constrictor*: Indivíduo em área aberta no Instituto Vital Brazil.



Figura 2. *Boa constrictor*: Distribuição geográfica em território brasileiro por Giuseppe Puorto, <http://www.butantan.gov.br/museu/br/serp_serbras01.pdf>. Acesso em: 12/12/2006.

Corallus hortulanus (Linnaeus, 1758)

Foto (Figura 3)

Vulgo cobra veadeira, apresenta corpo alongado com comprimento máximo em torno de 170 cm, cauda preênsil, de hábito arborícola, alimenta-se de aves e pequenos mamíferos e captura as presas por constrição (AMARAL, 1978; MARQUES *et al.*, 2001; ARGÔLO, 2004).

De acordo com ARGÔLO (2004),

Cabeça bem destacada do pescoço, que é bem mais fino. Dorso da cabeça com escamas pequenas e irregulares. Olho bastante grande, às vezes de cor avermelhada e com a pupila vertical. As escamas labiais superiores e inferiores apresentam uma série de depressões (fossetas labiais) facilmente visíveis. Corpo bastante comprimido lateralmente, com cauda longa, bastante afilada e preênsil. Os desenhos do corpo incluem uma série de manchas ou faixas laterais que podem ser bem nítidas formando um padrão de cor complexo. Na maioria dos espécimes, contudo, estes desenhos encontram-se quase completamente esmaecidos sobre uma coloração de fundo bege ou, mais raramente, avermelhada. Ventre em geral um pouco mais claro que o dorso, com manchas irregulares escuras.

Sua distribuição se estende desde a Amazônia até o baixo Paraná em áreas de mata (AMARAL, 1978) (Figura 4).



Figura 3. *Corallus hortulanus*: Indivíduo em área aberta no Instituto Vital Brazil.



Figura 4. *Corallus hortulanus*: Distribuição geográfica em território brasileiro por Giuseppe Puerto, <http://www.butantan.gov.br/museu/br/serp_serpbras01.pdf>. Acesso em: 12/12/2006.

Epicrates cenchria (Linnaeus, 1758)

Foto (Figura 5)

Também chamada salamanta ou serpente arco-íris, é uma espécie volumosa, lenta, irritadiça, de tamanho médio (150cm), é diurna e noturna (FRANÇA & ARAÚJO, 2006). Porém, é preferencialmente notívaga. Possuidora de cauda semipreênsil. Vivem sobre o solo em lugares sombreados, mas também sobem em troncos e árvores quando forçadas por enchentes ou pela fome (AMARAL, 1978; FREITAS & SILVA, 2005).

De acordo com ARGÔLO (2004),

Cabeça destacada do corpo e revestida por escamas pequenas e irregulares; olho com pupila vertical. Cinco listras escuras longitudinais percorrem a cabeça: uma dorsal, da ponta do focinho até o pescoço, duas que se estendem atrás de cada olho e outras duas que partem da região nasal até cada canto da boca. Fossetas labiais presentes, mas pouco pronunciadas. Corpo castanho-avermelhado ou castanho-amarelado iridescente com grandes ocelos desenhados sobre o dorso. Em cada lado e logo abaixo das manchas dorsais, percebe-se uma série de manchas arredondadas com a borda superior de cor creme. Ventre creme. Cauda curta. Filhotes reproduzem o padrão de desenhos do adulto, porém a tonalidade geral do corpo é cinza-rosada.

Alimenta-se de mamíferos, aves e seus ovos (BEEB, 1946; CUNHA & NASCIMENTO, 1978; DUELLMAN, 1989; MARTINS & OLIVEIRA, 1999; FRANÇA & ARAÚJO, 2006), além de lagartos (FRANÇA & ARAÚJO, 2006).

Na América do Sul, esta espécie é conhecida desde a Amazônia até a porção sudoeste do Estado do Paraná e norte da Argentina (AMARAL, 1978) (Figura 6).



Figura 5. *Epicrates cenchria*: Indivíduo de em área aberta no Instituto Vital Brazil.



Figura 6. *Epicrates cenchria*: Distribuição geográfica em território brasileiro por Giuseppe Puorto, <http://www.butantan.gov.br/museu/br/serp_serpbras01.pdf>. Acesso em: 12/12/2006.

Eunectes murinus (Linnaeus, 1758)

Foto (Figura 7)

Conhecida como anaconda ou sucuri, é a maior serpente atual, podendo atingir 10 metros (POUGH *et al.*, 2003), sendo constrictora e, usualmente, busca algum ponto de apoio em terra, enrolando a cauda no tronco de uma árvore para poder estrangular a vítima (AMARAL, 1978; HENDERSON *et al.*, 1995). Essencialmente aquícola, embora se desloque em solo à procura de alimento ou de um ambiente propício para o parto (BEEBE, 1946; CUNHA & NASCIMENTO, 1978), com atividade diurna e noturna, vive à beira da água ou mergulhada em rios e lagos (ARGÔLO, 2004), onde se alimenta de mamíferos (CUNHA & NASCIMENTO, 1978; DUELLMAN, 1989; MARTINS & OLIVEIRA, 1999), aves (CUNHA & NASCIMENTO, 1978; MARTINS & OLIVEIRA, 1999), peixes (BEEBE, 1946), anuros, lagartos (MARTINS & OLIVEIRA, 1999) e crocodilianos (AMARAL, 1978). Vivípara, tem ninhadas de 20-40 filhotes, com registros de até 82 indivíduos (BELLUOMINI *et al.*, 1959).

De acordo com ARGÔLO (2004),

Cabeça destacada do corpo e revestida por pequenas escamas, da altura da parte posterior dos olhos para trás. Olho com pupila vertical. Cabeça de cor mais escura que o corpo, com uma faixa clara ou laranja partindo lateralmente de cada olho em direção ao final da cabeça e marginada inferiormente por uma faixa negra. Coloração geral de tom oliváceo, com manchas negras arredondadas ou ovais em pares, alternadas ou fusionadas sobre o dorso. Uma série de pequenas e irregulares manchas negras com o centro de cor creme se estende em cada lateral do corpo. Ventre de cor amarelada com manchas escuras irregulares. Cauda curta.

A sucuri habita grandes bacias hidrográficas da América tropical, da Colômbia ao sul do Brasil, aproximadamente entre as latitudes 10° ao norte e 26° ao sul (MURPHY & HENDERSON, 1997) (Figura 8).



Figura 7. *Eunectes murinus*: Indivíduo no Instituto Vital Brazil.



Figura 8. *Eunectes murinus*: Distribuição geográfica em território brasileiro por Giuseppe Puerto, <http://www.butantan.gov.br/museu/br/serp_serpbras01.pdf>. Acesso em: 12/12/2006.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Serpentes e Cativoiro

Para a realização deste estudo comparativo, foram utilizados onze (11) indivíduos de serpentes de família Boidae pertencentes a quatro gêneros (*Boa*, *Corallus*, *Epicrates* e *Eunectes*). Uma espécie de cada gênero, sendo quatro (4) indivíduos de *Boa constrictor*, dois (2) indivíduos de *Corallus hortulanus*, um (1) indivíduo de *Epicrates cenchria* e quatro (4) indivíduos de *Eunectes murinus*. Todos os espécimes eram serpentes mantidas em cativoiro no plantel do Serpentário do Instituto Vital Brasil S/A (IVB) localizado no município de Niterói, Estado do Rio de Janeiro, com origens diversas do território nacional.

Os quatro espécimes de *Boa constrictor* medindo 80, 98, 120 e 139 cm de comprimento total, adultos, não sexados, não microchipados e aqui identificados como B1, B2, B3 e B4, respectivamente, foram mantidos em cativoiro terrários individuais de 90X60X50cm, em sala não climatizada e com teto de acrílico, permitindo a entrada de luz. Dados sobre a origem destes animais não estavam disponíveis, pois estes foram deixados na portaria do Instituto, não sendo possível registrar o local de coleta, data e coletor.

Dois serpentes *Corallus hortulanus* de tamanhos 163 e 98 cm, uma fêmea adulta e um macho juvenil, respectivamente, não microchipadas e identificadas neste estudo como C1 (fêmea) e C2 (macho), foram mantidas ambas em terrário de 90X60X50cm, em cativoiro em sala não climatizada e com teto de acrílico, permitindo a entrada de luz. O espécime adulto fêmea era oriundo de Pendotiba, Niterói, RJ, a qual foi entregue ao Instituto em 19 de junho de 2001 por particulares e o jovem macho foi coletado no município de Nova Friburgo, RJ no dia 27 de junho de 2002 e fornecido pelo Corpo de Bombeiros de Nova Friburgo.

Também foi usada uma serpente *Epicrates cenchria* macho de 80 cm, não microchipada, aqui identificada como E1, mantida em cativoiro em terrário individual de 140X100X30cm, em sala de ambiente não climatizado e com teto de acrílico, permitindo a entrada de luz. O indivíduo foi doado por anônimo no ano de 1997, proveniente de Quebrangulo, Alagoas.

Foram utilizadas quatro sucuris fêmeas, três juvenis nascidas em cativoiro medindo entre 70,5–72,5cm de comprimento total e uma adulta matriarca com 450cm, identificadas com os números 7895, 76FA, 31BO e 876E, respectivamente, através de microchips subcutâneos aplicados na terceira porção do corpo dos animais (latero-posterior). A sucuri adulta, coletada no Pantanal Matogrossense, foi recebida com aproximadamente cinco anos de idade, pelo serpentário do IVB em 1976 e mantida em cativoiro em um viveiro externo com ambiente não climatizado. Apesar de, em todo o tempo de permanência no Instituto nunca ter tido contato com machos da espécie, esta sucuri teve cria em agosto de 2002, 23 filhotes fêmea e 20 ovos atrésicos. Dentre os filhotes, 20 eram natimortos e apenas três nasceram vivos. Além da fêmea adulta, esses três filhotes foram objeto deste estudo, sendo acompanhados e filmados desde o nascimento até pouco mais de um ano de vida (LAMONICA *et al.*, 2007). As sucuris juvenis foram acondicionadas separadamente em três aquários de vidro de 60X40X30cm, contendo cerca de 1/3 de seu volume de água e filtro que produzia corrente de água, em sala climatizada com temperatura constante a 26°C e fotoperíodo natural (Figura 9), no período de agosto/2002 a novembro/2003 e a sucuri adulta em um viveiro externo sem climatização, cercado com tela de arame com 28 m² aproximadamente e uma piscina de 200X400X100m (Figura 10).

Os terrários e aquários foram munidos de pedras e/ou pedaços de galhos, servindo como potenciais substratos na diversificação em todos os processos de filmagem, na tentativa de simular em laboratório os microhabitats ocupados pelos gêneros em ambiente natural usado no momento da predação.

2.2 Dados Biométricos de Crescimento

Os dados de biometria foram registrados apenas para os três filhotes de sucuri para o acompanhamento de seu desenvolvimento. Assim, as massas e comprimentos totais do corpo, da cabeça, da cauda e rostro-cloacal dos filhotes foram registrados quinzenalmente de agosto/2002 a novembro/2003, sendo pesadas numa balança eletrônica digital, de sensibilidade 0,5g e medidas marcando da ponta do focinho ao extremo caudal, contornando a coluna vertebral, com uma caneta pilot sobre uma placa de acrílico transparente com 60X40cm, usada para imobilização de cada filhote sobre uma lâmina de espuma de polipropileno de 2cm de espessura, densidade 33, medindo 70X50cm.

2.3 Ecdises

Para os indivíduos de *Eunectes murinus* foram anotadas as datas de ocorrências de troca de pele realizadas neste período, não somente dos filhotes, mas também da mãe (microchip 876E), onde somente os filhotes foram medidos e pesados após esses eventos de ecdises.

2.4 Alimentação

Para os filhotes de *Eunectes murinus* e para os espécimes de *Corallus hortulanus*, *Epicrates cenchria* e *Boa constrictor*, foram ofertadas alimentações semanalmente que consistiram em camundongos *Mus musculus* (Linnaeus, 1758), oriundos do biotério da mesma Instituição (Figura 11). A alimentação com camundongos foi preferida com intuito de diminuir a possibilidade de injúrias causadas nas serpentes e de aumentar número de predações possíveis, devido ao menor tamanho dos camundongos em relação a outros tipos de presa, tal como ratos, também disponíveis no biotério. Os camundongos variavam em massa de 18 a 45g e foram ofertados às serpentes, sucessivamente, até que estas não demonstrassem mais interesse pelas presas, a fim de estabelecer o maior número de horas de filmagem possível, restringindo apenas o alimento para o indivíduo de *Epicrates cenchria*, que parecia insaciável.

Foi utilizado o período da tarde para os registros de alimentação das jibóias, exclusivamente dias quentes. Para a *Epicrates cenchria* não foi estabelecido horário, visto que o indivíduo se alimentava com voracidade e a qualquer período do dia e em qualquer temperatura que o ambiente apresentou. Para *Corallus hortulanus* foi ofertada alimentação semanalmente em dias ensolarados com temperatura maior que 25°C. O alimento era ofertado no intervalo entre 16:00 e 17:00 horas, horário em que as serpentes começavam apresentar alguma atividade, movimentando-se no terrário. Nas sucuris juvenis, a alimentação foi aceita a partir do 12º dia de vida, logo após a primeira muda de pele. Durante as alimentações, a quantidade e massa dos camundongos eram as mesmas para cada um dos três filhotes, sendo aumentados gradativamente, à medida que cresciam. A sucuri mãe, que media 450 cm, era alimentada uma vez por mês com coelhos adultos com ± 2 kg cada um e ingeriu até dois coelhos por alimentação. Os horários variaram entre manhã e tarde.

2.5 Filmagens e Equipamentos

As filmagens foram feitas usando uma filmadora de VHS (30 images/segundo) com suporte de tripé no momento da oferta alimentar (Figura 9), padronizada com camundongos, excetuando a sucuri adulta.

Nos aquários das sucuris filhas, foram fixadas placas quadriculadas com espaços de 2cm no fundo e na parede posterior do vidro do aquário, que serviram como uma referência de tamanho e de deslocamentos da serpente no momento do comportamento predatório (Figura 12). Nos terrários foram fixadas inicialmente placas com marcações espaçadas de 5cm, que posteriormente foram substituídas por marcações de 2cm, a fim de melhorar a precisão das filmagens.

Foram filmadas mais de 60 horas de observação, incluindo alimentação e aspecto geral de cada uma das serpentes, que posteriormente foram utilizadas em considerações e descrição comparativa dos comportamentos predatórios para análises posteriores.



Figura 9. Aquários e filmadora VHS com tripé utilizados para as filmagens dos filhotes de *Eunectes murinus*.



Figura 10. Viveiro externo da sucuri adulta.

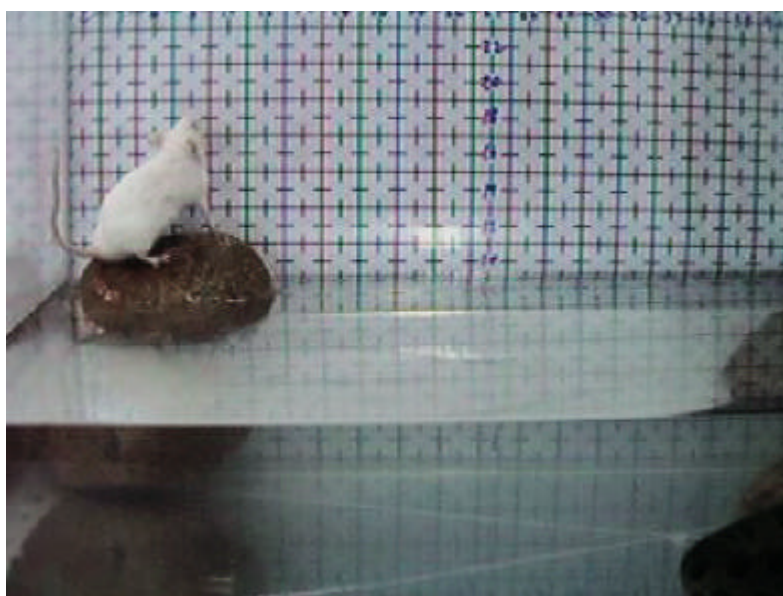


Figura 11. Oferta alimentar de camundongos.

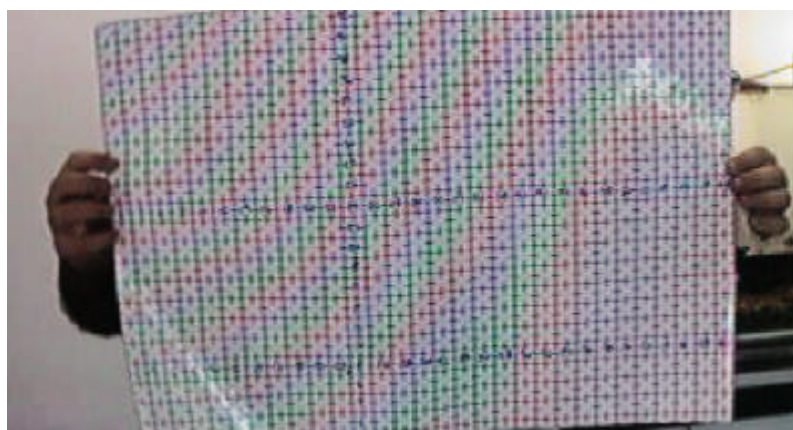


Figura 12. Papel quadriculado fixado nos vidros dos aquários e terrários.

As imagens foram analisadas pelos programas Adobe Premiere Pro 7.0 para visualizar, temporizar e editar os vídeos e o programa Windows Move Maker 5.1, para transformar os vídeos em fotografias digitais, possibilitando a observação do comportamento de predação nestas espécies constrictoras, além das estratégias para subjugar e deglutir suas presas.

O registro da dentição das espécies foi realizado por meio de desenhos esquemáticos a partir da manipulação direta e observações das serpentes estudadas.

2.6 Biomecânica e Motricidade

Foram coletados os dados das seguintes unidades comportamentais de predação: o tempo de aproximação (TA) refere-se ao tempo de duração desde descoberta da presença da presa até preparação do bote; o tempo de bote (TB) que corresponde ao tempo de duração do momento do início de deslocamento da cobra até o primeiro contato com a presa, abocanhando-a; o tempo de subjugação (TS) que é tempo de duração da captura até morte da presa; o tempo de deglutição da presa (TD) que equivale ao tempo gasto para engolir a presa.

Para analisar o bote, foram consideradas as seguintes variáveis: a distância do bote (DB) que é o espaço deslocado pela cobra até a presa no momento do bote; a velocidade do bote (VB) é razão entre a distância do bote e o tempo de bote (DB/TB).

Na sucuri adulta, esses dados não foram considerados, devido à estrutura do viveiro, impossibilitando o registro nos ângulos ideais para mensurá-los.

2.7 Análises dos Dados

Para os dados de biometria das *Eunectes murinus*, foram testadas diferenças entre os três filhotes de sucuri estudados, a mãe destes filhotes (microchip 876E) e os registros do filhote fêmea do Butantan dos seguintes dados: a) os valores quinzenais de crescimento relativo dos comprimentos da cabeça, rostro-cloacal, caudal e total, massa relativa e alimentação entre os três filhotes foram testados com ANOVA; b) os dados de crescimento relativo do comprimento total e aumento relativo de massa entre os quatro filhotes após cada muda foram testados com ANOVA seguido do *Post hoc test* de Bonferroni; c) os intervalos de muda dos filhotes e adulto (876E) também foram testados com teste T. Foram comparados com teste T os dados biométricos de nascimento de 29 fêmeas de sucuri pertencentes a duas ninhadas diferentes que BELLUOMINI *et al.* (1959) registraram com os dos 3 filhotes deste estudo. Estes testes foram realizados no programa Systat 11.0.

A taxa de ecdises por mês das serpentes de *Eunectes murinus* foi calculada dividindo o número de eventos de ecdises por mês pelo número total de serpentes (PANIZZUTTI *et al.*, 2001).

Os dados do comportamento predatório foram analisados a partir das horas de filmagens, das quais foram selecionados 10 eventos de alimentação de cada uma das serpentes, totalizando 100 predações.

No estudo, devido a não normalidade dos dados, avaliada com o teste Shapiro-Wilk, diferenças nas unidades comportamentais foram testadas com Kruskal-Wallis e, quando necessário, completados pelo *post hoc* de Dunn para comparações múltiplas. Foi considerado $p=0,05$ para se atribuir significância estatística, sendo essas análises baseadas em ZAR (1999). Estes testes foram realizados no programa BioEstat 5.0 (AYRES *et al.*, 1998).

2.8 Similaridade Comportamental

Para tentar entender a relação existente entre as variações das unidades comportamentais estudadas e o grau de parentesco dessas serpentes, foram utilizados dados da

literatura a cerca da filogenia de *Boidae* (e.g. BURBRINK, 2005; KLUGE, 1989; 1991) e comparados ao dendograma de similaridade gerado a partir de uma matriz comportamental.

Os seguintes dados foram usados na construção da matriz comportamental: predação por constricção; imobilização da presa sempre de cabeça para baixo; deglutição após a morte da presa; busca pela cabeça da presa, antes de iniciar a deglutição; afogamento da presa; soltura da presa em semicírculo antes de iniciar a deglutição; Mais de um “S” na formação do bote; rearranjo da espira na fixação da presa; preferência por um hábito na predação (aquático, terrícola, arborícola); hábito generalista no comportamento predatório; utilização de diferentes recursos para auxiliar a deglutição (fundo do substrato, gravidade, espira e resistência da água); fixação do corpo e/ou da cauda no substrato; independência do substrato para a deglutição; predação com busca mais ativa pela presa.

A similaridade foi verificada pelo índice de Jaccard, utilizado na análise de cluster segundo o método de agrupamento por média não-ponderada de UPGMA (SNEATH & SOKAL, 1973) para a construção do dendograma, permitindo estabelecer uma relação entre as espécies de acordo com o comportamento estudado e compará-la com a filogenia vigente para este grupo de serpentes. O software usado foi o PAST versão 1.46, 2001 (HAMMER *et al.*, 2001).

RESULTADOS

3.1 Biometria de *Eunectes murinus*

3.1.1 Alimentação e crescimento

Dados de crescimento foram registrados exclusivamente para os 3 filhotes de sucuri. No momento do nascimento, os três indivíduos 7895, 76FA e 31B0 pesavam entre 175,8–187,5g e mediam entre 705–725mm de comprimento total. Comparando com as ninhadas de BELLUOMINI *et al.* (1959) diferiram significativamente para comprimento da cabeça e da cauda ($p < 0,05$), mas não para total comprimento total e comprimento-rostro-cloacal (CRC) ($p > 0,05$).

Durante os 445 dias de estudo, os três filhotes apresentaram um aumento de $3830,10 \pm 450,28$ g de massa corpórea, cerca de 42,49% de todo alimento consumido, e um crescimento de $1150,00 \pm 48,22$ mm no seu comprimento total, que corresponde a $2,60 \pm 0,05$ vezes maior que seu comprimento total inicial. Na Tabela 1 encontram-se os valores iniciais e finais dos três filhotes para cada um dos parâmetros biométricos avaliados. As curvas de crescimento (comprimento total do corpo) e de aumento de massa estão indicadas na Figura 13.

Não houve diferença significativa entre os três filhotes analisados quanto aos parâmetros de aumento de alimento consumido, massa relativa e comprimento relativo da cabeça, da cauda, CRC e comprimento relativo total ($p > 0,05$). A quantidade de alimento consumido, ao final do primeiro ano de vida da ninhada, está indicada na Tabela 2, assim como a porcentagem de alimento incorporado no mesmo período.

Ao comparar os dados de aumento de massa e comprimento total dos três filhotes com o filhote descrito por BELLUOMINI *et al.* (1976/77), observa-se que houve diferença significativa entre os grupos (comprimento total relativo: $F_{3, 102} = 5,765$; $p < 0,05$; massa relativa: $F_{3, 102} = 7,020$, $p < 0,001$). No entanto, o Bonferroni's *post hoc* teste indicou que a diferença significativa ($p < 0,001$) dentro do grupo se encontrava somente quando comparando a serpente de BELLUOMINI *et al.* (1976/77) com as demais, para ambos os parâmetros. Os índices mensais de massa, comprimento total, alimento consumido e adquirido estão indicados na Tabela 3.

3.1.2 Ecdises

Somente foram registrados dados de mudas de pele para os indivíduos de *Eunectes murinus*. Durante o período de estudo, de ago/2002 a nov/2003, ocorreram 10 mudas de pele nos filhotes 76FA e 31B0. A sucuri 7895 teve apenas 9 mudas. A Figura 13 exhibe os eventos de muda em relação à massa absoluta (A) e ao comprimento total absoluto (B), tais resultados revelaram que os eventos de muda ocorreram em períodos semelhantes entre os filhotes, mesmo sem ganho considerável de massa (Figura 13A), não aumentando o número de mudas nas serpentes de maior crescimento (Figura 13B). A média da frequência de meses por muda foi de $1,45 \pm 0,09$ mês, com 0,69 mudas/mês/sucuri (Tabela 3). Dados referentes às massas e crescimentos relativos após as mudas pareceram não influenciar a frequência das mudas, diferente dos intervalos entre mudas, que indicaram uma possível periodicidade nas trocas de pele (Figura 14).

A sucuri adulta (876E) realizou apenas 7 mudas no período estudado. No entanto, ao comparar o intervalo de dias entre mudas da mãe, ninhada e filhote descrito por BELLUOMINI *et al.* (1976/77), não foi encontrada diferença significativa segundo o teste ANOVA ($p > 0,05$). Separando este grupo em adultos e jovens, também não foi observada

diferença significativa, mas o valor de p ficou muito próximo do nível de significância ($F_{1,48}=3,703$, $p=0,06$) no teste T realizado.

Neste estudo, não foi possível obter informações a respeito da maturidade sexual da ninhada avaliada, uma vez que o período de observação correspondeu a pouco mais do primeiro ano de vida.

Tabela 1. Análises descritivas dos dados biométricos (inicial e final) de filhotes de sucuri até o 14º mês de vida (n=3).

	INICIAL	FINAL
CRC (mm)	626 ± 13,89	1574 ± 79,92
Comprimento da cabeça (mm)	35,67 ± 0,58	60 ± 2,00
Comprimento da cauda (mm)	90,67 ± 5,13	261,666 ± 7,64
Comprimento Total (mm)	717 ± 10,41	1867 ± 56,86
massa (g)	183 ± 6,46	4013 ± 443,93

Tabela 2. Alimento consumido e adquirido no primeiro ano de vida. Alimento adquirido foi calculado com a razão da massa final menos a massa inicial pelo total de alimento consumido.

Alimento Consumido (g)	Alimento Adquirido (%)	Referências
4646	49,53	Belluomini <i>et al.</i> , 1976/77
9011 ± 951,98 (8177–10048)	42,49 ± 1,21 (41,09–43,26)	Este estudo

Tabela 3. Massa, comprimento total, alimento consumido, alimento adquirido e taxa de mudas mensais.

	Este estudo (n=3)	Belluomini <i>et al.</i> (n=1)
Massa (g)	273,58 ± 32,16	171,4
Comprimento Total (mm)	82,14 ± 3,44	58,57
Alimento Consumido (g)	643,62 ± 68,00	331,8
Alimento Adquirido (%)	43,08 ± 16,38	49,53
Muda (n)	0,69 ± 0,04	0,57

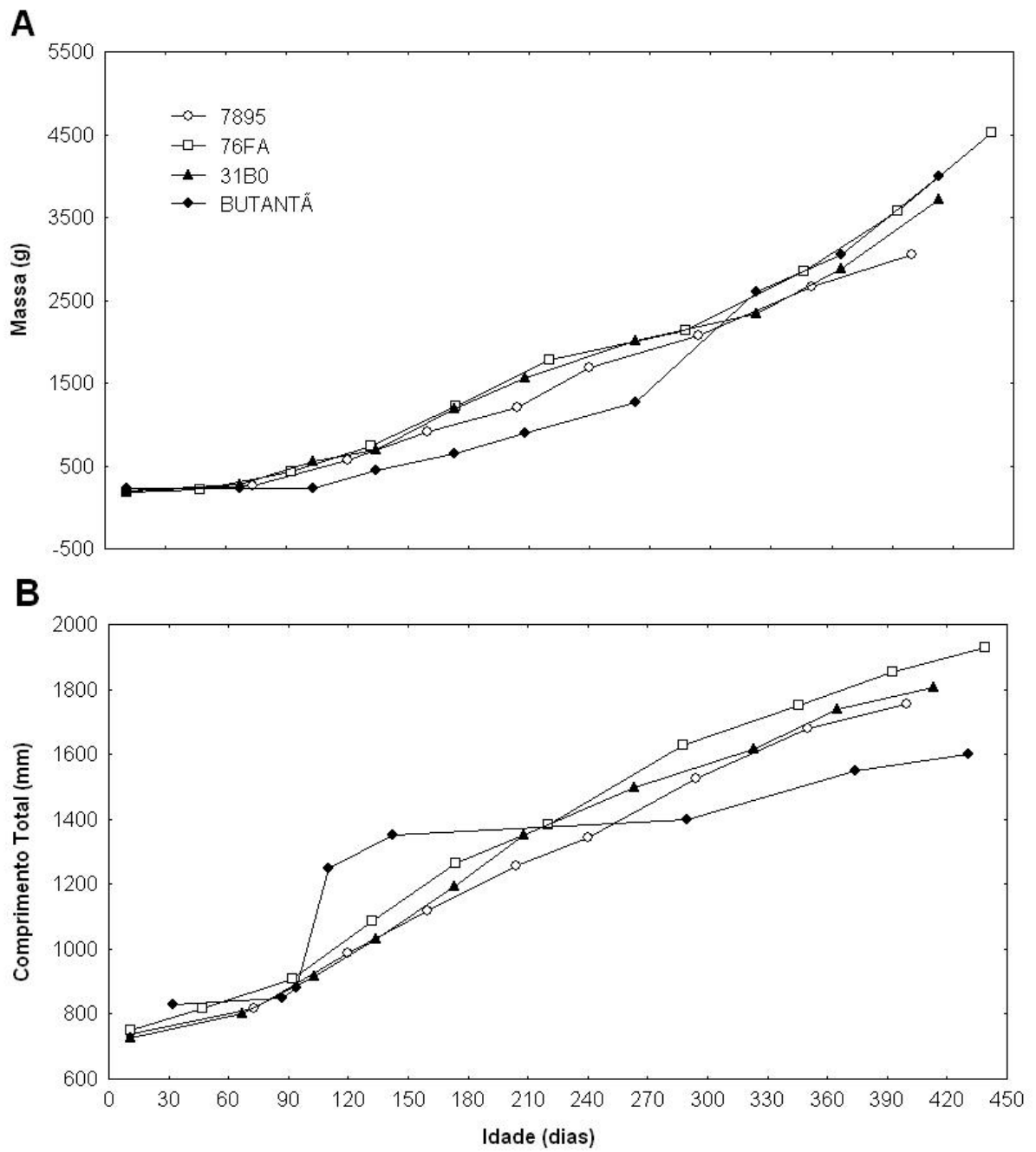


Figura 13. Relação entre idade e a massa (A) e comprimento total (B). Os símbolos indicam o intervalo de mudas.

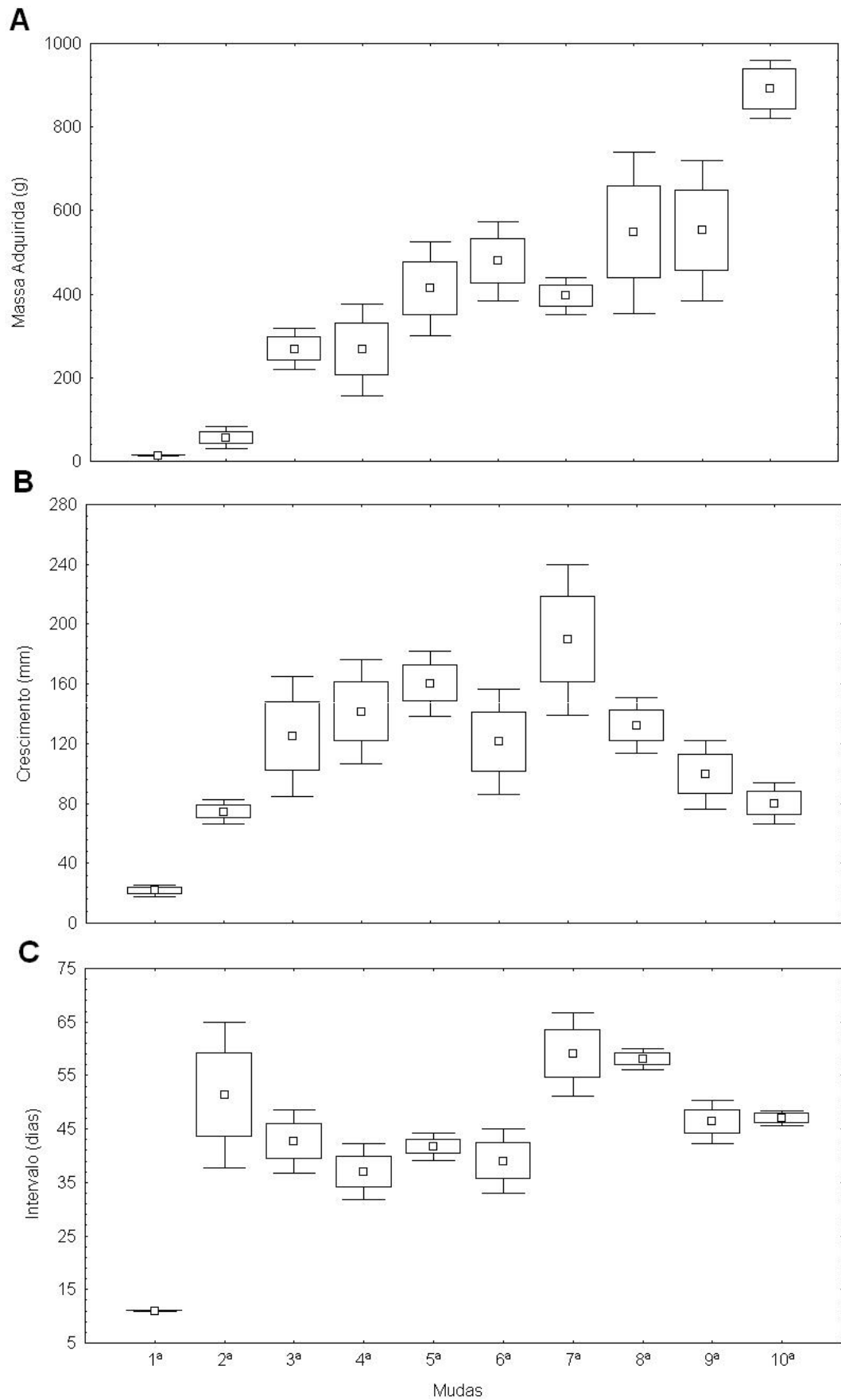


Figura 14. Massa relativa (A) e crescimento relativo (B) após as mudas e intervalo entre mudas (C). A décima muda corresponde apenas aos filhotes 76FA e 31B0.

3.2 Predação por *Boidae*

3.2.1 *Boa constrictor*

Durante as filmagens de alimentação, após oferta da presa no terrário, as serpentes de *Boa constrictor* iniciavam um dardejar intenso após a detecção (Figura 15) da presa, se aproximando lentamente (Figura 16), até uma distância que variou entre 2 a 6cm da presa (distância do bote), desferindo o bote em velocidade média de $65,15 \pm 7,03$ cm/segundo, com o tempo médio do bote de $0,059 \pm 0,025$ segundos (Tabela 4).

Os botes geralmente atingiam a região anterior da presa próximo à cintura escapular, deslocando a presa alguns centímetros para trás no momento da colisão e em seguida trazendo a presa até as espiras constrictoras. Os botes dos quatro indivíduos desta espécie foram todos destros, direcionados para a direita do eixo das serpentes, rumo à presa (Figura 17). Logo após o bote, a espira era iniciada e a presa puxada para a esquerda (Figuras 18, 19, 20 e 21), sendo imobilizada pela espira levógira (Figuras 22, 23 e 24), que determinou o primeiro contato da presa com a espira (Figura 22), formando uma espécie de nó constrictor (Figura 23) com uma única espira de constrictão (Figura 24).

Após a morte da presa (Figura 25), as serpentes afrouxavam parcialmente as espiras e iniciavam o processo de deglutição, buscando o focinho da presa (Figura 26) (caso o bote não fosse diretamente na cabeça), sem soltá-la da boca, mordendo-a até chegar à cabeça. Feito isto, fixando a presa com a boca, afrouxavam, aos poucos, as espiras (Figuras 27, 28 e 29), abocanhando o alimento, em seguida contraíam levemente as espiras, empurrado o alimento contra as mesmas (Figura 29), forçando o alimento para dentro de sua boca, até não precisar mais das espiras (Figura 30). Os movimentos da mandíbula e da maxila projetavam alternadamente os lados direito e esquerdo da boca das serpentes, dilatavam a mandíbula conforme o alimento era progressivamente engolido, auxiliados pelos dentes curvos que juntamente com os movimentos peristálticos e ondulações realizadas pelo corpo da serpente (Figuras 31, 32 e 33), consumavam o processo de deglutição, ao engolir completamente a presa, finalizando pela cauda da presa (Figura 34). No experimento que simulou a predação arborícola (Figuras 35–44), as presas eram posicionadas de cabeça pra baixo quando capturadas pelo bote (Figuras 36 e 37). As serpentes utilizaram suas espiras somente para manter suas presas seguras (Figura 38), enquanto procuravam a cabeça do camundongo com o deslizar da boca da predadora. Após firmemente abocanhada, a presa é solta da espira (Figura 39), iniciando a deglutição do camundongo apenas com o auxílio dos movimentos da boca exercidos com a movimentação da mandíbula e da maxila (Figuras 40 e 41), do peristaltismo e da ondulação do corpo (Figuras 42 e 43). Terminada a deglutição, as serpentes realinhavam a mandíbula (Figura 44) e voltavam a dardejaram intensamente.



Figura 15. *Boa constrictor*, indivíduo B1 : Detecção da presa.



Figura 16. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Aproximação da presa.



Figura 17. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Bote destro.



Figura 18. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Bote, com o início da inclinação para esquerda.



Figura 19. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Deslocamento da presa para trás com o impacto do bote.



Figura 20. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Puxando a presa com o início da inclinação espiral para a esquerda.



Figura 21. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Puxando a presa e iniciando a formação das espiras para a esquerda.

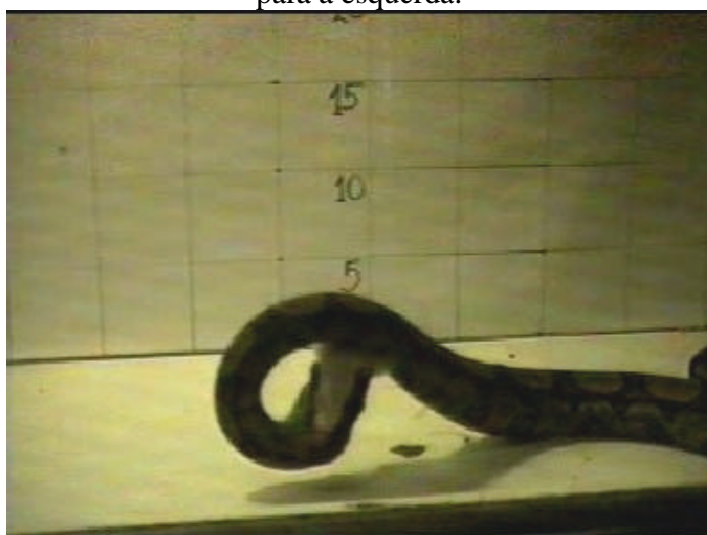


Figura 22. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Primeiro contato da presa contra o corpo da serpente.



Figura 23. *Boa constrictor*, indivíduo B1: posicionamento da presa para a formação do nó constrictor.



Figura 24. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Presa totalmente dominada e constrictada pela primeira espira.



Figura 25. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Detecção da morte da presa.



Figura 26. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Movimentação lateral da boca da serpente pela presa até a região da cabeça do camundongo.



Figura 27. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Cabeça da presa inteiramente dentro da boca da serpente.



Figura 28. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Afrouxamento da espira com a presa sendo posicionada pela serpente para deglutição.



Figura 29. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Serpente empurrando a presa contra as espias.



Figura 30. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Fim da utilização das espiras.



Figura 31. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Fim da utilização das espiras, movimento ondulatório lateral do corpo com a presa ainda com a cauda do lado de fora.



Figura 32. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Presa deglutida e movimentos ondulatórios do corpo.



Figura 33. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Realinhamento da mandíbula após o término da ingestão.



Figura 34. *Boa constrictor*, indivíduo B1: Reposicionamento da serpente.



Figura 35. *Boa constrictor*, indivíduo B2: Detecção da presa com a serpente em substrato aéreo.



Figura 36. *Boa constrictor*, indivíduo B2: Distância do bote.



Figura 37. *Boa constrictor*, indivíduo B2: Constrição em que a presa fica de cabeça pra baixo.

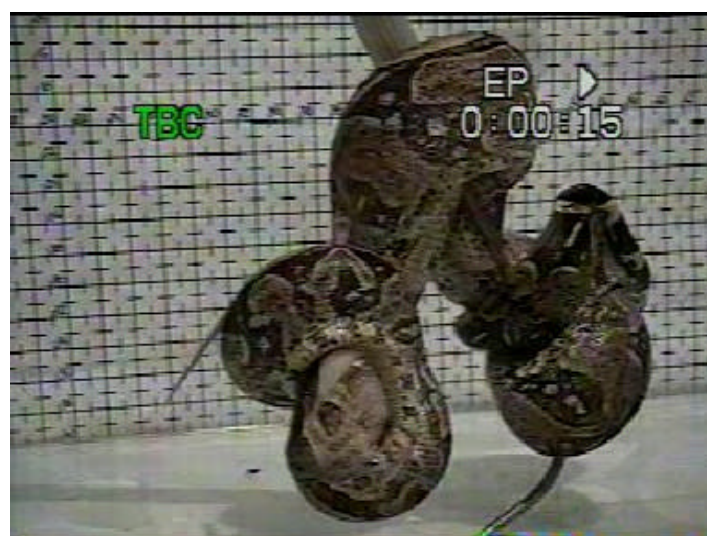


Figura 38. *Boa constrictor*, indivíduo B2: A serpente desliza boca pelo corpo da presa até a cabeça e iniciando afrouxamento da espira.



Figura 39. *Boa constrictor*, indivíduo B2: Desestruturação das espiras e presa mantida segura com a mordida.



Figura 40. *Boa constrictor*, indivíduo B2: Movimentação da cabeça da serpente para a esquerda juntamente com a movimentação alternada da mandíbula e maxila.



Figura 41. *Boa constrictor*, indivíduo B2: Movimentação da cabeça da serpente para a direita juntamente com a movimentação alternada da mandíbula e maxila.



Figura 42. *Boa constrictor*, indivíduo B2: Ondulação do corpo da serpente.



Figura 43. *Boa constrictor*, indivíduo B2: Processo de deglutição em estágio de finalização.



Figura 44. *Boa constrictor*, indivíduo B2: Finalização da deglutição e recomposição da serpente.

3.2.2 *Corallus hortulanus*

As serpentes *Corallus hortulanus* encontravam-se em substrato arbóreo simulado (Figura 45). Após a detecção da presa, a serpente dardejava intensamente. Lenta e sorrateiramente, as serpentes se posicionavam para o bote.

As serpentes se aproximavam das presas com uma distância de até 30% do tamanho do corpo enrodilhado no substrato e formando uma espécie de “s” duplo (Figura 45) com o corpo até uma distância de $7,60 \pm 3,87\text{cm}$ da presa, desferindo o bote que atingiam a região próxima à cintura escapular do camundongo (Figura 46) fazendo com que a presa sofresse o impacto do bote (Figura 47). Em seguida a serpente trazia a presa para junto do substrato pelo enrodilhamento das espiras (Figuras 48 e 49) e com mordida segurando a presa e a retendo junto às espiras constritoras (Figura 50).

Após a detecção da morte do camundongo, a serpente reposicionava a presa, através de movimentos das espiras, puxando com a boca até que esta se encontrasse de cabeça pra baixo e segura pelas espiras (Figuras 51, 52 e 53). Em seguida, a serpente desprendia a boca de cima do camundongo e iniciava a procura do focinho de sua presa (Figura 54). Quando o bote era desferido na cabeça da presa, a serpente não desprendia a boca, começando deglutição logo após a percepção da morte da presa, sem inspecioná-la em busca do focinho. Antes de iniciar a deglutição, a serpente posicionava a boca em baixo da presa que se encontrava de cabeça pra baixo (Figura 55), e então ia afrouxando as espiras e movimentando sua maxila e mandíbula alternadamente entre esquerda e direita, auxiliadas pelos dentes curvos, que iam trazendo a presa para dentro da boca da serpente (Figura 56). O movimento ondulatório do corpo acontecia à medida que a presa chegava à entrada do esôfago da serpente (Figura 57). A serpente ia levantando a cabeça e o corpo quando só a cauda do camundongo encontrava-se do lado de fora da boca da serpente, então só o movimento ondulatório (Figura 57) e os movimentos peristálticos concluía a deglutição (Figura 58).

Os botes do jovem macho eram destros (Figuras 59, 60 e 61) e suas espiras dextrógiras, enquanto os botes desferidos pela fêmea foram canhotos e as espiras levógiras (Figuras 62 e 63).

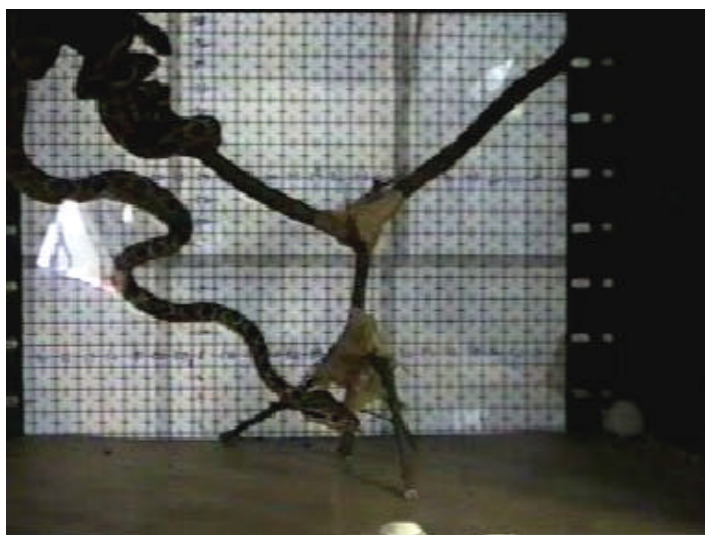


Figura 45. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: C1 com o corpo estendido em duplo “S” e corpo fixado no substrato arbóreo simulado.

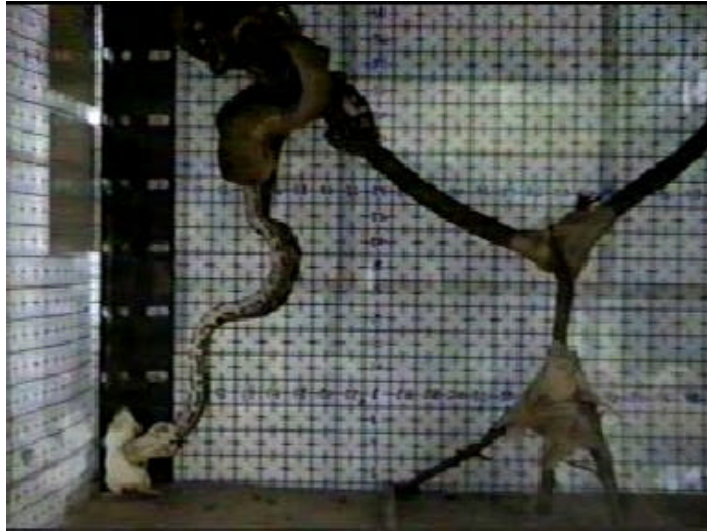


Figura 46. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Bote levógiro de C1 atingindo a presa.



Figura 47. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Impacto do bote de C1 na presa.

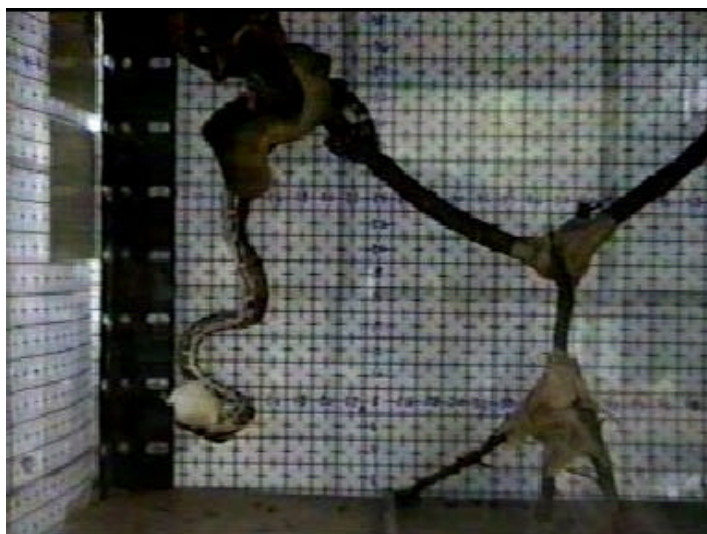


Figura 48. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Serpente C1 trazendo a presa em direção ao substrato.

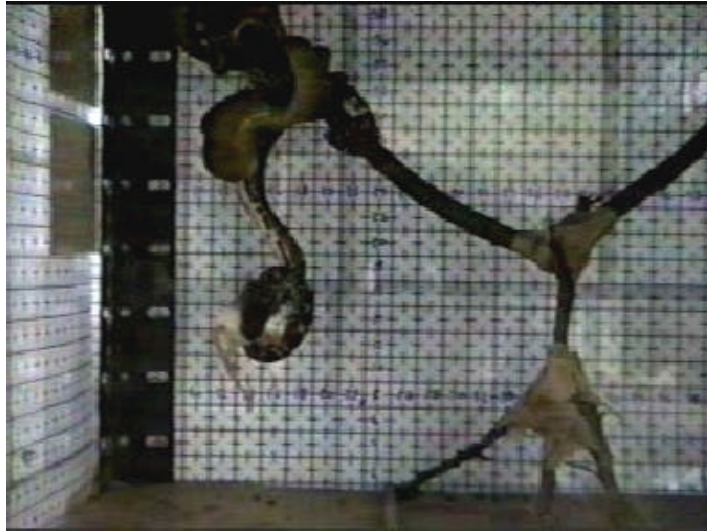


Figura 49. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Início da formação das espiras levóginas em C1.

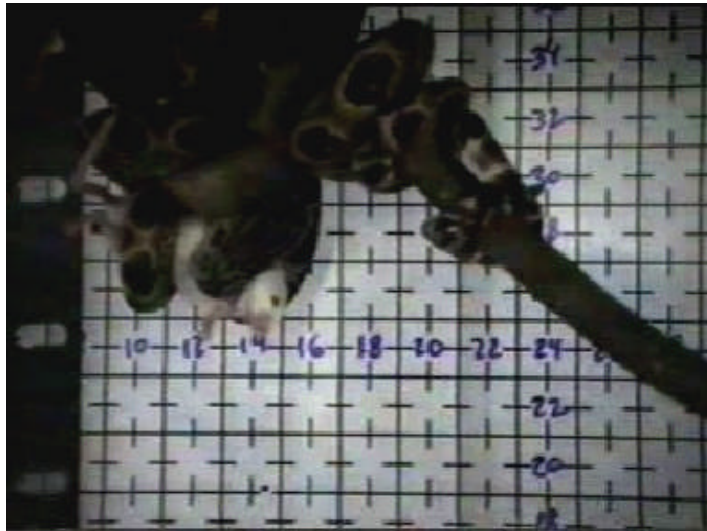


Figura 50. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Presa dominada por C1, com espiras em constrictão.



Figura 51. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Ambas em momento de pós-deteccção da morte da presa e início do afrouxamento das espiras para o reposicionamento do roedor.



Figura 52. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: C1 reposicionando o camundongo para deglutição e C2 em processo de deglutição.



Figura 53. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: camundongo sendo reposicionado de cabeça para baixo por C1 e C2 em processo de deglutição.



Figura 54. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Presa posicionada de cabeça pra baixo e serpente C1 iniciando a busca pelo focinho do camundongo.



Figura 55. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Início da deglutição por C1.



Figura 56. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Serpente C1 afrouxando a espiral, soltando a presa e movimentando a mandíbula e a maxila do lado direito e esquerdo, alternadamente.



Figura 57. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Movimentação ondulatória do corpo de C1 e reposicionamento da mandíbula.



Figura 58. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Finalização da deglutição de C1.



Figura 59. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Ponto de partida do bote destro pela *C. hortulanus* macho (C2) à direita.

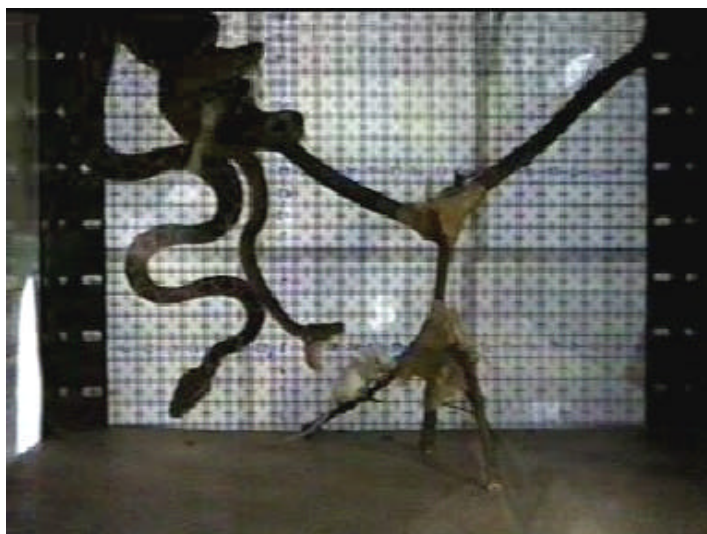


Figura 60. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Bote destro de C2.



Figura 61. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Presa sendo atingida na região da cintura escapular por C2.



Figura 62. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Presa sendo trazida por C2 em direção ao substrato.

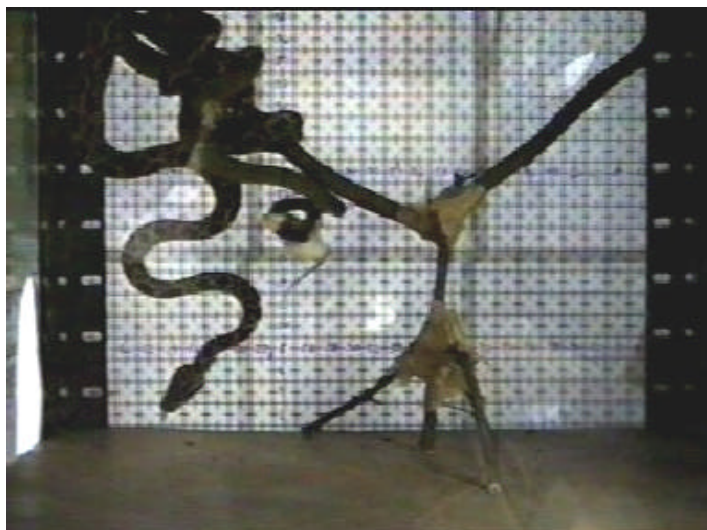


Figura 63. *Corallus hortulanus*, indivíduos C1 e C2: Formação das espiras dextróginas de C2.

3.2.3 *Epicrates cenchria*

Após a detecção da presa (Figura 64), a serpente aproximava-se rapidamente até a presa ofertada, atirando-se em um bote destro (Figura 65) que atingia a região próxima à cintura escapular da presa (Figura 66), causando um deslocamento da presa devido ao impacto do bote (Figura 67). Após abocanhar a presa, a serpente a trazia para seu corpo, prendendo-a em uma espira levógira (Figuras 68 e 69). Na constrição, a serpente mantém a presa abocanhada enquanto a fixa com a espira, formando um nó constrictor (Figura 70).

Após o camundongo ter morrido, a serpente afrouxa a mandíbula, liberando a presa no chão dentro de um semicírculo, formado pelo afrouxamento da espira (Figura 71). A serpente inicia a busca pela cabeça do alimento (Figura 72) que quando encontrada é abocanhada no focinho (Figura 73). Após a cabeça ter sido inteiramente abocanhada a serpente inicia a utilização do substrato (Figura 74), empurrando a presa contra o solo, forçando a entrada do corpo da presa em sua boca. Esta tarefa era realizada com a serpente empurrando a presa contra o solo, enquanto movia a cabeça lateralmente, alternando entre direita e esquerda (Figura 75), auxiliada pelo peristaltismo e pelo movimento exercido pela maxila e pela mandíbula. O movimento ondulatório se iniciava assim que a presa entrava no esôfago da serpente. Quando somente a cauda do camundongo estava do lado de fora da boca da serpente, apenas os movimentos ondulatório e peristáltico eram realizados, ao mesmo tempo em que a serpente erguia a cabeça e estendia o pescoço (Figura 76). Após o processo de finalização da deglutição (Figura 77) a serpente realinhava a mandíbula e voltava a dardejear com intensidade.



Figura 64. *Epicrates cenchria*: Detecção da presa.



Figura 65. *Epicrates cenchria*: Início do bote destro.



Figura 66. *Epicrates cenchria*: Bote desferido.



Figura 67. *Epicrates cenchria*: Presa sofrendo impacto do bote e sendo capturada.



Figura 68. *Epicrates cenchria*: Serpente trazendo a presa contra o corpo.



Figura 69. *Epicrates cenchria*: Enroscamento das espiras no sentido levógiro.



Figura 70. *Epicrates cenchria*: Posição de constrição, nó constritor.



Figura 71. *Epicrates cenchria*: Soltura da presa no chão pelo afrouxamento das espiras depois da morte do roedor.



Figura 72. *Epicrates cenchria*: Iniciando a procura da cabeça da presa solta no chão.

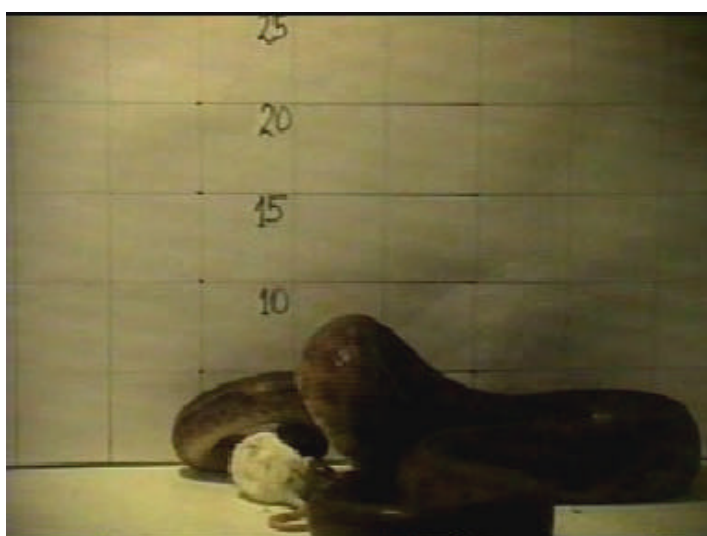


Figura 73. *Epicrates cenchria*: Abocanhamento da cabeça da presa.



Figura 74. *Epicrates cenchria*: Serpente forçando a presa contra o substrato.

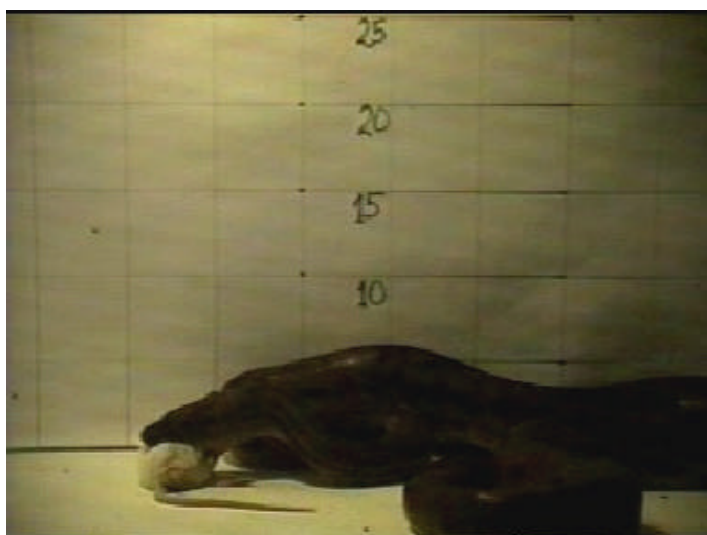


Figura 75. *Epicrates cenchria*: Movimentação lateral contra o substrato.

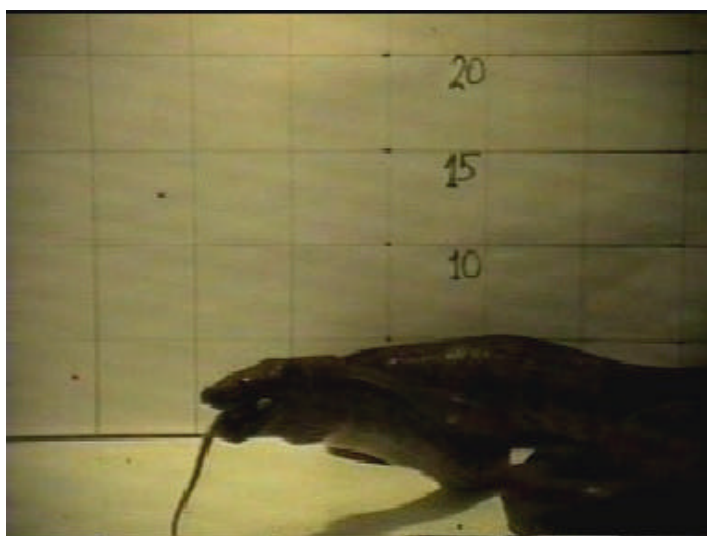


Figura 76. *Epicrates cenchria*: Movimento ondulatório do corpo com suspensão do corpo e da cabeça.

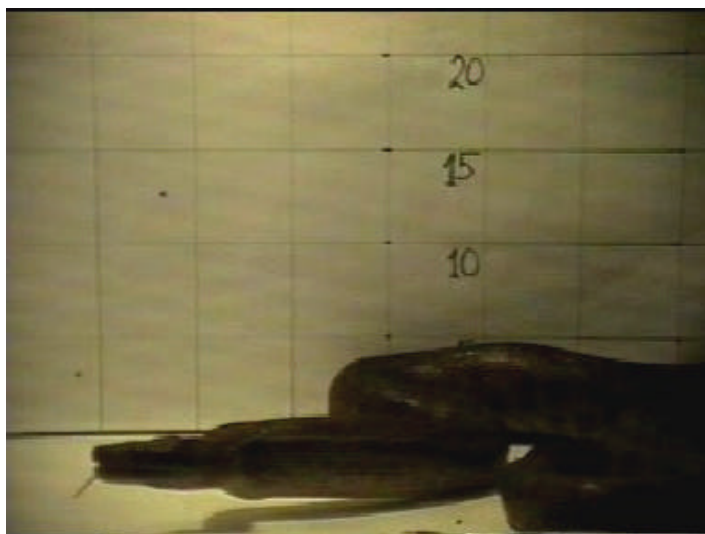


Figura 77. *Epicrates cenchria*: Finalização da deglutição.

3.2.4 *Eunectes murinus*

As serpentes *Eunectes murinus* iniciavam um dardejar intenso após a detecção da presa (Figura 78), submergindo o corpo (Figura 79), enganchando a ponta da cauda no substrato e emergindo próximo à presa (Figura 80). Quando próximo à presa, as serpentes desferiam um bote (Figura 81) destro (Figura 82) que atingia a região anterior da presa (Figura 83), próximo à cintura escapular, puxando a presa pra dentro da água (Figura 84). A presa permanecia alocada com a cabeça para baixo e dentro da água, iniciando o afogamento da presa (Figura 85), além de constrictá-la com suas espiras levógiras (Figura 86). Após a detecção da morte da presa, as serpentes poderiam ou não emergir para respirar, antes de iniciar a deglutição. A ponta da cauda permanecia fixa a algum substrato (Figura 87), podendo ou não ser trocado vez em quando com rapidez e a presa era mantida de cabeça para baixo (Figura 88). Ao iniciarem a deglutição, as serpentes podiam movimentar as espiras para a direita ou esquerda, novamente (alternando de levógiras para dextrógiras e vice-versa), sempre mantendo uma delas segurando a presa. A serpente iniciava a busca pela cabeça da presa dardejando dentro da água (Figura 89). Abocanhavam a cabeça da presa (Figura 90), forçando a presa contra as espiras (Figura 91) e movimentando a mandíbula e maxila. A serpente adulta forçava a presa contra a resistência proporcionada pela água em um movimento de aceleração. Somente quando a região da cintura pélvica da presa se encontrava inteiramente dentro da boca da serpente, que as espiras eram desfeitas. Quando a cauda da presa chegava até a boca da serpente, somente o movimento ondulatório do corpo (Figura 92) e o peristaltismo continuavam em ação. Após a deglutição (Figura 93), a mandíbula da serpente era reposicionada e o dardejar intenso era reiniciado.



Figura 78. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Percepção da presa.



Figura 79. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Submersão da serpente em direção a presa.



Figura 80. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: emersão da serpente próximo da presa.



Figura 81. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Início do bote.

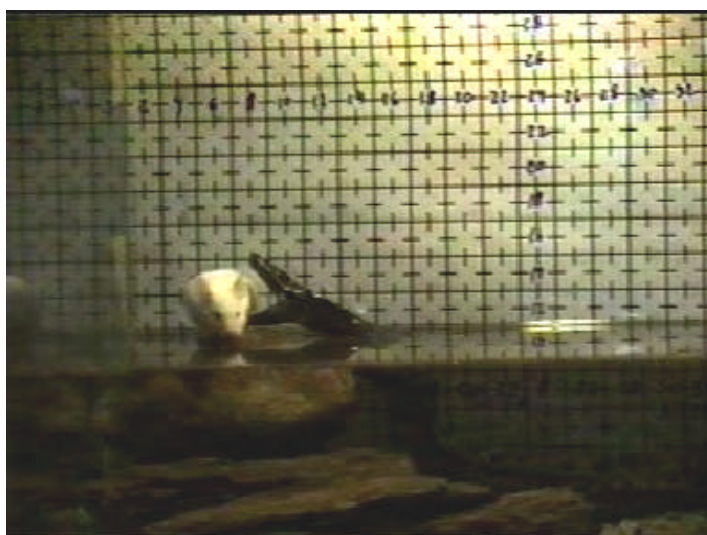


Figura 82. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Bote destro desferido.

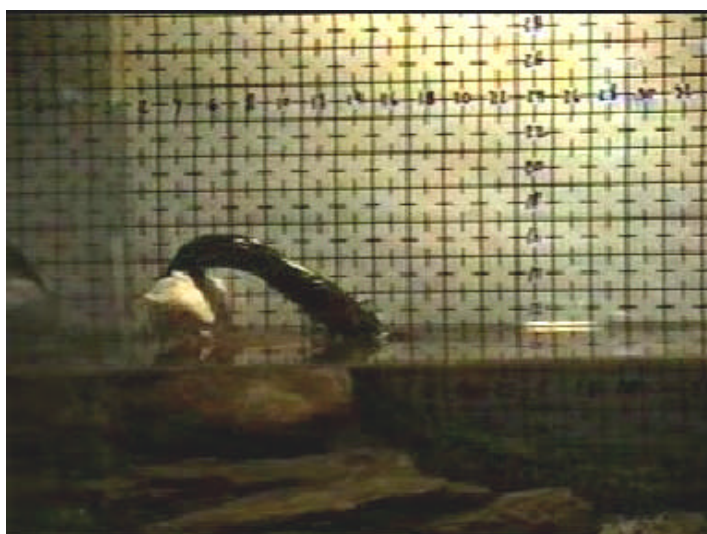


Figura 83. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Captura da presa.

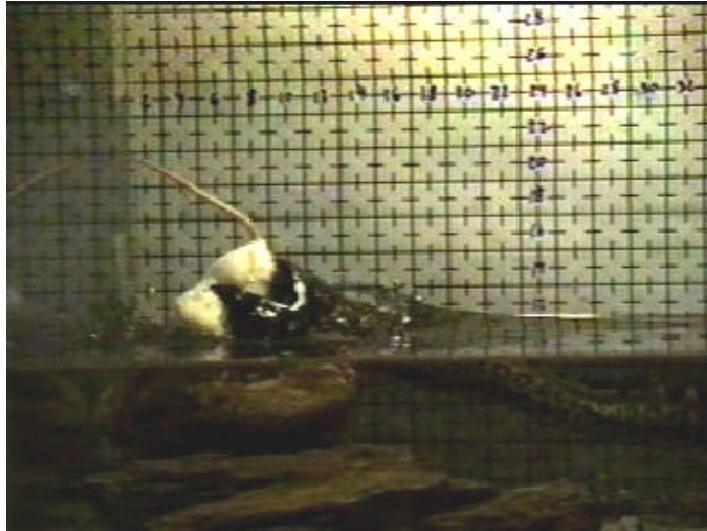


Figura 84. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Presa sendo puxada e início da formação das espiras levóginas.

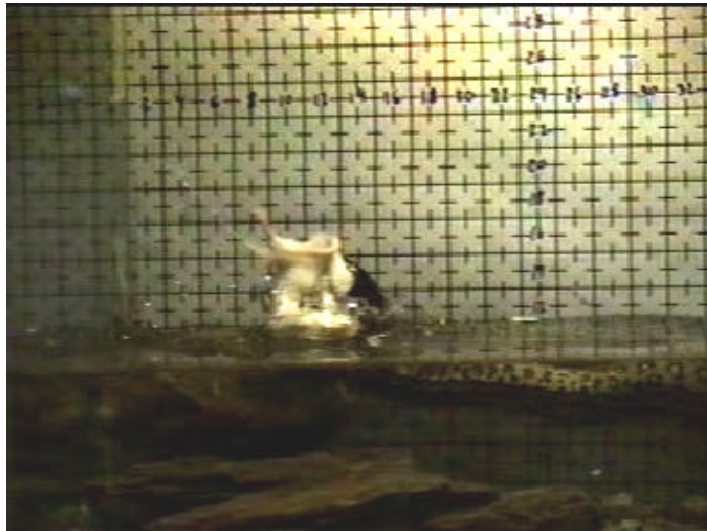


Figura 85. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Primeiro contato da presa com a água iniciando, o afogamento da mesma.

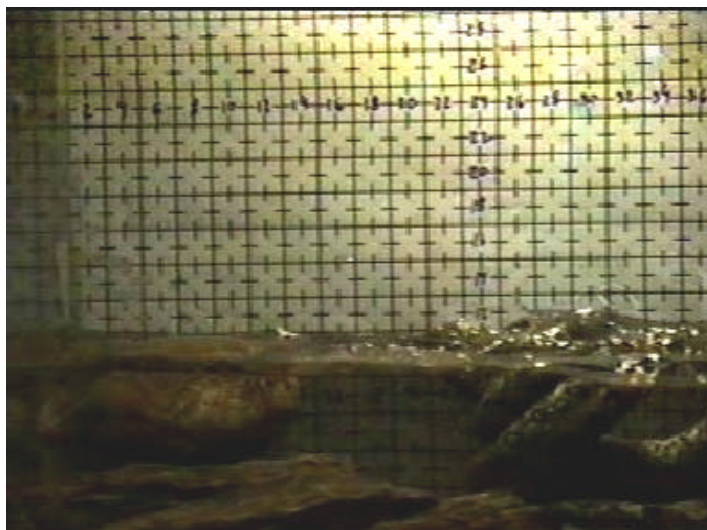


Figura 86. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Espiras levóginas.

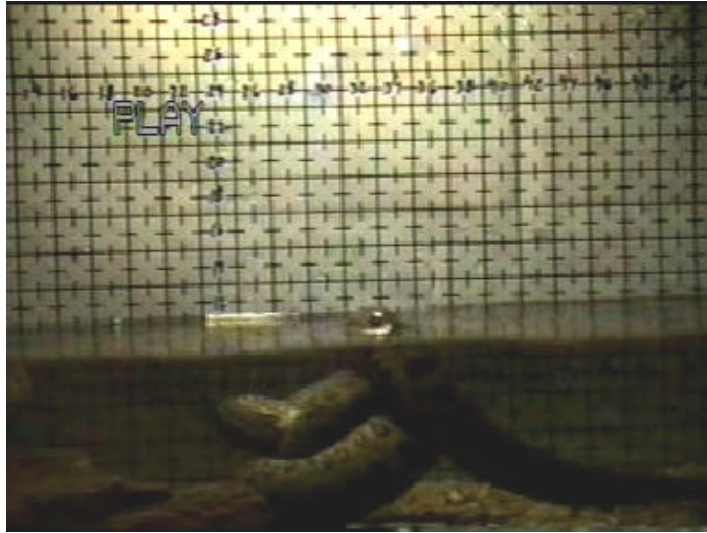


Figura 87. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Cauda presa ao substrato.



Figura 88. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Presa sempre posicionada de cabeça para baixo.



Figura 89. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Serpente procurando a cabeça da presa.



Figura 90. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Cabeça da presa abocanhada pela serpente.



Figura 91. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Serpente forçando a presa contra as espiras.

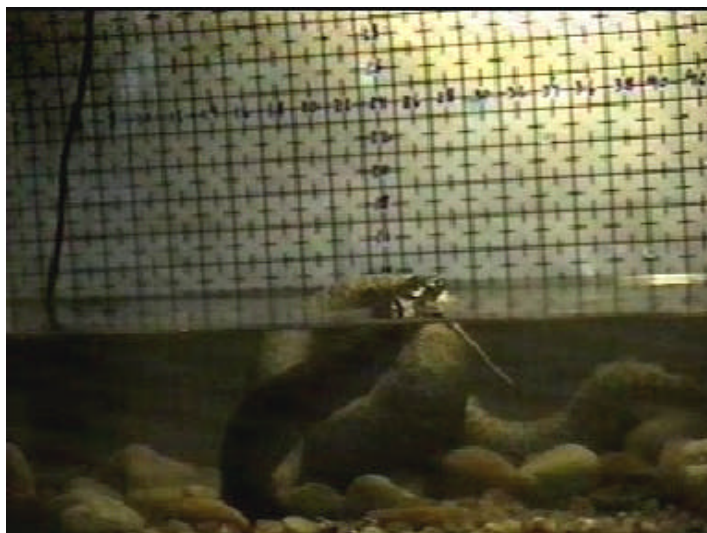


Figura 92. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Movimento ondulatório do corpo.



Figura 93. *Eunectes murinus*, indivíduo 31B0: Processo de finalização da deglutição.

3.3 Análises das Unidades Comportamentais

Os valores obtidos para cada unidade comportamental estudada das quatro espécies de Boidae encontram-se listados na Tabela 4, enquanto que os valores de cada variável de bote estão dispostos na Tabela 5, ambas as tabelas contendo os registros das 100 filmagens de alimentação, dos valores máximo, mínimo, média e desvio padrão.

Resultados do teste de Kruskal-Wallis demonstraram que as serpentes apresentaram diferenças significativas em quase todas as unidades comportamentais estudadas ($p < 0,001$), exceto no tempo de bote (TB, $p = 0,959$) (Tabela 6). Nas variáveis de bote avaliadas, esse mesmo teste indicou que foram significativas as diferenças entre as espécies ($p < 0,001$), tanto para a distância de bote (DB), quanto para a velocidade do bote (VB) (Tabela 7).

Os resultados do post hoc de Dunn para comparações múltiplas (Tabela 8), quanto às unidades comportamentais de tempo de aproximação (TA), tempo de subjugação (TS) e tempo de deglutição (TD), indicaram que as espécies *Eunectes murinus* X *Boa constrictor* e *Boa constrictor* X *Corallus hortulanus* diferiram significativamente em todas as unidades (TA, TS e TD); entre as espécies *Eunectes murinus* X *Epicrates cenchria* houve diferença significativa apenas na unidade TD; *Eunectes murinus* X *Corallus hortulanus* e *Epicrates cenchria* X *Corallus hortulanus* diferiram significativamente em TA e TS e as espécies *Boa constrictor* X *Epicrates cenchria* apresentaram diferença significativa nas unidades TA e TD (Tabela 8). Para as variáveis de bote, este mesmo teste demonstrou que apenas as médias entre *Eunectes murinus* X *Boa constrictor* e *Epicrates cenchria* X *Corallus hortulanus* não diferiram significativamente ($p > 0,05$) quanto à distância de bote e à velocidade do bote (Tabela 9).

Tabela 4. Análise descritiva dos dados referentes às unidades comportamentais registradas para cada uma das espécies estudadas. TA: Tempo de Aproximação; TB: Tempo de Bote; TS: Tempo de Subjugação; TD: Tempo de Deglutição.

Unidades comportamentais	<i>E. murinus</i> <i>n= 30</i>	<i>B. constrictor</i> <i>n= 40</i>	<i>E. cenchria</i> <i>n= 10</i>	<i>C. hortulanus</i> <i>n= 20</i>
TA (seg)				
Mínimo - Máximo	20.00-52.00	59.00-85.00	11.00-18.00	430.00-505.00
Média ± D. Padrão	38.20±10.21	74.00±7.03	14.40±2.22	459.50±21.81
TB (seg)				
Mínimo - Máximo	0.033-0.099	0.033-0.099	0.033-0.099	0.033-0.099
Média ± D. Padrão	0.056±0.021	0.059±0.025	0.056±0.022	0.059±0.025
TS (seg)				
Mínimo - Máximo	114.00-178.00	98.00-122.00	107.00-132.00	67.00-96.00
Média ± D. Padrão	142.40±26.15	110.10±7.85	119.40±8.96	81.70±11.15
TD (seg)				
Mínimo - Máximo	129.00-289.00	295.00-327.00	143.00-180.00	172.00-207.00
Média ± D. Padrão	231.20±56.82	311.00±12.35	160.50±13.26	185.60±10.90

Tabela 5. Análise descritiva dos dados referentes às variáveis de bote registradas para cada uma das espécies estudadas. DB: Distância do Bote; VB: Velocidade do Bote

Variáveis de bote	<i>E. murinus</i> <i>n= 30</i>	<i>B. constrictor</i> <i>n= 40</i>	<i>E. cenchria</i> <i>n= 10</i>	<i>C. hortulanus</i> <i>n= 20</i>
DB (cm)				
Mínimo - Máximo	2.00-6.00	2.00-6.00	4.00-13.00	3.00-14.00
Média ± D. Padrão	3.65±1.25	3.85±1.57	8.30±3.06	7.60±3.87
VB (cm/seg)				
Mínimo - Máximo	60.61-90.91	60.61-75.76	121.21-181.82	90.91-151.52
Média ± D. Padrão	66.67±10.22	65.15±7.03	149.50±17.20	125.25±20.18

Tabela 6. Resultado do teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis para os valores das unidades comportamentais entre as espécies de Boidae. KW: Kruskal-Wallis; *p*: probabilidade; TA: tempo de aproximação; TB: tempo de bote; TD: tempo de deglutição; TS: tempo de subjugação; UC: unidades comportamentais.

Unidades comportamentais	KW	<i>p</i>
TA	89,190	<0,001
TB	0,303	0,959
TS	73,549	<0,001
TD	79,992	<0,001

Tabela 7. Resultado do teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis para os valores das variáveis de entre as espécies de Boidae. KW: Kruskal-Wallis; *p*: probabilidade; DB: distância do bote; VB: velocidade do bote.

Variáveis de bote	KW	<i>p</i>
DB	31,885	<0,001
VB	71,723	<0,001

Tabela 8. Resultado do post hoc de Dunn para os valores das unidades comportamentais entre as espécies de Boidae. ns: diferença não significativa; *p*: probabilidade; TA: tempo de aproximação; TD: tempo de deglutição; TS: tempo de subjugação; z^{cal} : *z* calculado.

Comparações (método de Dunn)	<i>z</i> crítico	TA		TS		TD	
		z^{cal}	<i>p</i>	z^{cal}	<i>p</i>	z^{cal}	<i>p</i>
<i>E. murinus</i> X <i>B. constrictor</i>	2,635	4,995	< 0,05	5,066	< 0,05	5,823	< 0,05
<i>E. murinus</i> X <i>E. cenchria</i>	2,635	1,888	ns	1,586	ns	2,851	< 0,05
<i>E. murinus</i> X <i>C. hortulanus</i>	2,635	7,761	< 0,05	8,340	< 0,05	1,493	ns
<i>B. constrictor</i> X <i>E. cenchria</i>	2,635	5,362	< 0,05	1,823	ns	6,922	< 0,05
<i>B. constrictor</i> X <i>C. hortulanus</i>	2,635	3,776	< 0,05	4,323	< 0,05	6,709	< 0,05
<i>E. cenchria</i> X <i>C. hortulanus</i>	2,635	7,565	< 0,05	4,721	< 0,05	1,575	ns

Tabela 9. Resultado do post hoc de Dunn para os valores das variáveis de bote entre as espécies de Boidae. *p*: probabilidade; DB: distância do bote; VB: velocidade do bote.

Comparações (método de Dunn)	<i>z</i> crítico	DB		VB	
		z^{cal}	<i>p</i>	z^{cal}	<i>p</i>
<i>E. murinus</i> X <i>B. constrictor</i>	2,635	0,500	ns	0,1641	ns
<i>E. murinus</i> X <i>E. cenchria</i>	2,635	3,974	< 0,05	5,2485	< 0,05
<i>E. murinus</i> X <i>C. hortulanus</i>	2,635	4,084	< 0,05	5,4926	< 0,05
<i>B. constrictor</i> X <i>E. cenchria</i>	2,635	3,763	< 0,05	5,5327	< 0,05
<i>B. constrictor</i> X <i>C. hortulanus</i>	2,635	3,864	< 0,05	5,9345	< 0,05
<i>E. cenchria</i> X <i>C. hortulanus</i>	2,635	0,703	ns	0,8544	ns

3.4 Desenhos Esquemáticos da Observação da Dentição das Serpentes

Os desenhos esquemáticos, decorrentes de observação do comportamento de deglutição, apontam que a serpente *Corallus hortulanus* apresentou heterodontia (Figura 94) e as demais espécies apresentaram dentições semelhantes entre si e sem heterodontia (Figura 95).

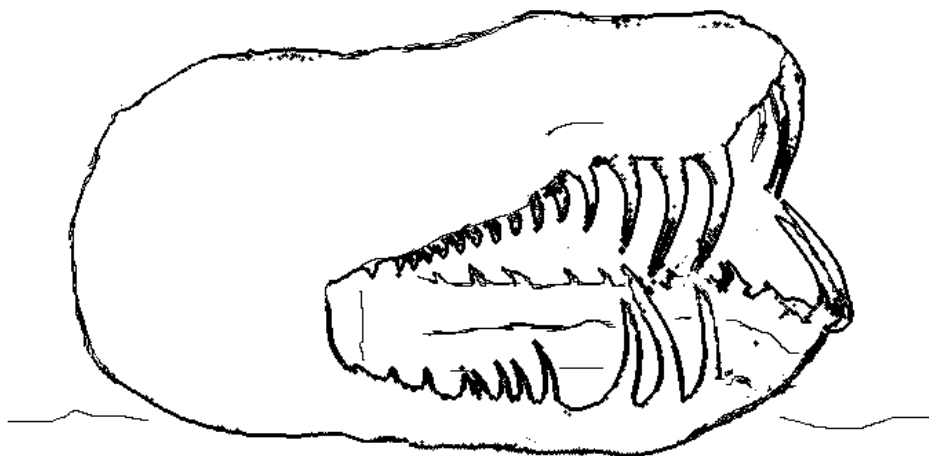


Figura 94. Desenho esquemático de dentição para *Corallus hortulanus*.

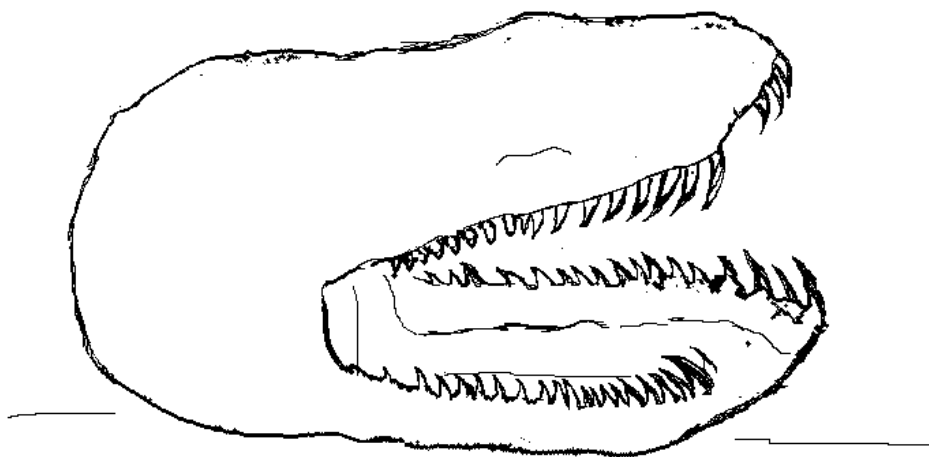


Figura 95. Desenho esquemático de dentição representando um modelo único para *Eunectes murinus*, *Boa constrictor* e *Epicrates cenchria*.

3.5 Relações Filogenéticas dos *Boideos* Estudados

As semelhanças entre os quatro gêneros de boidae estudados encontram-se representadas nas relações filogenéticas abaixo descritas por BURBRINK (2005) (Figura 96). Tais relações foram confirmadas neste estudo pelo dendograma de similaridade comportamental, com 0,84 de coeficiente de correlação cofenética (Figura 97), estabelecendo dois grupos: *Boa constrictor* e demais espécies. A *Epicrates cenchria* apresenta um

comportamento de predação semelhante à *Eunectes murinus*, sendo estas mais similares à *Corallus hortulanus* do que à *Boa constrictor* (Figura 97).

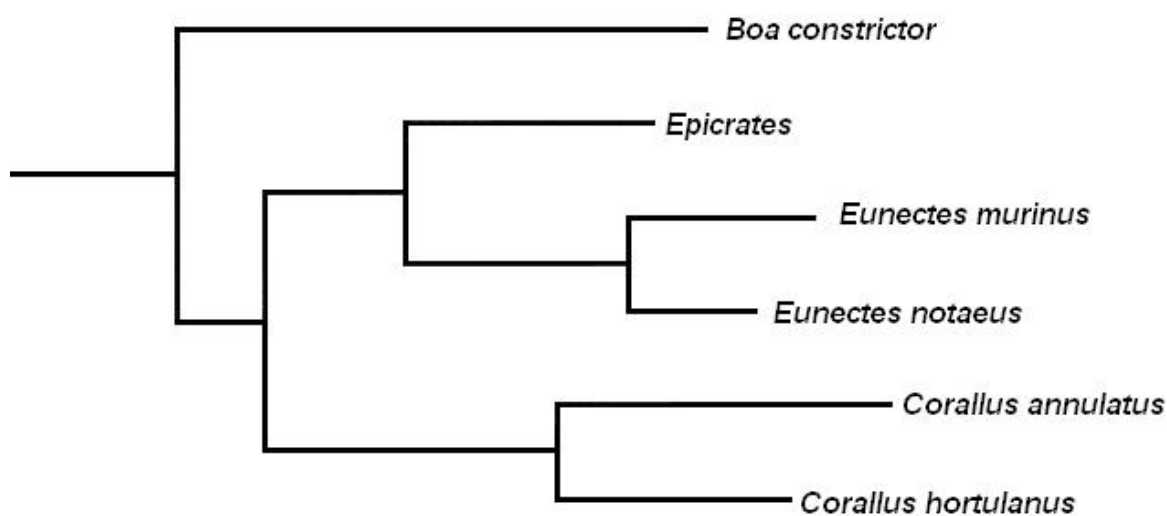


Figura 96. Relações filogenéticas de Boidae do Novo Mundo editado de BURBRINK (2005).

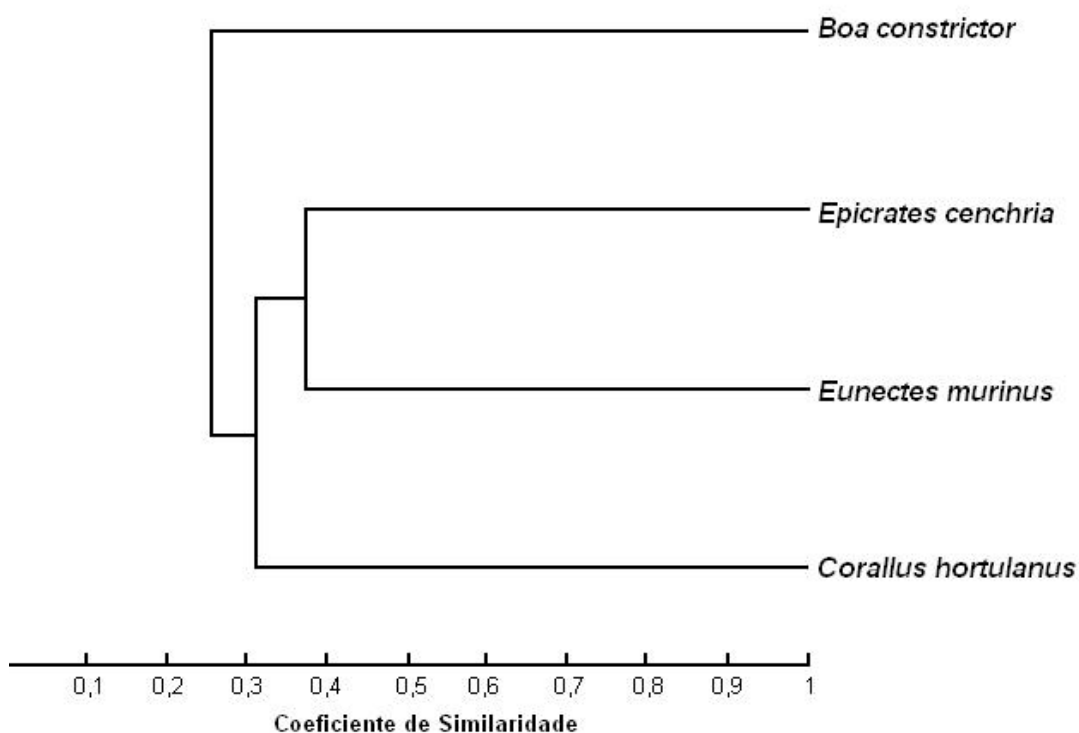


Figura 97. Dendrograma de similaridade comportamental de Boidae gerado a partir do coeficiente de Jaccard pela análise de cluster segundo o método de agrupamento de UPGMA, (coeficiente de correlação co-fenética= 0,84).

4 DISCUSSÃO

4.1 Biometria de *Eunectes murinus*

Apesar do fato que muitos estudos investigaram os hábitos de alimentação e taxa de crescimento de diferentes espécies de serpentes (e.g. GIBBONS, 1972; BARNARD *et al.*, 1979; BARNETT & SCHWANER, 1985; GREGORY & PRELYPCHAN, 1994; FORSMAN, 1996; SCUDDER-DAVIS & BURGHARDT, 1996; CUNDALL & GREENE, 2000; SCHUETT *et al.*, 2005), conhecimento sobre o crescimento de filhotes ainda está escasso, especialmente em serpentes grandes como *Eunectes murinus*. Serpentes muito grandes são quase completamente tropicais, provavelmente por causa de constrangimentos térmicos em climas de temperados (SHINE & MADSEN, 1996). Considerando a escassez de dados ecológicos detalhados de áreas tropicais mundial, a falta de estudos em serpentes gigantes é bastante compreensível (SHINE *et al.*, 1998). O estudo presente é assim significativo para prover informação adicional sobre as ecdises e biometria destas espécies, consideradas exemplos das maiores de serpentes do mundo (POUGH *et al.*, 2003).

Foram observadas diferenças sobre biometria da cabeça e da cauda entre os filhotes no presente estudo e os filhotes de BELLUOMINI *et al.* (1959) medidos logo após nascimento. Uma possível explicação para essa diferença seria a de que as serpentes de BELLUOMINI *et al.* (1959) eram natimortas. Desta forma, o movimento das sucuris vivas pode ter conduzido a esta divergência em valores.

As três sucuris jovens, durante eventos de alimentação sucessivos, reagiram diferentemente à comida oferecida. Camundongos eram muitas vezes rejeitados, especialmente em períodos antes de mudas de pele, como mencionado por KING & TURMO (1997). Este hábito de alimentação irregular é comum em serpentes, até mesmo em cativeiro (BARNARD *et al.*, 1979). Apesar disto, nenhuma diferença significativa foi vista entre irmãos em quaisquer dos parâmetros biométricos analisados.

Serpentes da família Elapidae em seu primeiro ano de desenvolvimento da Indonésia apresentam uma taxa de crescimento do CRC entre 0.3–0.5 mm/dia e da Malásia entre 1.0–0.32 mm/dia (MASUNAGA & OTA, 2003). Nosso estudo demonstrou uma taxa de crescimento do CRC de $2,19 \pm 0,27$ mm por dia para os filhotes. SHINE (1978) relata para serpentes Elapidae australianas, *Unechis gouldii* (Gray, 1841), *Austrelaps superbis* (Günther, 1858), *Notechis scutatus* (Peters, 1861) e *Pseudechis porphyriacus* (Shaw, 1794), um ano após o nascimento, um aumento de 2-3.2 vezes no comprimento total e de 6-18 vezes na sua massa corporal. Os filhotes aqui estudados tiveram seu comprimento total e massa aumentados em 2,60 e 21,93, respectivamente. Isto demonstra que apesar de famílias diferentes as proporções para o crescimento não variam tanto.

A diferença encontrada entre os filhotes estudados e a fêmea jovem estudada por BELLUOMINI *et al.* (1976/77), no crescimento relativo e massa, sugere que estes dois parâmetros são influenciados pelo intervalo entre mudas que, em troca, não difere entre filhotes e mãe. Porém, os resultados do *post hoc* de Bonferroni muito perto do nível de significância mostrado são relacionados à fase de crescimento posterior a muda.

SAINT-GIRONS & DUGUY (1976) E SAINT-GIRONS (1980) observou que víboras européias têm ciclos de mudas regulares, em média, duas vezes por ano. MOSMANN (2001) presentes à frequência de ecdises, para cobras em geral, como duas a quatro vezes por ano. PANIZZUTTI *et al.* (2001) se mostrou em cascavéis uma taxa de muda/mês/serpente de até 1.8 mais alto que isso visto em jibóias (0.69).

O fato que as cinco serpentes (uma fêmea adulta, suas três descendências e a jovem estudada através de BELLUOMINI *et al.* (1976/77)) não mostraram diferença em intervalos

de muda, mas diferiram no crescimento relativo e na massa, pode ser uma indicação de que fatores hormonais endógenos sejam responsáveis pela determinação da frequência de muda. Isto pode ser concluído, porque as condições climáticas as quais as serpentes foram sujeitadas não eram iguais. Os três filhotes estavam mantidos em um quarto climatizado, enquanto a sucuri adulta e o filhote de BELLUOMINI *et al.* (1976/77) não.

De acordo com HILDEBRAND (2003), mudas são feitas várias vezes por ano, influenciado pela umidade e hormônios. Este estudo parece confirmar a hipótese de um controle endógeno, possivelmente hormonal, durante o ciclo de ecdises. Variações em fatores ambientais, como umidade e temperatura, não parecem influenciar os intervalos entre mudas nas espécies de *Eunectes murinus*; sugerindo, então, que diferentes taxas de mudas intra - ou interespecíficas estão relacionadas a diferenças na fisiologia das serpentes e não na taxa de crescimento de cada indivíduo como discutido por MOSMANN (2001).

4.2 Comportamento Predatório, Dentição e Filogenia

As espécies estudadas representam os quatro gêneros de boidae existentes no Brasil. Todas constrictavam suas presas e, com exceção da *Boa constrictor*, utilizavam os substratos como auxílio no comportamento de deglutição.

Apesar de SCARTOZZONI & MOLINA (2004) relatarem não haver diferenças entre as durações das seqüências do comportamento alimentar de três (*Boa constrictor*, *Corallus hortulanus* e *Epicrates cenchria*) das quatro espécies de serpentes aqui estudadas, todas as unidades comportamentais calculadas neste estudo tiveram diferenças significativas, exceto o tempo de bote (TB) (Tabela 6). É provável que a diferença nos resultados entre esses estudos seja devido à forma de registro de tempo, já que SCARTOZZONI & MOLINA (2004) utilizaram cronômetro para a marcação, enquanto que este trabalho utilizou a precisão da câmera filmadora, podendo registrar com exatidão o início e o fim de cada evento analisado, ou ao fato da indisponibilidade de maior número de indivíduos para a realização destas filmagens, quando comparados com um número um pouco maior de indivíduos do estudo de SCARTOZZONI & MOLINA (2004).

As diferenças das unidades comportamentais entre as quatro espécies estudadas, quanto ao tempo de aproximação, tempo de subjugação e tempo de deglutição, podem estar relacionadas a características específicas ou, até mesmo, individuais (Tabela 8). As espécies *Eunectes murinus* e *Epicrates cenchria* não diferiram significativamente, quanto ao tempo de aproximação e subjugação, em conformidade com o maior parentesco filogenético entre elas (BURBRINK, 2005). A semelhança entre *Epicrates cenchria* e *Boa constrictor*, quanto ao tempo de subjugação, provavelmente se dá pelo hábito terrestre da *Epicrates cenchria* compartilhado com a semi-arborícola *Boa constrictor*. O fato de *Corallus hortulanus* não diferir significativamente de *Eunectes murinus* e de *Epicrates cenchria*, quanto ao tempo de deglutição, pode estar vinculado às relações filogenéticas, pois *Corallus hortulanus* encontra-se como grupo irmão de *Epicrates cenchria* + *Eunectes murinus* (BURBRINK, 2005). O tempo de bote, por não diferir significativamente entre todas as espécies estudadas, pode ser uma medida padrão para as espécies de Boidae ou a precisão da câmera de 30 frames por segundo tenha atingido o seu ponto máximo de definição.

As duas variáveis de bote analisadas, distância do bote e velocidade do bote, apresentaram diferença significativa entre as espécies (Tabela 7); todavia, tanto as espécies *Eunectes murinus* e *Boa constrictor* quanto as *Epicrates cenchria* e *Corallus hortulanus* não diferiram significativamente quanto ao bote (Tabela 9). *Eunectes murinus* e *Boa constrictor* apresentaram botes curtos e menos velozes dentre as espécies estudadas, enquanto que as espécies *Epicrates cenchria* e *Corallus hortulanus* desferiram botes a longa distância e mais velozes. Tais semelhanças encontradas podem estar relacionadas à presença de fossetas

labiais em *Epicrates cenchria* e *Corallus hortulanus*, o que poderia permitir a percepção de suas presas a uma distância maior do que *Eunectes murinus* e *Boa constrictor*, que não possuem fossetas labiais. Essas diferenças não foram descritas no estudo de SCARTOZZONI & MOLINA (2004). O uso de papel quadriculado, com intervalos de 2 e 5 cm, permitiu uma melhor medição das distâncias analisadas neste estudo e por não ter sido mencionada a forma de medição utilizada por SCARTOZZONI & MOLINA (2004), provavelmente, essas diferenças entre estudos sejam explicadas pelas distintas metodologias empregadas.

As observações do comportamento de bote neste estudo podem contribuir com as análises feitas por LOPES *et al.*, (1991), PINTO & LEMA (2002) e SCARTOZZONI & MOLINA (2004) sobre a lateralidade do bote, na qual autores divergem sobre a presença ou ausência (WILLARD, 1977; GREENE & BURGHARDT, 1978; HEINRICH & KLASSEN, 1985). Os indivíduos de *Boa constrictor* deste estudo apresentaram espiras levógiras, contrastando com HEINRICH & KLASSEN (1985) que afirmam que esta espécie é tipicamente destra. Para *Epicrates cenchria*, este estudo indicou preferência levógira; todavia, este resultado baseia-se no comportamento de um único indivíduo, não devendo, portanto, ser considerado como padrão para espécie. Este trabalho também detectou a inexistência de preferência em nível específico para *Corallus hortulanus*, tal como o encontrado por SCARTOZZONI & MOLINA (2004). Os indivíduos de *Eunectes murinus* apresentaram formação de espiras levógiras, o que também não deve ser considerado como padrão para espécie, visto que os indivíduos (31B0, 76FA e 7895) são filhotes do indivíduo 876E que permaneceu 26 anos em cativeiro isolado de outros indivíduos da mesma espécie, sem determinação da forma de concepção dessa ninhada, podendo ter sido concebida por partenogênese (MCDOWELL, 1974; NUSSBAUM, 1980; SCHUETT *et al.* 1997) ou por estocagem de esperma (SCHUETT, 1992; SCHUETT *et al.* 1997), dificultando a compreensão do comportamento, que pode ser uma cópia fidedigna da matriarca. Apesar deste trabalho não propor a solução desta divergência, os dados aqui observados podem servir para futuras comparações quanto à lateralidade das espiras, concordando com os estudos de SCARTOZZONI & MOLINA (2004) e LOPES *et al.*, (1991) que indicam que a lateralidade possa ser um comportamento em nível individual e não em nível específico.

Após a detecção da presa e após a deglutição, as serpentes dardejavam intensamente. Muito do comportamento alimentar nas serpentes é exibido em resposta a informações recebidas do órgão de Jacobson (PINTO & LEMA, 2002; POUGH *et al.*, 2003). Durante o comportamento predatório, o dardejar de língua representa a forma de contacto mais frequente nas serpentes (PINTO & LEMA, 2002; CHISZAR *et al.*, 1976).

A maioria das serpentes segura a presa e a degluti, enquanto esta ainda se debate (POUGH *et al.*, 2003), as serpentes deste experimento só afrouxavam as espiras após a detecção da morte da presa; quando, então, iniciavam o processo de deglutição.

A morte da presa por constricção, por uma visão tradicional, acontece porque a presa constrictada não consegue expandir seu tórax, sufocando (POUGH *et al.*, 2003). Outra possibilidade é o aumento da pressão interna, que pode parar o coração (HARDY, 1994). As sucuris apresentaram a capacidade de afogar as presas além de constrictá-las. Ao manter a ponta da cauda enrodilhada em um substrato, a sucuri ganha um ponto de apoio para puxar a presa para dentro da água, após o bote, enrodilhando-se na presa e matando-a por constricção e afogamento. Em todos os botes desferidos, as sucuris mantiveram a cabeça das presas para baixo no enrodilhamento das espiras. Este comportamento possibilitou que a sucuri afogasse a presa mesmo se a água do aquário estivesse baixa, o que nos permitiu especular que uma sucuri, em ambiente natural, possa afogar sua vítima em um filete de água ou em um brejal raso. Além disso, esse comportamento predatório impediu que as presas causassem injúrias nas serpentes, já que para as presas causarem injúrias às sucuris, deveria primeiro se livrar do

afofamento. Em nenhum momento nos experimentos, houve dano causado à sucure ou o escapamento da vítima. O aproveitamento foi de 100% na captura da presa.

Nas serpentes arborícolas da espécie *Corallus hortulanus*, os botes desferidos foram os mais longos dentre as quatro espécies estudadas (Tabela 4), as presas foram trazidas em direção ao suporte, em geral um galho simulado, onde as serpentes encontravam-se apoiadas. Com a oferta de galhos suspensos no terrário, as serpentes imediatamente estabeleceram-se no suporte simulado, permanecendo neste por todo o processo das filmagens do comportamento predatório, evidenciando claramente o comportamento arbóreo descrito por ARGÔLO (2004).

As serpentes *Corallus hortulanus* foram capazes de esticar aproximadamente até 30% do corpo, parte da frente, em relação ao substrato, constituindo uma curvatura dupla em forma de "S", que deve ter sido o fator que conferiu o bote mais longo a esta espécie (Tabela 4). É possível que esta habilidade demonstrada em laboratório reflita o comportamento arbóreo de predação da espécie em presas que se encontram em galhos distintos ou de difícil acesso, como pássaros e morcegos.

O estudo de anatomia topográfica normalmente procura relações entre a posição e morfologia de órgãos internos e as medidas externas ou estruturas, como escamas ventrais, posicionadas no local destes órgãos e, ao mesmo tempo, funcionando como indicadores de uso de hábitat em serpentes. Vários autores informaram a existência de variação anatômica em serpentes arbóreas, terrestres e aquáticas (LILLYWHITE, 1988; ROCHA-BARBOSA *al et.*, 1999; ROCHA-BARBOSA *al et.*, 2000; AVEIROS-LINS, 2006), particularmente, a posição do coração e o tamanho do pulmão (LILLYWHITE, 1987) refletem estratégias para adaptação às variações gravitacionais nesses habitats.

As *Corallus hortulanus* foram as serpentes mais lentas no TA. Os botes da *Corallus hortulanus* macho eram destros e as espiras foram dextróginas, os botes da fêmea foram todos canhotos e as espiras foram levóginas, sendo as únicas deste estudo com esse comportamento.

Com o bote, as *Corallus hortulanus* traziam a presa e as constrictavam. Após a presa ter morrido, a serpente se posicionava abaixo da presa, fazendo uso da força da gravidade, de forma que o camundongo era impelido contra a sua boca e, então, deglutido.

Em comparação com o modelo de dentição observada e esquematizada da *Corallus hortulanus* e das outras serpentes, é possível especular que talvez a forma protuberante dos dentes da frente, em comparação aos dentes posteriores da serpente da *Corallus hortulanus*, seja uma adaptação à captura de presas com penas, que podem escapar mais facilmente de predadores com dentes não tão adaptados ao ambiente arborícola (Figura 94). O modelo esquemático produzido pela observação da dentição das outras serpentes demonstra que o padrão dentário é o mesmo (Figura 95), sem heterodontia notória, como a da *Corallus hortulanus*. Em uma abordagem filogenética (Figura 96), é possível que a dentição seja um caracter derivado em *Corallus hortulanus* dentro de Boidae.

Todas as serpentes utilizavam os movimentos da mandíbula e da maxila, projetavam alternadamente os lados direito e esquerdo da boca, expandiam a mandíbula conforme o alimento era progressivamente engolido, com o auxílio dos dentes curvos que, juntamente com os movimentos peristálticos e ondulações realizadas pelo corpo da serpente, concluíam o processo de deglutição, ao engolir completamente o alimento, finalizado pela ingestão da cauda da presa.

A *Epicrates cenchria* ou salamanta apresentou um comportamento predatório de grande voracidade e a maior velocidade de bote entre as serpentes estudadas (Tabela 4), com uma distância média de $8,30 \pm 3,06$ cm da presa, comportamento que deve refletir o modo de vida desta espécie terrestre, no qual animais como pequenos roedores devem fugir facilmente da predação, caso a predadora seja lenta. O uso de materiais, como galhos e pedras, não aparentou despertar interesse da serpente na hora do bote e, portanto, descartados nas filmagens.

Em todos os experimentos, a serpente foi capaz de detectar a presença dos camundongos, aumentando consideravelmente o dardejar da língua, mesmo com os camundongos sendo preparados em caixas do lado de fora do terrário e ainda indisponíveis para a visão da salamanta. Para este espécime foi restringido o número máximo de camundongos em 4, pois, independente da época do ano e da temperatura do dia, a serpente era capaz de devorar um número excessivo de presas em cada alimentação, causando regurgitação. Neste estudo, tanto *Epicrates cenchria* como *Eunectes murinus* demonstraram comportamento predatório muito mais próximo de um forrageador ativo.

A serpente *Epicrates cenchria* desferia um bote dextrógiro e as espiras eram levóginas. Depois da morte do camundongo, a serpente afrouxa a mandíbula, liberando a presa no chão dentro de um semicírculo, formado pelo alargamento da espira e iniciando a busca pela cabeça do alimento que, quando encontrado, era abocanhado e empurrado contra o corpo da serpente. Após a cabeça ter sido inteiramente abocanhada, a serpente começava a utilizar-se do substrato, empurrando a presa contra o solo e com isso forçando a entrada do corpo da presa em sua boca. Esta tarefa era feita empurrando a presa contra o solo de vários ângulos entre a direita e a esquerda. Este processo foi realizado com a menor média de tempo entre as serpentes (Tabela 4), o que permitia a serpente comer o maior número de camundongos em um menor período de tempo, comparado com as outras serpentes. Esse comportamento deve ser muito útil a um predador capaz de invadir um ninho de roedores ou de pequenas aves que nidificam próximo ao solo, comendo os filhotes antes dos pais aparecerem. As espiras não foram utilizadas pela serpente na hora da deglutição nos experimentos realizados, comportamento que, em ambiente natural, pode facilitar a fuga deste animal em momentos de infortúnio no ato da alimentação.

Os indivíduos da espécie semi-aquática *Eunectes murinus*, após a detecção da presa, submergiam completamente o corpo e emergiam a cabeça após deslocar-se para próximo da mesma a uma distância média de $3,65 \pm 1,25$ cm (Tabela 4). As sucuris deste experimento apresentaram botes destros, dardejando de uma a duas vezes antes de desferir o bote e podendo ou não emergir para respirar antes de iniciar a deglutição. Posteriormente à subjugação, todas as anacondas buscaram a região anterior das presas para iniciar a sua deglutição. Talvez deste modo os membros da presa fiquem pressionados contra o corpo, facilitando a ingestão (POUGH *et al.*, 2003). Nas observações deste experimento, a posição das garras e os dentes da presa não pareciam ficar em posição capaz de infligir danos à serpente se fossem deglutidas inicialmente pela parte anterior das presas. GREENE (1976) afirma que ingerir presas pela cabeça como sáurios e roedores previne que suas patas impeçam ou dificultem a deglutição.

Foi verificada a preferência do início da deglutição pela cabeça da presa entre as espécies *Boa constrictor*, *Epicrates cenchria* e *Corallus hortulanus* de 88-100% (SCARTOZZONI & MOLINA, 2004). Nas primeiras predações, as anacondas juvenis apresentaram o comportamento predatório altamente elaborado e idêntico à sucuri materna, sugerindo um comportamento inato de predação. Porém, pelo menos uma vez, tentaram deglutir a presa pela parte lateral ou pela parte traseira, em torno de suas primeiras predações; e, no decorrer de suas alimentações, os filhotes passaram a buscar exclusivamente a região anterior da presa para a o início da deglutição, sugerindo que a deglutição iniciada pela cabeça das presas seja um comportamento aprendido, visto que a serpente materna sempre começava a devorar sua presa pela cabeça.

Para segurar a presa, as *Eunectes murinus* fizeram uso das espiras que variavam se movimentando do sentido horário ao anti-horário, segurando as presas mesmo quando havia uma corrente de água produzida pela bomba do aquário. A cauda sempre se encontrava enganchada em algum substrato na hora da captura da presa, o que facilitava a serpente a puxar a presa para dentro da água. A serpente também mantinha a ponta da cauda presa a um

substrato no momento da deglutição, evitando ser jogada de um lado para o outro dentro do aquário, devido à corrente produzida pelo filtro de água e pela tendência que as presas fornecidas tiveram em boiar depois de mortas. Em ambientes lóticos, é possível que o comportamento de manter a ponta da cauda enganchada a um substrato, além auxiliar a serpente a trazer a presa para dentro da água, evite que a serpente e sua presa sejam levadas pela correnteza, garantindo sua alimentação. Caso contrário, a serpente poderia perder a sua refeição. Após o início do processo de deglutição, as serpentes juvenis empurravam a presa contra a sua boca com as espirais e vice-versa. A sucure adulta, além deste comportamento, já com a cintura escapular da presa inteiramente abocanhada, soltava a presa do enroscamento e com um movimento acelerado, deslocava sua porção anterior de encontro à presa, utilizando a massa d'água como resistência, forçando a entrada da presa em sua boca. Esse comportamento não foi reproduzido pelos filhotes.

Caracteres comportamentais são tão consistentes quanto caracteres morfológicos, não devendo ser descartados em estudos filogenéticos (MACHADO, 2003). Até o momento, trabalho de BURBRINK (2005) apresenta maior amostragem taxonômica de Boinae (PRADO, 2006), incluindo representantes de todos os gêneros nas análises dos dados moleculares e também, apresenta uma análise conjunta molecular com os dados morfológicos de KLUGE (1991). Nesta hipótese, o gênero *Boa* aparece basalmente dentre os Boinae Neotropicais e as sucures aparecem como grupo irmão das *Epicrates* (Figura 96).

Corroborando com as análises filogenéticas realizadas por Burbrink (2005) estão os resultados deste estudo, que reuniu caracteres de predação e gerou um dendograma de similaridade comportamental, de acordo com a análise de cluster (UPGMA). Dentre os comportamentos predatórios descritos, os que mais se assemelharam, foram os das espécies *Epicrates cenchria* e *Eunectes murinus*, por apresentarem maior atividade na busca pela presa e não fixarem-se no substrato com o corpo, durante a predação (Figura 97). O dendograma exibiu maior similaridade da *Corallus hortulanus* por *Epicrates cenchria* + *Eunectes murinus*, devido à predação preferencialmente em um ambiente (arbóreo, terrestre e aquático, respectivamente) e ao comportamento de rearranjo das espiras, uma vez que *Corallus hortulanus* reorganiza suas espiras no momento da captura da presa e durante sua deglutição, fazendo uso da gravidade, enquanto que em *Eunectes murinus*, o rearranjo espiral era realizado durante a deglutição, fazendo uso da resistência da água e prevenindo-se das correntes de água. A relação de *Boa constrictor* com as demais serpentes indica seu comportamento predatório mais generalista, predando em mais de um ambiente, o que evidencia hábito semi-arborícola, não fazendo uso estrito do substrato. Os caracteres comportamentais de predação, portanto, podem estar baseados nas relações filogenéticas. É provável que a especialização do comportamento predatório em diferentes hábitos tenha sido selecionada ao longo da história evolutiva dessas serpentes neotropicais, o que deve ter permitido que as relações comportamentais observadas neste estudo estejam de acordo com a filogenia proposta por BURBRINK (2005).

5 CONCLUSÃO

A biometria dos filhotes de *Eunectes murinus* revelou não haver diferenças significativas no crescimento corporal (massa e comprimento), nem no intervalo de mudas. O alimento era rejeitado no período que precedia à mudança de pele. As trocas da pele não apresentaram relação com a alimentação ou o crescimento.

As estratégias para capturar, subjugar e deglutir as presas, apresentadas pelas serpentes estudadas em laboratório, refletem o modo de vida e a forma com que cada espécie faz uso do substrato.

Os dados obtidos em laboratório demonstraram semelhanças no comportamento predatório entre as quatro espécies de Boidae estudadas, como unidades comportamentais bem definidas (TA, TB, TS, TD), o dardejar da língua, o bote seguido de constrição pela formação das espiras, a deglutição do alimento iniciada pela cabeça e apenas após a morte da presa, a movimentação da mandíbula e da maxila em lados alternados da boca e o movimento ondulatório do corpo da serpente no momento da deglutição. No entanto, as diferenças comportamentais observadas estão intimamente ligadas aos hábitos das espécies, como a capacidade de afogar a presa, a utilização de diferentes recursos para auxiliar a deglutição (fundo do substrato, gravidade, espira e resistência da água) e a fixação do corpo e/ou da cauda no substrato.

A espécie *Boa constrictor* foi a única a apresentar independência do substrato para a deglutição, demonstrando hábito generalista no comportamento predatório.

As unidades comportamentais TA, TS e TD foram significativamente diferentes entre as espécies, exceto entre *Eunectes murinus* e *Epicrates cenchria* em TA e TS, entre *Epicrates cenchria* e *Boa constrictor* em TS e entre as espécies *Corallus hortulanus* e *Epicrates cenchria* e *Corallus hortulanus* e *Eunectes murinus* na unidade TD.

A dentição de *Corallus hortulanus* difere das demais serpentes estudadas por apresentar heterodontia.

A similaridade do comportamento das espécies está de acordo com as relações filogenéticas atualmente propostas para Boidae.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABALOS, J. & NADER, R. Los hábitos de *Pseudoboa cloelia* y *Pseudoboa maculata*. **Revista Facultad Ciencias Médicas Universidad Nacional de Córdoba**, Serie Ciencias Naturales, Córdoba, v. 60, p. 5-12, 1968.
- ABRAHÃO-CHARLES, H.; LAMONICA, R. C.; SOUZA, C. M.; CORREA, C.; MELGAREJO, A. R.; SANTORI, R. T.; ROCHA-BARBOSA, O. Estudo preliminar da variação do comportamento predatório de serpentes (Boidae) de diferentes hábitos. In: XXI Encontro Anual de Etologia e III Simpósio de Ecologia Comportamental e de Interações, 2003, **Anais do XXI EAE**, Uberlândia, p. 138-138, 2003.
- AMARAL, A. Contribuição à biologia dos ophidios brasileiros (habitat, hábitos e alimentação). **Coletânea de Trabalhos do Instituto Butantã**, São Paulo, v. 2, p. 177-181, 1924.
- AMARAL, A. **Serpentes do Brasil. Iconografia Colorida**, 2ª ed., Editora Melhoramentos / Editora da Universidade de São Paulo, 1978, 247 p.
- ANANJEVA, N. B. & ORLOV, N. L. Feeding behaviour of snakes. **Vertebrata Hungarica**, Budapest, v. 21, p. 25-31, 1982.
- APESTEGUIA, S. & ZAHER, H. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. **Nature**, London, v. 440, p. 1037-1040, 2006.
- ARGÔLO, A. J. S. 2004. **As serpentes dos cacauais do sudeste da Bahia**. Editus, Ilhéus, Bahia, 260 p.
- AVEIRO-LINS, G.; ROCHA-BARBOSA, O.; SALOMÃO, M. G.; PUORTO, G.; LOGUERCIO, M. F. C. Topographical anatomy of the blunthead treesnake, *Imantodes cenchoa* (Linnaeus, 1758) (Colubridae: Xenodontinae). **International Journal of Morphology**, v. 24, n. 1, p. 43-48, 2006.
- AYRES, M., AYRES Jr., M. A., AYRES, D. L. & DOS SANTOS, A. S. **BioEstat: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas**. Publicações Avulsas Mamirauá, 1998, 193p.
- BARNARD, S. M.; HOLLINGER, T. G.; ROMAINE, T. A. Growth and Food Consumption in the Corn Snake, *Elaphe guttata guttata* (Serpentes: Colubridae). **Copeia**, Lawrence, v. 4, p. 739-741, 1979.
- BARNETT, B. & SCHWANER, T. D. Growth in captive born tiger snakes (*Notechis alter serventyi*) from Chappell Island: implications for field and laboratory studies. **Transactions / Royal Society of South Austrália**, v. 109, p. 31-36, 1985.
- BEEBE, W. Field notes on the snakes of Kartabo, British Guiana, and Caripito, Venezuela. **Zoologica**, v. 31, p. 11-52, 1946.

- BELLUOMINI, H. E.; MARANHÃO NINA, A. F.; HOGE, A. R. Contribuição à biologia do gênero *Eunectes* Wagler, 1830. (Serp. Boidae) Estudo de seis ninhadas de sucuris. **Memórias do Instituto Butantã**, v. 29, p. 165-174, 1959.
- BELLUOMINI, H. E.; VEINERT, T.; DISSMANN, F.; HOGE, A. R.; PENHA, A. M. Notas biológicas a respeito do gênero *Eunectes* Wagler, 1830 “sucuris”. (Serpentes: Boinae). **Memórias do Instituto Butantã**, v. 40/41, p. 79-115, 1976/77.
- BURBRINK, F. T. Inferring the phylogenetic position of *Boa constrictor* among the Boinae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 34: 167–180, 2005.
- CALDWELL, M. W.; ALBINO, A. Exceptionally preserved skeletons of the Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Northbrook, v 22, n. 4, p. 861-866, 2002.
- CHISZAR, D., CARTER, T., KNIGHT, L., SIMONSEN, L.; TAYLOR, S. Investigatory behaviour in the plains garter snake (*Thamnophis radix*) and several additional species. **Animal Learning and Behavior**, v. 4, p. 273–278, 1976.
- CHISZAR, D., LEE, R. K. K., RADCLIFFE, C. W. & SMITH, H. M. Searching behaviors by rattlesnakes following predatory strikes. *In*: J. A. CAMPBELL & E. D. BRODIE JR. (Eds.). **Biology of the Pitvipers**, Selva Tyler, Texas, p. 369-382, 1992.
- CUNDALL, D. Activity of head muscles during feeding by snakes: a comparative study, **American Zoologist**, California, v. 23, p. 383–396, 1983.
- CUNDALL, D. Variation of the cephalic muscles in the colubrid snake genera *Entechinus*, *Ophedryx*, and *Symphimus*, **Journal of Morphology**, New York, v. 187, p. 1–21, 1986.
- CUNDALL, D. Feeding behaviour in *Cylindrophis* and its bearing on the evolution of alethinophidian snakes. **Journal of Zoology**, London, v. 237, p. 253–376, 1995.
- CUNDALL, D. & C. GANS. Feeding in water snakes: an electromyographic study. **The Journal of Experimental Zoology**, New York, v. 209, p. 189-208, 1979.
- CUNDALL, D. & GREENE, H. W. Feeding in snakes. *In* **Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates**. Schwenk, K. (Ed.). San Diego, CA: Academic Press, p. 293–333, 2000.
- CUNHA, O. R. & NASCIMENTO, F. P. Ofídios da Amazônia X As cobras da região leste do Pará. Museu Paraense Emílio Goeldi. **Publicações Avulsas**, Pará, v. 1, p. 7-166, 1978.
- CUNY, G.; JAEGER, J. J.; MAHBOUBI, M.; RAGE J. C. Les plus anciens serpents (Reptilia, Squamata) connus. Mise au point sur l'âge géologique des serpents de la partie moyenne du Crétacé. **Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences**, Paris, v. 311, n. 2, pp. 1267-1272, 1990.

- DUELLMAN, W. E. Tropical herpetofaunal communities: Patterns of community structure in neotropical rainforest. *In*: M. L. Harmelin-V. & F.Boorlière (eds.). **Vertebrates in Complex Tropical Systems**, pp. 61-88, Springer-Verlag, New York. New York, 1989.
- FISH, F. E Biological designs for enhanced maneuverability: analysis of marine mammal performance. *In*: **Tenth International Symposium on Unmanned Untethered Submersible Technology**, Durham, NH: Autonomous Undersea Systems Institute. pp. 109-117, 1997.
- FORD, N. B. Experimental design in studies of snake behavior. **Herpetological Monographs**, Washington, v. 9: 130-139, 1995.
- FORD, N. B. Behavior of garter snakes. *In*: ROSSMAN, D. A.; FORD, N. B. & SEIGEL, R. A. (Eds.). **The Garter Snakes: Evolution and Ecology**, University of Oklahoma Press, Norman, p. 90-116, 1996.
- FORSMAN, A An experimental test for food effects on head size allometry in juvenile snakes. **Evolution**, v. 50, p. 2536-2542, 1996.
- FRANÇA, F. G. R.; ARAÚJO, A. F. B. The conservation status of snakes in central Brazil, **South American Journal of Herpetology**, São Paulo, v. 1, n. 1, p. 25-36, 2006.
- FREITAS, M. A. **Serpentes da Bahia e do Brasil**. Ed. Dall. Feira de Santana, Ba. p. 80, 1999.
- FREITAS, M. A. & SILVA, T. F. S. Guia Ilustrado – A Herpetofauna da Mata Atlântica Nordeste. Editora USEB, Pelotas, RS. p. 161, 2005.
- GANS, C. Snake feeding strategies and adaptations--conclusion and prognosis. **American Zoologist**, California, v. 23, p. 455-460, 1983.
- GIBBONS, J. W. Reproduction, growth and sexual dimorphism in the canebrake rattlesnake (*Crotalus horridus atricaudatus*). **Copeia**, Lawrence, Kan., p. 222-226, 1972.
- GREENE, H. W. Scale overlap a directional sign stimulus for prey ingestion by ophiophagous snakes. **Zeitschrift fur Tierpsychologie**, Berlin, 41, v. 2, p. 113-120, 1976.
- GREENE, H. W. & BURGHARDT, G. M. Behavior and phylogeny: Constriction in ancient and modern snakes. **Science**, Knoxville, 200, p.74-77, 1978.
- GREGORY, P. T. & PRELYPCHAN, C. J. Analysis of variance of first-year growth in captive garter snakes (*Thamnophis elegans*) by family and sex. **Journal of Zoology**, London, v. 232, p. 313-322, 1994.
- HARDY, D. L. Re-evolution of suffocation as the cause of death during constriction. **Herpetological Review**, Lawrence, v. 25, p. 45-47, 1994.
- HALLIDAY, T. R. & ADLER, K. **The Encyclopedia of Reptiles and Amphibians**. Facts on File Inc, New York, 1986, 143 p.

- HAMMER, O.; D. A. T. HARPER; P. D. RYAN. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, n. 1, p. 9, 2001. Disponível em: <http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm>. Acesso em: 15/04/2007.
- HEINRICH, M. L. & KLASSEN, H. E Side dominance in constricting snakes. **Journal of Herpetology**, Chicago, v. 19, n. 4, p. 531-533, 1985.
- HENDERSON, R.W.; SCHWARTZ, A.; NOESKE-HALLIN, T. A. Food habits of three colubrid tree snakes (genus *Uromacer*) on Hispaniola. **Herpetologica**, Johnson, v. 43, n. 2, p. 241-248, 1987.
- HENDERSON, R. W.; MICUCCI, T. W. P.; PUORTO, G.; BOURGEOIS, W. Ecological correlates and patterns in the distribution of neotropical boines (Serpentes: Boidae): a preliminary assessment. **Herpetological Natural History**, Stanford, Conn., v. 3, n. 1, 15-27, 1995.
- HERZOG, H. A., JR. & BURGHARDT, G. Prey movement and predatory behavior of juvenile western yellow-bellied racers, *Coluber constrictor mormon*. **Herpetologica**, Chicago, v. 30, p. 285-289, 1974.
- HILDEBRAND, M. **Analysis of Vertebrate Structure**. 5th Edition, New York, John Wiley and Sons, 2003.
- KING, R. B. & TURMO, J. The effects of ecdysis on feeding frequency and behavior of the common garter snake (*Thamnophis sirtalis*). **Journal of Herpetology**, Chicago, v. 31, p. 310-312, 1997.
- KLUGE, A. G. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes), **Systematic Zoology**, v. 38, p. 7-25, 1989.
- KLUGE, A. G. Boine snake phylogeny and research cycles, **Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan**, Michigan, v. 178, p. 1-58, 1991.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N. B. **Introdução à Ecologia Comportamental**. São Paulo, Atheneu Editora, 1996, 10+420 p.
- LAMONICA, R. C.; ABRAHÃO-CHARLES; H.; LOGUERCIO, M. F. C. & ROCHA-BARBOSA, O. Growth, Shedding and Food Intake in Captive *Eunectes murinus* (Linnaeus, 1758) (Serpentes: Boidae). **International Journal of Morphology**, Temuco, v. 25, n. 1, p. 103-108, 2007.
- LEE, M.S.Y.; BELL, G.L.; CALDWELL, M. W. LEE, M. S. Y. The origin of snake feeding. **Nature**, London, v. 400, p. 655 - 659, 1999.
- LEMA, T. de; ARAUJO, M. L. de; AZEVEDO, A. C. P. de. Contribuição ao conhecimento da alimentação e do modo alimentar de serpentes do Brasil. **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS**, Sér. Zool., Porto Alegre, v. 26, p. 41-121, 1983.

- LILLYWHITE, H. B. Snakes under pressure. **Herpetological Natural History**, Stanford, Conn., v. 96, n. 1, p. 58-66, 1987.
- LILLYWHITE, H. B. Snakes, blood circulation, and gravity. **Scientific American**, New York, v. 259, p. 92-98, 1988.
- LOPES, H. R.; ROCHA, C. F. D. & ABE, A. S. Constriction behavior in snakes: Is there a side dominance? **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 51, n. 4, p. 853-856, 1991.
- MACHADO, G. Comportamento como fonte de informação em estudos filogenéticos. In: DEL-CLARO, K. & PREZOTO, F. (Eds.) **As distintas faces do comportamento animal**. SBET-SP & Livraria Conceito, Jundiaí, 2003, p. 224-235.
- MARQUES, O. A. V.; ETEROVIC, A. & SAZIMA, I. **Serpentes da Mata Atlântica: Guia Ilustrado para Serra do Mar**. Editora Holos. Ribeirão Preto, SP. 184 p., 2001.
- MARTINS, M. & OLIVEIRA, M. E. Natural history of snakes in forest of the Manaus region, central Amazonian, Brazil. **Herpetological Natural History**, Stanford, Conn., v. 6, n.2, p. 78-150, 1999.
- MASUNAGA, G. & OTA, H. Growth and reproduction of the sea snake, *Emydocephalus ijimae*, in the Central Ryukyus, Japan: a mark and recapture study. **Zoological Science**, Japan, v. 20, p. 461-470, 2003.
- MCDOWELL, S. B. 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. **Journal of Herpetology**, Chicago, v. 8, p. 1-57, 1974.
- MILES, D. B. & RICKLEFS, R. E. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. **Ecology**, Durham, v. 65, p. 1629-1640, 1984.
- MOSMANN, M. N. **Guia das Principais Serpentes do Mundo**. 1v. Canoas, ULBRA, 2001.
- MURPHY, J. C. & HENDERSON, R. W. **Tales of giant snakes a historical natural history of Anacondas and Pythons**. Krieger Publishing Company, Malabar, FL, 1997.
- MUSHINSKY, H. R. Foraging ecology. In: SEIGEL, R. A.; COLLINS, J. T. & NOVAK, S. S. (eds). **Snakes: Ecology and Evolutionary Biology**. New York, McMillan. p.302-334, 1987.
- NUSSBAUM, R. A. The brahminy blind snake (*Ramphotyphlops braminus*) in the Seychelles Archipelago: distribution, variation, and further evidence for parthenogenesis. **Herpetologica**, Chicago, v. 36, p. 216-221, 1980.
- ODUM, E. P. **Ecologia**. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, p. 434, 1986.
- ODUM, E. P. **Ecological Vignettes: Ecological Approaches to Dealing with Human Predicaments**. Harwood, New York, 269 pp. 1998.

- OWEN, D. F. **Camouflage and Mimicry**. University of Chicago Press, Chicago, 1980.
- PANIZZUTTI, M. H. M.; OLIVEIRA, M. M.; BARBOSA, J. L.; CAVALCANTI, P. L. X. & ROCHA-BARBOSA, O. Evaluation of a balanced fresh past diet for maintenance of captive neotropical rattlesnakes used for venom production. **Journal of the American Veterinary Medical Association**, Schaumburg, v. 218, n. 6, p. 912-914, 2001.
- PINTO, C. d. C. & LEMA, T. d. Comportamento alimentar e dieta de serpentes, gêneros Boiruna e Clelia (Serpentes, Colubridae). **Iheringia, Série Zoologia**, Porto Alegre, v. 92, n. 2, p. 9-19, 2002.
- POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. **A vida dos vertebrados**. 3ª ed., Atheneu Editora, São Paulo, pp. 699, 2003.
- PRADO, L. P. **Ecomorfologia e estratégias reprodutivas nos Boidae (Serpentes) com ênfase nas espécies neotropicais**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, SP, p. 151, 2006.
- RICKLEFS, R. E **A economia da natureza**. 5ª edição. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, p. 503, 2003.
- ROCHA-BARBOSA, O.; SALOMAO, M. G.; PUORTO, G.; LAPORTA-FERREIRA, I. L. & MANDARIM-DE-LACERDA, C. A. Allometry and morphology of the heart in *Oxyrhopus guibei* Hoge & Romano, 1977 (Serpentes: Colubridae). **Biomedical Research**, Tokyo, v. 10, p. 35-40, 1999.
- ROCHA-BARBOSA, O., SALOMAO, M. G., PUORTO, G., LAPORTA-FERREIRA, I. L. & MANDARIM-DE-LACERDA, C. A. Allometry and ecology of the *Oxyrhopus guibei* Hoge & Romano, 1977 (Serpentes: Colubridae). **Biomedical Research**, Tokyo, v. 11, p. 259-64, 2000.
- RODRÍGUEZ-ROBLES, J. A. Notes on the feeding behavior of the Puerto Rican racer, *Alsophis portoricensis* (Serpentes: Colubridae). **Journal of Herpetology**, Provo, v. 26, n. 1, p.100-102, 1992.
- SAINT-GIRONS, H. Le cycle des mues chez les vipères européennes. **Bulletin de la Societe Zoologique de France**, Paris, v. 105, p. 551-559, 1980.
- SAINT-GIRONS, H. & DUGUY, R. Écologie et position systématique de *Vipera xeoanei* Lataste, 1879. **Bulletin de la Societe Zoologique de France**, Paris, v. 101, p. 325-339, 1976.
- SAVITZKY, B. A. C. Laboratory studies on piscivory in an opportunistic pitviper, the cottonmouth, *Agkistrodon piscivorus*. In: Campbell, J. A. & Brodie Jr., E. D. (Eds.). **Biology of the Pitvipers**, Selva Tyler, Texas, p. 347-368, 1992.
- SAZIMA, I. Comportamento alimentar de jararaca, *Bothrops jararaca*: Encontros provocados na natureza. **Ciência & Cultura**, São Paulo, v. 41, n. 20, p. :500-505, 1989a.

- SAZIMA, I. Feeding behavior of the snail-eating snake, *Dipsas indica*. **Journal of Herpetology**, Chicago, v. 23, n. 4, p. 464-468, 1989b.
- SAZIMA, I. & HADDAD, C. F. B. Répteis da Serra do Japi: notas sobre história natural. 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/FAPESP, Campinas, p. 212-236, 1992.
- SCARTOZZONI, R. R. & MOLINA, F. B. Comportamento Alimentar de *Boa constrictor*, *Epicrates cenchria* e *Corallus hortulanus* (Serpentes: Boidae) em Cativeiro. *Revista de Etologia*, São Paulo, v. 6, n.1, p. 25-31, 2004.
- SCHOUTEN, G. B. Contribuciones al conocimiento de la fauna herpetologica del Paraguay y de los países limitrofes. **Revista de la Sociedad Científica del Paraguay**, Asunción, v. 31, n. 1, p. 5-32, 1931.
- 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. Production of offspring in the absence of males: evidence for facultative parthenogenesis in bisexual snakes. **Herpetological Natural History**, Riverside, v. 5, p. 1-10, 1997.
- SCHUETT, G. W.; HARDY SR, D. L.; EARLEY, R. L. & GREENE, H. W. Does prey size induce head skeleton phenotypic plasticity during early ontogeny in the snake *Boa constrictor*? **Journal of Zoology**, London, v. 267, p. 363-369, 2005.
- SCUDDER-DAVIS, R. M. & BURGHARDT, G. M. Ontogenetic changes in growth efficiency in laboratory-reared water snakes of the genus *Nerodia*. **The Snake**, Japan, v. 27, p. 75-84, 1996.
- SHINE, R. Growth rates and sexual maturation in six species of Australian elapid snakes. **Herpetologica**, Chicago, v. 34, p. 73-79, 1978.
- SHINE, R. & MADSEN, T. Is thermoregulation unimportant for most reptiles? An example using water phytons (*Liasis fuscus*) in tropical Australia. **Physiological Zoology**, Chicago, v. 69, p. 252-269, 1996.
- SHINE, R.; HARLOW, P. S.; KEOGH, J. S. & BOEADI. The allometry of life-history traits: insights from a study of giant snakes (*Python reticulatus*). **Journal of Zoology**, London, v. 244, p. 405-414, 1998.
- SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL. **Numerical taxonomy**. W. H. Freeman, San Francisco, p. 573, 1973.
- VITT, L. J. & VANGILDER, L. D. Ecology of a snake community in northeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, Leiden, v. 4, p. 273-296, 1983.
- WILLARD, D. E. Constricting methods of snakes. **Copeia**, New York, p. 379-382, 1977.
- ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**. 4th Edition, Prentice Hall, New Jersey, 1999, p. 663.